



## Devoramascles i transvestits: la vida sexual secreta de les aranyes

Miquel A. Arnedo 

Departament de Biologia Evolutiva, Ecologia i Ciències Ambientals,  
i Institut de Recerca de la Biodiversitat, Universitat de Barcelona

**Resum:** Les aranyes han desenvolupat un seguit de pràctiques sexuals sorprenents i uns caràcters morfològics extrems que les han convertides en les amants més estrambòtiques i imaginatives del planeta. Al llarg de més de 400 milions d'anys, aquests trets han estat seleccionats per tal de garantir el major nombre de descendents amb la millor aptitud possible, majoritàriament sota la direcció de la selecció sexual i mitjançant processos com la coevolució antagonista o la selecció per part de la femella. Els mascles d'aranyes posseeixen unes estructures copuladores secundàries situades a l'extrem dels pedipalps amb diferents nivells de complexitat, que constitueixen el principal caràcter per a la identificació de les diferents espècies d'aranyes, a causa del seu paper cabdal en l'establiment de barreres reproductives. Aquesta complexitat troba el seu paral·lelisme en les estructures genitals femenines que han evolucionat per tal de permetre a la femella seleccionar el company sexual que la fecundarà. En les aranyes es troben alguns dels exemples més extrems de dimorfisme sexual en animals terrestres i l'evidència apunta que aquest és, en part, responsable de l'aparició del canibalisme sexual característic d'algunes espècies, tal i com ho confirmen els interessants casos d'inversió de rols sexuals observats en aquest grup. Els mascles d'aranya han desenvolupat un seguit d'estratègies per tal d'escapar d'aquest destí fatal, tot i que en alguns casos el sacrifici del mascle es veu recompensat pel fet d'assegurar-se la paternitat de la descendència. Les aranyes són elements fonamentals de les xarxes tròfiques, imprescindibles per al funcionament dels ecosistemes. Enginyeres incansables i perfeccionistes que construeixen algunes de les estructures més elegants i intricades de la natura, les teranyines, i, com descobrim en aquest article, models experimentals ideals per entendre els mecanismes evolutius que han modelat els trets i els comportaments sexuals en el món animal.

**Summary:** MALE-EATERS AND TRANSVESTITES: THE SECRET SEXUAL LIFE OF SPIDERS. – Over more than 400 million years, spiders have developed a series of surprising sexual behaviours and extreme morphological characters that have turned them into the most bizarre and inventive lovers. These traits have been selected to guarantee the greatest number of fittest descendants, mostly under the direction of sexual selection and through processes such as antagonistic co-evolution or female choice. Male spiders have secondary copulatory structures located at the tip of their palps. The different levels of complexity of these structures are the key characters for identifying spider species because of their important role in the establishment of reproductive barriers. The genital structures of females are also complex, having evolved to allow them to select the sexual companion that will fertilize them. Some of the most extreme examples of sexual dimorphism in terrestrial animals have been reported in spiders, and the evidence indicates that this feature is partly responsible for the appearance of the characteristic sexual cannibalism of some species, as confirmed by the interesting cases of inversion of sexual roles observed in this group. Male spiders have developed a series of strategies to escape this fatal destiny, although in some cases the sacrifice of the male is rewarded by an increase in his chances of ensuring the paternity of the offspring. Spiders are key elements in trophic networks and are essential for the functioning of the ecosystems. They are perfectionist engineers that build some of the most elegant and intricate structures of nature, silk webs, and—as we discover in this article—are ideal experimental models for understanding the evolutionary mechanisms that have shaped sexual traits and behaviours across the animal world.

### Aranyes, una relació amor i odi

Pocs organismes desperten en l'ésser humà sentiments més ambivalents que les aranyes, sentiments que van des del pànic més irracional a la seva sola presència, fins a la profunda admira-

ció per la sorprenent mostra d'enginyeria que representen les teranyines. La majoria de les aranyes, amb molt comptades excepcions, tenen verí; un còctel de proteïnes de baix pes molecular i alguns enzims, que ha evolucionat per paraitzar insectes, la principal font d'alimentació de les

aranyes. Tanmateix, algunes espècies han desenvolupat components en el seu verins que són també tòxics per a vertebrats, probablement per raons defensives. Tot i el seu potencial tòxic, poques espècies d'aranyes han estat identificades com a responsables d'enverinaments mortals o que ni tan sols requerissin atencions mèdiques.

Tot i que la majoria d'aranyes són depredadores generalistes, hi ha algunes espècies que s'alimenten preferentment de formigues, porquets de Sant Antoni o fins i tot d'altres aranyes. Un cas particular el trobem en l'espècie *Bagheera kiplingi*, ja que s'alimenta principalment de nèctar i fructificacions d'acàcies, essent per tant, l'única aranya herbívora. Si bé moltes aranyes construeixen teranyines per a capturar les seves preses (p. ex. la major part de famílies d'araneoids), no totes les aranyes ho fan, sinó que utilitzen altres estratègies de caça. Per exemple, algunes aranyes utilitzen la seda per sostenir i tapar uns túnels construïts per elles, on s'amaguen per sorprendre les preses que hi passen a la vora (p. ex. els micalomorfs de trampeta). D'altres s'han especialitzat en caçar arnes, que primer atrauen mitjançant la secreció de substàncies similars a les seves hormones femenines, i que després cacen gràcies a una bola de seda enganxifosa que fan girar per atrapar-les (p. ex. les aranyes "boleadoras"), i fins i tot hi ha aranyes que no fan servir en absolut la seda per caçar, com és el cas de les aranyes saltadores (família Salticidae), les aranyes de les flors (família Thomasiidae) o les aranyes del sòl (p. ex. famílies Gnaphosidae, Lycosidae, etc.). Ja sigui d'una forma o una altra, s'ha estimat que les aranyes cacen entre 400 i 800 milions de tones d'insectes a l'any, el que, entre d'altres coses, ha permès el desenvolupament de l'agricultura, tot evitant que els cultius siguin devorats per plagues d'insectes. Així doncs, és fàcil entendre que per la seva gran capacitat depredadora, les aranyes són elements fonamentals de la xarxa tròfica, que garanteixen el correcte funcionament dels ecosistemes terrestres i la provisió de serveis ecosistèmics.

