



INTERACCIONES AGONÍSTICAS ENTRE MACHOS DEL OPILIÓN SOLITARIO *Pachyloides thorellii* (OPILIONES, GONYLEPTIDAE)

Estefanía Stanley¹ , Gabriel Francescoli²  y Carlos A. Toscano-Gadea^{*} 

1. Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Uruguay.
2. Sección Etología, Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay.

* Autor para correspondencia: ctoscanogadea@gmail.com

Fecha de recepción: 18 de octubre de 2022

Fecha de aceptación: 03 de julio de 2023

RESUMEN

En especies donde los machos compiten por parejas, se espera que desarrollen comportamientos y/o adaptaciones morfológicas para aumentar su probabilidad de éxito. En el opilión *Pachyloides thorellii* Holmberg, 1878, se han observado enfrentamientos entre machos, aunque no presentan ningún rasgo llamativo de dimorfismo sexual que pueda indicar tal adaptación a la lucha. En este artículo, describimos los encuentros agonísticos entre machos de este pequeño Gonyleptidae solitario y evaluamos si el tamaño corporal relativo influye en la duración y el resultado de la pelea. Las luchas comenzaron con rápidos golpes de las patas II y podían escalar utilizando los tubérculos y espinas de las patas IV, hasta que una o ambas patas quedaban enganchadas. No encontramos relación entre el tamaño corporal de los oponentes y la duración o el resultado de la pelea. Nuestras observaciones sugieren que los encuentros agonísticos en *P. thorellii* están ritualizados y escalan a través de diferentes niveles de agresividad.

Palabras clave: Comportamiento de lucha, peleas entre machos, tamaño corporal, peleas ritualizadas.

ABSTRACT

Agonistic interactions between males of the solitary harvestman *Pachyloides thorellii* (Opiliones, Gonyleptidae). In species where males compete for mates, they are expected to develop behaviors and/or morphological adaptations that serve to increase their probability of success. In the harvestman *Pachyloides thorellii* Holmberg, 1878, male-male confrontations have been observed, however, the males do not present any conspicuous feature of sexual dimorphism that could

indicate such adaptation to the fight. In this article, we describe agonistic encounters between males of this small, solitary Gonyleptidae and assess whether relative body size influences the duration and outcome of the fight. Confrontations began with quick strikes from legs II and could escalate until using the tubercles and spines of legs IV, one or both legs became hooked. We found no relationship between the body size of the opponents and the duration or outcome of the fight. Our observations suggest that agonistic encounters in *P. thorellii* are ritualized and escalate through different levels of aggressiveness.

Keywords: Fighting behavior, male-male fights, body size, ritualized fights.

INTRODUCCIÓN

Una de las consecuencias de la inversión diferencial entre los sexos es la competencia entre los machos por el acceso a las hembras (Trivers, 1972). Esta competencia puede ser indirecta, a través de la capacidad de los machos para encontrar hembras, o directa, por medio de combates que aumentan la probabilidad de que el ganador se aparee con la(s) hembra(s) (Andersson, 1994). En especies donde los recursos valiosos (alimento o sitios de oviposición) para las hembras pueden ser monopolizados de manera rentable por los machos, los machos disputan esos recursos y el ganador se aparee con la hembra que entra al territorio donde se encuentran estos recursos (Buzatto y Machado, 2008; Zatz, Werneck, Macías-Ordóñez y Machado, 2011; Fricke, Adler, Brooks y Bonduriansky, 2015; Neumann y Schneider, 2015). Estos enfrentamientos pueden ocurrir cuando los machos detectan la presencia de la hembra o luego



