

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES  
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES



Citogénetica de Arañas Sinantrópicas de la  
Argentina (Araneae: Araneomorphae)

Tesis para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en  
el área de Ciencias Biológicas

Autor: Sergio Gustavo Rodríguez Gil

Directora de Tesis: Liliana María Mola

Directora Asistente: Cristina Luisa Scioscia

Lugar de Trabajo:  
Laboratorio de Citogenética y Evolución (LACyE)  
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Marzo 2006

# Citogénética de Arañas Sinantrópicas de la Argentina (Araneae: Araneomorphae)

## JURADOS

Dra. Alda González

Dr. Claudio Bidau

Dr. Fernando Dulout

Dra. María Isabel Remis

# Citogenética de Arañas Sinantrópicas de la Argentina (Araneae: Araneomorphae)

RESUMEN: Los estudios citogenéticos en el orden Araneae son escasos a nivel mundial. La gran mayoría de las arañas presentan un sistema de determinación del sexo múltiple  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$  (macho/hembra) y los números cromosómicos más frecuentes son 28, 22 y 24 (machos). Se analizaron citogenéticamente arañas sinantrópicas de la Argentina. Entre las haploginas: *Kukulkania hibernalis* ( $n=11+X_1X_2O$ ) (Filistatidae), *Ariadna boesenbergi* ( $n=4+XO$ ) (Segestriidae), tres entidades de *Dysdera* ( $n=5+XO$ ,  $n=4+XO$  y  $n=3+XO$ ) (Dysderidae), *Pholcus phalangoides* ( $11+X_1X_2O$ ) (Pholcidae), *Loxosceles laeta* ( $n=10+X_1X_2Y$ ) (Sicariidae) y *Scytodes globula* ( $n=6+XO$ ) (Scytodidae). Entre las enteleginas: dos especies de "*Lycosa*" y *Schizocosa malitiosa* ( $n=10+X_1X_2O$ ) (Lycosidae) y tres especies de *Polybetes* ( $n=20+X_1X_2O$ ) (Sparassidae).

Las arañas haploginas muestran variedad en cuanto al tipo de actividad cinética (monocéntricos u holocinéticos); número, tamaño y morfología cromosómica; sistema de determinación del sexo; tipo de división de los cromosomas sexuales (pre- o postreduccional); y frecuencia y distribución de los quiasmas. En enteleginas, las tres especies de *Polybetes* muestran una gran constancia cariotípica y una disposición polarizada de los bivalentes en la profase I. Los resultados obtenidos en las Lycosidae aportaron información para la delimitación de géneros en este grupo taxonómicamente conflictivo. La heterocromatina en la mayoría de las especies es escasa, pericentromérica, y su composición molecular es variable.

PALABRAS CLAVES: Comportamiento meiótico; Cariotipo; Caracterización de la heterocromatina; Araneae; Especies sinantrópicas.

# Cytogenetic studies in synanthropic spiders from Argentina (Araneae: Araneomorphae)

ABSTRACT: Cytogenetic studies in the order Araneae are scarce worldwide. Most of the spiders present the multiple sex determination system  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$  (male/female) and the most frequent chromosomal numbers are 28, 22 and 24 (males). Species of synanthropic spiders from Argentina were chromosomically analyzed. Among haplogynes: *Kukulkania hibernalis* ( $n=11+X_1X_2O$ ) (Filistatidae), *Ariadna boesenbergi* ( $n=4+XO$ ) (Segestriidae), three entities of *Dysdera* ( $n=5+XO$ ,  $n=4+XO$  and  $n=3+XO$ ) (Dysderidae), *Pholcus phalangioides* ( $11+X_1X_2O$ ) (Pholcidae), *Loxosceles laeta* ( $n=10+X_1X_2Y$ ) (Sicariidae) and *Scytodes globula* ( $n=6+XO$ ) (Scytodidae). Among entelegynes: two species of "*Lycosa*" and *Schizocosa malitiosa* ( $n=10+X_1X_2O$ ) (Lycosidae) and three species of *Polybetes* ( $n=20+X_1X_2O$ ) (Sparassidae).

Haplogyne spiders show great variety regarded kinetic activity (monocentric or holokinetic), number, size and chromosomal morphology; sex determination system, type of division of the sex chromosomes (pre- or postreductional) and frequency and distribution of chiasmata. In entelegynes, the three species of *Polybetes* show a great karyotypic constancy and a polarized disposition of the bivalents at prophase I. The results obtained in Lycosidae contributed to delimit genera in this conflictive taxonomic group. The heterochromatin in most of the species is scarce, pericentromeric, and with a variable composition.

KEYWORDS: Meiotic behaviour; Karyotype; Heterochromatin characterization; Araneae; Synanthropic species.

## Para el regocijo del ego (o... los agradecimientos):

Esta parte será una de las más leídas, probablemente, porque muchos de los que tengan este escrito entre las manos lo hayan asido sólo porque me conocen o porque me escucharon, en más de una oportunidad, hablar de este conjunto de papeles con un orden particular para algunos, confuso para otros e ilegible en su totalidad para el resto, salvo estas páginas. Estas páginas que no tienen estilo científico, y que sólo intentan dejar plasmados nombres, que para la mayoría de los que lo lean serán un conjunto de ilustres desconocidos, pero para una inmensa minoría serán nombres conocidos y hasta, a más de uno, se le esbozará una sonrisa cuando se lea, tras lo cual probablemente cierre este centenar de papeles entre sus tapas y se diga para sus adentros: -Estoy. Así a secas con su propio interior. Algún otro quizás le comentará a un tercero, mirá figurás vos... y otros se desilusionarán, así actúa el ego. Pero no es para el ego que están escritas estas páginas solamente, sino para que perduren impresos en este papel nombres, que repito, para muchos sólo son nombres, pero para mí representan seres humanos, con toda la carga emotiva que contiene la conjunción de seres y humanos hoy olvidada y reemplazada por gente; bueno, esos seres humanos son personas que nacieron, viven o vivieron y que el destino ha querido ponerlos en el camino de mi vida para sembrar en mí o cosechar de mí.

Aquí van, dejando en claro que en muchos casos el orden de aparición es sólo por una necesidad de espacio pero que de ninguna manera representa un orden jerárquico o de importancia; a todos ustedes gracias...

A mi madre María Luisa y a mi abuela Paulina, por ser madre y abuela respectivamente ¿hace falta agregar algo más para halagar una madre y una abuela?, a Diego y Silvina, mis hermanos, por compartir todos los momentos, a mi padre Edelmiro, a mi abuelo Eduardo, a mi maestro Raúl Quiróz, y a mi amigo Carlos Naranjo, por estar aunque no estén.

A Liliana, por dirigirme y no morir en el intento, por estar, apostar a mi persona, volver a estar y volver a apostar por mí a pesar de mis falencias; a Lidia Poggio que con ese bellissimo don que emana intentó tallar en mí persona la escuela de "Lidia y Carlos", por haber confiado en todo momento en mí, por la inversión que realizó la cual espero no haber defraudado, a Cristina Scioscia, por haber intentado, hasta el hartazgo, enseñarme a entender la taxonomía de las arañas (intento que comenzó allá por Introducción a la Zoología...), a Hernán Dinápoli por

haber mantenido todo el material vivo que coleccionaba y haber sacado las fotos de los ejemplares que ilustran esta Tesis, a Pablo Rebagliati, por ser mi ladero, siendo en muchos momentos parte de mi torbellino y poniéndome la pausa necesaria con su amabilidad campestre entrerriana en muchos otros, a Arturo Wulff por haberme empujado cuando me quedaba, por sus consejos docentes en mi primera clase de Genética; a Susana Merani por la paciencia que desbordé estando en su laboratorio, a Daniela Tosto, Mariana López, Alexandra Gottlieb, Maia Fradkin, Santiago Catalano, María Inés Pigozzi, y demás compañeros de laboratorio por los consejos y colaboraciones, a Paula Gómez Cendra y Daniela Battista por los momentos compartidos y la ayuda brindada en la docencia, a Viviana Confalonieri, Marta Mudry y Graciela Esnal por el apoyo, a Silvia Fijalkow que me facilitó mis momentos en ORT y por la confianza depositada en mí; a Marta Viladesau por reinos juntos y deleitarme con su cocina, a Mónica y Alejandro I´Oca, que me soportaron en todo momento aún cuando invadía el espacio de ellos; al círculo de amistades de afuera de la facultad que me bancaron cuando los resultados no daban poniendo la oreja, aconsejándome, sacándome de mi alienación científica o compartiendo mis éxitos: Carlos Porcel, Claudio Lipari, Daniel y Delia Marthi, Pablo y Lidia Ristori, Eduardo Ferrara, Marcelo Bueno, Marcelo Rubín, Eduardo Gil, Cristina Baccheta, Gabriel Rosa, Griselda Genovese, Mariela Gingarelli, Leonardo Aón, Gustavo Gagna, Cristian Petracchi, Martín Álvarez, Silvina Menú-Marque, Mariana Ceraolo, Saúl Borbolla, Roberto y Marcela Domenico y sus hijos, Andrea, Marcelo y Daniela. A mi gato Pi. A Francolín de Clapperton, por todas las veces que me cubrió; a la música compañera que adornó mis momentos; a los que me cerraron puertas porque me abrieron nuevos caminos, y a todos los anónimos que con sus impuestos permitieron mis estudios públicos. Por último a los directores de las Instituciones que financiaron estas investigaciones: CIC (Comisión de Investigaciones de la Provincia de Buenos Aires), Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia”, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Tecnológicas (CONICET), Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica y Facultad de Ciencias Exactas y Naturales (UBA), por haber otorgado becas, subsidios y/o espacio.

A todos

Gracias por tanto

Perdón por tan poco...

**Sergio**



## TABLA DE CONTENIDOS

1. INTRODUCCIÓN .....	1
1.1- Generalidades de las arañas .....	1
1.1- Generalidades de las arañas .....	2
1.2- Antecedentes citogenéticos .....	7
1.3- Objetivos .....	13
1.3.1- Objetivos principales .....	13
1.3.2- Objetivos específicos .....	13
2. MATERIALES Y MÉTODOS .....	14
2.1- Materiales .....	14
2.1- Materiales .....	15
2.2- Métodos .....	16
2.2.1- Mantenimiento de ejemplares en bioterio .....	16
2.2.2- Preparaciones de células mitóticas .....	17
2.2.3- Análisis del Cariotipo .....	18
2.2.4- Preparaciones de células meióticas .....	19
2.2.5- Bando C .....	20
2.2.6- Bando G .....	20
2.2.7- Bando NOR .....	21
2.2.8- Bando secuencial con DAPI-CMA .....	21
2.2.9- Observación de preparados y fotografía .....	23
3. RESULTADOS .....	24
3.1- Haplogynae .....	24
3.1- Haplogynae .....	25
3.1.1- Filistatidae .....	25
<i>Kukulcania hibernalis</i> .....	25
A) Análisis meiótico .....	25
B) Tinción DAPI - CMA .....	26
3.1.2- Dysderidae .....	26
3.1.2.1- <i>Dysdera crocota</i> .....	26
A) Análisis meiótico .....	26
B) Tinción DAPI .....	27
3.1.2.2- <i>Dysdera aff. crocota 1</i> .....	27
A) Análisis meiótico .....	27
B) Tinción DAPI - CMA .....	27
3.1.2.3- <i>Dysdera aff. crocota 2</i> .....	28
A) Análisis meiótico - Tinción DAPI - CMA .....	28
3.1.3- Segestriidae .....	28
<i>Ariadna boesenbergi</i> .....	28
A) Mitosis en embriones .....	28
B) Análisis meiótico .....	28
C) Tinción DAPI - CMA .....	29
3.1.4- Pholcidae .....	29
<i>Pholcus phalangioides</i> .....	29
A) Análisis meiótico .....	29
3.1.5- Sicariidae .....	30
<i>Loxosceles laeta</i> .....	30
A) Análisis meiótico .....	30
B) Tinción DAPI - CMA .....	31

3.1.6- Scytodidae .....	31
<i>Scytodes globula</i> .....	31
A) Mitosis en embriones .....	31
B) Análisis meiótico .....	31
C) Tinción DAPI - CMA .....	32
3.2- Entelegynae .....	32
3.2.1- Lycosidae .....	32
3.2.1.1- " <i>Lycosa</i> " <i>erythrognatha</i> .....	32
A) Análisis meiótico .....	32
3.2.1.2- " <i>Lycosa</i> " <i>pampeana</i> .....	34
A) Análisis meiótico .....	34
3.2.1.3- <i>Schizocosa malitiosa</i> .....	35
A) Análisis meiótico .....	35
B) Bandeado DAPI .....	36
3.2.2- Sparassidae .....	36
3.2.2.1- <i>Polybetes pythagoricus</i> .....	36
A) Análisis del cariotipo .....	36
B) Bandeado C, G, NOR, DAPI y CMA en mitosis .....	37
C) Análisis meiótico .....	37
D) Bandeado DAPI – CMA en meiosis .....	38
3.2.2.2- <i>Polybetes rapidus</i> .....	38
A) Análisis del cariotipo .....	38
B) Bandeado C, G, NOR en mitosis .....	39
C) Análisis meiótico .....	39
D) Bandeado DAPI – CMA en meiosis .....	40
3.2.2.3- <i>Polybetes punctulatus</i> .....	40
A) Análisis del cariotipo .....	40
B) Bandeado C, G, NOR en mitosis .....	41
C) Análisis meiótico .....	41
D) Bandeado DAPI – CMA en meiosis .....	42
4. DISCUSIÓN .....	43
4.1- Citogenética de Haplogynae .....	43
4.1- Citogenética de Haplogynae .....	44
4.2- Citogenética de Lycosidae y Sparassidae (Entelegynae) .....	52
4.2.1- Lycosidae .....	52
4.2.2- Sparassidae .....	56
4.2.3- Disposición de los bivalentes en profase I .....	59
4.3- Origen de los sistemas de determinación del sexo .....	62
4.4- Organización cromosómica .....	67
4.4.1- Bandeado G .....	67
4.4.2- Regiones Organizadoras Nucleolares .....	68
4.4.3- Composición y distribución de la heterocromatina .....	69
4.5- Aportes originales, conclusiones y nuevos desafíos .....	75
5. FIGURAS .....	77
6. TABLAS .....	110
7. BIBLIOGRAFÍA .....	145



# 1. INTRODUCCIÓN



*Kukulcania hibernalis* (Filistatidae)

## 1.1- Generalidades de las arañas

Hace unos 570 millones de años, durante el Cámbrico o en el Proterozoico Tardío, los trilobites dieron origen al resto de los artrópodos, que se diferenciaron en dos grandes grupos: los quelicerados y los mandibulados. Los quelicerados son los únicos artrópodos que carecen de antenas y mandíbulas, hoy sus representantes vivientes son mayoritariamente terrestres y se agrupan en la Clase Arachnida. A esta clase pertenecen los escorpiones, los pseudoescorpiones, los opiliones, los ácaros y las arañas, entre otros. El fósil más antiguo de araña (Orden Araneae) proviene del Devónico, otros del Carbonífero y del Triásico y un extenso grupo del Mesozoico tardío; el registro fósil de arañas del Terciario es rico debido a su frecuente aparición en el ámbar de la República Dominicana y del Báltico (Scioscia 2006).

El orden Araneae es el séptimo en diversidad global, después de cinco grupos de Insectos y de los ácaros. La fauna de arañas está muy poco estudiada, siendo Gran Bretaña y Japón los países donde mejor se conoce, y en el otro extremo se encuentran Latinoamérica, África y la región del Pacífico (Coddington & Levi 1991).

Los filósofos de la Antigüedad se interesaron por las arañas; Aristóteles hace mención de ellas en sus escritos y fue el primero en aportar datos sobre su biología y comportamiento. Probablemente el artrópodo con presencia más intensa en el conjunto de creencias humanas primitivas es la araña. A lo largo de los cinco continentes y de un período que abarca 5000 años, la araña ha sido vinculada a importantes divinidades en las que residen al mismo tiempo tanto poderes creadores como destructores. La araña ha sido símbolo de vida (creación, fertilidad y sexo) por su capacidad para la construcción de telas orbiculares a partir de sí misma, pero también de muerte, guerra y destrucción por su capacidad depredadora y la toxicidad de su veneno. Esta ambivalencia, basada en la interpretación de la actividad, biología y capacidades generales de las arañas, puede rastrearse en antiguos mitos mediterráneos (Mesopotamia, Egipto, Grecia), pero también en el continente africano, en las culturas mesoamericanas (especialmente en la civilización Maya) y entre las tribus de nativos norteamericanos o en las islas del Pacífico (Melic 2003).

El poeta romano Ovidio en su libro *Metamorfosis* (libro 6, 5-54, 129-145), habla de una bella joven Arachne, que vivía en la antigua Lidia de Asia Menor, ella

era famosa y admirada por la belleza de sus hilados y tejidos. Un día, Arachne, enaltecida por su fama y vanagloriándose de su habilidad, se atrevió a retar a un concurso a Pallas Atenea, diosa de la sabiduría, la estrategia y la guerra. Ésta, en extremo molesta por la audacia de Arachne, destruyó su obra, provocando tal desesperación en la joven que acabó por ahorcarse. Arrepentida de su acción, la diosa la volvió a la vida, pero convirtiéndola en araña, destinada a permanecer colgada y a seguir hilando por toda la eternidad. Esta leyenda da nombre al grupo (Hoffmann 2004).

En China existen varias leyendas antiguas relacionadas con las arañas, una de ellas cuenta que hubo una vez dos hermanas que se transformaron en arañas inmensas, las que, en vez de hilar seda, elaboraban fuertes sogas con las que amarraban a sus enemigos; el dios Sun Houtzu logró dominarlas y matarlas. Las arañas se han convertido en el plato nacional de Camboya, y la "a-ping" o araña de Skuon (*Haplopelma albostriatum*, Claudio Lipari, *comunicación personal*), en uno de los platos más importantes para los turistas que visitan Tailandia. En la mitología náhuatl del México antiguo, las arañas se relacionaban con la muerte, la oscuridad y las tinieblas, en otras culturas centroamericanas aparecen arañas junto a la diosa de la tierra que florece y que inventó el arte del hilado, estas culturas las consideraban como símbolos de fuerza y poder.

En los libros viejos de medicina y brujería es posible encontrar recetas curativas o maléficas en las que figuran como ingredientes alguna parte del cuerpo de un arácnido, o a éste completo incluyendo su telaraña. El ser humano ha aprovechado a las arañas y sus hilos con fines medicinales, para combatir dolencias como el dolor de cabeza, fiebre palúdica, artritis, y sigue empleando sus hilos para detener hemorragias. El resultado positivo de todas estas aplicaciones ha sido más psicológico que real. En Argentina se puede encontrar artículos entre los que se recomienda utilizar ya sea la araña completa o pedazos de ella para distintos tratamientos homeopáticos (Anónimo 2002).

Las telas de arañas han sido efectivas y de gran utilidad en el desarrollo de miras telescópicas de distintos instrumentos ópticos y armamentos, así como se planea usar los hilos, obtenidos mediante técnicas biotecnológicas, para fabricar desde chalecos antibalas hasta hilos para ser utilizados en intervenciones quirúrgicas (Anónimo 2004).

Los europeos creían que sus picaduras causaban muchas de las enfermedades que ellos sufrían, pero en realidad, la mayoría de estas enfermedades eran causadas por otros agentes y no por las arañas. Un ejemplo

más del temor que le tienen los humanos a las arañas puede ejemplificarse con una encuesta que realizó la compañía cinematográfica Universal Pictures (UK), y que dio a conocer la Agencia France-Press (AFP), reproducida por varios medios de comunicación internacionales, entre ellos, el diario Los Andes de Mendoza (12/10/2004), que arrojó como resultado que los británicos le temen más a las arañas que a un atentado terrorista.

Las arañas peligrosas para el ser humano son pocas en proporción al número de especies, sólo 0,05% de las especies de arañas conocidas en el mundo tienen una ponzoña que puede resultar realmente riesgosa; la más conocida y de distribución mundial es la *Latrodectus mactans* (Theridiidae), vulgarmente conocida como viuda negra, menos conocidas, pero de importancia médica por su veneno son las especies de *Atrax* (Ctenizidae) de Australia, las especies de *Harpactirella* en el sur de África, y las especies de *Phoneutria* (Ctenidae) y *Loxosceles* (Sicariidae) en América.

Las arañas pueden medir desde 1mm hasta 25cm con las patas extendidas en el caso de las tarántulas o "arañas pollito". Han conquistado casi todos los ambientes terrestres, e incluso existe una especie que vive totalmente sumergida en los cuerpos de agua. El cuerpo de una araña, como el resto de los arácnidos, se divide en dos regiones: prosoma (o cefalotórax) y opistosoma (o abdomen). El prosoma lleva seis pares de apéndices unirrámeos: quelíceros (primer par, donde desembocan las glándulas de veneno), pedipalpos (segundo par, donde se aloja el órgano copulador de los machos) y cuatro pares locomotores. El abdomen presenta apéndices modificados en el adulto, transformados en filotráqueas o "pulmones en libro", y las hileras o hilanderas donde desembocan las glándulas sericígenas por donde secretan la seda para tejer las telarañas. Generalmente poseen seis u ocho ojos aunque puede haber dos, cuatro o ninguno; dos o cuatro pulmones, que pueden faltar, en cuyo caso respiran por tráqueas, y uno a tres pares de hilanderas (Scioscia 2006).

La ubicación de las hilanderas define los dos Subórdenes de arañas: Mesothelae y Opisthethelae. El Suborden Mesothelae, con el Infraorden Liphistiomorphae, en el que las hilanderas están ubicadas en la mitad ventral del abdomen, agrupa a arañas primitivas del sudeste asiático; y el suborden Opisthethelae, con los Infraórdenes Mygalomorphae y Araneomorphae, en las que las hilanderas se ubican en la porción terminal del abdomen, agrupa al resto de las arañas. La cantidad de hilanderas, el tipo de inserción de los quelíceros y el

movimiento de su uña, y la cantidad de pulmones, separa a las Mygalomorphae de las Araneomorphae. La mayoría de las hembras de Araneomorphae presentan a nivel ventral del segundo segmento abdominal y por delante del surco epigástrico, una placa esclerotizada denominada epigino donde se ubican los orificios de los conductos que comunican con las espermatecas, y es a través de esos orificios por donde se produce la cópula (grupo Entelegynae); en el resto de las arañas la cópula se produce por dentro del surco epigástrico, y el macho coloca el esperma directamente en las espermatecas (grupo Haplogynae). La gran mayoría de las arañas descritas taxonómicamente están agrupadas dentro de las enteleginas (Scioscia 2006).

Muchas arañas se encuentran frecuentemente en ambientes domésticos y peridomésticos. Entre las haploginas, en nuestro país, la de mayor importancia médica por las complicaciones gangrenosas cutáneas que causa, es *Loxosceles laeta* (Sicariidae) conocida como "araña homicida", "araña marrón" o "araña de los cuadros", muy común en la parte sur de Sudamérica. Las *Loxosceles* son arañas poco llamativas, de un color castaño amarillento o grisáceo, suelen esconderse en lugares oscuros dentro de las casas, detrás de muebles y bajo cuadros o grietas de paredes. Son sedentarias y de actividad nocturna. No son agresivas, pero cuando alguien las toca, se defienden picando. Los casos clínicos graves con resultados fatales se presentan sobre todo en los niños. Aunque hay sueros para el veneno de las *Loxosceles*, algunos médicos recomiendan el suministro de corticoides, que pueden ayudar cuando se presentan los primeros síntomas, deteniendo el proceso de la necrosis. Recurrir al médico lo antes posible con la araña sin maltratar, ayuda al diagnóstico y a los pasos inmediatos a seguir (Simó 2004).

Una araña llamativa para el vulgo es la "araña patona o papaíto piernas largas", como se denomina a varias especies del género *Pholcus* (Pholcidae); es una araña bastante desprolija y da apariencia de suciedad. Se utiliza la imagen de su telaraña en la filmografía para dar aspecto de abandono o terror, provoca atención ya que al tocar su tela agita tan vertiginosamente su cuerpo que la hace perder de vista. Convive con todos los humanos en cualquier casa (limpia o no), y es común ver un animal adulto conviviendo con sus crías en una misma tela, o bien toda la comunidad repartida a lo largo del ángulo y rincones de paredes y techo. Es una araña inofensiva para los humanos, sedentaria y para nada agresiva.

Una araña que suele confundirse con la anterior, es "la araña escupidora", como se denomina a las especies del género *Scytodes* (Scytodidae); tal como su nombre lo indica caza a sus presas arrojando desde sus quelíceros una sustancia

pegajosa. Esta araña no construye telas para obtener su alimento. Se la encuentra mimetizada con las paredes de las casas, o bien sobre troncos. De color marrón, patas largas y atigradas, en su estado de reposo es prácticamente indistinguible ya que queda plana contra la superficie sobre la que está. Es totalmente inofensiva ya que no posee veneno.

Una de las araña más comunes y llamativas por su densa y pegajosa tela es *Kukulcania hibernalis* (Filistatidae); esta araña tiene un alto dimorfismo sexual. La "araña de los timbres", como vulgarmente se la conoce, habita tanto en los agujeros de las paredes y ventanas como en los cubículos donde están los medidores de servicios públicos. Las hembras son extremadamente sedentarias y muy longevas; los machos, de hábitos de vida más activos, suelen ser confundidos con los machos de *Loxosceles*. Del mismo modo que *Pholcus*, utilizan sus telas para capturar a sus presas, que una vez que quedan atrapadas, son envueltas y conservadas. Un dato curioso de esta especie es que a pesar de ser una araneomorfa, las hembras siguen mudando en su estado adulto como lo hacen las hembras de Mygalomorphae, no se conoce ninguna otra araneomorfa que presente este proceso fisiológico una vez llegada a adulta.

Unas arañas que, para los adultos pasan bastante desapercibidas en los jardines, pero que suelen ser rápidamente identificadas por los niños, son las *Ariadna* (Segestriidae), de tamaño pequeño, viven dentro de un tubo de seda, que los niños suelen escarbar con palitos para averiguar quién vive en el interior.

Las *Dysdera* (Dysderidae), arañas de prosoma rojizo y abdomen color crema aterciopelado, suelen encontrarse en hojarasca de jardines, en acúmulos de ladrillos o escombros, o bien en el interior de ladrillos huecos en paredes rotas. Estas arañas no revisten peligrosidad por su veneno, aunque su picadura es dolorosa.

Entre las enteleginas, las arañas de la familia Lycosidae son también frecuentes en los jardines, parques y baldíos, entre otros; conocidas como "araña lobo" o "araña de los jardines", estas arañas, que no tejen telas para cazar sus presas, son animales de hábitos nocturnos, solitarios, activos y excelentes cazadores. Estas arañas suelen vivir debajo de piedras, troncos o cualquier material que le permita un refugio. El veneno inyectado tras una picadura producirá acción necrótica local sin riesgo de muerte; existen sueros polivalentes que generalmente son innecesarios de aplicar (González y col. 2000).

Otras arañas que suelen estar en los jardines son las del género *Polybetes* (Sparassidae), estas arañas son de tamaño relativamente grande y al sentirse

agredidas comienzan un vaivén lateral muchas veces con los dos primeros pares de patas levantados, intimidando al agresor. Estas arañas son bastante agresivas, trepadoras y muy rápidas. Es habitual que escapen trepando un árbol o una pared. Suelen esconderse debajo de la corteza de los árboles, especialmente en los *Eucaliptus*, en techos de tejas o taparrollos; no es frecuente encontrarlas en el interior de las casas, pero suelen ingresar en días de tormentas. El veneno es de poca toxicidad, tiene acción neurotóxica leve, que desaparece en minutos (González y col. 2000).

## 1.2- Antecedentes citogenéticos

En Arachnida, los estudios cromosómicos son escasos en relación al número de especies taxonómicamente descritas. Los primeros estudios cromosómicos en arañas, opiliones y escorpiones fueron realizados por Carnoy a fines del siglo XIX (1885), y actualmente sólo se conoce el número cromosómico de alrededor de 1000 especies. Los grupos más estudiados son las arañas, los ácaros y los escorpiones, y en menor proporción los opiliones y pseudoescorpiones, mientras que los otros grupos están muy poco o nada analizados.

A pesar de la gran diversidad de arañas, están muy poco estudiadas desde el punto de vista cromosómico. Hay muy pocos trabajos integrales realizados en citogenética de arañas, esto se ve reflejado en que existen hasta el presente sólo dos Tesis Doctorales (Gowan 1985 y Sharma 1987, esta última citada sin título solamente una vez por su autor en un trabajo posterior); una Tesis de Maestría (De Oliveira 1998), una Tesis de Licenciatura (Chemisquy 2005) y unos pocos trabajos que realizan el análisis de un número importante de especies.

Aproximadamente 1% de las más de 39.000 especies citadas en el catálogo de Platnick (2006) han sido estudiadas cromosómicamente, sólo se tiene alguna información de 47 familias de un total de 110, y los antecedentes en nuestro país sólo provienen de nuestro grupo de investigación (Scioscia 1997, Rodríguez Gil y col. 2000, Chemisquy y col. 2002, Mola y col. 2002, Rodríguez Gil y col. 2002a, Rodríguez Gil y col. 2002b, Rodríguez Gil y col. 2002c, Chemisquy y col. 2003, Rodríguez Gil y col. 2003a, Rodríguez Gil y col. 2003b, Chemisquy y col. 2004, Chemisquy 2005, Mola 2005 y Rodríguez Gil y col 2005).

En las arañas, rango de números cromosómicos es muy amplio, desde  $2n=7$ ,  $n=3+X_0$  en machos de *Ariadna lateralis* (Segestriidae) hasta  $2n=96$ ,  $n=47+X_1X_2_0$  en machos de *Heptathela kimurai* (Kishida) (Liphistiidae). Susuki (1954) propone que el cariotipo compuesto por un número alto de cromosomas es un carácter plesiomórfico en arañas.

*Heptathela kimurai* es la única especie analizada del Suborden Mesothelae, y se caracteriza por presentar cromosomas muy pequeños, de 1 a  $2\mu\text{m}$ , acrocéntricos y posiblemente el sistema de determinación del sexo  $X_1X_2_0$  (Suzuki 1954).

Los estudios cromosómicos realizados en 14 especies de Mygalomorphae muestran una gran variación en el número cromosómico de machos, desde  $2n=14$  en *Atypus affinis* Eichwald (Atypidae) hasta  $2n=86$  en *Ischnothele indicola* Tikader, única especie de la familia Dipluridae analizada. La morfología cromosómica también es variable ya que pueden encontrarse desde cromosomas subtelo-céntricos hasta metacéntricos (Painter 1914, Suzuki 1954, Srivastava & Shukla 1986, Lucas y col. 1993, De Oliveira 1998, Rezác & Král 2004, Vitkova y col. 2005). En pocas especies se pudo describir el sistema de determinación del sexo; en *Ischnothele indicola*, *Aphonopelma hentzi* (Girard) y *Atypus karschi* Dönitz es  $X_1X_2_0/X_1X_1X_2X_2$  (macho/hembra), y en *Atypus affinis* es  $XY/XX$  (macho/hembra). En *A. karschi* ( $2n=44$ ), Suzuki (1954) describió la presencia de cromosomas muy pequeños acrocéntricos. *A. muralis* Bertkau y *A. piceus* (Sulzer) presentan meiosis aquiasmática, característica poco frecuente en arañas, y un sistema de determinación del sexo particular compuesto por un cromosoma X asociado a un par de cromosomas considerados, también, como cromosomas sexuales (Rezác & Král 2004). En la familia Theraphosidae se analizaron nueve especies, *Brachypelma albopilosum* Valerio ( $2n=74$  en machos), *Aphonopelma hentzi* (sub *Dugesiella hentzi*) ( $n=23$  en machos), *Acanthoscurria gomesiana* Mello-Leitão ( $2n=43$  a  $46$  en machos) y seis especies de *Vitalus*, de las que cinco presentan  $2n=48$  y *V. dubius* (Mello-Leitão) (sub *Vitalus tetracanthus*), donde no se pudo determinar el número cromosómico ya que el número diploide variaba de 74 a 81.

En el Suborden Araneomorphae, dentro de las haploginas se estudiaron 41 especies, y en este grupo se describieron los números cromosómicos más bajos del orden. En los machos de Dysderidae y Segestriidae el número diploide varía entre 7 y 14, en los de Scytodidae de 13 a 31, en los de Pholcidae de 15 a 32 y en los de Sicariidae, la familia con menor variación, entre 18 y 23. Respecto del sistema de determinación del sexo, Scytodidae y Dysderidae se caracterizan por presentar únicamente el sistema  $X_0/XX$  (macho/hembra); en Pholcidae y Segestriidae se



encuentran los sistemas  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$  y  $XO/XX$  (macho/hembra) igualmente representados (Painter 1914, Bole-Gowda 1953, Suzuki 1954, Bole-Gowda 1958, Sharma y col. 1959, Beçak & Beçak 1960, Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Benavente & Wettstein 1977b, 1978, 1980b, Cokendolpher & Brown 1985, Srivastava & Shukla 1986, Sharma & Parida 1987, Parida & Sharma 1987b, Cokendolpher 1989, Tugmon y col. 1990, Wang y col. 1997, Sbalqueiro y col. 1998, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, De Araujo y col. 2003, De Olivera y col. 2003, Král 2004, De Araujo y col. 2004, 2005a, 2005c). Filistatidae, Sicariidae y algunas Pholcidae, así como la familia de araneomorfas basales Hypochilidae presentan un sistema  $X_1X_2Y$  altamente derivado (Silva 1988, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, De Araujo y col. 2003, Král y col. 2004). Las Dysderoidea (Dysderidae, Oonopidae, Segestriidae) se caracterizan por presentar cromosomas holocinéticos, algunas especies presentan meiosis aquíasmática y división postreduccional del X, características inusuales en arañas (Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Benavente & Wettstein 1978, 1980b, Benavente 1982, Král y col. 2004). En las otras familias de arañas haploginas los cromosomas son casi exclusivamente metacéntricos o submetacéntricos.

Entre las enteleginas se analizaron citogenéticamente 33 familias. Las que presentan un porcentaje mayor a 2% de especies estudiadas en relación al número de especies taxonómicamente descritas son: Agelenidae, Araneidae, Clubionidae, Lycosidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pisauridae, Psechridae, Senoculidae, Sparassidae y Uloboridae. Sin embargo, si se considera sólo el número total de especies analizadas citogenéticamente, en Araneidae, Lycosidae y Salticidae se estudiaron más de 65 especies por familia, en tanto que en Clubionidae, Gnaphosidae, Linyphiidae, Oxyopidae, Philodromidae, Sparassidae, Tetragnathidae, Theridiidae y Thomisidae se estudiaron entre 15 y 35 especies en cada familia.

La mayoría de las especies enteleginas presentan un número diploide ( $2n$ ) de 28/30 (macho/hembra) en alrededor de 32% de las especies, 22/24 (macho/hembra) en alrededor de 21%, y 24/26 (macho/hembra) en alrededor de 20%. En este grupo el número diploide, en machos, varía de  $2n=10$  en *Uloborus danolius* Tikader (Uloboridae) a  $2n=48$  en *Araneus ventricosus* (L. Koch) (Araneidae) (Suzuki 1950a, Parida & Sharma 1987b). En general, las arañas enteleginas de un mismo género, o aún de la misma familia tienen el mismo número cromosómico; así las familias Salticidae y Philodromidae se caracterizan por presentar un  $2n=28/30$  (macho/hembra); Araneidae y Linyphiidae,  $2n=24/26$ ; Theridiidae y Gnaphosidae,  $2n=22/24$  y Oxyopidae,  $2n=21/22$  (Mittal 1984, Gowan 1985, Srivastava & Shukla 1986, Sharma & Parida 1987, Parida & Sharma 1987b,

Datta & Chatterjee 1988, Rowell 1988, Barrion y col. 1989, Datta & Chatterjee 1989, Tugmon y col. 1990, Rowell 1991a, 1991b, Gunnarson & Andersson 1992, Datta & Chatterjee 1992a, 1992b, Tsurusaki y col. 1993, Carandang & Barrion 1994, Gorlov y col. 1995, Gorlova y col. 1997, Stratton 1997, De Oliveira 1998, Chen 1999, Pekár & Král 2001, Pekár y col. 2005, Giroti y col. 2005). La morfología cromosómica predominante es de cromosomas acrocéntricos o telocéntricos.

El sistema de determinación del sexo más frecuente es  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$  (macho/hembra) presente en aproximadamente 80% de las enteleginas; también se describieron especies con  $XO/XX$  y los sistemas múltiples  $X_1X_2X_3O/X_1X_1X_2X_2X_3X_3$  y menos frecuentemente  $X_1X_2X_3X_4O/X_1X_1X_2X_2X_3X_3X_4X_4$ . Sólo en Selenopidae no se ha descrito hasta el momento ninguna especie con  $X_1X_2O$ , presentando sólo el sistema  $X_1X_2X_3O$ . Por otra parte, en Oxyopidae el sistema de determinación del sexo predominante es el  $XO$ . La presencia de un cromosoma Y es muy poco frecuente en las arañas enteleginas, y en la mayoría de las especies su origen se puede explicar a partir de rearrreglos cromosómicos estructurales (neo-sistemas) (Maddison 1982, Rowell 1985a, 1985b, Silva 1988, Rowell 1990, Maddison 1990, Rowell 1991a, 1991b, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, Král 2004, Maddison 2005).

Los machos de arañas presentan la particularidad que los cromosomas sexuales no homólogos  $X_1$ ,  $X_2$  y  $X_3$ , cuando está presente, se asocian íntimamente durante la meiosis I y migran juntos hacia uno de los polos en anafase I. Durante la profase I también suelen presentar una marcada heteropicnosis positiva.

El tamaño de los cromosomas de las arañas es muy variable; algunas especies, como por ejemplo *Heptathela kimurai* (Liphistiidae), *Atypus karschi* (Atypidae) y *Crossopriza lyoni* (Pholcidae) presentan cromosomas muy pequeños (1µm a 2µm), mientras que los cromosomas sexuales de muchas especies miden más de 10µm (Suzuki 1954, Sharma y col. 1959). La variación en el tamaño cromosómico puede verse reflejada en el contenido de ADN de la célula. Grégory & Shorthouse (2003) determinaron los valores del contenido de ADN del complemento haploide (valor C) en 115 especies de 19 familias de araneomorfas. El valor C varía de 0,74pg en *Tetragnatha elongata* Walckenaer (Tetragnathidae) a 5,7pg en tres especies de *Habronattus* (Salticidae), siendo la media de todas las especies analizadas 2,4pg. Estos autores encontraron que dentro de las familias en las que se estudiaron 6 o más especies la variación del tamaño del genoma es relativamente alta y contrastaría con la constancia en el número cromosómico de la familia.

El análisis de las características morfológicas de los cromosomas para poder definir el cariotipo, la medición del contenido de ADN, así como el análisis del comportamiento meiótico de las distintas especies son útiles tanto desde el punto de vista citotaxonomico como filogenético, ya que permiten inferir cómo ha sido la evolución cromosómica y de esta manera establecer relaciones entre los distintos taxa. Un estudio del cariotipo más detallado se obtiene empleando una variedad de técnicas que revelan zonas específicas de los cromosomas. Estas técnicas, que también pueden utilizarse en meiosis, han aumentado considerablemente la comprensión de la estructura de los cromosomas. Si bien han sido de gran valor para caracterizar el cariotipo en otros grupos de animales, en arañas hasta el presente han sido muy poco empleadas. Los pocos estudios realizados para caracterizar la distribución y composición molecular de la heterocromatina con la técnica de bandeo C y con fluorocromos ADN específicos, muestran que en general los cromosomas presentan poca cantidad de heterocromatina, localizada principalmente en la región pericentromérica. También se han realizado escasos trabajos empleando técnicas de tinción argéntica para caracterizar los cromosomas organizadores nucleolares y las regiones organizadoras nucleolares (NORs) y de bandeo G, para determinar la estructura cromosómica y reconocer los pares homólogos (Brum-Zorrilla & Cazenave 1974, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Rowell 1985a, Datta & Chatterjee 1988, Rowell 1991b, Gorlova y col. 1997, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, Chemisquy 2005, De Araujo y col. 2005b, 2005c).

Las pocas especies de arañas haploginas analizadas presentan una gran variabilidad citogenética. Esta diversidad citogenética coincide con la alta heterogeneidad de otros caracteres morfológicos y moleculares estudiados en el grupo, lo que hace necesario aumentar el número de especies analizadas cromosómicamente con el fin de esclarecer las relaciones filogenéticas entre los taxa de este grupo (Suzuki 1954, Sharma y col. 1959, Beçak & Beçak 1960, Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Benavente y col. 1982, Silva 1988, Cokendolpher 1989, Tugmon y col. 1990, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, Král y col. 2004, De Araujo y col. 2005a, 2005c).

Dentro de las enteleginas, la sistemática de las Lycosidae está pobremente conocida en la Argentina y muchas especies han sido ubicadas alternativamente en distintos géneros (*Lycosa*, *Schizocosa*, *Hogna*). El estudio citogenético de especies argentinas de esta familia puede aportar datos valiosos en el esclarecimiento de este problema, ya que las características cromosómicas descritas en la bibliografía indican la presencia de diferencias cariotípicas entre los géneros (Montgomery 1905, Painter 1914, Hard 1939, Hackman 1948, Bole-Gowda 1953, Suzuki 1954,

Sharma & Gupta 1956, Bole-Gowda 1958, Sharma y col. 1958, Mittal 1960, Sokolov 1960a, Mittal 1961, 1962, 1963, Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Brum-Zorrilla & Cazenave 1974, Matsumoto 1977, Kageyama y col. 1978, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981, Wise 1983, 1984, Wise & Shaw 1984, Gowan 1985, Srivastava & Shukla 1986, Parida y col. 1986, Sharma & Parida 1987, Parida & Sharma 1987a, 1987b, Datta & Chatterjee 1989, Tugmon y col. 1990, Gorlov y col. 1995, Gorlova y col. 1997, Stratton 1997, De Oliveira 1998, Chemisquy 2005). En la familia Sparassidae, el género *Polybetes* se encuentra exclusivamente en América del Sur. A pesar de ser arañas muy comunes, sólo se conoce el número cromosómico de una especie (Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Olivera 1978). El análisis de un mayor número de especies permitirá conocer las características citogenéticas del género, y su relación con otros géneros de la familia.

## 1.3- Objetivos

### 1.3.1- Objetivos principales

- Analizar el comportamiento meiótico y el cariotipo de especies de arañas araneomorfas sinantrópicas de Dysderidae, Segestriidae, Filistatidae, Pholcidae, Scytodidae y Sicariidae (Haplogynae); y Sparassidae y Lycosidae (Entelegynae).

- Aportar datos citogenéticos que permitan realizar inferencias acerca de los mecanismos implicados en la evolución cromosómica y en la filogenia de los distintos grupos de arañas.

### 1.3.2- Objetivos específicos

- Analizar el comportamiento meiótico de los autosomas y cromosomas sexuales.

- Analizar la frecuencia y distribución de quiasmas.

- Analizar el contenido, distribución y composición molecular de la heterocromatina constitutiva (Bandeo C, tinción con los fluorocromos específicos de base DAPI y CMA).

- Caracterizar del cariotipo mediante otras técnicas específicas (NOR, G) para casos conflictivos.



## 2. MATERIALES Y MÉTODOS



*Dysdera crocota* (Dysderidae)

## 2.1- Materiales

Para la realización de esta Tesis se eligieron especies comunes que resultan de consulta frecuente en los centros de investigación especializados, por su presunta peligrosidad o por la curiosidad que genera su aparición en las viviendas; y por lo tanto, consideramos importante ampliar el conocimiento de ellas. Los ejemplares utilizados fueron colectados en ambientes domiciliarios y peridomiciliarios.

Se estudiaron ejemplares de las siguientes arañas haploginas: *Kukulcania hibernalis* (Filistatidae), *Dysdera* (Dysderidae), *Ariadna boesenbergi* (Segestriidae), *Pholcus phalangioides* (Pholcidae), *Loxosceles laeta* (Sicariidae), *Scytodes globula* (Scytodidae); y de las siguientes arañas enteleginas: *Polybetes pythagoricus*, *Polybetes rapidus* y *Polybetes punctulatus* (Sparassidae); y "*Lycosa*" *erythrognatha*, "*Lycosa*" *pampeana* y *Schizocosa malitiosa* (Lycosidae). El detalle del número de ejemplares, sexo y procedencia de los individuos utilizados se describe en la Tabla 1.

Los ejemplares de *Kukulcania hibernalis* se colectaron en hendiduras de paredes y ventanas, en donde fue necesario romper la espesa telaraña que bordea el orificio de entrada del nido. Los ejemplares de *Dysdera* se colectaron debajo de ladrillos y escombros, en el interior de ladrillos huecos que estaban sueltos o en paredes rotas, o en hojarasca de jardines. Los ejemplares de *Ariadna boesenbergi* se colectaron principalmente en troncos de tipas (*Tipuana tipu*) y palmeras. Los individuos de *Pholcus phalangioides* se colectaron próximos a los cielorrasos en el interior de casas y edificios. Los ejemplares de *Loxosceles laeta* se colectaron en el interior de viviendas abandonadas de la Provincia de Buenos Aires, y la mayor parte del material provino de los subsuelos del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (MACN). La recolección de *Scytodes globula* también se realizó en el interior y periferia de casas. Por último, las Lycosidae se colectaron en jardines o zonas parquizadas sobre el pasto, debajo de piedras, escombros o leña; mientras que las *Polybetes* se capturaron debajo de la corteza de *Eucaliptus* o en cortaderas.

Algunos de los ejemplares llegaron al Museo Argentino de Ciencias Naturales, aportados por vecinos que deseaban conocer la peligrosidad de las arañas y cómo debían actuar ante una eventual picadura; otra parte provino de colectas de ejemplares a partir de la participación en campañas programadas *ad*

*hoc*; y otra parte del material fue aportado por colegas y amigos, cuyos nombres figuran al pie de la Tabla 1.

Parte de los ejemplares se fijaron enteros en solución 3:1 (tres partes de alcohol etílico absoluto: una parte de ácido acético glacial), y otros se mantuvieron vivos en el Bioterio de Cría de la División de Aracnología, a cargo de la Dra. Cristina L. Scioscia (MACN) hasta el momento del procesamiento.

La nomenclatura específica utilizada en la presente Tesis corresponde al catálogo de (Platnick 2006), aclarando, cuando fuera necesario, los binomios bajo los cuales fueron publicados los datos citogenéticos originales. Los autores de los nombres se citan en las tablas correspondientes, y aquellas especies cuyas familias no están analizadas en esta Tesis, y que por lo tanto no están contenidas en tablas, se citan por primera vez con su autor en el texto.

El material de referencia se depositó en la Colección Nacional de Aracnología (MACN-Ar).

## 2.2- Métodos

### 2.2.1- Mantenimiento de ejemplares en bioterio

Los ejemplares que se mantuvieron vivos en cautiverio se colocaron individualmente en recipientes adecuados a su tamaño, tapados con un trozo de tela, para permitir el paso del oxígeno.

La provisión de agua y alimento se realizó dos veces por semana. El alimento consistió, de acuerdo al tamaño del ejemplar, en *Musca domestica*, *Drosophila melanogaster* y *Drosophila* sp. o larvas de *Tenebrio molitor*, que se crían para tal fin.

El ambiente contó con un fotoperíodo de 12 horas (luz:oscuridad) con una temperatura media controlada de 25°C.



## 2.2.2- Preparaciones de células mitóticas

### 2.2.2.1. A partir de huevos de arañas:

Esta técnica se realizó en ejemplares de *Kukulcania hibernalis*, *Dysdera*, *Ariadna boesenbergi*, *Scytodes globula*, "*Lycosa*" y *Polybetes*. Sólo se obtuvieron resultados con huevos de *Ariadna* y *Scytodes*.

Se realizaron los protocolos de Matsumoto (1977) y Cokendolpher & Brown (1985), con pequeñas modificaciones.

Se toman huevos de tres días, post-desove:

- a) Se colocan entre 5 y 7 huevos en solución fisiológica dentro de un tubo Eppendorf y se aplastan con varilla de vidrio hasta que esté todo el material bien disgregado.
- b) Se agrega 1 gota de colchicina 0,1%, se agita para homogeneizar y se esperan 40 minutos, para permitir actuar al agente.
- c) Se agregan 2 gotas de agua destilada, se agita para homogeneizar y se esperan 7 minutos, con el fin de producir un shock hipotónico dentro de las células.
- d) Se agregan 4 gotas de fijador 3:1, se agita para homogeneizar y se esperan 30 minutos.
- e) Se centrifuga la solución a 1000rpm durante 5 minutos, se descarta el sobrenadante.
- f) Se resuspende el pellet en el mismo fijador (3:1), se vuelve a colocar en centrífuga y se repiten los pasos e) y f) tres veces.
- g) Finalmente se resuspende el pellet en el mismo fijador y se gotea en portaobjetos caliente desde una altura de 15cm.
- h) Las preparaciones se pueden teñir con Giemsa 5% en agua para su observación y análisis.

Si el desove proviene de una hembra no fecundada o de una puesta inviable los huevos no presentarán células en división. Para garantizar que haya división en las preparaciones se recomienda separar dos o tres huevos y colocarlos en un portaobjetos excavado con Vaselina®. La vaselina permite transparentar la cutícula del huevo y se puede observar el desarrollo del embrión dentro de éste bajo microscopio estereoscópico. Si no se observa división en los huevos se descartan los preparados realizados previamente.

### 2.2.2.2 A partir de hemolinfa y otros tejidos de adultos:

Esta técnica se realizó en ejemplares de *Polybetes*.

- a) Se adormecen los ejemplares con frío o con éter sulfúrico.
- b) Se inyecta 0.1ml de colchicina 0.1% a través de la membrana articular entre la coxa y el trocánter de una pata. Se deja actuar durante 3 horas.
- c) Se extrae hemolinfa y se la coloca en un tubo de hemólisis durante 15 minutos en estufa a 37°C en solución hipotónica de KCl 0.56%.
- d) Se centrifuga 5 minutos a 800rpm.
- e) Se descarta el sobrenadante y se reserva el pellet.
- f) Se agrega solución fijadora 3:1.
- g) Se repiten los pasos d) - f) 3 veces.
- h) Se colocan portaobjetos sobre hielo granizado durante unos 5 minutos.
- i) Se empaña con una exhalación de vapor la cara superior del portaobjetos.
- j) Con pipeta Pasteur se dejan caer dos o tres gotas de la suspensión celular sobre la cara vaporizada del portaobjetos.
- k) Se seca lentamente sobre la llama de un mechero, cuidando que no tome contacto directo con ésta.
- l) Una vez extraída la hemolinfa se procede a disectar el ejemplar bajo microscopio estereoscópico y se realiza el mismo procedimiento con las gónadas y el tejido digestivo. El fijador debe estar recién preparado y en freezer o sumergido en un recipiente con hielo granizado.
- m) Las preparaciones se pueden teñir con Giemsa 5% en agua para su observación y análisis.