Un dels aspectes que potser més ha contribuït a la mala fama de les aranyes és el canibalisme sexual, és a dir, la mort i el consum, generalment per part de les femelles, de la seva pròpia parella. D'aquí que fins i tot, el nom comú d'una espècie d'aranya és el de vídua negra. Aquest comportament fora de ser simplement un signe de crueltat, és el fruit de milions d'anys de selecció d'un tret que ha contribuït a assegurar la supervivència de les espècies en les quals es practica. D'altra banda, el canibalisme sexual és només una de les sorprenents i poc conegudes pràctiques sexuals de les aranyes, cosa que les ha portat a ser considerades com les amants més estrambòtiques i imaginatives del planeta. A més, aquesta varietat de pràctiques sexuals representen per als biòlegs excel·lents models d'estudi per entendre l'evolució de trets sexuals (Huber, 2005), tals com el dimorfisme, els regals nupcials o la competència

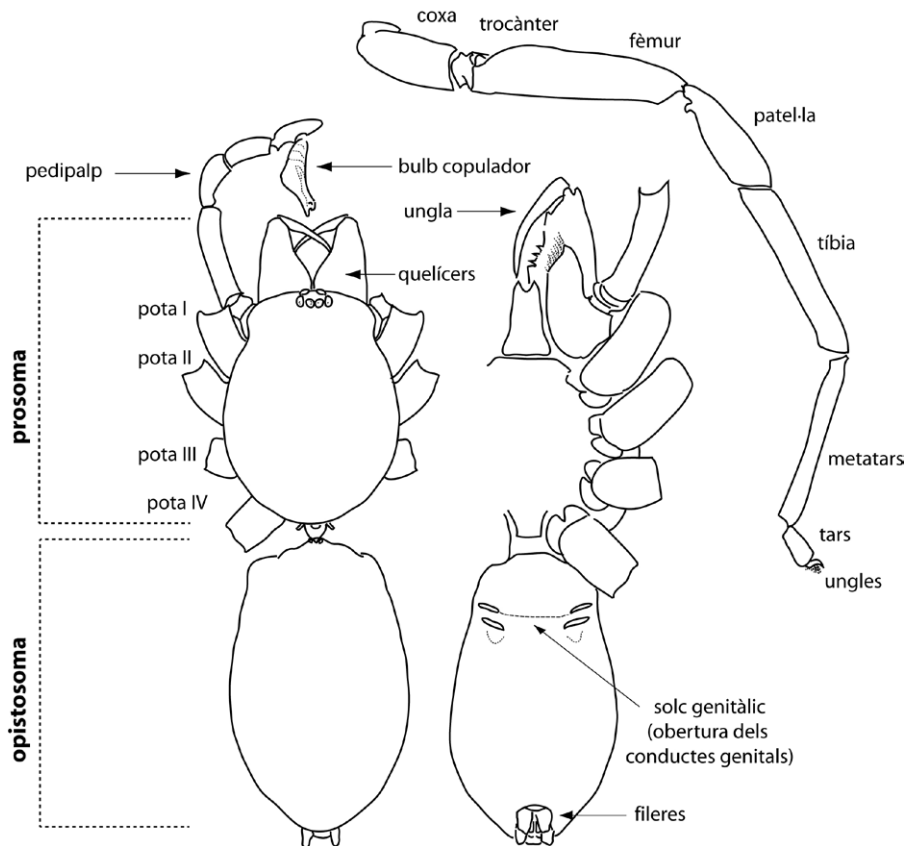
espermàtica, per citar-ne alguns. En aquest article examinarem doncs, algunes d'aquestes pràctiques i intentarem esbrinar el perquè de l'evolució d'aquests comportaments sexuals tan ben amagats..., fins ara.

