

La existencia de diferencias en el cortejo no garantiza su intervención en el aislamiento reproductor en dos arañas lobo (*Lycosa*, Araneae, Lycosidae)

Carmen Fernández Montraveta, Jesús Ruano Bellido y Jorge González García

Dpto. Psicología Biológica y de la Salud, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, 28049 Madrid, España.
email: carmen.montraveta@uam.es

Recibido: 11 enero 2001; aceptado: 29 abril 2001. Publicación electrónica el 6 de junio de 2001.

Resumen. El cortejo se ha propuesto una y otra vez como una herramienta útil para la clasificación taxonómica en las arañas. Hemos evaluado la validez de las descripciones del cortejo en dos arañas lobo ibéricas (*Lycosa tarentula fasciventris* y *Lycosa* sp., Araneae, Lycosidae), antes consideradas como etoespecies. Algunas de las diferencias interespecíficas previamente descritas resultaron ser barreras de aislamiento sólo parcialmente eficaces, ya que obtuvimos cópulas entre hembras de *L.* sp. y machos de *L. t. fasciventris*. Los machos tardaron más en lograr la inserción de los pedipalpos en las cópulas interespecíficas y ninguna de ellas dio lugar a descendencia viable, lo que sugiere algún tipo de aislamiento mecánico. Además, los machos de *L.* sp. respondieron selectivamente a la seda de las hembras, que también podría jugar algún papel en el aislamiento precopulatorio. Modificamos el catálogo del cortejo, incluyendo los comportamientos de las hembras y las pautas de comportamiento de los machos relacionadas con el manejo de la seda. Aunque redujimos el número de pautas respecto a la descripción anterior, nuestro catálogo fue difícil de aplicar, considerando el relativamente bajo grado de acuerdo entre observadores. Estos resultados cuestionan la aplicabilidad de algunas descripciones de cortejo a la clasificación taxonómica en arañas.

Abstract. Differences in courtship behaviour do not guarantee its role in reproductive isolation in two wolf spiders (*Lycosa*, Araneae, Lycosidae). Courtship has been repeatedly proposed as a useful taxonomic tool in spiders. We assess the validity of courtship descriptions in two Iberian wolf spiders (*Lycosa tarentula fasciventris* and *Lycosa* sp., Araneae, Lycosidae), formerly considered as ethospecies. Some of the previously described interspecies differences turned out to be only partially efficient isolation barriers, as we obtained copulations between *L.* sp. females and *L. t. fasciventris* males. Male pedipalpal insertion during interspecific copulations was delayed, and none of them produced viable offspring, suggesting some kind of mechanical isolation. Moreover, *L.* sp. males responded selectively to female silk, which might also play a role in pre-mating isolation. We modified the courtship catalogue, including female behaviours and male behavioural patterns related to silk managing. Though the number of patterns was reduced compared to the former description, our catalogue was difficult to apply, considering the relatively low inter-observer agreement. These results question the applicability of some courtship descriptions to spider taxonomic classification.

Keywords: Lycosidae; *Lycosa*; *Lycosa tarentula*; courtship; ethospecies; reproductive isolation.

Introducción

El estudio del comportamiento ha representado un porcentaje importante de la investigación realizada en arañas en los últimos años. En el caso del comportamiento de cortejo esta investigación se ha abordado, en su mayor parte, desde la perspectiva de la estereotipia/especificidad, asumiendo que las especies muy próximas diferirán en la ocurrencia o en la secuencia de las pau-

tas de cortejo de los machos y que existirá una notable correspondencia entre éste y las preferencias de las hembras (Robinson, 1982). En algunos estudios se han analizado en detalle estas premisas, investigando el papel de las diferencias de cortejo en el reconocimiento de la especie y el aislamiento reproductor (e.g. Uetz & Denterlein, 1979; Stratton & Uetz, 1981, 1983; Costa & Capocasale, 1984; Suwa, 1984; Barth & Schmitt, 1991; Stratton, 1997; Töpfer-Hofmann *et al.*, 2000).