### 2.2.3- Análisis del Cariotipo

Se realizó el idiograma de las tres especies de *Polybetes*. Se midieron 10 células mitóticas de hembras de cada especie y 10 células mitóticas de machos de *P. pythagoricus*. Se seleccionaron células en las que todos los cromosomas se encontraban separados. Las mediciones se realizaron con el programa Micromesure versión 3.3 (Reeves & Tear 2000). En hembras, la longitud total del complemento (TCL) haploide fue calculado sumando el promedio de la longitud de cada par de cromosomas. En machos, la longitud del complemento total haploide fue calculado sumando el promedio de la longitud de cada par de autosomas y la longitud de cada uno de los cromosomas sexuales. En el idiograma se graficó el

porcentaje relativo de cada par de cromosomas respecto del TCL haploide en unidades arbitrarias.

Se realizaron mediciones de los cromosomas en copias fotográficas de tres metafases mitóticas de hembras de cada una de las tres especies utilizando un calibre Vernier para estimar el TCL en micrones. En este caso se seleccionaron células en las que los cromosomas mostraban condensación similar.

#### **2.2.4- Preparaciones de células meióticas**

Para realizar estas preparaciones se utilizan testículos de machos adultos o subadultos.

En arañas, en la mayoría de los casos, la identificación específica solamente es posible en individuos adultos, salvo que los ejemplares provengan de desoves de hembras previamente identificadas. Se ha comprobado que, en general, los machos adultos presentan una baja división meiótica ya que al llegar a la adultez los testículos presentan mayoritariamente espermatozoides encapsulados y la actividad testicular decrece a medida que transcurren los días. Esto provoca un bajo rendimiento de células en división por preparado. El mejor estadio para el análisis de la meiosis es el macho subadulto, aunque también se obtuvieron buenos resultados en machos recién mudados a adultos. Por este motivo fue casi siempre necesario mantener poblaciones vivas en bioterio.

La extracción de los testículos se realizó en solución de etanol 80% en ejemplares previamente fijados. Los ejemplares de bioterio se adormecieron con frío, se realizó la disección en solución fisiológica comercial y, se fijó la gónada en 3:1.

Sobre portaobjetos previamente desengrasados en solución de HCl 1% en etanol 80%, se colocó una pequeña porción de testículo en una gota de hematoxilina propiónica 1% con citrato férrico como mordiente se dilaceró el material con agujas de disección y barra de acero inoxidable, luego se colocó, sobre la preparación, un cubreobjetos sobre el cual se realizaron aplastados sucesivos. Se calentó sobre llama de mechero para ablandar el material. Con ácido acético 60% se removieron los excesos de hematoxilina. Cuando el material se encontraba en un plano, lo suficientemente bien aplastado y separado, se selló el cubreobjetos con parafina o esmalte de uñas.

### 2.2.5- Bando C

Para la realización de esta técnica se utilizaron las preparaciones obtenidas según el protocolo descrito en "Preparaciones de células mitóticas" (2.2.2.2). Aquellos preparados que habían sido teñidos con Giemsa se decoloraron previamente en solución 3:1.

- a) Se colocan los portaobjetos con las preparaciones en un Coplin con HCl 0.2N, durante 1 hora.
- b) Se traspasan los portaobjetos a un Coplin con solución sobresaturada de OHBa, durante 30 segundos.
- c) Se transfieren los portaobjetos a un Coplin con solución 2xSSC, durante 1 hora a 60°C.
- d) Las preparaciones se tiñen con Giemsa 5% en agua para su observación y análisis.

Para seleccionar las mejores preparaciones se revisaron los preparados sin teñir en un microscopio de contraste de fase.

### 2.2.6- Bando G

Para la realización de esta técnica se utilizaron las preparaciones obtenidas según el protocolo descrito en "Preparaciones de células mitóticas" (2.2.2.2). Aquellos preparados que habían sido teñidos con Giemsa se decoloraron previamente en solución 3:1.

- a) Se colocan los portaobjetos con las preparaciones en un Coplin con buffer fosfato (PBS) durante un mínimo de 15 minutos ya que con tiempos menores no se obtuvieron resultados.
- b) Se traspasan los portaobjetos a un Coplin con tripsina 0.1% (en PBS) durante 45 segundos a un minuto
- c) Se tiñen con Giemsa 5% en H<sub>2</sub>O, durante 3 ó 4 minutos.

Para seleccionar las mejores preparaciones se revisaron los preparados sin teñir en un microscopio de contraste de fase.

### 2.2.7- Bando NOR

Para la realización de esta técnica se utilizaron las preparaciones obtenidas según el protocolo descrito en "Preparaciones de células mitóticas" (2.2.2.2). Aquellos preparados que habían sido teñidos con Giemsa se decoloraron previamente en solución 3:1.

- a) Se colocan 3 gotas de nitrato de plata ( $\text{AgNO}_3$ ) 50% en agua destilada sobre el portaobjetos con la preparación.
- b) Se agregan 2 gotas de una solución formada por 99ml de  $\text{H}_2\text{O}$  destilada, 1ml de ácido fórmico y 2g de gelatina sobre el mismo portaobjetos.
- c) Se coloca un cubreobjetos y se calienta el portaobjetos sobre una plancha caliente a  $50^\circ\text{C}$  hasta ver una coloración pardusca.
- d) Se levanta el cubreobjetos con  $\text{H}_2\text{O}$  tibia, y se seca el preparado al aire.
- e) Se monta con una gota de DEPEX®.

### 2.2.8- Bando secuencial con DAPI–CMA

La coloración con los colorantes fluorescentes DAPI y CMA se realizó en las preparaciones meióticas de todas las especies y en las preparaciones mitóticas según el protocolo descrito en "Preparaciones de células mitóticas" (2.2.2.1 y 2.2.2.2).

Las preparaciones meióticas se obtuvieron de acuerdo al siguiente protocolo:

- a) Sobre portaobjetos previamente desengrasados en solución de HCl 1% en etanol 80%, se coloca una pequeña porción de testículo en una gota de ácido acético 60%.
- b) Se dilacera el material con agujas de disección y barra de acero inoxidable.
- c) Se coloca sobre la preparación, un cubreobjetos sobre el cual se realizan aplastados sucesivos. Cuando es necesario se calienta la preparación sobre llama de mechero para ablandar el material.
- d) Se coloca el portaobjetos sobre hielo seco y posteriormente se separa el cubreobjetos con punta de bisturí u hojita de afeitar.
- e) La preparación se deshidrata mediante traspasos sucesivos del portaobjetos en Coplins con alcohol 70%, 80% y absoluto durante 1 minuto en cada uno.
- f) Se seca al aire o con secador.
- g) Se guarda en refrigerador a  $-20^\circ\text{C}$ .

## Coloración con DAPI-CMA

- a) Se coloca el portaobjetos con la preparación en un Coplin con metanol durante 2 hs.
- b) Se seca la preparación al aire o con secador.
- c) Se lavan los preparados con buffer Mc Ilvaine.
- d) Se colocan los preparados en un Coplin con Tritón diluido a 1% en buffer Mc Ilvaine entre 15 y 30 minutos.
- e) Se lavan los preparados con buffer Mc Ilvaine.
- f) Se colocan sobre el portaobjetos 75µl de CMA y se mantiene en oscuridad durante 90 minutos. Desde este paso se debe trabajar en cuarto oscuro.
- g) Se lava con piseta alternando agua destilada, buffer Mc Ilvaine y agua destilada.
- h) Se colocan 75µl de solución DAPI, se coloca un cubreobjetos y se deja en cámara húmeda en oscuridad durante 20 minutos.
- i) Se repite paso g).
- j) Se coloca el preparado sobre papel absorbente para que se seque al aire o se usa secador.
- k) Se coloca una gota de medio de montaje, se coloca un cubreobjetos, se seca el exceso de medio de montaje por simple presión sobre papel absorbente.
- l) Se sella con adhesivo de contacto el borde del cubreobjetos.
- m) Se coloca en estufa a 37°C durante tres días en oscuridad.

Algunas especies se analizaron sólo con DAPI. En estos casos no se relizaron los pasos f) y g).

Observación: algunos preparados, en los que no se obtuvieron resultados satisfactorios, se decoloraron y se volvieron a teñir. La decoloración se realizó en un Coplin con solución 4xSSC-TWEEN 0,2%, durante 10 horas. Luego se procedió desde el punto e).

Para lavar los objetos que no son descartables y que habían estado en contacto con los reactivos se utilizó solución de Permanganato de Potasio ( $\text{KMnO}_4$ ) (una cucharada de  $\text{KMnO}_4$  en 500ml de  $\text{H}_2\text{O}$ ).

### 2.2.9- Observación de preparados y fotografía

Todas las preparaciones se revisaron en microscopio Leica DMLB, a 250x, se dibujaron los distintos estadios a 1000x, y aquellas células que mejor representaban los estadios fueron fotografiadas utilizando un fotomicroscopio Leitz DMLB con cámara fotográfica analógica y con sistema de epifluorescencia. Para las preparaciones teñidas con hematoxilina o Giemsa, se utilizó película Kodalith, Agfa 25 o Tmax 100 según la calidad de la preparación. Para las preparaciones con tinción fluorescente se utilizó película Kodak 400, en algunos casos forzando la exposición. El revelado y copiado de las fotomicrografías blanco y negro fue realizado íntegramente en el cuarto oscuro de nuestro laboratorio utilizando reveladores HC110 o ROMEK, según la película utilizada, y fijador ROMEK en todos los casos. El revelado de la película color se realizó en laboratorios fotográficos comerciales.



### 3. RESULTADOS



*Ariadna boesenbergi* (Segestriidae)



### 3.1- Haplogynae

#### 3.1.1- Filistatidae

##### *Kukulcania hibernalis*

$2n=24$ ;  $n=11+X_1X_20$  (macho) (Figuras 1 y 2)

#### A) Análisis meiótico

Las prometafases espermatogoniales presentan 24 cromosomas metacéntricos y submetacéntricos, entre ellos se distinguen seis cromosomas marcadamente mayores, mientras que el resto son de aproximadamente el mismo tamaño; no se pueden identificar a los cromosomas sexuales.

En paquitene los cromosomas adoptan una disposición en "bouquet" y no se observa ningún cuerpo heteropicnótico positivo (Fig. 1A). Luego de este estadio los bivalentes se descondensan hasta adoptar un aspecto difuso en el que es difícil individualizarlos. En este largo estadio difuso los cromosomas sexuales se encuentran condensados e íntimamente asociados entre sí, siendo heteropicnóticos positivos (Fig. 1B). Uno de los bivalentes autosómicos mayores no se descondensa completamente y es levemente heteropicnótico positivo. El otro bivalente mayor suele estar asociado al nucléolo. En diacinesis los bivalentes se condensan nuevamente de una manera particular y los cromosomas sexuales continúan heteropicnóticos positivos (Fig. 1C). Los bivalentes presentan un quiasma, a excepción de uno de los mayores que normalmente presenta dos quiasmas. En prometafase I los bivalentes y los cromosomas sexuales son isopicnóticos (Fig. 1D). En anafase I los cromosomas sexuales ( $X_1X_2$ ) migran juntos a un polo (división pre-reduccional). En cada polo de telofase I se observan dos autosomas metacéntricos grandes, y en uno de los dos polos los dos cromosomas sexuales que son grandes y de distinto tamaño entre sí, el  $X_1$  es submetacéntrico y el  $X_2$  metacéntrico. Estos cromosomas, a diferencia de los autosomas, presentan las cromátidas hermanas unidas (Fig. 1E). Se observan dos tipos de metafases II, unas con 11 autosomas más  $X_1X_2$ , y otras con 11 autosomas (Fig. 1F). Los cromosomas sexuales se dividen ecuacionalmente en anafase II.

## B) Tinción DAPI - CMA

La mayoría de los cromosomas presentan bandas CMA positivas teloméricas, siendo en algunos cromosomas muy conspicuas. No se observan bandas DAPI (Fig. 2).

### 3.1.2- Dysderidae

#### 3.1.2.1- *Dysdera crocota*

$2n=11$ ;  $n=5+X0$  (macho) (Figura 3)

## A) Análisis meiótico

En las mitosis espermatogoniales se observan once cromosomas que son holocinéticos (no presentan constricción primaria); tres son de mayor tamaño, un par autosómico y el cromosoma sexual; todos tiene la misma picnosis (Figs. 3A, 3B).

En profase I el cromosoma X es heteropicnótico positivo. Después de paquitene hay un estadio difuso largo donde los bivalentes se descondensan hasta formar una masa homogénea, donde sólo se distingue el cromosoma sexual heteropicnótico positivo (Fig. 3C). Luego esta masa comienza a separarse en dos o tres bloques, quedando el cromosoma sexual heteropicnótico positivo desplazado hacia la periferia (Fig. 3D). Los bivalentes continúan separándose, pero frecuentemente dos de los bivalentes menores permanecen asociados entre sí (Fig. 3E). No existen estadios de diplotene ni diacinesis típicos. En prometafase I se distinguen cinco bivalentes, cuatro de tamaño similar y uno mayor (Fig. 3F), el cromosoma sexual en algunas células se torna isopicnótico. La morfología que presentan los bivalentes a lo largo de la profase I indica que son aquiasmáticos. El cromosoma sexual se divide ecuacionalmente en anafase I (separa cromátidas), adelantándose en su migración hacia los polos (Fig. 3G). En metafase II los autosomas se ubican con su eje mayor paralelo al plano ecuatorial y el X se ubica lateralmente y con el eje mayor perpendicular; en este estadio se distingue que el cromosoma sexual es el de mayor tamaño (Fig. 3H). En anafase II el cromosoma X se divide reduccionalmente, observándose dos tipos de telofases II, con y sin cromosoma sexual (Fig. 3I).

## B) Tinción DAPI

El cromosoma sexual es ligeramente DAPI positivo hasta profase I media y luego se torna DAPI negativo. Los autosomas no muestran bandas DAPI (Figs. 3J, 3K).

### **3.1.2.2- *Dysdera aff. crocota 1***

$2n=9$ ;  $n=4+X0$  (macho) (Figuras 4 y 5)

## A) Análisis meiótico

En las mitosis espermatogoniales se observan nueve cromosomas holocinéticos; cuatro son de mayor tamaño.

En la profase I el cromosoma sexual es heteropicnótico positivo. Después de paquitene, hay un estadio difuso donde los bivalentes se descondensan perdiendo su individualidad (Figs. 4A, 4B). No se observan estadios de diplotene ni diacinesis típicos. En profase I tardía se distingue que los bivalentes son aquiasmáticos; dos de mayor tamaño, semejantes entre sí y dos más pequeños semejantes al cromosoma sexual (Fig. 4C). En anafase I el cromosoma sexual se divide ecuacional y sincrónicamente con los autosomas (Fig. 4D). En metafase II los bivalentes se ubican con su eje mayor paralelo al plano ecuatorial y el cromosoma sexual puede ubicarse paralelo o perpendicular al ecuador (Figs. 4E, 5E, 5F). En anafase II el cromosoma sexual se divide reduccionalmente originando telofases con y sin X (Fig. 5F).

## B) Tinción DAPI - CMA

En paquitene las regiones teloméricas de varios cromosomas presentan bandas muy pequeñas DAPI y CMA positivas. Ambos tipos de bandas, en general, difieren de tamaño y ocupan regiones adyacentes en el cromosoma (Figs. 5A, 5B). Conforme avanza la condensación cromosómica esta tinción diferencial se pierde, y los bivalentes se tiñen homogéneamente (Figs. 5C, 5D, 5E, 5F).

### 3.1.2.3- *Dysdera aff. crocota* 2

$2n=7$ ;  $n=3+X0$  (macho) (Figura 6)

#### A) Análisis meiótico - Tinción DAPI - CMA

Este complemento cromosómico se observó en un solo individuo (D135, Tabla 1). Las profases y metafases espermatogoniales presentan siete cromosomas holocinéticos, seis de aproximadamente el mismo tamaño y el restante levemente menor (Figs. 6A, 6B).

Luego de paquitene los bivalentes se descondensan y entran en un estadio difuso en el que sólo es distinguible el cromosoma sexual heteropicnótico positivo. Luego, cuando los bivalentes comienzan a condensarse se distinguen tres bivalentes y el cromosoma sexual que conserva su heteropicnosis positiva (Fig. 6C). En profase I tardía se observan tres bivalentes de aproximadamente el mismo tamaño y un cromosoma sexual más pequeño. No se observan diplotenes y diacinesis típicas, y conforme avanza la condensación cromosómica se aprecia que los bivalentes no presentan quiasmas (Figs. 6D-6H). El cromosoma sexual se divide ecuacionalmente en anafase I y reduccionalmente en anafase II. No se observan bandas CMA ni DAPI brillantes en ningún estadio de la meiosis (Figs. 6C-6H).

### 3.1.3- Segestriidae

#### *Ariadna boesenbergi*

$2n=9$ ;  $n=4+X0$  (macho),  $2n=10$  (hembra) (Figuras 7 y 8)

#### A) Mitosis en embriones

El análisis de la mitosis mostró células con nueve y con diez cromosomas correspondientes a embriones de machos y de hembras, respectivamente (Fig. 7A). Estos cromosomas no presentan constricción primaria (holocinéticos).

#### B) Análisis meiótico

En profase y prometafase espermatogonial se observan nueve cromosomas, cinco son de mayor tamaño y corresponden a dos pares de autosomas y al cromosoma X, y los otros cuatro corresponden a dos pares de autosomas menores que son de distinto tamaño entre sí (Figs. 7B, 7C).

En la profase meiótica el cromosoma sexual es levemente heteropicnótico positivo. A partir de diplotene se observan dos bivalentes mayores y dos menores. En diacinesis los dos bivalentes mayores y uno de los menores presentan normalmente dos quiasmas, siendo la frecuencia media de quiasmas de 7,02 (Fig. 7D); ocasionalmente los bivalentes mayores puede presentar tres quiasmas. En metafase I el univalente X se ubica fuera de la placa (Fig. 7E) y en anafase I migra tardíamente indiviso hacia un polo (división pre-reduccional) (Fig. 7F). En los dos tipos de metafases II (con y sin cromosoma sexual) se observa que los cromosomas se ubican con su eje mayor paralelo al plano ecuatorial; se distingue que el cromosoma sexual es el mayor del complemento (Figs. 7G, 7H). En anafase II el X se divide ecuacionalmente y uno de los cromosomas menores puede separar sus cromátidas de manera precoz (Fig. 7I).

### C) Tinción DAPI - CMA

En mitosis el par menor presenta dos bandas CMA positivas y DAPI negativas en la región media del cromosoma (Figs. 8A, 8B). En la profase meiótica temprana el cromosoma sexual es levemente DAPI positivo. A partir de diplotene y hasta el final de la meiosis todos los cromosomas se tiñen uniformemente con DAPI y CMA (Figs. 8C, 8D)

## 3.1.4- Pholcidae

### *Pholcus phalangioides*

$2n=24$ ;  $n=11+X_1X_2O$  (macho) (Figura 9)

### A) Análisis meiótico

Esta especie presenta cromosomas muy pequeños (de aproximadamente  $0,8\mu\text{m}$  a  $2\mu\text{m}$ ); tanto en mitosis espermatogoniales como en meiosis los cromosomas se asocian dificultando la determinación precisa del número de cromosomas o bivalentes.

Las prometafases y metafases espermatogoniales presentan desde 22 hasta 27 cromosomas, siendo los números más frecuentes 24 y 25 (Fig. 9A).

En la profase I temprana los cromosomas sexuales están íntimamente asociados y son heteropicnóticos positivos (Fig. 9B). Luego de paquitene los bivalentes se descondensan presentando un aspecto difuso (Figs. 9C, 9D). La

mayoría de las diacinesis tienen 11 bivalentes y los cromosomas sexuales permanecen íntimamente asociados y heteropicnóticos positivos; los bivalentes presentan un quiasma y su morfología indica que los autosomas son metacéntricos o submetacéntricos (Figs. 9E, 9F). En metafase I los bivalentes forman una masa compacta, y en anafase I los cromosomas sexuales migran juntos a un polo, originando polos de telofase I con y sin cromosomas X (Fig. 9G). Las metafases II que se pudieron analizar presentan 11 autosomas u 11 autosomas y dos cromosomas sexuales (Fig. 9H).

### 3.1.5- Sicariidae

#### *Loxosceles laeta*

$2n=23$ ;  $n=10+X_1X_2Y$  (macho) (Figuras 10 y 11)

#### A) Análisis meiótico

En las mitosis espermatogoniales se observan 22 cromosomas metacéntricos y submetacéntricos de gran tamaño, que decrecen gradualmente de longitud. Uno de los pares mayores presenta una constricción secundaria subterminal que separa un satélite isodiamétrico. En la mayoría de las células también se observa un cromosoma muy pequeño submetacéntrico (Fig. 10A).

En profase I temprana los cromosomas sexuales  $X_1X_2$  se encuentran juntos y son heteropicnóticos positivos hasta diacinesis (Figs. 10B-10H). Luego de paquitene los bivalentes se descondensan y entran en un largo estadio difuso (Figs. 10C-10G). En diacinesis y metafase I se observa que los cromosomas sexuales son metacéntricos, de distinto tamaño y tienen sus brazos paralelos; el cromosoma pequeño se asocia con los  $X_1X_2$  por sus regiones centroméricas (Figs. 10H-10J). Este trivalente se ubica en la placa ecuatorial junto con los bivalentes autosómicos (Fig. 10J). De tres a cinco bivalentes presentan dos quiasmas, la mayoría se encuentra en la región distal y nunca se observaron quiasmas proximales. En anafase I los cromosomas sexuales  $X_1X_2$  migran juntos a un polo, pero no fue posible determinar a qué polo migra el cromosoma pequeño (Fig. 10K). Luego de telofase I, sin un estadio de intercinesis, comienza la segunda división meiótica. Las dos metafases II hermanas siempre están muy próximas, así como los cuatro espermátocitos resultantes. Desde metafase II hasta telofase II es difícil detectar al cromosoma Y (Figs. 10L-10N), sólo se lo observó claramente en tres células de las 27 analizadas en estos estadios y en ninguna de las tres se encontraban los  $X_1X_2$ .

## B) Tinción DAPI - CMA

El cromosoma Y presenta bandas CMA positivas en ambos telómeros (Fig. 11A). En paquitene se observan varias bandas DAPI positivas en las regiones medias de los bivalentes y bandas CMA positivas conspicuas en la región telomérica de un bivalente y en la región subteloamérica de otro. Los telómeros de varios bivalentes presentan puntos CMA positivos, los cuales dejan de ser visibles en los estadios siguientes (Figs. 11B, 11C).

Las bandas pericentroméricas DAPI positivas de todos los autosomas son visibles durante toda la meiosis (Figs. 11E, 11F). La banda CMA subteloamérica se ubica en uno de los pares mayores y la telomérica en el brazo corto de uno de los menores (Figs. 11D, 11G).

### 3.1.6- Scytodidae

#### *Scytodes globula*

$2n=13$ ;  $n=6+X0$  (macho),  $2n=14$  (hembras) (Figuras 12 y 13)

#### A) Mitosis en embriones

El análisis de la mitosis mostró células con 13 y 14 cromosomas, correspondientes a embriones de machos y de hembras, respectivamente. Los cromosomas son metacéntricos o submetacéntricos y de tamaño semejante, el par menor mide aproximadamente  $8\mu\text{m}$  y el mayor  $10\mu\text{m}$  (Fig. 12A).

#### B) Análisis meiótico

En profase temprana se destaca un cuerpo heteropicnótico positivo correspondiente al cromosoma sexual (Fig. 12B). En diplotene y diacinesis los bivalentes adoptan forma de cruz, lo que indica que presentan quiasmas localizados próximos al centrómero, en la mitad de las células analizadas un bivalente presenta además un quiasma distal (Figs. 12C, 12D). Un bivalente presenta una constricción secundaria terminal que deja un satélite isodiamétrico (Figs. 12C, 13B, 13C). En metafase I el cromosoma sexual se ubica fuera de la placa ecuatorial (Fig. 12E), y en anafase I migra tardíamente hacia uno de los polos (Fig. 12F). Como consecuencia hay dos tipos de metafases II, con el cromosoma sexual (Fig. 12G) y

sin él. En anafase II el cromosoma sexual se divide de manera ecuacional y migra sincrónicamente con los autosomas (Fig. 12H). En anafase I y anafase II el cromosoma sexual submetacéntrico es más delgado y largo que los autosomas, y levemente heteropicnótico negativo.

### C) Tinción DAPI - CMA

En profase temprana el cromosoma sexual muestra dos bandas en la región media del brazo largo, una banda es CMA positiva y DAPI negativa, y la otra más pequeña es DAPI positiva y CMA negativa. La banda DAPI positiva deja de ser visible cuando el cromosoma sexual continúa condensándose (Figs. 13A, 13B). Tres bivalentes presentan bandas CMA positivas y DAPI negativas pericentroméricas de distinto tamaño. En un par es conspicua, en otro par es más tenue, y en el tercero es pequeña, no siendo detectable en algunas células. Dos bivalentes no presentan bandas fluorescentes. En el par restante, que presenta la constricción secundaria, el satélite es casi en su totalidad DAPI positivo hasta diacinesis, y tiene una banda CMA positiva en la región proximal a la constricción secundaria (Figs. 13C-13H).

## 3.2- Entelegynae

### 3.2.1- Lycosidae

#### 3.2.1.1- "*Lycosa*" *erythrognatha*

$2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho) (Figuras 14 y 15, Tabla 2)

#### A) Análisis meiótico

*Desarrollo meiótico regular:* Las prometafases y metafases espermatogoniales presentan 22 cromosomas telocéntricos que decrecen gradualmente de tamaño; los cromosomas sexuales son indistinguibles del resto del complemento (Fig. 14A).

Durante la profase I temprana los dos cromosomas sexuales son heteropicnóticos positivos y están íntimamente asociados entre sí (Fig. 14B), posteriormente los bivalentes se disponen en "bouquet". A partir de diplotene todos los bivalentes presentan un solo quiasma, generalmente en la región terminal, y excepcionalmente uno de los bivalentes puede mostrar dos quiasmas (Tabla 2,



Figs. 14C, 14D, 14E). El individuo de Don Torcuato (VV99013, Tabla 1) presenta univalentes en 10% de las células (Fig. 14F). Los cromosomas sexuales a partir de diacinesis se tornan isopicnóticos y son de distinto tamaño (Figs. 14D-14G). En metafase I se determinó que el único quiasma de la mayoría de los bivalentes es proximal; y los cromosomas sexuales se ubican fuera de la placa ecuatorial, más cerca de un polo (Fig. 14G). En anafase I los cromosomas  $X_1X_2$  migran juntos a un polo antes que los autosomas, y a partir de telofase I temprana los cromosomas sexuales presentan las cromátidas hermanas unidas en toda su longitud, a diferencia de los autosomas en los que sólo se unen por la región centromérica. Los cromosomas sexuales se encuentran entre los mayores del complemento (Fig. 14H). En profase II los cromosomas  $X_1X_2$  son distinguibles por su mayor condensación (heteropicnosis positiva). Se observan dos tipos de metafases II, unas con 10 autosomas más  $X_1X_2$  y otras con 10 autosomas. En la segunda división meiótica los cromosomas sexuales migran sincrónicamente con los autosomas (Fig. 14I).

En los individuos VV99010 y VV99013 (Tabla 1) se observan cromosomas B en una baja proporción de células. Estos cromosomas supernumerarios presentan dos tamaños distintos, unos muy pequeños, menores que los cromosomas de menor tamaño del complemento A (autosomas más cromosomas sexuales), denominados tipo I, y otros de tamaño semejante a los cromosomas más pequeños del complemento A, denominados tipo II. En el individuo VV99010, sobre un total de 60 células con meiosis normal, tres células presentaron de uno a tres cromosomas B tipo I y otras dos células, uno y dos cromosomas B tipo II. En el individuo VV99013, sobre un total de 49 células con meiosis normal, cuatro células presentaron de uno a cuatro cromosomas B tipo I y otras tres células presentaron de uno a tres cromosomas B tipo II. La condensación de los cromosomas B es asincrónica respecto de los cromosomas del complemento A, en diplotene están más condensados (Fig. 14C) y en telofase I están un poco menos condensados (Fig. 14H).

*Desarrollo meiótico irregular:* Todos los individuos analizados, a partir de diplotene, presentan grupos de células con una morfología cromosómica y un desarrollo meiótico atípico (Tabla 2). Los cromosomas de estas células (bivalentes o univalentes) tienen una morfología distinta a los cromosomas del resto de las células, ya que están compuestos por subunidades casi esféricas, cuatro en los bivalentes y dos en los univalentes. La configuración meiótica más frecuente es de

10II+X<sub>1</sub>X<sub>2</sub> (Fig. 15B); el individuo VV99013 presenta además células con 9II+2I+X<sub>1</sub>X<sub>2</sub> (Fig. 15A), con 5II+12I, y con todos los cromosomas como univalentes (22 univalentes). En anafase I los cromosomas segregan, en general, de forma regular aún cuando unos pocos autosomas se rezagan (Fig. 15C). En metafase II los cromosomas también presentan una condensación mayor (Fig. 15D). Se observan metafases II con el número cromosómico esperado (12 y 10, en ambos casos con cromosomas con dos cromátidas), y otras con 9 cromosomas con dos cromátidas más 1 cromosoma con una sola cromátida, y con 11 cromosomas con dos cromátidas más 2 cromosomas con una sola cromátida. No se observan espermátidas de tamaño marcadamente distinto (macro y microespermátidas), ni la presencia de cromosomas B en este tipo de células.

### 3.2.1.2- "*Lycosa*" pampeana

n=10+X<sub>1</sub>X<sub>2</sub> (macho) (Figura 16, Tabla 3)

#### A) Análisis meiótico

El análisis detallado del comportamiento meiótico se realizó sólo en el individuo de Río Carapachay, Tigre (VV19, Tabla 1), en los otros tres individuos, sólo se pudo confirmar el número haploide.

*Desarrollo meiótico regular:* En la profase I temprana hasta paquitene, los dos cromosomas sexuales son heteropicnóticos positivos y están asociados (Fig. 16A), luego se tornan isopicnóticos, y en algunas células en metafase I son heteropicnóticos negativos. En diplotene y diacinesis los bivalentes presentan mayoritariamente un quiasma en una región terminal, nunca se observaron bivalentes con dos quiasmas. En estos estadios los bivalentes no se distribuyen al azar, sino que se encuentran relativamente agregados en grupos (Figs. 16B, 16C). En prometafase I se pueden determinar tres planos donde se ubican los bivalentes, definidos arbitrariamente como superior, medio (ecuatorial) e inferior; en cada uno se encuentra un número variable de bivalentes. En la Tabla 3 se detalla el número de bivalentes en cada uno de los planos y la disposición de los cromosomas sexuales. En el plano medio se disponen de uno a cuatro bivalentes que presentan tanto quiasmas proximales como distales, y en menor frecuencia quiasmas intersticiales. Los cromosomas sexuales se ubican indistintamente en el plano medio o en uno de los polos (Figs. 16D, 16E, 16F). En metafase I los cromosomas sexuales se ubican en el plano ecuatorial junto con los bivalentes. En anafase I los

cromosomas sexuales migran juntos a un polo (Fig. 16G). En las metafases II no se observa ninguna agrupación particular (Fig. 16H).

*Desarrollo meiótico irregular:* Este individuo presenta meiosis irregular en 14,3% de las células analizadas. En diacinesis y metafases I se observaron células con  $10\text{II}+X_1X_2$  y  $9\text{II}+2\text{I}+X_1X_2$  (Fig. 16J).

### **3.2.1.3- *Schizocosa malitiosa***

$2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho) (Figura 17)

#### **A) Análisis meiótico**

Las prometafases y metafases espermatogoniales presentan 22 cromosomas telocéntricos, los cromosomas sexuales no se pueden identificar porque no tienen una picnosis diferencial (Fig. 17A). El complemento cromosómico decrece gradualmente de tamaño.

Durante la profase I temprana los cromosomas sexuales se distinguen por ser heteropicnóticos positivos y estar íntimamente asociados (Fig. 17B). A partir de diplotene los bivalentes tienen un quiasma en posición medial o terminal; una baja proporción de células presenta dos quiasmas en uno de los bivalentes (Fig. 17C). En diacinesis los cromosomas sexuales se tornan isopicnóticos y se encuentran juntos pero no íntimamente asociados, y son de distinto tamaño (Fig. 17D). En metafase I se determinó que 60% de los quiasmas terminales son distales. En este estadio los cromosomas sexuales se ubican juntos fuera de la placa ecuatorial, más cercanos a uno de los polos (Fig. 17E). En anafase I ambos cromosomas sexuales migran juntos a un polo (Fig. 17F). En profase II los cromosomas sexuales permanecen más condensados y son heteropicnóticos positivos (Fig. 17G). Se observan dos tipos de metafases II unas con 10 autosomas +  $X_1X_2$  (Fig. 17H) y otras con 10 autosomas (Fig. 17I). Los cromosomas sexuales se distinguen de los autosomas porque presentan las cromátidas hermanas íntimamente asociadas, a diferencia de los autosomas en los que las cromátidas hermanas sólo se asocian por el centrómero. En este estadio se puede determinar que los cromosomas sexuales son de tamaño semejante a los autosomas mayores del complemento. En anafase II y telofase II se pudo confirmar la morfología telocéntrica de todos los cromosomas (autosomas y sexuales) (Fig. 17J).

## B) Bandeo DAPI

En las mitosis espermatogoniales todos los cromosomas se tiñen homogéneamente con DAPI (Fig. 18A). En meiosis los bivalentes no presentan bandas DAPI positivas; pero presentan regiones que se tiñen diferencialmente. Los cromosomas sexuales son DAPI positivos durante la profase temprana hasta paquitene, en diacinesis se tornan levemente DAPI negativos pudiendo permanecer así en metafase I o ser isoDAPI (Figs. 18B-18D). En la segunda división meiótica, los cromosomas no presentan tinción diferencial.

### 3.2.2- Sparassidae

#### 3.2.2.1- *Polybetes pythagoricus*

$2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho),  $2n=44$  (hembra)

(Figuras 19, 20, 21, 22, 23, 24 y 25; Tablas 4, 5, 6 y 7)

## A) Análisis del cariotipo

Para este estudio se utilizaron nueve hembras y tres machos, sólo 3 hembras y todos los machos presentaron células analizables en cantidad suficiente. El complemento observado en hembras es de 44 cromosomas telocéntricos y en machos de 42 (Figs. 19C, 19D). La longitud total del complemento haploide es de  $66,28 \pm 6,91\mu\text{m}$  (Tabla 4).

Para identificar a los cromosomas sexuales en células de machos se analizó comparativamente la longitud de todos los cromosomas, con el programa Micromesure, hasta identificar los dos que no presentaban homólogos. Este estudio posibilitó identificar a los cromosomas sexuales  $X_1$  y  $X_2$  como los dos mayores del complemento y de distinto tamaño entre sí (Fig. 20C). El  $X_1$  mide  $4,83\mu\text{m}$  y representa 7,00% del complemento haploide, en tanto que el  $X_2$  mide  $4,44\mu\text{m}$  y representa 6,48% de la TCL (Fig. 21A, Tabla 5). Las hembras presentan tres pares de cromosomas mayores distinguibles del resto del complemento, los dos primeros pares son los cromosomas sexuales, siendo el tercero un par autosómico ( $4,00\mu\text{m}$ , 5,99%). Los 18 pares siguientes decrecen gradualmente de tamaño (desde  $3,58\mu\text{m}$ , 5,46% hasta  $2,48\mu\text{m}$ , 3,43%), siendo el último par levemente más pequeño ( $1,98\mu\text{m}$ , 3,14%) (Figs. 20C, 21A y Tabla 5). Los

porcentajes mencionados anteriormente corresponden al valor promedio de machos y hembras.

### B) Bandeo C, G, NOR, DAPI y CMA en mitosis

Las hembras presentan en todos los cromosomas pequeñas bandas C, DAPI y CMA pericentroméricas equilocalizadas. En los X<sub>2</sub> estas bandas son más conspicuas (Figs. 22B, 22G, 22H).

Se observan de dos a cuatro cromosomas que en los telómeros presentan bandas en las regiones organizadoras nucleolares (NORs). Dos de los cromosomas con bandas NOR son de tamaño mediano y los otros son pequeños, pero no fue posible asignarlos a pares determinados (Fig. 22D).

Con la técnica de bandeo G, en esta especie se obtuvo un patrón definido de bandas oscuras e interbandas claras que permite identificar los distintos pares cromosómicos (Figs. 22F, 23).

### C) Análisis meiótico

En profase temprana los cromosomas sexuales son heteropicnóticos positivos y están próximos pero no íntimamente asociados (Fig. 24A). En paquitene temprano los bivalentes se disponen en "bouquet", agrupándose las regiones heteropicnóticas positivas y los cromosomas sexuales en la base del mismo (Figs. 24B, 25A). En diplotene los bivalentes se agregan formando dos grupos laxos, uno en torno a los cromosomas sexuales, que se tornan isopicnóticos (Fig. 24C). En 37,7% de las células en diacinesis estos dos grupos son compactos (Figs. 24E, 25E). En 50,6%, el grupo que contiene a los cromosomas sexuales se mantiene unido, mientras que el otro grupo de bivalentes se separa, pero distinguiéndose aún como conjunto independiente (Fig. 24D). El número de bivalentes presentes en cada uno de los grupos es en general de siete a trece. Se observaron pocas diacinesis sin una agrupación evidente (15,7%) (Figs. 24F, 25D y Tabla 6A). Todos los bivalentes presentan un quiasma en posición medial o terminal y, en unas pocas células se observan uno o dos bivalentes con dos quiasmas terminales (Fig. 24C). Las prometafases I pueden dividirse en distintos subestadios. En el primero, denominado aquí prometafase de transición, algunos bivalentes se ubican en el plano ecuatorial, mientras que otros se encuentran cercanos a los polos de la célula (Figs. 24G, 25F, 25G). Los cromosomas sexuales se ubican preferentemente en uno de los dos conjuntos de bivalentes que se mantiene próximo a un polo. El número de bivalentes que se observa en el plano ecuatorial y en los grupos próximos a los

polos fue muy variable (Tabla 7A). En el siguiente subestadio, prometafase semiplena, la mayoría de los bivalentes se ubican en el plano ecuatorial, generalmente acompañados por los cromosomas sexuales (Fig. 25H). Los bivalentes que no se ubican en el plano ecuatorial se encuentran sólo en uno de los hemisferios celulares (Tabla 7B). Estos dos subestadios prometafásicos se observan en una frecuencia similar, el primero en 45,8% y el segundo en 54,2% (Tabla 6B). En metafase I se observa que la mayoría de los quiasmas terminales son distales. En este estadio los cromosomas sexuales se ubican fuera del plano ecuatorial, están separados y pueden tornarse heteropicnóticos negativos (Figs. 24H, 25I). En anafase I migran al mismo polo, en prometafase II no se desespiralizan y son heteropicnóticos positivos (Fig. 24I). Se observan dos tipos de metafases II, unas con 20 autosomas y otras con 20 autosomas más  $X_1X_2$  (Fig. 24J). Los cromosomas sexuales presentan sus cromátidas íntimamente asociadas y se ubican fuera del plano de los autosomas migrando sincrónicamente con ellos en anafase II.

#### D) Bandeo DAPI – CMA en meiosis

Todos los bivalentes tienen bandas DAPI y CMA positivas en la región pericentromérica, ambos tipos de bandas están equilocalizadas (Figs. 25B, 25C, 25E, 25G). Estas bandas son visibles en todos los estadios meióticos. Los dos cromosomas sexuales presentan el mismo patrón de bandeo que los autosomas, pero en el sexual menor la banda es un poco más grande (Figs. 25F-25H). No se observan bandas intersticiales ni teloméricas.

#### **3.2.2.2- *Polybetes rapidus***

$2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho),  $2n=44$  (hembra)

(Figuras 19, 20, 21, 22, 26 y 27; Tablas 4, 5, 6 y 8)

#### A) Análisis del cariotipo

Para este estudio se utilizaron diez hembras de las cuales cinco presentaron un número suficiente de células analizables. El complemento en hembras es de 44 cromosomas telocéntricos (Fig. 19A). La longitud total del complemento haploide es de  $67,29 \pm 4,91\mu\text{m}$  (Tabla 4). Las hembras presentan tres pares de cromosomas mayores distinguibles del resto del complemento. A partir de las metafases II de machos se infirió que los cromosomas sexuales son los más grandes del

complemento y de distinto tamaño entre sí. El  $X_1$  mide  $4,55\mu\text{m}$  y representa 6,63% del complemento haploide, el  $X_2$  mide  $4,11\mu\text{m}$  (6,16%), el par autosómico mayor mide  $3,81\mu\text{m}$  (5,73%), los siguientes 18 pares decrecen gradualmente de tamaño, desde  $3,56\mu\text{m}$  (5,31%) a  $2,34\mu\text{m}$  (3,42%), siendo el último par levemente menor,  $2,13\mu\text{m}$  (3,20%) (Figs. 20A, 21B, Tabla 5).

### B) Bandeo C, G, NOR en mitosis

Todos los cromosomas presentan pequeñas bandas C pericentroméricas.

Se observan de dos a cuatro cromosomas con bandas NOR teloméricas, dos de estos cromosomas son de tamaño mediano y los otros son pequeños (Fig. 22C).

Con la técnica de bandeo G, en esta especie no se detectaron bandas.

### C) Análisis meiótico

Las profases y metafases espermatogoniales presentan 42 cromosomas isopicnóticos. Los dos cromosomas mayores son de distinto tamaño entre sí.

En profase temprana los cromosomas sexuales pueden ser levemente heteropicnóticos positivos o isopicnóticos, y se distinguen por su morfología (Fig. 26A). En paquitene los bivalentes se disponen en "bouquet", los cromosomas sexuales están próximos pero no íntimamente unidos. A partir de diplotene los bivalentes se asocian en dos grupos, en uno de los cuales se hallan los cromosomas sexuales (Fig. 26B). En diacinesis estos dos grupos pueden ser, o bien ambos compactos (46,1% de las células), o bien uno compacto y el otro laxo (15,4%) (Fig. 26C). En 38,5% de las células no se observa agrupación (Tabla 6A). El número de bivalentes presentes en cada uno de los grupos varía entre siete y trece, todos presentan un quiasma, por lo general terminal. Las prometafases I se pueden dividir en tres subestadios sucesivos: prometafase polarizada, prometafase de transición y prometafase semiplena. En la prometafase polarizada los bivalentes continúan agrupados, pero próximos a cada uno de los polos de las células (Fig. 26D). En la prometafase de transición, algunos bivalentes se ubican en el plano ecuatorial mientras que otros permanecen próximos a los polos; los cromosomas sexuales están preferentemente en uno de los grupos cercanos a un polo (Fig. 26E) (Tabla 8A). En el último, prometafase semiplena, la mayoría de los bivalentes se ubican en el plano ecuatorial, generalmente acompañados por los cromosomas sexuales, y aquellos bivalentes que no llegaron al ecuador, se hallan sólo en uno de los hemisferios celulares (Tabla 8B). La frecuencia de cada uno de estos tres

subestadios es 6,8%, 54,6% y 38,6% respectivamente (Tabla 6B). En metafase I los cromosomas sexuales se encuentran fuera de la placa ecuatorial, son levemente heteropicnóticos negativos y se hallan próximos entre sí; en los bivalentes la mayoría de los quiasmas son distales (Fig. 26F). En anafase I los cromosomas sexuales migran al mismo polo, a veces muy separados entre sí y antes que los autosomas (Fig. 26G). Se observan dos tipos de metafases II, unas con 20 autosomas y otras con 20 autosomas +  $X_1X_2$ , en estas últimas los cromosomas sexuales son de tamaño mayor que los autosomas. En anafase II todos los cromosomas migran sincrónicamente (Fig. 26H).

#### D) Bandeo DAPI – CMA en meiosis

En paquitene todos los bivalentes presentan bandas DAPI y CMA positivas casi terminales en la región pericentromérica, la mayoría de las bandas con ambas tinciones están equilocalizadas. En algunos bivalentes existen además pequeñas bandas teloméricas CMA positivas (Figs. 27A, 27B). Conforme aumenta la condensación de los cromosomas se observa sólo la banda en posición pericentromérica (Figs. 27C-27F). Los cromosomas sexuales presentan bandas DAPI y CMA positivas en la región pericentromérica, y el cromosoma sexual menor tiene también una banda CMA positiva en la región telomérica (Fig. 27F).

#### **3.2.2.3- *Polybetes punctulatus***

$2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho),  $2n=44$  (hembra)

(Figuras 19, 20, 21, 22, 28 y 29; Tablas 4, 5, 6 y 9)

#### A) Análisis del cariotipo

Para el estudio del cariotipo se analizaron tres hembras, de las cuales una presentó un número suficiente de células analizables. El complemento es de 44 cromosomas telocéntricos (Fig. 19B). La longitud total del complemento haploide es de  $63,70 \pm 1,52\mu\text{m}$  (Tabla 4). Las hembras presentan tres pares de cromosomas mayores distinguibles del resto del complemento. A partir de las metafases II de machos se infirió que los cromosomas sexuales son los más grandes del complemento y de distinto tamaño entre sí. El  $X_1$  mide  $4,66\mu\text{m}$  lo que representa 6,80% del complemento haploide y el  $X_2$  mide  $4,31\mu\text{m}$  (6,12%). El par autosómico mayor mide  $3,93\mu\text{m}$  (5,77%), los siguientes 18 pares decrecen gradualmente de



tamaño, desde 3,43 $\mu$ m (5,35%) a 2,14 $\mu$ m (3,51%), siendo el último par levemente menor, 1,80 $\mu$ m (3,23%) (Figs. 20B, 23B, Tabla 5).

### B) Bandeo C, G, NOR en mitosis

Se observaron pequeñas bandas C pericentroméricas en todos los cromosomas (Fig. 22C).

De uno a tres cromosomas presentan bandas NOR teloméricas, dos de estos cromosomas son de tamaño pequeño y el restante es de tamaño mediano.

La técnica de bandeo G, en esta especie no mostró un verdadero patrón de bandas, ya que en los cromosomas se observaron pocas bandas oscuras y con bajo contraste, que no posibilitaron la identificación de los pares cromosómicos (Fig. 22D).

### C) Análisis meiótico

En las profases y prometafases espermatogoniales se cuentan 42 cromosomas telocéntricos entre los que no se pueden distinguir los cromosomas sexuales por su picnosis (Fig. 28A).

En profase temprana los cromosomas sexuales son levementes heteropicnóticos positivos hasta paquitene, están asociados y permanecen así durante toda la meiosis. En paquitene los bivalentes adoptan la forma de "bouquet" (Fig. 28B). A partir de diplotene los bivalentes se distribuyen homogéneamente o se asocian en dos grupos (Fig. 28C). En diacinesis estos dos grupos pueden ser compactos (29,2% de las células), o uno compacto y otro laxo (62,5%) (Fig. 28D). En las células restantes los bivalentes están homogéneamente distribuidos (8,3%) (Fig. 28E; Tabla 6A). Hay entre cinco y catorce bivalentes en cada uno de los grupos. Los bivalentes presentan generalmente sólo un quiasma terminal, muy rara vez tienen un quiasma intersticial, o dos quiasmas. La prometafase I presenta tres subestadios consecutivos: prometafase polarizada, prometafase de transición y prometafase semiplena. En la primera, los bivalentes están agrupados en cada uno de los polos celulares (17,1% de las células) (Fig. 28F). En la prometafase de transición algunos bivalentes están en la placa ecuatorial y el resto está separado en dos grupos ubicados próximos a cada uno de los polos (63,4%) (Fig. 28G); los cromosomas sexuales se hallan preferentemente con los bivalentes que no se ubicaron en el ecuador (Tabla 9A). En la prometafase semiplena la mayoría de los bivalentes están en el ecuador y algunos bivalentes en un hemisferio celular,

generalmente acompañados por los cromosomas sexuales (19,5%) (Tablas 6B y 9B). Los bivalentes en metafase I presentan la mayoría de los quiasmas proximales, los cromosomas sexuales se ubican en el plano ecuatorial juntos pero distinguibles entre sí, y separados de los bivalentes (Fig. 28H). En anafase I los  $X_1X_2$  migran al mismo polo dando origen a células en estadios II con 20 autosomas +  $X_1X_2$  y otras con 20 autosomas (Fig. 28I).

#### D) Bandeo DAPI – CMA en meiosis

Hasta diplotene se observan bandas DAPI y CMA positivas en una de las regiones terminales de todos los bivalentes, ambos tipos de bandas están equilocalizadas (Figs. 29A-29D). A partir de diacinesis con la condensación de los cromosomas se pierde la tinción diferencial. Los cromosomas sexuales también presentan bandas DAPI y CMA positivas pericentroméricas terminales; pero las bandas CMA de los  $X_1X_2$  son visibles hasta el estadio de metafase I (Figs. 28E, 28F).



## 4. DISCUSIÓN



*Pholcus phalangioides* (Pholcidae)

## 4.1- Citogenética de Haplogynae

En la familia FILISTATIDAE se han descrito hasta el momento 16 géneros con 109 especies. El género *Kukulcania* comprende nueve especies de distribución exclusivamente americana (Platnick 2006). El estudio del desarrollo de la meiosis realizado en este trabajo, en ejemplares de *Kukulcania hibernalis*, es el primer aporte de este tipo para la familia. Esta especie presenta uno de los números cromosómicos más frecuentes en las arañas y el sistema de determinación del sexo predominante ( $2n=24$ ,  $n=11+X_1X_20$  en machos). *K. hibernalis* se caracteriza por poseer cromosomas metacéntricos y submetacéntricos de gran tamaño y un cariotipo bimodal, en el cual los cromosomas sexuales y dos pares de autosomas son marcadamente más grandes que el resto del complemento. Previamente, sólo se había comunicado que una especie del género *Filistata* presenta el sistema de determinación del sexo  $X_1X_2Y$  (Král y col. 2004) (Tabla 10).

En la familia DYSDERIDAE se han descrito hasta el momento 24 géneros con 489 especies, de las cuales una es cosmopolita (*Dysdera crocota*), una está citada solamente para Brasil y Uruguay (*Dysdera magna*), y el resto son especies del hemisferio norte restringidas a países de Eurasia y norte de África (Platnick 2006). A pesar de no existir ningún trabajo taxonómico que avale o refute la validez de *Dysdera magna* los taxónomos sudamericanos siempre creyeron que *Dysdera magna* podría ser *Dysdera crocota* por ser ésta una especie cosmopolita, aunque nadie publicó la sinonimia de los nombres (*Scioscia, comunicación personal*).