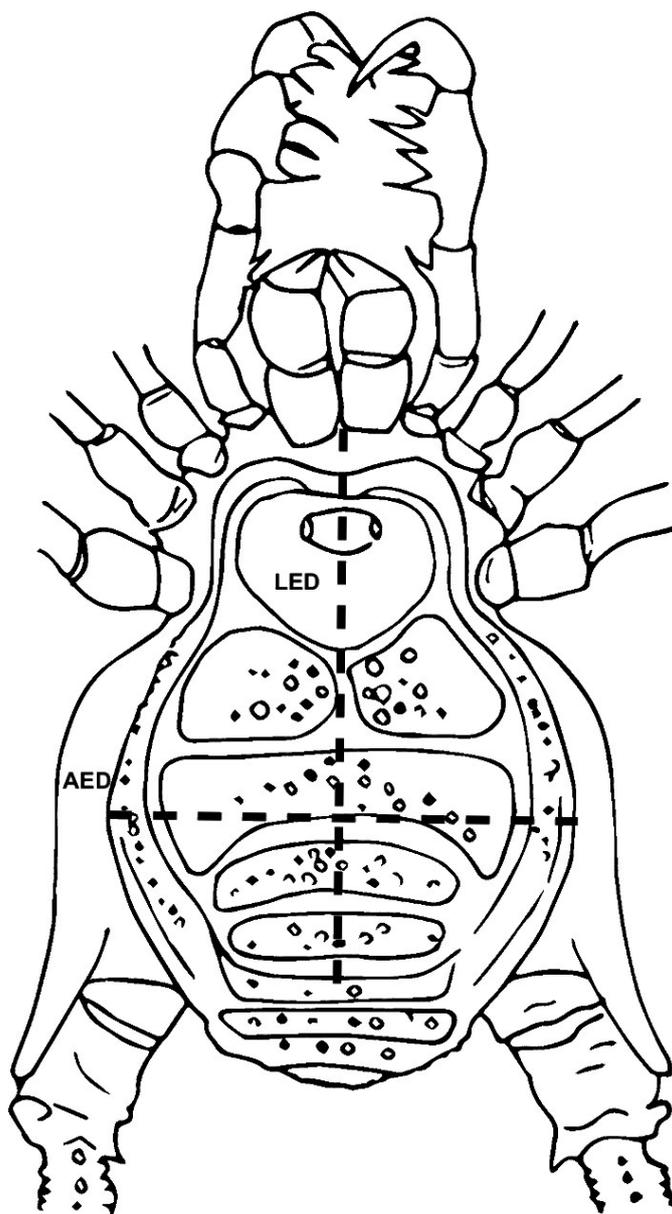


Fig. 1. Medidas tomadas para machos de *P. thorellii*. LED: Largo del escudo dorsal; AED: Ancho del escudo dorsal.

de haberse apareado con ella, cuidando de ella o de sus crías, ahuyentando a potenciales competidores (Mora, 1990; Cross, Jackson, Pollard y Walker, 2007). En todas estas especies se espera que los machos desarrollen y exhiban comportamientos o distintos rasgos de dimorfismo sexual, tales como un mayor tamaño corporal o estructuras que sirvan para inmovilizar, resistir, herir o incluso matar a los rivales (Geist, 1971; Clutton-Brock, 1982; Crespi, 1988). Asimismo, Parker (1974), propuso que, durante los enfrentamientos, los machos pueden evaluar al rival con el fin de gastar la menor energía y enfrentar el

menor riesgo posible en cada encuentro (Enquist y Leimar, 1987).

En los arácnidos, se han observado enfrentamientos entre machos en Araneae y Opiliones. Pérez-Miles y Costa (1992) reportaron enfrentamientos entre machos de la Theraphosidae *Grammostola mollicoma* (actualmente *G. anthracina*, C.L. Koch, 1842). Los enfrentamientos agonísticos consistieron en empujes, vibraciones corporales, golpes con patas y enganche de apófisis tibiales en los quelíceros del oponente. A pesar de lo llamativo de estos comportamientos, no se observaron lesiones

Tabla 1. Medidas de los machos de *P. thorellii* utilizados en las experiencias.

Experiencia	Macho mayor		Macho menor		Diferencia de tamaño corporal (LED M/LED m)
	LED	AED	LED	AED	
1	0,72	0,54	0,68	0,49	1,059
2	0,64	0,49	0,7	0,48	0,094
3	0,71	0,51	0,71	0,49	1,000
4	0,7	0,5	0,67	0,53	1,045
5	0,68	0,52	0,67	0,49	1,015
6	0,7	0,5	0,68	0,48	1,029
7	0,74	0,52	0,73	0,53	1,014
8	0,74	0,54	0,65	0,47	1,138
9	0,68	0,52	0,6	0,48	1,133

entre los oponentes. Los machos de la araña lobo *Schizocosa maltiosa* Tullgren, 1905, realizan escasas interacciones agresivas las cuales involucran el entrecruzamiento de patas y la apertura de quelíceros, pero que se resuelven rápidamente, manteniendo al adversario alejado, evitando mordeduras o lesiones (Costa, 2013). En algunas arañas saltarinas como *Servaea incana* (Keyserling, 1878) o en el teridio *Argyrodes antipodianus* P. Cambridge, 1880, el éxito de estos enfrentamientos se predice observando el tamaño del macho, lo que da como resultado que el macho más grande tenga una mayor probabilidad de ganar el enfrentamiento (Whitehouse, 1997; McGinley, Prenter y Taylor, 2015; Neumann y Schneider, 2015).

Algo similar ha sido observado entre los machos del Phalangidae *Phalangium opilio* Linnaeus, 1758 (Sub Orden Eupnoi). Los machos de este opilión no poseen rasgos dimórficos conspicuos, pero presentan una proyección esclerotizada en forma de cuerno en sus quelíceros, la cual interviene en los enfrentamientos entre machos (Willemart, Farine, Peretti y Gnaspini, 2006). Una vez que los machos se posicionan frente a frente, comienzan a empujarse y golpearse con sus pedipalpos. Durante estos empujones ambos machos evalúan el tamaño del cuerno queliceral, que se correlaciona positivamente con el tamaño del cuerpo y, por lo tanto, con el éxito en la contienda (Willemart et al., 2006).