En muchas familias de arañas, en particular las arañas lobo (*Lycosidae*), el cortejo se desencadena tras el contacto del macho con la seda o con la cutícula de la hembra (Platnick, 1971; Tietjen & Rovner, 1982). Sin embargo, en esta familia, el papel de los estímulos tactoquímicos en el aislamiento reproductor no ha despertado tanto interés como el de otros canales sensoriales, bien porque estos estímulos no siempre constituyen barreras de aislamiento muy efectivas (Costa & Capocasale, 1984; Barth & Schmitt, 1991) o bien porque las diferencias interespecíficas en otras señales (visuales, acústicas o vibratorias) son, comparativamente, mucho más importantes y llamativas (Stratton & Uetz, 1981, 1983, 1986; Uetz & Stratton, 1982; Barth, 1990; Töpfer-Hofmann, *et al.* 2000).

En la península ibérica, se ha descrito el cortejo de las dos especies del género *Lycosa* Latreille, 1804. En *Lycosa tarentula fasciiventris* Dufour, 1835, Fernández-Montraveta & Schmitt (1994) propusieron que las señales vibratorias de cortejo podrían no intervenir en el reconocimiento de la especie, sino en la elección de pareja. Por otro lado, Orta-Ocaña *et al.* (1996) plantearon que, al tratarse de una especie simpátrica y sintópica de *Lycosa* sp. (Parellada, 1998) y no existir diferencias morfológicas entre la genitalia de ambas, otros patrones de cortejo podrían asegurar el aislamiento reproductor y ser utilizados para la determinación de las especies. Describieron diferencias interespecíficas en posturas y movimientos del primer par de patas y en la velocidad de desplazamiento, no en el tamborileo de los palpos (que produce las señales vibratorias), ni en el papel de la seda. En cuanto a ésta, estos autores diferenciaron a ambas especies de una tercera incluida entonces en el género (*Lycosa radiata*) por la ausencia de comportamientos generados por el contacto con la seda.

Esta aparente singularidad se ha demostrado, posteriormente, inexistente (Fernández-Montraveta & Ruano-Bellido 2000). Poco después de alcanzar la madurez sexual, las hembras de ambas especies inician un comportamiento que consiste en el depósito de hilos de seda que, en *L. t. fasciiventris*, actúan como desencadenadores del cortejo de los machos. El papel de la seda en el reconocimiento de la especie y el aislamiento reproductor no está claro, ya que los machos de esta especie responden tanto a la seda homoespecífica como a la heteroespecífica. Sin embargo, este resultado no permite confirmar ni refutar la relación entre la seda y el aislamiento interespecífico. Para ello es necesario analizar cómo responden los machos de *L. sp.* a la seda homo y heteroespecífica. Y, en lo que respecta a las diferencias interespecíficas en el cortejo, es ineludible analizar la respuesta de las hembras a los cortejos homo y heteroespecífico. Estos son los objetivos de este trabajo. Además, y puesto que en la descripción original del cortejo de *L. sp.* se cita la ausencia de comportamientos ligados al contacto con la seda, la consecución de ambos objetivos requiere una nueva catalogación del cortejo de esta especie y una evaluación de la fiabilidad del nuevo catálogo.

Material y Métodos

Todos los animales utilizados en este trabajo fueron capturados en el campo como inmaduros y después mantenidos aislados en el laboratorio hasta su muerte, en recipientes con un nido artificial. Las condiciones de temperatura e iluminación fueron constantes durante todo el periodo y diariamente registramos la muda de los animales para controlar su edad (días desde la maduración) en los experimentos. Los ejemplares de *L. sp.* se capturaron en el Parque Natural del Cabo de Gata-Níjar (Almería), donde ambas especies son simpátricas. Los de *L. t. fasciiventris* proceden de esta misma zona y de Cantoblanco (Madrid). En ambas localidades, las arañas se encuentran en áreas relativamente áridas y de vegetación predominantemente herbácea donde *L. t. fasciiventris*, de tamaño sensiblemente mayor, es la única ocupante obligada de nidos. En las áreas de simpatría pueden coexistir, bajo una misma piedra, al menos los inmaduros de ambas especies.