## Com són les aranyes?

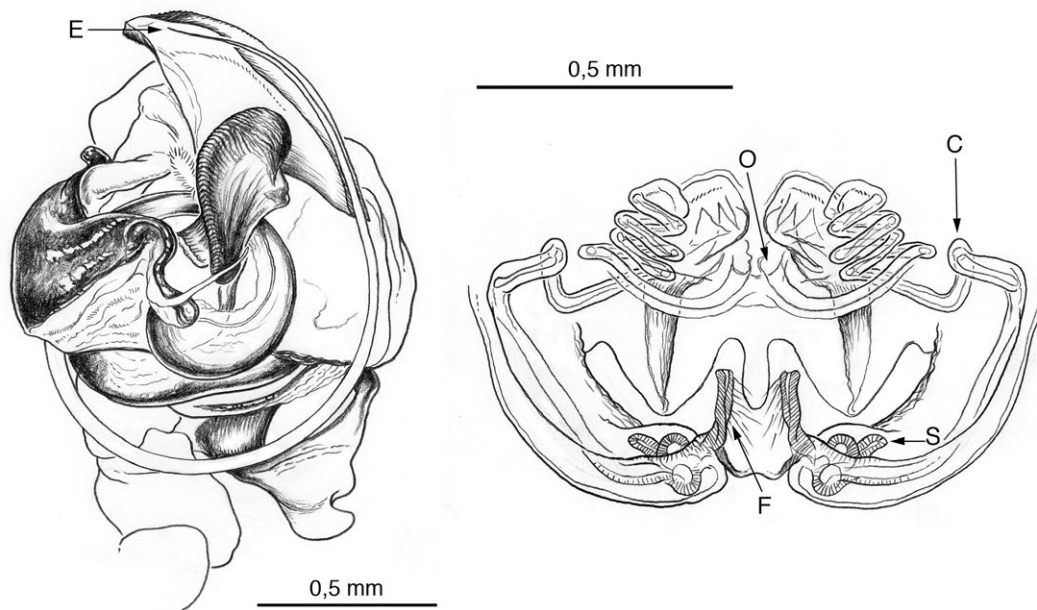
Abans de començar amb aquest particular Kamasutra aracnològic, fem un petit repàs pels trets morfològics més distintius de les aranyes, alguns dels quals, com veurem, són fonamentals per entendre l'evolució del comportament sexual d'aquests apassionants organismes. Les aranyes són artròpodes quelicerats terrestres (subfílum Chelicerata, ordre Arachnida), és a dir, són organismes amb exosquelet i apèndixs articulats, amb el cos dividit en dues regions anatòmiques i funcionals, el prosoma i l'opistosoma (fig. 1). En el prosoma trobem un primer parell d'apèndixs, els quelícers, que són una mena de mandíbules acabades amb una unglia, utilitzades fonamentalment per capturar les preses i paraitzar-les mitjançant la injecció del verí, secretat per glàndules especialitzades allotjades dins el mateix quelícer o al prosoma. El segon parell d'apèndixs són els pedipalps o palps, unes petites potes amb funció generalment sensitiva que, en el cas dels mascles, tenen una funció secundàriament reproductora. Finalment trobem quatre parells de potes locomotores. Un dels trets distintius de les aranyes és la seva capacitat per segregat i manipular la seda. La seda la produeixen gràcies a l'existència d'un seguit de glàndules sericigènes associades a uns apèndixs modificats localitzats a la part final de l'opistosoma, generalment tres parells, anomenats fileres. Les aranyes segreguen la seda en forma líquida, però en contacte amb l'aire polimeritza, i llavors ja pot ser manipulada amb l'ajuda de les potes posteriors.

## El òrgans reproductors

Les aranyes han desenvolupat una estructura copuladora secundària per tal de transferir l'esperma a la femella, el bulb copulador (fig. 2). No es tracta d'un penis, que seria una estructura copuladora primària, ja que no està associat directament als genitals, sinó que són unes estructures amb un funcionament similar a les xeringues, ja que xuclen l'esperma, i que es troben localitzades als extrems dels pedipalps. Com que els testicles i l'orifici sexual es troben situats a l'opistosoma, per tal de carregar ambdós bulbs, el mascle d'aranya deposita una gota d'esperma sobre una petita teranyina construïda expressament per aquesta funció, mitjançant unes petites fileres associades al solc genital (fig. 1) (Schneider i Michalik, 2011). Serà llavors que podrà xuclar aquest esperma amb els pedipalps. Els bulbs copuladors mostren una gran diversitat de formes i nivells de complexitat, que proporciona els principals caràcters diagnòstics



**Figura 1.** Esquema anàtic d'una aranya mascle, a on es mostren les principals característiques morfològiques, a l'esquerra visió dorsal i a la dreta visió ventral. Les potes han estat eliminades a partir de la coxa per facilitar la visualització. En la part superior es detallen els segments i morfologia d'una pota locomotora (il·lustració: Miquel Arnedo).



**Figura 2.** Il·lustracions del bulb copulador dret del mascle en visió ectoventral (imatge esquerra) i l'epigini transparentat (estructura genital externa, imatge dreta) de la femella en visió dorsal, de l'espècie *Labulla machadoi* (família Linyphiidae). Les fletxes indiquen l'extrem de l'èmbol (E), els orificis d'entrada de l'èmbol (O), els conductes copuladors (C), conductes de fertilització (F) i les espermateques o reservoris d'esperma (S). (Il·lustracions: © Gustavo Hormiga, tots els drets reservats; cedides amablement per l'autor).