A diferencia de lo anterior, la mayoría de los miembros de la familia Gonyleptidae (Sub Orden Laniatores), se caracterizan por presentar un marcado dimorfismo sexual. Los machos son grandes, poseen el segundo par de patas más largas que las hembras y las patas posteriores robustas, con varios tubérculos y espinas en sus segmentos basales (Kury y Pinto-da-Rocha, 2007). En esta familia, los machos luchan por el acceso a las hembras o territorios valiosos para las hembras (ver tabla 12.1 en Machado y Macías-Ordóñez, 2007). La mayoría de las descripciones de peleas mencionan a los rivales golpeándose entre sí

con su largo segundo par de patas, ya sea en posición frente a frente, como ocurre en *Serracutisoma proximum* (Mello-Leitao, 1922) y *Acutisoma longipes* Roewer, 1913 (Buzatto y Machado, 2008; Caetano y Machado, 2013), o enfrentando la parte final del cuerpo contra la del oponente, como ocurre en *Longiperna concolor* Mello-Leitão, 1923 y *Promitobates ornatus* Mello-Leitão, 1922 (Machado y Macías-Ordóñez, 2007; Zatz et al., 2011). Más complejas resultan las interacciones macho-macho observadas en *Neosadocus maximus* Giltay, 1928, donde además de golpear al oponente con el segundo par de patas, los machos empujan e intentan sujetar el cuarto par de patas del rival, usando para ello las conspicuas espinas de las coxas ubicadas en su propio cuarto par de patas (Willemart et al., 2009).

Pachyloides thorellii es un pequeño Gonyleptidae muy común en Uruguay, particularmente en la costa del Río de la Plata, que habita ambientes húmedos y oscuros (Ringuelet, 1959; Capocasale y Gudynas, 1993; Toscano-Gadea y Simó, 2004; Aisenberg, Toscano-Gadea y Ghione, 2011). Es una especie polígama, tanto machos como hembras se aparean varias veces dentro de un período reproductivo, y carecen de cuidado parental post-oviposicional (Stanley, 2011; Stanley, Francescoli y Toscano-Gadea, 2016). En esta especie machos y hembras tienen tamaños similares y, a diferencia de lo que sucede en otros goniléptidos, la especie no presenta el marcado dimorfismo sexual característico de la familia (Stanley et al., 2016). El objetivo de este estudio es describir en detalle los encuentros agonísticos entre machos de *P. thorellii* y evaluar la duración y el resultado de dichos enfrentamientos.

MATERIAL Y MÉTODOS

Durante enero del 2008 y enero del 2009 recolectamos manualmente 20 individuos adultos de *P.*

