

ERIKA TATIANA CIFUENTES VARGAS

**MODIFICACIÓN COMPORTAMENTAL DE LA ARAÑA *Cryptachaea jequirituba*
(ARANEAE: THERIDIIDAE) INDUCIDA POR EL PARASITOIDE *Zatypota
alborhombarta* (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE)**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

Orientador: Thiago Gechel Kloss

**VIÇOSA - MINAS GERAIS
2023**

**Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca Central da Universidade
Federal de Viçosa - Campus Viçosa**

T

C569m
2023 Cifuentes Vargas, Erika Tatiana, 1995-
Modificación comportamental de la araña *Cryptachaea
jequirituba* (Araneae: Theridiidae) inducida por el parasitoide
Zatypota alborhombarta (Hymenoptera: Ichneumonidae) / Erika
Tatiana Cifuentes Vargas. – Viçosa, MG, 2023.

1 dissertação eletrônica (51 f.): il. (algumas color.).

Texto em espanhol.

Inclui anexo.

Orientador: Thiago Gechel Kloss.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa,
Departamento de Biologia geral, 2023.

Inclui bibliografia.

DOI: <https://doi.org/10.47328/ufvbbt.2023.701>

Modo de acesso: World Wide Web.

1. Aranhas - Comportamento. 2. Teias. 3. Parasitoides.
I. Kloss, Thiago Gechel, 1987-. II. Universidade Federal de
Viçosa. Departamento de Biologia geral. Programa de
Pós-Graduação em Ecologia. III. Título.

CDD 22. ed. 595.44


ERIKA TATIANA CIFUENTES VARGAS

**MODIFICACIÓN COMPORTAMENTAL DE LA ARAÑA *Cryptachaea jequirituba*
(ARANEAE: THERIDIIDAE) INDUCIDA POR EL PARASITOIDE *Zatypota
alborhombarta* (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE)**


Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, para a obtenção do título de *Magister Scientiae*.

APROVADA: 26 de julho de 2023.

Assentimento:

Documento assinado digitalmente
 ERIKA TATIANA CIFUENTES VARGAS
Data: 07/11/2023 10:20:47-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Erika Tatiana Cifuentes Vargas
Autora

Documento assinado digitalmente
 THIAGO GEHEL KLOSS
Data: 07/11/2023 10:32:00-0300
Verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Thiago Gechel Kloss
Orientador

A mis abuelos
Ana Rosa Vargas y Fidenciano Cifuentes
A mi madre María Teresa y hermana Alejandra

AGRADECIMENTOS

Muchas personas hicieron parte de este grandioso y retador proceso...

Quiero agradecer en especial a mi Madre María Teresa y mi hermana Aleja, por ser mi base y motivación siempre. Agradezco inmensamente a toda mi familia, por su apoyo, motivación y por inspirarme siempre a ser mejor tanto profesional como personalmente. Todo lo que he construido hasta hoy es gracias a ellos. Gracias a mi tía Vero por ser la persona más inspiradora para mí, quien me motivo a traspasar fronteras y vencer mis miedos para cumplir mis sueños. A mi tía Diana por ser fuente de valentía y afrontar los desafíos de la vida. A mi tía Javier por ser ejemplo de padre y firmeza.

Mi orientador Thiago, agradezco muchísimo por la oportunidad, por su paciencia, motivación, esfuerzo y dedicación en todo mi proceso. Gracias por ser un excelente orientador y contribuir en mi construcción como científica. Por recibirme sin condición alguna y su disposición en tener mucho más contacto con el español.

Agradezco infinitamente a cada integrante del laboratorio LABECOM, en especial a Alex, Ítalo y Piva. Quienes fueron las primeras personas en conformar el grupo de laboratorio y me acogieron. Gracias por su ayuda y disponibilidad siempre, por las risas y buenos momentos en el laboratorio y fuera de él. Gracias a los demás integrantes que se fueron vinculando durante todo este proceso que sin duda fue muy enriquecedor para mí (Gabi, Gley, Nadia, Evandro, Naiara, Larissa, Aline, Eduardo). En especial a Gley por ayudarme mucho en el diseño gráfico de la estructura de la telaraña.

Agradezco a Nadia por ayudarme siempre a solucionar mis dudas en su mayoría con Rstudio hahahah y por calamar mi mente siempre. Gracias por ser tan especial conmigo.

A Gustavo y Guillerme por ser mis amigos de comida, cine y bebida, ¡¡Gracias!!

Gracias al laboratorio de Ecología, por tener la paciencia y disposición para intentar entenderme cuando no hablaba nada portugués. Por brindarme todo lo que en su momento necesite. A todos los integrantes que más frecuentábamos el laboratorio por las horas de café,

las risas, las llamadas de atención, el intercambio de ideas y conocimiento. Gracias por todo. A Silvia, muchas gracias.

Agradezco a todos los profesores del programa de Pós Graduação en Ecología, de alguna manera hicieron muy enriquecedor mi proceso aquí y de los cuales aprendí, en especial al profe Ricardo, por su amabilidad desde el primer momento que ingresé al programa y al estudiante de doctorado André por su ayuda constante.

Agradezco a mi segunda familia republica Ama Zona, gracias por recibirme con tanto cariño y por hacer mi estadía mucho mejor. Gracias por las noches de largas conversas, por las terapias grupales y bailes en el cuarto, por la comida deliciosa que siempre compartíamos, por las tortas que hace Vitória que se quedaron en mi corazón, por la salsa de ajo de Belle (que es condimento, pero para mí es una salsa jaja), por las risas infinitas con Ana, pelis y comida. Isa gracias por enseñarme a amarme y tener más confianza en mí. Sarah gracias por los momentos compartidos y por tu amabilidad y hacer mi final de año mucho mejor

A mis amigos colombianos que sin duda fueron parte fundamental de este proceso, por nuestras reuniones a comer y sentir menos falta de nuestra familia y país, por apoyarnos siempre y estar el uno para el otro. A Salinas y Milton por recibirme ese día recién llegue al terminal de Viçosa. A Tati por recibirme en su casa y su hospitalidad. A Edi y Shirly por los viajes y diversiones. A Isa, por acompañarme siempre y ser mi compañerita.

Agradezco a la Universidad Federal de Viçosa a través del programa de Pós Graduação em Ecología por el apoyo institucional y logístico para mi investigación.

Agradecemos al Parque Estadual de Itaúnas (PEI-IEEMA) el acceso a las zonas de estudio y a Thairine Mendes-Pereira por su ayuda en el trabajo de campo.

Agradecemos a la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (APQ-00935-18) por los recursos financieros para el desarrollo del proyecto y por la beca de maestría.

A la Coordinación para el Mejoramiento del Personal de Educación Superior (CAPES), para la concesión de la beca.

RESUMEN

CIFUENTES-VARGAS, Erika Tatiana, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, julio de 2023. **Modificación comportamental de la araña *Cryptachaea jequirituba* (Araneae: Theridiidae) inducida por el parasitoide *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera: Ichneumonidae).** Orientador: Thiago G. Kloss.

La capacidad de manipular el fenotipo del huésped por un parasito se va evidenciado en varios linajes filogenéticos de parásitos. Se entiende por modificación cualquier alteración fenotípica, en su comportamiento, morfología y/o fisiología del hospedero la cual promueve a mejorar la aptitud del parasito. Por lo que, la mayoría de los estudios sobre manipulación se basan en esas mudanzas visibles. Además, dichos organismos manipulados no solo sufren pequeñas alteraciones, sino que, son organismos profundamente manipulados, por lo que la alteración no es solo un rasgo fenotípico sino la relación de un conjunto de características las cuales cambian y son generalmente benéficas para el parasito. Uno de esos organismos parasitoides reportados son las avispas Ichneumonidae. Dentro de ellos se encuentran el clado *Polysphincta* quienes son ectoparásitos koinobiontes de arañas adultas. Los cuales promueven un conjunto de alteraciones en la construcción de la telaraña cuando está parasitada por larvas de avispas de tercer instar la cual es llamada “*cocoon web*”. Dicha telaraña parece ser más simple y fuerte aparentemente con el fin de proteger al parasitoide aportando estabilidad y seguridad para no ser quebrada fácilmente por depredadores o factores abióticos. En los últimos años se ha investigado más sobre dicha relación entre parasito-hospedero, para conocer como es el mecanismo de manipulación y sus implicaciones en diversas especies. Por lo que en este estudio describimos un nuevo caso de modificación comportamental en *Cryptachaea jequirituba* parasitada por *Zatypota alborhombarta*. En donde describimos las características de *cocoon web* realizadas por arañas parasitadas y además de compáralas con los diferentes periodos de vulnerabilidad como fase juvenil y durante cuidado parental. Para esto, la fase de campo fue en el Parque Estadual de Itaúnas (PEI)- ES. Colectamos arañas parasitadas por segundo y tercer estadio larvario, individuos no parasitados jóvenes y con cuidado parental (ooteca y crías). Posteriormente se instalaron en una estructura tridimensional que fue diseñada de acuerdo al tamaño de *C. jequirituba*. Encontramos diferencias significativas en los diseños de *cocoon web* en comparación con telarañas no parasitadas, las cuales las telarañas modificadas estaba construidas con menos número total de hilos, menor porcentaje de hilos con pegamento y mayor

porcentaje de hilos con refuerzo en los extremos, junto con mayor presencia de refuerzo en la hoja (refugio). Por otro lado, encontramos diferencias de cocoon web al compararlas con las diferentes fases de la araña, presentando un padrón similar en las características ya mencionada. Siendo así, sugerimos que la modificación no un proceso que este basado en mecanismos asociados con la reproducción o fase juvenil, que puede estar asociado con activación anacrónica de otros procesos o representar simplemente “retener” los individuos en algunas rutinas comportamentales específicas del proceso de construcción de las telarañas

Palabras claves: modificación de telaraña. Cocoon web. Darwin wasps. Orb web spider. Pimplinae.

ABSTRACT

CIFUENTES-VARGAS, Erika Tatiana, M.Sc., Universidade Federal de Viçosa, July, 2023. **Behavioral modification of the spider *Cryptachaea jequirituba* (Araneae: Theridiidae) induced by the parasitoid *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera: Ichneumonidae).** Advisor: Thiago G. Kloss

The ability of a parasite to manipulate host phenotype is evidenced in several phylogenetic lineages of parasites. Modification is understood as any phenotypic alteration in the behaviour, morphology and/or physiology of the host that promotes improved fitness of the parasite. Therefore, most manipulation studies are based on these visible changes. In addition, such manipulated organisms are not only minor alterations, but profoundly manipulated organisms, so that the alteration is not just a phenotypic trait but the relationship of a set of characteristics which change and are generally beneficial to the parasite. One such parasitoid organism reported are the wasps Ichneumonidae. Among them are the clade *Polysphincta* which are koinobiont ectoparasites of adult spiders. They promote a set of alterations in the construction of the web when parasitized by third instar wasp larvae which is called "cocoon web". This web appears to be simpler and stronger, apparently in order to protect the parasitoid by providing stability and security against being easily broken by predators or abiotic factors. In recent years, more research has been done on the parasite-host relationship, to understand the mechanism of manipulation and its implications in different species. Therefore, in this study we describe a new case of behavioural modification in *Cryptachaea jequirituba* parasitized by *Zatypota alborhombarta*. We describe the characteristics of cocoon webs performed by parasitized spiders and compare them with the different periods of vulnerability such as the juvenile phase and during parental care. For this, the field phase was carried out in the Parque Estadual de Itaúnas-ES. We collected second and third larval stage parasitized spiders, unparasitized juveniles and individuals in parental care (egg sac and offspring). They were then installed in a three-dimensional structure that was designed according to the size of *Cryptachaea jequirituba*. We found significant differences in cocoon web designs compared to unparasitized webs, in which the modified webs were constructed with fewer total number of threads, lower percentage of glued threads and higher percentage of threads with end reinforcement, along with higher presence of leaf reinforcement (shelter). On the other hand, we found only differences in cocoon webs when compared with the different stages of the spider. Thus, suggesting that modification

is not a process based on mechanisms associated with reproduction or juvenile phase, which may be associated with anachronistic activation of other processes or simply represent "retaining" individuals in some specific behavioural routines of the web-building process.

Keywords: web modification. Cocoon web. Darwin wasps. Orb web spider. Pimplinae.

SUMARIO

1.	INTRODUCCIÓN GENERAL	11
	REFERENCIAS	19
	Modificación comportamental de <i>Cryptachaea jequirituba</i> (Araneae: Theridiidae) inducida por la avispa parasitoide <i>Zatypota alborhombarta</i> (Hymenoptera: Ichneumonidae)	25
2.	INTRODUCCIÓN	28
3.	MATERIALES Y MÉTODOS	30
	3.1 Área de estudio	30
	3.2 Especie de araña huésped	30
	3.3 Especie de la avispa parasitoide	31
	3.4 Repositorio de los especímenes	31
	3.5 Frecuencia de parasitismo	32
	3.6 Descripción de telarañas modificadas	32
4.	RESULTADOS	35
	4.1 Frecuencia de parasitismo	35
	4.2 Comparación de telarañas de arañas no parasitadas y parasitadas por larvas de diferentes instar	35
	4.3 Comparación de telarañas en diferentes momentos de su historia de vida y modificación de la telaraña	38
4	DISCUSIÓN.....	40
5	CONCLUSIÓN.....	43
	AGRADECIMIENTOS	44
	REFERENCIAS	44
	ANEXOS.....	51

1. INTRODUCCIÓN GENERAL

Modificación comportamental de hospederos inducida por parasitas

La capacidad de manipular el fenotipo del huésped por parte del parásito ha sido un paradigma importante dentro de la biología evolutiva y se ha evidenciado en todos los principales linajes filogenéticos de parásitos (Heil, 2016). Los parásitos, poseen varias características que parecen ser adaptativas con el fin de aumentar la probabilidad de completar su ciclo de vida, por ejemplo: alta fecundidad, mecanismos para localización del hospedador en las etapas propensas para ser infectado y la multiplicación asexual en una etapa del ciclo de vida (Poulin, 1994). Dicha manipulación puede entenderse como cualquier alteración en el fenotipo (comportamiento, morfología y/o fisiología) del hospedero, la cual conlleva a la mejora de la aptitud del parásito y facilitar su transmisión (Poulin, 2010; Thomas et al. 2005). El resultado de un parásito puede ser el cambio del tiempo que un animal pasa en un determinado microhábitat o al realizar un determinado comportamiento. Además de eso, algunos parasitas frecuentemente promueven modificaciones de tropismo básicas en los hospedadores desde respuesta a la luz, humedad, gravedad, hasta movimientos fuertes frente a depredadores (Poulin, 2010). La diversidad de estrategias de manipulación para cada especie está muy relacionada con la biología de cada hospedero.