Seda y señalización en *Lycosa* sp.

Con el fin de analizar la función señalizadora del comportamiento de depósito de seda, medimos su curso temporal de aparición y su relación con la receptividad de las hembras de *L. sp.* Para ello, transferimos a las hembras ($n=11$) a un terrario experimental de 42 cm. de diámetro (ver detalles en Fernández-Montraveta & Ruano-Bellido, 2000) el mismo día de su maduración y, cada 24 horas, registramos visualmente la presencia de hilos de arrastre sobre la superficie del terrario. A continuación colocamos en el terrario a un macho adulto homoespecífico ($n=23$) de más de tres días de edad (tiempo mínimo necesario para que ocurra la inducción espermiática). Grabamos (cámara de vídeo JVC TK-C621, magnetoscopio JVC SVHS HR-S7000, temporizador FOR-A VTG 55) la interacción de la hembra con un macho distinto cada día, hasta dos después de la primera cópula de la hembra. Las observaciones duraron 30 min. o hasta que finalizó la cópula, en caso de que ocurriera. Para evitar la habituación y garantizar la independencia de las observaciones, nunca utilizamos al mismo macho con una periodicidad inferior a 72 horas. Medimos (media \pm sd.) la edad de inicio del comportamiento de señalización con seda de las hembras y su edad de receptividad (ocurrencia de cópula), y analizamos la relación entre ambas variables. Asimismo, describimos las pautas de respuesta de machos y de hembras y elaboramos un catálogo.

Seda y cortejo en *Lycosa* sp.

Para analizar el papel de la seda como desencadenadora del cortejo en *L. sp.* y la selectividad de la respuesta de los machos de esta especie, transferimos a una hembra virgen de *L. sp.* ($n=15$; 6-15 días de edad) al terrario experimental y, veinticuatro horas después, tras registrar la presencia de seda en la superficie del terrario, la retiramos y colocamos a un macho adulto de la misma especie y edad superior a tres días. Durante 10 minutos

Tabla 1. Criterios utilizados para evaluar la validez del catálogo de cortejo en *L. sp.*, teniendo en cuenta tanto la significación del estadístico *kappa* como su valor.

Kappa	Significación	Calificación
Cualquiera	>0,05	INSUFICIENTE
<0,40	Cualquiera	INSUFICIENTE
≥0,40 - ≤0,75	≥0,01 - ≤0,05	REGULAR
≥0,40 - ≤0,60	<0,01	REGULAR
>0,75	≥0,01 - ≤0,05	BUENA
>0,60 - ≤0,75	<0,01	BUENA
>0,75	<0,01	EXCELENTE

grabamos la respuesta del macho y, a partir de estos datos, registramos la ocurrencia del comportamiento de cortejo. En otro ensayo, observamos el comportamiento de los machos de *L. sp.* tras el contacto con la seda de una hembra virgen de *L. t. fasciiventris* de la población de Madrid ($n=10$), que había permanecido en el terrario experimental hasta depositar seda, retirándose inmediatamente antes de introducir al macho. Grabamos en vídeo la respuesta del macho durante 10 minutos, y analizamos la probabilidad de ocurrencia de cortejo en función de la identidad específica de la hembra.

Aislamiento reproductor

Con el fin de analizar si las hembras responden diferencialmente al cortejo de los machos homo y heteroespecíficos, utilizamos un protocolo experimental similar al de los experimentos anteriores (observación de la interacción 24 horas después de haber colocado a la hembra en el terrario) comparando, para cada especie, la respuesta de las hembras ante los machos homo y heteroespecíficos. Para las hembras de *L. sp.*, observamos 12 parejas homoespecíficas y 13 heteroespecíficas y, para las de *L. t. fasciiventris*, 15 parejas homoespecíficas y 9 heteroespecíficas. Utilizamos siempre individuos de *L. t. fasciiventris* de la población de Madrid y, además, observamos a tres parejas homoespecíficas de esta especie procedentes de Almería. En todos los casos grabamos la interacción en vídeo durante 30 minutos o hasta el fin de la cópula y, a partir de este registro, codificamos la respuesta de los machos, la ocurrencia de cortejo, la receptividad de las hembras (medida por la ocurrencia de cópula), la latencia y duración de la cópula y la latencia en la inserción de los palpos. Por último, controlamos la existencia de puesta y su viabilidad. Para ambas especies, comparamos estas variables entre las interacciones homo y heteroespecíficas. Para *L. t. fasciiventris* analizamos, además, las diferencias interpoblacionales.