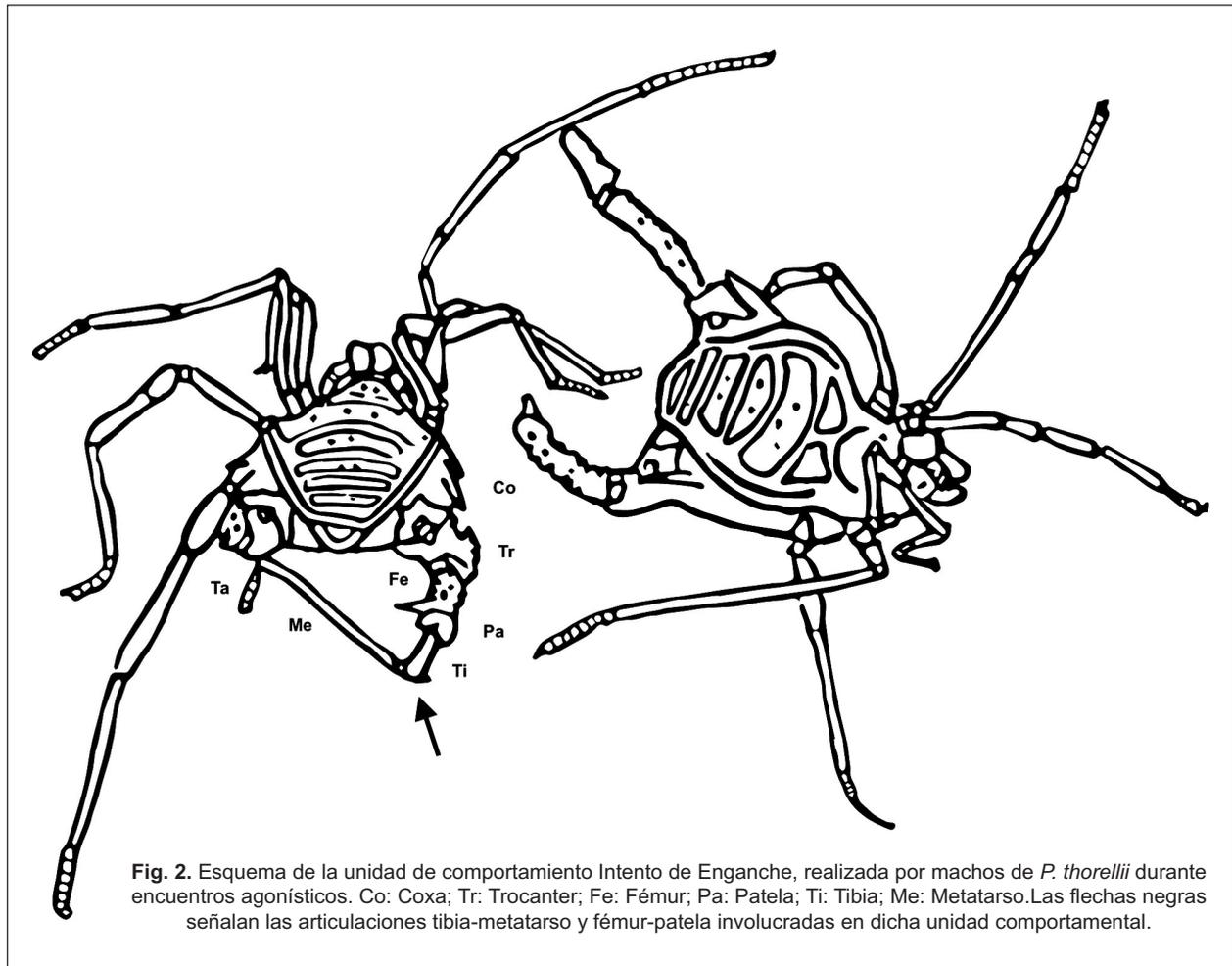


Fig. 2. Esquema de la unidad de comportamiento Intento de Enganche, realizada por machos de *P. thorellii* durante encuentros agonísticos. Co: Coxa; Tr: Trocater; Fe: Fémur; Pa: Patela; Ti: Tibia; Me: Metatarso. Las flechas negras señalan las articulaciones tibia-metatarso y fémur-patela involucradas en dicha unidad comportamental.

thorellii en Marindia, localidad costera del Departamento de Canelones, Uruguay (34°46'S, 55°49'O). Los opiliones fueron recolectados durante el día, en hábitats criptozoicos (restos de construcciones, troncos caídos, hojarasca) y llevados al laboratorio donde fueron mantenidos individualmente en cajas Petri (9 cm x 1,5 cm), con arena como sustrato y un trozo de algodón humedecido con agua como suministro de humedad. Fueron alimentados *ad libitum* una vez por semana con trozos de pepino, *Cucumis sativus* (Cucurbitales, Cucurbitaceae) comida para gatos (First Class®), ejemplares muertos de *Musca domestica* Linnaeus, 1758 (Diptera, Muscidae) y trozos de *Tenebrio molitor* Linnaeus, 1758 (Coleoptera, Tenebrionidae) y *Zophoba morio* Fabricius, 1776 (Coleoptera, Tenebrionidae). En el Laboratorio mantuvimos a los individuos bajo fotoperíodo controlado 12:12 luz/oscuridad. La temperatura y humedad promedio durante el mantenimiento fue de $26,3 \pm 1,8$ °C y $68,6 \pm 9,8$ %, respectivamente.

Los experimentos se realizaron entre mayo de 2008 y mayo de 2009 en recipientes circulares de 14,5 cm de diámetro y 2,5 cm de altura, con una capa de

arena como sustrato y un algodón humedecido con agua como fuente de humedad. Las hembras fueron depositadas en estos recipientes 24-48 h antes de los experimentos para su aclimatación. Inmediatamente antes del comienzo de cada encuentro, dos machos elegidos al azar fueron colocados cuidadosamente dentro de la arena, en lados opuestos y aproximadamente a la misma distancia de la hembra, siguiendo la metodología propuesta por Willemart, Osses, Chelini, Macías-Ordóñez y Machado (2009). Cada experiencia tuvo una duración de 30 minutos si no existían enfrentamientos entre ellos o hasta el final de los enfrentamientos o el apareamiento en el caso de ocurrir. No se retiró a ningún ejemplar durante la duración de todas las experiencias.

Todas las observaciones se realizaron bajo luz roja (40 watts a 50 cm de la arena), fueron grabadas con una cámara Sony Handycam, DCR-SR40 y se tomaron notas de todas las interacciones observadas. Los machos fueron marcados con corrector blanco a base de agua (inocuo para los ejemplares; Perrone, 2016). Registramos si los machos tocaban a la hembra antes del combate y si el apareamiento se producía antes o después del combate. También tomamos nota

Tabla 2. Descripción de las unidades de comportamiento observados durante las enfrentamientos entre machos de *P. thorellii*.

Comportamiento	Descripción
Quiétude	Uno o ambos machos se mantienen en un lugar sin desplazarse y con las patas II extendidas.
Toques con patas I	Toques rápidos, alternados o simultáneos, con las patas I sobre el cuerpo del oponente.
Toques con patas II	Toques suaves, alternados o simultáneos, utilizando las patas II sobre el cuerpo y/o patas del otro macho.
Azotes con patas II	Golpes bruscos y rápidos con las patas II sobre el cuerpo y las patas del otro macho. Estos golpes pueden ser alternados o simultáneos y realizados por uno o ambos machos al mismo tiempo.
Posición defensiva	El macho separa y extiende sus patas IV elevando su cuerpo colocando su abdomen frente al otro macho.
Posición de combate	El macho se ubica lateralmente con respecto al otro macho, con sus cuerpos en sentido opuesto. Flexiona la pata IV más cercana a su oponente a nivel de la articulación fémur-patela, tibia-patela y/o tibia-metatarso. En esta posición quedan expuestas las espinas ubicadas en fémur y coxa de pata IV.
Golpe con pata IV	El macho extiende una de sus patas IV, golpeando el cuerpo del otro macho.
Intento de sujeción	Con los pedipalpos extendidos y elevados, un macho se lanza hacia el dorso o las patas del oponente, flexionándolos inmediatamente luego del contacto.
Intento de enganche	En posición de combate, el macho estira la pata IV opuesta a la flexionada acercando las espinas expuestas del fémur y coxa de esta última al fémur de la pata IV de su oponente. Al contactar el fémur del oponente el macho estira dicha pata cerrando el espacio entre sus espinas sin lograr sujetar el fémur entre ellas. Durante estos intentos los machos realizan Azotes con patas II.
Enganche	El macho realiza Intento de enganche y sujeta el fémur de la pata IV de su oponente entre sus espinas. Durante el enganche los machos realizan Azotes con patas II.
Arrastre	En Enganche, el macho comienza a caminar por el sustrato arrastrando al otro, hasta que se separan.
Escape	El macho se aleja rápidamente al detectar (o ante cualquier contacto con el) otro macho, evitando o finalizando el enfrentamiento.
Limpieza	Los machos deslizan sus patas I, II y/o III por la boca, entre enfrentamientos.

de qué macho inició la pelea (el macho que realizó el primer comportamiento agresivo) y cuál la abandonó primero (el macho que se movió fuera del alcance de su oponente).