La manipulación puede observarse desde dos niveles (taxonómico y ecológico). A nivel taxonómico, la manipulación se presenta en la mayoría de los principales linajes de organismo parásitos (Poulin, 2010), donde se ha reportado cierta alteración en organismo como: Acanthocephala, Nematomorpha, Nematoda, Platelminfos (clase Trematoda y Cestoda) y artrópodos. Además, de virus, bacterias y hongos (Moore, 2002). A nivel ecológicos tiene foco en la vía de transmisión ya que en ese momento ocurren pérdidas masivas de estadios larvarios o en etapas del ciclo de vida de los parásitos, provocando una presión selectiva sobre estos. En consecuencia, la presencia de parasitados manipuladores en una población animal puede moldear la evolución del hospedero (Poulin y Thomas, 1999).

Desde el siglo XX se ha discutido sobre el tema e intentando entender la explicación de este mecanismo (Eberhard, 2000a). Poulin (2010), describe tres explicaciones alternativas para los cambios en el comportamiento de un organismo después de ser parasitado: **Primero**, comúnmente llamado “manipulación adaptativa” se refiere a los cambios específicamente provocados por el parásito al hospedador en busca de su beneficio, mejorando la frecuencia de encuentros entre huésped adecuado y su tasa de transmisión. En consecuencia, el comportamiento alterado del huésped se encuentra bajo el control genético del parásito y

representa su fenotipo extendido (Heil, 2016; Poulin, 2010). **Segundo**, el cambio puede ser una respuesta adaptativa del hospedador como forma de eliminar o mitigar sus consecuencias negativas; **tercer**, el cambio del hospedador puede ser solo un subproducto de la patología o involucrar otros mecanismos y aspectos de la infección los cuales por el azar podrían ser resultados imprevistos para la transmisión del parásito y no ser respuestas adaptativas.

Los parásitos pueden utilizar mecanismos directos o indirectos para alterar el comportamiento del huésped (Thomas et al. 2005). De forma **directa** interactúan con el sistema nervioso: el parásito secreta una sustancia neuroactiva que promueve cambios en el comportamiento del huésped (Thomas et al. 2005). Mientras que, de forma **indirecta** afecta los tejidos diferentes de neuronas y músculos, siendo comportamientos que influyen en el desarrollo, metabolismo y/o la inmunidad del hospedador resultando una alteración en el comportamiento. Sin embargo, tanto las formas indirectas como los directos promueven un aumento en la transmisión de parásitos (Adamo, 2002). Por lo tanto, debe haber un equilibrio entre las altas tasas de transmisión y los costes asociados, ya que por ejemplo en la manipulación activa puede resultar costoso para el parásito al limitar energía que puede ser usada para el crecimiento, reproducción o lucha contra el sistema inmunitario del hospedero (Poulin, 1994). Además, existen parasitoides que necesitan hospederos intermediarios para llegar a su hospedero final y completar su ciclo de vida.

La mayoría de los parásitos requieren algún tiempo para desarrollarse sobre los hospederos intermediarios antes de ser infecciosos para el hospedero final. En ese transcurso, el aumento en la transmisión puede aumentar el fitness del parásito. Sin embargo, para que esto suceda, tiene que ocurrir ciertas condiciones, como, el tiempo máximo que el parasitoide puede sobrevivir sobre el hospedero intermediario después de la infección, los costos de alteración, además de las consecuencias de la manipulación (Parker et al. 2009). Siendo así un proceso de *trade-off*, en donde la estrategia de manipulación por el parasitoide sea favorecida para el éxito de transmisión a su hospedero final.

Tipos de manipulación comportamental

En la literatura, podemos observar la existencia de cuatro formas de manipulación comportamental, resumidas en Poulin (2010). **El primer método**, es la transmisión trófica, en donde los estadios larvarios o juveniles viven en el interior de un hospedador intermediario el cual va ser transmitido a un hospedador final, este tipo de manipulación es común en organismos como trematodos, los cestodos, los acantocéfalos y los nematodos (Poulin, 2010). Los estudios con trematodos se volvieron ejemplos clásicos, en la literatura, por ejemplo,

Dicrocoelium dendriticum, usa las hormigas como hospederos intermediarios, promoviendo el desplazamiento hacia la copa del pasto particularmente a temperaturas bajas y mantenerse allí hasta ser predador por rumiantes (ovejas) su hospedero final (Moore, 2002; Wickler, 1976). También, *Leucochloridium paradoxum*, manipula el comportamiento de un caracol que vive en Europa y Norteamérica, alterando la coloración de los tentáculos de su hospedero intermediario, quien realiza movimientos bruscos en respuesta a la luz siendo más evidentes y atractivos para las aves (hospedero final), simulando movimientos de presas potenciales como las orugas (Rennie, 1992).

El segundo método de transmisión es el desplazamiento, es decir abandonar el hospedero terrestre y promover un desplazamiento del hospedero para un hábitat diferente al habitual. Por ejemplo, los grillos *Nemobius sylvestris* cometen un suicidio al buscar y saltar al agua cuando están parasitados por un nematomorfo *Paragordius tricuspidatus*, manipulando su comportamiento permitiendo al gusano terminar su ciclo de vida en el agua (Thomas et al. 2002). Este tipo de mecanismos de manipulación son tan complejas que llaman más la atención debido a todo el proceso involucrado para tener éxito en la manipulación ya sea, al alterar todo el sistema interno o una gran parte para ser eficaz la manipulación más que el propio cambio del comportamiento (Poulin, 2010).

El tercer método es la transmisión vertical, en la que participan generalmente los patógenos que son transmitidos entre hospederos vertebrados por insectos hematófagos, la cual los vectores se alimentan de su hospedero y va transmitiendo al siguiente hospedero mientras se alimenta. Los ejemplos más conocidos por alterar cambios de comportamiento son los virus, protozoos (algunos causantes de la malaria) y nematodos filíaricos (Moore, 1993; Poulin, 2010). Estos últimos son parásitos de vertebrados además de humanos y son transmitidos por artrópodos. Estos parásitos alteran la capacidad de la respuesta inmunitaria por organismos infectados. En consecuencia, presentan problemas de salud debilitantes como: lesiones cutáneas graves y crónicas, daño ocular que puede llegar a quedar ciego (Harnett y Harnett, 2001).

Finalmente, **el cuarto tipo de transmisión es aquel promovido por insectos como avispas y moscas**, quienes alteran el comportamiento del hospedero. Los insectos salen de sus hospederos después de crecer dentro y pupar fuera del hospedero. La manipulación se basa en promover mayor protección para las pupas de los parásitos frente a depredadores o agentes externos, algunos casos pueden ser creando estrategias de protección otros se trasladan para lugares más seguros antes de que el parasitoide emerja o el hospedero permanece cerca para proteger la pupa (Eberhard, 2000b; Poulin, 2010).

La mayoría de los estudios de manipulación del hospedero se basa en las mudanzas visibles ya sea cambios en su morfología, coloración o comportamiento (Palmer et al. 2009; Poulin, 2010; Yanoviak et al. 2008). Ciertos patrones de modificación de comportamiento son completamente nuevos, por ejemplo, construir un tipo de telarañas nuevas por arañas (Eberhard, 2000b). El éxito de transmisión esta influenciado por las características que han sido modificadas en el organismo permitiendo que sean establecidas en la población generación tras generación permitiendo ser beneficioso para el parasitoide. Es decir que en términos evolutivos éxito de transmisión habría favorecido por fuerzas por fuerzas de selección natural (Thomas et al. 2002). En estos tiempos está siendo mucho más interesante entender como es el mecanismo de manipulación más que el propio cambio del comportamiento.

Parasitismo en arañas por avispas Ichneumonidae

La manipulación comportamental ha evolucionado de manera independiente en varios grupos de parásitos, como vimos anteriormente (Thomas et al. 2012). Además de dichos estudios han sido generalmente reportados en insectos parasitoides como Himenópteros, en los cuales incluyen cambios en la preferencia de hábitat, protección por parte del hospedero para las larvas del parasitoide, un mayor consumo de alimento por parte del hospedador y la construcción de estructuras por el hospedero para proteger al capullo (Gonzaga et al. 2017; Matsumoto, 2009). Por ejemplo, existen varios casos de manipulación por avispas parasitas de la subfamilia Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae), esta subfamilia tiene alrededor de 95 géneros y 1500 especies, las cuales son ecto y endoparásitos de insectos holometábolos (Gonzaga et al. 2017). Dentro de esta subfamilia se encuentra el clado *Polysphincta* (Gauld y Dubois, 2006) antes llamado “avispa polysphinctine”, este grupo está compuesto por 25 géneros con distribución cosmopolita (Eberhard y Gonzaga, 2019; Matsumoto, 2016). Este clado son ectoparasitoides koinobiontes exclusivos de arañas adultas (Araneidae, Tetragnathidae, Linyphiidae, Dictynidae, Titanoecidae, Theridiidae, Agelenidae, Clubionidae, Salticidae, Titanoecidae, Cheiracanthiidae (Eberhard y Gonzaga, 2019; Gaione-Costa et al. 2022; Gauld y Dubois, 2006; Matsumoto, 2016).

La manipulación de parásitas de avispas *Polysphincta* en arañas sucede cuando la avispa adulta selecciona una araña apropiada e inyecta una sustancia que paralizando temporalmente a la araña (Eberhard y Gonzaga, 2019; Gonzaga et al. 2010). Mientras la avispa se asegura que no tenga huevos en el cuerpo de la víctima de otras avispas en algún ataque anterior, sí encuentra algún huevo, este puede ser removido (Kloss et al. 2016b). Posteriormente la avispa coloca su

huevo en el abdomen de la araña, luego de unas semanas se convierte en una larva la cual se va alimentando de la hemolinfa de la araña. La araña continua su vida aparentemente normal mientras la larva va creciendo, cuando la larva está en tercer estadio larvario, secreta probablemente una sustancia química en el cuerpo de la araña que altera el comportamiento en la construcción de telaraña la cual es llamada "cocoon web" mientras la araña es devorada (Eberhard y Gonzaga, 2019; Gonzaga et al. 2020). Finalmente, la larva realiza el proceso de pupa y forma un capullo que quedará colgado en la telaraña que fue previamente creada hasta emerger la avispa (Gonzaga et al. 2015a, 2020). Este tipo de estructura aumenta la sobrevivencia del parasitoide durante la fase de pupa (Kloss et al. 2016a; Korenko et al. 2022; Matsumoto, 2009; Sobczak, 2013). Sin embargo, no todos los ataques realizados por las avispas son efectivos, es decir en algunos casos las arañas tejen estructuras en las que las avispas no pueden pasar o las condiciones climáticas (viento) pueden influenciar en el moviendo de la telaraña y reduce el movimiento de la avispa alrededor de la telaraña (Eberhard, 2000a).

En 1771 se publicó por primera vez un estudio sobre parasitismo en arañas y se incluyó la sugerencia de tener algún tipo de manipulación del comportamiento por parte de una avispa polysphinctine (Fig. 1) (De Geer, 1771). Sin embargo, fue una descripción e ilustración simple con poca información. Tiempo después el primer caso bien documentado fue realizado por (Eberhard, 2000a, b) sobre la manipulación de la telaraña *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1841) (Tetragnathidae) parasitada por la avispa *Hymenoepimecis argyraphaga* Gauld, 2000 (Ichneumonidae). La araña construía una telaraña muy diferente la misma noche que la araña era devorada por el parasitoide. Cocoon web presentaba ausencia de hilos pegajosos, hilos saliendo desde el centro del orbe hacia los extremos, algunos de ellos con ramificaciones en las puntas y estaban unidos al sustrato en varios puntos, carecían de líneas circulares en el centro del orbe y dicho centro presentaba como una maraña de hilos. Este conjunto de características promovía a ser una telaraña más reforzada y simple, la cual sugiere la disminución de la mortalidad del parasitoide (Eberhard, 2001; Eberhard, 2000a) (Fig. 2).

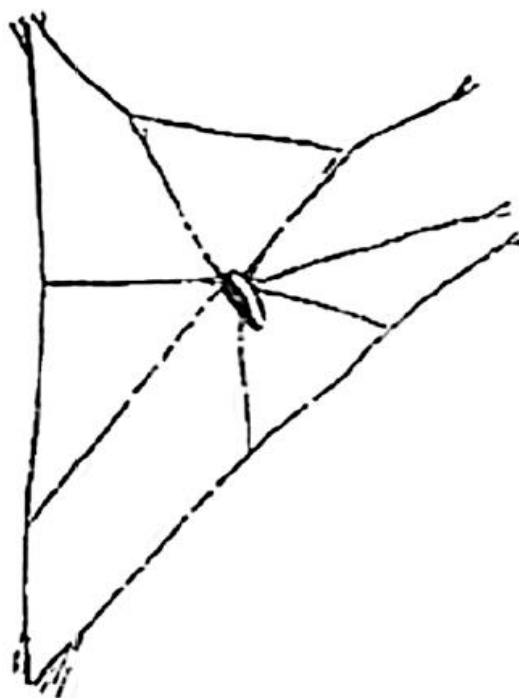


Fig. 1. Telaraña modificada descrita por De Geer 1771 (Gonzaga et al. 2017).