per tal d'identificar les diferents espècies d'aranyaes. En alguns casos, aquest bulb és extremadament simple, amb una part més o menys dilatada que actua com a reservori, el tégulum, i una estructura amb forma de filament que és la que s'introdueix a la femella, l'èmbol. En la majoria d'aranyaes però, el bulb és una estructura molt més complexa, formada per diferents peces esclerotitzades connectades per membranes. L'ejaculació de l'esperma també és diferent segons el tipus de bulb. En els bulbs senzills, sembla que es deu fonamentalment a la secreció de fluid dins la llum del conducte espermàtic. En canvi, en els bulbs complexos la pressió exercida per l'hemolinfa fa que primer es dilatin les parts membranoses, les hematòdoques, desplegant-se el bulb. Això provoca un canvi de forma que permet fer encaixar les plaques del bulb amb unes estructures complementàries situades al voltant de l'orifici genital femení, cosa que permet situar l'èmbol en la posició adient per a la transferència d'esperma. En contra del que es podria pensar, no està clar que existeixi una tendència evolutiva cap a l'augment de complexitat del bulb, i tant l'evolució de bulbs complexos com la reversió a formes més simples s'ha donat diversos cops independentment al llarg de l'evolució. Els diferents nivells de complexitat del bulb troben el seu paral·lelisme en les estructures genitals femenines (fig. 2). Alguns grups d'aranyaes presenten un únic orifici genital que connecta amb l'úter i que serveix tant per la còpula com per a la fer la posta dels ous (estructures genitals haplogines). Tot i la seva aparent simplicitat, en algunes famílies d'aranyaes amb estructures genitals haplogines (p. ex. en Dysderidae), l'úter mostra una complexa estructura interna que permet la distribució de l'esperma transferit en diferents diverticles. En altres casos, les femelles presenten uns canals secundaris anomenats canals copuladors, generalment situats a una zona engruixida i força esclerotitzada que es troba a la part externa de l'obertura genital, l'epigí. Aquests s'obren internament en uns diverticles que actuen com a reservoris d'esperma, anomenats espermateques, que alhora comuniquen, mitjançant els canals de fecundació, amb l'úter (aranyaes entelegines), de manera que els orificis de còpula estan desvinculats de l'orifici de la posta. Mentre que els conductes de fertilització que connecten les espermateques amb l'úter solen ser curts i senzills, els conductes copuladors mostren una gran varietat de formes i longituds. De fet, aquests se solen correspondre amb la forma i longitud de l'èmbol del bulb, que suggereix que existeix una relació entre ambdues estructures.

### **Selecció sexual, el motor evolutiu darrere la diversitat sexual de les aranyaes**

La selecció sexual ha estat assenyalada com el principal motor evolutiu darrere les complexes morfologies de l'aparell reproductor de les aranyaes

i del seus comportaments sexuals extrems. La selecció sexual és aquella pressió de selecció que afavoreix trets que incrementen la competitivitat d'un individu per procurar-se parella i fertilitzacions. D'altra banda, l'evidència empírica suggereix que les estructures reproductores es diversifiquen molt més ràpidament en grups d'artròpodes caracteritzats per sistemes de reproducció de tipus poliàndric, on una sola femella copula amb múltiples mascles, que és justament el més generalitzat en aranyaes (Arnqvist, 1998). Existeixen dues hipòtesis principals per explicar com la selecció sexual ha modelat la diversitat de morfologies i comportaments sexuals en les aranyaes: la coevolució antagonista o conflicte sexual, i la selecció sexual (críptica) de la femella. La principal diferència entre ambdós models de selecció sexual és que en el primer se seleccionen les femelles que prioritzen la fecunditat mentre que en el l'altre, se seleccionen les femelles que afavoreixen la qualitat de la descendència (Eberhard, 2004).

La coevolució antagonista o conflicte sexual es dona quan l'aptitud (*fitness*) d'un individu del sexe A augmenta si té una eina que pot alterar el comportament d'un individu del sexe B, a expenses d'un cost en l'aptitud d'aquest últim (Kokko i Jennions, 2014). En aquest context, i tenint en compte la poliàndria, els trets genitals dels mascles evolucionarien per tal de manipular la freqüència de les còpules de les femelles en contra dels seus interessos (Kuntner *et al.*, 2016). Alguns exemples de costos sobre les femelles serien la pèrdua d'oportunitats per alimentar-se, ovopositar o realitzar altres activitats vitals; l'allargament excessiu de les còpules que redueix la possibilitat de copular amb altres mascles, el forçar-la a fer inversions prematures o llargues en ovoposicions desavantatjoses, així com una exposició més gran a depredació, o malalties venèries. Potser el cas més extrem de manipulació de la capacitat reproductora de la femella per part dels mascles és la mutilació femenina post-còpula, com ha estat recentment demostrat en l'espècie d'araneid *Larinia jeskovi*, on els mascles després de copular trenquen una part de l'estructura genital externa de la femella (l'escapus), impedit que pugui copular de nou amb altres mascles (Mouginot *et al.*, 2015). D'altra banda, en l'espècie *Harpactea sadistica* (família Dysderidae) s'ha descrit l'existència d'inseminació traumàtica, és a dir, de la intromissió subcutània de l'òrgan copulador en l'opistosoma de la femella, en lloc de a l'úter. L'explicació adaptativa d'aquest comportament seria evitar la competència espermàtica per part de mascles que acaparen la femella i garantir la pròpia paternitat (Rezac, 2009). Com en altres espècies de la família Dysderidae, les espècies del gènere *Harpactea* tenen una espermateca de tipus cul-de-sac, de manera que l'esperma del primer mascle és desplaçat cap enrere per l'esperma dels mascles posteriors. Com que la fertilització té lloc a l'úter extern, l'esperma present

o més proper a aquesta estructura s'assegura la paternitat. En el cas de *H. sadistica*, l'esperma inoculat es desplaça als ovaris on fecunda els ous. D'aquesta manera el primer mascle s'assegura la paternitat.