Los videos fueron analizados con el programa JWatcher (Versión 1.0, Blumstein, Evans y Daniel, 2000), para describir y discriminar la frecuencia y duración de cada unidad de comportamiento agonístico y la duración del apareamiento si éste ocurría. La temperatura ambiente durante las experiencias fue de 17 ± 2 °C y la humedad ambiental $67,4 \pm 10,4$ %.

Una vez finalizadas las experiencias ambos machos fueron fijados y preservados en etanol al 95% y fotografiados con una cámara digital (Nikon Coolpix 5100) montada en un microscopio estereoscópico (Nikon SMZ-10; Nikon Corp., Tokio, Japón). Tomamos tres fotografías separadas por individuo y usando el software ImageTool (Versión 3.0; Wilcox et al, 1995) medimos la longitud del escudo dorsal (LED) y el ancho (AED) (Fig. 1) como estimaciones del tamaño corporal (Tabla 1) siguiendo lo propuesto por Willemart et al., 2009. La diferencia

de tamaño corporal fue determinada al dividir el LED del macho mayor de la dupla sobre el LED del macho menor (variable independiente) y la relacionamos con la duración de los combates (variable dependiente), mediante regresiones lineales (ver Tabla 1). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa PAST (Versión 1.18, Hammer et al., 2003).

Ejemplares de referencia fueron depositados en la Colección Aracnológica de la Facultad de Ciencias, Montevideo, Uruguay.

RESULTADOS

En total realizamos diez encuentros, de los cuales en nueve oportunidades observamos peleas entre los machos. La duración de las peleas fue muy variable: $670,2 \pm 676,2$ segundos. Identificamos 13 unidades comportamentales las cuales definimos en la Tabla 2. Los enfrentamientos comenzaron con los machos moviendo sus patas II en dirección a sus oponentes y luego de contactar al oponente (Toque

con patas II), azotar repetida y velozmente el cuerpo del oponente (Azotes con patas II) o extender sus pedipalpos y tratar de sujetar al macho rival (Intento de sujeción). Los machos que son atacados pueden responder escapando de la confrontación (Escape) o, girando su cuerpo y exponiendo la parte posterior del cuerpo hacia el atacante. Si el ataque persiste, el macho atacado puede estirar las patas IV y flexionarlas elevando la parte posterior del cuerpo (Posición defensiva) o golpear rápidamente al macho atacante con su último par de patas (Golpe con pata IV).

Si el macho atacado se mantiene en su posición, ambos pueden girar hasta quedar lado a lado, flexionando el cuarto par de patas (Fig. 2) buscando enganchar el fémur del cuarto par de patas de su oponente, utilizando la espina curva de la coxa y los tubérculos presentes en coxa y fémur de la pata IV (Intento de enganche y Enganche). Esta sujeción permite al macho arrastrar a su oponente por el sustrato (Arrastre). En un caso, estando ambos machos en esta posición (Enganche), el macho atacante giró su cuerpo logrando sujetar con su pata libre el fémur de la pata libre del macho atacado. De esta forma ambos contendientes quedaron con sus patas IV enganchadas, el macho atacante se desplazó por el sustrato mientras el atacado quedó en posición invertida en relación al sustrato. A pesar de la intensidad de los enfrentamientos en ningún caso se observó heridas o pérdidas de patas entre los machos combatientes. No encontramos relación entre la diferencia de tamaño y la duración de los enfrentamientos ($r=-0,512$ $b=-0,020$ $p=0,16$).

DISCUSIÓN

Hasta el momento se han observado enfrentamientos entre machos de opiliones en varias especies de las familias Sclerosomatidae (Suborden Eupnoi); Trogulidae (Suborden Dyspnoi); Cranidae, Gonyleptidae y, posiblemente, Cosmetidae (Suborden Laniatores) (Willemart et al., 2006; Machado y Macías-Ordóñez, 2007; García-Hernández y Machado, 2018; Ferreira Pagoti, Portela, Silva Campanha, Morais Dias y Willemart, 2019; Damrom, Sagastume-Espinoza y Longhorn, 2021).

Los enfrentamientos agonísticos observados entre los machos de *P. thorellii* mostraron una amplia variedad de comportamientos similares a los reportados por otras especies de Gonyleptidae y Cranidae (Buzatto, Macías-Ordóñez y Machado, 2013; García-Hernández y Machado, 2018). Los enfrentamientos siempre estuvieron precedidos por el toque con el segundo par de patas, en las cuales existe una gran concentración de quimio y mecanorreceptores de contacto que están involucrados con el reconocimiento del entorno

(Acosta y Machado, 2007; Willemart y Chelini, 2007; Willemart et al., 2009).