En los últimos años se han desarrollado estudios sobre la relación entre los parasitoides y las arañas en su mayoría en arañas tejedoras de orbe, por ejemplo, Araneidae, Tetragnathidae y Nephilidae, y avispas Ichneumonidas pertenecientes al clado *Polysphincta* (Gauld y Dubois, 2006), generalmente del género *Hymenoepimecis* Viereck, 1912 (Gonzaga, et al. 2015b). Por otro lado, también se encuentran las arañas que realizan otro tipo de telarañas como Theridiidae las cuales son parasitadas por el género *Zatypota* Foerster, 1869 por ejemplo (Eberhard, 2010a, 2010b; Takasuka y Matsumoto, 2011; Takasuka y Watanabe, 2012; Weng y Barrantes, 2007). *Zatypota* posee 51 especies registradas actualmente, de las cuales 24 tienen datos de identidad del hospedador y solo 12 de ellas presentan información de sus interacciones y manipulación (Eberhard y Gonzaga, 2019). Este género, también es conocido por parasitar arañas de la familia Araneidae (Eberhard y Gonzaga, 2019; Gonzaga et al. 2017; Takasuka y Matsumoto, 2011) y otras especies están relacionadas con familias diferentes a Theridiidae. Por ejemplo, la especie holártica *Z. anomala* (Holmgren, 1860) está asociada con especies de la familia Dictynidae en Europa (Korenko, 2017) y la especie japonesa *Z. sulcata*, parasita especies de la familia Linyphiidae (Korenko et al. 2018; Matsumoto y Takasuka, 2010). En la región Neotropical la mayoría de los registros de manipulación comportamental inducido por vespas *Zatypota* ocurre en la familia Theridiidae y han sido descritos en Brasil y Costa Rica (Eberhard y Gonzaga, 2019).



Fig. 2. Telaraña de araña adulta de *Leucauge argyra* A) No parasitada. B) Cocoon web. Eberhard (2000b).

Los diversos diseños de cocoon web promovidos por *Zatypota*, presentan telarañas orbes con hilos radiales unidos en el centro sin tener un orden identificable, además de una reducción de hilos pegajosos (Eberhard y Gonzaga, 2019; Korenko et al. 2015, 2018). Elaboran pequeños refugios con hojas enroscadas, como *Theridium evexum* Keyserling, 1884, o usan varias hojas hasta formar un refugio grande que cubre toda la telaraña de captura como *Anelosimus eximius* y *Anelosimus octavius* Agnarsson, 2006 (Eberhard, 2010). También se han descrito telarañas orbitales de la araña *Trichonephila plumipes* (Latreille, 1804) con pequeñas marañas que incluía una estructura en forma de cubo (Eberhard y Gonzaga, 2019; Korenko et al. 2018). Aunque hay estudios detallados sobre varios parasitoides existen interacciones que siguen siendo desconocidas.

Mecanismo de manipulación en arañas

La manipulación comportamental presenta diversos mecanismos de modificación reflejados en la construcción de diferentes telarañas de organismos no parásitos y parasitados. Los diseños de Cocoon web han registrados similitudes con telarañas de arañas en diferentes periodos de vulnerabilidad, como por ejemplo en el proceso de muda (ecdisis). Una posible explicación hipotética es la hormona ecdisterona, responsable de la renovación de exoesqueletos. Al parecer la avispa inyecta esta sustancia antes de la que la araña realice cocoon web (Eberhard y Gonzaga, 2019). En un estudio realizado por Kloss et al. (2017) se reportaron niveles altos de ecdisona y semejanzas en cocoon web y telarañas de muda en *Cyclosa morretes* Levi, 1999 y *Cyclosa fililineata* Hingston, 1932 (Araneidae) parasitadas por *Polysphincta janzeni* Gauld, 1991 y *Polysphincta purcelli* (Ichneumonidae) respectivamente. Sin embargo, en el caso de *Leucauge volupis* parasitada por *Hymenoepimecis cameroni*, (Delazari, 2022) no encontró diferencias significativas en los niveles ecdisona en comparación con organismos no parasitados. Esto sugiere que el mecanismo de manipulación utilizado por las avispas en arañas no es único y comprende varias estrategias que han sido desarrollado evolutivamente dentro de las avispas Ichneumonidae.

Hasta el momento se registran pocos estudios donde realizan comparaciones en las diferentes fases de historia de vida de una araña. Un estudio realizado por Korenko y Pekár (2011) se llevaron a cabo comparaciones entre telarañas modificadas inducidas por *Zatypota* y telarañas construidas durante otras fases de vida de las arañas. Se observó que *Z. percontatoria*, promueve la construcción de cocoon web en dos especies de Theridiidae. Estas telarañas mostraron similitudes con telarañas construidas por arañas no parasitadas durante momentos de hibernación y ovoposición. También se ha encontrado similitudes entre telarañas de organismos inmaduros de *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) y cocoon web (Gonzaga, et al. 2015b). Al igual que estas similitudes anteriores, Eberhard (2013) destaca semejanzas en telarañas modificadas inducidas por *Acrotaphus tibialis* y telarañas de descanso de su hospedador *Argiope trifasciata* (Forskål) pero un poco más elaborada para protección.

Por lo tanto, nuestros objetivos en este estudio son fueron, describir las características de las telarañas modificadas en las arañas *Cryptachaea jequirituba* (Levi, 1963) parasitadas por *Z. alborhombarta* (Davis, 1895) y comparar con arañas no parasitadas, además de verificar si las telarañas modificadas en *C. jequirituba* son similares con telarañas construidas durante periodos de vulnerabilidad de las mismas, como estado juvenil y cuidado maternal.

REFERENCIAS

- Delazari ÍM (2022) Zumbis da vida real: estudo do mecanismo de manipulação comportamental de aranhas por vespas parasitoides (Monografia). UNIVERSIDADE DO ESTADO DE MINAS GERAIS, Brasil, pp 1-36
- Eberhard WG (2001) Under the influence: webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *J. Arachn* 29(3):354–366. [https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2001\)029\[0354:UTIWAB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2001)029[0354:UTIWAB]2.0.CO;2)
- Eberhard WG (2010a) New types of behavioral manipulation of host spiders by a parasitoid wasp. *Psyche* ID 950614: 1–4. <https://doi.org/10.1155/2010/950614>
- Eberhard WG (2010b) Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: Implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. *Anim. Behav.* 79(2): 375–383. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.10.033>
- Eberhard WG (2013) The Polysphinctine wasps *Acrotaphus tibialis*, *Eruga* ca. *Gutfreundi*, and *Hymenoepimecis tedfordi* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) induce their host spiders to build modified webs. *Ann Entomol Soc Am* 106(5):652–660. <https://doi.org/10.1603/AN12147>
- Eberhard WG (2000b) Spider manipulation by a wasp larva. *Nature* 406(2):200–214.
- Eberhard WG, Gonzaga MO (2019) Evidence that Polysphincta-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. *J Kans Entomol Soc* 91(3):177-191. <https://doi.org/10.2317/0022-8567-91.3.177>
- Eberhard WG (2000a) The Natural (Hymenoptera: History and Ichneumonidae) (Araneae: Behavior of a Parasitoid *Hymenoepimecis of argyraphaga* Plesiometa Tetragnathidae). *J HYM RES* 9(2):220–240.

- Gaione-Costa A, de Pádua DG, Delazari ÍM, Santos ARS, Kloss TG (2022) Redescription and oviposition behavior of an orb-weaver spider parasitoid *Hymenoepimecis cameroni* Townes, 1966 (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Zootaxa* 5134(3):415–425. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5134.3.5>
- Gauld ID, Dubois J (2006) Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): A taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Syst Entomol* 31(3):529–564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.00334.x>
- Gonzaga MO, Cardoso JCF, Vasconcellos-Neto J (2015a) Do parasitoids explain differential abundance of two syntopic orb-weaver spiders (Araneae: Araneidae)? *Acta Oecol* 69: 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.10.001>
- Gonzaga MO, Kloss TG, Sobczak JF (2017) Host Behavioural Manipulation of Spiders by Ichneumonid Wasps. In: Carmen V, Marcelo OG (ed), *Behaviour and Ecology of Spiders*. Springer, pp 417–437. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65717-2_16
- Gonzaga MO, Moura RR, Teixeira Pêgo P, Lee Bang D, Meira FA (2015b) Changes to web architecture of *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Behaviour*, 152(2):181–193. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003238>
- Gonzaga MO, Quero A, Moura RR, Nascimento AL, Meira FA, Pitilin RB, Xavier GM (2020) Ecologia e comportamento de aranhas. In: Heraldo L Vasconcelos (Ed), *Ecologia e conservação dos cerrados, campos e florestas do Triângulo Mineiro e Sudeste de Goiás*. Universidade Federal de Uberlândia, Brasil, pp 221–242. <https://doi.org/10.14393/UFU-978-65-86084-16-0>
- Gonzaga MO, Sobczak JF, Pentead-Dias AM, Eberhard WG (2010) Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis*

- bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethol Ecol Evol* 22(2): 151–165. <https://doi.org/10.1080/03949371003707836>
- Harnett W, Harnett MM (2001) Modulation of the host immune system by phosphorylcholine-containing glycoproteins secreted by parasitic clarial nematodes. *Biochim Biophys Acta* 1539:7–15
- Heil M (2016) Host Manipulation by Parasites: Cases, Patterns, and remaining doubts. *Front Ecol Evol* 4:80. <https://doi.org/10.3389/fevo.2016.00080>
- Kloss TG, Gonzaga MO, De Oliveira LL, Sperber CF (2017) Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *Plos one* 12(2): e0171336. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171336>
- Kloss TG, Gonzaga MO, Roxinol JAM, Sperber CF (2016b) Attack Behavior of Two Wasp Species of the *Polysphincta* Genus Group (Hymenoptera, Ichneumonidae) on their Orb-Weaver Spider Hosts (Araneae, Araneidae). *J Insect Behav* 29:315–324. <https://doi.org/10.1007/s10905-016-9560-6>
- Kloss TG, Gonzaga M, Roxinol JAM, Sperber CF (2016a) Host behavioural manipulation of two orb-weaver spiders by parasitoid wasps. *Anim Behav* 111:289–296. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.11.001>
- Korenko S (2017) First record from Italy of *Zatypota anomala* (Ichneumonidae, Ephialtini), a parasitoid of the cribellate spider *Dictyna pusilla* (Araneae, Dictynidae). *Arachnol. Mitt* 54: 1–4.
- Korenko S, Satrapová J, Zwakhal K (2015) Manipulation of araneid spider web architecture by the polysphinctine parasitoid *Zatypota picticollis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Entomol Sci* 18:383–388. <https://doi.org/doi:10.1111/ens.12132>
- Korenko S, Pekár S (2011) A Parasitoid Wasp Induces Overwintering Behaviour in Its Spider Host. *Plos one* 6(9): e24628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024628>

- Korenko S, Spasojevic T, Pekár S, Walter GH, Korenková V, Hamouzová K, Kolářová M, Kysilková K, Klopstein S (2018) One generalist or several specialist species? Wide host range and diverse manipulations of the hosts' web-building behaviour in the true spider parasitoid *Zatypota kauros* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Insect Conserv Diver* 11(6):587–599. <https://doi.org/10.1111/icad.12307>
- Korenko S, Sýkora J, Kostro-Ambroziak A, Pekár S (2022) Two lines of defense in the pupas of Ichneumonid wasp parasitoids associated with spider hosts. *Front Ecol Evol* 10:1061700. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1061700>
- Matsumoto R (2009) “Veils” against predators: Modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *J Insect Behav* 22(1): 39–48. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9152-1>
- Matsumoto R (2016) Molecular phylogeny and systematics of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Syst Entomol* 41(4): 854–864. <https://doi.org/10.1111/syen.12196>
- Matsumoto R, Takasuka K (2010) Article A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Zootaxa*, 2522: 1–43.
- Moore J (2002) Behavioral Alterations and Parasite Transmission. In: Robert M May, Paul H Harvey (ed) *Parasites and the behavior of animals*. Oxford Series in Ecology and Evolution, New York, pp 35–88
- Moore J (1993) Parasites and the Behavior of Biting Flies. *J Parasitol* 79(1):1-16. <https://doi.org/10.2307/3283270>
- Palmer CV, Roth MS, Gates RD (2009) Red Fluorescent Protein Responsible for Pigmentation in Trematode-Infected *Porites compressa*. *Biol Bull* 216(1):68-74