Curiosamente estas dos especies son las únicas para las que se han publicado datos citogenéticos, Díaz & Sáez (1966b) para *D. magna* de Uruguay y Rodríguez Gil y col. (2002a) para *D. crocota* de Argentina. Díaz & Sáez (1966b) identifican a *D. magna* y reportan el número haploide  $n=4+X0$  para machos; esta especie fue descrita por Keyserling sobre un ejemplar hembra no existiendo ningún otro trabajo taxonómico ni cita posterior.

Cuando se analizaron los primeros ejemplares de *Dysdera*, al inicio del desarrollo de esta Tesis, se determinaron como *D. crocota*. Esta especie fue descrita sobre ejemplares machos y hembras, y existen numerosos trabajos taxonómicos con abundantes ilustraciones que hicieron creer en la correcta identificación de los mismos. En estos ejemplares se encontró un  $n=5+X0$  para machos, con lo cual se asumió que la hipótesis de la sinonimia con *D. magna* no era válida, y que realmente

podría tratarse de dos buenas especies, y así se publicó en Rodríguez Gil y col. (2002a). Posteriormente se analizaron nuevos ejemplares que presentan  $n=4+X0$  y un ejemplar con  $n=3+X0$  en machos.

Todos los ejemplares analizados son morfológicamente iguales, tanto machos como hembras, en cuanto a quetotaxia, morfología de quelíceros, láminas maxilares y fundamentalmente la estructura de los palpos de los machos y de las espermatecas de las hembras (Scioscia, *comunicación personal*). Si bien estudios más detallados de ultraestructura podrían revelar alguna diferencia, bajo microscopía óptica fue imposible encontrar caracteres diagnósticos que permitan separar a los ejemplares; tampoco fue posible agruparlos a partir de la procedencia de los mismos, ya que individuos con distintos números cromosómicos fueron hallados en la misma localidad. En esta Tesis se los identificó como *D. crocota* ( $n=5+X0$ ), *D. aff. crocota* 1 ( $n=4+X0$ ), (que podría ser *Dysdera magna* analizada por Díaz & Sáez) y *D. aff. crocota* 2 ( $n=3+X0$ ) (Tablas 1 y 10).

La diferencia en el número cromosómico entre los distintos ejemplares analizados podría estar indicando la presencia de especies crípticas, o de polimorfismos y/o politipismos de rearrreglos cromosómicos que conducen a la variación descrita. Hasta el momento no se han encontrado individuos híbridos entre los distintos citotipos, lo que estaría indicando la presencia de diferentes entidades (especies?, subespecies?). Para tomar una decisión definitiva, es necesario recolectar un abundante número de hembras oviplenias a campo para obtener su descendencia y establecer su número diploide. A partir de los machos y hembras adultos obtenidos por la crianza de esa descendencia, promover apareamientos entre distintos citotipos para evaluar si existen mecanismos de aislamiento reproductivo pre o post-cigóticos.

Dado que no se conoce el complemento ancestral de *Dysdera*, los distintos números y tamaños cromosómicos de las tres entidades analizadas podrían haber surgido por fusiones o fragmentaciones cromosómicas, que son los mecanismos más frecuentes de evolución del cariotipo en cromosomas holocinéticos. La hipótesis más parsimoniosa del origen de los complementos observados sería por fusiones, ya que en este caso no es necesario generar nuevos telómeros. A partir de un complemento de 10 autosomas, como el de *Dysdera crocota*, la fusión entre dos cromosomas no homólogos chicos habría originado el complemento de ocho autosomas con dos pares mayores y dos pares menores, como el de *Dysdera aff. crocota* 1. Con una fusión posterior entre los dos cromosomas pequeños no homólogos se habría originado el complemento de tres pares de cromosomas grandes, como el de *Dysdera aff. crocota* 2. El cromosoma sexual en *D. crocota* parece ser de mayor tamaño que en las otras

dos entidades, si se tiene en cuenta la relación entre éste y el par de autosomas mayores, esta diferencia podría deberse a variaciones en el contenido de heterocromatina. *Dysdera aff. crocota 1* y *Dysdera aff. crocota 2* no presentan bloques de heterocromatina revelados por los bandeos específicos de base, *D. crocota* tampoco tiene heterocromatina rica en AT, pero podría contener bloques de heterocromatina rica en GC, o bien heterocromatina dispersa a lo largo del cromosoma no revelable por este tipo de bandeos que justifique su diferencia de tamaño.

En la familia SEGESTRIIDAE se han descrito tres géneros con 106 especies (Platnick 2006), de las cuales sólo cinco han sido analizadas citogenéticamente (Tabla 10). *Segestria ruficeps* y *S. senoculata* presentan un número diploide bajo y un sistema de determinación del sexo múltiple ( $n=6+X_1X_2O$ ) (Suzuki 1954, Díaz & Sáez 1966b). Díaz & Sáez (1966b) a su vez proponen que *Segestria ruficeps* posee cromosomas holocinéticos. Benavente & Wettstein describen en sus trabajos la presencia de cromosomas holocinéticos, meiosis aquíasmática y división pre-reduccional del cromosoma sexual en *S. ruficeps* (sub. *S. florentina*) (Benavente & Wettstein 1978, 1980b, Benavente 1982). La identificación taxonómica de esta especie evidentemente es errónea, *S. florentina* (especie tipo del género) se distribuye en Europa y Georgia (Asia). Existen sólo dos especies de *Segestria* descritas de Sudamérica, *S. pusilla* Nicolet de Chile y *S. ruficeps* citada para Argentina, Brasil y Uruguay, por lo que lo más probable es que el material utilizado por Benavente & Wettstein haya sido *S. ruficeps*, única especie de *Segestria* en la región (Scioscia, comunicación personal).

Díaz & Sáez (1966a, 1966b) describen en *Ariadna mollis* un  $n=4+XO$  con cromosomas holocinéticos, y Suzuki (1954) describe  $n=3+XO$  en *Ariadna lateralis*. Los ejemplares de *A. boesenbergi* analizados en este trabajo presentan también cromosomas holocinéticos, un bajo número diploide ( $2n=9$ ) y el mismo sistema de determinación del sexo que las otras especies de *Ariadna* analizadas. En *A. boesenbergi*, así como en *A. lateralis*, el cromosoma X migra tardíamente e indiviso a un polo; esta característica sugiere que lo que Díaz & Sáez (1966a) describen en *A. mollis* como un bivalente retrasado en anafase I, podría corresponder al cromosoma X que se retrasa.

En Dysderidae y Segestriidae se encuentran dos características citogenéticas muy poco comunes en el orden y aún en el reino animal: presencia de cromosomas holocinéticos y meiosis aquíasmática. Tal como se propuso en Rodríguez Gil y col. (2002a), el hecho de que todas las especies de los géneros *Dysdera*, *Ariadna* y

*Segestria* analizados citogenéticamente tengan cromosomas holocinéticos sugiere que esta característica tendría un origen común. Král y col. (2004) extienden la presencia de cromosomas holocinéticos a los géneros *Dasumia* y *Harpactea* de Dysderidae y los describen por primera vez en *Tapinesthis* de Oonopidae, por lo que sugieren que la presencia de este tipo de cromosomas es una característica ancestral para la superfamilia Dysderoidea. Los cromosomas holocinéticos, hasta el momento, son exclusivos de esta superfamilia. La meiosis aquíasmática es una característica muy poco frecuente en arañas, y podría haber surgido independientemente al menos en tres oportunidades: en las mygalomorfos del género *Atypus* y en las haploginas de los géneros *Dysdera* y *Segestria*.

Una característica que surge como exclusiva del género *Dysdera*, a partir del desarrollo de esta Tesis, es la división post-reduccional del único cromosoma sexual de los machos.

En la familia PHOLCIDAE se han descrito 76 géneros y 881 especies (Platnick 2006) de las que se han analizado trece citogenéticamente (Tabla 10). El número cromosómico en esta familia varía de  $2n=15$ ,  $n=7+X_0$  a  $2n=32$ ,  $n=15+X_1X_2_0$  en machos. En las especies en las que se analizó la morfología cromosómica se observa que los cromosomas son metacéntricos, salvo los cromosomas sexuales de *Crossopriza lyoni* y *Pholcus crypticolens* que son acrocéntricos (Suzuki 1954, Sharma y col. 1959), y que los cromosomas sexuales, generalmente, son los más grandes del complemento (Suzuki 1954, Bole-Gowda 1958, Sharma y col. 1959, Cokendolpher 1989, De Araujo y col. 2004).

Painter (1914) realizó preparaciones de *Pholcus phalangioides* y *Spermophora meridionalis*, pero debido al pequeño tamaño de las células germinales y a inconvenientes con la fijación, sólo pudo determinar la presencia de dos cromosomas X en *S. meridionalis*. En *Crossopriza lyoni* y otras especies de *Pholcus* también se describieron células espermatogoniales chicas y cromosomas pequeños (Suzuki 1954, Bole-Gowda 1958, Sharma y col. 1959). En *Pholcus crypticolens*, Suzuki (1954) no pudo determinar con exactitud el número cromosómico en las metafases espermatogoniales, debido al pequeño tamaño de los cromosomas, pero como en meiosis observa 11 bivalentes y dos cromosomas sexuales considera que el número diploide es 24.

La especie cosmopolita *Crossopriza lyoni*, única especie del género citada para la India, presenta variación en el número cromosómico y en el sistema de determinación del sexo, de acuerdo a los distintos autores que la analizaron. Estas

variaciones del número cromosómico (desde  $2n=23$  hasta  $2n=27$  en machos) podrían deberse a un politipismo tanto del número de autosomas como de los cromosomas sexuales, o bien a problemas en la determinación del número cromosómico debido a las dificultades que presenta el estudio de este material.

El análisis del tamaño de los cromosomas sobre la base de los dibujos presentados por los autores revela que para los ejemplares de *Crossopriza lyoni* estudiados por Sharma (1959) el cromosoma X mayor, acrocéntrico, mide  $2,3\mu\text{m}$ , en tanto que los autosomas varían desde  $1\mu\text{m}$  hasta  $1,9\mu\text{m}$ . Para los ejemplares analizados por Bole-Gowda (1958) el único cromosoma X metacéntrico mide  $7\mu\text{m}$  (que bien podría corresponder a dos cromosomas X telocéntricos de  $3,5\mu\text{m}$ ) y el autosoma menor,  $0,6\mu\text{m}$ . Mediante el mismo análisis, el cromosoma mayor metacéntrico de *Pholcus crypticolens* mide  $2,5\mu\text{m}$  (Suzuki 1954). Teniendo en cuenta los valores de TCL dados por Sharma & Parida (1987) y Parida & Sharma (1987b), y el número cromosómico de cada especie, el tamaño medio de cada cromosoma de *Crossopriza lyoni* sería de  $4,6\mu\text{m}$ , de *Pholcus* sp.  $3,5\mu\text{m}$  y de *Artema atlenta* de  $3,9\mu\text{m}$ . En este caso, el tamaño de los cromosomas de *Crossopriza lyoni* sería mayor que lo descrito por Bole-Gowda (1958) y Sharma y col. (1959).

Las investigaciones realizadas en el presente trabajo en la especie cosmopolita *Pholcus phalangioides* presentaron dificultades semejantes a las descritas por los autores anteriores, por un lado la obtención de buenas preparaciones, y por otro el tamaño de los cromosomas (de  $0,8\mu\text{m}$  a  $2\mu\text{m}$ ). Estas características impidieron la determinación precisa del número y la morfología de los cromosomas en las metafases espermatogoniales. De acuerdo al análisis meiótico, el número diploide en machos sería de 24; las células con números menores observadas en mitosis podrían deberse a la asociación entre distintos cromosomas, mientras que las células con números más altos podrían deberse a la presencia de cromosomas con constricciones secundarias distendidas que separan satélites grandes, que pueden ser contabilizados como cromosomas pequeños. Si bien no se descarta que el aumento del número de cromosomas pueda deberse a la presencia de cromosomas supernumerarios.

*Pholcus phalangioides* presenta el mismo número cromosómico que *P. crypticolens* ( $n=11+X_1X_20$  en machos), mientras que una especie no identificada de *Pholcus* proveniente de la India presenta 12 pares de autosomas y el mismo sistema de determinación del sexo. *P. manueli*, en cambio, presenta el sistema de determinación del sexo  $X0$  en machos, y 12 pares de autosomas (Suzuki 1954, Sharma & Parida 1987, Wang y col. 1997).



En la familia Pholcidae también existen especies en las que los cromosomas no son tan pequeños y no presentan mayores dificultades para su estudio, como *Mesabolivar luteus*, donde el cromosoma X mide  $9\mu\text{m}$  y el autosoma mayor  $6\mu\text{m}$ , y *Micropholcus fauroti*, donde el X mide  $7\mu\text{m}$  y el autosoma mayor  $5\mu\text{m}$  (De Araujo y col. 2005a). Si bien en los trabajos de Cokendolpher & Brown (1985) y Cokendolpher (1989) no se puede determinar el tamaño de los cromosomas de las especies de *Physocyclus*, ya que no especifican el aumento, las figuras sugieren que no se trata de cromosomas pequeños. Estas especies con cromosomas más grandes son las que presentan menor número cromosómico, *Micropholcus fauroti* tiene  $n=8+X_0$ , y *Mesabolivar luteus* y las cuatro especies analizadas de *Physocyclus* presentan  $n=7+X_0$ , el que podría considerarse como el número modal de este último género.

Bruvo-Madaric y col. (2005) realizan la filogenia de la familia Pholcidae sobre la base de caracteres morfológicos y moleculares, de la que surgen cuatro grandes clados: NI (grupo Ninetines), NW (grupo "New World" o Nuevo Mundo), HO (grupo Holocmenines) y PH (grupo Pholcines). El clado NI está constituido sólo por el género *Ninetis*, que no tiene datos citogenéticos, hasta el presente. El clado NW contiene, entre otros, al género *Mesabolivar*. Dentro del clado HO aparecen, entre otros, *Artema*, *Physocyclus* y *Crossopriza*. Por último en el clado PH, aparecen entre otros, *Micropholcus*, *Pholcus* y *Spermophora*. Salvo las especies de *Mesabolivar*, las especies utilizadas para el análisis filogenético son las mismas que han sido estudiadas citogenéticamente. Del clado NW sólo se estudió citogenéticamente una especie, *Mesabolivar luteus*; en los clados HO y PH hay variación del número cromosómico y del sistema de determinación del sexo entre las especies analizadas por lo que no puede asociarse un número modal que represente a cada uno de ellos (Tabla 10).

En la familia SICARIIDAE se han descrito dos géneros con 122 especies (Platnick 2006), de las cuales sólo catorce han sido analizadas citogenéticamente, trece pertenecientes a *Loxosceles* y la restante a *Sicarius* (Tabla 10). *Sicarius tropicus* presenta un  $2n=19$  y el sistema de determinación del sexo  $X_1X_2Y$  en machos (De Araujo y col. 2003).

En *Loxosceles*, siete de las especies analizadas citogenéticamente presentan  $2n=23=20+X_1X_2Y$  en machos. *L. spinulosa* ( $2n=21$ ) y *L. rufescens* ( $2n=19$ ) presentan una disminución en el número de autosomas pero conservan el sistema de determinación del sexo  $X_1X_2Y$  (Král, comunicación personal). En *L. reclusa* se describió un  $2n=18$  en machos y 20 para hembras, por lo que el sistema de determinación del sexo sería  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$  (macho/hembra).

Beçak & Beçak (1960) describen  $2n=20$ ,  $n=9+X_1X_2O$  para machos de Brasil y Uruguay, cedidos e identificados por W. Bücherl como *L. rufescens* y *L. rufipes*. Gertsch (1967) demuestra que todas las identificaciones de Bücherl en sucesivos trabajos de este autor son erróneas, afirmando que lo que Bücherl llamó *L. rufescens* es *L. gaucho* y lo que llamó *L. rufipes* es *L. laeta*. En el mismo trabajo, Gertsch indica que la verdadera *L. rufipes* se distribuye en Guatemala, Panamá y Colombia, por lo que los ejemplares que Díaz & Sáez (1966b) publicaron como *L. rufipes* de Uruguay evidentemente están mal identificados. El material utilizado por estos autores no fue conservado ni depositado en ninguna colección conocida. Siguiendo a Gertsch (1967), Silva (1988) considera que el material estudiado citogenéticamente por Beçak & Beçak (1960) y Díaz & Sáez (1966b) es *L. gaucho*; mientras que Tugmon y col. (1990) las consideran *L. gaucho* y *L. laeta* respectivamente.

En todos los trabajos citogenéticos publicados sobre *L. gaucho* y *L. laeta*, cuyas identificaciones no presentan dudas, el número diploide de ambas especies es 23. Considerando que el número reportado por Beçak & Beçak (1960) y Díaz & Sáez (1966b) difiere del de las dos especies anteriores, especialmente en el hecho de tener un par de autosomas menos, es probable que el material utilizado por estos autores no sea ni *L. gaucho* ni *L. laeta*, por lo que en este trabajo se las han considerado como *Loxosceles* sp.1, *Loxosceles* sp.2 y *Loxosceles* sp.3, si bien se podría estar en presencia de una sola especie.

En este trabajo se ha analizado la especie americana *L. laeta*. En esta especie, tanto en mitosis como en meiosis I masculina, se observa un cromosoma muy pequeño metacéntrico, además de los 22 cromosomas grandes. Si bien no fue posible identificar al cromosoma pequeño en todas las células en estadios II analizadas, debido probablemente a su tamaño, los datos obtenidos hasta el presente indican que se trata de un cromosoma Y. La población de Perú, las tres de Brasil y la de Argentina estudiadas citogenéticamente presentan el mismo número cromosómico ( $2n=23$ ), similar morfología cromosómica (cromosomas metacéntricos submetacéntricos) y la presencia de un cromosoma Y pequeño.

La morfología descrita del Y es distinta en las diferentes poblaciones analizadas, aparece como acrocéntrico en la población de Perú (Silva 1988), como submetacéntrico en la población de Brasil estudiada por Silva y colaboradores (2002) y como metacéntrico en las dos poblaciones de Brasil estudiada por De Oliveira (1998) y por De Araujo y colaboradores (2003), y en la población de Argentina aquí estudiada. Dado el pequeño tamaño de este cromosoma estas diferencias podrían deberse a distintos criterios de interpretación.

El desarrollo meiótico de los ejemplares de Brasil estudiados por De Oliveira (1998) y de Argentina aquí estudiados difiere en que en los primeros no se describe un estadio difuso y presentan una mayor frecuencia de quiasmas. La forma de asociación de los cromosomas sexuales también presenta diferencias, en las poblaciones de Brasil analizadas por De Olivera (1998) y por Silva y colaboradores (2002), un brazo del cromosoma Y se asocia con el telómero del brazo largo del  $X_1$  y el otro brazo del Y, con el brazo largo del  $X_2$  formando un trivalente, y en diplotene y diacinesis los cromosomas  $X_1X_2$  no se encuentran asociados (Fig. 30A); en la población Argentina el cromosoma Y se asocia con las regiones centroméricas del  $X_1X_2$  en el trivalente, y los cromosomas  $X_1X_2$  se encuentran asociados durante toda la meiosis (Fig. 30B). La discusión sobre el origen de este sistema cromosómico de determinación del sexo se desarrolla en la sección 4.3-.

En la familia SCYTODIDAE se han descrito cinco géneros con 168 especies (Platnick 2006). Citogenéticamente, se han analizado cinco especies de *Scytodes* (Tabla 10). El número diploide varía de 13 a 31 en machos y todas las especies presentan el sistema de determinación del sexo  $X_0/XX$  macho/hembra. De Araujo y col. (2003) proponen que a partir de un cariotipo ancestral de Scytodidae, Sicariidae y Drymusidae compuesto por 24 autosomas y un X en machos; la fisión de tres pares de autosomas habría originado el complemento de *S. fusca* y *S. univittata* ( $2n=31$ ), y la fusión de todos los autosomas de a pares, el complemento de *S. globula* ( $2n=13$ ).

*Scytodes globula* ha sido citada para Argentina, Bolivia, Brasil, Chile y Uruguay. La población de esta especie analizada en esta Tesis, presenta un bajo número diploide ( $2n=13$ ,  $n=6+X_0$  en machos), cromosomas metacéntricos y submetacéntricos, y localización proximal de los quiasmas que originan una morfología particular, en cruz, de los bivalentes. Díaz & Sáez (1966a, 1966b) analizaron machos de *S. globula* de Uruguay y describieron una morfología cromosómica similar, el mismo mecanismo de determinación del sexo (teniendo en cuenta las aclaraciones manuscritas en la separata), y la presencia de quiasmas proximales. Si bien se puede considerar que los bivalentes de *S. globula* presentan un solo quiasma en posición proximal, debido a su morfología particular no se puede descartar la ocurrencia de dos quiasmas proximales, uno a cada lado del centrómero. En *Heteropoda sexpunctata* (Sparassidae) Bole-Gowda (1952) describió una morfología semejante, en algunos bivalentes, y propuso la presencia de dos quiasmas proximales teniendo en cuenta que los "bivalentes normales" presentan dos quiasmas distales. En *S. globula* se

observan bivalentes con un quiasma distal, pero siempre asociado a quiasmas proximales, lo cual no ayuda a dilucidar lo que ocurre en la proximidad del centrómero.

En las arañas haploginas analizadas en este trabajo de Tesis, así como en las estudiadas previamente, se ha encontrado una gran variabilidad citogenética y características únicas o poco frecuentes en arañas, como ser la presencia de números cromosómicos muy bajos, una notable variación en el tamaño cromosómico, cromosomas holocinéticos, cromosomas metacéntricos, meiosis aquiasmática, un estadio difuso prolongado, , división post-reduccional del cromosoma sexual, alta frecuencia del sistema de determinación del sexo XO/XX (macho/hembra) y un sistema derivado con un cromosoma Y.

Esta gran diversidad citogenética hallada en la baja proporción de arañas haploginas analizadas indica que se requieren nuevos análisis en más de especies representativas de todas las familias involucradas para poder dilucidar como ha sido la evolución cromosómica en este conflictivo grupo de araneomorfas basales.

## 4.2- Citogenética de Lycosidae y Sparassidae (Entelegynae)

### 4.2.1- Lycosidae

El número de especies estudiadas citogenéticamente es muy bajo, sólo 96 de 2302 especies taxonómicamente descritas (Platnick 2006) (Tabla 11). En la mayoría de las especies los cromosomas son telocéntricos o acrocéntricos. El número cromosómico varía desde  $2n=18$ ,  $n=8+X_1X_2$  (en machos) hasta  $2n=28/30$  (macho/hembra),  $n=13+X_1X_20$  (macho); este último es el número modal de la familia presente en 50% de las especies citogenéticamente analizadas.

El sistema de determinación del sexo presente en 94% de las especies es  $X_1X_20/X_1X_1X_2X_2$  (macho/hembra); sólo presentan XO los machos de *Lycosa barnesi*, *L. nordenskjoldi*, *Schizocosa* sp.2 y *Wadicosa quadrifera*, y  $X_1X_2X_30$  los machos de *Lycosa* sp.8 (Tabla 11) (Díaz & Sáez 1966a, 1966b, Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981, Srivastava & Shukla 1986). En *Pardosa morosa* sólo se informó la presencia en machos de un sistema neo-XY con múltiples X (Král 2004).

*Lycosa* es el género más estudiado, con 26 especies cromosómicamente analizadas (Tabla 11). Desde el punto de vista citogenético las especies de *Lycosa* del

hemisferio norte presentan en su mayoría  $n=13+X_1X_2$ , mientras que las especies sudamericanas tienen  $n=10+X_1X_2$  ó complementos derivados de este último como *Lycosa nordenskjoldi* con  $n=9+X_0$  y *Lycosa* sp.8 con  $n=10+X_1X_2X_3$  (Tabla 11).

Díaz & Sáez (1966b) indicaron en una aclaración posterior manuscrita en la separata que lo que consideraban dos especies distintas con  $n=10+X_1X_2$  correspondían a individuos de "*Lycosa*" *erythrognatha*; y describieron la presencia de cromosomas B en unas pocas células de algunos individuos. De Oliveira (1998) analizando ejemplares de Brasil de esta especie propone el mismo número cromosómico y determina que los cromosomas sexuales están entre los más pequeños del complemento (el  $X_1$  es de tamaño intermedio entre los pares 9 y 10 y el  $X_2$  es el más pequeño del complemento).

A partir de las irregularidades meióticas que se encontraron durante el desarrollo de esta Tesis en los ejemplares de "*L.*" *erythrognatha*, Chemisquy (2005) realizó un análisis detallado de este comportamiento meiótico como parte de su trabajo de tesis de licenciatura, en nuestro laboratorio (LACyE). En ese trabajo Chemisquy (2005) además determinó la presencia de cromosomas B, y que los cromosomas sexuales son los mayores del complemento. El politipismo en el tamaño de los cromosomas sexuales de las muestras de Brasil (De Olivera 1998) y Argentina (Chemisquy 2005) podría deberse a la variación en el contenido de heterocromatina no revelable por las técnicas empleadas.

Los estudios realizados en el presente trabajo muestran que las características de la meiosis normal de "*Lycosa*" *erythrognatha* siguen el patrón típico de la familia: íntima asociación de los cromosomas sexuales desde profase I, migración conjunta a un polo y presencia de un quiasma por bivalente de localización mayoritariamente proximal. Además algunas células con meiosis regular presentan algunas características poco frecuentes: univalentes, bivalentes con dos quiasmas y cromosomas B.

Los univalentes presentes en los individuos analizados en este trabajo, así como los observados por Chemisquy (2005), son probablemente el resultado de una falla en la formación de quiasmas (desinapsis). La presencia de univalentes desinápticos sólo se había observado en *Margonía himalayensis* (Lycosidae) y *Ballus depressus* (Salticidae) (Mittal 1963, 1964). El número y posición de los quiasmas en los bivalentes de cada célula son características muy variables en la meiosis. Las causas de estas variaciones estarían determinadas no sólo genéticamente, sino también por factores ambientales, tanto internos como externos al organismo (Jones

1987, Appels y col. 1998). Esto explicaría la presencia conjunta en "*Lycosa*" *erythrognatha* de univalentes y bivalentes con dos quiasmas en el mismo individuo.

Los cromosomas B habían sido descritos por Montgomery (1905) en *Gladicosa pulcra*, y Painter (1914) analizó el comportamiento de distintos tipos de cromosomas B (denominándolos ctetosomas y planosomas) en especies de Amaurobiidae, Anyphaenidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Oxyopidae, Pisauridae, Salticidae, Theraphosidae y Thomisidae. Con posterioridad sólo se han descrito cromosomas supernumerarios en siete especies de Lycosidae, recibiendo también la denominación de microcromosomas o cuerpos cromatoideos (Hackman 1948, Suzuki 1954, Mittal 1963, Díaz & Sáez 1966b, Chemisquy 2005). La mayoría de los cromosomas B descritos en la bibliografía son pequeños y de menor tamaño que los cromosomas del complemento A y corresponden a los de tipo I de "*L.*" *erythrognatha* (Chemisquy 2005 y este trabajo), en general se encuentran en bajo número salvo en *Callobius bennetti* (Amaurobiidae), que presentó hasta nueve por célula (Painter 1914). En los individuos de "*L.*" *erythrognatha* estudiados en este trabajo no ha sido posible el análisis del comportamiento de los cromosomas B debido a que no se los observó en todos los estadios meióticos, sin embargo la baja proporción en los que se hallaron podría estar indicando un comportamiento mitótico inestable.

Todos los individuos analizados en este trabajo presentaron un porcentaje variable de células con meiosis irregular. Chemisquy (2005) postuló que la morfología particular que presentan los cromosomas sería el resultado de la separación casi completa de las cromátidas hermanas, que permanecen sólo asociadas por la región centromérica, y que en los bivalentes la asociación de los cromosomas homólogos sería aquiasmática. Estas características estarían relacionadas con algún cambio en la distribución y/o regulación de algunas de las proteínas que forman el complejo macromolecular de cohesinas, en particular la proteína Rec8.

"*Lycosa*" *pampeana* no había sido analizada citogenéticamente con anterioridad, esta especie tiene el mismo número cromosómico y las características típicas de las "*Lycosas*" sudamericanas. Presenta meiosis irregular al igual que "*Lycosa*" *erythrognatha* pero a diferencia de esta especie, presenta una distribución de los quiasmas al azar, y en las prometafases una disposición particular de los bivalentes que es semejante a la que describió Revell (1947) en tres especies de *Tegenaria* (Agelenidae). La discusión detallada de este comportamiento se realiza en la sección 4.2.4.

En el género *Schizocosa* se analizaron citogenéticamente ocho especies, siendo el número modal  $2n=20+X_1X_2$  (Painter 1914, Hard 1939, Mittal 1960, 1963, Brum-

Zorrilla & Cazenave 1974, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981, Stratton 1997) (Tabla 11).

Brum-Zorrilla & Casenave (1974) y Brum-Zorrilla & Postiglioni (1980) en un estudio comparativo de poblaciones uruguayas de *Schizocosa malitiosa*, describieron  $2n=22$  en machos y en  $2n=24$  en hembras, siendo los cromosomas sexuales los más pequeños del complemento. Con respecto a la ubicación de los quiasmas, las autoras plantearon que se encuentran en la región proximal a la heterocromatina pericentromérica C positiva, y por lo tanto serían proximales. Al comparar estos resultados con los obtenidos en el presente trabajo se observa el mismo número cromosómico, sin embargo esta especie sería politípica para el tamaño de los cromosomas sexuales y la posición de los quiasmas. En los ejemplares argentinos los cromosomas sexuales no son los más pequeños del complemento sino que son de tamaño mediano; los ejemplares uruguayos muestran localización de quiasmas (proximal) mientras que en la muestra aquí estudiada se ubican al azar (proximal, medial o distal).

Postiglioni & Brum-Zorrilla (1981) analizaron tres ejemplares de una especie no identificada (*Schizocosa* sp.2) perteneciente al "grupo *malitiosa*" con  $2n=22+X0$ , siendo este X metacéntrico. Las autoras proponen que el cromosoma sexual metacéntrico podría haberse originado por la fusión de los dos cromosomas X telocéntricos, o bien que la morfología metacéntrica podría ser la ancestral; sin embargo, no explican el aumento en el número de autosomas a partir del número modal de género.

Las cinco especies analizadas de Estados Unidos de Norteamérica (*S. communis*, *S. crassipes*, *S. ocreata*, *S. rovneri*, *S. stridulans*) presentan también,  $n=10+X_1X_2$ , mientras que la especie no identificada de India (*Schizocosa* sp.1) presenta  $n=13+X_1X_2$  (Painter 1914, Hard 1939, Mittal 1960, 1963, Stratton 1997) (Tabla 11).

La sistemática de la familia Lycosidae aun no ha sido resuelta, los géneros están mal delimitados y varias de las entidades analizadas citogenéticamente no han sido ubicadas en un taxón específico ya que sólo han sido identificadas a nivel de género. En el III Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur (Córdoba, 2002) fue muy discutida la presencia del género *Lycosa* en Sudamérica, ya que las "Lycosas" sudamericanas presentan aparatos estriduladores en los palpos de los machos, estructura ausente en las verdaderas *Lycosa* del hemisferio norte. Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan la opinión de los taxónomos que consideran que el género *Lycosa* es muy probable que no se encuentre representado en Sudamérica, por

lo que las especies ubicadas en este género deberían ser transferidas a otros géneros conocidos o a géneros aun no descriptos (Piacentini y col. 2002, Álvares & Brescovit 2003, Gualtieri 2004).

#### 4.2.2- Sparassidae

En la familia Sparassidae se han descripto 998 especies pertenecientes a 83 géneros (Platnick 2006), y sólo se han realizado estudios citogenéticos en 33 especies de 16 géneros (Tabla 12). En la mayoría de las especies los cromosomas son telocéntricos, y los cromosomas sexuales los más grandes del complemento. El número cromosómico varía desde  $2n=21$ ,  $n=10+X_0$  (en machos) hasta  $2n=43/46$  (macho/hembra),  $n=20+X_1X_2X_3_0$  (macho), este último es el número más frecuente, presente en 45,5% de las especies. Este complemento caracteriza a las especies de *Holconia*, *Isopeda*, *Isopedella*, *Neosparassus*, *Parapalystes*, *Pediana*, *Thelcticopis*, dos especies no identificadas de *Olios* y a las poblaciones con el cariotipo considerado ancestral de *Delena cancerides*. El complemento cromosómico  $2n=41/44$  (macho/hembra),  $n=19+X_1X_2X_3_0$  (macho), es el segundo en frecuencia (27,3%) y está presente en dos especies no identificadas de *Sparassus*, cuatro especies de *Heteropoda* y en las especies analizadas de *Pseudopoda*, *Sinopoda* y *Spariolenus* (Tabla 12). Las otras tres especies de *Sparassus* presentan un número haploide en machos de  $10+X_1X_2_0$ ,  $20+X_1X_2_0$  y  $21+X_1X_2_0$ . Parida & Sharma (1987b) sugieren que las cinco especies de *Sparassus* que analizaron podrían pertenecer a más de un género, debido a las diferencias en el número cromosómico, longitud de genoma y sistema de determinación del sexo.

*Micrommata viridissima* presenta un complemento reducido de  $n=16+X_1X_2X_3_0$  en machos, con cromosomas acrocéntricos (Hackman 1948). El complemento altamente reducido de *Heteropoda sexpunctata*,  $2n=21$ ,  $n=10+X_0$  en machos, se habría originado por fusiones céntricas ya que esta especie presenta nueve pares de autosomas metacéntricos, dos pares de autosomas telocéntricos y un X metacéntrico (Bole-Gowda 1952).

*Delena cancerides* presenta razas cromosómicas que difieren en combinaciones particulares de fusiones céntricas entre autosoma-autosoma; autosomas y cromosomas sexuales y/o entre cromosomas X. La máxima reducción del número cromosómico está presente en distintas razas con 21 cromosomas metacéntricos y un cromosoma telocéntrico. Este último puede corresponder a un autosoma o a uno de los cromosomas sexuales, en tanto que los cromosomas metacéntricos se originaron a



partir de distintas fusiones céntricas del cariotipo ancestral (Rowell 1985a, 1990, 1991a, 1991b).

En el género sudamericano *Polybetes* se han descrito trece especies, nueve de las cuales se encuentran en la Argentina: *P. germani* Simon, *P. martius* (Nicolet), *P. obnuptus* Simon, *P. pallidus* Mello-Leitão, *P. punctulatus* Mello-Leitão, *P. pythagoricus* (Holmberg), *P. quadrifoveatus* (Järvi), *P. rapidus* (Keyserling), y *P. trifoveatus* (Järvi). Sólo *Polybetes pythagoricus* había sido analizada previamente en poblaciones uruguayas; Díaz & Sáez (1966a, 1966b) informaron  $2n=42$  y  $n=20+X_1X_2O$  en machos, y Olivera (1978) en un estudio preliminar describió  $2n=40/42$  (macho/hembra) con un sistema de determinación del sexo  $X_1X_2O/X_1X_1X_2X_2$ , sin embargo en anafase I describió 10 autosomas más dos sexuales en un polo y 10 autosomas en el otro.

Las hembras de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus* analizadas en el presente trabajo tienen  $2n=44=40+X_1X_1X_2X_2$  y los machos  $2n=42=40+X_1X_2O$ . En las tres especies el cariotipo y la longitud total del complemento son semejantes ( $66,28\mu\text{m}$  en *P. pythagoricus*,  $67,29\mu\text{m}$  en *P. rapidus* y  $63,70\mu\text{m}$  en *P. punctulatus*). Los cromosomas sexuales  $X_1X_2$  son los mayores del complemento, los autosomas decrecen de tamaño, pero se puede distinguir un par levemente mayor y uno menor. Los cromosomas sexuales de *P. pythagoricus* son un poco más grandes que los de las otras dos especies, mientras que los pares autosómicos son de tamaño semejante entre las tres especies. Se propone que este complemento sería el ancestral del género *Polybetes*. Las tres especies de *Polybetes* son claramente identificables por caracteres morfológicos que evidentemente en este caso, y a diferencia de lo que ocurre en otros grupos, no se ven reflejados en el cariotipo, el cual está muy conservado.

El número cromosómico  $2n=42/44$  (macho/hembra) también se encuentra en *Olios lamarcki* y *Sparassus* sp.2, pero en estas especies este número podría considerarse derivado teniendo en cuenta el número presente en las otras especies analizadas de estos géneros (Tabla 12) (Suzuki 1952, Bole-Gowda 1952, Rowell 1985a, Parida & Sharma 1986, 1987b).

El análisis del cariotipo se había realizado en muy pocas especies de esta familia (Suzuki & Okada 1950, Parida & Sharma 1986, Sharma & Parida 1987), y la longitud total del complemento haploide (TCL) sólo se había medido en cinco especies de *Sparassus* (Parida & Sharma 1987b). Los valores de TCL en estas especies varía desde  $107,87\pm 2,04\mu\text{m}$  hasta  $70,73\pm 1,198\mu\text{m}$ , longitudes sólo un poco mayores que las descritas en *Polybetes*.

El desarrollo meiótico en *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus*, y *P. punctulatus* es similar. Sólo se han encontrado algunas diferencias en la disposición de los cromosomas sexuales en metafase I, en *P. pythagoricus* y *P. rapidus* se ubican fuera del plano ecuatorial más cercanos a un polo, mientras que en *P. punctulatus* se encuentran en el plano ecuatorial pero separados de los bivalentes. El número y posición de los quiasmas también presenta variación entre las especies, en *P. pythagoricus* la mayoría de los quiasmas son distales o mediales, si bien también hay, en muy baja frecuencia, quiasmas proximales, y uno o dos bivalentes con dos quiasmas. En *P. rapidus* todos los bivalentes presentan un quiasma mayoritariamente en posición distal, en cambio en *P. punctulatus* la mayoría de los quiasmas son proximales y muy raramente se observan quiasmas intersticiales o bivalentes con dos quiasmas.

La mayoría de los organismos presenta una distribución al azar de los quiasmas y el número de quiasmas por bivalente está relacionado con la longitud de los cromosomas, entre otras características. En algunas especies se describió una localización de quiasmas extrema en la región distal y con menor frecuencia en la región proximal (John 1990). Esta localización tiene consecuencias genéticas, dado que conduce a la aparición de grandes grupos de ligamiento que se heredan como una unidad, disminuyendo la recombinación y por lo tanto la variabilidad genética. Se ha propuesto que en arañas la disposición proximal de los quiasmas es la más frecuente, sugiriendo una posible localización (Hackman 1948, White 1973, Rowell 1991b); sin embargo, existen muchos ejemplos de especies en las que los quiasmas se encuentran con una distribución al azar (Gowan 1985, Rowell 1985a). En *Polybetes rapidus* y *P. punctulatus* existe una tendencia a presentar localización de quiasmas, pero en regiones opuestas del cromosoma, distal y proximal respectivamente; mientras que la distribución en *Polybetes pythagoricus* es más aleatoria. Una situación similar se observó en las especies de Lycosidae estudiadas, en "*Lycosa*" *erythrogatha* el quiasma es de localización mayoritariamente proximal, mientras que en "*Lycosa*" *pampeana* y *Schizocosa malitiosa* la distribución de los quiasmas es aleatoria. A partir de los resultados obtenidos en el presente trabajo, sumado a lo publicado por otros autores, la localización proximal de los quiasmas no sería una característica distintiva de las arañas, como han propuesto numerosos autores.

### 4.2.3- Disposición de los bivalentes en profase I

En *Tegenaria atrica* ( $n=20+X_1X_2$ ), *T. derhamii* y *T. domestica* (ambas con  $n=20+X_1X_2X_3$ ) (Agelenidae) Revell (1947) describió una disposición particular de los bivalentes y cromosomas sexuales en profase I. Este autor propone que en leptotene las hebras de cromatina de los autosomas y cromosomas sexuales se polarizan uniendo uno de sus telómeros a la membrana nuclear en las zonas próximas al centrosoma, y en paquitene los bivalentes se anclan por el extremo centromérico a esa región. Al final de diplotene, cuando los centrosomas comienzan a separarse, cada uno actúa como un centro de polarización de cromosomas que los divide en dos grupos, migrando de seis a nueve bivalentes autosómicos hacia el otro polo celular con el centrosoma. En diacinesis el núcleo es bipolar, y sólo en algunas diacinesis de *T. domestica* la polarización estaba lo suficientemente relajada como para permitir una dispersión casi normal de los bivalentes. Después de la formación del huso, el autor describe dos estadios de prometafase que denomina metafase polarizada y metafase de transición, y un tercer estadio que denomina metafase plena. En la metafase polarizada los bivalentes forman dos coronas próximas a cada centrosoma, y en una de ellas se encuentran los cromosomas sexuales. La metafase de transición se caracteriza por la ubicación gradual de los bivalentes en el plano ecuatorial, y el orden en el que lo hacen depende de la posición de los quiasmas: aquellos bivalentes que presentan quiasmas distales son los primeros en ubicarse y los que tienen quiasmas proximales son los últimos, quedando éstos habitualmente en la periferia del plano. Los cromosomas sexuales nunca llegan al plano ecuatorial y quedan más próximos a uno de los polos. En la metafase plena todos los bivalentes están ubicados en el plano ecuatorial. En *T. atrica* la proporción de metafases polarizadas, de transición y plena es 3:6:1. En la segunda división no observó polarización.

Revell (1947) considera que la polarización primaria de los bivalentes se debe a la atracción de las zonas heterocromáticas por los centrosomas, y luego cuando se forma el huso, los centrómeros no se coorientan y se congregan en el plano ecuatorial como sucede normalmente. Agrega que las metafases polarizadas son una fase estable durante la cual los cromosomas "descansan" en el huso, y el gran número de metafases transicionales indica que el cambio a metafase plena se da muy lentamente.

Los estadios que Revell (1947) denomina metafase polarizada y metafase de transición han sido redefinidos aquí como prometafase polarizada y prometafase de

transición dado que no presentan todos los bivalentes en la placa ecuatorial, en tanto que la metafase plena es la metafase I.

Hackman (1948) describió una disposición de tipo prometafase de transición para *Trochosa ruricola* (Lycosidae), y los dibujos que presenta de prometafases de *Micrommata viridissima* (Sparassidae) y *Philodromus laevipes* (Philodromidae) corresponderían a prometafases de transición, si bien en este caso no hace referencia en el texto. Los dibujos presentados por Suzuki (1952) de *Philodromus roseus* Kishida y *P. aureolus japonicola* Bösenberg & Strand (Phylodromidae) también corresponderían a prometafases de transición. En *Heteropoda sexpunctata* (Sparassidae), Bole-Gowda (1952) describe prometafases de transición en las que los bivalentes con quiasmas distales se ubican en el plano ecuatorial antes que los que presentan quiasmas proximales.

Wise (1984) en *Rabidosa rabida* y *Allocosa georgicola* (Lycosidae) describió que en prometafase algunos bivalentes permanecen cerca de los polos del huso, mientras que otros se van congregando de a uno en el plano ecuatorial (prometafase de transición). En estas especies los bivalentes están rodeados por membranas y el autor sugiere que la congregación gradual de los bivalentes en el plano ecuatorial sería consecuencia de una mayor organización del sistema de membranas a medida que la prometafase progresa.

En el presente trabajo se observó en *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus*, *P. punctulatus* y *Lycosa pampeana* un comportamiento meiótico semejante al descrito para *Tegenaria*. Las tres especies de *Polybetes* presentaron un estadio de "bouquet" definido, y desde diplotene los cromosomas se disponen en dos grupos bastante bien definidos; a partir de diacinesis el grupo que contiene a los cromosomas sexuales se torna mucho más compacto que el otro grupo. En las tres especies se observan células con distribución homogénea de los bivalentes, indicando que la polarización no afecta a la totalidad de las células (Tabla 6). *P. rapidus* y *P. punctulatus* presentan prometafases polarizadas, mientras que las tres especies de *Polybetes* y "*Lycosa*" *pampeana* presentan prometafases de transición. En las especies de *Polybetes* se encontró un estadio prometafásico posterior a la prometafase de transición, denominado prometafase semiplena, en donde los pocos bivalentes que no alcanzaron el ecuador se encuentran sólo en uno de los hemisferios celulares.

A diferencia de lo observado en las especies de *Tegenaria*, donde los cromosomas sexuales permanecen siempre en un polo celular, en *Polybetes* los  $X_1X_2$  se aproximan al plano ecuatorial durante la metafase de transición, y en metafase I se encuentran en la zona ecuatorial, separados de los bivalentes (Tablas 7, 8 y 9). En

"*Lycosa pampeana*" los cromosomas sexuales se ubicaban indistintamente cercanos a un polo o en el plano ecuatorial.

Según Revell (1947), el orden en el que los bivalentes se mueven hacia la placa ecuatorial parece depender en gran medida de la posición del único quiasma que ellos presentan. Los bivalentes que primero se ubican en la placa son los que tienen quiasmas distales, los últimos en arribar a la placa son los que tienen quiasmas proximales. En *Polybetes pythagoricus* y "*Lycosa pampeana*", especies en las que hay variación en la posición de los quiasmas, se observa que los primeros bivalentes ubicados en el ecuador presentan quiasmas distales y proximales en igual proporción, y esporádicamente alguno intersticial.

La proporción de células observadas en cada subestadio de prometafase I da idea de la duración de los mismos. La comparación de la proporción de células en los subestadios de prometafase I entre las distintas especies muestra que la prometafase polarizada es la de menor duración y, en general, la de transición es la más prolongada. En las especies de *Tegenaria* la metafase I tiene una duración mucho menor que las prometafases de transición (1:6), en cambio en las especies de *Polybetes*, ambas tienen una duración similar (en *Polybetes pythagoricus*, 1,5:1; en *P. rapidus*, 1:1 y en *P. punctulatus*, 1:1,4) (Tabla 6B). La duración de los distintos estadios difiere en las distintas especies analizadas, por lo que se puede concluir que la duración de los estadios es una característica propia de cada especie.

La disposición tan cercana a los polos de los bivalentes en las prometafases polarizadas puede llevar a confundir este estadio con el de anafase I, tal como lo describe Revell (1947) en su trabajo. Algunos ejemplos de estas interpretaciones erróneas se encuentran en *Trochosa ruricola* (figura 51 de Hackman 1948), en *Heteropoda venatoria* (figura 32 de Suzuki & Okada 1950), y en la descripción de la anafase I de *P. pythagoricus* dada por Olivera (1978).

Los datos que se tienen hasta el presente en especies de las familias Lycosidae, y Philodromidae, indican que la agrupación de los bivalentes y los cromosomas sexuales en profase I es una característica especie específica, no relacionada con ningún género en particular. En cambio, en Agelenidae, esta agrupación podría caracterizar al género *Tegenaria*, y en Sparassidae estaría presente en al menos dos especies de *Heteropoda* y podría ser una característica distintiva del género *Polybetes*.

### 4.3- Origen de los sistemas de determinación del sexo

Algunos de los interrogantes más interesantes que presenta la citogenética de arañas son el origen del sistema de determinación múltiple del sexo  $X_1X_2$ , la evolución de los distintos mecanismos de determinación del sexo, y la migración conjunta de los cromosomas X en anafase I.

El sistema  $X_1X_2$  está presente en Liphistiomorphae y en Mygalomorphae, así como en la mayoría de las Araneomorphae por lo que se propuso que debe ser el mecanismo de determinación del sexo primitivo para todo el grupo, encontrándose presente en el ancestro de las arañas actuales (Tabla 13). La mayoría de los autores consideran que este sistema evolucionó de un sistema original  $X_0/XX$ , pero difieren en la explicación de los mecanismos que le dieron origen (Bole-Gowda 1952, Suzuki 1954, White 1973).

White (1940) propone que los dos cromosomas sexuales ( $X_1X_2$ ) se originan por duplicación del X ancestral debido al tamaño similar de ambos; por esta razón serían homólogos y la falta de apareamiento en los machos se debería sólo a su naturaleza heterocromática. Patau (1948) propone su origen por una serie de rearrreglos que incluyen una fragmentación céntrica. A partir de un único cromosoma X se produce una misdivisión del centrómero y otra rotura a nivel de la región terminal del brazo largo, que tras una inversión genera un cromosoma dicéntrico. En este cromosoma se produce una rotura en la región media, que origina dos cromosomas X de igual tamaño, pero no homólogos. De acuerdo a esta hipótesis el contenido génico se mantiene constante. Bole-Gowda (1950) propone que el sistema  $X_1X_2$  se originó por una translocación recíproca entre el cromosoma X y un fragmento céntrico libre, originando un cromosoma X con el centrómero ancestral y otro cromosoma X con el centrómero del cromosoma supernumerario, ambos de tamaño semejante.

La presencia del sistema  $X_0/XX$  en las arañas actuales sería de origen secundario a partir del sistema  $X_1X_2$ . La mayoría de los autores opinan que los X metacéntricos se originan por fusiones céntricas; mientras que los X acrocéntricos se originan por una subsecuente inversión pericéntrica, o bien por fusiones en tándem de los  $X_1X_2$  originales (Hackman 1948, Bole-Gowda 1950, White 1973). Suzuki (1954), en cambio, propone que el sistema  $X_0$  se origina por pérdida gradual de uno de los cromosomas X, teniendo en cuenta sus observaciones en especies de Thomisidae.

El sistema  $X_1X_2X_3O$  se habría originado a partir de un sistema  $X_1X_2O$  por un proceso similar al que originó este último. White (1973) propone que el tercer cromosoma X se origina de un pequeño fragmento suplementario derivado del  $X_1$  o  $X_2$  en el cual hubo pérdida de gran parte de la cromatina en las especies que presentan un tercer cromosoma sexual pequeño; en las especies en las que los tres cromosomas tienen aproximadamente el mismo tamaño, este autor postula que el  $X_3$  habría aumentado su tamaño por duplicaciones. En su libro, White (1973) no reafirma la teoría del origen por duplicación de los cromosomas sexuales, y comenta que parece improbable que exista homología entre ellos.

Otros sistemas derivados que se han encontrado en arañas incluyen la presencia de un cromosoma Y (Tabla 13). En Mygalomorphae, Rezáč & Král (2004) describen que los machos de *Atypus muralis* y *A. piseus* (Atypidae) presentan  $2n=41$  y las hembras  $2n=42$ ; esta variación en el número cromosómico indicaría un sistema de determinación del sexo  $XO/XX$ , sin embargo, observan que el X se asocia con un par cromosómico en meiosis por lo que este sistema podría ser considerado  $X_1X_2Y$  para macho y  $X_1X_1X_2X_2$  para hembra. En *A. affinis* estos autores encuentran el mismo número cromosómico en ambos sexos, e infieren que probablemente el sistema de determinación del sexo es XY.