En todas las experiencias realizadas, los azotes con patas II sobre el cuerpo del oponente, fueron el primer nivel de agresión. Este comportamiento fue observado en otras especies de Gonyleptidae, ya sea en posición frente a frente, como ocurre en *Serracutisoma proximum* y *Acutisoma longipes*, o enfrentando la parte final de su cuerpo contra la del oponente, como sucede en *Promitobates ornatus* y *Longiperna concolor* (Machado y Macías-Ordóñez, 2007; Buzatto y Machado, 2008; Zatz et al., 2011; Caetano y Machado, 2013). Asimismo, para esta última especie, Zatz et al. (2011) señalan que los azotes permitirían una mutua evaluación de tamaño corporal, resolviendo las peleas en función de las diferencias de tamaño entre los rivales. Esto no parece ser lo que sucede en *P. thorellii*, ya que, si bien todos los enfrentamientos comienzan con este comportamiento, posteriormente prosiguen escalando en intensidad involucrando otros comportamientos. Asimismo, los machos de *P. thorellii* no poseen dimorfismo en el tamaño corporal como el observado en otras especies de Gonyleptidae (Willemart et al., 2009; Zatz et al., 2011; Stanley et al., 2016). Es posible que este comportamiento en *P. thorellii* cumpla con una función distinta a la observada por Zatz et al. (2011), más estudios son necesarios para comprender estas diferencias.

Utilizar las espinas curvas y los tubérculos que los machos poseen en la coxa y fémur del cuarto par de patas para sujetar las patas de los machos oponentes, ha sido reportado para otras especies de Gonyleptidae. Los machos utilizarían los tubérculos y espinas curvas del último par de patas para enganchar al oponente, utilizándolas como pinzas para medir fuerzas con él, arrastrándolo o empujándolo por el sustrato (Willemart et al., 2009; Buzatto, Tomkins, Simmons y Machado, 2014). Sin embargo, la forma en que los machos de *P. thorellii* se posicionan frente al rival para realizar este enganche, es distinta a la observada en otros Gonyleptidae. Mientras en *N. maximus* los machos deben de contraponer la parte posterior de su cuerpo enfrentando las patas IV, en el caso de *P. thorellii* el cuerpo se posiciona lateralmente, junto al del oponente y con la pata IV flexionada, pero en sentidos opuestos. Esta estrategia podría ser el resultado del escaso desarrollo de las espinas de las patas IV observado en *P. thorellii* en comparación con las de *N. maximus* (Willemart et al., 2009; Stanley et al., 2016).

El hecho de que los machos de *P. thorellii* fueran capaces de copular con las hembras tanto antes como luego de haber desplegado comportamientos agonísticos, parece sugerir que las peleas no estarían relacionadas exclusivamente con el acceso a las hembras. Resultados similares al nuestro fueron obtenidos por Willemart et al., (2009) en *N. maximus*.

Considerando esto, y que los machos de *P. thorellii* comenzaron los comportamientos agonísticos solamente luego de haber tocado a su oponente, es posible que los enfrentamientos respondan simplemente a que dos machos estén en cercanía o en contacto. *Pachyloides thorellii* posee hábitos solitarios y, a diferencia de otros Gonyleptidae, no forma agregaciones (Stanley et al., 2016). Estas características podrían transformar a las hembras en un recurso limitado por el cual luchar para acceder a ellas sexualmente. Por lo tanto, la estrategia de los machos podría basarse en alejar a otros machos a medida que se encuentren con ellos desplegando estos comportamientos agonísticos, mientras que al encontrarse con una hembra intenten copularla. Proud y Felgenhauer (2011) en el Manaosbiidae *Rhopalocranus albilineatus* Roewer, 1932, y Silva Fernandes y Willemart (2014) y Dias y Willemart (2016) en los Cosmetidae *Gryne perlata* Mello-Leitão, 1936 y *Gryne coccinelloides* Mello-Leitão, 1935 observaron la presencia de glándulas sexualmente dimórficas en los metatarsos de las patas I y IV, las cuales podrían estar relacionadas con la secreción de feromonas. Estas feromonas serían depositadas sobre el cuerpo y el sustrato por los machos para incrementar la atracción sexual o para demarcar territorios. Por otro lado, los machos del goniléptido *Opisthoplatus prospicius* (Holmberg, 1876) (antes *Discocyrtus prospicius*) son capaces de reconocer la presencia de hembras al contactar con las sustancias químicas depositadas, ya sea en el sustrato o en su cutícula (Fernandes, Stanley, Costa, Toscano-Gadea y Willemart, 2017). Observaciones en detalle sobre el comportamiento de los machos durante el período reproductivo y estudios utilizando microscopía electrónica sobre las patas podrían arrojar luz sobre este punto.