- Parker GA, Ball MA, Chubb JC, Hammerschmidt K, Milinski M (2009) When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? *Evolution* 63(2): 448–458
- Poulin R (1994) The evolution of parasite manipulation of host behaviour: A theoretical analysis. *Parasitology* 109, S109-S118
- Poulin R (2010) Parasite Manipulation of Host Behavior: An Update and Frequently Asked Questions. *Adv Study Behav* 41(C): 151–186. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41005-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0)
- Poulin R, Thomas F (1999) Phenotypic Variability Induced by Parasites: *Parasitology Today*, 15(1):28–32. [https://doi.org/10.1016/S0169-4758\(98\)01357-X](https://doi.org/10.1016/S0169-4758(98)01357-X)
- Rennie J (1992) Living together: Parasites and their hosts have devised many odd strategies- perhaps even sex-in their endless game of adaptive one-upsmanship. *Sci. Am* 266(1):122–133.
- Sobczak J F (2013) Estudos biológicos e ecológicos da interação entre *Nephila clavipes* (Araneae, Nephilidae) e o parasitoide *Hymenoepimecis bicolor* (hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) (Tesis de doctorado). Universidade Federal de São Carlos, Brasi, pp 1–125
- Takasuka K, Matsumoto R (2011) Lying on the dorsum: Unique host-attacking behaviour of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *J Ethol* 29:203–207. <https://doi.org/10.1007/s10164-010-0263-8>
- Takasuka K, Watanabe K (2012). New Records of *Zatypota albicoxa* (Hymenoptera, Ichneumonidae) and its Potential Host Spider *Parasteatoda tepidariorum* (Araneae, Theridiidae) from Vietnam. *Jpn J syst Ent* 18(2): 447–450. <https://www.researchgate.net/publication/277479988>
- Thomas F, Adamo S, Moore J (2005) Parasitic manipulation: Where are we and where should we go? *Behav Processes* 68:85–199. <https://doi.org/10.1051/medsci/200521121022>

- Thomas F, Schmidt-Rhaesa A, Martin G, Manu C, Durand P, Renaud F (2002) Do hairworms (Nematomorpha) manipulate the water seeking behaviour of their terrestrial hosts? Parasites and host behaviour. *EVOL BIOL* 15:356–361. <https://doi.org/10.1046/j.1420-9101.2002.00410.x>
- Thomas F, Rigaud Thierry, Brodeur J (2012) Evolutionary routes leading to host manipulation by parasites. In: David P Hughes, Jacques Brodeur, Frédéric Thomas (ed.) *Host manipulation by parasites*. Oxford University Press, UK
- Weng JL, Barrantes G (2007) Natural History and Larval Behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *J HYM RES* 16(2):327–336.
- Wickler W (1976) Evolution-oriented Ethology, Kin Selection, and Altruistic Parasites. *Tierpsychol* 42: 206-214. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1976.tb00966.x>
- Yanoviak SP, Kaspari M, Dudley R, Poinar G (2008) Parasite-Induced Fruit Mimicry in a Tropical Canopy Ant. *Am. Naturalist* 171(4):536–544. <https://doi.org/10.1086/528968>

**Modificación comportamental de *Cryptachaea jequirituba* (Araneae: Theridiidae)
inducida por la avispa parasitoide *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera:
Ichneumonidae)**

Artículo será sometido al Journal of Ethology

**Modificación comportamental de *Cryptachaea jequirituba* (Araneae: Theridiidae)
inducida por la avispa parasitoide *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera:
Ichneumonidae)**

Erika Tatiana Cifuentes Vargas^{1,5}, Diego Galvão de Pádua², Adalberto José dos Santos³,
Aline Damasceno⁴, Thiago Gechel Kloss^{5*}

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

² Centro de Investigación de Estudios Avanzados del Maule, Vicerrectoría de Investigación y Postgrado, Universidad Católica del Maule, Talca, Maule, Chile.

³ Departamento de Zoologia, Instituto de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Minas Gerais, Belo Horizonte, Brazil.

⁴ Escola Superior São Francisco de Assis, Santa Teresa, Espírito Santo, Brazil.

⁵ Laboratório de Ecologia Comportamental, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, Minas Gerais, Brazil.

*Correspondence: Thiago G. Kloss, Departamento de Biologia Geral, Universidade Federal de Viçosa - UFV, Av. Peter Henry Rolfs s/n, Campus Universitário, CEP 36570-900, Viçosa, Minas Gerais, Brazil, thiago.kloss@ufv.br

Resumen

Las avispas Ichneumonidae del clado *Polysphincta* (Pimplinae) son ectoparasitoides koinobiontes exclusivos de arañas. Estas avispas inducen alteraciones comportamentales y promueve la construcción de una telaraña modificada “cocoon webs”. Parece ser telarañas resistentes y apropiadas para el cuidado y supervivencia del capullo del parasitoide. En este estudio, describimos un nuevo caso de modificación comportamental en *Cryptachaea jequirituba* (Araneae: Theridiidae) parasitada por *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera: Ichneumonidae). Evaluamos si existía modificación en la construcción en las telarañas, por lo que realizamos comparaciones entre telarañas de arañas adultas no parasitadas con arañas parasitadas por segundo y tercer estadio larvario. Seguido, analizamos si “cocoon web” están relacionadas con telarañas construidas en períodos de vulnerabilidad de las arañas, como fase juvenil y durante cuidado maternal (con ooteca o crías). Colectamos arañas parasitadas por larvas de segundo y tercer estadio larval, individuos jóvenes, adultos y con cuidado maternal no parasitadas. Estructuras de cocoon web de *C. jequirituba*, presentó menor número de hilos y menor porcentaje de hilos con pegamento, mayor porcentaje de hilos con ramificaciones y mayor presencia de refuerzo en la hoja (refugio), siendo probablemente características importantes que les permite mayor resistencia y estabilidad para no ser quebrada fácilmente ya sea por lluvia o depredadores. Destacamos que las telarañas cocoon webs difieren de las telarañas normales durante los diversos momentos de vida de la araña. Eso sugiere que los mecanismos de manipulación pueden ser momentos de interrupción en la rutina de la construcción de la telaraña y no, a mecanismos que se asocia con procesos de reproducción o fase juvenil.

Palabras claves: Modificación de la telaraña, cocoon web, Darwin wasps, Orb web spider, Pimplinae.

2. INTRODUCCIÓN

Manipular el comportamiento del hospedador por parte de un parásito se refiere a cualquier alteración del fenotipo del hospedador, que beneficie al parásito, facilitando así la transmisión o dispersión de éste, hasta la finalización de su ciclo de vida (Poulin, 2010). Dichos cambios fenotípicos de naturaleza comportamental, morfológicos o fisiológicos, abarcan desde pequeñas variaciones en el gasto energético durante actividades específicas hasta la ejecución de comportamientos complejos por parte de los hospederos (Thomas et al. 2005). La capacidad de manipulación ha evolucionado de manera independiente en diversos grupos de parásitos como hongos, neméteres, moscas acroceras, avispas calcidicas y avispas icneumonidas (Eberhard y Gonzaga, 2019; Moore, 2002; Poulin, 2000).

Entre los grupos de parasitas que manipulan el comportamiento de los hospederos más estudiados en los últimos años, están las avispas Ichneumonidae (Pimplinae), o avispas de Darwin (Klopfstein et al. 2019) del clado *Polysphincta* (sensu Gauld y Dubois, 2006). El clado es constituido por ectoparasitoides koinobiontes exclusivos de arañas adultas, de las familias Araneidae, Tetragnathidae, Linyphiidae, Dictynidae, Titanoecidae, Theridiidae, Agelenidae, Clubionidae, Salticidae, Titanoecidae, Cheiracanthiidae (Eberhard y Gonzaga, 2019; Gaione-Costa et al. 2022; Matsumoto, 2016). Este clado *Polysphincta* posee alrededor de 300 especies distribuidas en 25 géneros con una distribución cosmopolita (Gaione-Costa et al. 2022; Kloss et al. 2022; Pádua 2022; Matsumoto 2016; Mohammadi-Khoramabadi et al. 2022). Estas avispas atacan arañas causando una parálisis temporal, colocando un huevo en el prosoma o apistosoma donde crece por una semana o más, mientras se alimenta de la hemolinfa de la araña (Eberhard 2010a, b; Gonzaga et al. 2015a; Weng y Barrantes 2007). Aparentemente el parasitoide no afecta el comportamiento de su hospedero hasta que la larva madura (etapa larval final) donde induce una alteración comportamental en su hospedero y promueve la construcción de una telaraña modificada llamada “cocoon webs” (Eberhard y Gonzaga 2019; Gonzaga et al. 2010, 2016). Seguidamente, el parasitoide mata al hospedero y construye un capullo único dentro de la telaraña modificada (Eberhard, 2010a; Kloss et al. 2018; Takasuka et al. 2018). En algunos casos las cocoon webs permiten mayor estabilidad con el fin de brindar seguridad contra depredadores y/o factores abióticos, además que puede probablemente permitir la sobrevivencia de la pupa (Kloss et al. 2016; Korenko et al. 2022; Matsumoto, 2009; Sobczak, 2013).

Teniendo en cuenta la cantidad de información registrada sobre las modificaciones comportamentales de arañas por avispas en los últimos años (Eberhard y Gonzaga, 2019;

Gonzaga et al. 2017), la descripción sobre las telarañas modificadas y las telarañas construidas en diferentes fases de vida de las arañas son investigaciones inusuales. Por las cuales hay una falta de evidencia y comprensión sobre cómo estos patrones evolucionaron y cómo pueden influenciar en las interacciones hospedador-parásito. Por ejemplo, el género *Zatypota* presenta el mayor número de especies del clado *Polysphincta*, el cual posee 52 especies registradas actualmente (Yu et al. 2012; Sobczak et al. 2019), de las cuales 24 tienen datos de identidad del hospedador y solo 12 de ellas presentan información de sus interacciones y manipulación (Eberhard y Gonzaga 2019). A pesar de estas descripciones, entre telarañas modificadas inducidas por *Zatypota* con telarañas construidas durante otras fases de vida de las arañas solo fueron reportados en interacciones comprendidas para la avispa *Z. percontatoria* (Müller). Korenko y Pekár (2011) observaron la construcción de cocoon web en dos especies de theridiídeos, presentan similitudes con telarañas construidas por arañas no parasitadas durante momentos de hibernación y ovoposición. Este hecho sugiere que el comportamiento modificado observado en arañas parasitadas puede ser apenas la expresión de rutinas comportamentales asociadas con diferentes fases y condiciones de la vida de las arañas hospedera.

Zatypota son conocidos principalmente parasitoides de arañas de las familias Theridiidae, Araneidae (Eberhard y Gonzaga 2019; Gonzaga et al. 2017; Korenko y Giovanni 2019; Korenko y Pekár 2011; Sobczak et al. 2019; Villanueva-Bonilla et al. 2021) y otras especies están relacionadas con familias diferentes a Theridiidae. Por ejemplo, la especie holártica *Z. anomala* (Holmgren) está asociada con especies de la familia Dictynidae en Europa (Korenko 2017; Korenko et al. 2022) y la especie japonesa *Z. sulcata* (Matsumoto) parasita especies de la familia Linyphiidae (Korenko et al. 2018; Matsumoto y Takasuka 2010). En la región Neotropical la mayoría de los registros de manipulación comportamental inducido por vespas *Zatypota* ocurre en la familia Theridiidae y han sido descritos en Brasil y Costa Rica (Eberhard y Gonzaga, 2019). Theridiidae presenta similitud en tamaño corporal, patrón fenológico y de construcción de telaraña de captura, pero difieren en la construcción de defensa (Korenko y Pekár, 2011). Esta familia mantiene una estrecha relación con parasitoides del género *Zatypota*.

Los diversos diseños de cocoon web promovidos por *Zatypota*, presentan telarañas con patrones variados, como telarañas con hilos radiales en el centro sin tener un orden identificable, además de una reducción de hilos pegajosos (Eberhard y Gonzaga, 2019; Korenko et al. 2015, 2018). Elaboran pequeños refugios con hojas enroscadas, por ejemplo, *Theridion evexum*

Keyserling (Theridiidae), o usan varias hojas hasta formar un refugio grande que cubre toda la telaraña de captura como *Anelosimus eximius* (Keyserling) (Theridiidae) y *A. octavius* Agnarsson, (Theridiidae) (Eberhard, 2010a). En otros casos de telarañas orbitales de Araneidae, por ejemplo, *Trichonephila plumipes* (Latreille), construyen pequeñas marañas que incluía una estructura en forma de cubo (Eberhard y Gonzaga, 2019; Korenko et al. 2018).

Conocer detalladamente los registros de manipulación comportamental en diversas especies nos ayuda a entender más sobre el mecanismo de manipulación y confirmar si existen patrones establecidos que nos permita comprender un poco más sobre la evolución de estas interacciones. Por consiguiente, nuestro objetivo en este estudio fue: describir características de la modificación en la telaraña construida promovida por *Zatypota alborhombarta* (Davis, 1895) en *Cryptachaea jequirituba* (Levi, 1963) y comparada con arañas no parasitadas. Si existe dicha diferencia con telarañas parasitadas nosotros esperaríamos encontrar que las cocoon web podrían ser similares y estar relacionadas algún momento de historia de vida de la araña, como telarañas construidas por arañas jóvenes y con cuidado maternal. Telarañas constituidas por menor número total de hilos, menor número con pegamento, un aumento de hilos con refuerzo y menor número de hilos laterales. Además, nosotros presentamos la prevalencia de parasitismo de *Z. alborhombarta* (Davis, 1895).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Área de estudio

El estudio se realizó en el Parque Estadual de Itaúnas (PEI) bajo la gestión del Instituto Estadual de Medio Ambiente y Recursos Hídricos (IEMA). El PEI está localizado en el distrito Itaúnas, en la ciudad Conceição da Barra, Espírito Santo (18° 25'06" S; 39° 42' 26" W), tiene un área de 3.481 ha y temperatura que oscila entre 21,7°C a 26,7°C. Presenta bioma de bosque Atlántico y varios ecosistemas como restinga, manglar, dunas, bosque de tablas y humedales (CEPEMAR, 2004). La manipulación experimental y el trabajo en campo fueron realizados con el permiso del sistema de las arañas número GRN no 007-2021 por el instituto IEMA.