Dentro de las Araneomorphae, en las enteleginas, Maddison (1982) describió la presencia de un sistema  $X_1X_2X_3Y$ , en cuatro especies de *Habronattus* y una especie de *Evarcha* (Salticidae). Este sistema se habría originado por una fusión en tandem de un autosoma ( $A1$ ) con uno de los cromosomas X ( $X_2$ ), y una fusión céntrica del autosoma homólogo ( $A1'$ ) con un miembro de otro par autosómico ( $A2$ ), quedando este cromosoma restringido a la línea masculina y por lo tanto convirtiéndose en Y. El autosoma homólogo de  $A2$  ( $A2'$ ) representa el  $X_3$ . Maddison (2005) considera que en la filogenia de *Habronattus* el sistema  $X_1X_2X_3Y$  ha evolucionado por lo menos cinco veces independientemente, aparentemente asociado a la localización distal de quiasmas.

Král (2004) en *Tegenaria ferruginea* (Agelenidae) encontró un sistema  $X_1X_2X_3X_4X_5Y$ , en donde  $X_1X_2X_3$  son los cromosomas sexuales originales, y el Y es producto de una fusión céntrica entre dos autosomas. El univalente Y metacéntrico siempre migra al polo opuesto que los  $X_1X_2X_3$  ancestrales y los  $X_4X_5$  derivados de autosomas, que se asocian en un pseudobivalente. También encontró un sistema similar en *Pardosa morosa* (Lycosidae).

En *Delena cancerides* (Sparassidae) se describieron distintas razas cromosómicas que difieren en la presencia de combinaciones particulares de fusiones

céntricas entre autosomas; y entre autosomas y uno de los cromosoma X. En estas últimas se forman cadenas de tres cromosomas en los machos ( $X_1X_2Y$ ). También se describieron otras razas originadas por hibridación de aquellas, en las que los machos presentan cadenas de cinco o nueve cromosomas. En estos casos el complejo que incluye la fusión X-A se comporta como un cromosoma X, y se encuentra en condición homocigota en las hembras; y el otro complejo es análogo a un cromosoma Y, y se encuentra sólo en machos en condición heterocigota (Rowell 1985a, Rowell 1990, Hancock & Rowell 1995).

Se han propuesto distintas hipótesis para el origen del pequeño cromosoma Y presente en varias familias de araneomorfas basales. De Araujo y col. (2003) proponen que a partir del cariotipo ancestral propuesto para Scytodidae, Drymusidae y Loxoscelidae,  $2n=25=24+X_0$ , se produjo una fusión entre el cromosoma X y un autosoma originando  $2n=24=22+XY$  (neo-XY). Una nueva fusión entre otro autosoma y el neo-Y originó el complemento  $20+X_1X_2Y$ , en este complemento el cromosoma Y es un cromosoma grande. Para explicar el origen del pequeño cromosoma Y actual, los autores proponen heterocromatinización y grandes deleciones del Y original. Además proponen una translocación entre el  $X_1$  y el  $X_2$ , presumiblemente para justificar el tamaño similar de ambos cromosomas X.

Král y colaboradores (2004) sugieren que las familias Hypochilidae, Filistatidae, Pholcidae, Leptonetidae, Sicariidae y Scytodidae forman un grupo monofilético teniendo en cuenta que la mayoría de ellas presentan un sistema  $X_1X_2Y$  altamente derivado y con un apareamiento particular en meiosis. Estos autores proponen que el sistema  $X_0$  en Scytodidae y en algunos linajes de Pholcidae, y el sistema XY asociado al nucleolo de *Leptoneta* (Leptonetidae) habrían derivado del sistema  $X_1X_2Y$ .

A partir de un sistema  $X_1X_2O$  el origen propuesto por Oliveira (1998) para el sistema  $X_1X_2Y$  de *Loxosceles laeta*, *L. gaucho* y *L. intermedia* incluye la fisión céntrica de un autosoma metacéntrico y la fusión de cada uno de los cromosomas resultantes con el  $X_1$  y el  $X_2$ , originando los cromosomas neo- $X_1$  y neo- $X_2$ . El autosoma homólogo se convierte en el neo-Y, que por deleciones reduce su tamaño hasta convertirse en un cromosoma Y muy pequeño. El autor indica que no fue posible determinar si la asociación distal entre el Y y los dos cromosomas X se debe a asociaciones heterocromáticas, o si existe una verdadera sinapsis. Esta hipótesis supone la pérdida de todo un autosoma.

Otro origen del pequeño cromosoma Y de *Loxosceles* podría ser a partir de cromosoma supernumerario, que en algún momento de la evolución comienza a asociarse con los univalentes  $X_1X_2$  de los machos, que se encuentran más



condensados en los primeros estadios de la meiosis. Esta heterociclia de los cromosomas X habría facilitado la asociación inespecífica con el cromosoma supernumerario. En las hembras, donde los X forman bivalentes y no son heterocíclicos, el pequeño cromosoma supernumerario se podría perder. La asociación del cromosoma supernumerario con las regiones teloméricas, tal como se observa en las poblaciones de Brasil, facilitaría la migración del cromosoma supernumerario a un polo y los cromosomas X al otro. El cromosoma supernumerario, devenido en Y, quedaría restringido ahora a la línea masculina, pudiendo posteriormente adquirir genes específicos de machos. La asociación del Y con las regiones centroméricas de los cromosomas X, como se describió en los ejemplares de *Loxosceles laeta* analizados en este trabajo, se habría adquirido con posterioridad al establecimiento del cromosoma Y, ya que en una asociación de este tipo el establecimiento de la migración a polos opuestos de los cromosomas X y el cromosoma Y hubiese sido menos probable, y podría haber derivado en un sistema  $X_1X_2X_3$ .

Son pocos los trabajos en los que se analizan los mecanismos que podrían mantener a los cromosomas X no homólogos de los machos asociados durante primera división meiótica para permitir su migración conjunta en anafase I. Revell (1947) considera que la polarización de los bivalentes tiene como función secundaria mantener a los cromosomas sexuales juntos para permitir la correcta segregación en anafase I.

Benavente y Wettstein realizaron varios estudios ultraestructurales de la espermatogénesis para analizar las características de los cromosomas sexuales en especies de arañas con distintos sistemas cromosómicos de determinación del sexo. Los resultados obtenidos indican que las especies pueden ser divididas en tres grupos que no están necesariamente relacionados con el sistema de determinación del sexo. El primer grupo incluye a las arañas con cromosomas holocinéticos *Dysdera crocata* con  $XO$  y *Segestria ruficeps* (sub *S. florentina*) con  $X_1X_2O$ ; en estas especies los cromosomas sexuales presentan una condensación diferencial durante el largo estadio difuso. En metafase I los  $X_1X_2$  de *S. ruficeps* continúan íntimamente asociados y son reconocibles por presentar zonas de cromatina más condensada. Esta mayor condensación estaría relacionada con su migración conjunta, ya que el único cromosoma X de *Dysdera crocata* no muestra en este estadio una condensación diferencial que lo distinga de los autosomas. En el segundo grupo, que incluye tres especies de Lycosidae y a *Polybetes pythagoricus*, todas presentan el sistema  $X_1X_2O$ . Los cromosomas sexuales se condensan en leptotene temprano y se aparean durante zygotene. El apareamiento de los cromosomas sexuales está mediado por una estructura laminar levemente semejante al complejo sinaptonémico, que denominaron

"*junction lamina*". Los autores consideran que esta estructura mediaría el apareamiento de los cromosomas sexuales no homólogos durante paquitene y evitaría su segregación durante la primera división meiótica. El tercer grupo sólo incluye a *Tegenaria domestica* (Agelenidae) que presenta el sistema de determinación del sexo  $X_1X_2X_3O$ ; en esta especie también los cromosomas sexuales se condensan diferencialmente en leptotene temprano y se aparean longitudinalmente durante zgotene y paquitene. Cada cromosoma sexual presenta un *core* central de cromatina condensada rodeado por proyecciones de cromatina densa a través de los cuales los cromosomas se ponen en contacto. Estas proyecciones serían las responsables del reconocimiento y apareamiento de los cromosomas sexuales y participarían de algún modo en su no disyunción durante anafase I (Benavente & Wettstein 1977a, 1978, 1980b, Wettstein 1981, Benavente y col. 1982).

De acuerdo con Wise (1983) los dos cromosomas X de *Rabidosa rabida* (sub *Lycosa rabida*) y *Allocosa georgicola* (sub *Lycosa georgicola*) presentan eje axiales en paquitene pero no forman complejo sinaptonémico; en las preparaciones por corte presentan también una "*junction lamina*", pero en preparaciones por dispersión no presentan ningún material que los una. Por este motivo el autor concluye que la "*junction lamina*" tiene una composición distinta a la del complejo sinaptonémico.

Los escasos estudios de microscopía electrónica realizados hasta el presente tendientes a esclarecer la migración conjunta de los cromosomas sexuales indica que existen dos tipos de asociación entre ellos, una está mediada por una estructura proteica particular ("*junction lamina*"), y la otra está mediada por una disposición particular de cromatina. Sin embargo, debe existir otro mecanismo de coordinación entre los cromosomas sexuales para migrar al mismo polo en el cual no es necesario su asociación física, ya que en varias especies analizadas en este trabajo se los encuentra claramente separados en metafase I y aún así en anafase I se dirigen al mismo polo.

## 4.4- Organización cromosómica

El análisis de la organización cromosómica con las técnicas de Bando G, NOR, C y con fluorocromos específicos de base han sido muy poco empleadas para estudiar los cromosomas de arañas.

### 4.4.1- Bando G

Con la técnica de bando G es posible detectar a lo largo de cada cromosoma bandas alternantes de mayor y menor tinción que forman un patrón estable y característico de cada cromosoma. Las bandas se relacionan con la composición de bases predominante en el ADN de las distintas regiones. Las bandas oscuras del bando G representan regiones cuyo ADN es relativamente rico en pares de bases adenina y timina (AT), se caracterizan porque su ADN se replica en la segunda mitad del periodo S del ciclo celular, aunque no tan tardíamente como las regiones de heterocromatina constitutiva. Contienen relativamente pocos genes en comparación con las bandas claras (sólo 20% del total) y las proteínas que contienen son diferentes de las que integran las bandas claras. Las bandas G claras (regiones entre las bandas G oscuras) contienen la mayor parte de los genes de mantenimiento, se replican precozmente y su ADN está enriquecido en pares de bases guanina y citosina (GC). Sin embargo, no hay evidencia de que el método de bando dependa de la composición de bases, sino que parece más probable que esté relacionado con la estructura cromosómica (Appels y col. 1998, Sumner 2003, Solari 2004).

Se ha propuesto que este patrón de bando estaría reflejando la estructura y función cromosómica. El patrón de bandas G respondería a un empaquetamiento diferencial de la eucromatina, donde las zonas oscuras se corresponden con los cromómeros (zonas de mayor condensación) observados en el paquitene de la profase I; desde el punto de vista funcional son regiones que tienden a la represión génica. En cambio las bandas G claras son funcionalmente activas, y presentan la eucromatina menos empaquetada (Appels y col. 1998, Sumner 2003, Solari 2004).

La técnica de bando G permite la identificación precisa de los cromosomas homólogos, así como realizar comparaciones cariotípicas entre especies relacionadas. En reptiles, aves, mamíferos, algunos peces y anfibios y en unas pocas especies de plantas se obtienen bandas G de alta resolución; sin embargo, esta técnica en general

no produce buenos resultados en los cromosomas de invertebrados. La dificultad de obtener bandas G en estos grupos podría estar reflejando algunas diferencias en la subestructura de los cromosomas mitóticos, como ser una compactación mayor de la cromatina con respecto a la de los vertebrados (Lorite y col. 1996, Appels y col. 1998, Baldezana y col. 1999, Sumner 2003).

En arañas se había realizado la técnica de bandeo G en tres especies de Lycosidae, (aunque sólo "*L.*" *thorelli* presentó un patrón de bandeo aceptable), y en ejemplares de *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae) de Uruguay, en los que sólo algunos pocos pares cromosómicos pudieron ser identificados (Olivera 1978, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980). En los ejemplares de *P. pythagoricus* aquí analizados se pudo realizar la identificación precisa de todos los pares cromosómicos. En *P. punctulatus* no se pudo identificar los pares cromosómicos debido a que no presentó un patrón de bandas G definido, mientras que en *P. rapidus* no se obtuvieron bandas. Los resultados obtenidos en las tres especies no permitieron realizar el estudio comparativo del cariotipo entre ellas.

#### 4.4.2- Regiones Organizadoras Nucleolares

La información preexistente acerca de las regiones organizadoras nucleolares (NORs) en arañas era muy escasa. Mediante estudios ultraestructurales, en *Dysdera crocota* (Dysderidae) se describió una NOR en el cromosoma X, y en *Allocosa georgicola* (Lycosidae) se infirió la presencia de regiones NOR terminales en dos pares de autosomas (Benavente & Wettstein 1980b, Wise 1983).

Las técnicas de tinción que se basan en el empleo de nitrato de plata ( $\text{AgNO}_3$ ) producen la deposición de átomos de plata en las proteínas que se unen al ARN (ribonucleoproteínas). La alta concentración de estas proteínas en una región particular del cromosoma refleja a menudo una actividad transcripcional alta. En el caso particular de los genes ribosómicos, la concentración de las ribonucleoproteínas es lo suficientemente grande como para permitir la observación de los depósitos de plata con el microscopio óptico. Esta técnica ha sido empleada para observar las regiones organizadoras nucleolares, pero sólo se tiñen los cromosomas que estuvieron transcripcionalmente activos en la interfase precedente, y por este motivo hay variación en el número de NORs presentes en las diferentes células (Appels y col. 1998).

Son pocas las especies en las que se ha analizado el número y la posición de las regiones NOR con técnicas argénticas. Oliveira (1998) determinó que las NOR en cuatro especies de Ctenidae estaban conservadas y se ubican en la región terminal, probablemente en el brazo largo de los pares cromosómicos 6 y 10; en Lycosidae observó variabilidad interespecífica, ya que *Lycosa sericovittata* presentaba dos pares con NOR y "*Lycosa*" *erythrognatha* cuatro pares todos ubicados en una región terminal. En *Scytodes itapevi* se describió una región NOR en el brazo corto del par 4 y en una especie no identificada de *Scytodes* regiones NOR en los brazos cortos de los pares 1 y 2 (De Araujo y col. 2005c). En *Nephilengys cruentata* (Fabricius) (Tetragnathidae) se observaron de cuatro a cinco NORs, localizados en la región telomérica de los tres pares autosómicos mayores (De Araujo y col. 2005b). Los estudios en cinco especies de *Vitallus* (Theraphosidae, Mygalomorphae) indican la presencia de dos pares cromosómicos con NOR en cuatro especies y tres pares en una especie no identificada del mismo género, pero en la mayoría de ellas la ubicación de la región organizadora nucleolar no pudo ser precisada (Lucas y col. 1993, De Oliveira 1998).

Las distintas especies de *Polybetes* aquí analizadas, presentaron de uno a cuatro cromosomas por célula con bandas NOR teloméricas, indicando la presencia de dos pares de cromosomas con organizador nucleolar. Si bien no se pudieron identificar con precisión los pares que presentaron NOR, sus tamaños relativos sugieren que son los mismos en las tres especies, uno perteneciente a los pares medianos y el otro a los pequeños, indicando que su número y localización está conservada evolutivamente. Olivera (1978) había descrito sólo un par cromosómico con NOR en ejemplares uruguayos de *P. pythagoricus*.

Si bien son pocas las especies analizadas, los resultados obtenidos hasta el presente indican que en las arañas las regiones organizadoras nucleolares tienden a ubicarse en la región telomérica de dos pares autosómicos.

#### **4.4.3- Composición y distribución de la heterocromatina**

La técnica de bandeo C tiñe casi todos los segmentos de heterocromatina constitutiva. Virtualmente todos los cromosomas tienen bloques de heterocromatina en la región centromérica, y estos bloques pueden variar de tamaño entre muy grandes y muy pequeños. La heterocromatina puede formar grandes bloques pericentroméricos o puede estar presente sólo en la región del cromosoma asociada

con el cinetocoro. La mayoría de los segmentos de heterocromatina están compuestos por ADN altamente repetitivo (satélite) que no se encuentra en la eucromatina, o sólo se encuentra en muy baja proporción. A pesar de que por mucho tiempo se pensó que la heterocromatina era un material inerte, hay evidencias que tiene un papel importante en el apareamiento cromosómico y puede contener genes y otras secuencias de ADN funcionales (Sumner 2003).

No hay un patrón común en la secuencia de bases o en la longitud de la unidad de repetición de este ADN. La composición puede variar desde muy rica en AT hasta muy rica en GC. La longitud de la unidad de repetición varía desde dos pares de bases hasta cientos o miles de pares de bases. La composición de la heterocromatina puede variar entre distintas especies, en los distintos cromosomas de la misma especie, y aún en distintas partes del mismo cromosoma. El empleo de fluorocromos específicos de base permiten caracterizar las regiones heterocromáticas y determinar su enriquecimiento relativo en pares de bases AT y GC. En general, la cromomicina A3 (CMA) y la actinomicina D muestran preferencia por zonas del ADN ricas en GC, mientras que la quinacrina, el 4,5-diamino-2-fenilindol (DAPI) y el Hoechst 33258 muestran preferencia por zonas del ADN ricas en AT (Appels y col. 1998, Sumner 2003).

La primera especie analizada con bandeado C fue *Schizocosa malitiosa* (Lycosidae) (Brum-Zorrilla & Cazenave 1974), y posteriormente se analizó en muy pocas especies la distribución, el contenido y la composición de la heterocromatina. La mayoría de las especies analizadas con bandeado C presentan pequeñas bandas heterocromáticas pericentroméricas en todos los cromosomas. Este patrón se encuentra en ocho especies de Araneidae [*Argiope minuta* Karsch (sub *Argiope shillongensis* Sinha), *Cyrtophora citricola* (Forskål), *Cyclosa bifida* (Doleschall), *C. spirifera* (Simon), *Gasteracantha hasseltii* C. L. Koch, *G. kuhli* C. L. Koch (sub *G. leucomelaena* (Doleschall)), *Neoscona achine* (Simon), *Eriovixia poonaensis* (Tikader & Bal) (sub *Neoscona poonaensis*); cinco de Tetragnathidae [(*Leucauge celebesiana* (Walckenaer), *L. decorata* (Blackwall), *L. tessellata* (Thorell), *Metellina segmentata* (Clerck) (sub *Meta segmentata*), *Nephila clavata* L. Koch]; cinco de Lycosidae (*Schizocosa malitiosa*, "*Lycosa*" *erythrognatha*, "*Lycosa*" *thorelli*, "*Lycosa*" sp.7, *Allopecosa albofasciata*); seis especies de Sparassidae (*Delena cancerides*, *Heteropoda procera*, *Heteropoda* sp. nov., *Neosparassus diana*, *Pediana regina*, *Pediana* sp. nov., *Polybetes pythagoricus*); en *Loxosceles laeta* (Sicariidae); y *Menemerus illigeri* (Audouin) la única especie analizada de Salticidae. En unas pocas especies de Araneidae y Sparassidae también se describieron bandas heterocromáticas positivas teloméricas en algunos cromosomas del complemento, que usualmente se encuentran

en condición polimórfica (Brum-Zorrilla & Cazenave 1974, Olivera 1978, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Rowell 1985a, Datta & Chatterjee 1988, Rowell 1991a, 1991b, Gorlova y col. 1997, Silva y col. 2002, Chemisquy 2005, De Araujo y col. 2005b).

En cambio, cinco especies de *Isopeda* (Sparassidae) presentan bandas C pericentroméricas conspicuas en todos los cromosomas, y *Loxosceles intermedia* (Sicariidae) presenta bandas pericentroméricas conspicuas sólo en algunos pares autosómicos y los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ , y un Y casi completamente heterocromático (Rowell 1991b, Silva y col. 2002). Un patrón totalmente diferente se encuentra en una especie no identificada de *Scytodes* (Scytodidae) que presenta bandas C en los brazos de cuatro pares autosómicos y tres bandas en el cromosoma X; y en *Nephilengys cruentata* (Tetragnathidae) que presenta bandas intercalares grandes en cuatro pares de autosomas, bandas teloméricas pequeñas en otro par, y no presenta bandas pericentroméricas en la mayoría de los cromosomas (De Araujo y col. 2005b, 2005c).

Los cromosomas sexuales, además de las bandas C pericentroméricas, pueden presentar una tinción diferencial. En las mitosis espermatogoniales de tres especies de Lycosidae y de *Delena cancerides* (Sparassidae) se tiñen más intensamente que los autosomas, mientras que en *Isopeda* (Sparassidae) y en las especies de Araneidae no presentan una picnosis diferencial. Esta tinción homogénea está presente también en los cromosomas sexuales de las células somáticas femeninas, excepto en *Schizocosa malitiosa* donde uno de los cuatro cromosomas sexuales presenta una completa heterocromatinización (Brum-Zorrilla & Cazenave 1974, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Rowell 1985a, Datta & Chatterjee 1988, Rowell 1991b).

Las tres especies de *Polybetes* analizadas en este trabajo muestran bandas C positivas pericentroméricas pequeñas en todos los cromosomas, salvo en el cromosoma  $X_2$  de *P. pythagoricus* donde la banda es más grande. Este aumento de la heterocromatina pericentromérica podría explicar la diferencia de tamaño observada entre el  $X_2$  de *P. pythagoricus* y el  $X_2$  de *P. rapidus* y *P. punctulatus*.

La caracterización de las zonas heterocromáticas con fluorocromos había sido realizada sólo en siete especies de arañas: *Scytodes* sp. (Scytodidae); *Schizocosa malitiosa*, "*Lycosa*" *thorelli* y *Lycosa* sp.7, "*Lycosa*" *erythrognatha* (Lycosidae); *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae) y *Nephilengys cruentata* (Tetragnathidae) (Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Chemisquy 2005, De Araujo y col. 2005b, 2005c).

En una especie de *Scytodes* del "grupo *globula*" (Scytodidae) De Araujo y col. (2005c) describieron que las bandas C en los brazos de los autosomas y del cromosoma sexual eran ricas en AT, y que una región rica en GC en el brazo corto de

un cromosoma, no se detectaba con bandeado C. *Scytodes globula*, analizada en este trabajo, presenta bandas pericentroméricas ricas en GC y pobres en AT en tres pares de autosomas, mientras que los otros tres pares no presentan heterocromatina pericentromérica. Uno de estos últimos presenta una banda rica en GC adyacente a la constricción secundaria en el satélite DAPI positivo. Esta tinción diferencial sería el resultado de una condensación mayor de la cromatina del satélite más que un reflejo de la composición de bases. El cromosoma X presenta en la región pericentromérica dos bandas adyacentes, una rica en GC y otra en AT. A pesar de que las dos especies de *Scytodes* presentan el mismo número cromosómico ( $2n=13$ ), el patrón de composición y distribución de la heterocromatina es muy distinto.

En *Loxosceles laeta* Silva y col. (2002) describieron en una población de Brasil heterocromatina constitutiva C positiva pericentromérica en todos los autosomas y los  $X_1X_2$ . En el presente trabajo se determinó que la heterocromatina pericentromérica es rica en AT. Una diferencia importante es que el cromosoma Y de la muestra de Brasil es totalmente heterocromático, mientras que el cromosoma Y de la muestra de Argentina presenta dos zonas ricas en GC teloméricas; en los ejemplares de Argentina también se observaron zonas ricas en GC teloméricas o subteloiméricas, que en dos pares de cromosomas son de mayor tamaño.

En este trabajo se caracteriza por primera vez la distribución y composición de la heterocromatina en especies de Filistatidae, Dysderidae y Segestriidae. *Kukulcania hibernalis*, a diferencia de lo descrito en la mayoría de las especies, no presenta heterocromatina pericentromérica sino que las zonas heterocromáticas se encuentran en las regiones distales de los brazos cromosómicos, son de distinto tamaño y ricas en GC. Las tres entidades de *Dysdera* y *Ariadna boesenbergi*, que presentan cromosomas holocinéticos, no muestran regiones heterocromáticas conspicuas, excepto en la zona media del par menor de *A. boesenbergi* que tiene una región rica en CG y pobre en AT. En etapas tempranas de la meiosis *Dysdera aff. crocota* 1 presenta zonas heterocromáticas teloméricas sumamente pequeñas ricas en AT contiguas a zonas ricas en GC. La tinción diferencial de los cromosomas sexuales con DAPI en algunas de estas especies no estaría reflejando una composición particular de bases sino una aloclia en su condensación.

En Lycosidae, Brum-Zorrilla & Postiglioni (1980) describieron en *Schizocosa malitiosa*, "*Lycosa*" *thorelli* y *Lycosa* sp.7 pequeños bloques ricos en AT, detectados con Hoechst 33258, en las regiones pericentroméricas C positivas de todos los cromosomas. *Lycosa* sp.7 además presenta bandas Hoechst 33258 teloméricas en algunos cromosomas que no se habían revelado con bandeado C.



Los ejemplares de *Schizocosa malitiosa* analizados en este trabajo mostraron que algunos bivalentes autosómicos en diplotene y diacinesis presentan regiones que se tiñen un poco más intensamente con DAPI, pero no se observan bandas pericentroméricas. Los cromosomas sexuales son DAPI positivos en profase I temprana y en profase I tardía se tornan isoDAPI o levemente DAPI negativos. La tinción diferencial de los cromosomas sexuales estaría relacionada con la alociclia que presentan estos cromosomas durante la meiosis, y refleja más el grado de condensación que la composición de bases. En los autosomas la tinción diferencial también podría estar reflejando distintos estados de condensación a lo largo del bivalente. Los distintos patrones de bandeo descritos para las muestras de *Schizocosa malitiosa* de Uruguay y Argentina estarían reflejando diferencias en la cantidad o en la composición de la heterocromatina pericentromérica; la muestra de Argentina podría presentar zonas ricas en AT tan pequeñas que no son reveladas por DAPI, ya que se requiere una mínima cantidad de heterocromatina para que pueda ser visible al microscopio, o bien la heterocromatina pericentromérica podría ser rica en GC.

En "*Lycosa erythrognatha*", Chemisquy (2005) describió que las pequeñas bandas C positivas pericentroméricas de todos los cromosomas eran CMA positivas, y no se teñían diferencialmente con DAPI en prometafase espermatogonial; sin embargo en paquitene esta única banda estaba compuesta por varias bandas CMA más pequeñas que en general eran DAPI negativas, indicando que estas bandas son ricas en GC y pobres en AT.

En Sparassidae, Olivera (1978) describió que las bandas C pericentroméricas de ejemplares de Uruguay de *Polybetes pythagoricus* eran ricas en AT, utilizando únicamente el fluorocromo Hoechst 33258. En los ejemplares de Argentina de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus* analizados en este trabajo, las bandas C pericentroméricas dan fluorescencia positiva tanto con DAPI como con CMA. Esta equilocalización de las bandas DAPI y CMA sugiere una composición de la heterocromatina en la cual repeticiones ricas en AT se entremezclan con repeticiones ricas en GC. En *P. rapidus* algunos bivalentes autosómicos y el X<sub>2</sub> también tienen una pequeña zona rica en GC (CMA positiva) telomérica que no se reveló con la técnica de bandeo C. Durante la meiosis se observaron algunas diferencias en el patrón de bandeo fluorescente. En paquitene la distribución de los bloques DAPI-CMA positivos en *P. pythagoricus* y *P. punctulatus* es terminal, y en *P. rapidus* no es estrictamente terminal, ya que se observan pequeños segmentos de cromatina terminal isopicnótica con el resto del cromosoma. Otra diferencia es que mientras que en *P. pythagoricus* y *P. rapidus* las bandas se observan hasta metafase I, en *P. punctulatus* dejan de ser

discernibles en diacinesis, salvo las bandas CMA positivas pericentroméricas de los cromosomas sexuales que son visibles hasta metafase I. En *P. punctulatus*, la tinción homogénea podría estar relacionada con la condensación cromosómica.

En Tetragnathidae, De Araujo y colaboradores (2005b) describieron en *Nephilengys cruentata* bandas DAPI positivas parcialmente coincidentes con las bandas C intersticiales (sólo tres de los cinco pares que presentan bandas C tienen bandas DAPI positivas). Las regiones organizadoras nucleolares son CMA positivas y DAPI negativas indicando que son ricas en GC y pobres en AT. Además, un par de cromosomas muestran sólo zonas ricas en GC (CMA positivas) teloméricas no reveladas por bandeado C.

Los resultados obtenidos con los distintos bandeos en arañas indican que la heterocromatina pericentromérica no presenta uniformidad en su secuencia de bases, y que la heterocromatina en general presenta distintos patrones de distribución, cantidad y composición.

Resumiendo lo visto anteriormente, las bandas C positivas pueden ser:

- ricas en AT (fluorescencia positiva con DAPI o Hoechst / isoCMA) como en la heterocromatina pericentromérica de los cromosomas de *Loxosceles laeta*, de *Schizocosa malitiosa* de Uruguay, de "*Lycosa*" *thorelli* y de *Lycosa* sp.7, y en la heterocromatina intercalar de los pares 1, 5 y 6 de *Nephilengys cruentata*.
- ricas en AT y ricas en GC, en bloques entremezclados (fluorescencia positiva equilocalizada con DAPI y CMA) como en la heterocromatina pericentromérica de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus*.
- pobres en AT y muy ricas en GC (fluorescencia negativa con DAPI y positiva con CMA) como en la heterocromatina pericentromérica de "*Lycosa*" *erythrognatha* y las regiones organizadoras nucleolares de *Nephilengys cruentata*.
- de composición homogénea (no presenta una fluorescencia diferencial con ningún fluorocromo, isoDAPI, isoCMA) como en la heterocromatina intercalar de los pares 10 y 11 de *Nephilengys cruentata*.

Las regiones que no tienen tinción diferencial con bandeado C pueden ser :

- ricas en AT (fluorescencia positiva con Hoechst) como la banda telomérica de un par autosómico de *Lycosa* sp.7
- pobres en AT y muy ricas en GC (fluorescencia negativa con DAPI y positiva con CMA), como algunas regiones de los pares 2 y 3 de de *Nephilengys cruentata*.

- ricas en GC (fluorescencia isoDAPI y positiva con CMA) como en las bandas teloméricas de algunos autosomas y del X<sub>2</sub> de *P. rapidus*, y de dos pares de autosomas de *Loxosceles laeta*.

En las especies que no se realizó bandeó C, la composición de la heterocromatina puede ser:

- pobres en AT y muy ricas en GC (fluorescencia negativa con DAPI y positiva con CMA) como la región pericentromérica de tres bivalentes y una de las bandas de la región media del cromosoma X de *Scytodes globula*, y la región media del par menor de *Ariadna boesenbergi*.
- ricas en GC (fluorescencia isoDAPI y positiva con CMA) como en las bandas teloméricas del cromosoma Y de *Loxosceles laeta* de Argentina, las regiones terminales de los cromosomas de *Kukulcania hibernalis*, y la banda próxima a la constricción secundaria de *Scytodes globula*.
- muy ricas en AT y pobres en GC (fluorescencia positiva con DAPI y negativa con CMA), como la otra banda de la región media del cromosoma X de *Scytodes globula*.

Para poder caracterizar con precisión la heterocromatina es necesario analizarla con bandeó C y con colorantes fluorescentes específicos de los distintos pares de bases en forma simultánea, ya que esto permite definir si la composición de una determinada región heterocromática es pobre, rica o muy rica en un determinado par de bases. Asimismo, la tinción con colorantes fluorescentes permite detectar zonas heterocromáticas que no son reveladas con Bandeó C.

#### 4.5- Aportes originales, conclusiones y nuevos desafíos

El análisis citogenético realizado en esta Tesis sobre araneomorfas sinantrópicas de nuestro país ha permitido:

☞ describir la existencia de entidades morfológicamente iguales pero cromosómicamente distintas en *Dysdera* que, de existir en otros grupos, podría modificar los criterios actuales utilizados en la taxonomía de arañas.

☞ proponer una hipótesis sobre el origen del cromosoma Y en *Loxosceles* a partir de un cromosoma B.

ampliar la presencia de un proceso meiótico muy poco frecuente, la polarización de los bivalentes en meiosis I, a *Polybetes* y "*Lycosa*" *pampeana*.

extender la presencia de meiosis irregular a "*Lycosa*" *pampeana*, hasta ahora descrita sólo en "*Lycosa*" *erythronatha*, lo que sugiere que podría estar presente en más especies del grupo.

describir un complemento cromosómico muy conservado en el género *Polybetes*, donde las especies son morfológicamente distintas.

Teniendo en cuenta los estudios realizados y la bibliografía consultada se puede concluir, en general, que:

La heterocromatina en las arañas es escasa, se localiza principalmente en la región pericentromérica y su composición molecular es variada.

Las arañas haploginas presentan una gran heterogeneidad citogenética en cuanto a número y tamaño cromosómico, organización cinética de los cromosomas, presencia y disposición de los quiasmas, y sistemas cromosómicos de determinación del sexo. Esta diversidad citogenética hallada coincide con la alta heterogeneidad de caracteres morfológicos y moleculares analizados en el grupo, lo que reafirma la necesidad de profundizar los estudios tendientes a esclarecer las relaciones filogenéticas de este grupo.

La citogenética se reafirma como herramienta de suma utilidad en la caracterización de géneros, ya que mediante el análisis cromosómico se podría afirmar que el género "*Lycosa*" no está presente en Sudamérica.

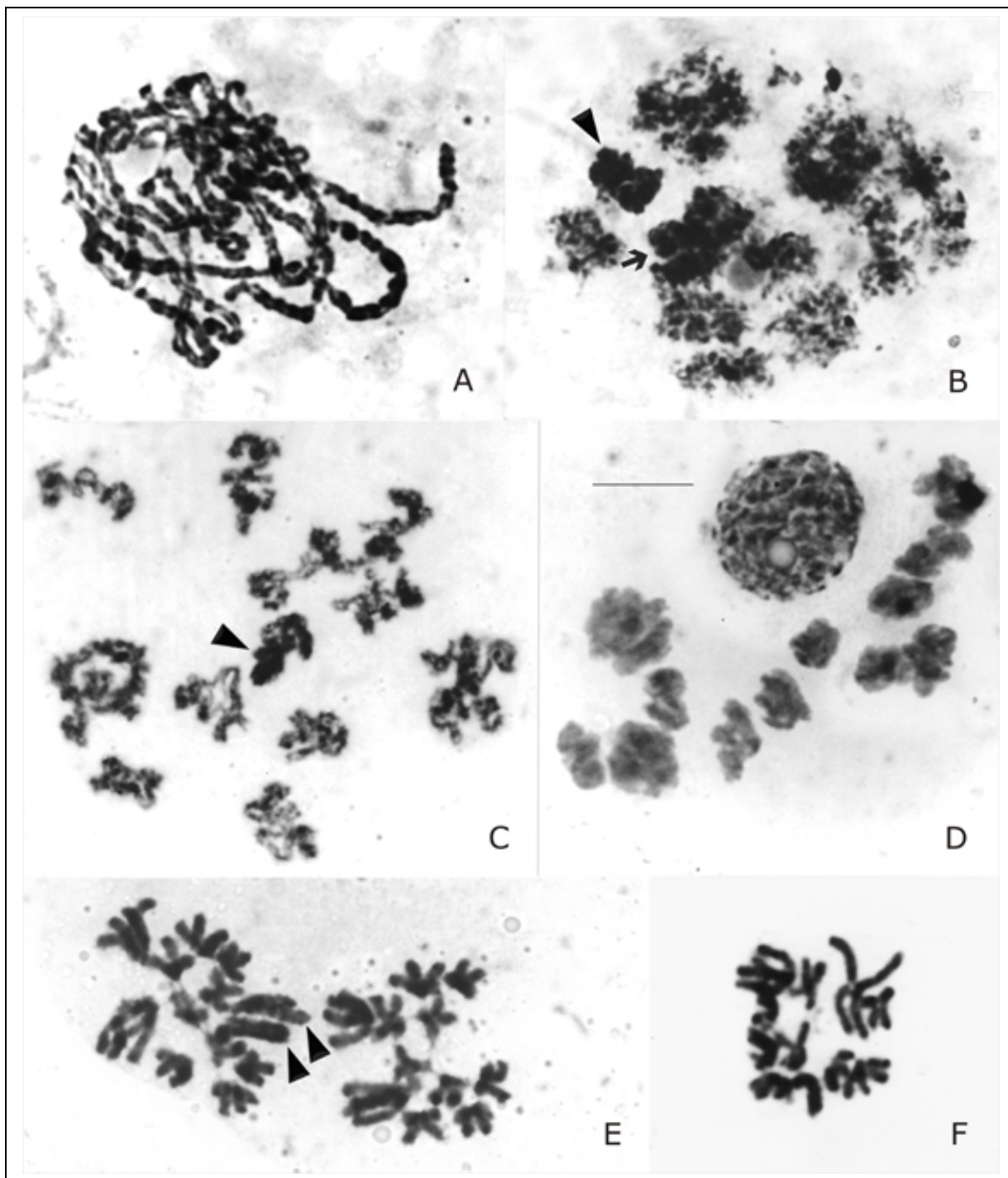
En este trabajo de Tesis se han desarrollado aportes a la biología evolutiva de las arañas mediante una disciplina muy poco desarrollada, a nivel mundial, en estos organismos. Los datos citogenéticos han permitido ampliar el conocimiento del grupo pero a su vez han planteado nuevos interrogantes que constituyen un futuro desafío a encarar en forma multidisciplinaria.



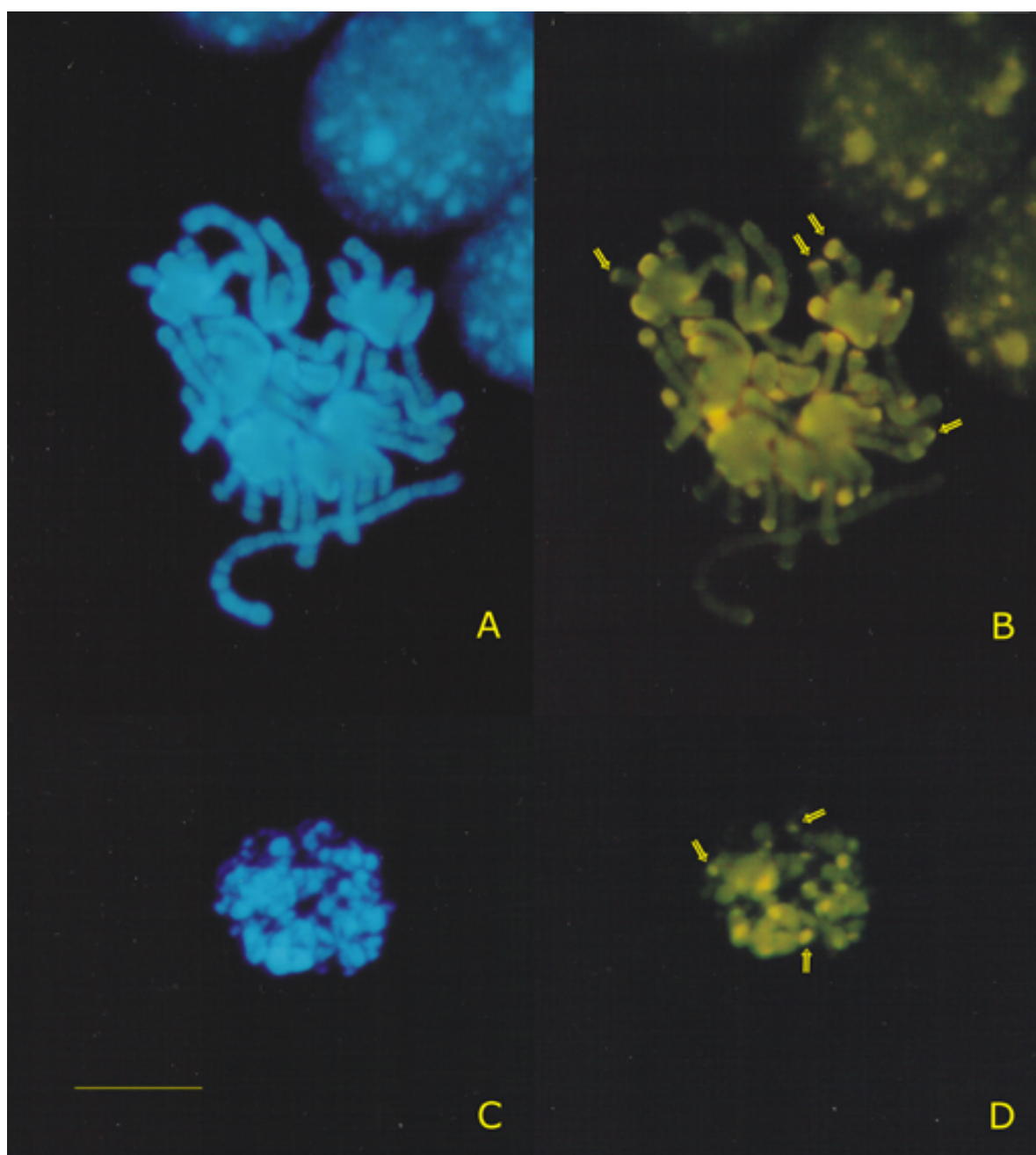
## 5. FIGURAS



*Loxosceles laeta* (Sicariidae)

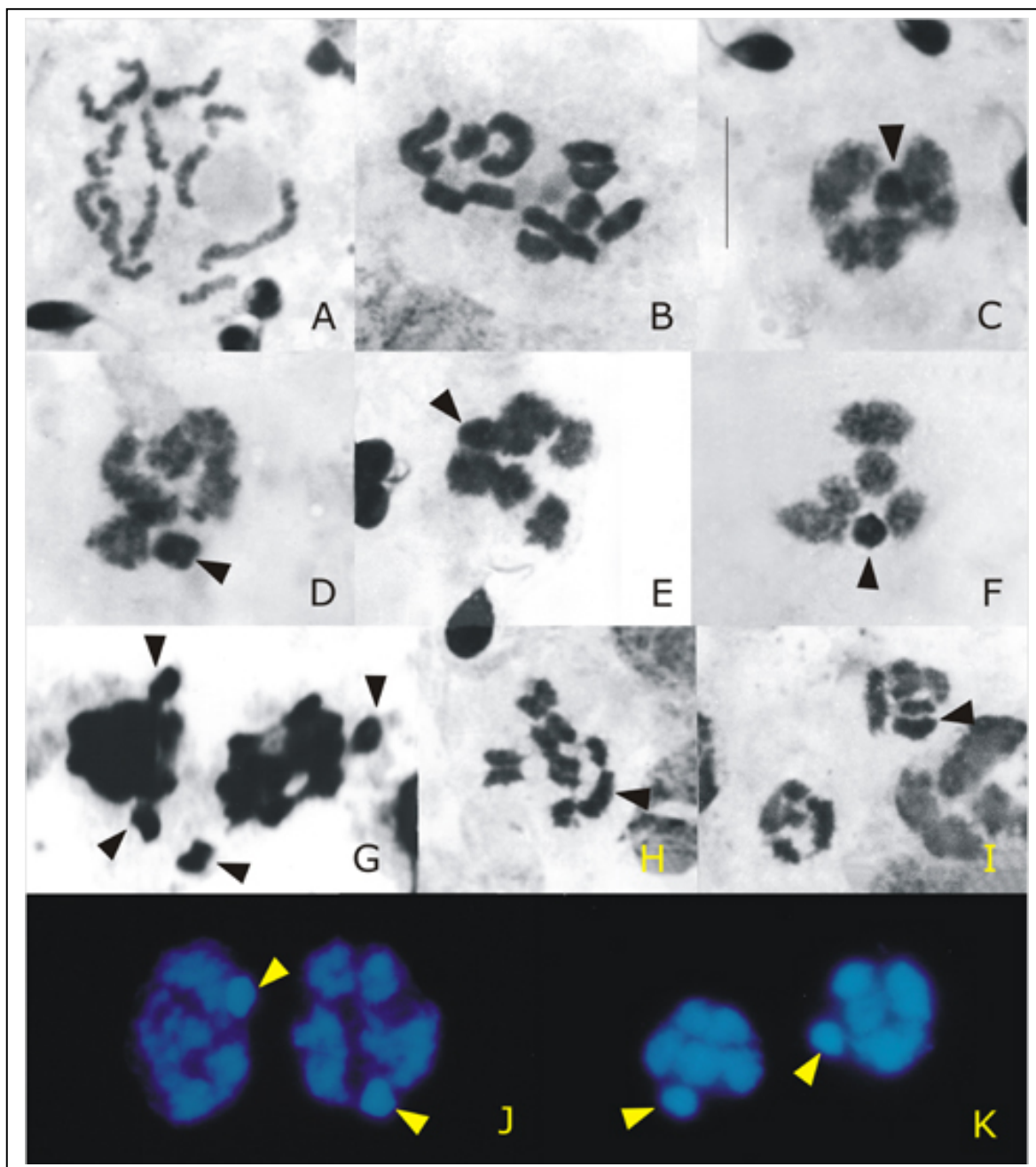


**Figura 1:** *Kukulcania hibernalis* (Filistatidae)  $2n=24$ ;  $n=11+X_1X_2O$  (macho). A) Paquitene; B) Estadio difuso; C) Diacinesis; D) Prometáfase I; E) Telofase I; F) Metafase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . La flecha señala al bivalente más condensado. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



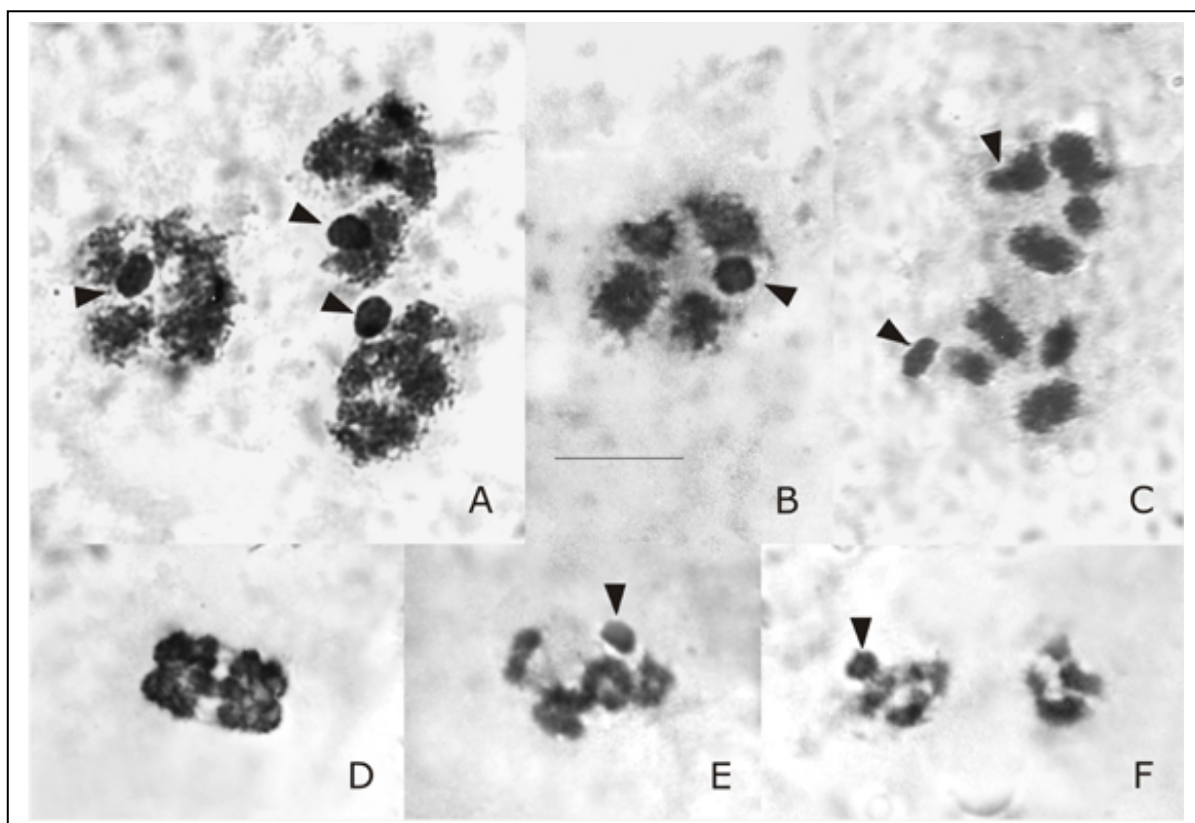
**Figura 2:** *Kukulcania hibernalis* (Filistatidae)  $2n=24$ ;  $n=11+X_1X_2O$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A-B) Profase mitótica; C-D) Núcleo de telofase II. A, C) Tinción con DAPI; B, D) Tinción con CMA. Las flechas señalan algunas bandas CMA positivas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