Validación del catálogo de cortejo de *Lycosa sp.*

Para validar nuestro catálogo, calculamos el grado de acuerdo (coeficiente *kappa*) en su aplicación entre el observador habitual y dos observadores diferentes, uno no entrenado y el otro entrenado. El entrenamiento consistió en un adiestramiento en la codificación de las

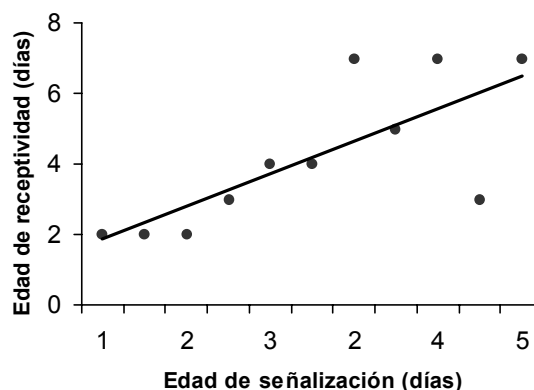


Figura 1. Relación entre la edad de receptividad de las hembras y su edad de inicio del comportamiento de depósito de seda. Existe una pequeña variación en la edad a la que empiezan a señalar, que correlaciona significativamente con la edad en que son receptivas.

pautas, de unas 15 horas, proporcionado por el observador habitual. También evaluamos la coherencia interna de éste, analizando la concordancia entre dos registros efectuados con dos meses de diferencia. Calculamos por separado el coeficiente para cada pauta, a partir del registro de su ocurrencia en 24 intervalos de 5 segundos, elegidos aleatoriamente entre las secuencias en las que la pauta aparecía al menos una vez. Obtuvimos tanto el valor del estadístico como su significación aunque, dadas las dudas sobre la relevancia de k cuando su valor es bajo (Bakeman & Gottman, 1989; Martin & Bateson, 1993), la evaluamos mediante un criterio mixto (Tabla 1).

Resultados

Seda y señalización en *Lycosa sp.*

Al igual que en *L. t. fasciiventris*, todas las hembras de *L. sp.* mostraron el comportamiento de depósito de hilos de arrastre, fijados preferiblemente en hitos elevados sobre el sustrato. Este comportamiento apareció $3,0 \pm 1,26$ días después de la muda de las hembras a adultas, por lo que puede interpretarse como el resultado de un proceso de maduración. Además, ninguna hembra fue receptiva en los días precedentes al inicio de este comportamiento, y existió una relación significativa entre la edad de inicio de la señalización y la edad de receptividad (correlación de rango de Spearman, $r_s=0,540$, $p=0,043$, Fig. 1), lo que indica que la seda está implicada en la señalización de la identidad de la hembra.

El comportamiento de los machos en presencia de esta seda y la respuesta de las hembras durante las interacciones sexuales se puede dividir en dos fases: el comportamiento de búsqueda (Tabla 2) y el comportamiento de cortejo propiamente dicho (Tabla 3; Fig. 2). El cortejo sucede al comportamiento de búsqueda o se alterna con él.

Tabla 2. Denominación y descripción de las pautas de comportamiento de los machos de *Lycosa* sp. que aparecen en la fase denominada "comportamiento de búsqueda".