3.2 Especie de araña huésped

Cryptachaea jequirituba (Levi, 1963), tiene una distribución en Paraguay, Argentina y Brasil (World Spider Catalog, 2023). El género *Cryptachaea* contiene 90 especies registradas

(World Spider Catalog, 2023) y se encuentra en zonas preferiblemente iluminadas. Las telarañas son pequeñas, irregulares y a pocos centímetros del suelo y siempre con un refugio central formado por una hoja enrollada en forma de protección (Santanna et al. 2019) (Fig. 3A).

3.3 Especie de la avispa parasitoide

Zatypota alborhombarta (Davis, 1895) es una especie de Darwin wasp del Nuevo Mundo (USA, Mexico, Costa Rica, y Brasil) (Yu et al. 2012). En Brasil está distribuida en las regiones Sudeste y Sul (Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil-CTFB, 2023). La especie es caracterizada principalmente por tener cabeza con la cara inferior y las órbitas frontales de color blanco amarillento (la raya orbital frontal se extiende hacia atrás más allá de la parte superior del ojo para curvarse ligeramente hacia dentro detrás de los ocelos), mesosoma de color marrón rojizo, con el margen anterolateral del mesoscutum y la base del notaulus ampliamente de color amarillo blanquecino y tegula y prominencia subalar blanquecinas, carina occipital completa, ala anterior con 2rs-m más anchos que largos, propodio con carina longitudinal bien desarrollada, carina pleural fuertemente desarrollada antes del espiráculo propodeal (Gauld, 1991) (Fig. 3B)

A



B



Fig. 3. Objetos de estudio. A) *Cryptachaea jequirituba* (Levi, 1963) parasitada. B) *Zatypota alborhombarta* (Davis, 1895).

3.4 Repositorio de los especímenes

Depositamos los especímenes de *Cryptachaea jequirituba* en la colección de arácnidos del Centro de Coleções Taxonômicas da Universidade Federal de Minas Gerais (UFMG), Belo

Horizonte, Minas Gerais, Brasil (A.J. Santos, curador) y especímenes de *Z. alborhombarta* en la colección entomológica de la Universidade Federal do Espírito Santo (M. Tavares, curador).

3.5 Frecuencia de parasitismo

La frecuencia de parasitismo en arañas se realizó por búsqueda activa diurna evaluando todos los individuos encontrados de *C. jequirituba*. La colecta se realizó verificando si las arañas estaban parasitadas abriendo las hojas que usan como refugio durante la noche y verificamos en el abdomen si tenían un huevo o larva identificable. El área muestreada fue de aproximadamente 3 ha durante tres días del mes abril del 2022, junto con tres investigadores dentro del Parque Estadual de Itaúnas, próximo al río Itaúnas. La frecuencia de parasitismo fue obtenida por un sumatoria de los organismos parasitados colectados por día y dividido por el total de especies encontradas.

3.6 Descripción de telarañas modificadas

Colectamos em campo arañas hembras parasitadas por larvas de segundo y tercer instar, hembras adultas no parasitadas, arañas adultas no parasitadas con crías y/o ooteca y arañas jóvenes no parasitadas. Las colectas fueron realizadas próximas a la Trilha Almescar, en enero de 2018 y abril del 2022. Durante las colectas de campo, las arañas fueron colocadas en tubos de plásticos tipo Falcon (500ml) y posteriormente instaladas en estructuras tridimensionales (\approx 12cm de altura) y una base cilíndricas de icopor cubierta con papel negro (\approx 12cm de diámetro), las cuales fueron previamente diseñadas de acuerdo con el tipo de telaraña de *C. jequirituba* (Fig. 4 y Fig. S1).

Las arañas se instalaron en las estructuras uniendo el hilo transversal de la estructura previamente diseñada junto con el hilo central que sostienen a la hoja enrollada, en donde la araña se mantiene dentro y es usada como refugio. Cada individuo colectado fue colocado en las estructuras en el PEI dando prioridad a las arañas que estaban con larvas de tercer instar. Posteriormente se continuo el experimento en el laboratorio de Ecología de la Universidade Federal de Viçosa (UFV), colocando todas las arañas colectadas en campo en las estructuras elaboradas. Para las arañas no parasitadas y parasitadas por larvas de segundo instar, monitoreamos y registramos el primer diseño de telaraña construidas en el laboratorio. Las telarañas construidas por arañas parasitadas por larvas de tercer instar fueron descritas después de la muerte de las arañas hospederas. Todos los individuos parasitados fueron alimentados con

hormigas cada dos días. Registramos que todas las arañas parasitadas murieron por el parasitoide y las larvas del parasitoide quedaron fijamente en la telaraña formando capullo, luego estas eran colocadas en tubos falcón de 50 ml hasta emerger la avispa adulta. Para la visualización de la telaraña, estas fueron cubiertas con almidón de maíz, se fotografiaron y registraron la respectiva información (Eberhard, 1976).

Para nuestro primero objetivo, comparamos las estructuras de las telarañas tejidas por hembras adultas de *C. jequirituba*, sin un cuidado maternal o individuo joven. Se comparó i) telarañas de individuos no parasitados; ii) parasitados por larvas de segundo instar; iii) parasitadas por larvas de tercer instar “cocoon webs”. En las telarañas evaluamos las siguientes características: (1) número total de hilos; (2) Número de hilos laterales que salen a partir de la hoja, los cuales son anclados a la estructura lateral y no en el suelo; (3) proporción de hilos con pegamento en los extremos “estructuras en forma de bola con pegamento que ayudan a atrapar presas”; (4) proporción de hilos de anclaje con ramificación y (5) presencia de refuerzo en la hoja de refugio, se refiere a una estructura con varios hilos que permite que la hoja tenga mayor seguridad para que no caer fácilmente al suelo (Fig. 4 y Fig. S1).

Con el fin de identificar si existen diferencias en la construcción de telarañas en los diferentes periodos de vulnerabilidad de la araña durante su vida, comparamos las mismas características mencionadas anteriormente entre telarañas de cocoon web y telarañas de hembras con cuidado maternal (con ooteca o crías), telarañas de individuos jóvenes y telarañas de arañas no parasitadas sin ningún cuidado maternal.

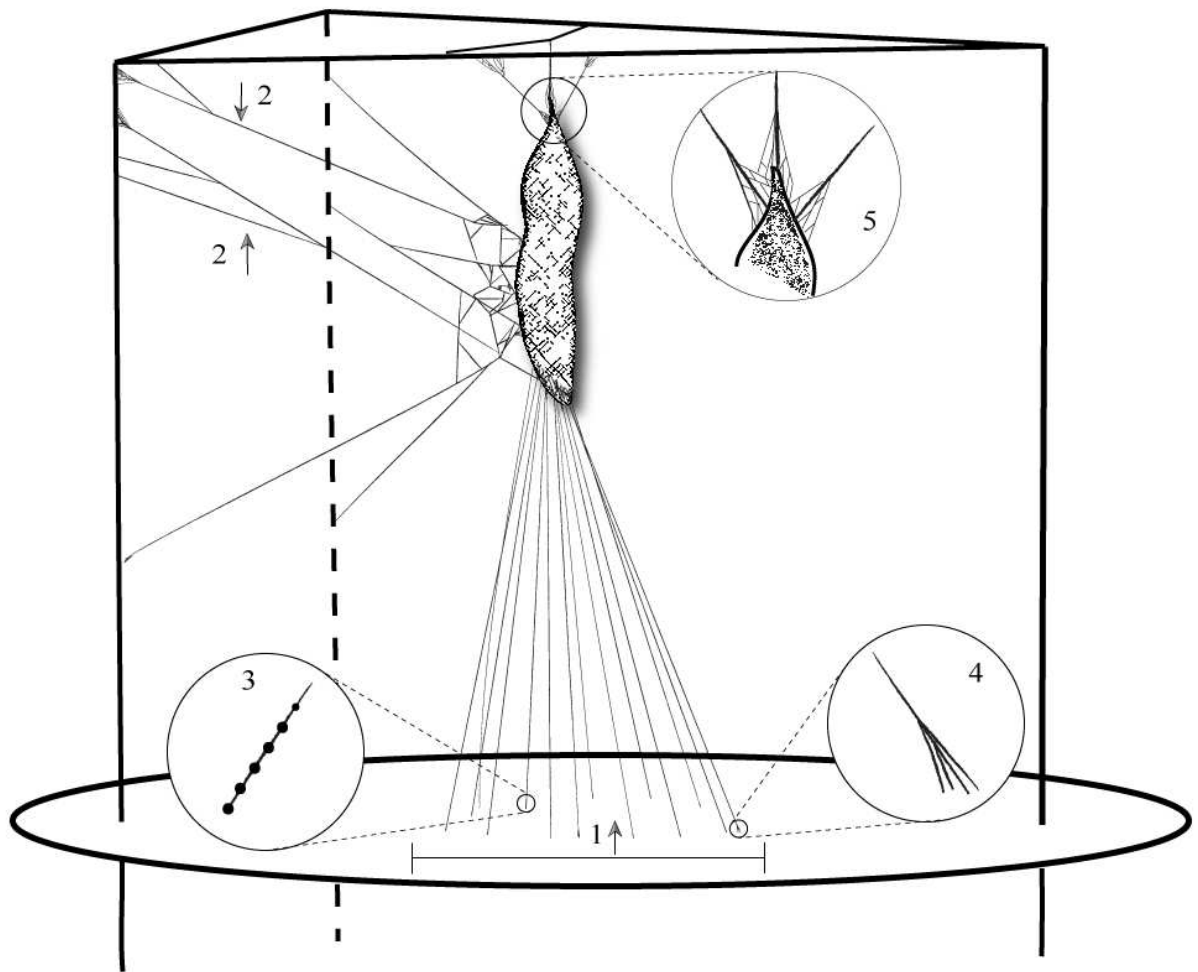


Fig. 4. Estructura tridimensional diseñada de acuerdo con la telaraña de *Cryptachaea jequirituba* y las diferentes características evaluadas. (1) número total de hilos; (2) Número de hilos laterales que salen a partir de la hoja, los cuales son anclados a la estructura lateral y no en el suelo; (3) proporción de hilos con pegamento en los extremos “estructuras en forma de bola con pegamento que ayudan a atrapar presas”; (4) proporción de ramificación en hilos de anclaje del refugio y (5) presencia de refuerzo en la hoja, se refiere a una estructura con varios hilos que permite que la hoja tenga mayor seguridad para que no caer fácilmente al suelo.

3.7 Análisis estadístico

Para nuestro primer objetivo analizamos la modificación de la construcción de arañas parasitadas (por segundo y tercer instar larvario) y no parasitadas, las cuales fueron tratadas como variables explicativas. La evaluación de modificación fue verificada por medio de comparación de las variables respuesta: (1) número total de hilos; (2) número de hilos laterales; (3) proporción de hilos con pegamento; (4) proporción de hilos ramificados; y (5) presencia de

refuerzo en el refugio. Para nuestro segundo objetivo, evaluamos si existe similitud o diferencias entre telarañas cocoon web con telarañas de arañas hembras jóvenes y adultas no parasitadas y arañas con cuidado maternal (ooteca o crías). El tipo de telaraña construido de acuerdo con la historia de vida de la araña fue considerado como variables explicativas y las variables respuestas fueron las mismas variables usadas para nuestro primer objetivo.

Para la proporción total de hilos con pegamento e hilos con ramificaciones dividimos el número de estos hilos por el número total de hilos para cada telaraña. Ajustamos modelos lineales generalizados (GLM) para cada variable respuesta con diferentes distribuciones. El modelo más adecuado para cada variable fue seleccionado de acuerdo con el criterio de información de Akaike (AIC). Utilizamos modelos con logaritmo natural (log) para evaluar la diferencia en las variables hilo total e hilos laterales. Para evaluar la relación entre nuestra variable explicativa y la proporción hilos con pegamento y proporción de hilos ramificados, construimos modelos lineales generalizados con distribución de error quasibinomial y binomial. Utilizamos test F para evaluar las diferencias entre los modelos con distribución de error quasibinomial o logaritmo natural y Chi-cuadrado para distribuciones con error binomial. Para la variable (5) presencia de hilos de refuerzo en el refugio y los grupos, se aplicó el test de Chi-cuadrado. El modelo nulo de ambas pruebas chi-cuadrado se basó en 2000 aleatorizaciones de datos. Finalmente, para conocer la respuesta de cada variable evaluada según los grupos de arañas, realizamos comparaciones múltiples mediante el paquete *multcomp* v. 1.4-23 (Hothorn et al. 2008). Todos los análisis se realizaron en software R Studio (versión 4.2.3).

4. RESULTADOS

4.1 Frecuencia de parasitismo

Observamos un total de 505 arañas en campo, de las cuales 28 estaban parasitadas solo para el año 2022. La prevalencia de parasitismo en campo arrojó un valor de 5,54%, señalando que se encontraron arañas con larvas en diferentes estadios larvarios del parasitoide.

4.2 Comparación de telarañas de arañas no parasitadas y parasitadas por larvas de diferentes instar

Describimos características de 62 telarañas distribuidas en arañas no parasitadas (N=30), parasitadas por larva de segundo instar (N=15) y larvas de tercer instar “cocoon webs” (N=17). Se observó menor número total de hilos 4.64 ± 1.63 (mean \pm s.e) en cocoon webs en comparación con individuos no parasitados y parasitados por segundo instar (14.13 ± 1.44) y (16.66 ± 2.32), respectivamente ($F_{(2,59)} = 18.36$; $p < 0.001$) (Fig. 5A). De forma similar, se

obtuvo un porcentaje 7 veces menor de hilos con pegamento para cocoon webs (1.70 ± 1.19) en relación con telarañas no parasitadas (10.13 ± 1.25) y parasitadas de segundo instar (9.86 ± 1.94) ($F_{(2,58)}=11.91$; $p < 0.001$) (Fig. 5B).