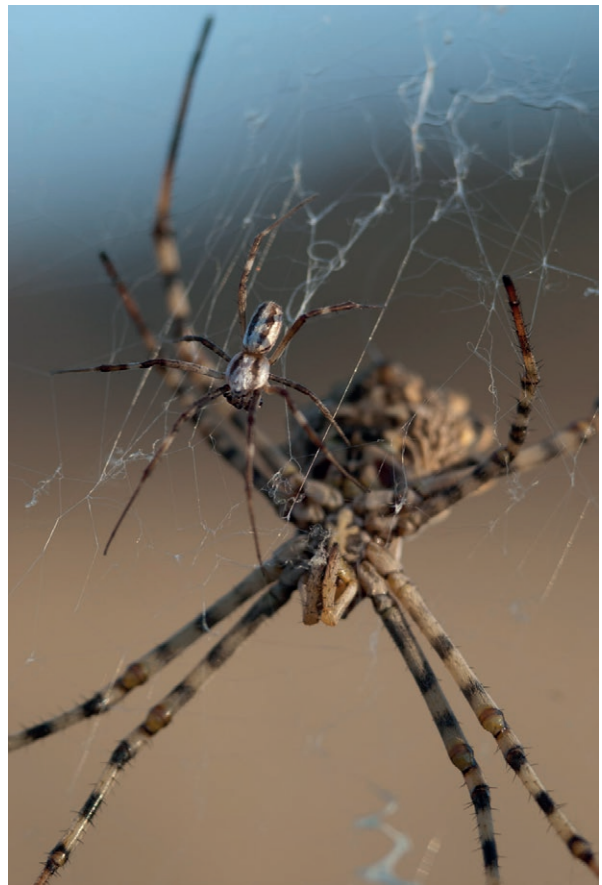
Tot i això, alguns autors sostenen que les observacions i dades disponibles sobre l'evolució dels caràcters sexuals s'expliquen millor per l'existència de selecció sexual (críptica) de la femella (Eberhard, 2004; Eberhard i Huber, 2010). En aquest cas, és la femella la que selecciona el millor mascle amb el qual tenir descendència, probablement basant-se en trets que reflecteixen la seva habilitat per sobreviure en l'ambient. Existeixen nombrosos exemples que suggereixen que és la femella la que selecciona senyals dels mascles que indiquen la seva aptitud. Aquests senyals poden ser o bé trets fenotípics, com ara colors, forma o mida del cos i dels apèndixs, o bé de comportament, com ara balls nupcials o sons produïts amb les extremitats. Els mascles de les aranyes paó australianes del gènere *Maratus* (família Salticidae), per exemple, tenen opistosomes acolorits i amb expansions laterals que mostren a les femelles mentre realitzen moviments estereotipats amb les potes i el cos. En canvi, els mascles de les aranyes de trampetes mediterrànies del gènere *Cteniza* busquen activament nius de femelles i quan els troben, repiquen amb els pedipalps sobre les portes dels seus caus. Les femelles responen, o bé acceptant la còpula o bé, capturant i devorant els mascles. La capacitat de selecció d'un mascle particular per part de la femella, no es redueix a la còpula, sinó que pot donar-se a partir de l'esperma. Per exemple, s'ha observat que en l'espècie *Silhouettella loricatula* (família Oonopidae), la femella distribueix l'esperma dels mascles amb els quals ha copulat en diferents reservoris dins de l'úter, i pot rebutjar determinat esperma expulsant-lo a l'exterior abans que aquest s'activi (Burger, 2007). En un altre cas, la capacitat de decisió de la femella sobre la còpula i la fecundació sembla estar darrere la sorprenent evolució d'un comportament recentment descobert a l'aranya de teranyina orbicular *Caerostris darwini*. Els mascles d'aquesta espècie practiquen el sexe oral, consistent en la salivació del mascle sobre la zona genital externa femenina, abans, durant i després de la còpula. Tot i que es desconeix el significat evolutiu d'aquest comportament, s'ha proposat que podria indicar a la femella la qualitat del mascle, o bé podria tenir a veure amb la competència espermàtica (Gregoric *et al.*, 2016).

Cal destacar que no tots els trets sexuals són producte de les interaccions entre ambdós sexes. En situacions amb una alta densitat de mascles, per exemple, és freqüent que se seleccionin positivament trets com l'agressivitat o la seva mida més gran, cosa que els permet foragitar els seus competidors del mateix sexe. Per exemple, en el saltícid *Lyssomanes viridis*, la mida i el color dels quelícers i les potes anteriors, estan sota selecció

positiva pel seu ús directe en la lluita, així com a senyals visuals de l'habilitat de l'individu per lluitar (Tedore i Johnsen, 2012).

### Dimorfisme sexual i canibalisme

Entre les aranyes s'hi troben alguns dels casos més espectaculars de dimorfisme sexual extrem (SSD, per les seves sigles en anglès) observats en animals terrestres (Foellmer i Moya-Laraño, 2007). Es parla d'SSD extrem quan un dels sexes, generalment la femella, és almenys dos cops més gros que l'altre sexe. Aquest tret, que ha evolucionat independentment diversos cops dins les aranyes (Hormiga *et al.*, 2000), apareix sobretot en les aranyes que fan teranyines aèries (Araneoidea) (fig. 3) i en les aranyes cranc o de les flors (família Thomisidae), on s'han descrit casos on les femelles pesen fins a 100 cops més que els mascles! No s'ha observat que existeixi cap correlació entre la mida dels sexes, tot i que és possible que aquesta situació depengui del grup taxonòmic, i no sembla existir una relació al·lomètrica consistent amb la regla de Rensch, que diu que en les espècies



**Figura 3.** Exemple de dimorfisme sexual. En primer pla el mascle i en el segon la femella de l'espècie d'aranyes constructores de teles orbiculars *Argiope lobata* (fotografia: © Eva de Mas, tots els drets reservats).