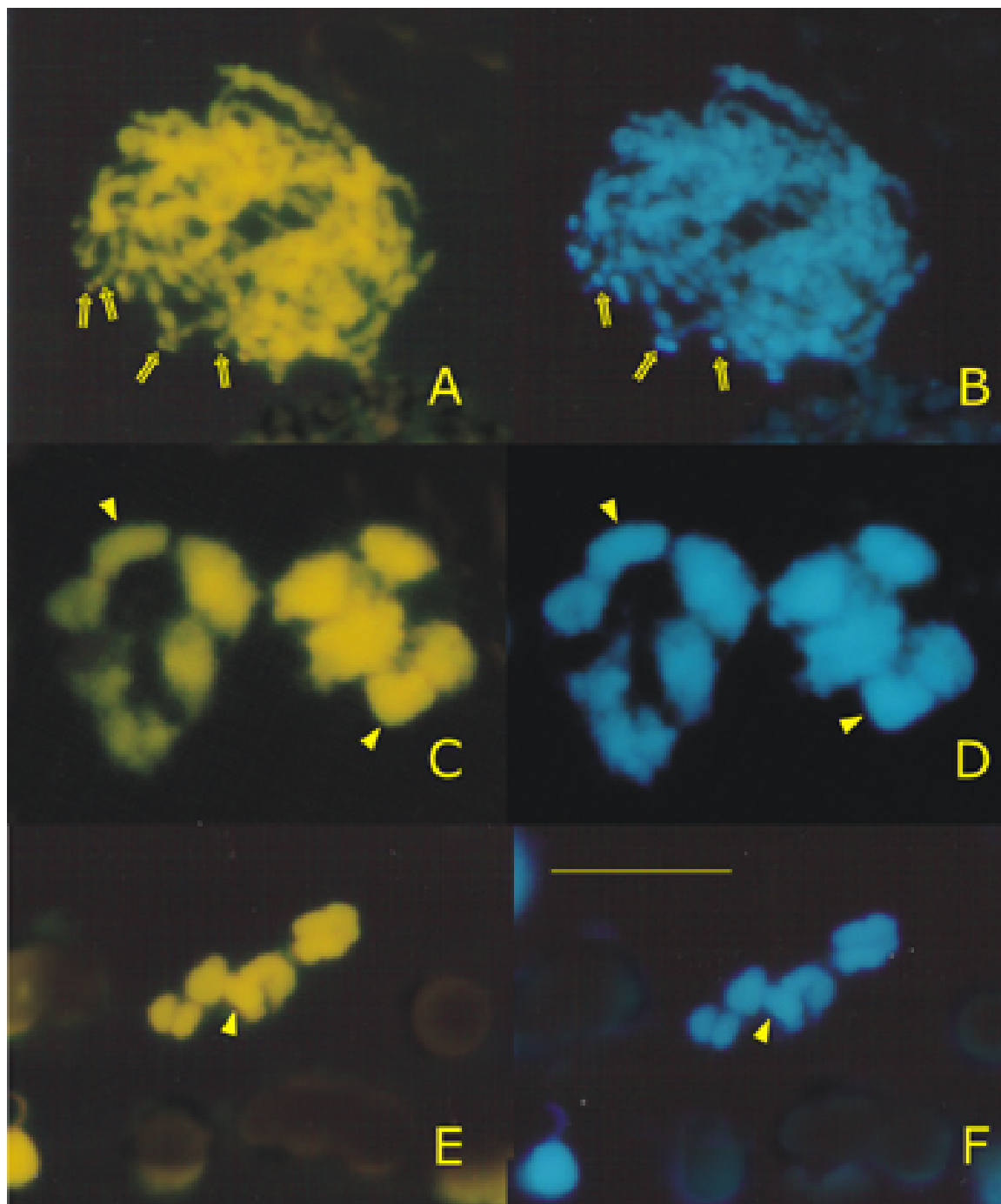


**Figura 3:** *Dysdera crocata* (Dysderidae)  $2n=11$ ;  $n=5+X0$  (macho). A) Profase espermatogonial; B) Prometafase espermatogonial; C-D) Estadio difuso; E) Prometafase I media ; F) Prometafase I tardía; G) Anafase I; H) Metafase II; I) Telofase II. J) Estadio difuso; K) Prometafase I. J, K) Tinción con DAPI. Las puntas de flecha señalan el cromosoma sexual. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

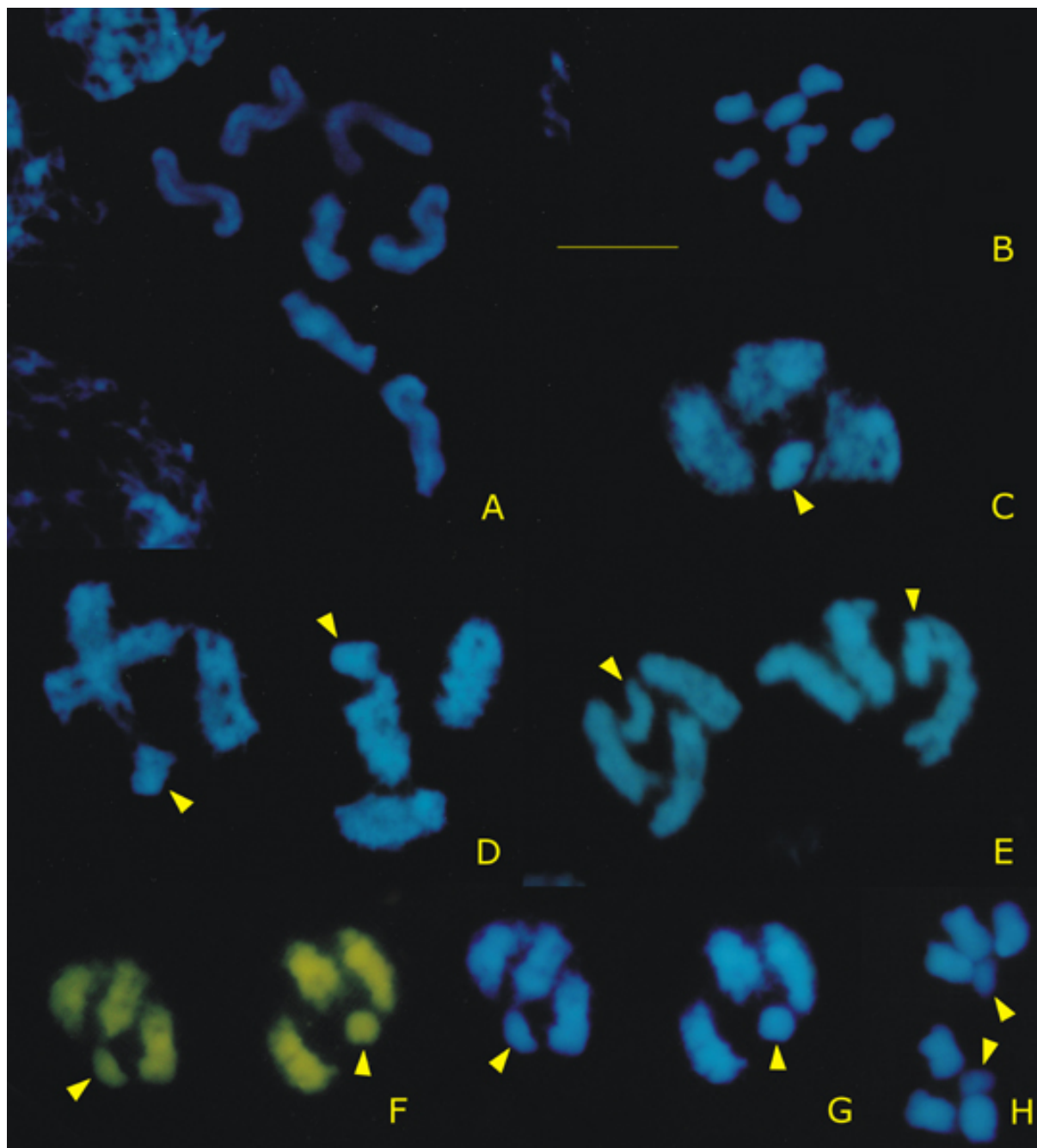




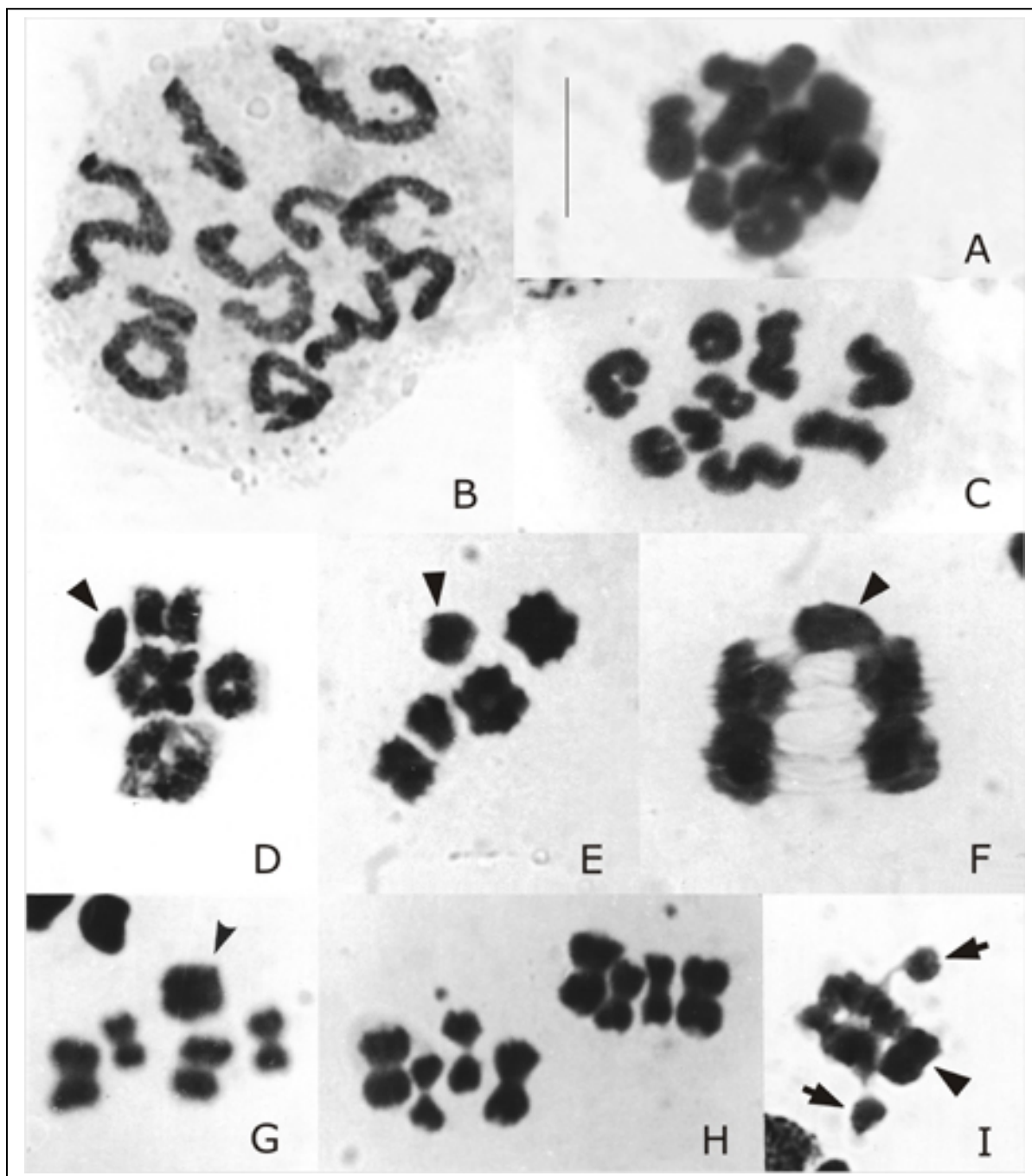
**Figura 4:** *Dysdera aff. crocota 1* (Dysderidae)  $2n=9$ ;  $n=4+X0$  (macho). A) Estadio difuso; B) Estadio difuso tardío; C) Prometafase I; D) Anafase I; E) Metafase II; F) Telofases II con y sin cromosoma sexual. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



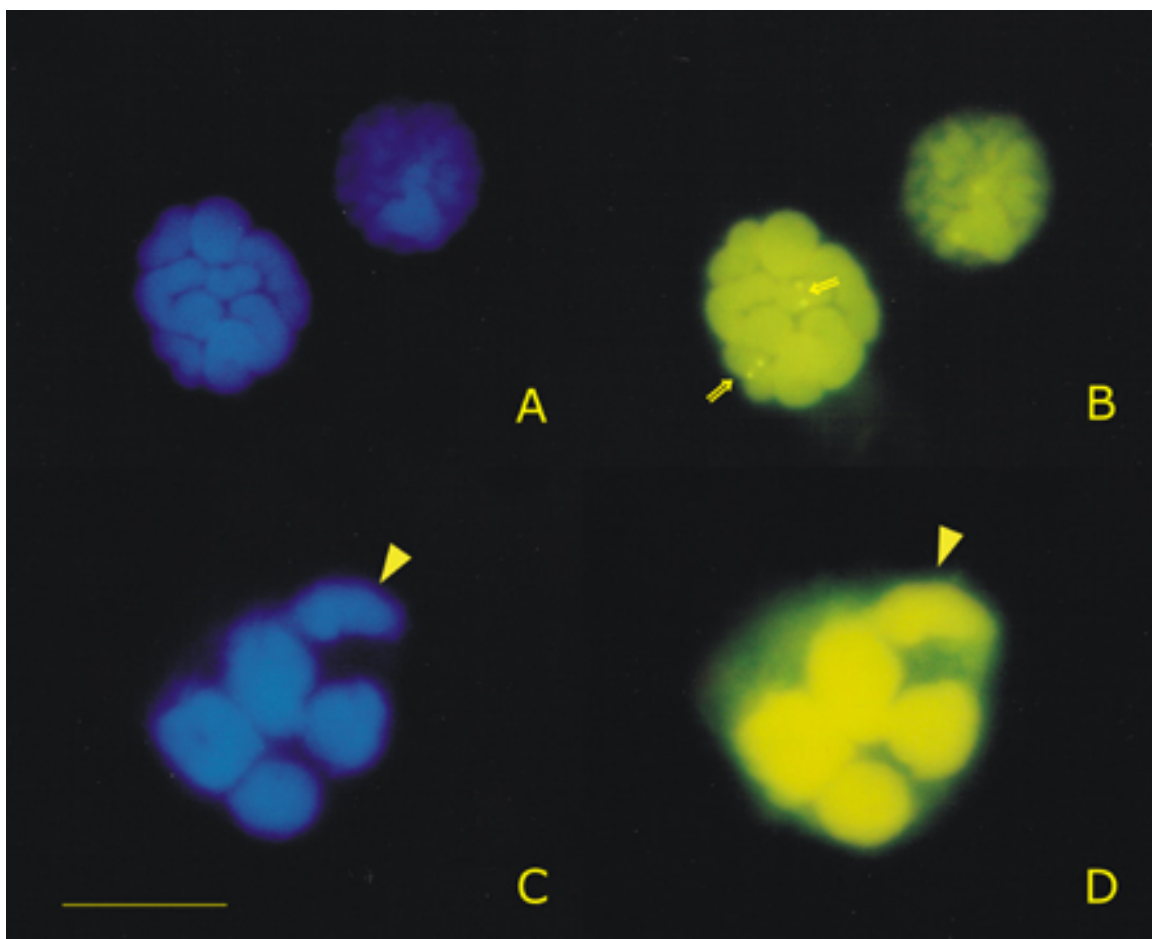
**Figura 5:** *Dysdera aff. crocota* 1 (Dysderidae)  $2n=9$ ;  $n=4+X0$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A-B) Paquitene; C-D) Profase I; E-F) Metafase II. A, C, E) Tinción CMA; B, D, F) Tinción DAPI. Las flechas señalan las bandas DAPI y CMA positivas adyacentes de distinto tamaño. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



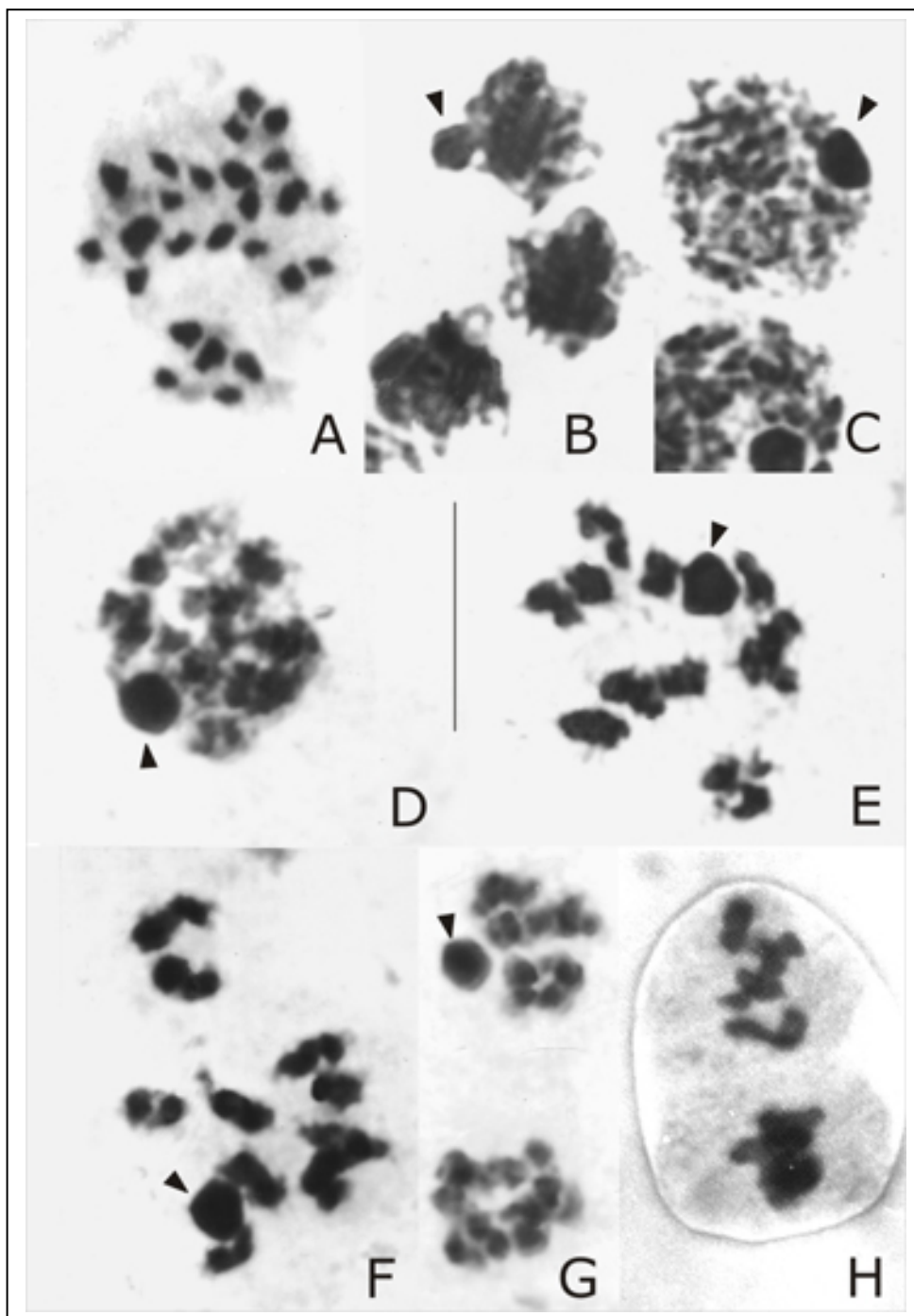
**Figura 6:** *Dysdera aff. crocota 2* (Dysderidae)  $2n=7$ ;  $n=3+X0$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A) Profase mitótica; B) Prometáfase mitótica; C) Estadio difuso tardío; D-E) Profase I tardía; F-G) Prometáfase I; H) Metáfase I. A-E, G-H) Tinción DAPI; F) Tinción CMA. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



**Figura 7:** *Ariadna boesenbergi* (Segestriidae)  $2n=10$  (hembra);  $2n=9$ ,  $n=4+X0$  (macho). A) Prometafase mitótica de hembra; B) Profase mitótica espermatogonial; C) Prometafase mitótica espermatogonial; D) Diacinesis con tres bivalentes en anillo; E) Metafase I; F) Anafase I; G) Metafase II con cromosoma X; H) Metafase II sin cromosoma X; I) Anafase II, un cromosoma ya separó sus cromátidas (flecha). La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

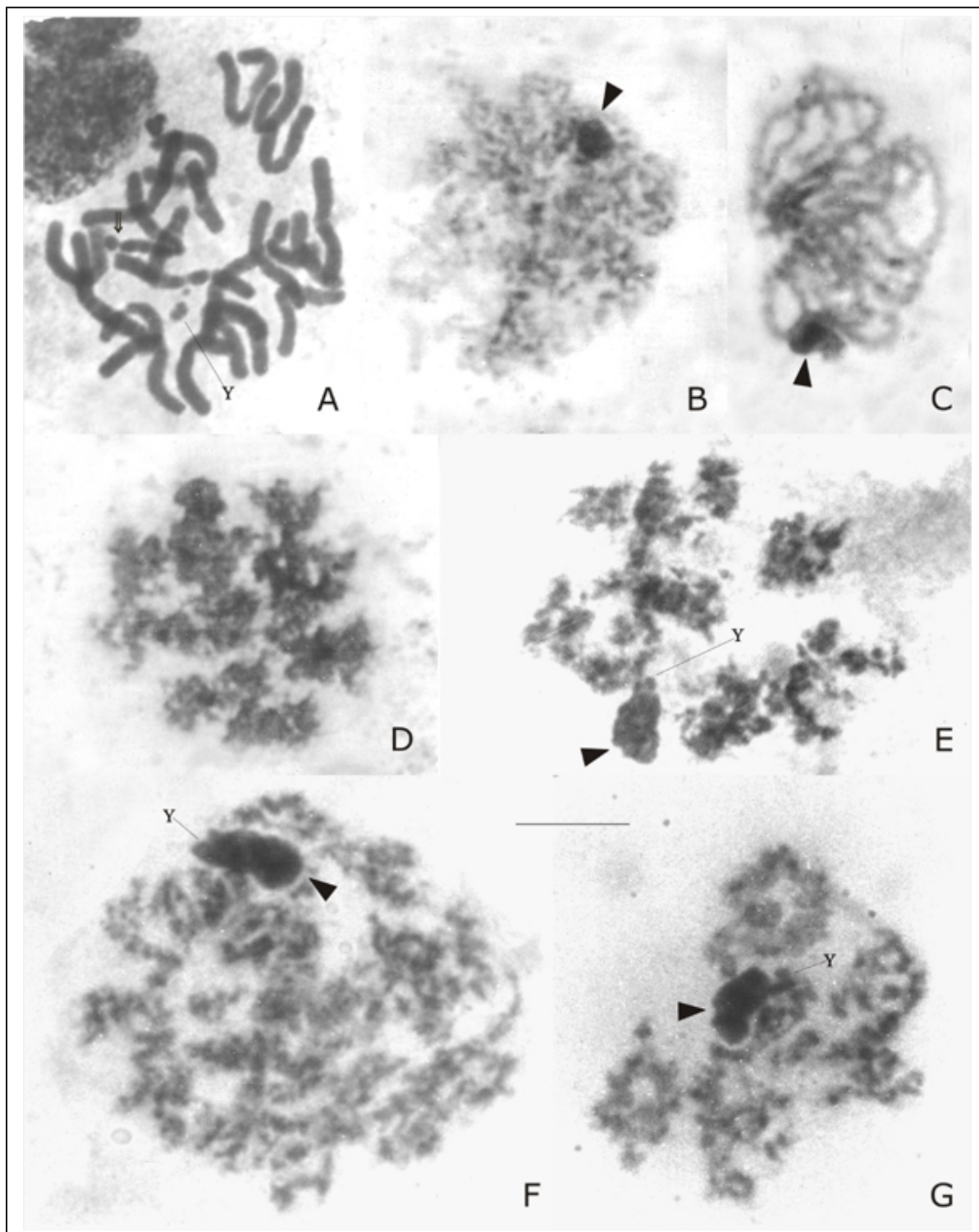


**Figura 8:** *Ariadna boesenbergi* (Segestriidae)  $2n=9$ ;  $n=4+X0$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A-B) Prometafase mitótica; C-D) Diplotene. A, C) Tinción con DAPI; B, D) Tinción con CMA. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Las flechas señalan las bandas CMA positivas en el cromosoma menor. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

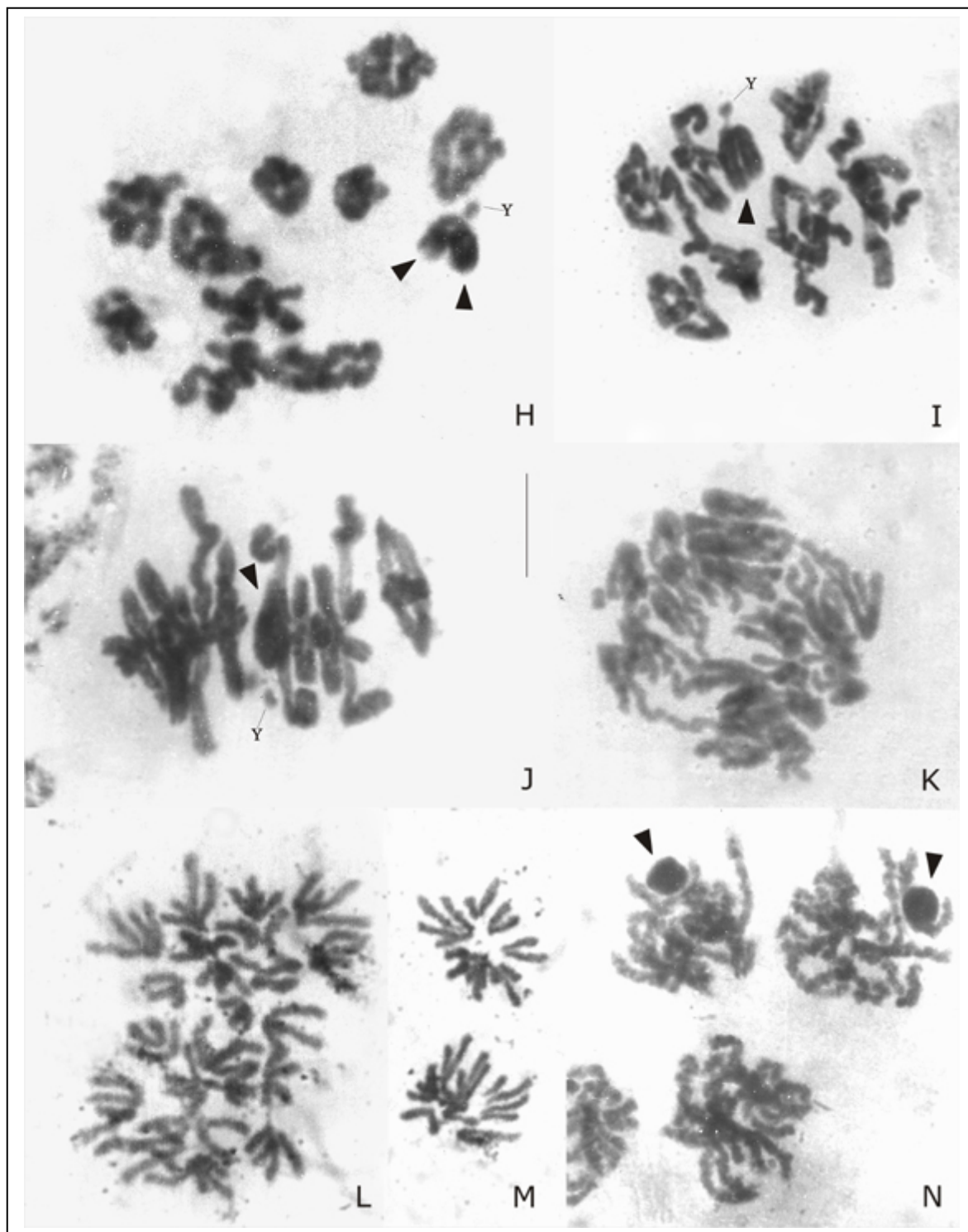


**Figura 9:** *Pholcus phalangioides* (Pholcidae)  $2n=24$ ;  $n=11+X_1X_20$  (macho). A) Prometafase espermatogonial; B) Cigotene; C-D) Estadio difuso; E-F) Diacinesis; G) Telofase I; H) Metafase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .



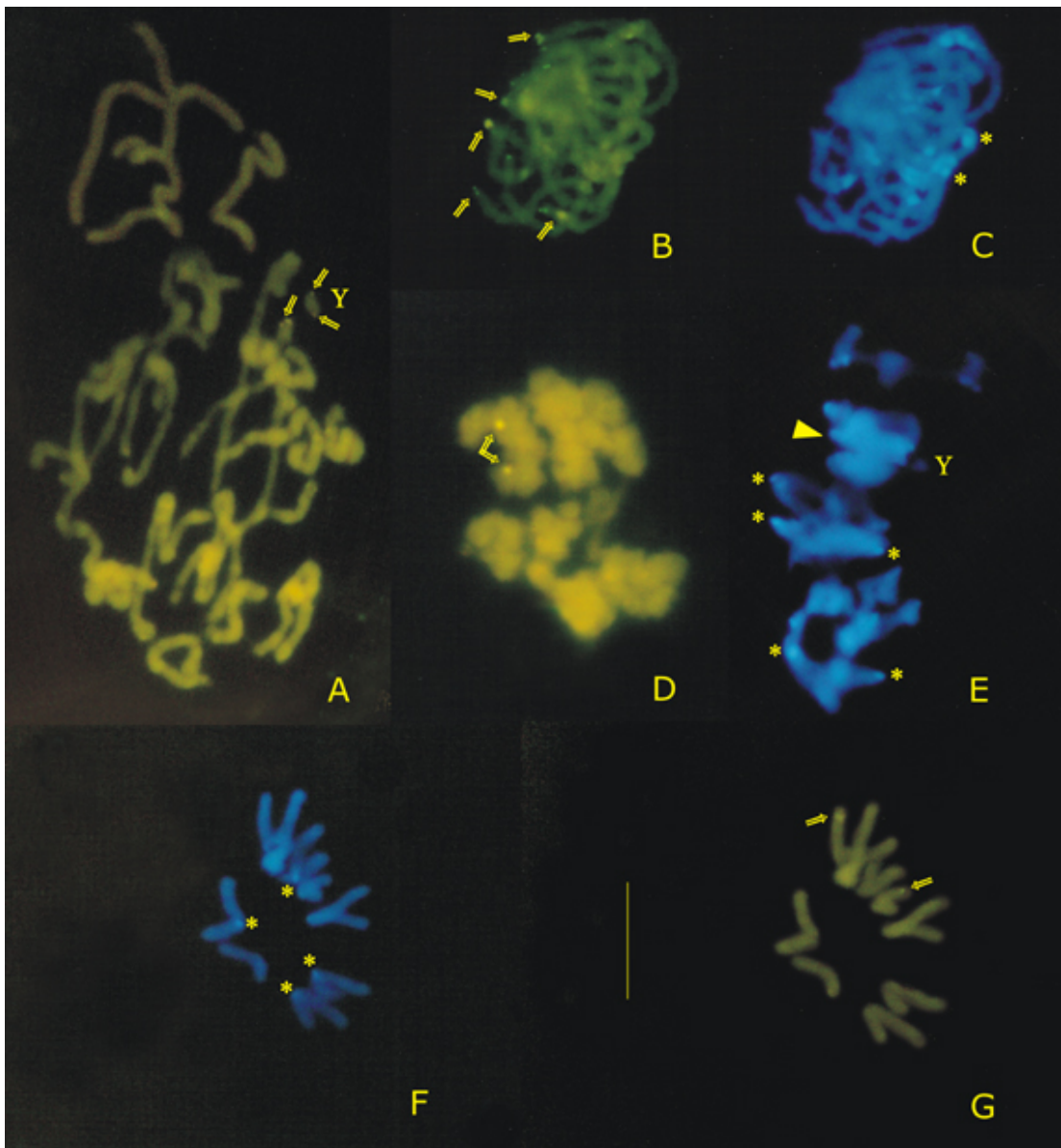


**Figura 10:** *Loxosceles laeta* (Sicariidae)  $2n=23$ ;  $n=10+X_1X_2Y$  (macho). A) Prometafase espermatogonial; B) Leptotene; C) Paquitene; D-G) Estadio difuso; H) Diacinesis; I) Prometafase I; J) Metafase I; K) Anafase I; L) Metafase II; M) Anafase II; N) Telofases II con y sin cromosomas  $X_1X_2$ . La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . La flecha señala la constricción secundaria. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

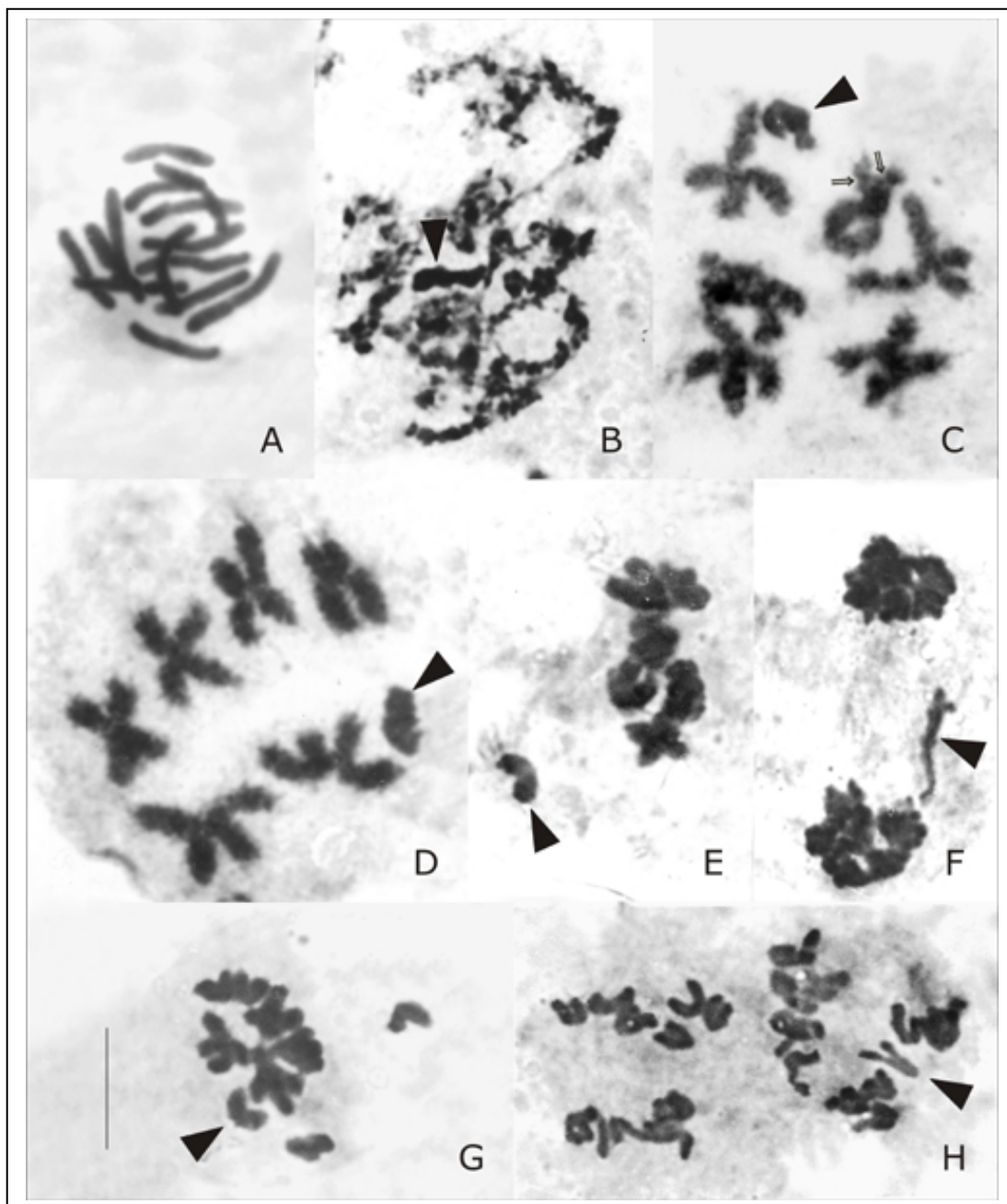


**Figura 10:** (Continuación) *Loxosceles laeta* (Sicariidae)  $2n=23$ ;  $n=10+X_1X_2Y$  (macho). A) Prometafase espermatogonial; B) Leptotene; C) Paquitene; D-G) Estadio difuso; H) Diacinesis; I-J) Metafase I; K) Anafase I; L) Metafase II; M) Anafase II; N) Telofases II con y sin cromosomas  $X_1X_2$ . La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . La flecha señala la constricción secundaria. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

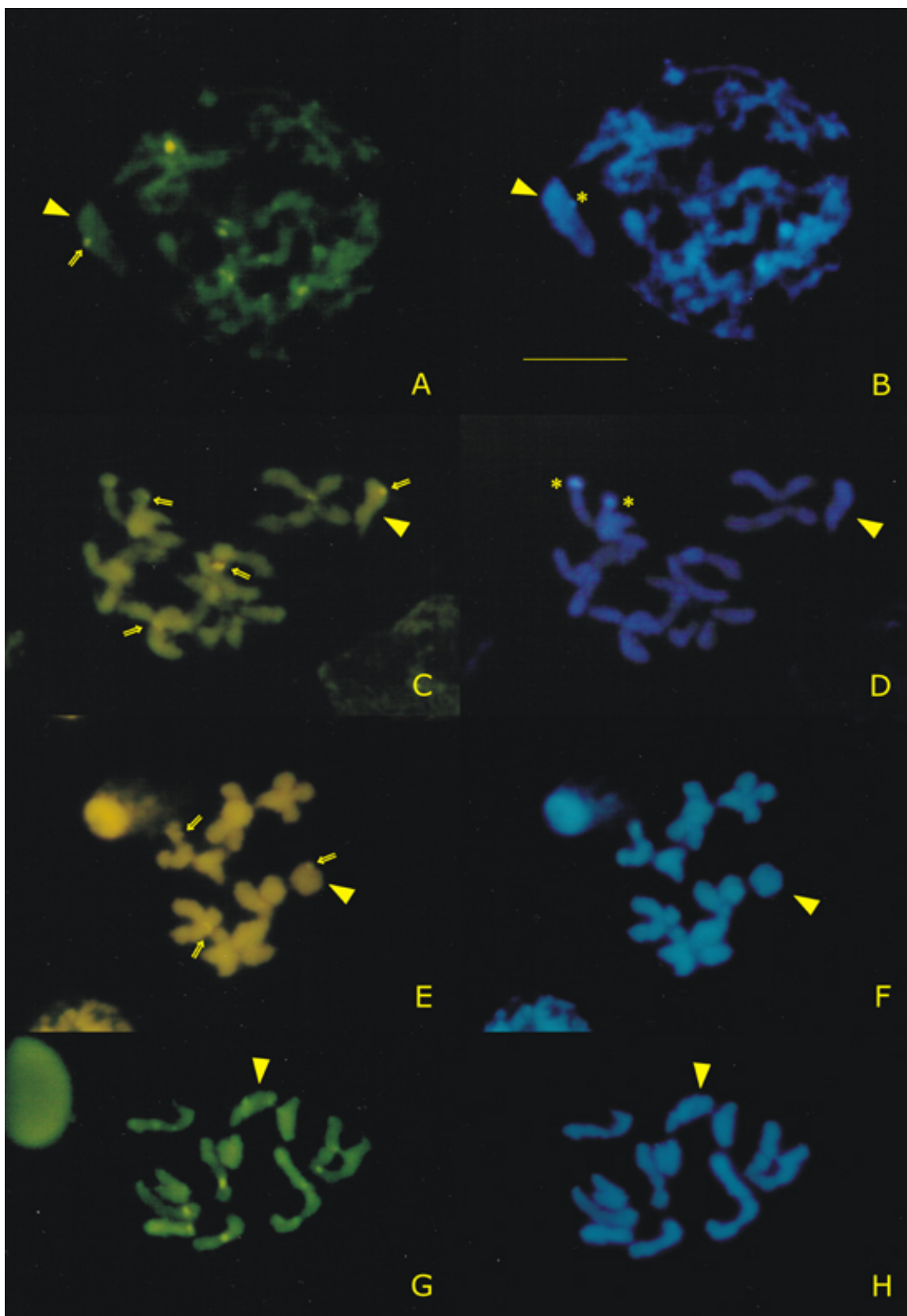




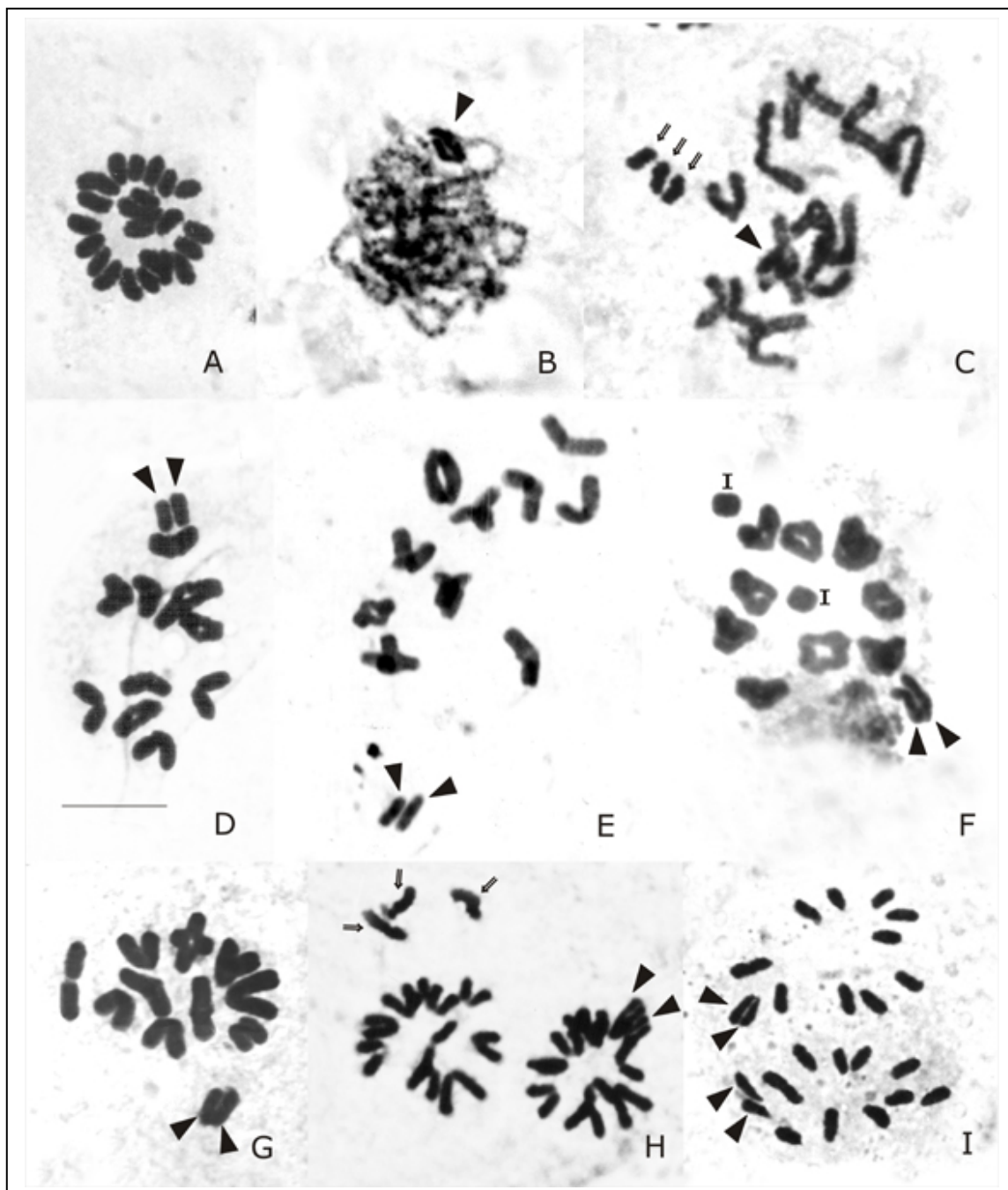
**Figura 11:** *Loxosceles laeta* (Sicariidae)  $2n=23$ ;  $n=10+X_1X_2Y$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A) Profase mitótica; B-C) Paquitene; D) Estadio difuso; E) Metafase I; F-G) Polo de telofase II. A, B, D, G) Tinción con CMA; C, E, F) Tinción con DAPI. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan las bandas CMA positivas. Los asteriscos señalan las bandas DAPI positivas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



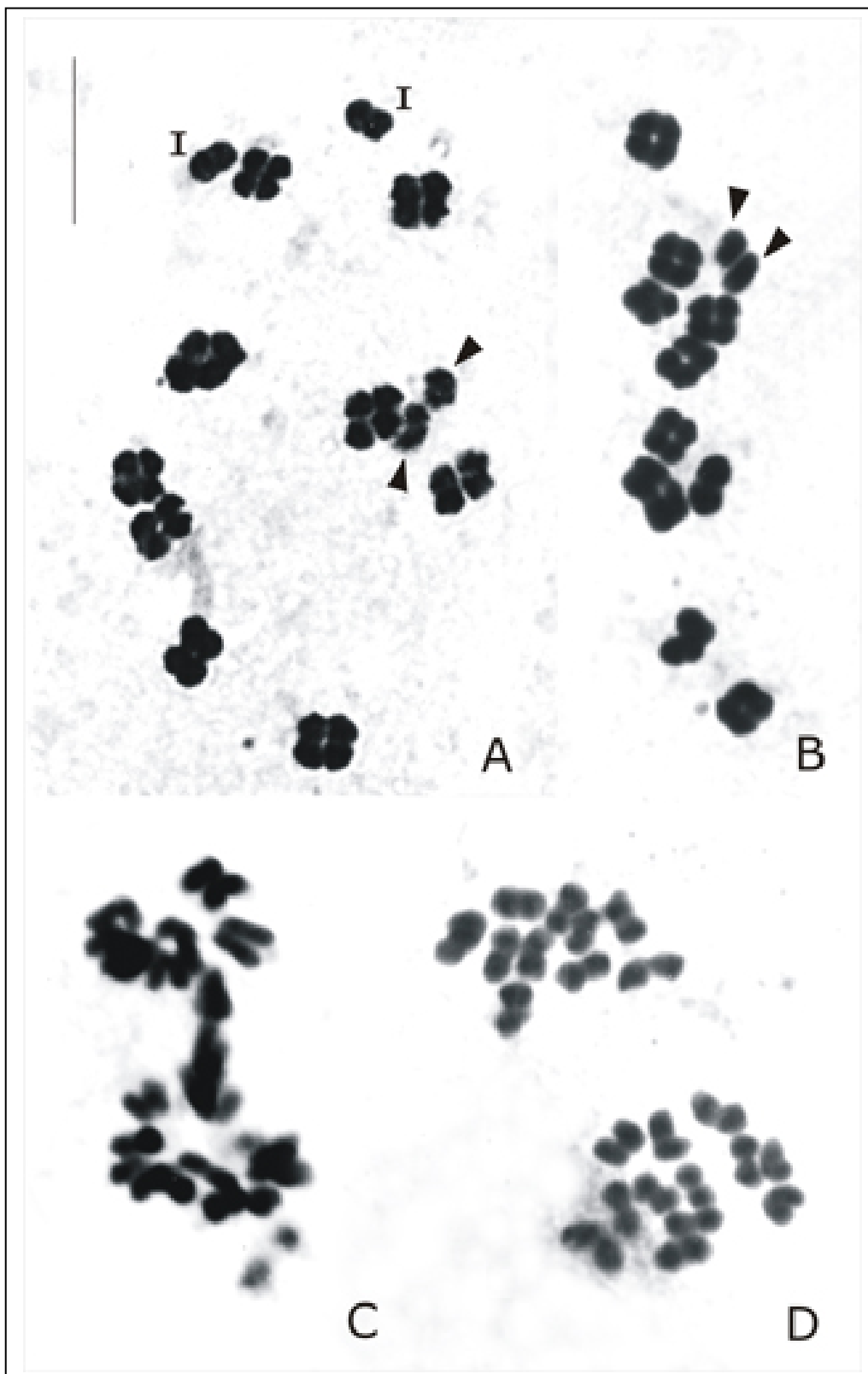
**Figura 12:** *Scytodes globula* (Scytodidae)  $2n=14$  (hembras);  $2n=13$ ,  $n=6+X0$  (macho). A) Metafase mitótica de hembra; B) Diplotene temprano; C) Diplotene; D) Diacinesis; E) Metafase I; F) Telofase I; G) Metafase II, un cromosoma ya separó sus cromátidas; H) Anafases II, con y sin el cromosoma sexual. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Las flechas señalan la constricción secundaria. Barra:  $10\ \mu\text{m}$ .