La proporción total de hilos con ramificación aumentó en cocoon web (1.52 ± 0.37) en comparación con no parasitados (0.90 ± 0.17) y parasitados segundo instar (0.60 ± 0.16) ($F_{(2,58)}=5.30$; $p=0.007$) (Fig. 5C). Así mismo, se reporta un aumento en hilos de refuerzo en la hoja en cocoon web en relación con telarañas no parasitadas y parasitadas de segundo instar ($\chi=8.62$; $N=62$; $p=0.013$). Solo ocho telarañas no parasitadas (26%) y cinco parasitadas por segundo instar (33 %) mostraron presencia de hilos con refuerzo en la hoja, mientras que cocoon web 12 diseños (70%) tenían refuerzo en la hoja de la telaraña. Finalmente, hilos laterales no mostraron diferencias significativas entre los tratamientos ($F_{(2,58)}=0.12$; $p=0.88$) siendo tal vez una característica no implicada en la modificación de la telaraña (Fig. 5D).

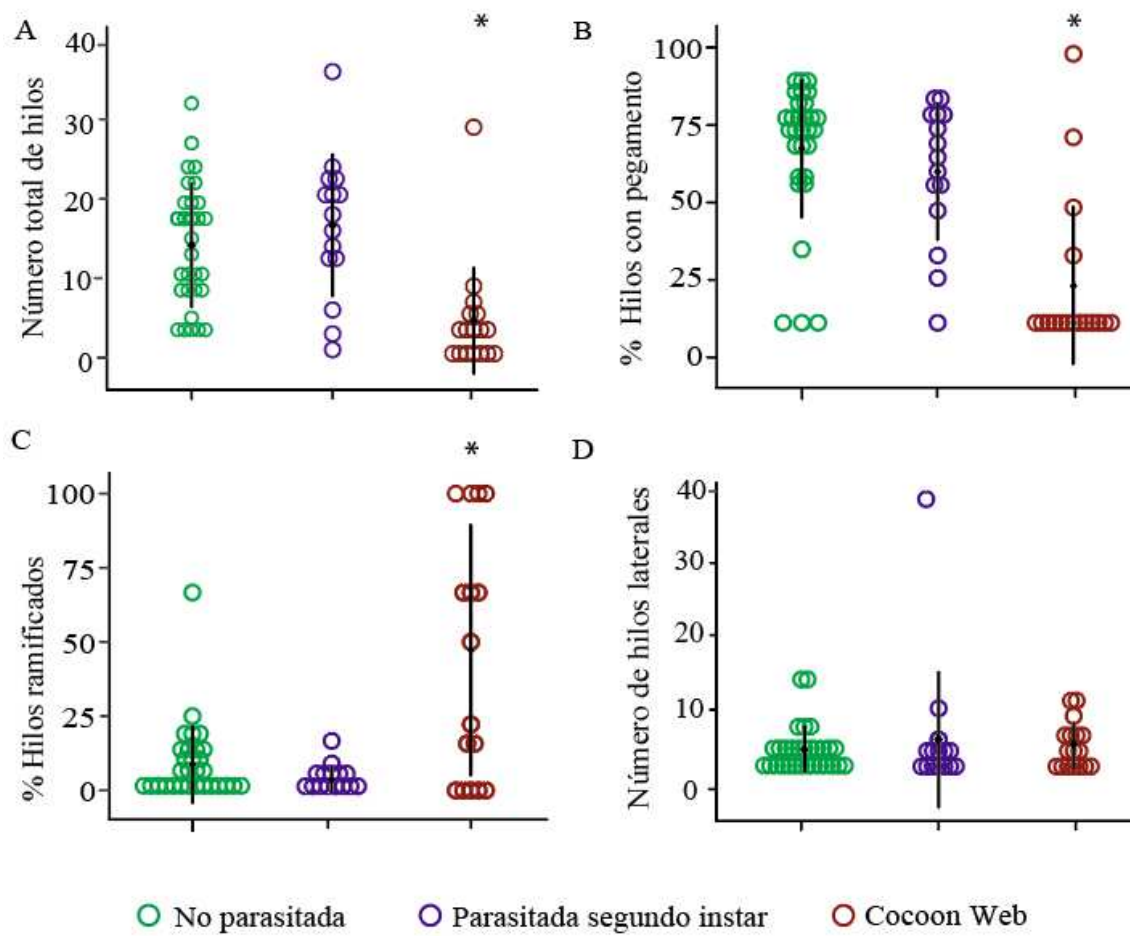


Fig. 5. Estructura de telaraña construida por *Cryptachaea jequirituba* no parasitada, parasitada segundo instar y cocoon webs. A) Número total de hilos. B) Porcentajes de hilo con pegamento en el borde inferior. C) Porcentaje de hilos ramificados. D) Numero de hilos laterales. (*) indican diferencias significativas $p < 0.05$, y la línea negra es la media, evaluado a través de comparaciones múltiples.

4.3 Comparación de telarañas en diferentes momentos de su historia de vida y modificación de la telaraña

Evaluamos un total de 116 telarañas, distribuidas en telarañas de arañas jóvenes no parasitadas (N=14), arañas adultas no parasitadas con ooteca (N=36), arañas adultas no parasitadas con crías (N=19), arañas adultas no parasitadas (N=30) y cocoon webs (N=17). Para este análisis trabajamos con los mismos grupos que en el anterior análisis.

No observamos similitud entre las estructuras de cocoon web y la arquitectura de las telarañas construidas por arañas jóvenes o en cuidado maternal (crías y ooteca) (Fig. 6). El número total de hilos fue menor en cocoon web (4.64 ± 1.63) en relación con arañas no parasitadas adultas (14.13 ± 1.44), no parasitadas jóvenes (19.50 ± 2.83) y no parasitadas con cuidado maternal (crías y ooteca) (10.57 ± 1.81) y (11.13 ± 1.33), respectivamente ($F_{(4,111)} = 9.41$, $p < 0.001$) (Fig. 7A). De forma similar, se obtuvo menos porcentaje de hilos con pegamento solo para cocoon web (1.70 ± 1.19) en relación con telaraña de arañas no parasitadas jóvenes (14.42 ± 2.07), arañas adultas no parasitadas (10.13 ± 1.25), y arañas no parasitadas con cuidado maternal (ooteca y crías) (7.33 ± 1.07) y (6.57 ± 1.65), esta última siendo característica también por su reducción en comparación con los otros grupos, respectivamente ($F_{(4,110)} = 4.53$, $p = 0.001$) (Fig. 7B).

Observamos mayor porcentaje de hilos ramificados en cocoon web (1.52 ± 0.37), en comparación con telarañas no parasitadas con cuidado maternal con ooteca y crías (0.38 ± 0.11) y (0.68 ± 0.25), seguido de arañas jóvenes no parasitadas (1.00 ± 0.23) y arañas adultas no parasitadas (0.90 ± 0.17) ($F_{(4,110)} = 4.75$, $p = 0.001$) (Fig. 7C). Por fin, la presencia de refuerzo en el refugio para el total de telarañas en cada tratamiento, se observó que cocoon web presentó mayor número de telarañas con presencia de refuerzo, con 12 telarañas (70%), seguido de arañas no parasitadas con ooteca 12 (36%), mientras que arañas no parasitadas arrojó ocho telarañas (26%), arañas no parasitadas con crías con ocho (19%) mientras que arañas no parasitadas jóvenes presento menos telarañas con refuerzo tres (21%) ($\chi = 11.128$, $N = 116$, $p = 0.024$). Finalmente, no se reporta diferencia significativa para el número de hilos laterales entre los tratamientos evaluados, donde se obtuvo mayor número de hilos laterales para arañas con crías (3.73 ± 0.84) seguido de cocoon web (3.23 ± 0.73), seguido de arañas con ooteca (2.41 ± 0.44), y arañas adultas no parasitadas (2.36 ± 0.49) mientras que arañas jóvenes registró un valor menor (2.28 ± 0.78) ($F_{(4,110)} = 0.59$, $p = 0.66$) (Fig. 7D).

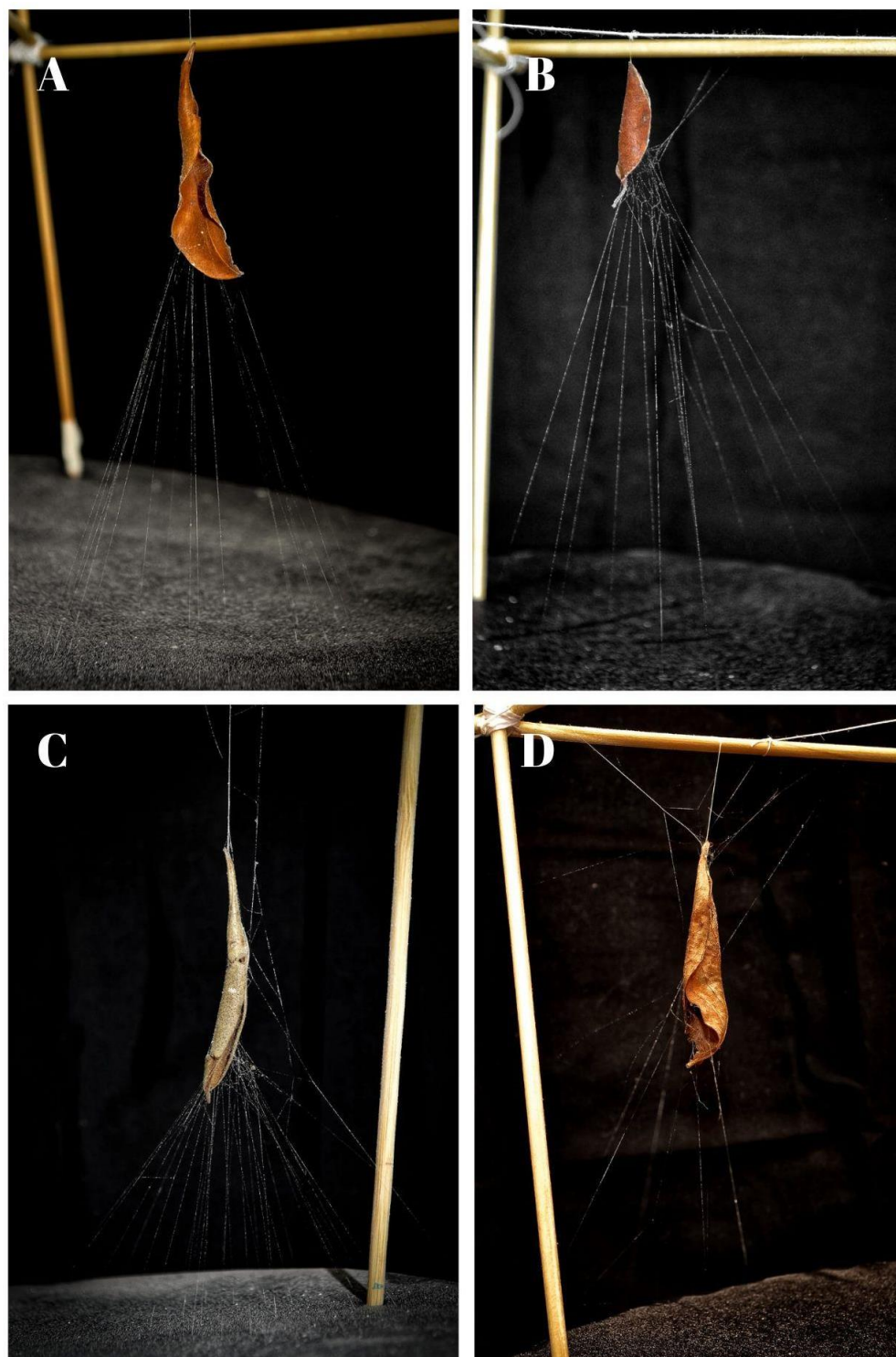


Fig. 6. Diversas telarañas durante diversas fases en la vida de *Cryptachaea jequirituba*.
A) Arañas no parasitada joven. B) No parasitada adulta. C) No parasitada con crías. D) Cocoon web