amb dimorfisme en la mida, aquest augmenta si el sexe més gran és el mascle, però es redueix si ho és la femella (Foellmer i Moya-Laraño, 2007). Pel que fa a l'origen evolutiu i manteniment de l'SSD, sembla que aquest estaria associat principalment a la selecció positiva per l'augment de la fecunditat en les femelles d'aranyes (Kuntner i Elgar, 2014), és a dir, que surt més avantatjós per a les femelles ser més grans per la seva fecunditat més alta. Tot i això, és probable que existeixin pressions de selecció diferents sobre ambdós sexes, ateses les diferències ecològiques entre aquests. S'ha de tenir en compte que en la major part dels casos, els mascles són el sexe que, després de la maduració, abandona el tipus de vida juvenil que comparteix amb les femelles, per esdevenir un cercador actiu de parella. Aquest fet per tant, s'ha de tenir en compte, i s'han proposat tot un seguit d'hipòtesis per explicar les possibles restriccions sobre la mida dels mascles. Així, la hipòtesi de la gravetat, proposa que els mascles més petits serien seleccionats positivament quan aquests han d'escalar per arribar a les femelles, tal i com es dona en les aranyes de teles aèries i en les aranyes cranc (Moya-Laraño *et al.*, 2002; Foellmer i Moya-Laraño, 2007; Moya-Laraño *et al.*, 2009). D'altra banda, el model de la mortalitat diferencial (Vollrath i Parker, 1992) postula que la mobilitat més gran es tradueix també en una mortalitat més alta dels mascles, el que comporta també un relaxament de la competència, ja que la probabilitat d'encontre és més petita. En aquest escenari, la selecció afavoriria mascles més petits que maduren abans i que, per tant, minimitzen els riscos de mort prematura com a juvenils. Aquesta última hipòtesi ha estat confirmada en estudis recents, on s'ha trobat que hi ha una relació negativa significativa entre la mortalitat diferencial i el dimorfisme sexual (Mas *et al.*, 2009).

A més, s'ha demostrat que el fet que una espècie tingui dimorfisme sexual, és un factor important, tot i que no l'únic, per a què també s'hi doni canibalisme sexual (Wilder *et al.*, 2009). D'aquí es desprèn que les femelles d'aranyes que practiquen el canibalisme ho fan principalment perquè poden (són més grans i els mascles estan indefensos durant la còpula) i perquè tenen gana (fig. 4). A causa que alguns grups d'aranyes llop del gènere *Allocosa* presenten una inversió de rols sexuals, cosa que vindria a ser un tipus de transvestisme, s'ha pogut estudiar més profundament la importància de la mida en el canibalisme. En les aranyes llop, són les femelles les que generalment construeixen els nius on hi esperen als mascles, amb els quals poden decidir copular-los o, en cas que no els agradin, canibalitzar-los. Curiosament, en algunes espècies d'*Allocosa*, és el mascle el sexe més gros i el que fa el niu (fig. 5), de manera que llavors és la femella qui busca activament els nius dels mascles



**Figura 4.** Exemple de canibalisme sexual. Femella de l'espècie d'aranya llop *Lycosa hispanica* arrossegant un mascle de la mateixa espècie en els quelícers (fotografia: © Eva de Mas, tots els drets reservats).

i la que, atès el cas, és canibalitzada (Aisenberg *et al.*, 2009; Bidegaray-Batista *et al.*, 2017). Evidentment, els mascles de les aranyes han respost evolutivament al canibalisme tot desenvolupant un seguit d'adaptacions morfològiques i de comportament per evitar ser devorats abans de



**Figura 5.** Exemple d'inversió de rols sexuals. Mascle de l'espècie d'aranya llop *Allocosa senex* dins el niu que ell mateix ha excavat a la sorra, en dunes a platges de les costes d'Uruguai (fotografia: © Marcelo Casacuberta, tots els drets reservats).

la còpula. Un dels casos més coneguts de canibalisme sexual es dona en l'espècie australiana de vídua negra, *Latrodectus hasselti*, on existeix un important dimorfisme sexual. Quan estan copulant, els mascles d'aquesta espècie fan una tombarella, situant el seu opistosoma enfront dels quelícers de la femella, que reacciona menjant-se'l. Tanmateix, les femelles d'aquesta espècie tenen quatre espermateques, la qual cosa no garanteix que un mascle, amb una sola còpula, pugui acaparar tota la descendència. Per tal de poder copular una segona vegada, i omplir així totes les espermateques, garantint-se la fecundació, els mascles han desenvolupat una constricció a l'opistosoma, que els permet sobreviure més temps a l'atac de la femella i copular-hi una segona vegada (Andrade *et al.*, 2005). Una altra estratègia que ha aparegut en certs grups d'aranyes (famílies Pisauridae i Trechaleidae) és l'oferiment de regals, generalment preses embolicades en seda, dels mascles cap a les femelles i que aquestes accepten gràtament per alimentar-se'n (Toft i Albo, 2016). És llavors que el mascle aprofita per realitzar la còpula. Com que aconseguir preses no sempre és fàcil, en alguns grups (p. ex. *Paratrechalea*) els mascles ofereixen regals falsos, consistents o bé només en seda, o bé en restes de presa ja consumida. Tot i que la femella sembla acceptar aquests regals, pot respondre posteriorment i reduir el temps de còpula, la venjança és un plat que se serveix fred. Una forma més extrema que han trobat els mascles per defensar-se és immobilitzar la parella abans de la còpula, generalment embolicant-li les potes anteriors amb seda, el que s'anomena vel nupcial. Estudis recents han demostrat que en l'espècie *Pisaurina mira*, el comportament de lligar les potes de la femella amb seda, beneficia l'èxit reproductor dels mascles, minimitzant el canibalisme (Anderson i Hebets, 2016).