**Figura 13:** *Scytodes globula* (Scytodidae)  $2n=13$ ;  $n=6+X0$  (macho). Tinción DAPI-CMA A-B) Diplotene temprano; C-D) Diplotene tardío; E-F) Metafase II; G-H) Telofase II. A, C, E, G) Tinción con CMA, B, D, F, H) Tinción con DAPI. La punta de flecha señala el cromosoma sexual. Las flechas señalan las bandas CMA positivas. Los asteriscos señalan las regiones DAPI positivas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

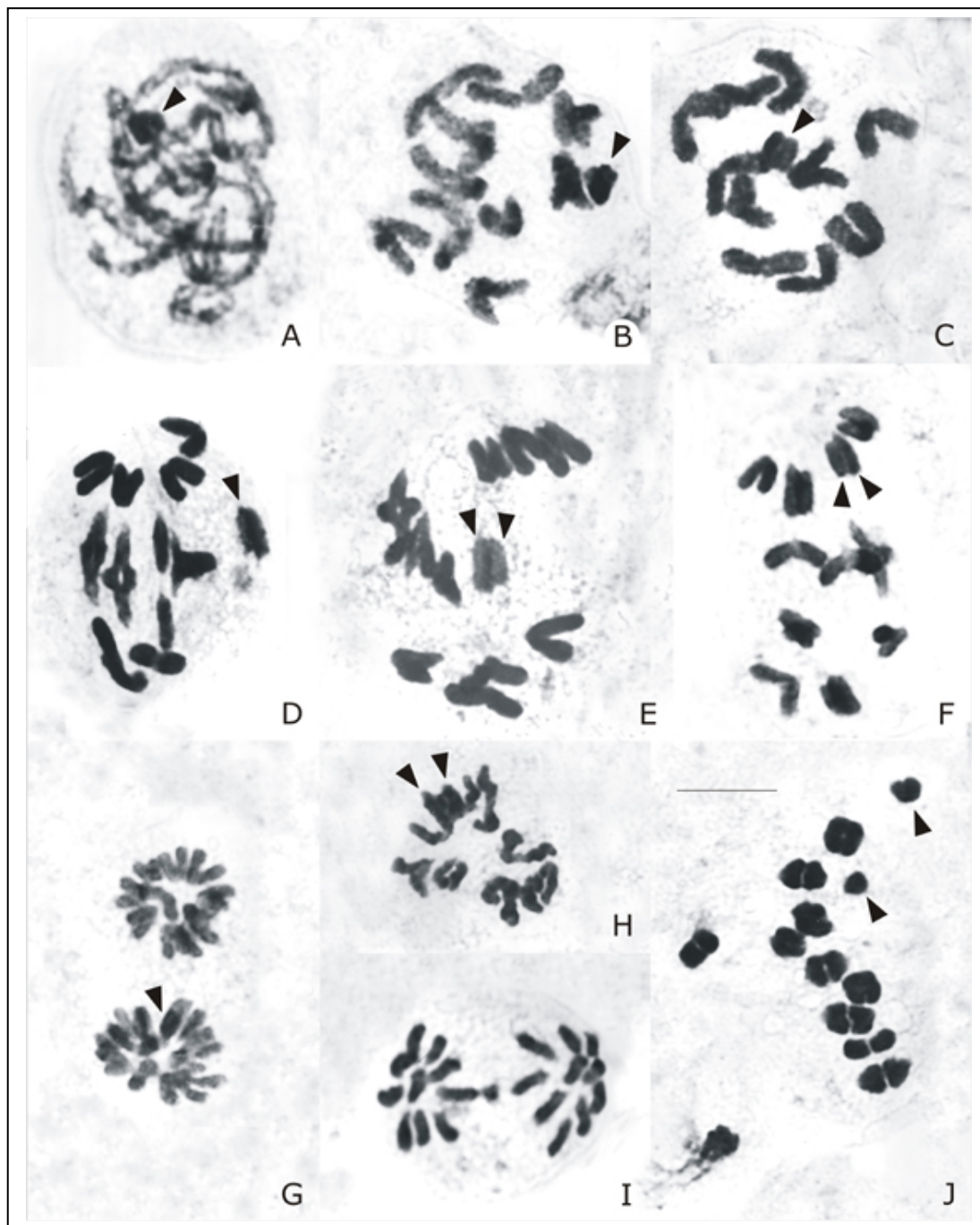


**Figura 14:** "*Lycosa*" *erythrognatha* (Lycosidae)  $2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho). Meiosis regular. A) Metafase espermatogonial; B) Paquitene; C) Diplotene; D-F) Diacinesis; G) Metafase I; H) Telofase I temprana; I) Anafase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan los cromosomas B. Los I señalan los univalentes. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

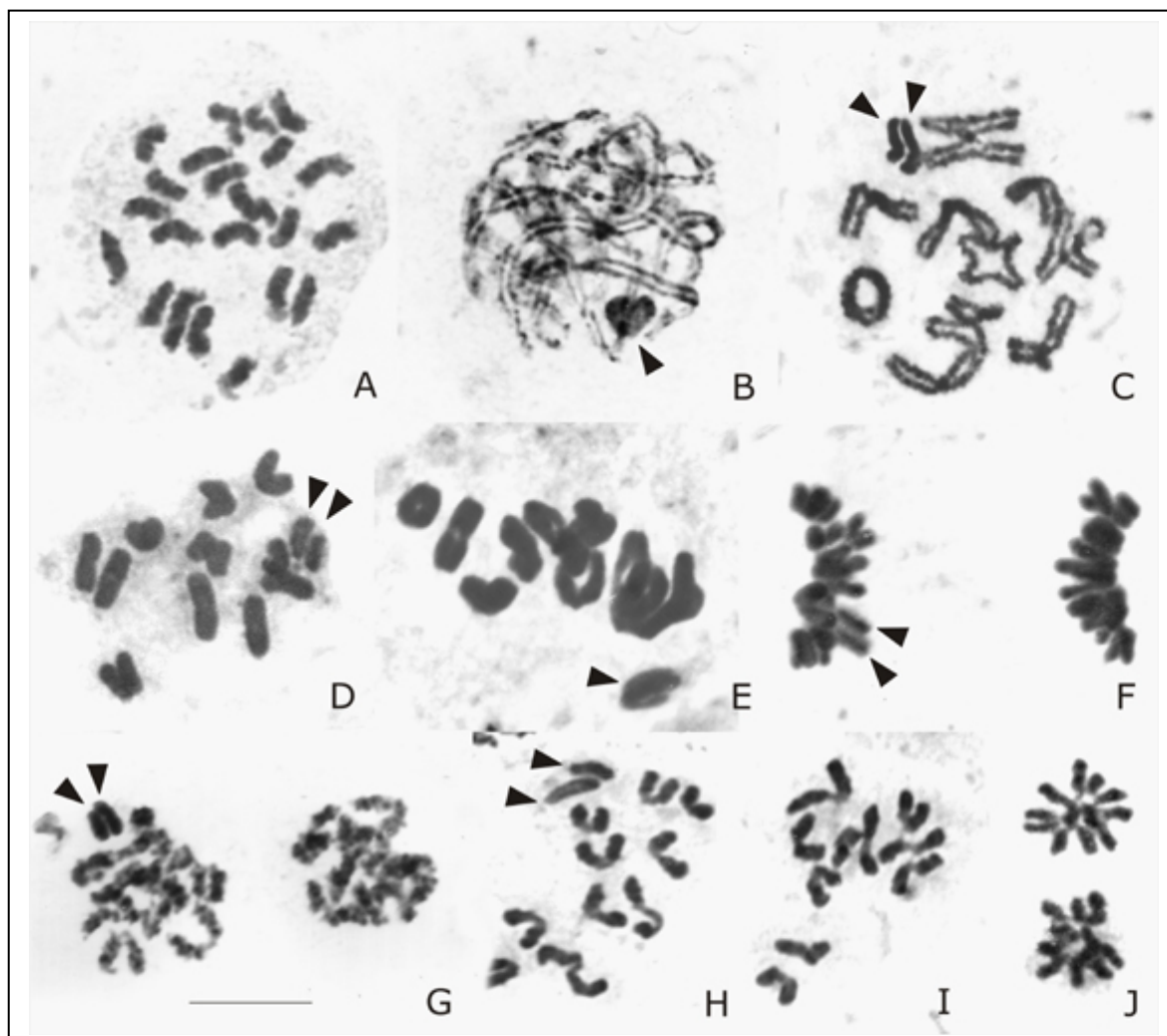


**Figura 15:** "*Lycosa*" *erythrognatha* (Lycosidae)  $2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho). Meiosis irregular. A) Diacinesis con  $9II+2II+X_1X_2$ . B) Diacinesis con  $10II+X_1X_2$ ; C) Anafase I; D) Metafase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Los I señalan los univalentes. Barra:  $10\mu m$ .

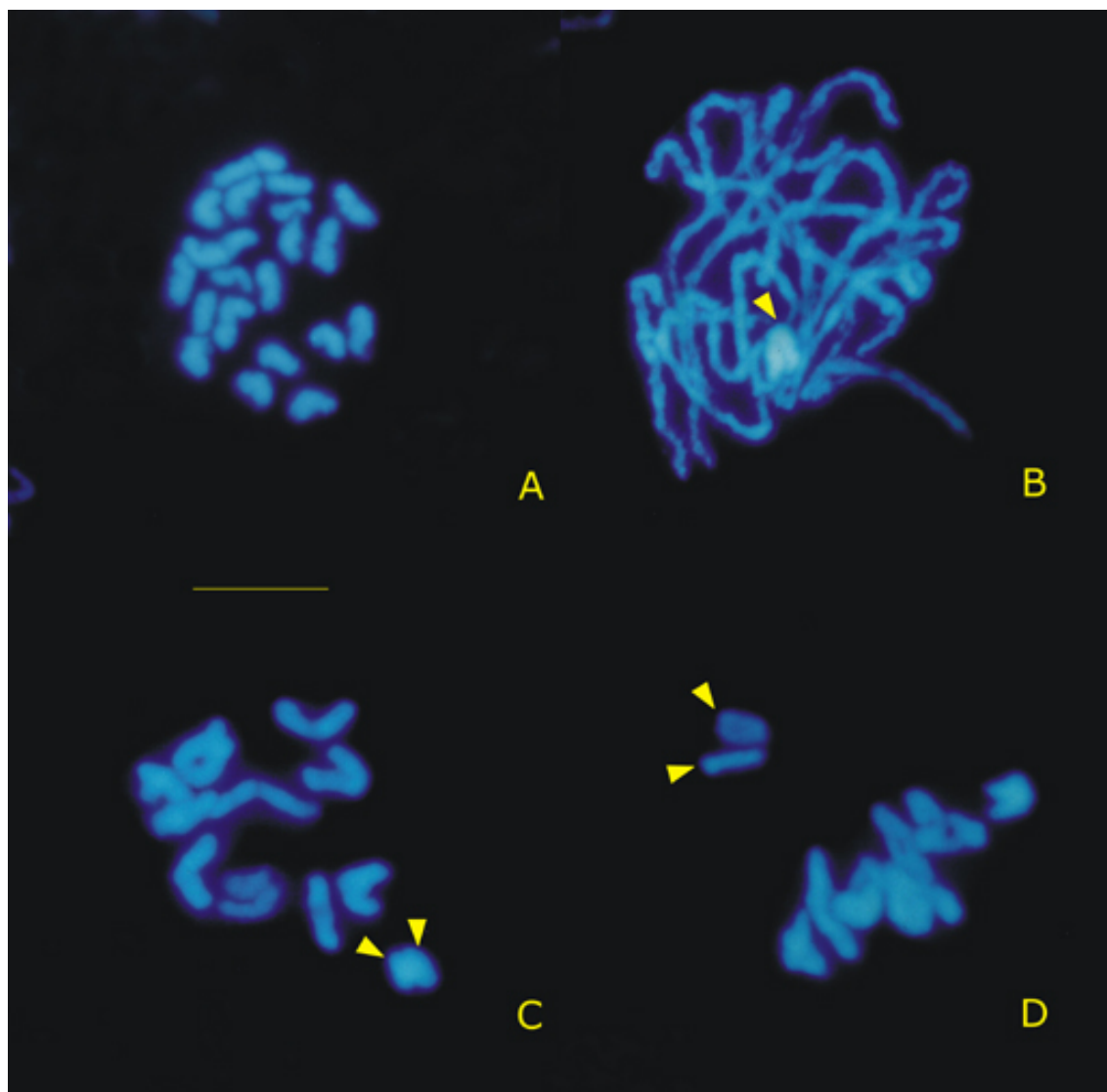




**Figura 16:** "*Lycosa*" *pampeana* (Lycosidae)  $n=10+X_1X_2$  (macho). Meiosis regular (A-I). A) Paquitene; B) Diplotene; C) Diacinesis; D-F) Prometafases de transición. G) Telofase I; H) Metafase II con cromosomas sexuales; I) Telofase II sin cromosomas sexuales; J) Metafase I irregular con  $10II+X_1X_2$ . La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu m$ .

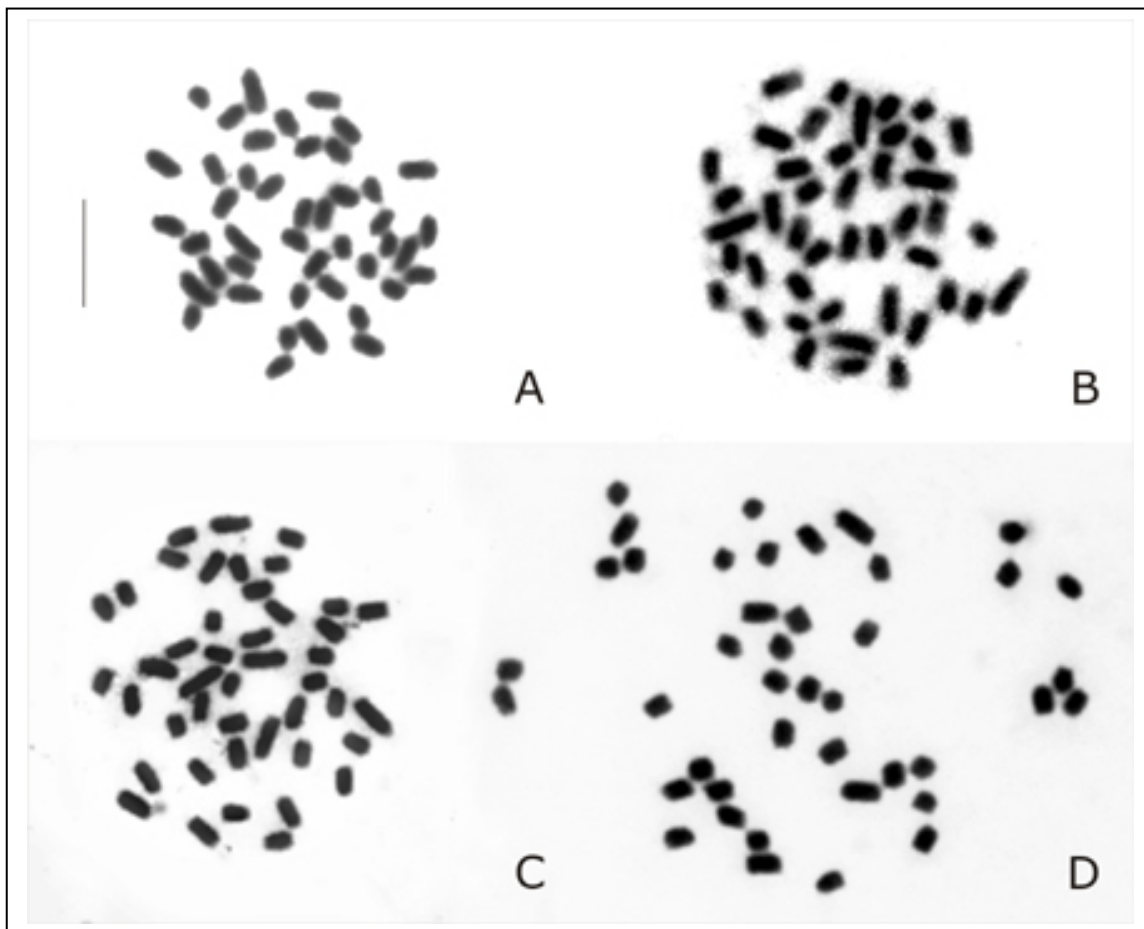


**Figura 17:** *Schizocosa malitiosa* (Lycosidae)  $2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho). A) Prometáfase espermatogonial; B) Paquitene; C) Diplotene; D) Diacinesis; E) Metafase I; F) Anafase I; G) Telofase I; H) Metafase II con cromosomas sexuales; I) Metafase II sin cromosomas sexuales; J) Telofase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .

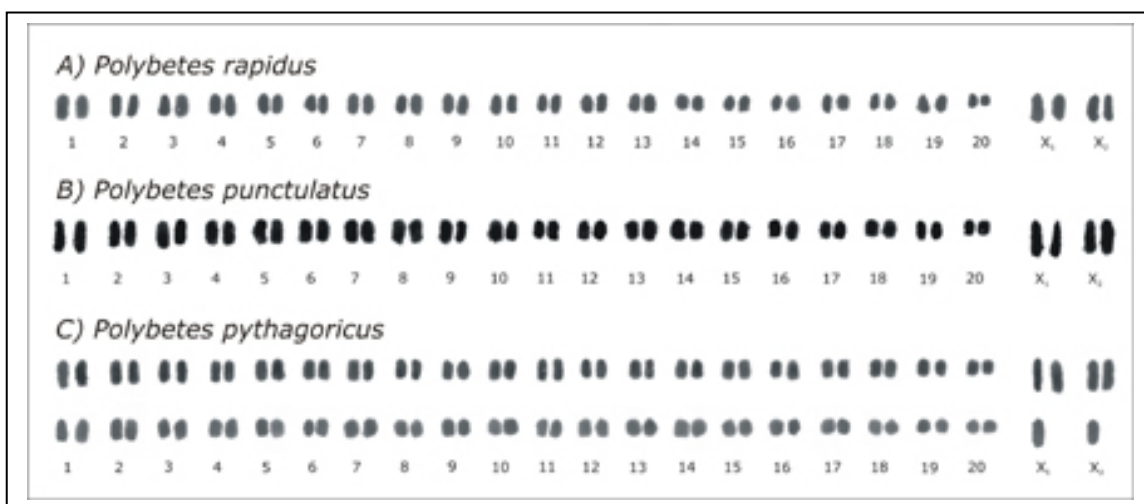


**Figura 18:** *Schizocosa malitiosa* (Lycosidae)  $2n=22$ ;  $n=10+X_1X_2$  (macho). Tinción DAPI. A) Prometafase espermatogonial; B) Paquitene; C) Diacinesis; D) Metafase I. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .

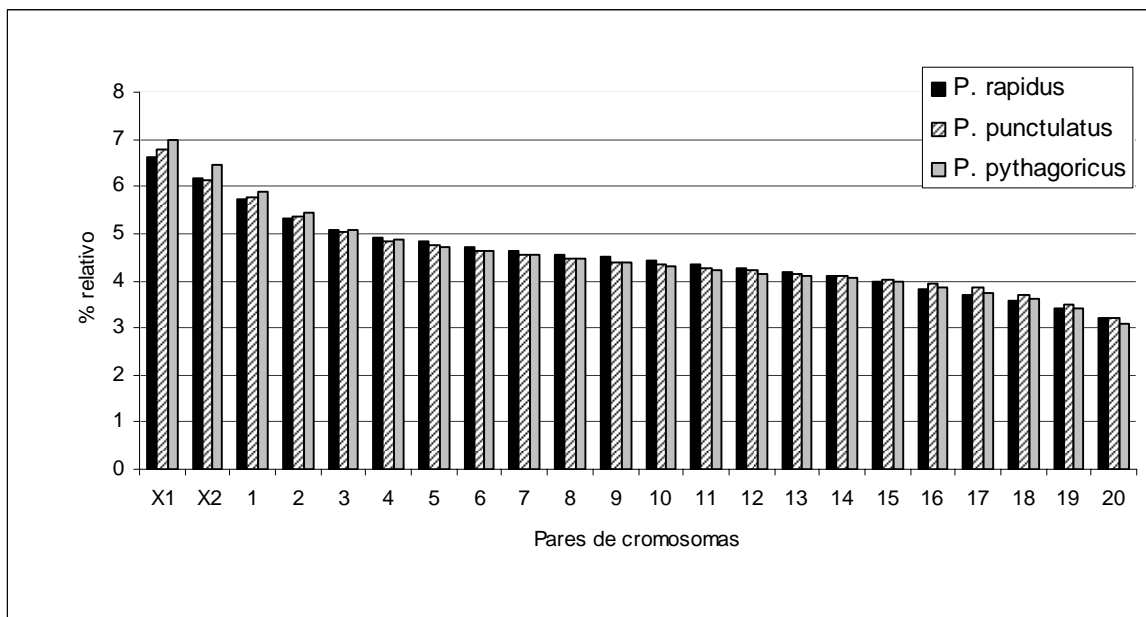




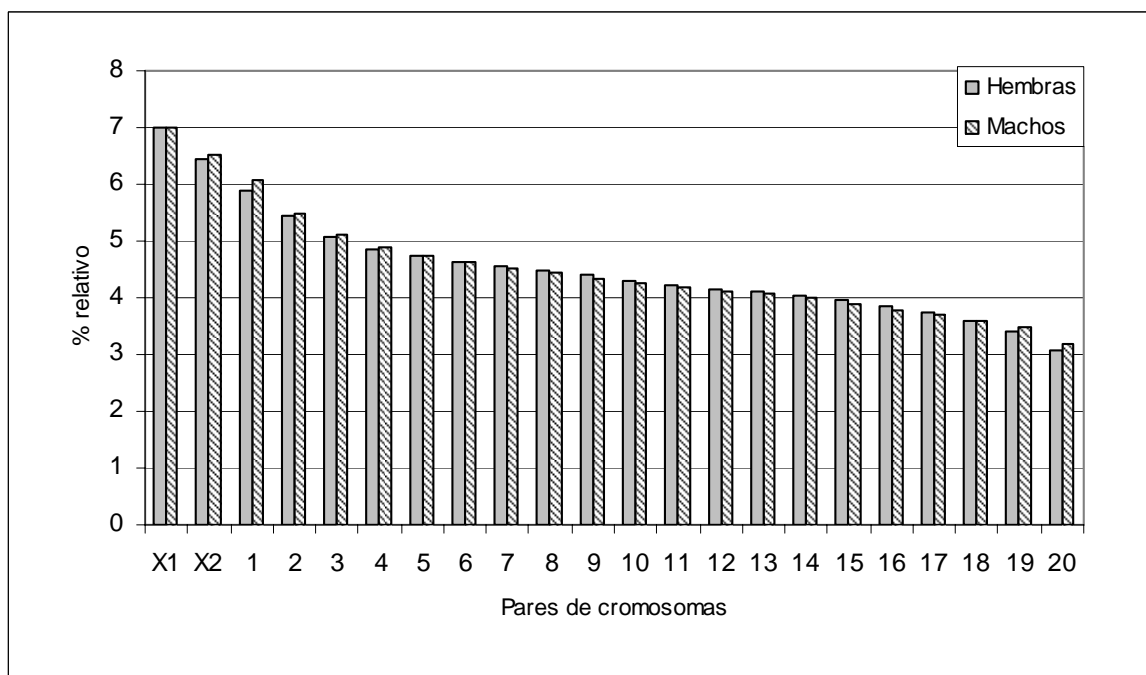
**Figura 19:** Metafases mitóticas de *Polybetes*. A) *P. rapidus* hembra (2n=44); B) *P. punctulatus* hembra (2n=44); C) *P. pythagoricus* hembra (2n=44); D) *P. pythagoricus* macho (2n=42). Barra: 10µm.



**Figura 20:** Cariogramas de las células ilustradas en la figura 19. A) *Polybetes rapidus* hembra; B) *P. punctulatus* hembra; C) *P. pythagoricus* hembra y macho.

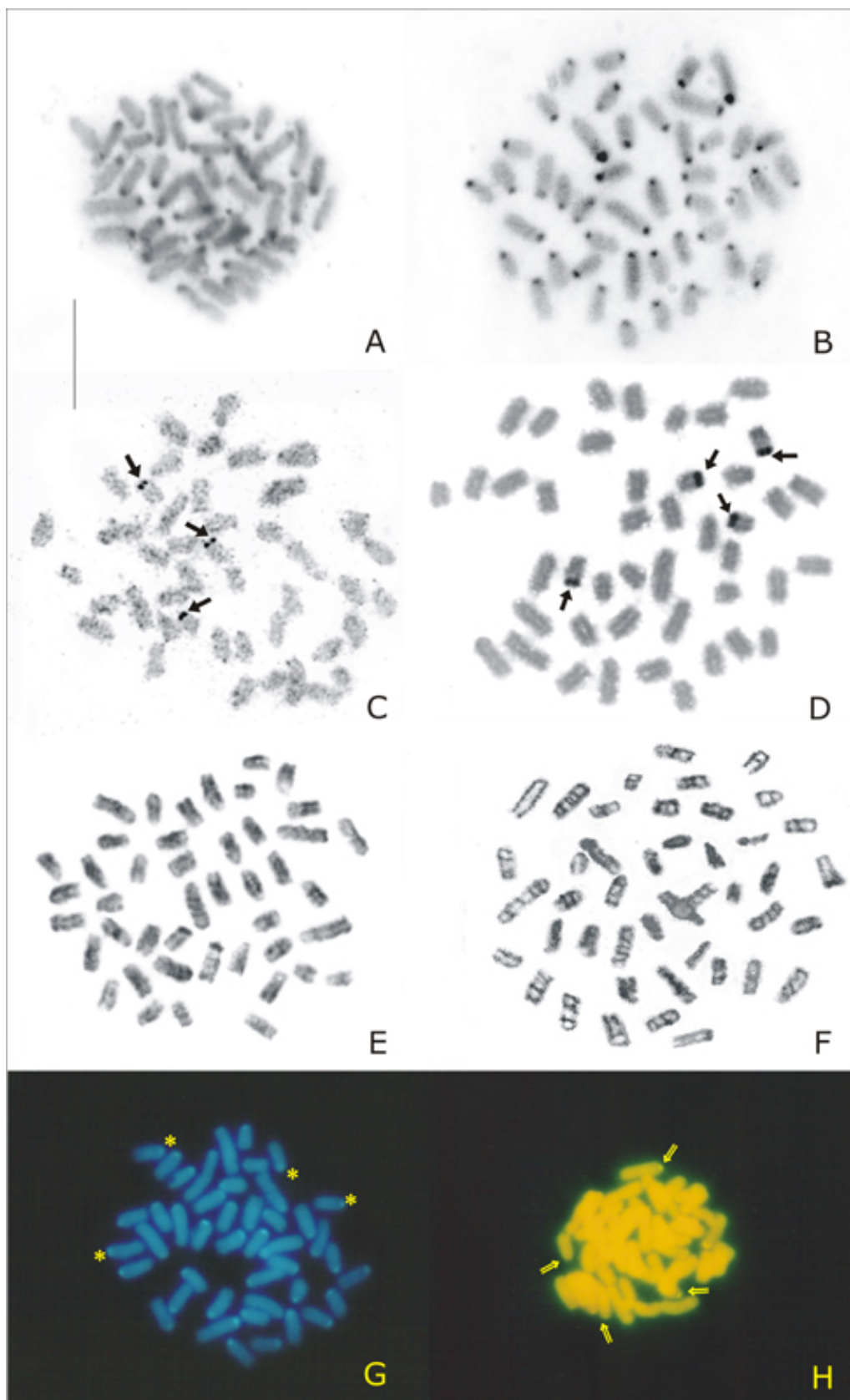


**A**

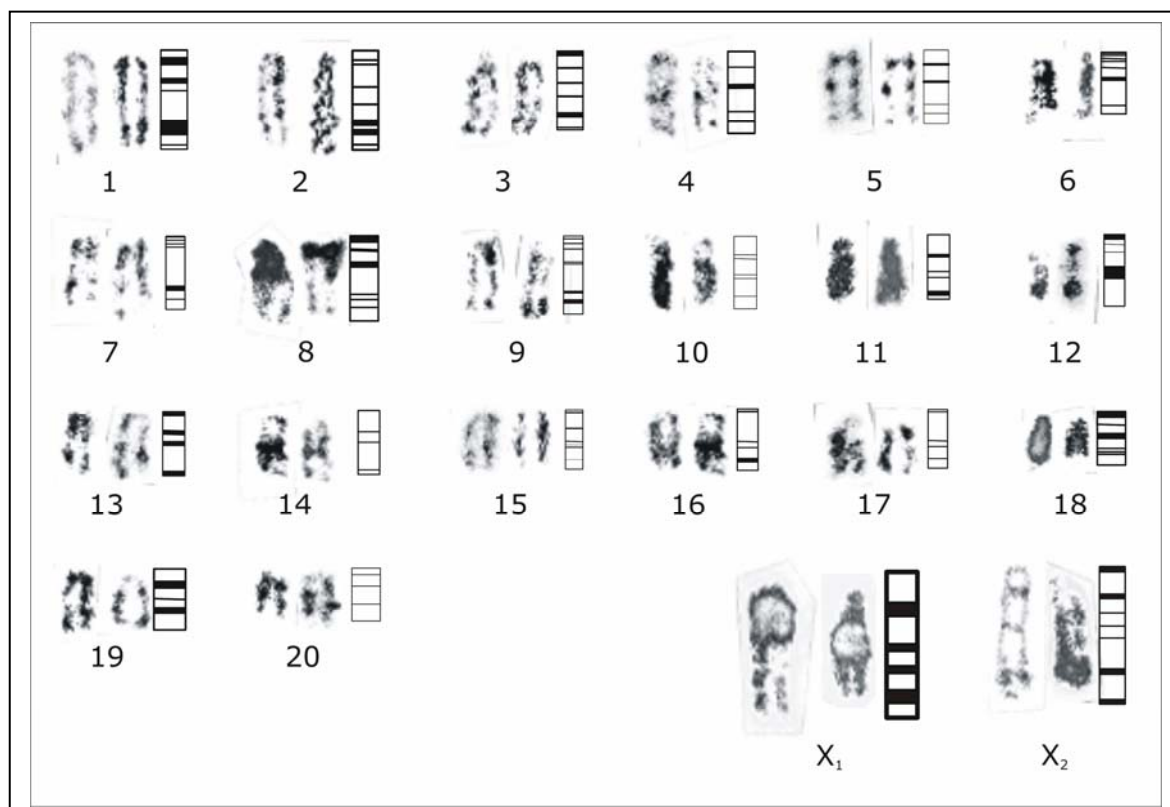


**B**

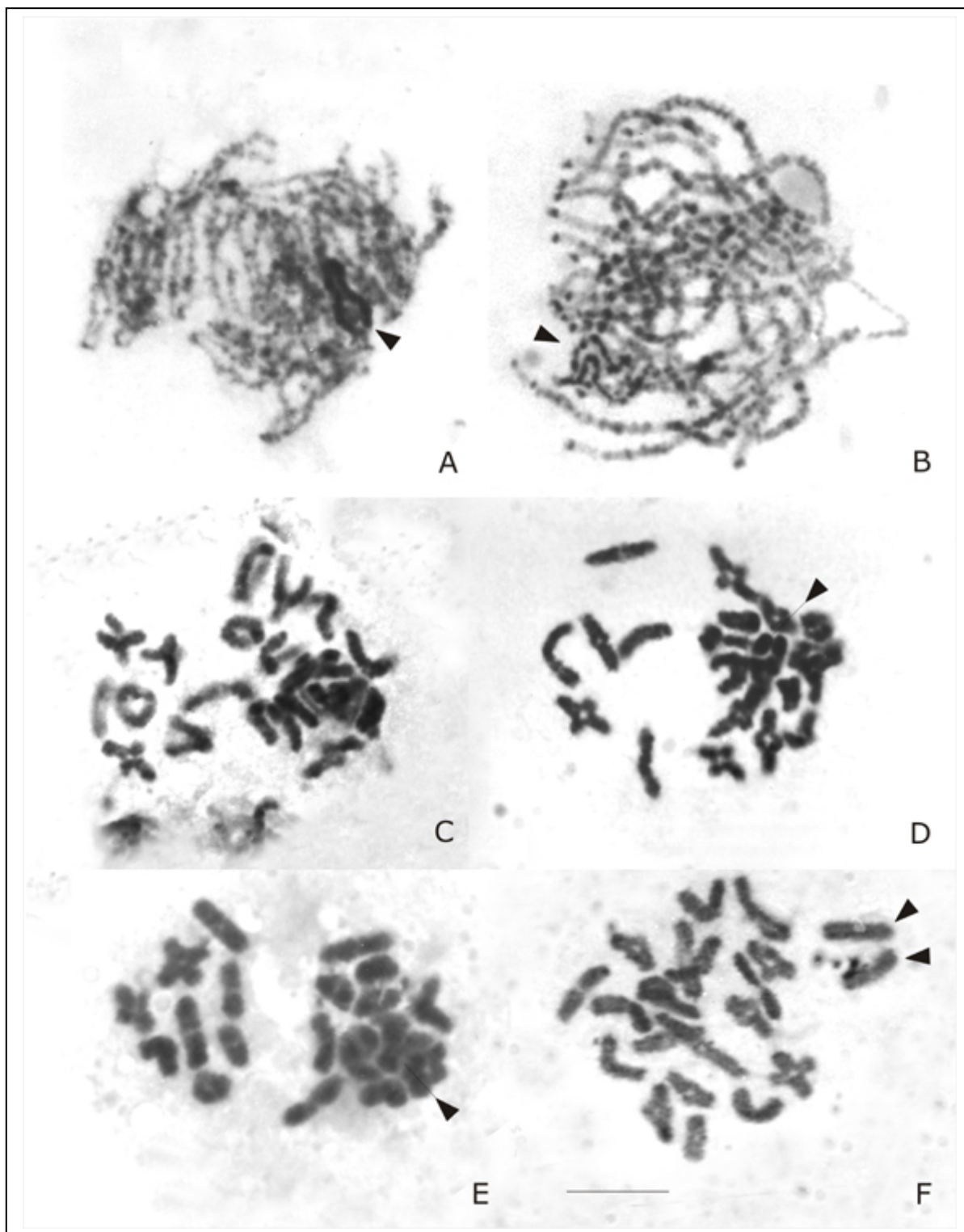
**Figura 21:** Idiogramas de *Polybetes*. A) Hembras de *P. rapidus*, *P. punctulatus* y *P. pythagoricus*; B) Hembra y macho de *P. pythagoricus*.



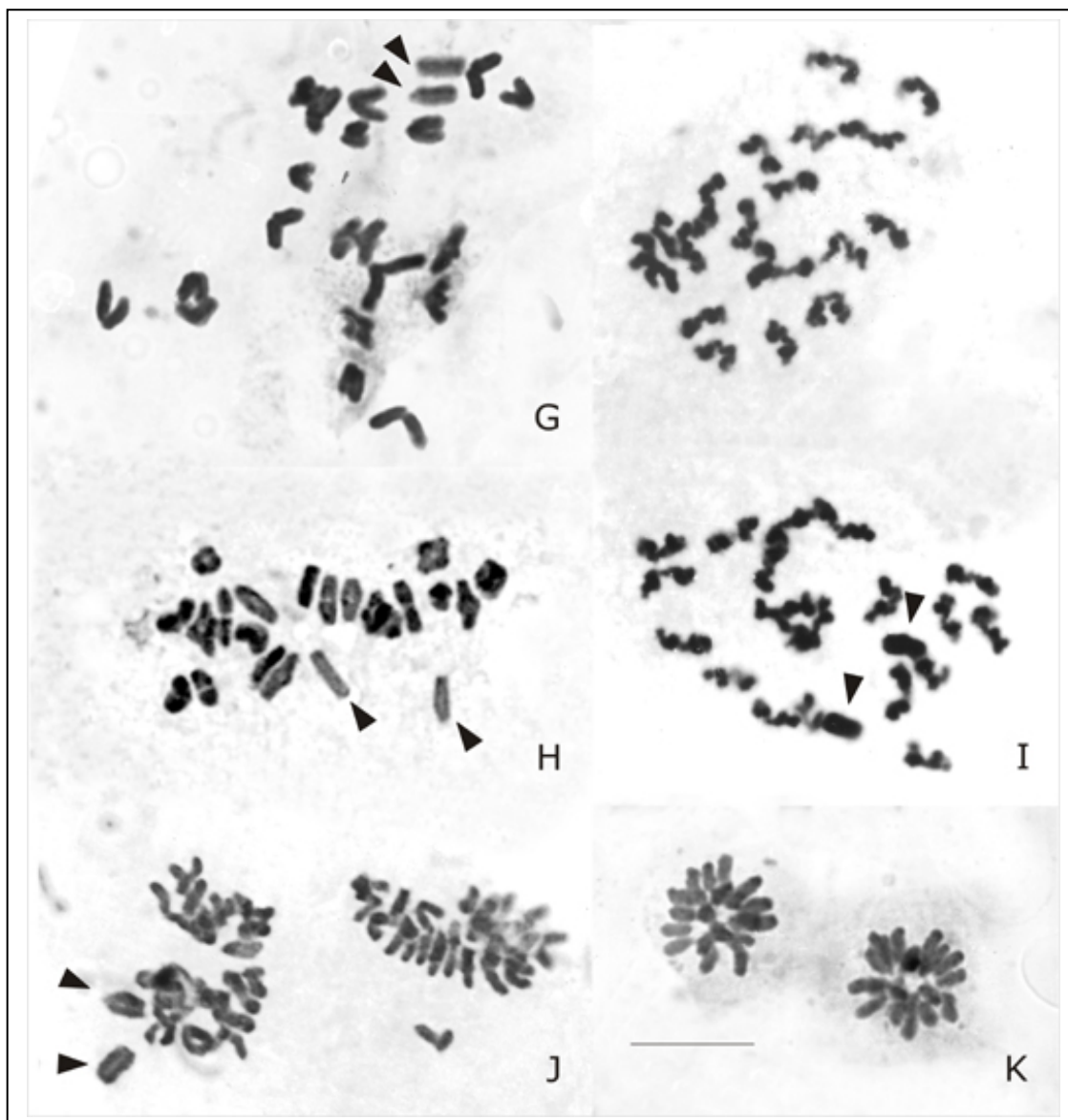
**Figura 22:** Bando en *Polybetes*. BANDEO C: A) *P. punctulatus*; B) *P. pythagoricus*. BANDEO NOR: C) *P. rapidus*; D) *P. pythagoricus*. BANDEO G: E) *P. punctulatus*; F) *P. pythagoricus*. BANDEO DAPI: G) *P. pythagoricus*. BANDEO CMA: H) *P. pythagoricus*. Las flecha señalan las regiones NOR. Barra: 10 $\mu$ m.



**Figura 23:** Cariograma e idiograma con bandeo G de *Polybetes pythagoricus* de la célula ilustrada en figura 22.

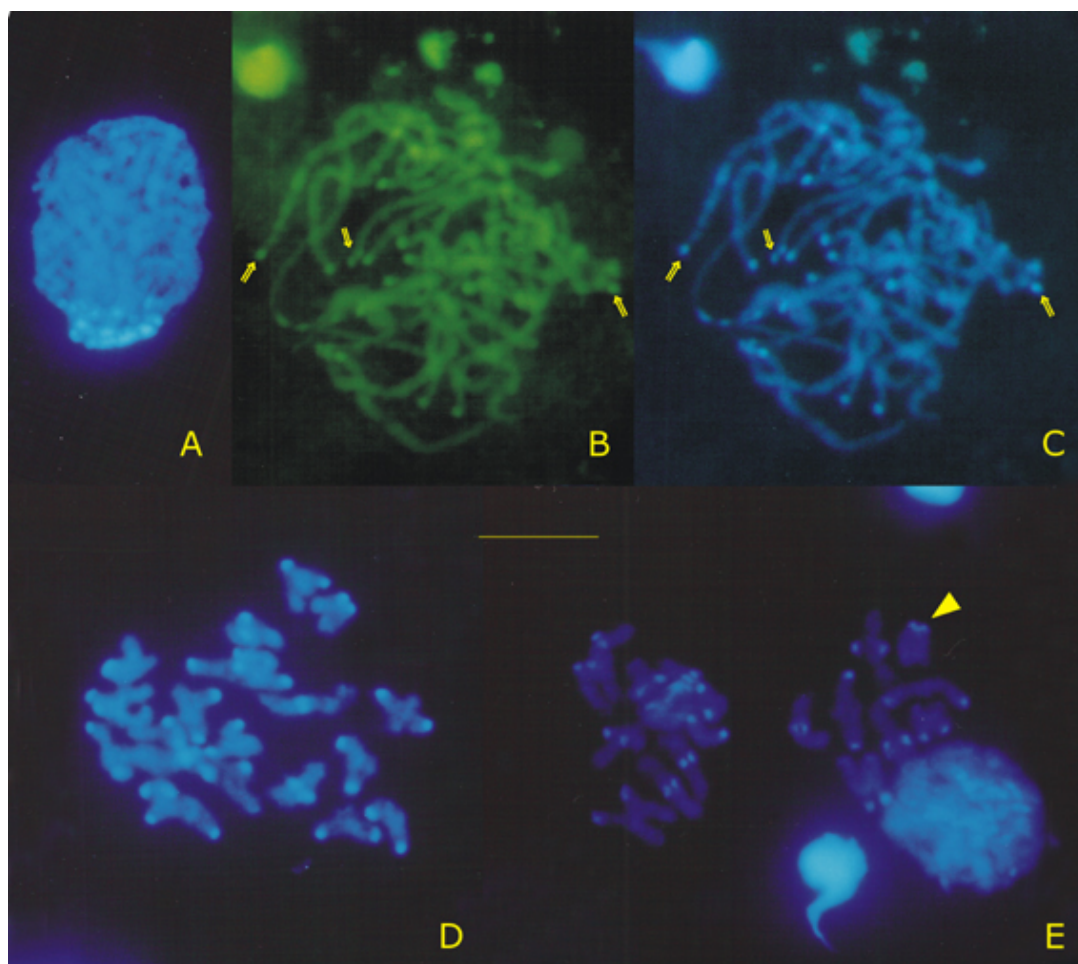


**Figura 24:** *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). A) Leptotene; B) "Bouquet"; C) Diplotene, D) Diacinesis con un grupo compacto de bivalentes; E) Diacinesis con dos grupos de bivalentes, F) Diacinesis homogénea; G) Prometáfase de transición; H) Metafase I; I) Prometáfase II con y sin cromosomas sexuales; J) Metafase II con y sin cromosomas sexuales; K) Telofase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .

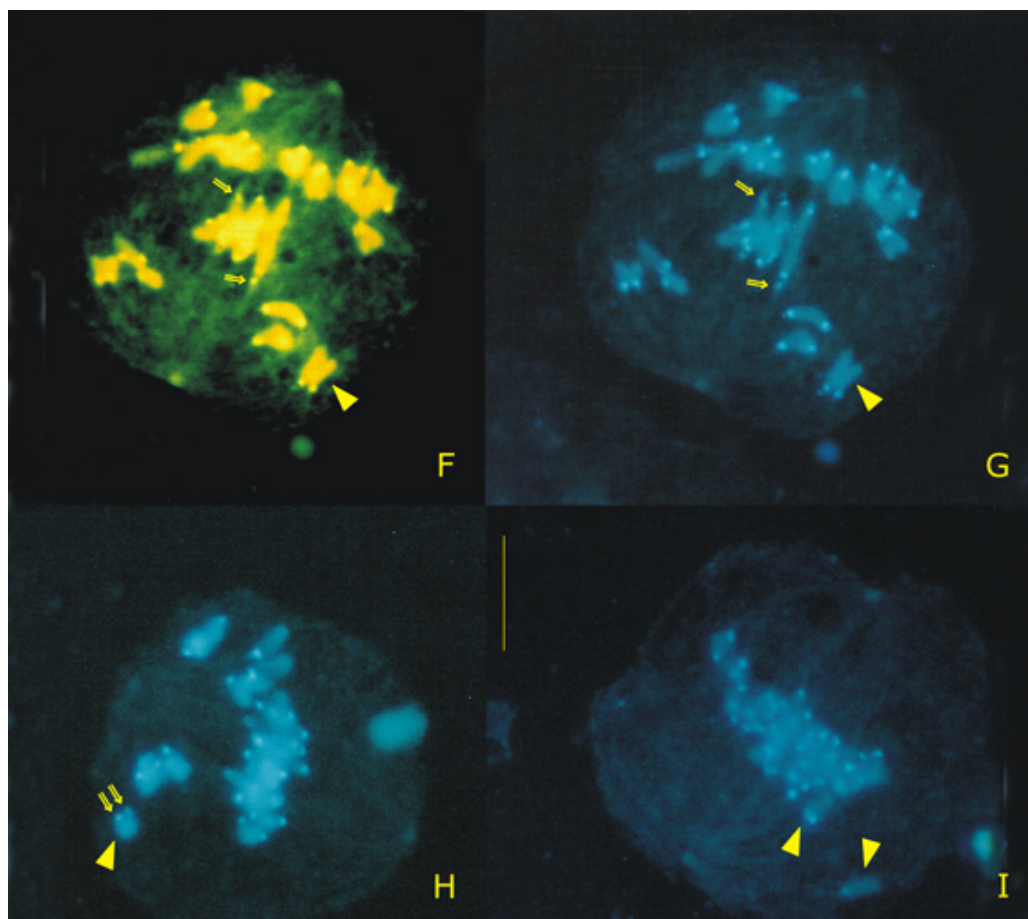


**Figura 24:** (Continuación) *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). A) Leptotene; B) "Bouquet"; C) Diplotene, D) Diacinesis con un grupo compacto de bivalentes; E) Diacinesis con dos grupos de bivalentes, F) Diacinesis homogénea; G) Prometáfase de transición; H) Metafase I; I) Prometáfase II con y sin cromosomas sexuales; J) Metafase II con y sin cromosomas sexuales; K) Telofase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .



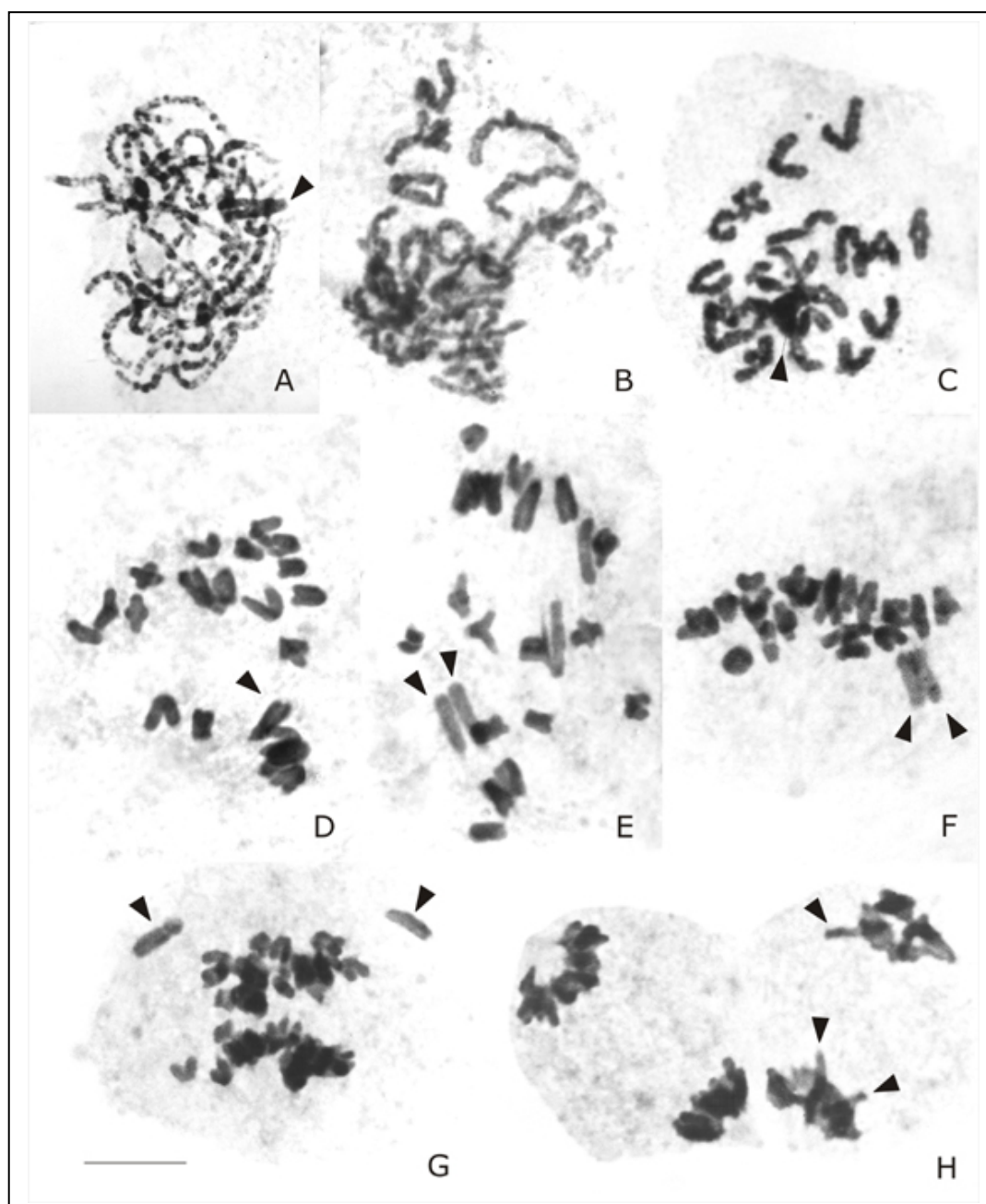


**Figura 25:** *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A) "Bouquet"; B-C) Paquitene tardío; D) Diacinesis homogénea; E) Diacinesis agrupada; F-G) Prometáfase de transición; H) Prometáfase semiplena; I) Metafase I. A, C, D, E, G, H, I) Tinción con DAPI. B, F) Tinción con CMA. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan las bandas DAPI y CMA positivas equilocalizadas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

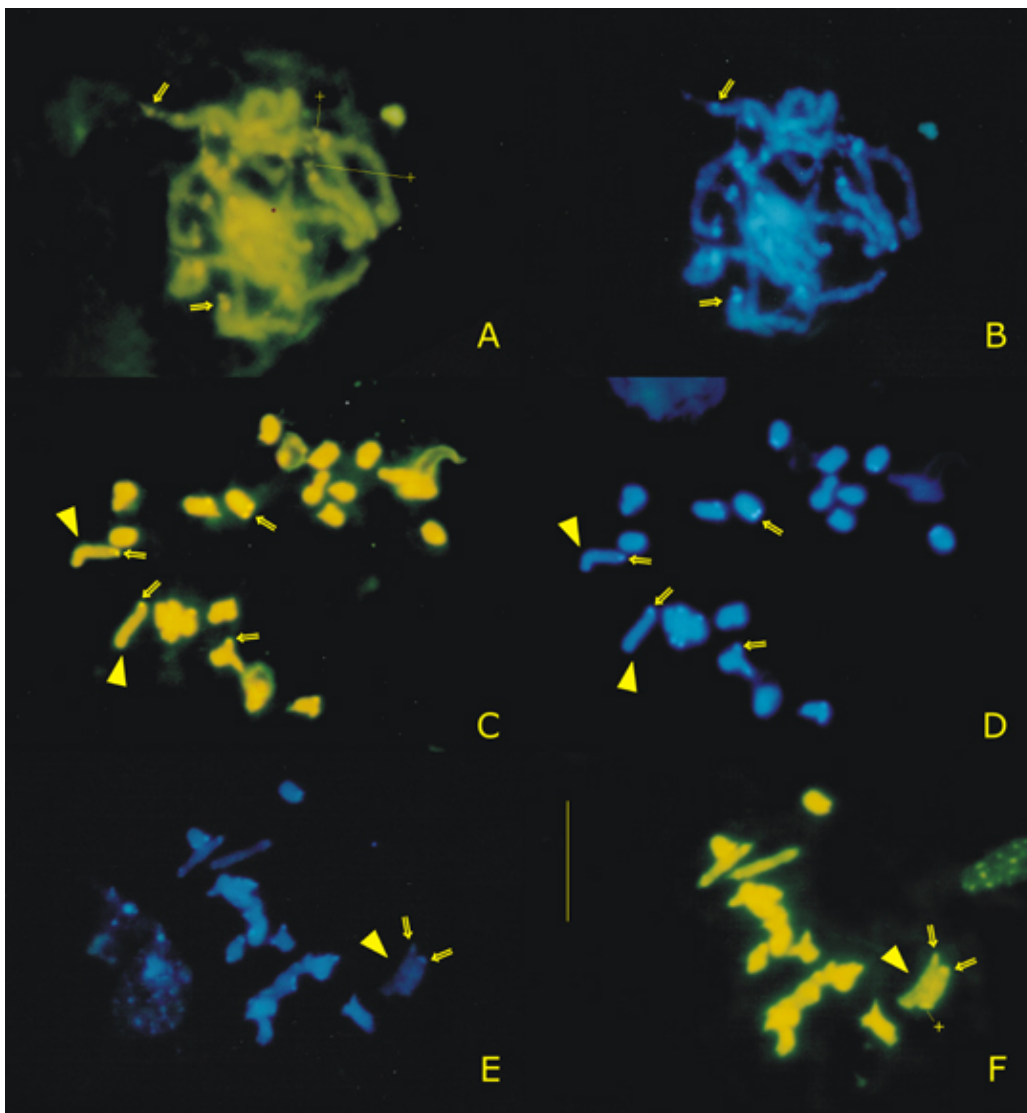


**Figura 25:** (Continuación) *Polybetes pythagoricus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A) "Bouquet"; B-C) Paquitene tardío; D) Diacinesis homogénea; E) Diacinesis agrupada; F-G) Prometáfase de transición; H) Prometáfase semiplena; I) Metafase I. A, C, D, E, G, H, I) Tinción con DAPI. B, F) Tinción con CMA. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan las bandas DAPI y CMA positivas equilocalizadas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .