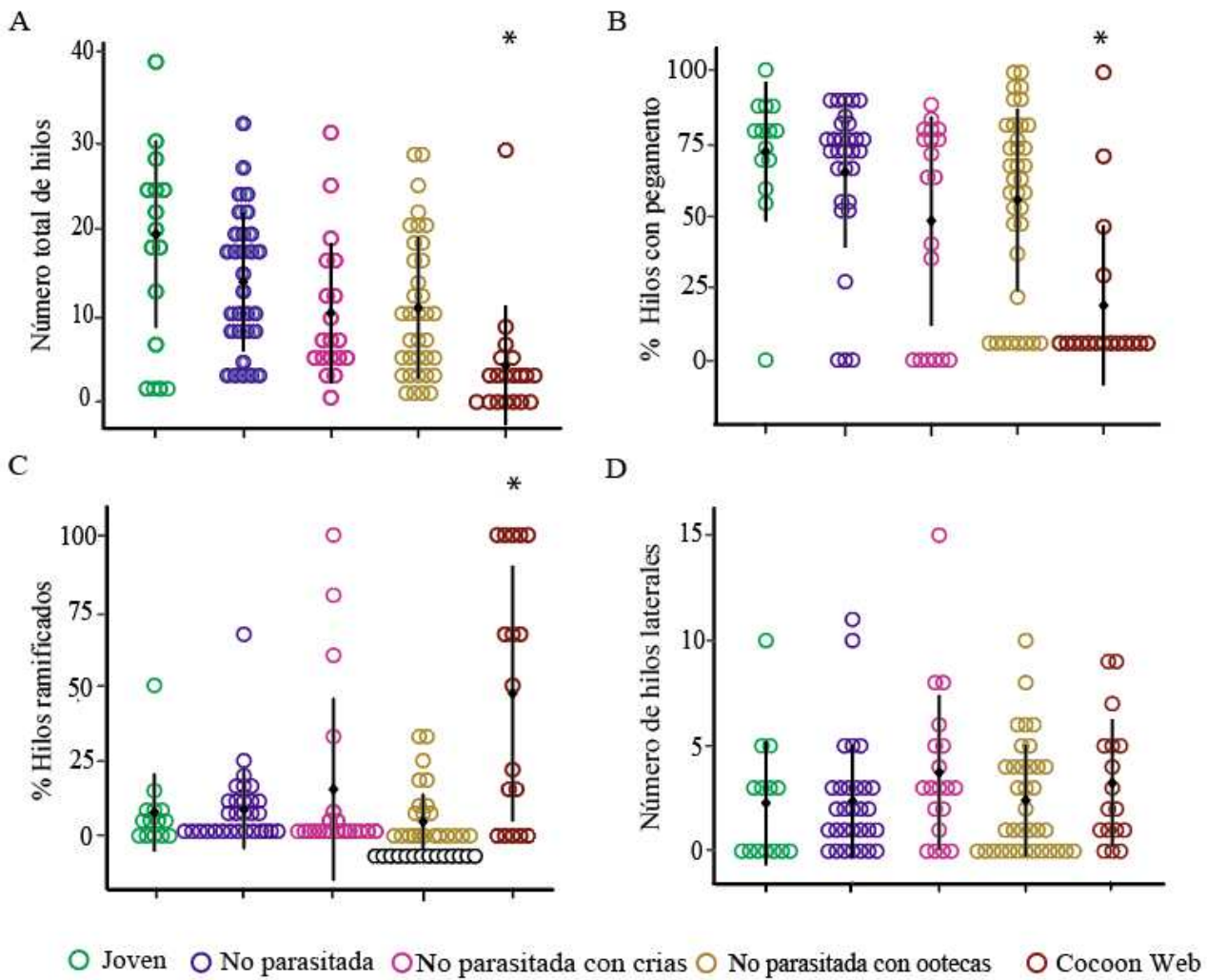


Fig. 7. Estructura de telaraña construida por *Cryptachaea jequirituba* basado en el cuidado maternal. A) Número total de hilos. B) Porcentaje de hilo con pegamento en el borde inferior. C) Porcentaje de hilos ramificados de anclaje del refugio. D) Hilos laterales. (*) indica diferencias significativas en $p < 0.05$, evaluado a través de las comparaciones múltiples. En la Fig. 7C los círculos negros en la parte inferior indica puntos sobre puestos con valores iguales a los datos con 0% de hilos ramificados.

4 DISCUSIÓN

Observamos que *Z. alborhombarta* induce modificaciones comportamentales en la araña hospedera, *C. jequirituba*. Las cocoon webs construidas por *C. jequirituba* son diferentes a las normales y las modificaciones observadas sugieren que cocoon web proporciona mayor resistencia y protección para las pupas que se desarrollan dentro del refugio de las telarañas modificadas. Observamos que las telarañas modificadas poseen una reducción en la proporción

total de hilos, menor hilos con pegamento, un aumento de hilos con refuerzo en la hoja. Entretanto, los hilos laterales mostraron no ser una característica de modificación promovida por el parasitoide.

Las telarañas normales con mayor número de hilos presentan una mayor superficie con la que intercepta preseas (Yip et al. 2008) mientras que las telarañas modificadas tienen una reducción en el número de hilos. Estos pocos hilos generan una estabilidad mayor, al ocupar un área menor (Yip et al. 2008) siendo poco probable que sea quebrada por organismos o por acumulación de desechos, desencadenando un riesgo para el capullo del parasitoide (Eberhard, 2010a; Gonzaga et al. 2010). De igual manera, los hilos con pegamento, su función principal es interceptar alimento (Benjamin y Zschokke, 2003; Ludwig et al. 2018; Weng y Barrantes, 2007). Al presentar una reducción de hilos con pegamento en cocoon web, probablemente menor es el chance de los insectos queden enredados o pegados en la telaraña, resultando un menor riesgo de ruptura de los hilos al momento que los insectos intenten escapar. Siendo así, la reducción de estas estructuras en la telaraña modificadas puede favorecer la protección de la pupa del parasitoide, post muerte de la araña.

La reducción de la telaraña, también es observada en *T. evexum* parasitada por *Zatypota petronae* Gauld (Weng y Barrantes, 2007) y eliminación total de hilos en cocoon webs construidas por individuos de la araña *A. tingo* parasitada por *Z. alborhombarta* (Gonzaga et al. 2016). Entretanto, la reducción de hilos con pegamento no es observada en la araña *C. migrans* parasitada por *Z. alborhombarta*, la cual probablemente posee una estructura adecuada para tolerar la ruptura de algunos hilos y no tener implicaciones en las partes que sirven como soporte para el capullo (Kloss, T.G. em preparacion). De esta forma, es posible inferir que la reducción de los hilos pegajosos puede estar direccionada para la protección de las pupas en telarañas modificadas de *C. jequirituba*, pero este no es un padrón para el género *Cryptachaea*.

La presencia de hilos ramificados, sugieren que son estructuras integrales para la estabilidad y resistencia de las telarañas modificadas (Eberhard, 2010 a, b; Korenko et al. 2015) frente a eventos bióticos (depredación) y abióticos (fuerte lluvia o viento) (Gonzaga et al. 2015b; Kloss et al. 2016; Matsumoto, 2009; Weng y Barrantes, 2007). Además, de la presencia de esos hilos ramificados en la periferia de las telarañas, observamos que los individuos parasitados también invierten en un aumento de hilos alrededor de refugio, el que puede actuar como una segunda línea de defesa contra eventos climáticos. Los refugios naturalmente son estructuras que brindan protección frente a depredadores (Manicom et al. 2008). El abrigo de *C. jequirituba* es ligado a la vegetación por un hilo muy denso. La conexión de hilos de refuerzo alrededor de esa estructura sugiere que los refugios aumentan la seguridad en las pupas, ya que

estos son construidos dentro de los refugios que son usados por las arañas y es probable que se beneficien de ello. Esa modificación también es observada en cocoon webs de *C. migrans*, parasitada por *Z. alborhombarta*, lo que posiblemente implica mayor seguridad para el capullo, que las modificaciones observadas en el número de hilos ramificados.

Durante los diferentes momentos de la historia de vida de *C. jequirituba* (arañas jóvenes y arañas con ooteca y/o crías), no encontramos ninguna asociación en la construcción de la telaraña en estas fases con cocoon web como esperábamos. Debido a los reportes encontrados sobre similitudes en otras especies, por ejemplo, describen que *Neottiura bimaculata* (L.) (Theridiidae) parasitada, produjo una densa maraña análoga a telarañas normales usando su densa maraña para proteger sus huevos y a ella misma, durante el invierno. Así mismo, se reportó para la araña *Theridion varians* Hahn (Theridiidae) quien realiza cocoon web en forma de cúpula similar a la usada para hibernar, estas dos especies son parasitadas por *Z. percontatoria* (Korenko y Pekár, 2011). Además, se ha reportado descripciones de similitud entre cocoon web y telarañas en reposo de organismos inmaduros en *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae), presenta una maraña densa alrededor y debajo del capullo mejorando su estabilidad y seguridad, lo que también contradice nuestras observaciones para *C. jequirituba* (Gonzaga et al. 2015b). La principal hipótesis para que podría llegar a explicar la manipulación comportamental de arañas parasitadas, está relacionado con los aumentos de los niveles de ecdisona (Takasuka et al. 2015; Kloss et al. 2017; Eberhard y Gonzaga, 2019). Aun así, durante las observaciones ninguna araña realizó ecdisis, lo que deja esa posibilidad abierta para *C. jequirituba*. Pero, independiente de la ausencia de comparaciones con telarañas de ecdise, las variaciones interespecífica observadas en las similitudes entre cocoon webs y telarañas juvenil y de cuidado maternal, sugieren que el mecanismo de manipulación no está relacionado con la activación de una única rutina comportamental, o que sugiere la existencia de múltiples mecanismos.

Los diseños de cocoon web promovidos por *Zatypota*, presenta una gama de características similares en 14 especies de arañas inducidos por 22 especies de parasitoides de este género (Eberhard y Gonzaga, 2019). En prácticamente todas las interacciones involucradas avispa del género *Zatypota*, observamos la presencia de modificaciones que potencialmente aumentan la resistencia y proporcionan mayor protección para las pupas. Sin embargo, existen diversas variaciones interespecíficas, por ejemplo, *Z. petronae* en *Theridion evexum*, presentan refugio cónico de pequeñas hojas enroscadas, con un conjunto de hilos de protección en la abertura formando una red de seda, similar al refugio de *C. jequirituba* los cuales están formados por hojas enroscadas con hilos no tan denso como la anterior, pero sí de protección en la abertura

inferior. Además, *Zatypota solanoi* parasitando *A. octavius*, presentan refugios formados por una extensa hoja que envuelve toda la telaraña con un espacio abierto inmediatamente debajo de ella, los cuales eran diferentes a estructuras normales en campo (Eberhard, 2010a). Por el contrario, *Z. anomala*, no produjo cambios en la densa y fuerte telaraña de *Dictyna pusilla* Thorell (Dictynidae) (Korenko, 2017). Entonces, es probable que estas diferencias en cocoon web sean influenciadas en parte por las características de la historia natural de sus hospedadores (Weng y Barrantes, 2007; Eberhard y Gonzaga, 2019). Por lo tanto, la gran variedad de estructuras de telarañas desarrolladas por *Zatypota* son descripciones de estructuras aparentemente únicas pero también similitud funcional, además de la simplicidad en la construcción de cocoon web posiblemente no es un subproducto de la represión o interrupción del comportamiento en las etapas finales de la construcción de la telaraña (Eberhard, 2010b; Korenko y Pekár, 2011) o la activación de comportamientos innatos, como ecdise (Eberhard y Gonzaga, 2019; Kloss et al. 2017; Takasuka et al. 2015).

Nuestros resultados demuestran que la construcción de cocoon web en arañas inducidas por parasitoides puede ser un ejemplo notable de adaptación evolutiva, que solo podrían ser confirmados por medio de manipulaciones experimentales en campo. La variación observada en la construcción de telarañas cocoon web entre distintas especies de arañas y parasitoides sugiere que este proceso está influenciado por factores como la transmisión y el éxito reproductivo del parasitoide para cada especie. Además, sugerimos que a realizaciones de comparaciones entre estas telarañas modificadas y telarañas en otros periodos vulnerables (como ecdisis) los cuales son de gran importancia para entender y conocer el proceso de manipulación e interacción parasito-hospedador y sus implicaciones en el hospedador.

5 CONCLUSIÓN

Existe alteración comportamental en el diseño de las telarañas de *C. jequirituba*. inducidas por *Z. alborhombarta*. Presentando características que mantienen una telaraña más estable y fuerte, la cual posiblemente son propicias para la protección y seguridad del parasitoide. No encontramos similitudes en las telarañas parasitadas y telarañas realizadas durante las diversas fases de vida de la araña, probablemente pueden ser características propias de cada proceso, además de no conocer detalladamente este proceso se necesita más profundización en el mecanismo de manipulación.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Parque Estadual de Itaúnas (PEI-IEMA) el acceso a las zonas de estudio y a Thairine Mendes-Pereira por su ayuda en el trabajo de campo. Agradecemos a la Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Minas Gerais (APQ-00935-18) por los recursos financieros para el desarrollo del proyecto y por la beca de maestría de la primera autora.