Pauta	Sexo	Descripción
Contacto con la seda	Macho	El macho toca la seda depositada por la hembra con cualquier parte del tarso de uno o de ambos palpos o del primer par de patas.
Hilado	Macho	Movimiento alternado de dos patas (que pueden ser el primer par o la primera y segunda homolaterales) de adelante hacia atrás, describiendo una trayectoria paralela al plano sagital del animal. El movimiento acompaña al contacto con la seda, al Balanceo (Tabla 3) y, en ocasiones, al desplazamiento.
Rastreo	Macho	Movimiento alternado de los dos palpos sobre el hilo de seda, que consiste en arrastrar el tarso sobre el hilo, describiendo un movimiento semicircular. La cara interna y el extremo distal del palpo mantienen el contacto con la seda. Puede ir o no acompañado de desplazamiento y Elevación del primer par de patas (Tabla 3).
Seguimiento del hilo	Macho	Desplazamiento en la dirección del hilo, con el cuerpo sobre el mismo en una posición simétrica con respecto a las patas y los palpos. Puede ir acompañado de Elevación del primer par de patas (Tabla 3) y/o Contacto con la seda.

Seda y cortejo en *Lycosa* sp.

La seda actúa como desencadenador del comportamiento de búsqueda y cortejo del macho: tras el contacto con ella, el 93,33% de los machos homoespecíficos mostró una respuesta muy estereotipada. Esta respuesta depende de la identidad específica de la hembra: algunos machos exhibieron los comportamientos de búsqueda o de cortejo tras contactar con la seda heteroespecífica, pero su proporción fue significativamente inferior a la observada ante la homoespecífica ($\chi^2_1 = 6,03$, $p \leq 0,05$, Fig. 3).

Aislamiento reproductor

No existieron diferencias cualitativas entre los individuos de *L. t. fasciiventris* procedentes de Almería y

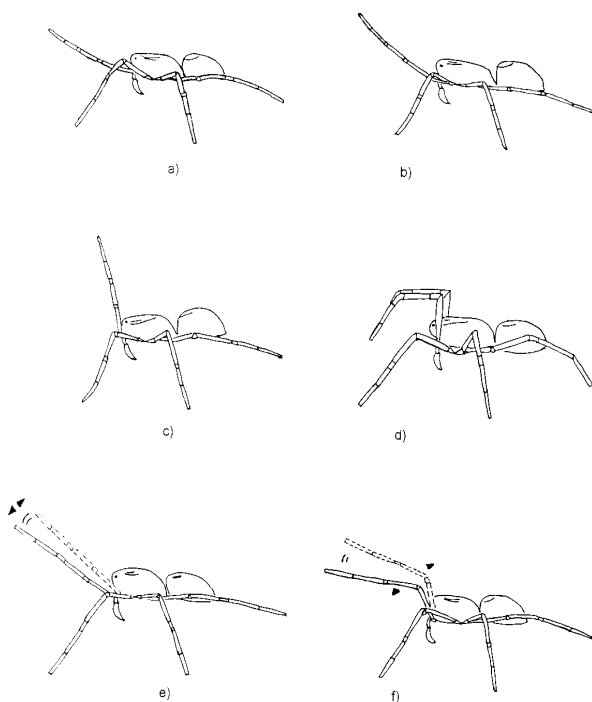


Figura 2. Representación esquemática de algunos movimientos y posturas de las patas característicos del cortejo de *L. sp.* (a), (b) y (c) Elevación, en diferente grado, del primer par de patas. (d) Hiperflexión. (e) Balanceo, (f) Sacudir patas.