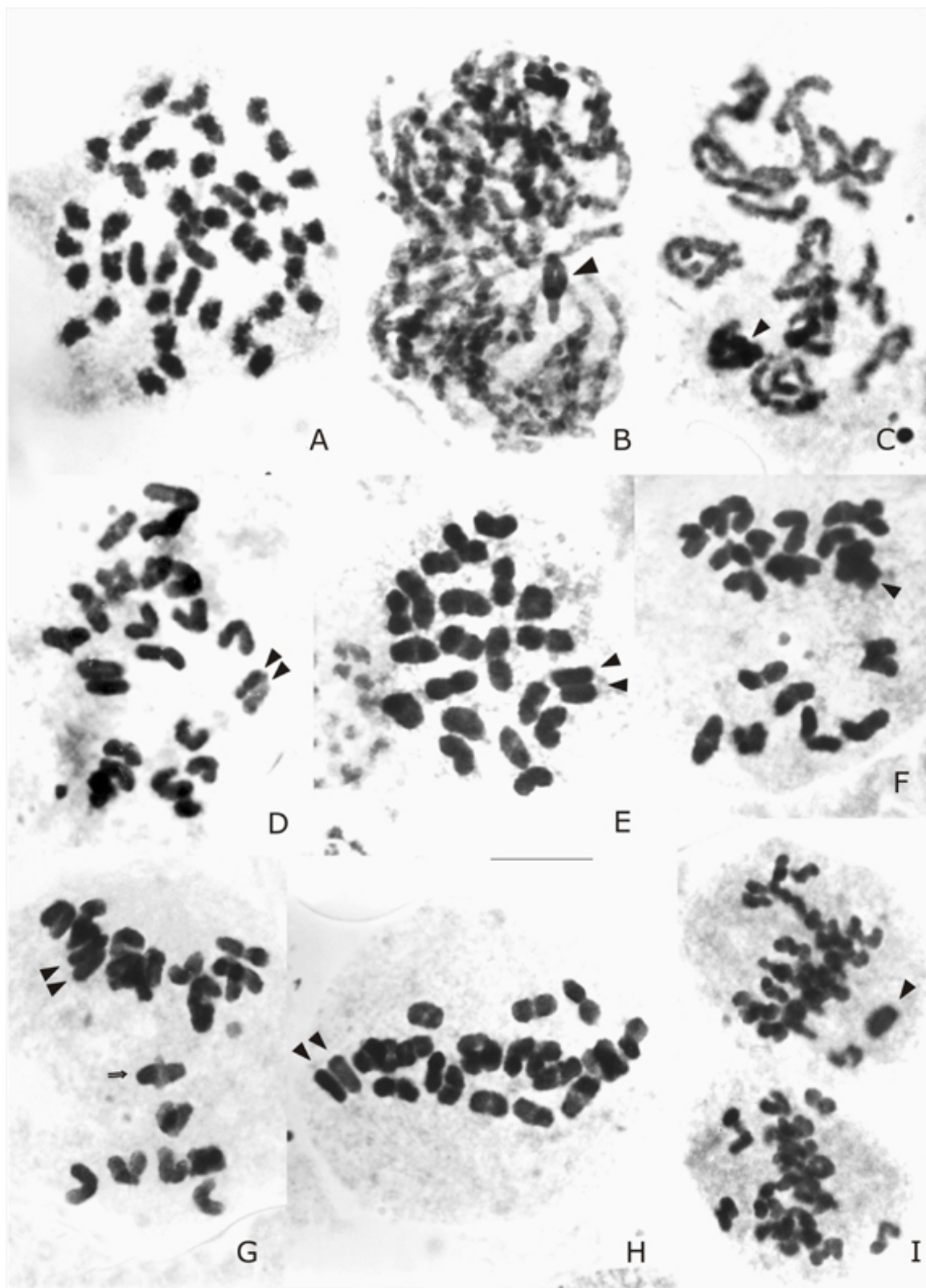




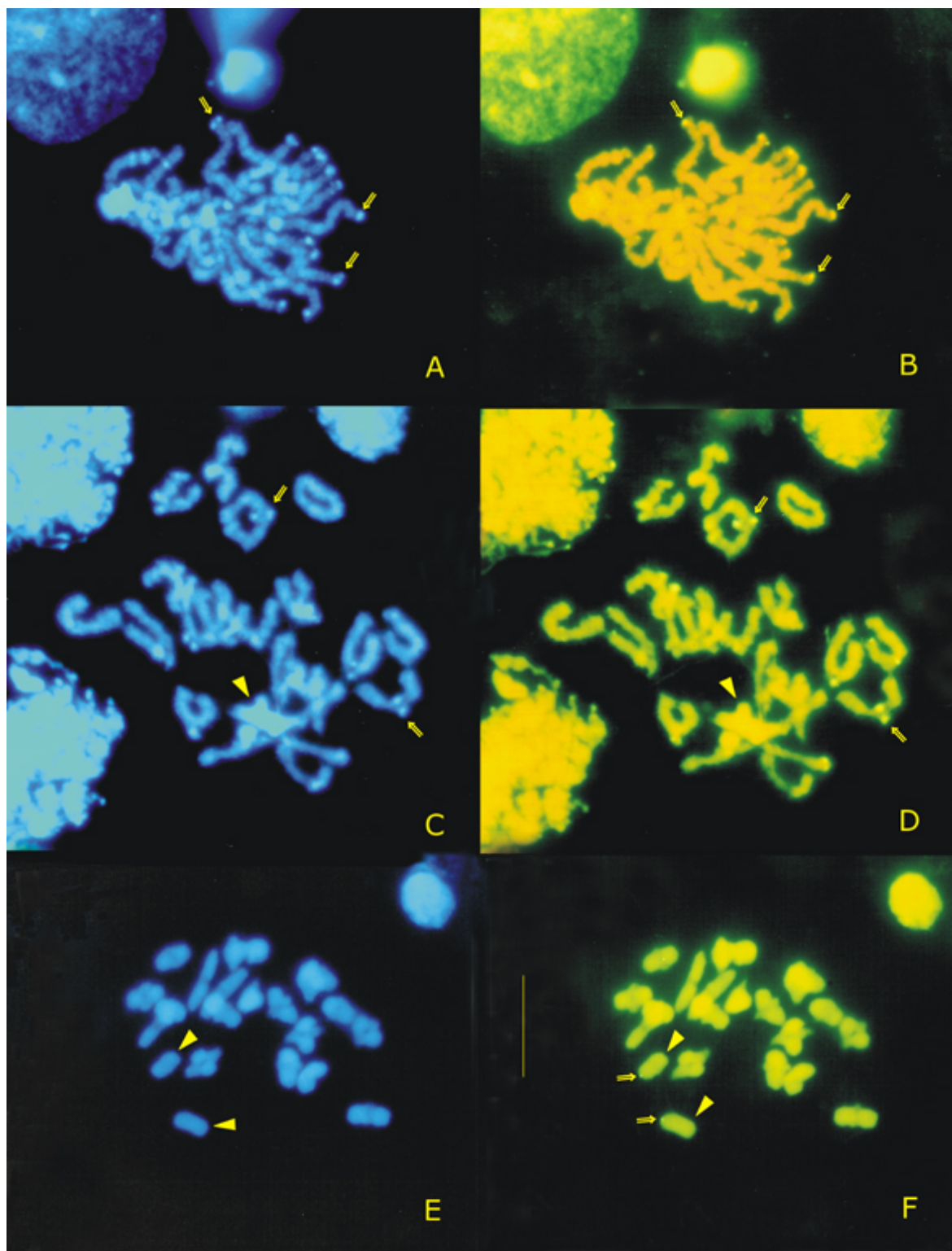
**Figura 26:** *Polybetes rapidus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). A) Bouquet; B) Diplotene agrupado; C) Diacinesis con un grupo compacto de bivalentes; D) Prometafase polarizada; E) Prometafase de transición; F) Metafase I; G) Anafase I; H) Anafase II. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Barra:  $10\mu\text{m}$ .



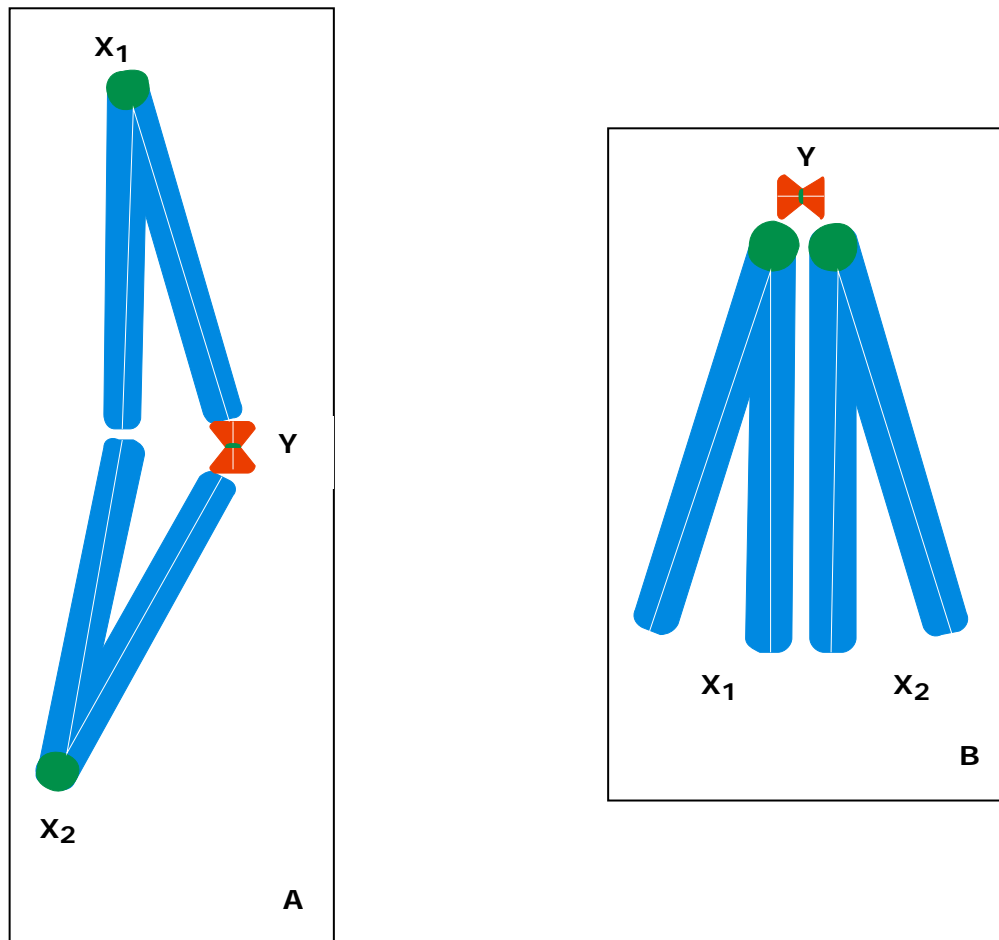
**Figura 27:** *Polybetes rapidus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A-B) Paquíteno; C-D) Prometafase de transición; E-F) Metafase I. A, C, F) Tinción con CMA, B, D, E) Tinción con DAPI. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan las bandas DAPI y CMA positivas equilocalizadas. Los + señalan las bandas CMA positivas DAPI negativas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



**Figura 28:** *Polybetes punctulatus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). A) Prometafase espermatogonial; B) "Bouquet"; C) Diplotene; D) Diacinesis con un grupo compacto de bivalentes; E) Diacinesis homogénea; F) Prometafase polarizada; G) Prometafase de transición; H) Metafase I; I) Metafases II con y sin cromosomas sexuales. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . La flecha indica el bivalente ubicado en el plano ecuatorial. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



**Figura 29:** *Polybetes punctulatus* (Sparassidae)  $2n=42$ ;  $n=20+X_1X_2$  (macho). Tinción DAPI-CMA. A-B) Paquitene; C-D) Diplotene; E-F) Metafase I. A, C, E) Tinción con DAPI; B, D, F) Tinción con CMA. La punta de flecha señala los cromosomas sexuales  $X_1X_2$ . Las flechas señalan las bandas DAPI y CMA positivas equilocalizadas. Barra:  $10\mu\text{m}$ .



**Figura 30:** Disposición del trivalente sexual en *Loxosceles laeta* (Loxoscelidae). A) Asociación telomérica del Y con los  $X_1X_2$ ; B) Asociación centromérica del Y con los  $X_1X_2$



## 6. TABLAS



*Polybetes rapidus* (Sparassidae)

**Tabla 1:** Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.a) **Haplogynae: Filistatidae**

Especie	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Kukulcania hibernalis</i>					
	K97001	MJ	Parque Centenario (CABA)	04/97	CLS
	K97002	M	Parque Centenario (CABA)	11/97	CLS
	K97003	M	Parque Centenario (CABA)	11/97	CLS
	K97004	M	Sarandí (PBA)	10/00	AFW
	K99005	M	Abasto (CABA)	09/99	SRG
	K99006	HJ	Boedo (CABA)	02/99	SRG
	K99007	M	Sarandí (PBA)	12/99	AFW
	K99008	M	Sarandí (PBA)	12/99	AFW
	K99009	M	Yerba Buena (PT)	08/98	SB
	K99010	M	Llavalloí (PBA)	01/98	SRG
	K99011	M	Tucumán (PT)	11/98	SRG
	K99012	M	Llavalloí (PBA)	01/98	SRG
	K99013	M	Rojas (PBA)	01/99	EG
	KY2K14	M	Rojas (PBA)	01/99	EG
	KY2K15	M	Sarandí (PBA)	1/99	AFW
	KY2K16	M	Parque Centenario (CABA)	99	CLS
	KY2K17	M	Villa Madero (PBA)	02/00	CLS
	KY2K18	M	Villa Madero (PBA)	02/00	CLS
	KY2K19	M	Parque Centenario (CABA)	11/99	SRG
	KY2K20	M	Florida (PBA)	12/99	AGP
	KY2K21	M	Parque Centenario (CABA)	07/97	CLS
	KY2K22	M	Parque Centenario (CABA)	07/97	CLS
	KY2K23	M	Barracas (CABA)	02/99	SRG
	KY2K24	M	Barracas (CABA)	02/99	SRG
	KY2K25	M	Isla Martín García (PBA)	04/99	SRG
	KY2K26	MJ	Parque Centenario (CABA)	02/97	CLS
	KY2K27	M	Sarandí (PBA)	10/00	AFW

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.a) **Haplogynae: Filistatidae** (Continuación)

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Kukulcania hibernalis</i> (Cont.)					
	KY2K28	M	Villa Madero (PBA)	11/00	CLS
	KY2K29	M	Villa Madero (PBA)	11/00	CLS
	KY2K30	M	Sarandí (PBA)	10/00	AFW
	K32	M	Parque Centenario (CABA)	00	CLS
	K33	M	Villa Madero (PBA)	01/01	CLS
	K34	M	Don Torcuato (PBA)	01/01	LP
	K35	M	Parque Centenario (CABA)	02/01	CLS
	K36	M	Parque Centenario (CABA)	01/01	CLS
	K37	M	Don Torcuato (PBA)	01/01	LP
	K38	M	Villa Crespo (CABA)	11/00	SRG
	K39	M	Don Torcuato (PBA)	04/01	LP
	K133	M	Villa Madero (PBA)	10/01	CLS
	K195	M	Parque Centenario (CABA)	12/05	CK



**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.b) **Haplogynae: Dysderidae**

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Dysdera crocota</i>					
	D97001	M	Nuñez (CABA)	07/97	SRG
	D98002	H	Nuñez (CABA)	02/98	SRG
	D98003	J	Nuñez (CABA)	02/98	SRG
	D98004	J	Nuñez (CABA)	02/98	SRG
	D98005	H	Nuñez (CABA)	02/98	SRG
	D99006	H	Luján (PBA)	09/98	SRG
	D99007	M	Luján (PBA)	09/98	SRG
	D99008	M	Nuñez (CABA)	09/98	SRG
	D99009	M	Luján (PBA)	09/98	SRG
<i>Dysdera aff. crocota. 1</i>					
	D100 (NA)	H	Bella Vista (PBA)	06/01	SRG
	D12	MJ	Cría# 15 Hijo de D100	04/02	B
	D13	J	Cría# 12 Hijo de D100	04/02	B
	D14	J	Cría# 8 Hijo de D100	04/02	B
	D126	M	Agronomía (CABA)	04/02	SRG
	D193	M	Florida (PBA)	07/04	AM
	D194	M	Las Heras (PBA)	07/04	SRG
<i>Dysdera aff. crocota. 2</i>					
	D135	M	Bella Vista (PBA)	07/02	SRG
Otros individuos analizados (con resultados no satisfactorios)					
	DY2K10	M	Villa Madero (PBA)	11/00	CLS
	DY2K11	J	Sin datos	12/00	Leg MACN
	D15	M	Florida (PBA)	03/01	AGP
	D16	M	La Lucila (PBA)	05/01	SRG
	D17	M	La Lucila (PBA)	05/01	SRG
	D110 (NA)	H	Bella Vista (PBA)	06/01	SRG
	D117	J	Cría# 4 Hijo de D110	01/02	B
	D118	J	Cría# 21 Hijo de D110	06/02	B
	D159	M	Huerta Grande (PC)	09/03	SRG
	D176	M	General Belgrano (PC)	09/03	SRG

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.c) **Haplogynae: Segestriidae**

Especie	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Ariadna boesenbergi</i>					
	Ar97002	J	Sin Datos	Sin Datos	Leg MACN
	Ar97003	HJ	Nuñez (CABA)	09/97	SRG
	Ar97008	HJ	Nuñez (CABA)	08/97	SRG
	Ar97009	M	Nuñez (CABA)	08/97	SRG
	Ar97010	M	Nuñez (CABA)	08/97	SRG
	Ar97011	M	Nuñez (CABA)	08/97	SRG
	Ar97012	M	P. Centenario (CABA)	09/97	CLS
	Ar98012	H	CABA	01/98	CLS
	Ar99014	HJ	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99015	H	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99016	H	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99017	J	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99018	MJ	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99019	MJ	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99020	M	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99021	M	Villa Crespo (CABA)	12/98	SRG
	Ar99022	J	P. Centenario (CABA)	02/98	SRG
	Ar99024	H	P. Centenario (CABA)	02/98	SRG
	Ar99025	H	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99026	MJ	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99027	H	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99028	J	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99031	J	Nuñez (CABA)	03/98	SRG
	Ar99032	J	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99033	J	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99034	J	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar99035	H	Villa Crespo (CABA)	01/99	SRG
	Ar1	J	Tolosa (PBA)	01/00	SRG
	Ar2	J	Tolosa (PBA)	01/00	SRG
	ArY2K36	M	P. Centenario (CABA)	03/99	CLS
	Ar103 (NA)	H	P. Centenario (CABA)	04/01	CLS
	Ar103-1	MJ	Hijo de Ar 103	--	B

**Tabla 1** (Continuación) 1.d) **Haplogynae: Pholcidae**

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Pholcus phalangioides</i>					
	P97001	MJ	Nuñez (CABA)	04/97	SRG
	P97002	MJ	Nuñez (CABA)	04/97	SRG
	P97003	M	Nuñez (CABA)	04/97	SRG
	P97004	MJ	Nuñez (CABA)	04/97	SRG
	P97005	J	Nuñez (CABA)	04/97	SRG
	P97006	M	Nuñez (CABA)	05/97	SRG
	P97007	MJ	Nuñez (CABA)	05/97	SRG
	P97008	MJ	Nuñez (CABA)	05/97	SRG
	P97009	J	Nuñez (CABA)	05/97	SRG
	P97010	M	Nuñez (CABA)	05/97	SRG
	P98011	M	Arroyo Seco, Rosario (PSF)	01/98	SRG
	P98012	M	Arroyo Seco, Rosario (PSF)	01/98	SRG
	P98013	M	Arroyo Seco, Rosario (PSF)	01/98	SRG
	P98014	MJ	Arroyo Seco, Rosario (PSF)	01/98	SRG
	P98015	J	Arroyo Seco, Rosario (PSF)	01/98	SRG
	P98016	M	Nuñez (CABA)	04/98	SRG
	P98017	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98018	H	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98019	H	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98020	J	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98021	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98022	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98023	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98024	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98025	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98026	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98027	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98028	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98029	J	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98030	M	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98031	J	Nuñez (CABA)	06/98	SRG
	P98032	M	Nuñez (CABA)	07/97	SRG
	P98033	M	Nuñez (CABA)	07/97	SRG
	PY2K34	M	Nuñez (CABA)	01/00	SRG
	PY2K35	M	Nuñez (CABA)	01/00	SRG
	PY2K36	M	Nuñez (CABA)	01/00	SRG

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.e) **Haplogynae: Sicariidae**

Especie	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Loxosceles laeta</i>					
	Lx99001	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99002	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99003	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99004	MJ	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99005	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99006	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99007	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99008	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99009	M	P. Centenario (CABA)	04/99	CLS
	Lx99010	M	Marcos Paz (PBA)	04/99	SRG
	Lx99011 (NA)	H	P. Centenario (CABA)	08/99	CLS
	Lx99011/1	J	Hijo de Lx 99011		B
	Lx11	J	Hijo de Lx 99011	10/00	B
	LxY2K12	J	Marcos Paz (PBA)	04/99	SRG
	LxY2K13	M	Marcos Paz (PBA)	04/99	SRG
	LxY2K14	J	Marcos Paz (PBA)	04/99	SRG
	LxY2K15	J	Marcos Paz (PBA)	04/99	SRG
	LxY2K16	M	P. Centenario (CABA)	12/99	CLS
	LxY2K17	J	Hijo de Lx 99011	10/00	B
	Lx18	M	Hijo de Lx 99011	10/00	B
	Lx19	M	Hija de Lx 99011	10/00	B
	Lx102	M	P. Centenario (CABA)	9/01	CLS
	Lx105	MJ	P. Centenario (CABA)	1/01	CLS
	Lx106	H	P. Centenario (CABA)	3/01	CLS
	Lx109	M	P. Centenario (CABA)	10/01	CLS
	Lx110	M	P. Centenario (CABA)	01/02	CLS

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.e) **Haplogynae: Sicariidae** (Continuación)

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Loxosceles laeta</i> (Cont.)					
	Lx111	M	La Plata (PBA)	03/02	SG
	Lx112	M	La Plata (PBA)	03/02	SG
	Lx114	M	P. Centenario (CABA)	05/02	CLS
	Lx146	M	P. Centenario (CABA)	05/05	CLS
	Lx147	M	P. Centenario (CABA)	05/05	CLS
	Lx148	M	P. Centenario (CABA)	05/05	CLS
	Lx149	M	P. Centenario (CABA)	09/05	CLS
	Lx150	H	P. Centenario (CABA)	05/05	CLS
	Lx151	H	P. Centenario (CABA)	06/05	CLS
	Lx152	H	P. Centenario (CABA)	08/05	CLS
	Lx153	M	P. Centenario (CABA)	09/05	CLS
	Lx154	H	P. Centenario (CABA)	10/05	CLS
	Lx155	M	P. Centenario (CABA)	10/05	CLS
	Lx156	M	P. Centenario (CABA)	10/05	CLS
	Lx157	H	P. Centenario (CABA)	10/05	CLS
	Lx158	M	P. Centenario (CABA)	10/05	CLS

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.f) **Haplogynae: Scytodidae**

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Scytodes globula</i>					
	Sy99001	M	Luján (PBA)	9/98	SRG
	Sy99002	M	IMG (PBA)	4/99	SRG
	Sy99003	M	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K04	MJ	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K05	M	Sarandí (PBA)	1/00	AFW
	SyY2K06	MJ	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K07	MJ	Villa Madero (PBA)	1/00	CLS
	SyY2K08	J	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K09	J	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K10	M	Lanús (PBA)	2/00	CP
	SyY2K11	J	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K12	J	Lanús (PBA)	4/98	CP
	SyY2K13	J	IMG (PBA)	4/99	SRG
	SyY2K14	J	Villa Madero (PBA)	11/00	CLS
	Sc126 (NA)	H	Tigre (PBA)	11/01	LC
	Sc127	M	Ing. Thompson (PBA)	12/01	SE
	Sc132	M	Sarandí (PBA)	12/01	AFW
	Sc135	M	Lanús (PBA)	12/01	CP
	Sc140	M	Don Torcuato	1/02	LP
	Sc161	M	Hijo de Sc 126	4/03	B
	ScIMGIII-1	M	Isla Martín García (PBA)	4/04	SRG
	ScIMGIII-8	????	Isla Martín García (PBA)	4/04	SRG
	ScIMGIII-70	M	Isla Martín García (PBA)	4/04	SRG
	ScIMGIV-13	M	Isla Martín García (PBA)	6/04	SRG
	ScIMGIV-51	M	Isla Martín García (PBA)	6/04	SRG
	ScIMGIV-60	M	Isla Martín García (PBA)	6/04	SRG
	Sc (Huevos)	H	Florencio Varela (PBA)	1/00	SRG

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.g) **Entelegynae: Lycosidae**

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>"Lycosa" erythrognatha</i>					
	VV 99005	M	Cerros Los Linderos (PC)	1/99	SRG
	VV 99006	M	Isla Martín García (PBA)	1/99	SRG
	VV 99010	M	Chacarita (CABA )	1/99	SRG
	VV 99013	M	Don Torcuato (PBA)	3/01	LP
<i>"Lycosa" pampeana</i>					
	VV 19	M	Tigre (PBA)	2/01	SRG
	VV 157	M	CABA	4/01	Leg. al MACN
	VV 158	M	Boedo (CABA)	3/01	SRG
	VV 159	M	Bella Vista (PBA)	5/01	SRG
<i>Schizocosa malitiosa</i>					
	VV 99001	M	Guaquaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	VV 99002	M	Guaquaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	VV 99003	M	Guaquaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	VV 99004	MJ	Guaquaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	VV 99007	M	Isla Martín García (PBA)	1/99	SRG
	VV 99009	M	Embalse de Río III (PC)	1/99	SRG
	VV 99011	M	San Juan Poriahú (PCT)	10/98	Leg. al MACN

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.h) **Entelegynae: Sparassidae**

Especie	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Polybetes pythagoricus</i>					
	Po97001	M	Rojas (PBA)	12/97	EG
	Po98002	MJ	Gualeguaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	Po98003	M	Gualeguaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	Po98004	MJ	Gualeguaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	Po98005	M	Gualeguaychú (PER)	1/98	PJR - SRG
	Po99006	MJ	Gualeguaychú (PER)	2/99	PJR
	Po99007	MJ	Gualeguaychú (PER)	2/99	PJR
	Po99008	H	Gualeguaychú (PER)	2/99	PJR
	Po99009	M	IMG (PBA)	4/99	SRG
	Po99012	MJ	Villa Madero (PBA)	7/99	CLS
	Po13	M	Las Grutas (PRN)	12/00	JS
	Po14	M	Don Torcuato (PBA)	3/01	LP
	Po100	M	Bella Vista (PBA)	6/01	SRG
	Po103	M	Hospital Roffo (CABA)	9/01	AFW
	Po106	M	Bella Vista (PBA)	6/01	SRG
	Po108	M	Luján (PBA)	7/01	LP
	Po113	H	Sin datos	Sin datos	Leg. al MACN
	Po113/1	HJ	Hija de Po113		B
	Po115 (NA)		Bella Vista (PBA)	05/01	SRG
	Po119	M	CABA	/01	Leg. al MACN
	Po124	M	Don Torcuato (PBA)	1/02	LP
	Po127	MJ	Don Torcuato (PBA)	1/02	LP
	Po129	M	CABA	2/02	Leg. al MACN
	Po134	MJ	Hijo de Po115		B
	Po135	H	Hija de Po115		B
	Po137	M	Hospital Roffo (CABA)	4/02	LL
	Po139	M	Retiro (CABA)	5/02	VC
	Po146	M	Villa Madero (PBA)	12/99	CLS
	Po147	M	Villa Madero (PBA)	12/99	CLS
	Po148	M	Villa Madero (PBA)	12/99	CLS
	Po149	MJ	Embalse Río Tercero (PC)	1/00	SRG
	Po153	H	San Isidro (PBA)	12/02	LP
	Po154	H	CABA	11/02	Leg. al MACN



**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

**1.h) Entelegynae: Sparassidae** (Continuación)

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Polybetes pythagoricus</i> (Cont.)					
	Po155	H	Los Polvorines (PBA)	1/03	LP
	Po156	M	Villa Madero (PBA)	3/03	CLS
	Po158	H	Gualeguaychú (PER)	3/03	PJR
	Po179	M	Gualeguaychú (PER)	2/05	PJR
	Po180	M	Laprida (PBA)	3/05	MMS
	PoIMGII 36	H	IMG (PBA)	3/04	SRG
	PoIMGII 37	M	IMG (PBA)	3/04	SRG
	PoIMGIII 11	M	IMG (PBA)	4/04	SRG
	PoIMGIII 12	M	IMG (PBA)	4/04	SRG
	PoIMGIII 13	H	IMG (PBA)	4/04	SRG
	PoIMG IV 1	M	IMG (PBA)	6/04	SRG
	PoIMG IV 2	M	IMG (PBA)	6/04	SRG
	PoIMG IV 11	M	IMG (PBA)	6/04	SRG
	Po IMGVII 1	M	IMG (PBA)	12/04	SRG
	Po99010	M	Villa Madero (PBA)	7/99	CLS
	Po99011	M	Villa Madero (PBA)	7/99	CLS
	Pr1	M	Olivos (PBA)	3/01	FC
	Po107	M	Villa Madero(PBA)	6/01	CLS
	Po110 (NA)	H	Merlo (PBA)	6/01	ML
	Po110-31	M	Hijo de Po110		B
	Po110-47	MJ	Hijo de Po110		B
	Po110-49	M	Hijo de Po110		B
	Po110-54	M	Hijo de Po110		B
	Po110-57	M	Hijo de Po110		B
	Po110-65	MJ	Hijo de Po110		B
	Po110-71	MJ	Hijo de Po110		B
	Po110-72	M	Hijo de Po110		B
	Po110-103	HJ	Hija de Po110		B
	Po111 (NA)	H	Bella Vista (PBA)	5/01	SRG
	Po111-6	MJ	Hijo de Po111		B
	Po111-29	MJ	Hijo de Po111		B
	Po111-30	HJ	Hija de Po111		B
	Po111-57	M	Hijo de Po111		B
	Po111-94	MJ	Hijo de Po111		B

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

1.h) **Entelegynae: Sparassidae** (Continuación)

Espece	Individuo	Sexo	Localidad	Fecha de colección	Colector
<i>Polybetes rapidus</i>					
	Po111-103	MJ	Hijo de Po111		B
	Po130	M	Villa Madero (PBA)	3/02	CLS
	Po131	M	Sin datos	Sin datos	Leg a MACN
	Po150	H	Merlo (PBA)	8/02	ML
	Po151	H	Villa Madero (PBA)	11/02	CLS
	Po152	M	Hija de Po111		B
	Po160	H	Hija de Po110		B
	Po161	H	Lanús (PBA)	3/03	GCh
	Po176	H	Monte Chingolo (PBA)	5/04	LP
	PoIMG II 77	H	IMG (PBA)	3/04	SRG
	PoIMG III 15	H	IMG (PBA)	4/04	SRG
	PoIMGVII	MJ	IMG (PBA)	12/04	SRG
	PoIMG VIII 21	M	IMG (PBA)	2/05	SRG
	PoIMG VIII 22	M	IMG (PBA)	2/05	SRG
<i>Polybetes punctulatus</i>					
	Po101 (S/R)	M	Tigre (PBA)	2/01	SRG
	Po104 (NA)	H	Tigre (PBA)	2/01	SRG
	Po104-9	MJ	Hijo de Po104 x Po101		B
	Po104-19	MJ	Hijo de Po104 x Po101		B
	Po104-21	M	Hijo de Po104 x Po101		B
	Po104-25	MJ	Hijo de Po104 x Po101		B
	Po104-28	HJ	Hija de Po104 x Po101		B
	Po104-33	H	Hija de Po104 x Po101		B
	PoIMG III 14	H	IMG (PBA)	4/04	SRG
	PoIMG IV 64	M	IMG (PBA)	6/04	SRG
	PoIMG IV 65	M	IMG (PBA)	6/04	SRG

**Tabla 1:** (Continuación) Procedencia, fecha de colección y colector de los individuos de las especies estudiadas.

Referencias:

M: Macho

H: Hembra

J: Juvenil

Colectores:

CLS: Cristina Luisa Scioscia

AFW: Alejo Fernando Wulff

SRG: Sergio Gustavo Rodríguez Gil

SB: Saúl Borbolla

EG: Eduardo Greizerstein

AGP: Alba Graciela Papeschi

LP: Luis Piacentini

CK: Cecilia Kopuchian

Leg MACN: Legado al Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

AM: Aldo Marini

B: Bioterio del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"

SG: Sandra González

SE: Silvina Enrietti

CP: Constanza Pautasso

PJR: Pablo Javier Rebagliati

JS: Julieta Sganga

VC: Victoria Catani

FC: Francisco Crespo

MMS: María Marta Schang

ML: Mariana López

GCh: Gustavo Chiaramonte

LC: Luis Compagnucci

LL: Lilia Lauría

Se agradece a Gustavo Gagna (Bella Vista), Leonardo Aón (Las Heras), Patricia Ferreyra (Florida), Alcides y Élide Cúneo (Rosario) que facilitaron el ingreso a los jardines de sus casas, para coleccionar ejemplares.

Localidades:

CABA: Ciudad Autónoma de Buenos Aires

PBA: Provincia de Buenos Aires

PC: Provincia de Córdoba

PCT: Provincia de Corrientes

PER: Provincia de Entre Ríos

PRN: Provincia de Río Negro

PSF: Provincia de Santa Fé

PT: Provincia de Tucumán

**Tabla 2:** Porcentaje de células con univalentes, bivalentes con dos quiasmas y meiosis irregular en "*Lycosa*" *erythrognatha*.

Individuo	Nº de células analizadas	% de céls. con 11 c/2 quiasmas	% de células con univalentes	% de células con meiosis irregular
VV99013	60	15	10	18,33
VV99010	61	5,55	0	1,64
VV99006	9	11,11	0	11,11

**Tabla 3:** Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de las prometafases de transición en "*Lycosa*" *pampeana*.

Célula	Plano		
	Superior	Medio	Inferior
C1	5	1+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4
C2	4	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3
C3	4	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	2
C4	4	3	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C5	3	4	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C6	3	2	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C7	4	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3
C8	3	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3
C9	4	2	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>

**Tabla 4:** Longitud total del complemento haploide de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus*.

Especie	<i>Polybetes pythagoricus</i>			<i>Polybetes rapidus</i>			<i>Polybetes punctulatus</i>		
	1	2	3	1	2	3	1	2	3
TCL cm (diploide)	24,82	29,70	25,01	28,31	27,77	24,67	26,18	25,17	25,09
TCL cm (haploide)	12,41	14,85	12,51	14,16	13,89	12,34	13,09	12,59	12,55
TCL μ (haploide)	62,05	74,25	62,53	70,78	69,43	61,68	65,45	62,93	62,73
TCL $\bar{x} \pm \sigma$	66,28 ± 6,91			67,29 ± 4,91			63,70 ± 1,52		

**Tabla 5:** Longitudes relativas y absolutas de los complementos haploides de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus*.

cromosoma	<i>P. pythagoricus</i>								
	machos			hembras					
	longitud relativa (%)			longitud relativa (%)			longitud absoluta (μm)		
	$\bar{x}$	$\pm$	DS	$\bar{x}$	$\pm$	DS	$\bar{x}$	$\pm$	DS
<b>X<sub>1</sub></b>	7,00	$\pm$	0,59	7,00	$\pm$	0,42	4,83	$\pm$	0,45
<b>X<sub>2</sub></b>	6,52	$\pm$	0,31	6,45	$\pm$	0,33	4,44	$\pm$	0,55
<b>1</b>	6,07	$\pm$	0,30	5,91	$\pm$	0,25	4,00	$\pm$	0,45
<b>2</b>	5,49	$\pm$	0,27	5,43	$\pm$	0,11	3,58	$\pm$	0,37
<b>3</b>	5,12	$\pm$	0,24	5,09	$\pm$	0,11	3,40	$\pm$	0,35
<b>4</b>	4,90	$\pm$	0,15	4,86	$\pm$	0,11	3,27	$\pm$	0,25
<b>5</b>	4,74	$\pm$	0,07	4,72	$\pm$	0,09	3,15	$\pm$	0,29
<b>6</b>	4,64	$\pm$	0,04	4,63	$\pm$	0,09	3,06	$\pm$	0,28
<b>7</b>	4,52	$\pm$	0,04	4,56	$\pm$	0,08	2,98	$\pm$	0,30
<b>8</b>	4,45	$\pm$	0,06	4,47	$\pm$	0,08	2,90	$\pm$	0,33
<b>9</b>	4,35	$\pm$	0,06	4,39	$\pm$	0,08	2,83	$\pm$	0,32
<b>10</b>	4,27	$\pm$	0,08	4,30	$\pm$	0,09	2,82	$\pm$	0,31
<b>11</b>	4,18	$\pm$	0,08	4,21	$\pm$	0,07	2,73	$\pm$	0,26
<b>12</b>	4,12	$\pm$	0,11	4,16	$\pm$	0,07	2,71	$\pm$	0,26
<b>13</b>	4,06	$\pm$	0,12	4,11	$\pm$	0,09	2,66	$\pm$	0,28
<b>14</b>	3,98	$\pm$	0,10	4,04	$\pm$	0,09	2,62	$\pm$	0,29
<b>15</b>	3,88	$\pm$	0,13	3,96	$\pm$	0,10	2,58	$\pm$	0,26
<b>16</b>	3,77	$\pm$	0,15	3,86	$\pm$	0,12	2,55	$\pm$	0,26
<b>17</b>	3,69	$\pm$	0,16	3,75	$\pm$	0,10	2,50	$\pm$	0,30
<b>18</b>	3,58	$\pm$	0,18	3,60	$\pm$	0,12	2,43	$\pm$	0,30
<b>19</b>	3,47	$\pm$	0,20	3,40	$\pm$	0,16	2,28	$\pm$	0,24
<b>20</b>	3,20	$\pm$	0,29	3,08	$\pm$	0,17	1,98	$\pm$	0,32

**Tabla 5:** (Continuación) Longitudes relativas y absolutas de los complementos haploides de *Polybetes pythagoricus*, *P. rapidus* y *P. punctulatus*.

	<i>P. rapidus</i>						<i>P. punctulatus</i>					
	hembras						hembras					
	longitud relativa (%)			longitud absoluta (µm)			longitud relativa (%)			longitud absoluta (µm)		
	$\bar{x}$	$\pm$	DS	$\bar{x}$	$\pm$	DS	$\bar{x}$	$\pm$	DS	$\bar{x}$	$\pm$	DS
<b>X<sub>1</sub></b>	6,63	$\pm$	0,23	4,55	$\pm$	0,46	6,80	$\pm$	0,32	4,66	$\pm$	0,09
<b>X<sub>2</sub></b>	6,16	$\pm$	0,24	4,11	$\pm$	0,38	6,12	$\pm$	0,35	4,31	$\pm$	0,23
<b>1</b>	5,73	$\pm$	0,24	3,81	$\pm$	0,35	5,77	$\pm$	0,28	3,93	$\pm$	0,39
<b>2</b>	5,31	$\pm$	0,07	3,56	$\pm$	0,35	5,35	$\pm$	0,23	3,43	$\pm$	0,16
<b>3</b>	5,06	$\pm$	0,08	3,41	$\pm$	0,25	5,04	$\pm$	0,15	3,34	$\pm$	0,19
<b>4</b>	4,92	$\pm$	0,10	3,32	$\pm$	0,28	4,83	$\pm$	0,08	3,15	$\pm$	0,15
<b>5</b>	4,81	$\pm$	0,08	3,24	$\pm$	0,26	4,74	$\pm$	0,07	3,02	$\pm$	0,09
<b>6</b>	4,71	$\pm$	0,06	3,18	$\pm$	0,25	4,63	$\pm$	0,09	2,93	$\pm$	0,10
<b>7</b>	4,64	$\pm$	0,06	3,13	$\pm$	0,25	4,57	$\pm$	0,08	2,89	$\pm$	0,09
<b>8</b>	4,56	$\pm$	0,06	3,06	$\pm$	0,20	4,46	$\pm$	0,09	2,86	$\pm$	0,09
<b>9</b>	4,50	$\pm$	0,07	3,00	$\pm$	0,18	4,40	$\pm$	0,09	2,83	$\pm$	0,08
<b>10</b>	4,43	$\pm$	0,06	2,96	$\pm$	0,18	4,33	$\pm$	0,09	2,78	$\pm$	0,09
<b>11</b>	4,35	$\pm$	0,06	2,93	$\pm$	0,17	4,28	$\pm$	0,08	2,67	$\pm$	0,08
<b>12</b>	4,25	$\pm$	0,07	2,89	$\pm$	0,17	4,21	$\pm$	0,08	2,59	$\pm$	0,04
<b>13</b>	4,18	$\pm$	0,07	2,83	$\pm$	0,15	4,14	$\pm$	0,07	2,54	$\pm$	0,01
<b>14</b>	4,08	$\pm$	0,09	2,77	$\pm$	0,15	4,09	$\pm$	0,07	2,48	$\pm$	0,04
<b>15</b>	3,96	$\pm$	0,10	2,64	$\pm$	0,15	4,01	$\pm$	0,07	2,46	$\pm$	0,04
<b>16</b>	3,83	$\pm$	0,10	2,53	$\pm$	0,13	3,95	$\pm$	0,05	2,37	$\pm$	0,05
<b>17</b>	3,69	$\pm$	0,10	2,48	$\pm$	0,09	3,86	$\pm$	0,05	2,30	$\pm$	0,04
<b>18</b>	3,56	$\pm$	0,11	2,43	$\pm$	0,14	3,68	$\pm$	0,10	2,24	$\pm$	0,05
<b>19</b>	3,42	$\pm$	0,13	2,34	$\pm$	0,15	3,51	$\pm$	0,07	2,14	$\pm$	0,06
<b>20</b>	3,20	$\pm$	0,12	2,13	$\pm$	0,31	3,23	$\pm$	0,11	1,80	$\pm$	0,03

**Tabla 6:** Distribución de los bivalentes en diacinesis y frecuencia de los distintos tipos de prometafases I y de metafase I en las tres especies de *Polybetes*.

## A) Diacinesis

Especie	Nº de células analizadas	Disposición de los bivalentes (II) en %			Nº de II agrupados
		2 grupos compactos	1 grupo laxo	homogéneo	
<i>P. pythagoricus</i>	83	37,7	50,6	15,7	7 a 13
<i>P. rapidus</i>	39	46,1	15,4	38,5	7 a 13
<i>P. punctulatus</i>	24	29,2	62,5	8,3	5 a 14

## B) Prometafase I (PM I) y Metafase I (M I)

Especie	Nº de células analizadas en PM I	PM I Polarizada (%)	PM I Transición (%)	PM I Semiplena (%)	M I
<i>P. pythagoricus</i>	24	0	45,8	54,2	17
<i>P. rapidus</i>	44	6,8	54,6	38,6	25
<i>P. punctulatus</i>	41	17,1	63,4	19,5	18

**Tabla 7:** Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de prometafase I en *Polybetes pythagoricus*.

A) Prometafase de transición

Célula	Plano		
	Superior	Medio	Inferior
C1	$5+X_1X_2$	6	9
C2	$11+X_1X_2$	4	5
C3	$8+X_1X_2$	6	6
C4	9	$4+X_1X_2$	7
C5	$7+X_1X_2$	6	7
C6	7	$5+X_1X_2$	8
C7	$7+X_1X_2$	10	3
C8	$4+X_1X_2$	3	13
C9	2	$13+X_1X_2$	5
C10	$9+X_1X_2$	2	9
C11	7	$12+X_1X_2$	1

B) Prometafase semiplena

Célula	Plano	
	Polo	Ecuador
C1	$4+X_1X_2$	16
C2	5	$15+X_1X_2$
C3	2	$18+X_1X_2$
C4	1	$19+X_1X_2$
C5	$1+X_1X_2$	19
C6	$3+X_1X_2$	17
C7	4	$16+X_1X_2$
C8	$5+X_1X_2$	15
C9	3	$17+X_1X_2$
C10	3	$17+X_1X_2$
C11	3	$17+X_1X_2$
C12	$6+X_1X_2$	14
C13	$6+X_1X_2$	14



**Tabla 8:** Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de prometafase I en *Polybetes rapidus*.

A) Prometafase de transición

Célula	Plano		
	Superior	Medio	Inferior
C1	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	6
C2	7	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4
C3	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	6
C4	9	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8
C5	7+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	10
C6	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	7
C7	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5	12
C8	10	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	7
C9	11	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3
C10	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	9	1
C11	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6	4
C12	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6	8
C13	5	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	2
C14	8	8+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4
C15	2	16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	2
C16	4	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5
C17	6	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5
C18	7	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	2
C19	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8	6
C20	11	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5
C21	2	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5
C22	3	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6
C23	1+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	12	7
C24	4	15+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	1

**Tabla 8:** (Continuación) Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de prometafase I en *Polybetes rapidus*.

B) Prometafase semiplena

Célula	Plano	
	Polo	Ecuador
C1	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	16
C2	7	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C3	8+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	12
C4	7	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C5	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	11
C6	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	9
C7	4+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	16
C8	2	18+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C9	5	15+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C10	4	16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C11	14	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C12	4	16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C13	10	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C14	1	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C15	3+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	17
C16	2	18+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>
C17	4	16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>

**Tabla 9:** Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de prometafase I en *Polybetes punctulatus*.

A) Prometafase de transición

Célula	Plano		
	Superior	Medio	Inferior
C1	10	2+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8
C2	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	1	6
C3	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5	10
C4	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	1	6
C5	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4	7
C6	8+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	7	5
C7	9	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6
C8	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5	6
C9	10	2+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8
C10	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8	2
C11	8	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6
C12	7	2+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	11
C13	7+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	10
C14	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	7
C15	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	5	6
C16	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	12
C17	6	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	8
C18	1	17+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	2
C19	10	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4
C20	7+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	9	4
C21	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	6	3
C22	4	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4
C23	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	4	6
C24	8+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	7	5
C25	6	5+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	9
C26	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	3	11

**Tabla 9:** (Continuación) Distribución de los bivalentes y los cromosomas sexuales en los distintos planos de prometafase I en *Polybetes punctulatus*.