### **Fidelitat fins a la mort: l'evolució de la monogínia a les aranyes**

Tot i que, com hem comentat anteriorment, la majoria d'aranyes copulen amb més d'un individu del sexe contrari (poliàndria i poligínia), la monogínia, és a dir, la còpula exclusiva amb una femella, també ha evolucionat independentment en diferents grups d'aranyes (Miller, 2007). S'ha observat que l'evolució d'aquest comportament es dona sobretot, quan en una espècie amb dimorfisme sexual existeix una proporció esbiaixada de l'abundància a favor dels mascles, ja que, en aquests casos, és difícil poder garantir la paternitat (Schneider i Michalik, 2011). D'altra banda, tots dos factors, dimorfisme i l'esbiaix en l'abundància de mascles, estan probablement correlacionats, ja que el dimorfisme sexual seria una conseqüència de la maduració més ràpida i avançada dels mascles, que alhora suposa un augment de la proporció de mascles madurs en

la població (Miller, 2007). Per tal de garantir l'èxit de la monogàmia, els mascles han desenvolupat diferents estratègies per protegir la paternitat exclusiva. Com que els mascles monògams no tenen cap valor reproductiu residual després de la còpula, poden, per tant, maximitzar la inversió amb qualsevol adaptació, per radical que sigui, que incrementi la paternitat, per exemple, el sacrifici sexual o la mutilació genital. En aquest sentit, s'ha demostrat que en algunes aranyes existeix una relació entre l'emasculació o mutilació genital (mascles castrats) i el canibalisme sexual, per oferiment o mort del mascle (Miller, 2007). Altres estratègies per evitar la promiscuïtat de la femella (és a dir, la poliàndria) inclouen la defensa de la femella d'altres mascles, allargar al màxim la còpula, injectar productes per reduir la possibilitat que la femella torni a copular o taponar els orificis femenins per evitar noves copules, per exemple mitjançant taps de seda o parts del bulb (o el bulb complet) (Nakata, 2016). Un cas extrem d'aquest últim comportament és la mort espontània dels mascles de *Dolomedes tenebrosus*. El mascle d'aquesta espècie queda literalment enganxat a la femella, i per tant, obturant l'orifici genital, cosa que evita de forma radical que la femella pugui copular amb cap altre mascle (Schwartz *et al.*, 2013).

Gegants i nans, paons, promiscuïtat, sexe oral, castració, *bondage*, necrofilia..., en aquest article hem repassat alguns dels sorprenents comportaments i caràcters sexuals extrems que exhibeixen les aranyes, resultat de milions d'anys d'una evolució dirigida a augmentar tant la quantitat com la qualitat de la descendència. Esperem haver contribuït amb aquest treball a familiaritzar el lector a aquests apassionants organismes, per tal de respectar-los i admirar-los, i haver encès una espurna de curiositat per tal de seguir aprofundint en el seu coneixement. Tot i les revelacions sobre la seva vida sexual fetes en aquest article, les aranyes segueixen amagant moltíssims secrets...

### **Agraïments**

Voldria agrair abans que tot a l'Aida Viza haver-me convidat a formar part del cicle de conferències sobre "Sexe, desenvolupament i evolució" organitzades per la Delegació de la Serralada Litoral Central de la ICHN i a en Jordi Corbera per la seva paciència pels meus continus retards en entregar aquest treball i la seva feina d'edició. Un agraïment especial per a l'Enric Planes i la Vanina Tonzo, que van tenir l'amabilitat de revisar l'esborrany de l'article i millorar-lo amb els seus comentaris, correccions i suggeriments. L'Eva de Mas, l'Anita Aisenberg i en Marcelo Cascuberta, i en Gustavo Hormiga els he d'agrair haver estat tan amables en cedir les seves sensacionals fotografies i magnífics dibuixos que han servit per il·lustrar alguns dels aspectes tractats en aquest article.