Madrid en cuanto al comportamiento de señalización con seda de las hembras, su papel como desencadenador del cortejo o las pautas de cortejo de los machos. En cuanto a las interacciones interespecíficas, la receptividad de las hembras estuvo relacionada con la identidad específica del macho en las dos especies. Sin embargo, la efectividad del cortejo como barrera de aislamiento sólo fue total en *L. t. fasciiventris*. Las hembras de esta especie siempre respondieron al cortejo heteroespecífico atacando al macho (Fig. 4). Por el contrario, un 45% de las hembras de *L. sp.* fue receptiva en las interacciones en las que los machos de *L. t. fasciiventris* cortejaron en respuesta a la seda. Esta proporción fue significativamente inferior a la observada ante los machos homoespecíficos (92,3 %, $n=13$; $\chi^2_1 = 4,26$, $p \leq 0,05$, Fig. 4). Considerando la probabilidad conjunta de que los machos de *L. t. fasciiventris* respondieran a la seda (0,9167) y de que las hembras de *L. sp.* fueran receptivas (0,4545), el comportamiento precopulatorio representó una barrera de aislamiento reproductor sólo parcialmente eficaz. Por el contrario, la probabilidad conjunta de que los machos de *L. sp.* respondieran a la seda y de que las hembras de *L. t. fasciiventris* fueran receptivas fue cero. A diferencia de lo que ocurrió en los cruces homoespecíficos, sólo una de las hembras apareadas en los heteroespecíficos construyó una ooteca, y la puesta no fue viable.

Existen otras diferencias entre las interacciones homo y heteroespecíficas. La respuesta de las hembras fue cualitativamente distinta, ya que no observamos tamborileo de las hembras en interacciones heteroespecíficas, frente a un 54,55% de las interacciones homoespecíficas ($\chi^2_1 = 4,36$, $p = 0,037$). La latencia de la respuesta receptiva no fue distinta en ambos tipos de interacciones ($197,32 \pm 76,79$ seg., $n=5$ y $478,09 \pm 493,03$ seg., $n=11$, respectivamente; U Mann-Whitney, $\zeta = -1,756$, $p = 0,079$), aunque en las heteroespecíficas fue menor. La latencia en la inserción de los palpos de los machos sí fue significativamente mayor en las parejas heteroespecíficas ($184,66 \pm 203,13$ seg., $n=5$ frente a $9,96 \pm 9,21$ seg., $n=11$; U Mann-Whitney, $\zeta = -3,115$,

Tabla 3. Descripción y denominación de las pautas de comportamiento de los machos y de las hembras de *Lycosa* sp. durante la fase denominada "comportamiento de cortejo".

Pauta	Sexo	Descripción
Inmovilidad	Ambos	El animal permanece quieto, con todas las patas apoyadas sobre el sustrato. Puede observarse entre dos pautas si el intervalo entre el final de una y el inicio de la siguiente es superior a cinco segundos.
Aproximación	Ambos	Desplazamiento orientado hacia el otro individuo.
Alejamiento	Ambos	Desplazamiento en dirección opuesta al otro individuo.
Desplazamiento errático	Ambos	Cualquier desplazamiento distinto a Aproximación o Alejamiento, es decir, en cualquier dirección diferente a la de la posición del otro individuo y en cualquier sentido.
Giro	Ambos	Rotación más o menos rápida del animal sin desplazamiento, cambiando la posición del cuerpo con respecto a la inicial.
Contacto	Ambos	El macho o la hembra tocan al otro, generalmente con alguna de sus patas o con los palpos.
Elevación del primer par de patas (Fig. 2a, b, c)	Ambos	Una o ambas patas del primer par se extienden (aunque puede producirse una ligera flexión del fémur) y se elevan, a alturas variables, sobre el sustrato, manteniéndose inmóviles durante un periodo de duración variable.
Hiperflexión (Fig. 2d)	Ambos	Elevación de una o de las dos patas del primer par en la que, además, el fémur y el metatarso están flexionados. El metatarso forma un ángulo de 90-135° con respecto a la tibia, de forma que se orienta en la misma dirección y sentido que el fémur. El tarso puede estar o no en contacto con el sustrato.
Balaceo (Fig. 2e)	Macho	Movimiento lento y parsimonioso de una o de ambas patas del primer par. Se inicia con una flexión de la articulación fémur-patela+ tibia, seguida de la elevación y retroceso de la pata y posteriormente su descenso. La oscilación arriba-abajo es de pequeña amplitud y puede repetirse varias veces. Se diferencia de "Sacudir Patas" por la rapidez de la oscilación.
Sacudir patas (Fig. 2f)	Macho	Movimiento muy rápido, generalmente de una o de las dos patas del primer par, que oscilan espasmódicamente, con pequeña amplitud y de arriba hacia abajo, sin que lleguen a tocar el sustrato. Puede ejecutarse con la pata completamente extendida o flexionada en la articulación fémur-patela.
Sacudir patas-Avance	Macho	Movimiento similar al anterior pero más complejo y variable, asociado de forma continua a un comportamiento locomotor de avance.
Tamborileo de palpos	Ambos	Sucesión muy rápida de movimientos alternados de los palpos, de arriba-abajo, generalmente golpeando el sustrato. En el caso de los machos, puede llevar asociado un movimiento oscilatorio del opistosoma en la misma dirección. Cuando el tamborileo se produce sobre algunos sustratos genera un sonido audible de muy baja intensidad.
Tamborileo-Elevación	Ambos	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Tamborileo y Elevación.
Tamborileo-Balaceo	Macho	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Tamborileo y Balaceo.
Tamborileo-Sacudir patas	Macho	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Tamborileo y Sacudir patas.
Hiperflexión- Tamborileo	Hembra	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Hiperflexión y Tamborileo.
Desplazamiento errático-Elevación	Ambos	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Desplazamiento errático y Elevación.
Aproximación- Elevación	Ambos	Movimiento compuesto por la acción simultánea de Aproximación y Elevación.