B) Prometafase semiplena

Célula	Plano	
	Polo	Ecuador
C1	$2+X_1X_2$	18
C2	$10+X_1X_2$	10
C3	$4+X_1X_2$	16
C4	5	$15+X_1X_2$
C5	3	$17+X_1X_2$
C6	$3+X_1X_2$	17
C7	$2+X_1X_2$	18
C8	4	$16+X_1X_2$

**Tabla 10:** Características cariotípicas y procedencia de las especies haploginas analizadas citogenéticamente.

Familia	Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<b>Filistatidae</b>					
	<i>Kukulcania hibernalis</i> (Hentz 1842)	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
	<i>Filistata</i> sp.		?+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y		Král y col. 2004
<b>Dysderidae</b>					
	<i>Dysdera crocata</i> C.L.Kock 1838	11	5+X0	Argentina	Rodríguez Gil y col. 2002a, <b>ESTE TRABAJO</b>
	<i>D. aff. crocata</i> 1		4+X0	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
	<i>D. aff. crocata</i> 2	7	3+X0	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
	<i>Dysdera crocata</i>		?+X0	Uruguay	Benavente & Wettstein 1977b, 1978, 1980b, Benavente 1982 (sub <i>D. crocata</i> )
	<i>D. magna</i> Keyserling 1877	9	4+X0	Uruguay	Díaz & Sáez 1966a, 1966b
<b>Segestriidae</b>					
	<i>Ariadna boesenbergi</i> Keyserling 1877	9	4+X0	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
	<i>A. mollis</i> (Holmberg 1876)	9	4+X0	Uruguay	Díaz & Sáez 1966a, 1966b
	<i>A. lateralis</i> Karsch 1881	7	3+X0	Japón	Suzuki 1954
	<i>S. ruficeps</i> Guerin 1832	14	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Uruguay	Díaz & Sáez 1966b
			?+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Uruguay	Benavente & Wettstein 1978, 1980a, Benavente 1982 (sub <i>Segestria florentina</i> )
	<i>S. senoculata</i> Linne 1758	14	6+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Japón	Hackman com. pers. en Suzuki 1954
<b>Pholcidae</b>					
	<i>Artema atlanta</i> Walckenaer 1837	32 34 h	15+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	India	Sharma & Parida 1987, Parida & Sharma 1987b (sub <i>A. atlanta</i> sic!)
	<i>Crossopriza lyoni</i> (Blackwell 1867)	23 24 h	11+X0	India Brasil	Sharma & Parida 1987, Parida & Sharma 1987b, De Olivera y col. 2003
		24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	India	Sharma y col. 1959
		25	12+X0	India	Srivastava & Shukla 1986

**Tabla 10:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies haploginas analizadas citogenéticamente.

Familia Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<b>Pholcidae</b>				
<i>Crossopriza lyoni</i> (Blackwell 1867)	27	13+X0	India	Bole-Gowda 1953, 1958
<i>Mesabolivar luteus</i> Keyserling 1891	15 16 h	7+X0	Brasil	De Araujo y col. 2005a
<i>Micropholcus fauroti</i> Simon 1887	17	8+X0	Brasil	De Araujo y col. 2005a
<i>Pholcus manuei</i> Gertsch 1937	25	(24+X0)*	China	Wang y col. 1997 (Sub <i>P. affinis</i> )
<i>P. crypticolens</i> Bösenberg & Strand 1906	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Japón	Suzuki 1954
<i>P. phalangioides</i> Bösenberg & Strand 1906	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
<i>Pholcus</i> sp.	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	India	Sharma & Parida 1987
<i>Physocyclus californicus</i> Chamberlin & Gertsch 1929	15	7+X0	EE.UU.	Cokendolpher 1989
<i>P. enaulus</i> Crosby 1926	15 16 h	7+X0	EE.UU	Cokendolpher 1989
<i>P. globosus</i> (Taczanowski 1874)	15 /30	7+X0	Brasil	De Olivera y col. 2003
<i>Physocyclus</i> sp.	15 16 h	7+X0	EE.UU	Cokendolpher & Brown 1985
<i>Spermophora senoculata</i> (Dugès 1836)		?+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	EE.UU	Painter 1914 (sub <i>Spermaphora meridionalis</i> ) (sic!)
Sin especificar		?+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	?	Král y col. 2004
<b>Leptonetidae</b>				
<i>Leptoneta</i> sp.		?+XY		Král y col. 2004
<b>Sicariidae</b>				
<i>Loxosceles amazonica</i> Gertsch 1967	23	(20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<i>L. gaucho</i> Gertsch 1967	23 24 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Brasil	De Oliveira 1998, De Araujo y col. 2003
<i>L. hirsuta</i> Mello-Leitão 1931	23	(20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<i>L. intermedia</i> Mello-Leitão 1934	23	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Brasil	Sbalqueiro y col. 1998, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, De Araujo y col. 2003
<i>L. laeta</i> (Nicolet 1849)	23 24	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y	Perú, Brasil, Argentina	Silva 1988, De Oliveira 1998, Silva y col. 2002, De Araujo y col. 2003 <b>ESTE TRABAJO</b>

**Tabla 10:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies haploginas analizadas citogenéticamente.

Familia Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<b>Sicariidae</b>				
<i>L. puortoi</i> Martins, Knysak & Bertani, 2002	23	(20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<i>L. reclusa</i> Gertsch & Mulaik 1940	18 20 h		EE.UU	Tugmon y col. 1990
<i>L. rufescens</i> (Dufour 1820)	19	(16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Portugal	Král, <i>comunicación personal</i>
<i>L. similis</i> Moenkhaus 1898	23	(20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<i>L. spinulosa</i> Purcell 1904	21	(18+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Sudafrica	Král, <i>comunicación personal</i>
<i>Loxosceles</i> sp.1	20		Brasil	Beçak & Beçak 1960 (sub <i>L. rufescens</i> )
<i>Loxosceles</i> sp.2	20		Uruguay	Beçak & Beçak 1960 (sub <i>L. rufipes</i> )
<i>Loxosceles</i> sp.3	20	9+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 0	Uruguay	Díaz & Sáez 1966b (sub <i>L. rufipes</i> )
<i>Sicarius tropicus</i> (Mello-Leitão, 1936)	19	(16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> Y)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<b>Scytodidae</b>				
<i>Scytodes fusca</i> Walckenaer, 1837	31 32 h	15+X0	Brasil	De Araujo y col. 2003, 2005c
<i>S. globula</i> Nicolet 1849	13	6+X0	Uruguay, Argentina	Díaz & Sáez 1966a, 1966) (sub <i>S. maculata</i> ) <b>ESTE TRABAJO</b>
<i>S. itapevi</i> Brescovit & Rheims, 2000	17 18 h	8+X0	Brasil	De Araujo y col. 2005c
<i>S. univittata</i> Simon, 1882	31	(30+X0)*	Brasil	De Araujo y col. 2003
<i>Scytodes</i> sp.	13	6+X0	Brasil	De Araujo y col. 2005c

\* Las fórmulas cromosómicas entre paréntesis corresponden a los complementos diploides de machos

**Tabla 11:** Características cariotípicas y procedencia de las especies de Lycosidae estudiadas citogenéticamente

Espece	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Allocosa georgicola</i> (Walckenaer 1837)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Wise 1983, 1984 (sub <i>Lycosa georgicola</i> ); Wise & Shaw 1984 (sub <i>Lycosa georgicola</i> )
<i>Alopecosa aculeata</i> (Clerck 1757)		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Tarentula aculeata</i> )
<i>A. albofasciata</i> (Brullé 1832)		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Israel	Gorlova y col. 1997
<i>A. pulverulenta</i> (Clerck 1757)		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Tarentula pulverulenta</i> )
<i>Anomalomma</i> sp.	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma y col. 1958
<i>Anomalosa harishi</i> (Dyal 1935)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1961, 1963 (sub <i>Anomalomma harishi</i> )
<i>Arctosa alpigena</i> (Doleschall 1852)	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948
<i>A. leopardus</i> (Sundevall 1833)	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948
<i>Arctosa</i> sp.	28 30 h	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1960, 1963
<i>Crocodilosa leucostigma</i> (Simon 1885)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa leucostigma</i> )
<i>Evippa praelongipes</i> (O.P.-Cambridge 1870)	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India Israel	Sharma y col. 1958; Gorlova y col. 1997
<i>Gladicosa pulchra</i> (Keyserling 1877)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Montgomery 1905 (sub <i>Lycosa insopita</i> ); Gowan 1985 (sub <i>Lycosa insopita</i> )
<i>Hippasa agelenoides</i> (Simon 1884)	28 24	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India India	Bole-Gowda 1953, Sharma y col. 1958
<i>H. madhuae</i> Tikader & Malhotra 1980	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Parida y col. 1986
<i>H. olivacea</i> (Thorell 1887)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Parida & Sharma 1987a, b; Sharma & Parida 1987
<i>H. pisaurina</i> Pocock 1900	26 28	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India India	Mittal 1960, 1963 Srivastava & Shukla 1986
<i>Hippasa</i> sp.	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Parida & Sharma 1987b; Sharma & Parida 1987
<i>Hogna ammophila</i> (Wallace 1942)		11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Gowan 1985 (sub <i>Lycosa ammophila</i> )
<i>H. helluo</i> (Walckenaer 1837)		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Gowan 1985 (sub <i>Lycosa helluo</i> )
<i>H. himalayensis</i> (Gravely 1924)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1962, 1963 (sub <i>Lycosa himalayensis</i> )



**Tabla 11:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies de Lycosidae estudiadas citogenéticamente

Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Hogna lenta</i> (Hentz 1844)		11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Gowan 1985 (sub <i>Lycosa lenta</i> )
<i>Hygrolycosa rubrofasciata</i> (Ohlert 1865)	20 22 h		Rusia	Gorlov y col. 1995
<i>Lycosa barnesi</i> Gravely 1924	27	13+X	India	Srivastava & Shukla 1986
<i>L. bistrriata</i> Gravely 1924	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Bole-Gowda 1953, 1958
<i>L. carmichaeli</i> Gravely 1924	28 22	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India India	Mittal 1961, Mittal 1963 Srivastava & Shukla 1986
<i>Lycosa</i> cf. <i>praegrans</i> C. L. Koch 1878		10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Israel	Gorlova y col. 1997 (sub <i>Lycosa</i> cf. <i>nordmanni</i> )
<i>L. chaperi</i> Simon 1885	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1962, 1963
<i>L. coelestis</i> L. Koch 1878	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón	Suzuki 1954
" <i>Lycosa</i> " <i>erythrognatha</i> Lucas 1836	22 24 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay Brasil Argentina	Díaz & Sáez 1966a*, 1966b*, De Oliveira 1998, Chemisquy 2005 <b>ESTE TRABAJO</b>
<i>L. madani</i> Pocock 1901	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1962, 1963
<i>L. nigrotibialis</i> Simon 1884	28 24	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India India	Mittal 1961, 1963 Srivastava & Shukla 1986
<i>L. nordenskjoldi</i> Tullgren 1905		9+X	Uruguay	Díaz & Sáez 1966a, 1966b* (sub <i>Lycosa nordensköldii</i> )
" <i>Lycosa</i> " <i>pampeana</i> Holmberg, 1876		10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
<i>L. sericovittata</i> Mello-Leitao 1939	22 26 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Brasil	De Oliveira 1998
<i>L. thorelli</i> (Keyserling 1877)	22 24 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay	Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980, Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981
<i>Lycosa</i> sp.1	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Bole-Gowda 1953, 1958
<i>Lycosa</i> sp.2	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japan	Suzuki 1954
<i>Lycosa</i> sp.3	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma y col. 1958
<i>Lycosa</i> sp.4		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>		Sokolov 1960b
<i>Lycosa</i> sp.5		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1961 (sub <i>Lycosa</i> sp. nov.)
<i>Lycosa</i> sp.6	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1962, 1963
<i>Lycosa</i> sp.7	22 24 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay	Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980
<i>Lycosa</i> sp.8	23	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Uruguay	Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981 (sub <i>Lycosa</i> sp.2 ( <i>thorelli</i> group))
<i>Lycosa</i> sp.9	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay	Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981 (sub <i>Lycosa</i> sp.3)

**Tabla 11:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies de Lycosidae estudiadas citogenéticamente

Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Lycosa</i> sp.10	18	8+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa</i> sp.I)
<i>Lycosa</i> sp.11	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa</i> sp.II)
<i>Lycosa</i> sp.12	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Parida & Sharma 1987a, 1987b, Sharma & Parida 1987 (sub <i>Lycosa</i> sp.1)
<i>Lycosa</i> sp.13	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Parida & Sharma 1987b, Sharma & Parida 1987 (sub <i>Lycosa</i> sp.2)
<i>Margonia himalayensis</i> (Gravely 1924)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1961, 1963 (sub <i>Venonia himalayensis</i> )
<i>Ocyale kumari</i> Dyal 1935	28	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma y col. 1958
<i>Pardosa agrestis</i> (Westring 1861)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Rusia	Gorlov y col. 1995
<i>P. agricola</i> (Thorell 1856)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 15(MII) h	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Lycosa fluviatilis</i> )
<i>P. amentata</i> (Clerck 1757)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Lycosa paludicola</i> , sub <i>Lycosa saccata</i> ) Sokolov 1960b
<i>P. astrigera</i> L. Koch 1878	28 30 h	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón	Suzuki 1954 (sub <i>Lycosa cinereofusca</i> , sub <i>Lycosa T-insignita</i> ); Matsumoto 1977 (sub <i>Pardosa T-insignita</i> ); Kageyama y col. 1978
<i>P. basiri</i> (Dyal 1935)	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1960, Mittal 1963
<i>P. birmanica</i> Simon 1884	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Bole-Gowda 1953, 1958 (sub <i>Lycosa birmanica</i> ); Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa birmanica</i> ); Parida & Sharma 1987a, 1987b); Sharma & Parida 1987; Datta & Chatterjee 1989
<i>P. fletcheri</i> (Gravely 1924)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa fletcheri</i> )
<i>P. lahorensis</i> Dyal 1935	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma y col. 1958
<i>P. laura</i> Karsch 1879	28 30 h	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón	Kageyama y col. 1978
<i>P. leucopalpis</i> Gravely 1924	28 24	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India India	Bole-Gowda 1953, 1958; Mittal 1963, Srivastava & Shukla 1986
<i>P. lugubris</i> (Walckenaer 1802)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Rusia	Gorlov y col. 1995
<i>P. monticola</i> (Clerck 1757)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Lycosa monticola</i> )
<i>P. mulani</i> (Dyal 1935)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma y col. 1958

**Tabla 11:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies de Lycosidae estudiadas citogenéticamente

Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Pardosa oakleyi</i> Gravely 1924	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986
<i>P. palustris</i> (Linnaeus 1758)	24 28	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia Rusia	Hackman 1948 (sub <i>Lycosa tarsalis</i> ) Gorlov y col. 1995
<i>P. plumipes</i> (Thorell 1875)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Rusia	Gorlov y col. 1995
<i>P. pseudoannulata</i> (Bösenberg & Strand 1906)	28 30 h	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón India	Suzuki 1954 (sub <i>Lycosa pseudoannulatus</i> ); Kageyama y col. 1978 (sub <i>Lycosa pseudoannulata</i> ) Bole-Gowda 1953, 1958 (sub <i>Lycosa annandalei</i> ); Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa annandalei</i> )
<i>P. pullata</i> (Clerck 1757)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948 (sub <i>Lycosa pullata</i> )
<i>P. sumatrana</i> (Thorell 1890)	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma 1961 (sub <i>Lycosa sumatrana</i> ); Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa sumatrana</i> )
<i>Pardosa</i> sp.1		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Bole-Gowda 1953, 1958
<i>Pardosa</i> sp.2	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma & Gupta 1956
<i>Pardosa</i> sp.3	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1960
<i>Pirata latitans</i> (Blackwall 1841)	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1962, 1963
<i>P. piraticus</i> (Clerck 1757)	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948
<i>P. procurvus</i> (Bösenberg & Strand 1906)	26 28 h	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón	Kageyama y col. 1978
<i>Pirata subpiraticus</i> (Bösenberg & Strand 1906)	26 28 h	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Japón	Kageyama y col. 1978
<i>P. uliginosus</i> (Thorell 1856)	24	11+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948
<i>Pirata</i> sp.		12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>		Sokolov 1960b
<i>Rabidosa punctulata</i> (Hentz 1844)		13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Gowan 1985
<i>R. rabida</i> (Walckenaer 1837)	28 30 h	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Wise 1983, 1984 (sub <i>Lycosa rabida</i> ); Wise & Shaw 1984 (sub <i>Lycosa rabida</i> ); Tugmon y col. 1990 (sub <i>Lycosa rabida</i> )
<i>Schizocosa communis</i> (Emerton 1885)	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Painter 1914 (sub <i>Lycosa communis</i> )

**Tabla 11:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies de Lycosidae estudiadas citogenéticamente

Especie	2n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Schizocosa crassipes</i> (Walckenaer 1837)	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Hard 1939
<i>S. malitiosa</i> (Tullgren 1905)	22 24 h	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay Argentina	Brum-Zorrilla & Cazenave 1974, Brum-Zorrilla & Postiglioni 1980 (sub <i>Lycosa malitiosa</i> ). <b>ESTE TRABAJO</b>
<i>S. ocreata</i> (Hentz 1844)	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Stratton 1997
<i>S. rovneri</i> Uetz & Dondale 1979		10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Stratton 1997
<i>S. stridulans</i> Stratton 1984		10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	EEUU	Stratton 1997
<i>Schizocosa</i> sp.1	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1960, 1963
<i>Schizocosa</i> sp.2	23	11+X	Uruguay	Postiglioni & Brum-Zorrilla 1981 (sub <i>Lycosa</i> sp.1 ( <i>malitiosa</i> group))
<i>Trochosa punctipes</i> (Gravely 1924)	28	13+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma 1961 (sub <i>Lycosa punctipes</i> )
<i>T. ruricola</i> (De Geer 1778)	26 28 h	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> 14(MI)	Finlandia	Hackman 1948
<i>Trochosa spinipalpis</i> (F.O.P. - Cambridge 1895)	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia	Hackman 1948
<i>Venonia</i> sp.	26	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Mittal 1963
<i>Wadicosa quadrifera</i> (Gravely 1924)	27	13+X	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Lycosa quadrifer</i> )
<i>Xerolycosa miniata</i> (C.L. Koch 1834)	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia Rusia	Hackman 1948 (Gorlov y col. 1995)
<i>Xerolycosa nemoralis</i> (Westring 1861)	26 22	12+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Finlandia Rusia	Hackman 1948, Gorlov y col. 1995

\*: De acuerdo a aclaraciones manuscritas de los autores, realizadas en las separatas  
h: hembras

**Tabla 12:** Características cariotípicas y procedencia de las especies de Sparassidae estudiadas citogenéticamente

Especie	2 n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Delena cancerides</i> Walckenaer 1837 (cariotipo ancestral )	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1985, 1991a, 1991b, Hancock & Rowell 1995
<i>Delena</i> sp.	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>		McIntosh, in (Suzuki 1952)
<i>Heteropoda phasma</i> Simon 1897	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986
<i>H. procera</i> (L. Koch 1867)	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1985a)
<i>H. sexpunctata</i> Simon 1885	21	10+X	India	Bole-Gowda 1952
<i>H. venatoria</i> (Linnaeus 1767)	41 44 h	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India, Japón	Suzuki & Okada 1950, Suzuki 1950b, Bole-Gowda 1952, Srivastava & Shukla 1986
<i>Heteropoda</i> sp. nov.	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1985a
<i>Holconia immanis</i> (L. Koch 1867)	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991a, 1991b (sub <i>Isopoda</i> )
<i>Isopeda vasta</i> (L. Koch 1867)	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991b (sub <i>Isopoda vaster</i> (sic!))
<i>I. villosa</i> L. Koch 1875	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991a, 1991b) (sub <i>Isopoda</i> )
<i>Isopeda</i> sp.	43 46 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1985a (sub <i>Isopoda</i> )
<i>Isopeda</i> sp. nov.	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991b (sub <i>Isopoda</i> )
<i>Isopedella tepperi</i> Hogg 1903	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991b (sub <i>Isopoda</i> )
<i>Micrommata virescens</i> (Clerck 1757)	±35	16+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub> (?)	Finland	Hackman 1948 (sub <i>Micrommata viridissima</i> )
<i>Neosparassus diana</i> (L. Koch 1875)	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1991b (sub <i>Olios</i> )
<i>Olios lamarcki</i> (Latreille 1806)	42	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Bole-Gowda 1952
<i>Olios</i> sp.1	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>		McIntosh, in (Suzuki 1952)
<i>Olios</i> sp.2	43 46 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell, 1985
<i>Parapalystes whiteae</i> (Pocock 1902)	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Mittal 1961, 1966 (sub <i>Palystes</i> )
<i>Pediana regina</i> (L. Koch 1875)	43 46 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell 1985a, 1991b (sub <i>P. regia</i> )
<i>Pediana</i> sp. nov.	43	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Australia	Rowell, 1991b

**Tabla 12:** (Continuación) Características cariotípicas y procedencia de las especies de Sparassidae estudiadas citogenéticamente

Espece	2 n	n (machos)	Procedencia	Referencias
<i>Polybetes punctulatus</i> Mello-Leitão 1944	44 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
<i>P. pythagoricus</i> (Holmberg 1875)	42 44 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Uruguay, Argentina	Díaz & Sáez 1966a, 1966b (sub <i>P. pitagorica</i> (sic!)); <b>ESTE TRABAJO</b>
	40 42 h		Uruguay	Olivera 1978 (sub <i>P. pithagorius</i> (sic!))
<i>P. rapidus</i> (Keyserling 1880)	44 h	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	Argentina	<b>ESTE TRABAJO</b>
<i>Pseudopoda prompta</i> (O. P.-Cambridge 1885)	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Srivastava & Shukla 1986 (sub <i>Heteropoda</i> )
<i>Sinopoda forcipata</i> (Karsch 1881)	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Japón	Suzuki 1952(sub <i>Heteropoda</i> )
<i>Sparassus</i> sp.1	44	21+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma & Parida 1987, (Sub <i>Sparassus</i> sp.A) Parida & Sharma 1987b
<i>Sparassus</i> sp.2	42	20+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma & Parida 1987 (Sub <i>Sparassus</i> sp.B) Parida & Sharma 1987b
<i>Sparassus</i> sp.3	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Sharma & Parida 1987 (Sub <i>Sparassus</i> sp.C) Parida & Sharma 1986, 1987b
<i>Sparassus</i> sp.4	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Sharma & Parida 1987 (Sub <i>Sparassus</i> sp.D) Parida & Sharma 1987b
<i>Sparassus</i> sp.5	22	10+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub>	India	Sharma & Parida 1987 (Sub <i>Sparassus</i> sp.E) Parida & Sharma 1987b
<i>Spariolenus tigris</i> Simon 1880	41	19+X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	India	Bole-Gowda 1952
<i>Thelcticopis severa</i> (L. Koch 1875)	43	Possibly +X <sub>1</sub> X <sub>2</sub> X <sub>3</sub>	Japón	Suzuki 1952 sub <i>Thelcticopis</i> (sic!) Suzuki 1950a

h: hembra

**Tabla 13:** Tipos de mecanismos de determinación del sexo en las familias de arañas analizadas

Familias	Cromosomas sexuales (machos)		
SO Mesothelae			
IO Liphistiomorphae			
Liphistiidae		$X_1X_2O$	
SO Opisththelae			
IO Mygalomorphae			
Atypidae	(X0?)	$X_1X_2O$	$XY - X_1X_2Y$
Dipluridae		$X_1X_2O$	
Theraphosidae		$X_1X_2O$	
IO Araneomorphae			
Hypochilidae			$X_1X_2Y$
Austrochilidae*			
Haplogynae			
Filistatidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2Y$
Sicariidae		( $X_1X_2O$ )	$X_1X_2Y$
Scytodidae	X0		
Leptonetidae			XY
Pholcidae	X0	$X_1X_2O$	$X_1X_2Y$
Segestriidae	X0	$X_1X_2O$	
Dysderidae	X0		
Oonopidae*			
Entelegynae			
Agelenidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Amaurobiidae		$X_1X_2O$	
Anypheidae		$X_1X_2O$	
Araneidae	(X0)	$X_1X_2O$	( $X_1X_2X_3O$ )
Clubionidae	(X0?)	$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Corinnidae		$X_1X_2O$	( $X_1X_2X_3O$ )
Ctenidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Cybaeidae		$X_1X_2O$	
Dictynidae		$X_1X_2O$	

**Tabla 13:** (Continuación) Tipos de mecanismos de determinación del sexo en las familias de arañas analizadas

Eresidae		$X_1X_2O$	
Gnaphosidae		$X_1X_2O$	
Hahniidae		$X_1X_2O$	
Hersiliidae		$X_1X_2O$	
Linyphiidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Lycosidae	XO	$X_1X_2O$	$(X_1X_2X_3O)$
Mimetidae		$X_1X_2O$	
Miturgidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Nesticidae		$X_1X_2O$	
Oecobiidae	(XO)	$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Oxyopidae	XO	$X_1X_2O$	
Philodromidae	(XO)	$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O$
Pisauridae		$X_1X_2O$	
Psecridae		$X_1X_2O$	
Salticidae	XO	$X_1X_2O$	$(X_1X_2X_3O) - X_1X_2X_3Y$
Selenopidae			$X_1X_2X_3O$
Sparassidae	(XO)	$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O - \text{múltiples X-Y}$
Tetragnathidae		$X_1X_2O$	$X_1X_2X_3O - (X_1X_2X_3X_4O)$
Theridiidae		$X_1X_2O$	
Thomisidae	XO	$X_1X_2O$	$(X_1X_2X_3O)$
Trochanteriidae		$X_1X_2O$	
Uloboridae	XO	$X_1X_2O$	$(X_1X_2X_3O)$
Zodariidae	XO	$X_1X_2O$	

Los datos que se encuentran entre paréntesis son de ocurrencia esporádica.

\* Familias analizadas citogenéticamente por Král y col (2004) donde no se informó el complemento cromosómico.





## 7. BIBLIOGRAFÍA



*"Lycosa" pampeana* (Lycosidae)

- Álvares, E. S. S. & A. D. Brescovit. 2003. Revisão taxonômica das espécies brasileiras do gênero *Lycosa* Latreille, 1804 (Araneae: Lycosidae). *IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul (San Pedro, São Paulo, Brasil)*. Programa & Resumos: 85.
- Anónimo. 2002. Arañas para el corazón (Homeopatía). *Salud Vital*. 62:42-42.
- Anónimo. 2004. Producirán tela de araña con biotecnología. <http://axxon.com.ar/mus/Insectos.htm>
- Appels, R.; R. Morris; B. S. Gill & C. E. May. 1998. *Chromosome Biology*. Kluwer Academic Publishers, Boston. xv+401 pp.
- Baldazana, F.; L. Gaudio & G. Viggiani. 1999. Cytotaxonomic studies of *Encarsia Förster* (Hymenoptera: Aphelinidae). *Bulletin of Entomological Research* 89:209-215.
- Barrion, A. A.; D. M. Amalin & C. V. Casal. 1989. Morphology and cytology of the lynx spider *Oxyopes javanus* (Thorell). *Philipp.J.Sci.* 118(3):229-237.
- Beçak, W. & M. L. Beçak. 1960. Constituição cromossômica de duas espécies de aranhas do gênero *Loxosceles*. *Revista Brasileira de Biologia* 20(4):425-427.
- Benavente, R. & R. Wettstein. 1977a. An ultrastructural cytogenetic study on the evolution of sex chromosomes during the spermatogenesis of *Lycosa malitiosa* (Arachnida). *Chromosoma* 64:255-277.
- Benavente, R. & R. Wettstein. 1977b. Evolución de las estructuras nucleares durante la espermatogénesis de *Dysdera crocata* (Arachnida). *III Congreso Latinoamericano de Genética (Uruguay)*. Resúmenes:8.
- Benavente, R. & R. Wettstein. 1978. Ultrastructural cytogenetics of the sex determination mechanisms of araneids. *Rev.Microsc.Elect.* 5:320-321.
- Benavente, R. & R. Wettstein. 1980a. Ultrastructure of an  $X_1X_2X_3$  sex system during spider spermatogenesis. *J.Cell Biol.* 87:40a.
- Benavente, R. & R. Wettstein. 1980b. Ultrastructural characterization of the sex chromosomes during spermatogenesis of spiders having holocentric chromosomes and a long diffuse stage. *Chromosoma* 77:69-82.
- Benavente, R. 1982. Holocentric chromosomes of arachnids: Presence of kinetochore plates during meiotic divisions. *Genetica* 59:23-27.
- Benavente, R.; R. Wettstein & M. Papa. 1982. Ultrastructural analysis of the  $X_1X_2X_3O$  sex chromosome system during the spermatogenesis of *Tegenaria domestica*. *J.Cell.Sci.* 58:411-422.
- Bole-Gowda, B. N. 1950. The chromosome study in the spermatogenesis of two lynx spiders (Oxyopidae). *Proc.Zool.Soc. Bengal* 3:95-107.
- Bole-Gowda, B. N. 1952. Studies on the chromosomes and the sex-determining system in four hunting spiders (Sparassidae). *Proc.Zool.Soc. Bengal* 5:51-70.

- Bole-Gowda, B. N. 1953. Chromosome study of fifteen species of Indian spiders. *Proc. 40 Indian Sci. Congr., Lucknow* 3:179-180.
- Bole-Gowda, B. N. 1958. A study of the chromosomes during meiosis in twenty-two species of Indian spiders. *Proc. Zool. Soc. Bengal* 11:69-108.
- Brum-Zorrilla, N. & A. M. Cazenave. 1974. Heterochromatin localization in the chromosomes of *Lycosa malitiosa* (Arachnida). *Experientia* 30/1:94-95.
- Brum-Zorrilla, N. & A. Postiglioni. 1980. Kariological studies from Uruguayan spiders. I. Banding pattern in chromosomes of *Lycosa* species (Araneae-Lycosidae). *Genetica*. 54:149-153.
- Bruvo-Madaric, B.; B. A. Huber; A. Steinacher & G. Pass. 2005. Phylogeny of pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): Combined analysis using morphology and molecules. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 37:661-673.
- Carandang, R. B. & A. A. Barrion. 1994. Karyotype of the egg chromosomes of *Argiope luzona* (Walck), an orb-weaving spider (Araneae: Araneidae). *Philippine Entomologist* 9(4):443-447.
- Carnoy, J. B. 1885. La Cytodiérèse chez les arthropodes. II. Arachnides. *La Cellule* 1:289-297.
- Chemisquy, M. A. 2005. Caracterización cariotípica y análisis comparativo del desarrollo meiótico normal e irregular de "*Lycosa*" erythrognatha Lucas 1836 (Araneae: Lycosidae)., Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.iii + 64 pp.
- Chemisquy, M. A.; S. G. Rodríguez Gil; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2002. Cromosomas B y meiosis irregular en "*Lycosa*" erythrognatha Lucas 1836 (Araneae: Lycosidae). *Journal of Basic & Applied Genetics (Actas)*:96.
- Chemisquy, M. A.; S. G. Rodríguez Gil; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2003. Cariotipo y caracterización de la heterocromatina de "*Lycosa*" erythrognatha Lucas 1836 (Araneae: Lycosidae). *Journal of Basic & Applied Genetics XV (Supplement 2)*:99.
- Chemisquy, M. A.; S. G. Rodríguez Gil; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2004. Análisis de la meiosis irregular de "*Lycosa*" erythrognatha Lucas 1836 (Araneae: Lycosidae). *Journal of Basic & Applied Genetics XVI (Supplement)*:86 (CA10).
- Chen, S.-H. 1999. Cytological studies on six species of spiders from Taiwan (Araneae: Theridiidae, Psecridae, Uloboridae, Oxyopidae, and Ctenidae). *Zoological Studies* 38 (4):423-434.
- Coddington, J. A. & H. W. Levi. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematic* 22:565-592.
- Cokendolpher, J. 1989. Karyotypes of three spider species (Araneae: Pholcidae: *Physocyclus*). *Journal of the New York Entomological Society* 97(4):475-478.
- Cokendolpher, J. & J. D. Brown. 1985. Air-dry method for studying chromosomes of insects and arachnids. *Entomol. News* 96(3):114-118.

- Datta, S. N. & K. Chatterjee. 1988. Chromosome and sex determination in 13 araneid spiders of North-Eastern India. *Genetica* 76(2):91-99.
- Datta, S. N. & K. Chatterjee. 1989. Study of meiotic chromosomes of four hunting spiders of north eastern India. *Perspect.Cytol.Genet.* 6:417-424.
- Datta, S. N. & K. Chatterjee. 1992a. Chromosomes and sex determination in three species of spinner spiders from northeastern India. *Cell and Chromosome Research* 15(2):64-69.
- Datta, S. N. & K. Chatterjee. 1992b. Meiotic behaviour of chromosomes in two higher web weaver spiders. *Perspect.Cytol.Genet.* 7:851-860.
- De Araujo, D.; D. M. Cella; R. Martins; A. D. Brescovit & I. Knysak. 2003. Evolução caritípica em Sicariidae e Scytodidae (Araneomorphae: Haplogyna). *IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul (San Pedro, São Paulo, Brasil). Programa & Resumos: 263.*
- De Araujo, D.; D. M. Cella; C. A. Rheims & A. D. Brescovit. 2004. Chromosomal data of two pholcids (Araneomorphae, Haplogynae): a new diploid number and the first cytogenetical record in the New World clade. *16<sup>th</sup> International Congress of Arachnology. Ghent. Abstracts:207.*
- De Araujo, D.; A. D. Brescovit; C. A. Rheims & D. M. Cella. 2005a. Chromosomal data of two pholcids (Araneae, Haplogynae): a new diploid number and the first cytogenetical record for the new world clade. *The Journal of Arachnology* 33:591-596.
- De Araujo, D.; D. M. Cella & A. D. Brescovit. 2005b. Cytogenetic analysis of the neotropical spider *Nephilengys cruentata* (Araneomorphae, tetragnathidae): Standard staining, Nors, C-Bands and base-specific fluorochromes. *Braz.J.Biol.* 65(2):193-202.
- De Araujo, D.; D. M. Cella & A. D. Brescovit. 2005c. Variabilidade cromossômica em três espécies de *Scytodes* Latreille, 1804 (Araneae, Haplogynae, Scytodidae). *Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología (Minas, Uruguay).Actas :107.*
- De Oliveira, E. G. 1998. Análise citogenética em 13 espécies de aranhas (Arachnida, Araneae) pertencentes às famílias Ctenidae, Lycosidae, Sicariidae e Theraphosidae., Tesis de Maestría. Universidade Estadual Paulista. Ríó Claro. UNESP.viii+177 pp.
- De Olivera, R. M.; D. M. Cella; A. C. de Jesús & A. D. Brescovit. 2003. Variações cromossômicas numéricas em Pholcidae: intra específica em *Crossopriza lyoni* e intra-individual em *Physocyclus globosus* (Araneomorphae: Haplogynae). *IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul (San Pedro, São Paulo, Brasil). Programa & Resumos: 262.*
- Díaz, M. & F. A. Sáez. 1966a. Investigaciones citogenéticas sobre algunas especies de araneidos uruguayos. *Anales (II) Congreso Latinoamericano de Zoología (San Pablo)* 1:3-9.
- Díaz, M. & F. A. Sáez. 1966b. Karyotypes of South America Araneida. *Mem.do Inst.Butantan.(Simp.Internac.)* 33(1):153-154.

- Gertsch, W. J. 1967. The spider genus *Loxosceles* in South-America (Araneae, Scytodidae). *Bull.American Mus.Nat.Hist.* 136:117-174.
- Giroti, A. M.; D. De Araujo; D. M. Cella & A. D. Brescovit. 2005. Cromossomos de duas espécies de Lycosidea e duas de "Dionycha" (Araneae, Entelegynae) e comparações citogenéticas entre famílias. *Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología (Minas, Uruguay).Actas* :108.
- González, A.; C. L. Scioscia & S. González. 2000. Arañas ponzoñosas. *Revista Museo* 2(13):49-54.
- Gorlov, I. P.; O. Y. Gorlova & D. V. Logunov. 1995. Cytogenetic studies on Siberian spiders. *Hereditas (Lund)* 122(3):211-220.
- Gorlova, O. Y.; J. P. Gorlov; E. Nevo & D. V. Logunov. 1997. Cytogenetic studies on seventeen spiders species from Israel. *Bull.Brit.Arachnol.Soc.* 10(7):249-252.
- Gowan, T. D. 1985. The life history and reproduction of the wolf spider, *Lycosa lenta* Hentz., These, University of Florida. 259 pp.
- Grégory, T. R. & D. P. Shorthouse. 2003. Genome Size of spiders. *Journal of Heredity* 94(4):285-290.
- Gualtieri, A. F. 2004. Algunos aspectos de la biología reproductiva de "*Lycosa erythrognatha* Lucas 1836 (Araneae: Lycosidae).", Tesis de Licenciatura.Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.61 pp.
- Gunnarson, B. & A. Andersson. 1992. Chromosome variation in embryos of the solitary spider, *Pityohyphantes phrygianus*, with skewed sex ratio. *Hereditas (Lund)* 117(1):85-91.
- Hackman, W. 1948. Chromosomen studien an Araneen mit besonderer berucksichtigung der geschlechtschromosomen. *Acta Zoologica Fennica* 54:1-101.
- Hancock, A. J. & D. M. Rowell. 1995. A chromosomal hybrid zone in the Australian huntsman spider, *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). Evidence for a hybridzone near Canberra, Australia. *Australian Journal of Zoology* 43:173-180.
- Hard, W. L. 1939. The spermatogenesis on the Lycosid spider *Schizocosa crassipes* (Walckenaer). *J.Morph.* 65:121-154.
- Hoffmann, A. 2004. El maravilloso mundo de los arácnidos. 1a ed. Fondo de Cultura Económica, S.A. de C.V., México D.F. 166pp.
- John, B. 1990. Meiosis. First ed. Cambridge University Press, Cambridge. xii+396pp.
- Jones, G. H. 1987. Chiasmata, p. 213-244. *In* P. B. Moens [ed.], Meiosis. Academy Press, New York. 244 pp.
- Kageyama, A.; T. Seto & H. Inoue. 1978. Chromosomes of Japanese lycosid spiders. *Chromosome Information Service* 25:26-27.

- Král, J. 2004. Evolution the neo-sex chromosome system in spiders: karyotype analysis of *Tegenaria ferruginea* (Agelenidae) and *Pardosa morosa* (Lycosidae). *16th international Congress of Arachnology. Ghent. Abstracts* :91.
- Král, J.; F. Stahlavský; F. A. C. J. Musilová & C. Ribera. 2004. Evolution of the karyotype and sex chromosome systems in basal araneomorph spiders. *16th International Congress of Arachnology. Ghent. Abstracts*:90.
- Lorite, P.; E. Chica & T. Palomeque. 1996. G-banding and chromosome condensation in the ant, *Tapinoma nigerrimum*. *Chromosome Research* 4:77-79.
- Lucas, S. M.; D. Peccinini-Seale; J. R. Silva & R. Bertani. 1993. Estudo cromossômico em espécies do gênero *Vitalius* (Araneae, Mygalomorphae, Theraphosidae). *Congresso Latino-Americano e Brasileiro de Zoologia*. 92-92. (Citado en Oliveira 1998)
- Maddison, W. P. 1982. XXXY sex chromosomes in males of the jumping spider genus *Pellenes* (Araneae: Salticidae). *Chromosoma*. 85:23-37.
- Maddison, W. P. 1990. Chromosome evolution among the jumping spider (Araneae, Salticidae). *American Arachnology (Newsletter)* 42:11-11.
- Maddison, W. P. 2005. Filogenia molecular de las salticidas (Araneae) y sus implicaciones. *Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología (Minas, Uruguay). Actas*:43.
- Matsumoto, S. 1977. An observation of somatic chromosomes from spider embryocells. *Acta Arachnologica* 27 (special number):167-172.
- Melic, A. 2003. De los jeroglíferos a los tebeos: Los artrópodos en la cultura. *Aracnet* 11. *Bol S.E.A.* 32:325-357.
- Mittal, O. P. 1960. Chromosome number and sex mechanism in twenty species of the Indian spiders. *Research Bulletin of the Panjab University N.S.Sci.* 11(3/4):245-247
- Mittal, O. P. 1961. Chromosome number and sex mechanism in twenty-one species of the India spiders. *Research Bulletin (N.S.) of the Panjab University* 12(3/4):271-273.
- Mittal, O. P. 1962. An analysis of the chromosome complement in five of the Indian spiders belonging to the subfamily Lycosinae. *Proc.49 Indian Sci.Congr.Abstracts* Part III -section VII:349-350.
- Mittal, O. P. 1963. Karyological studies on the Indian spiders. I. A comparative study of the chromosomes and sex determinating mechanism in the family Lycosidae. *Research Bulletin (N.S.) of the Panjab University* 14(1/2):59-86.
- Mittal, O. P. 1964. Karyological studies on the Indian spiders. II. An analysis of the chromosomes during spermatogenesis in five species of spiders belonging to the family Salticidae. *Research Bulletin (N.S.) of the Panjab University* 15(3/4):315-326.
- Mittal, O. P. 1966. Karyological studies on Indian spiders. IV. Chromosomes in relation to taxonomy in Eusprassidae, Selenopidae and Thomisidae. *Genetica* 37:225-234.

- Mittal, O. P. 1984. Karyotype of a spider, *Philodromus* sp. (Thomisidae). *Chromosome Information Service*. 36:20-27.
- Mola, L. M. 2005. ¿Qué nos muestran los cromosomas de los arácnidos?" *Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología (Minas, Uruguay)*. Actas: 6-7.
- Mola, L. M.; A. G. Papeschi; S. G. Rodríguez Gil & C. L. Scioscia. 2002. Los odonatos y las arañas haploginas como modelos de evolución del cariotipo. *V Congreso Argentino de Entomología - Buenos Aires*. Resúmenes :26-29.
- Montgomery, T. H. 1905. The spermatogenesis of *Syrbula* and *Lycosa*, with general consideration upon chromosome reduction and the heterochromosomes. *Proc. Acad. Nat. Sci. Phil.* 57:162-205.
- Olivera, G. 1978. Estudio citogenético en *Polybetes pithagoricus* (Araneomorphae-Sparassidae). *XX Semana Univisitaria Gaucha de Debates Biológicos, Porto Allegre* 24 (Abstracts):251-253.
- Painter, S. 1914. Spermatogenesis in spiders. *Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere* 38:1-101.
- Parida, B. B.; P. K. Mohanty; P. Sahoo & A. Mohapatra. 1986. Studies on spermatocytic chromosomes of an aquatic wolf spider *Hippasa madhuae* Tikader and Malhotra (Lycosidae: Araneae). *Current Sci.* 55(19):997-998.
- Parida, B. B. & G. P. Sharma. 1986. Karyotype and spermatogonia in an Indian hunting spider, *Sparassus* sp. (Sparassidae: Arachnida) with multiple sex chromosomes. *Chromosome Information Service* 40:28-30.
- Parida, B. B. & G. P. Sharma. 1987a. Cytological studies on Indian spiders. I. Meiosis in three species of wolf spiders (Lycosidae: Arachnida). *Caryologia* 40(1-2):89-97.
- Parida, B. B. & G. P. Sharma. 1987b. Chromosome number, sex mechanism and genome size in twenty seven species of Indian spiders. *Chromosome Information Service* 43:11-13.
- Pätau, K. 1948. X-segregation and heterochromasy in the spider *Aranea reaumuri*. *Heredity* 2:77-100.
- Pekár, S. & J. Král. 2001. A comparative study of the biology and karyotypes of two central european Zodariid spiders (Araneae, Zodariidae). *The Journal of Arachnology* 29:345-353.
- Pekár, S.; J. Král; A. Malten & C. Komposch. 2005. Comparison of natural histories and karyotypes of two closely related ant-eating spiders, *Zodarion hamatum* and *Z. italicum* (Araneae, Zodariidae). *Journal of Natural History* 39 (19):1583-1596.
- Piacentini, L. N.; A. F. Gualtieri & C. L. Scioscia. 2002. Redescrición de "*Lycosa*" *erythrognatha* Lucas 1836 y "*L.*" *pampeana* Holmberg 1876 (Araneae: Lycosidae). *III Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur (Córdoba, Argentina)*. Programa y Resúmenes :79.

- Platnick, N. I. [online]. 2006. The world spider catalog, version 6.5 American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>.
- Postiglioni, A. & N. Brum-Zorrilla. 1981. Karyological studies on Uruguayan spiders. II. Sex chromosomes in spiders of the genus *Lycosa* (Araneae-Lycosidae). *Genetica (The Hague)* 56:47-53.
- Reeves, A., y J. Tear. [online]. 2000. Micromesure for Windows. <http://www.colostate.edu/Depts/Biology/Micromesure>.
- Revell, S. H. 1947. Controlled X-segregation in *Tegenaria*. *Heredity* 1:337-347.
- Rezác, M. & J. Král. 2004. Karyotype analysis and achiasmatic meiosis in European species of the genus *Atypus* (Mygalomorpha: Atypidae). *16th international Congress of Arachnology* :262.
- Rodríguez Gil, S. G.; L. M. Mola; A. G. Papeschi & C. L. Scioscia. 2000. Cytogenetic heterogeneity in common Argentine haplogynes spiders. *XXI-International Congress of Entomology, Brazil. Abstract Book 1* :584.
- Rodríguez Gil, S. G.; L. M. Mola; A. G. Papeschi & C. L. Scioscia. 2002a. Cytogenetic heterogeneity in common haplogyne spiders from Argentina (Arachnida, Araneae). *The Journal of Arachnology* 30:47-56.
- Rodríguez Gil, S. G.; L. M. Mola; C. L. Scioscia; L. N. Piacentini & A. F. Gualtieri. 2002b. Aportes citogenéticos para la caracterización de Lycosidae (Arachnida: Araneae) de la Argentina. *V Congreso Argentino de Entomología - Buenos Aires. Resúmenes* :420.
- Rodríguez Gil, S. G.; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2002c. Conocimiento citogenético actual de arañas argentinas (Araneae, Araneomorphae). *III Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur (Córdoba, Argentina). Programa y Resúmenes* :80.
- Rodríguez Gil, S. G.; M. S. Merani; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2003a. Comparación cariotípica de tres especies de *Polybetes* Simon 1897 (Araneae: Sparassidae). *Journal of Basic & Applied Genetics XV (Supplement 2)*:99.
- Rodríguez Gil, S. G.; C. L. Scioscia & L. M. Mola. 2003b. Citogenética de tres especies argentinas de *Polybetes* Simon 1897 (Araneae: Sparassidae). *IV Encontro de Aracnólogos do Cone Sul (San Pedro, São Paulo, Brasil). Programa & Resumos* :264.
- Rodríguez Gil, S.; Scioscia, C. & Mola, L. M. 2005. Análisis meiótico y caracterización de la heterocromatina en machos de *Loxosceles laeta* (Nicolet 1849) (Sicariidae, Araneae). *Primer Congreso Latinoamericano de Aracnología (Minas, Uruguay). Actas*:580
- Rowell, D. M. 1985a. Complex sex-linked fusion heterozygosity in the Australian huntsman spider *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). *Chromosoma* 93:169-176.
- Rowell, D. M. 1985b. Complex sex-linked translocation heterozygosity and its role in the evolution of social behaviour. *J. Genet. Cytol.* 28:168-170.



- Rowell, D. M. 1988. The chromosomal constitution of *Delena cancerides* Walck (Araneae: Sparassidae) and its role in the maintenance of social behaviour. *Aust. Entomol. Soc. Misc. Publ.* 5:107-111.
- Rowell, D. M. 1990. Fixed fusion heterozygosity in *Delena cancerides* Walck. (Araneae: Sparassidae): an alternative to speciation by monobranched fusion. *Genetica (The Hague)* 80:139-157.
- Rowell, D. M. 1991a. Chromosomal fusion and meiotic behaviour in *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). I. Pairing behaviour and X-chromosome segregation. *Genome* 34:561-566.
- Rowell, D. M. 1991b. Chromosomal fusion and meiotic behaviour in *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). II. Chiasma position and its implications for speciation. *Genome* 34:567-573.
- Sbalqueiro, I. J.; S. Linzing; D. D. R. Klisiowicz & O. C. Mangili. 1998. Sistema cromossômico múltiplo de determinação do sexo do tipo  $X_1X_2Y/X_1X_1X_2X_2$  em *Loxosceles intermedia* (Araneae: Loxoscelidae). *Ciência e Cultura (Supl)*:1217-1218. (Citado en Oliveira 1998)
- Scioscia, C. L. 1997. Estudios meióticos en tres especies de *Dendryphantinae neotropicales* (Araneae, Salticidae): *Metaphidippus odiosus*, *Bryantella smaragdus* y *Dendryphantas patagonicus*. *Mendeliana* 12(2):97-103.
- Scioscia, C. L. 2006. Chelicerata, In H. Camacho [ed.], Invertebrados fósiles. 2aEd. Fundación de Historia Natural Félix de Azara y Universidad CAECE, Buenos Aires. (En Prensa).
- Sharma, G. P. 1961. A study on the chromosomes of two lycosid spiders. *Proc.Zool.Soc., Calcuta* 14:33-38.
- Sharma, G. P. & B. L. Gupta. 1956. Cytological studies on the male germ cells of the spider, *Pardosa* sp., with observations under the phase contrast microscope. *Res .Bull.Panjab Univ* 84:5-19.
- Sharma, G. P.; B. L. Gupta & R. Parshad. 1959. Cytological studies on the Indian spiders.III An analysis of the chromosomes in the Male Germ Cells of the Spider *Crossopriza lyoni* (Blackwall), Fam. Pholcidae. *Research Bulletin (N.S.) of the Panjab University* 10(1):49-53.
- Sharma, G. P.; M. S. Jande; M. S. Grewal & R. N. Chopra. 1958. Cytological studies on the Indian spiders. II. Chromosome complement and male meiosis in seven species of the family Lycosidae. *Res .Bull.Panjab Univ.* 156:255-269.
- Sharma, N. N. 1987. Tesis, Utkal University. (Citado en Parida & Sharma 1987)
- Sharma, N. & B. B. Parida. 1987. Study of chromosomes in spiders from Orissa. *Pranikee* 8:71-76.
- Silva, D. 1988. Estudio cariotípico de *Loxosceles laeta* (Araneae: Loxoscelidae). *Revista peruana de Entomología* 31:9-12.
- Silva, R. W.; D. D. R. Klisiowicz; D. M. Cella; O. C. Mangili & I. J. Sbalqueiro. 2002. Differential distribution of constitutive heterochromatin in two species of brown

- spider: *Loxosceles intermedia* and *L. laeta* (Araneae, Sicariidae), from the metropolitan region of Curitiba, PR (Brazil). *Acta Biol.Par.Curitiba* 31:123-136.
- Simó, M. [online]. 2004. ¿Cuáles son nuestras arañas peligrosas? <http://www.mundomatero.com/Florayfauna/peligrosas.html>.
- Sokolov, I. I. 1960a. Studies on nuclear structures in Araneina. I. Karyological peculiarities in spermatogenesis., p. 160-186. *In* M.-L. Nauka [ed.], The problems of cytology and protistology. Academic Press,186pp.
- Sokolov, I. I. 1960b. Studies on nuclear structures in Araneina. I. Karyological peculiarities in spermatogenesis. The problems of protistology and morphology., p. 160-186. *In* M.-L. Nauka [ed.], The problems of cytology and protistology. Academic Press,186pp.
- Solari, A. J. 2004. Genética Humana: fundamentos y aplicaciones en medicina. Tercera ed. Médica Panamerica, Buenos Aires, 556 pp.
- Srivastava, S. C. & S. Shukla. 1986. Chromosome number and sex determining mechanism in forty-seven species of Indian spiders. *Chromosome Information Service* 41:23-26.
- Stratton, G. E. 1997. Investigation of species divergence and reproductive isolation of *Schizocosa stridulans* (Araneae: Lycosidae) from Illinois. *Bull.Brit.Arachnol.Soc.* 10(9):313-321.
- Sumner, A. T. 2003. Chromosomes: organization and function. Blackwell Publishing, Oxford, U.K. vii+287.
- Suzuki, S. 1950a. Spiders with extremely low and high chromosome number. *Jap.J.Genet.* 25:221-222.
- Suzuki, S. 1950b. Sex determining mechanism and karyotypes in spiders. *Zool.Mag.(Tokyo)* 59:31-32.
- Suzuki, S. 1952. Cytological Studies in spiders II. Chromosomal investigation in the twenty two species of spiders belonging to the four families, Clubionidae, Sparassidae, Thomisidae, and Oxyopidae, which constitute Clubionoidea, with special reference to sex chromosomes. *Journal of Science of the Hiroshima University, serie B, Div.1* 13:1-52.
- Suzuki, S. 1954. Cytological studies in Spiders. III. Studies on the chromosomes of fifty-seven species of spiders belonging to seventeen families, with general considerations on chromosomal evolution. *Journal of Science of the Hiroshima University, series B, Div 1* 15:24-150.
- Suzuki, S. & A. Okada. 1950. A study on the chromosomes of a spider, *Heteropoda venatoria*, with special reference to X<sub>1</sub>- , X<sub>2</sub>- and X<sub>3</sub>- chromosomes. *Journal of Science of the Hiroshima University, serie B, Div 1* 11:1-47.
- Tsurusaki, N.; Y. Ihara & T. Arita. 1993. Chromosomes of the funnel-web spider *Agelena limbata* (Araneae: Agelenidae). *Acta Arachnologica* 42(1):43-46.
- Tugmon, C. R.; J. D. Brown & N. V. Horner. 1990. Karyotypes of seventeen USA spider species (Araneae, Araneidae, Gnaphosidae, Loxoscelidae, Lycosidae,

- Oxyopidae, Philodeomidae, Salticidae and Theridiidae). *The Journal of Arachnology* 18:41-48.
- Vitkova, M.; J. Král; W. Traut; J. Zrzavy & F. Marec. 2005. The evolutionary origin of insect telomeric repeats, (TTAGG)<sub>n</sub>. *Chromosome Research* 13:145-156.
- Wang, X.; S. Cui; Z. Yang; J. Wang & Y. Wang. 1997. On karyotype of the *Pholcus affinis* (Aaneide: Pholcidae). *Acta Arachnologica Sinica* 6:19-22. (Citado en De Araujo 2005a)
- Wettstein, R. 1981. Unusual mechanisms of chromosome pairing in Arthropoda. *Int.Cell.Biol.* 1980/81:187-194.
- White, M. J. D. 1940. The origin and evolution of multiple sex-chromosomes mechanisms. *Jour.Genet.* 40:303-336.
- White, M. J. D. 1973. *Animal Cytology and Evolution*. Third ed. Cambridge University Press, Cambridge. 960.pp.
- Wise, D. A. 1983. An electron microscope study of the karyotypes of two wolf spiders. *Canadian J.Genet.Cytol.* 25:161-168.
- Wise, D. A. 1984. The ultrastructure of an intraspindle membrane system in meiosis of spider spermatocytes. *Chromosoma* 90(1):50-56.
- Wise, D. A. & R. G. Shaw. 1984. The mechanism of non-random chromosome segregation in lycosid spiders. *J.Cell Biol.* 99:246a.