REFERENCIAS

- Benjamin SP, Zschokke S (2003) Webs of Theridiid spiders: Construction, structure and evolution. *Biol J Linn Soc* 78:293–305
- Catálogo Taxonômico da Fauna do Brasil (CTFB), 2023.
<http://fauna.jbrj.gov.br/fauna/faunadobrasil/2>
- CEPEMAR (2004) Plano de manejo do Parque Estadual de Itaúnas: *manejo e desenvolvimento*, Relatório Técnico CPM RT 089/03. CEPEMAR- serviços de Consultoria em Meio Ambiente Ltda
- Eberhard WG (1976) Photography of orb webs in the field. *Bull Br arachnol Soc* 3(7): 200–204)
- Eberhard WG (2010a) New types of behavioral manipulation of host spiders by a parasitoid wasp. *Psyche* ID 950614: 1–4. <https://doi.org/10.1155/2010/950614>
- Eberhard WG (2010b) Recovery of spiders from the effects of parasitic wasps: Implications for fine-tuned mechanisms of manipulation. *Anim. Behav.* 79(2): 375–383. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.10.033>
- Eberhard WG, Gonzaga MO (2019) Evidence that Polysphincta-group wasps (Hymenoptera: Ichneumonidae) use ecdysteroids to manipulate the web-construction behaviour of their spider hosts. *J Kans Entomol Soc* 91(3):177-191. [https://doi.org/doi: 10.2317/0022-8567-91.3.177](https://doi.org/doi:10.2317/0022-8567-91.3.177)

- Gaione-Costa A, de Pádua DG, Delazari ÍM, Santos ARS, Kloss TG (2022) Redescription and oviposition behavior of an orb-weaver spider parasitoid *Hymenoepimecis cameroni* Townes, 1966 (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Zootaxa* 5134(3): 415–425. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5134.3.5>
- Gauld ID (1991) The Ichneumonidae of Costa Rica, 1. Memoirs of the American Entomological Institute, 47:1–589.
- Gauld ID, Dubois J (2006) Phylogeny of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera: Ichneumonidae; Pimplinae): A taxonomic revision of spider ectoparasitoids. *Syst Entomol* 31(3): 529–564. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3113.2006.00334.x>
- Gonzaga MO, Cardoso JCF, Vasconcellos-Neto J (2015a) Do parasitoids explain differential abundance of two syntopic orb-weaver spiders (Araneae: Araneidae)? *Acta Oecol* 69: 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2015.10.001>
- Gonzaga MO, Kloss TG, Sobczak JF (2017) Host Behavioural Manipulation of Spiders by Ichneumonid Wasps. In: Carmen V, Marcelo OG (ed), *Behaviour and Ecology of Spiders*. Springer, pp 417–437. https://doi.org/10.1007/978-3-319-65717-2_16
- Gonzaga MO, Loffredo AP, Pentead-Dias AM, Cardoso JCF (2016) Host behavior modification of *Achaearanea tingo* (Araneae: Theridiidae) induced by the parasitoid wasp *Zatypota alborhombarta* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Entomol Sci* 19(2): 133–137. <https://doi.org/10.1111/ens.12178>
- Gonzaga MO, Moura RR, Teixeira Pêgo P, Lee Bang D, Meira FA (2015b) Changes to web architecture of *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Behaviour*, 152(2):181–193. <https://doi.org/10.1163/1568539X-00003238>
- Gonzaga MO, Sobczak JF, Pentead-Dias AM, Eberhard WG (2010) Modification of *Nephila clavipes* (Araneae Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis*

- bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera Ichneumonidae). *Ethol Ecol Evol* 22(2): 151–165. <https://doi.org/10.1080/03949371003707836>
- Hothorn T, Bretz F, Westfall P (2008) Simultaneous inference in general parametric models. *Biom J* 50(3): 346–363. <https://doi.org/10.1002/bimj.200810425>
- Klopfstein S, Santos BF, Shaw MR, Alvarado M, Bennett AMR, Dal Pos D, Giannotta M, Herrera Florez AF, Karlsson D, Khalaim AI, Lima AR, Mikó I, Sääksjärvi IE, Shimizu S, Spasojevic T, Van Noort S, Vilhelmsen L, Broad GR (2019) Darwin wasps: A new name heralds renewed efforts to unravel the evolutionary history of Ichneumonidae. *Entomological Communications*, 1, ec01006. <https://doi.org/10.37486/2675-1305.ec01006>
- Kloss TG, De Pádua DG, De Almeida SDS, Penteado-Dias AM, Mendes-Pereira T, Sobczak JF, Lacerda FG, Gonzaga MO (2022) A New Darwin Wasp (Hymenoptera: Ichneumonidae) and New Records of Behavioral Manipulation of the Host Spider *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae). *Neotrop Entomol* 51(6): 821–829. <https://doi.org/10.1007/s13744-022-00991-6>
- Kloss TG, Gonzaga MO, De Oliveira LL, Sperber CF (2017) Proximate mechanism of behavioral manipulation of an orb-weaver spider host by a parasitoid wasp. *Plos one* 12(2): e0171336. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0171336>
- Kloss TG, Gonzaga M, Roxinol JAM, Sperber CF (2016) Host behavioural manipulation of two orb-weaver spiders by parasitoid wasps. *Anim Behav* 111: 289–296. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2015.11.001>
- Kloss TG, Pádua DG, Lacerda FG, Oliveira LS, Cossolin JFS, Serrão JE, Gonzaga MO (2018). Suppression of orb-web building behavior of the spider *Metazygia laticeps* (O. Pickard-Cambridge, 1889) (Araneae: Araneidae) by a new parasitoid wasp. *Zool. Anz* 276: 100–106. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2018.06.005>

- Korenko S (2017) First record from Italy of *Zatypota anomala* (Ichneumonidae, Ephialtini), a parasitoid of the cribellate spider *Dictyna pusilla* (Araneae, Dictynidae). *Arachnol. Mitt* 54: 1–4.
- Korenko S, Giovanni FD (2019) Spider Parasitoids of the *Tribe Ephialtini* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) in Italy and their Host Association. *Acta zool bulg* 71 (4): 473-486
- Korenko S, Satrapová J, Zwakhal K (2015) Manipulation of araneid spider web architecture by the polysphinctine parasitoid *Zatypota picticollis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Entomol Sci* 18:383–388. <https://doi.org/doi:10.1111/ens.12132>
- Korenko S, Pekár S (2011) A Parasitoid Wasp Induces Overwintering Behaviour in Its Spider Host. *Plos one* 6(9): e24628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024628>
- Korenko S, Spasojevic T, Pekár S, Walter GH, Korenková V, Hamouzová K, Kolářová M, Kysilková K, Klopstein S (2018) One generalist or several specialist species? Wide host range and diverse manipulations of the hosts' web-building behaviour in the true spider parasitoid *Zatypota kauros* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Insect Conserv Diver* 11(6): 587–599. <https://doi.org/10.1111/icad.12307>
- Korenko S, Sýkora J, Kostro-Ambroziak A, Pekár S (2022) Two lines of defense in the pupas of ichneumonid wasp parasitoids associated with spider hosts. *Front Ecol Evol* 10: 1061700. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.1061700>
- Ludwig L, Barbour MA, Guevara J, Avilés L, González AL (2018) Caught in the web: Spider web architecture affects prey specialization and spider–prey stoichiometric relationships. *Ecol Evol* 8(13): 6449–6462. <https://doi.org/10.1002/ece3.4028>
- Manicom C, Schwarzkopf L, Alford RA, Schoener TW (2008) Self-made shelters protect spiders from predation. *Proc Natl Acad Sci U.S.A* 105(39): 14903–14907. <https://doi.org/10.1073/pnas.0807107105>

- Matsumoto R (2009) “Veils” against predators: Modified web structure of a host spider induced by an ichneumonid parasitoid, *Brachyzapus nikkoensis* (Uchida) (Hymenoptera). *J Insect Behav* 22(1): 39–48. <https://doi.org/10.1007/s10905-008-9152-1>
- Matsumoto R (2016) Molecular phylogeny and systematics of the Polysphincta group of genera (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Syst Entomol* 41(4): 854–864. <https://doi.org/10.1111/syen.12196>
- Matsumoto R, Takasuka K (2010) Article A revision of the genus *Zatypota* Förster of Japan, with descriptions of nine new species and notes on their hosts (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae). *Zootaxa*, 2522: 1–43.
- Moore J (2002) Behavioral Alterations and Parasite Transmission. In: Robert M May, Paul H Harvey (ed) *Parasites and the behavior of animals*. Oxford Series in Ecology and Evolution, New York, pp 35–88
- PÁDUA DG (2022) First record of the Darwin wasp *Hymenoepimecis* Viereck, 1912 (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) from Argentina and Bolivia, with description of a new species. *Zootaxa*, 5169(1): 49-60. <https://doi.org/10.11646/ZOOTAXA.5169.1.4>
- Poulin R (2000) Manipulation of host behaviour by parasites: A weakening paradigm? *Proc R Soc Lond B* 267: 787–792.
- Poulin R (2010) Parasite Manipulation of Host Behavior: An Update and Frequently Asked Questions. *Adv Study Behav* 41(C): 151–186. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41005-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0)
- Santanna M, Rodrigues E NL, Cizauskas I, Brescovit AD (2019) On the spider genus *Cryptachaea* from Peru, Bolivia and cave environments in Brazil: A new species, additional descriptions and new records (Araneae, Theridiidae). *Zootaxa*, 4646(2): 271–292. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4646.2.4>

- Sobczak J F (2013) Estudos biológicos e ecológicos da interação entre *Nephila clavipes* (Araneae, Nephilidae) e o parasitoide *Hymenoepimecis bicolor* (hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) (Tesis de doctorado). Universidade Federal de São Carlos, Brasi, pp 1–125
- Sobczak JF, De Pádua DG, Villanueva- Bonilla GA, De Sousa Nóbrega FA, Messas Y F (2019) Two new species of *Zatypota* (Hymenoptera: Ichneumonidae, Pimplinae) sharing the same host spider in Northeast Brazil. *Zootaxa*, 4609(1):169–177. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4609.1.9>
- Takasuka K, Fritzen NR, Tanaka Y, Matsumoto R, Maeto K, Shaw M R (2018) The changing use of the ovipositor in host shifts by ichneumonid ectoparasitoids of spiders (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae). *Parasite* 25(2):1-17. <https://doi.org/10.1051/parasite/2018011>
- Takasuka K, Yasui T, Ishigami T, Nakata K, Matsumoto R, Ikeda K, Maeto K (2015) Host manipulation by an Ichneumonid spider ectoparasitoid that takes advantage of preprogrammed web-building behaviour for its cocoon protection. *J Exp Biol* 218(15):2326–2332. <https://doi.org/10.1242/jeb.122739>
- Thomas F, Adamo S, Moore J (2005) Parasitic manipulation: Where are we and where should we go? *Behav Processes* 68:85–199. <https://doi.org/10.1051/medsci/200521121022>
- Villanueva-Bonilla GA, Faustino ML, Dos Santos WR, Pereira LC, De Pádua DG, Sobczak JF (2021) Behavioral manipulation of a “Trashline Orb-weaving spider” *Cyclosa fililineata* (Araneidae) by the parasitoid wasp *Zatypota riverai* (Ichneumonidae: Pimplinae). *J Arachnol* 49(1):146–150. <https://doi.org/10.1636/JoA-S-20-043>
- Weng JL, Barrantes G (2007) Natural History and Larval Behavior of the parasitoid *Zatypota petronae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *J HYM RES* 16(2):327–336.

World Spider Catalog, 2023. World Spider Catalog, Version 18.5. Natural History Museum Bern. [Accessed 2023]

Yip EC, Powers KS, Avilés L (2008) Cooperative capture of large prey solves scaling challenge faced by spider societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(33):11818-11822

Yu DS, Van-Achterberg C, Horstmann K (2012) [viewed 4 November 2016]. *Ichneumonoidea 2011: taxonomy, biology, morphology and distribution* [online]. Vancouver: Taxapad. Available from: <http://www.taxapad.com>.

ANEXOS

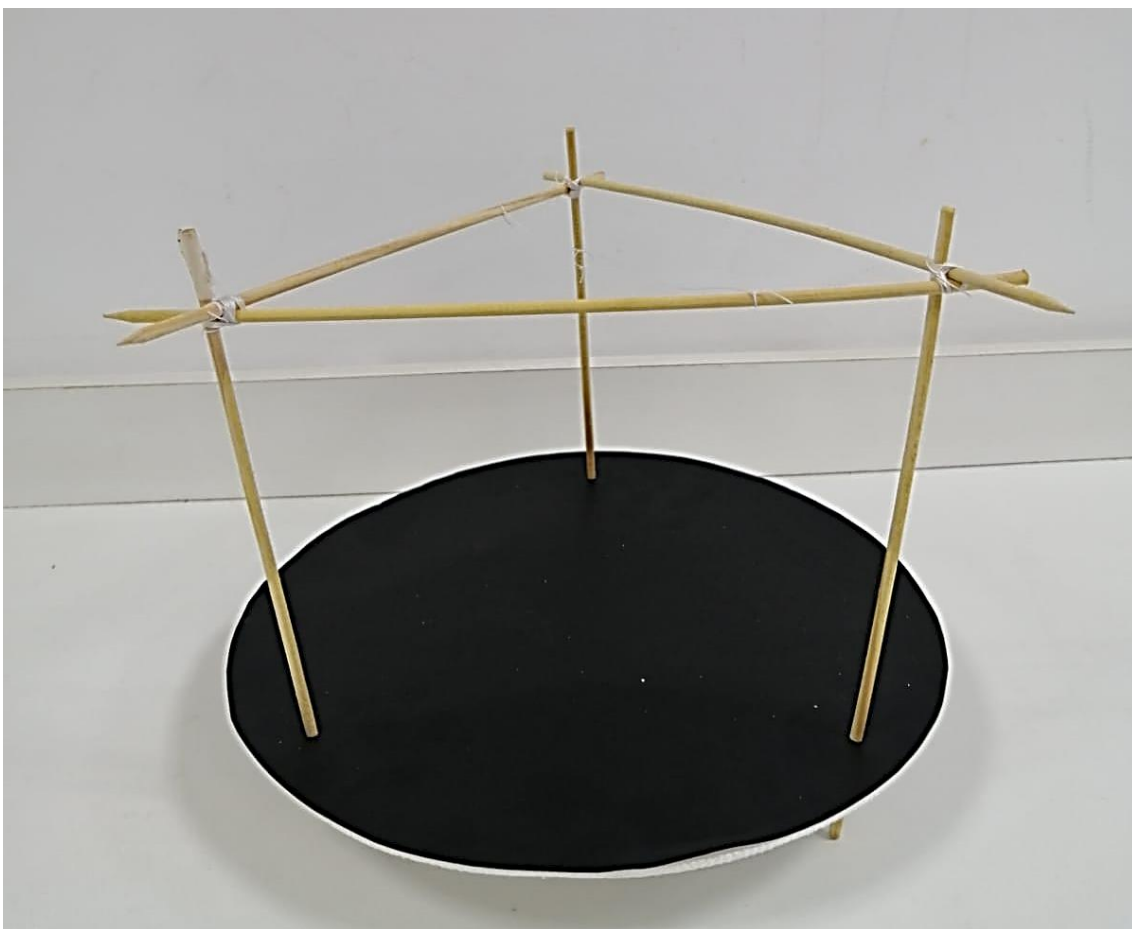


Fig. S1. Diseño de la estructura tridimensional usada para colocar las arañas de *Cryptachaea jequirituba*.