$p=0,002$), debido a que, tras la monta, los machos necesitaron más tiempo para insertar el primer palpo. Por último, no hubo diferencia significativa en la duración de las cópulas heteroespecíficas y homoespecíficas ($71,75 \pm 43,35$, min., $n=5$, vs $36,48 \pm 19,6$ min., $n=11$, respectivamente; U Mann-Whitney, $\xi=-1,871$, $p=0,061$), aunque la de las primeras fue mayor.

Validación del catálogo de cortejo de *Lycosa* sp.

La aplicación de nuestro catálogo de cortejo representó grados de dificultad muy variables: alrededor de una tercera parte (33,3%) de las pautas (Aproximación, Abalanzamiento, Sacudir primer par, Tamborileo,

Tamborileo-Sacudir patas, Contacto, Cópula y Captura) presentaron una concordancia excelente entre todos los pares de observadores, mientras que una cuarta parte (20,8%, incluyendo hiperflexión, elevación, tamborileo-elevación, aproximación-elevación y giro-elevación) presentaron, de manera sistemática, una concordancia insuficiente o regular. Como era de prever, el grado de concordancia dependió del entrenamiento del observador, ya que fue máximo (50% de las pautas) entre observaciones distintas del observador habitual, menor entre el observador habitual y el entrenado (41,7%), y menor aún entre el observador habitual y el no entrenado (33,3%).

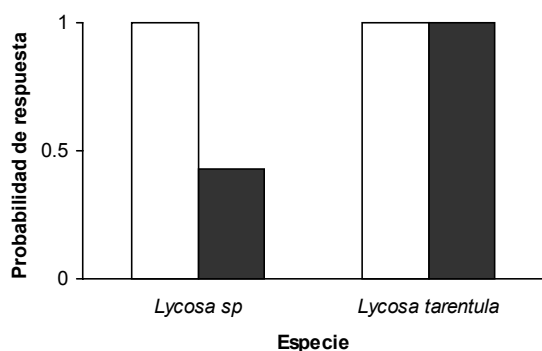


Figura 3. Probabilidad relativa de respuesta de cortejo de los machos de *Lycosa sp.* a la seda homoespecífica (barra blanca) y heteroespecífica (barra negra) en comparación con la de los machos de *Lycosa tarentula fasciiventris*. Para construir las gráficas hemos considerado que la probabilidad de respuesta a la seda homoespecífica corresponde al valor 1, calculando la probabilidad de respuesta a la seda heteroespecífica con respecto a este valor.