Asimismo, al igual que lo observado por Willemart et al. (2009) para *N. maximus* (especie con marcado dimorfismo en espinas del cuarto par de patas), no fue posible encontrar una relación entre el tamaño de los contendientes y la duración de las peleas. Sin embargo, nuestros resultados pueden estar influenciados por el bajo número de observaciones, un mayor número de experiencias es necesario para consolidar esta observación. Nuevamente, considerando que *P. thorellii* es una especie solitaria, los machos podrían estar enfrentándose por sitios que tengan las condiciones adecuadas para que las hembras ovipongan. Stanley (2011) señaló que las hembras de *P. thorellii* oviponen huevos aislados en lugares extremadamente húmedos donde no exista luz ni corrientes de aire. Este comportamiento de enfrentamientos entre machos por lugares de oviposición ha sido reportado en otras especies de Gonyleptidae como en *Serracutisoma proximum* (Buzatto y Machado, 2008). Más estudios buscando evaluar la territorialidad de los machos, las

características de esos territorios y la selección de lugares de oviposición por parte de las hembras, serán necesarios para arrojar luz sobre este tema.

AGRADECIMIENTOS

Nos gustaría agradecer a Fernando G. Costa por ayudarnos a capturar a los individuos y mejorar significativamente este trabajo discutiendo la idea inicial y los resultados con nosotros. También agradecemos a Fernando Pérez-Miles y Miguel Simó de la Facultad de Ciencias, por permitirnos usar su equipo de laboratorio para la medición de los individuos. Especialmente queremos agradecer a dos revisores anónimos que mejoraron sustancialmente la versión final de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- Aisenberg, A., Toscano-Gadea, C.A., y Ghione, S. (2011). *Guía de Arácnidos del Uruguay*, Ediciones De la Fuga. Montevideo, Uruguay.
- Acosta, L. y Machado, G. (2007). Diet and foraging. En: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado y G. Giribet (Eds) *Harvestmen. The biology of Opiliones* (pp. 309–338). Cambridge, MA: Harvard University Press.
- Andersson, M. (1994). *Sexual Selection*. Princeton: Princeton University Press.
- Blumstein, D.T., Evans, C.S. y Daniel, J.C. (2000). JWatcher, versión 1.0. <https://www.jwatcher.ucla.edu/>.
- Buzatto B.A. y Machado, G. (2008). Resource defense polygyny shifts to female defense polygyny over the course of the reproductive season of a Neotropical harvestman. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 63, 85–94.
- Buzatto, B.A., Macías-Ordoñez, R. y Machado G. (2013). Macroecology of harvestman mating systems. En: R.H. Macedo y G. Machado (Eds.) *Sexual selection: perspectives and models from the neotropics* (pp. 115–162). Elsevier, Amsterdam.
- Buzatto B.A., Tomkins, J.L., Simmons, L.W. y Machado, G. (2014). Correlated evolution of sexual dimorphism and male dimorphism in a clade of Neotropical harvestmen. *Evolution*, 68(6), 1671–1686.
- Caetano, D.S. y Machado, G. (2013). The ecological tale of Gonyleptidae (Arachnida, Opiliones) evolution: phylogeny of a Neotropical lineage of armoured harvestmen using ecological, behavioural and chemical characters. *Cladistics*, 29(6), 589–609.
- Capocasale, R.M. y Gudynas, E. (1993). La fauna de opiliones (Arachnida) del criptozoos de Sierra de las Ánimas (Uruguay). *Aracnología*, 19, 1–15.