## Bibliografia

- Aisenberg, A., González, M., Laborda, Á., Postiglioni, R. i Simó, M. 2009. Reversed cannibalism, foraging, and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis*: two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*, 37: 135-138.  
DOI: [10.1636/T08-52.1](https://doi.org/10.1636/T08-52.1)
- Anderson, A.G. i Hebets, E.A. 2016. Benefits of size dimorphism and copulatory silk wrapping in the sexually cannibalistic nursery web spider, *Pisaurina mira*. *Biology Letters*, 12: 20150957.  
DOI: [10.1098/rsbl.2015.0957](https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0957)
- Andrade, M. C., Gu, L. i Stoltz, J. A. 2005. Novel male trait prolongs survival in suicidal mating. *Biology Letters*, 1: 276-279.  
DOI: [10.1098/rsbl.2005.0318](https://doi.org/10.1098/rsbl.2005.0318)
- Arnqvist, G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection. *Nature*, 393: 784-786.  
DOI: [10.1038/31689](https://doi.org/10.1038/31689)
- Bidegaray-Batista, L., Arnedo, M., Carlozzi, A., Jorge, C., Pliscoff, P., Postiglioni, R., Simó, M. i Aisenberg, A. 2017. Dispersal strategies, genetic diversity, and distribution of two wolf spiders (Araneae, Lycosidae): Potential bio-indicators of ecosystem health of coastal dune habitats of South America. A: Viera, C. i Gonzaga, M.O. (eds.), *Behaviour and ecology of spiders*, pp. 109-135. Springer,
- Burger, M. 2007. Sperm dumping in a haplogyne spider. *Journal of Zoology*, 273: 74-81.  
DOI: [10.1111/j.1469-7998.2007.00300.x](https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2007.00300.x)
- Eberhard, W.G. 2004. Male-female conflict and genitalia: failure to confirm predictions in insects and spiders. *Biological Reviews*, 79: 121-186.  
DOI: [10.1017/S1464793103006237](https://doi.org/10.1017/S1464793103006237)
- Eberhard, W.G. i Huber, B.A. 2010. Spider genitalia: precise maneuvers with a numb structure in a complex lock. A: Leonard, J. i Cordoba-Aguilar, A. (eds.), *The evolution of primary sexual characters in animals*, pp. 249-284. Oxford University Press, New York.
- Foellmer, M.W. i Moya-Laraño, J. 2007. Sexual size dimorphism in spiders: patterns and processes. A: Fairbairn, D.J., Blanckenhorn, W.U. i Székely, T. (eds.), *Sex, size and gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism*, pp. 71-81. Oxford University Press, Oxford.
- Gregoric, M., Suen, K., Cheng, R.C., Kralj-Fiser, S. i Kuntner, M. 2016. Spider behaviors include oral sexual encounters. *Scientific Reports*, 6: 25128.  
DOI: [10.1038/srep25128](https://doi.org/10.1038/srep25128)
- Hormiga, G., Scharff, N. i Coddington, J.A. 2000. The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae, Orbiculariae). *Systematic Biology*, 49: 435-462.  
DOI: [10.1080/10635159950127330](https://doi.org/10.1080/10635159950127330)
- Huber, B. 2005. Sexual selection research on spiders: progress and biases. *Biological Reviews*, 80: 363-385.  
DOI: [10.1017/S1464793104006700](https://doi.org/10.1017/S1464793104006700)
- Kokko, H. i Jennions, M.D. 2014. The relationship between sexual selection and sexual conflict. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 6: a017517.  
DOI: [10.1101/cshperspect.a017517](https://doi.org/10.1101/cshperspect.a017517)
- Kuntner, M., Cheng, R.-C., Kralj-Fišer, S., Liao, C.-P., Schneider, J.M. i Elgar, M.A. 2016. The evolution of genital complexity and mating rates in sexually size dimorphic spiders. *BMC Evolutionary Biology*, 16: 1-9.  
DOI: [10.1186/s12862-016-0821-y](https://doi.org/10.1186/s12862-016-0821-y)
- Kuntner, M. i Elgar, M.A. 2014. Evolution and maintenance of sexual size dimorphism: Aligning phylogenetic and experimental evidence. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 2: 26.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2014.00026>
- Mas, E.D., Ribera, C. i Moya-Laraño, J. 2009. Resurrecting the differential mortality model of sexual size dimorphism. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 1739-1749.  
<https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01786.x>
- Miller, J.A. 2007. Repeated evolution of male sacrifice behavior in spiders correlated with genital mutilation. *Evolution*, 61: 1301-1315.  
DOI: [10.1111/j.1558-5646.2007.00115.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2007.00115.x)
- Mouginot, P., Prugel, J., Thom, U., Steinhoff, P.O., Kupryjanowicz, J. i Uhl, G. 2015. Securing paternity by mutilating female genitalia in spiders. *Current Biology*, 25: 2980-2984.  
DOI: [10.1016/j.cub.2015.09.074](https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.09.074)
- Moya-Laraño, J., Halaj, J. i Wise, D.H. 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution*, 56: 420-425.  
DOI: [10.1111/j.0014-3820.2002.tb01351.x](https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01351.x)
- Moya-Laraño, J., Vinković, D., Allard, C.M. i Foellmer, M.W. 2009. Optimal climbing speed explains the evolution of extreme sexual size dimorphism in spiders. *Journal of Evolutionary Biology*, 22: 954-963.  
DOI: [10.1111/j.1420-9101.2009.01707.x](https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2009.01707.x)
- Nakata, K. 2016. Female genital mutilation and monandry in an orb-web spider. *Biological Letters*, 12: 20150912.  
DOI: [10.1098/rsbl.2015.0912](https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0912)
- Rezac, M. 2009. The spider *Harpactea sadistica*: co-evolution of traumatic insemination and complex female genital morphology in spiders. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276: 2697-2701.  
DOI: [10.1098/rspb.2009.0104](https://doi.org/10.1098/rspb.2009.0104)
- Schneider, J.M. i Michalik, P. 2011. One-shot genitalia are not an evolutionary dead end - regained male polygamy in a sperm limited spider species. *BMC Evolutionary Biology*, 11: 197.  
DOI: [10.1186/1471-2148-11-197](https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-197)
- Schwartz, S.K., Wagner, W.E., Jr. i Hebets, E.A. 2013. Spontaneous male death and monogyny in the dark fishing spider. *Biology Letters*, 9: 20130113.  
DOI: [10.1098/rsbl.2013.0113](https://doi.org/10.1098/rsbl.2013.0113)
- Tedore, C. i Johnsen, S. 2012. Weaponry, color, and contest success in the jumping spider *Lyssomanes viridis*. *Behavioural Processes*, 89: 203-211.  
DOI: [10.1016/j.beproc.2011.10.017](https://doi.org/10.1016/j.beproc.2011.10.017)
- Toft, S. i Albo, M.J. 2016. The shield effect: nuptial gifts protect males against pre-copulatory sexual cannibalism. *Biology Letters*, 12: 20151082.  
DOI: [10.1098/rsbl.2015.1082](https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.1082)
- Vollrath, F. i Parker, G.A. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature*, 360: 156-159.  
DOI: [10.1038/360156a0](https://doi.org/10.1038/360156a0)
- Wilder, S.M., Rypstra, A.L. i Elgar, M.A. 2009. The importance of ecological and phylogenetic conditions for the occurrence and frequency of sexual cannibalism. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 40: 21-39.  
DOI: [10.1146/annurev.ecolsys.110308.120238](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120238)