- Clutton-Brock, T.H. (1982). The function of antlers. *Behaviour*, 79: 108–121.
- Costa, F.G. (2013). Interacciones entre machos de *Schizocosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae) en contextos sexual y no sexual. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2da. época)*, 22(2), 66–71.
- Crespi, B.J. (1988). Adaptation, compromise, and constraint: the development, morphometrics, and behavioral basis of a fighter-flier polymorphism in male *Hoplothrips karnyi* (Insecta: Thysanoptera). *Behavioral, Ecology and Sociobiology*, 23, 93–104.
- Cross, F.R., Jackson, R.R., Pollard, S.D. y Walker, M.W. (2007). Cross-modality effects during male-male interactions of jumping spiders. *Behavioural Processes*, 75, 290–296.
- Damrom, B.N., Sagastume-Espinoza, K.O. y Longhorn, S.J. (2021). Paternal care in the Neotropical harvestman *Cynorta bromeliacia* (Opiliones: Cosmetidae). *Journal of Arachnology*, 49, 151–155.
- Dias, J.M. y Willemart, R.H. (2016). Do sexually dimorphic glands in the harvestman *Gryne perlata* (Arachnida: Opiliones) release contact pheromones during mating? *European Journal of Entomology*, 113, 184–191.
- Enquist, M. y Leimar, O. (1987). Evolution of fighting behaviour: The effect of variation in resource value. *Journal of Theoretical Biology*, 127, 187–205.
- Ferreira Pagoti, G., Portela, E., Silva Campanha, J., Morais Dias, J. y Willemart, R.H. (2019) On the function of the spoon-shaped pedipalps of harvestmen in the family Cosmetidae (Opiliones, Laniatores). *Journal of Natural History*, 53(33-34), 2087–2098.
- Fernandes, N.S., Stanley, E., Costa, F.G., Toscano-Gadea, C.A. y Willemart, R.H. (2017). Chemical sex recognition in the harvestman *Discocyrtus prospicuus* (Arachnida: Opiliones). *Acta Ethologica*, 20, 215–221.
- Fricke, C., Adler, M.I., Brooks, R.C. y Bonduriansky, R. (2015). The complexity of male reproductive success: effects of nutrition, morphology and experience. *Behavioral Ecology*, 26(2), 617–624.
- Geist, V. (1971). *Mountain Sheep*. Chicago: Chicago University Press.
- Hammer, O., Harper, D.A.T., y Ryan, P.D. (2003). Past Palaeontological Software, version 1.18 <http://folk.uio.no/ohammer/past>.
- Kury, A.B. y Pinto-da-Rocha, R. (2007). Taxonomy: Gonyleptidae. En: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado y G. Giribet (Eds.) *Harvestmen. The biology of Opiliones* (pp. 196–203). MA: Harvard University Press.
- Machado, G. y Macías-Ordóñez, R. (2007). Reproduction. En: R. Pinto-da-Rocha, G. Machado y G. Giribet (Eds.) *Harvestmen. The biology of Opiliones* (pp. 414–454). MA: Harvard University Press.
- McGinley, R.H., Prenter, J. y Taylor, P.W. (2015). Assessment strategies and decision-making in male-male contests of *Servaea incana* jumping spiders. *Animal Behaviour*, 101, 89–95.
- Mora, G. (1990). Paternal care in a Neotropical harvestman, *Zygopachylus albomarginis* (Arachnida, Opiliones: Gonyleptidae). *Animal Behavior*, 39, 582–593.
- Neumann, R. y Schneider, J.M. (2015). Differential investment and size-related mating strategies facilitate extreme size variation in contesting male spiders. *Animal Behaviour*, 101, 107–115.
- Parker, G.A. (1974). Assessment strategy and the evolution of fighting behavior. *Journal of Theoretical Biology*, 47(1), 223–243.
- Pérez-Miles, F. y Costa, F.G. (1992). Interacciones intra e intersexuales en *Grammostola mollicoma* (Araneae, Theraphosidae) en condiciones experimentales. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2ª. época)* 7, 71–72.
- Perrone, L. (2016) Dinámica anual de una población de Opiliones epigeos (*Acanthopachylus aculeatus*) en un área costera del Río de la Plata. [Tesis de Grado]. Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo.
- Proud, D.N. y Felgenhauer, B.E. (2011). Ultrastructure of the sexually dimorphic basitarsal glands of leg I in Manaosbiid harvestmen (Opiliones, Laniatores). *Journal of Morphology*, 272, 872–882.
- Ringuelet, R.A. (1959). Los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, C. Zool.* 5(2), 127–439.
- Stanley, E. (2011). Egg hiding in four harvestmen species from Uruguay. *Journal of Arachnology*, 39, 495–496.
- Stanley, E., Francescoli, G. y Toscano-Gadea, C.A. (2016). Mating behavior of the solitary neotropical harvestman *Pachyloides thorellii* (Arachnida: Opiliones). *Journal of Arachnology* 44, 210–217.
- Silva Fernandes, N. y Willemart, R.H. (2014). Neotropical harvestmen (Arachnida, Opiliones) use sexually dimorphic glands to spread chemicals in the environment. *Comptes Rendus Biologies*, 338(4), 269–275.
- Toscano-Gadea, C.A. y Simó, M. (2004). La fauna de opiliones en un área costera del Río de la Plata (Uruguay). *Revista Ibérica de Aracnología*, 10, 157–162.
- Trivers, R.L. (1972). Parental investment and sexual selection. En: B. Campbell (Ed.) *Sexual*

- Selection and the Descent of Man, 1871-1971* (pp. 136–179). Chicago, IL: Aldine.
- Whitehouse, M.E.A. (1997). Experience influence male-male contests in the spider *Argirodes antipodiana* (Theridiidae: Araneae). *Animal Behaviour*, 53, 913–923.
- Wilcox, D., Dove, B., McDavid, D. y Geer, D. (1995) ImageTool. Versión 3.0. Disponible en: <http://compdent.uthscsa.edu/dig/itdesc.html>.
- Willemart, R.H. y Chelini, M.C. (2007). Experimental demonstration of close-range olfaction and contact in the Brazilian harvestman, *Iporangaia pustulosa*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 123, 73–79.
- Willemart, R.H., Farine, J.P., Peretti, A.V. y Gnaspini, P. (2006). Behavioral roles of the sexually dimorphic structures in the male harvestman, *Phalangium opilio* (Opiliones, Phalangidae). *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1763–1774.
- Willemart, R.H., Osses, F., Chelini, M.C., Macías-Ordóñez, R. y Machado, G. (2009). Sexually dimorphic legs in a Neotropical harvestman (Arachnida, Opiliones): Ornament or weapon? *Behavioural Processes*, 80, 51–59.
- Zatz, C., Werneck, R.M., Macías-Ordóñez, R. y Machado, G. (2011). Alternative mating tactics in dimorphic males of the harvestman *Longiperna concolor* (Arachnida: Opiliones). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 69, 995–1005.

Editor de Sección: Miguel Simó

Material Suplementario LINK

DESCRIPCIÓN DE LOS VIDEOS:

Parte 1: En orden de aparición se observan las unidades comportamentales “Toques con patas II”; “Azotes con patas II” y “Sujeción con pedipalpos”.

Parte 2: En orden de aparición se observan las unidades comportamentales “Posición de combate”; “Intentos de enganche”; “Enganche” y “Arrastre”.