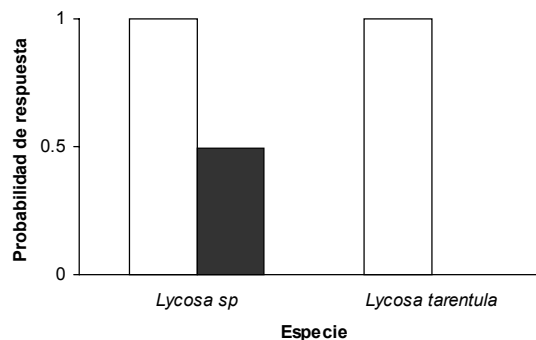


Figura 4. Probabilidad relativa de receptividad de las hembras de *Lycosa sp.* y de *Lycosa tarentula fasciiventris* al cortejo de machos homoespecíficos (barras blancas) y heteroespecíficos (barras negras). La gráfica está construida considerando 1 la probabilidad de respuesta al cortejo homoespecífico y calculando con respecto a este valor la probabilidad de respuesta al heteroespecífico.

Discusión

Nuestros resultados demuestran que la existencia de diferencias interespecíficas en las pautas de cortejo no garantiza ni su papel en el aislamiento reproductor ni la concordancia entre los comportamientos ligados al cortejo en machos y en hembras. Así, un porcentaje considerable de las hembras de *L. sp.* fue receptiva ante el cortejo heteroespecífico. Cuando ocurrió, esta respuesta no fue distinta a la mostrada en interacciones homoespecíficas, ya que las diferencias en su latencia y en la duración de la cópula no fueron estadísticamente significativas y, cuando existieron diferencias significativas o próximas al nivel de significación, su signo fue el inverso al esperado a partir de la hipótesis de la concordancia: las hembras tardaron menos en ser receptivas ante los machos heteroespecíficos y las cópulas con éstos fueron más largas.

Esta falta de concordancia arroja dudas sobre la utilización indiscriminada de algunas diferencias en el cortejo para la clasificación taxonómica en arañas, que resultan más reforzadas al considerar los problemas metodológicos que hemos detectado. Nuestra descripción del cortejo de *L. sp.* ha resultado notablemente diferente de una descripción anterior (Orta-Ocaña *et al.*, 1996), al incluir el papel desencadenador de la seda y el comportamiento de las hembras, y reducir la diversidad en las posturas del primer par de patas de los machos. Además, hemos encontrado una respuesta diferencial de los machos de *L. sp.* a la seda homoespecífica, que podría implicar un papel potencial de la seda en el aislamiento reproductor, en el que estarían implicadas pautas no incluidas en el catálogo previo. Al mismo tiempo, nuestra reducción ha afectado a alguna de las pautas originalmente consideradas importantes para la descripción de la especie por estar presentes en *L. sp.* y no en *L. t. fasciiventris*. En conjunto, estas diferencias indican que debemos ser conscientes de la relatividad de las descripciones del com-

portamiento basadas en la observación.

La validación de nuestra descripción es muy poco habitual en este tipo de estudios, y ha mostrado que sólo algunas de las pautas son fiablemente registradas. De nuevo, entre éstas no están algunas de las posturas y movimientos del primer par que originalmente se consideraron importantes para la descripción de la especie. En parte, esta escasa fiabilidad pudo deberse a la posición del vídeo o a la estructura del terrario, pero es muy infrecuente que los autores citen este tipo de información en sus informes de investigación. También hemos mostrado que la ambigüedad en la catalogación del comportamiento se puede reducir con un entrenamiento previo del observador por parte del observador habitual, aunque cuando pretendemos hacer análisis comparativos este entrenamiento no suele ser posible.

A pesar de que algunas hembras de *L. sp.* fueron receptivas, nuestros resultados muestran la existencia de aislamiento reproductor, ya que ninguna de las cópulas heteroespecíficas produjo una puesta viable. Este hecho podría indicar aislamiento postcopulatorio, aunque también pudo existir incompatibilidad mecánica, ya que el tiempo requerido para la inserción efectiva de los pedipalpos fue significativamente mayor en las parejas heteroespecíficas. Por ello, y aunque no se hayan encontrado hasta la fecha (Orta-Ocaña *et al.*, 1996), deberían analizarse las diferencias interespecíficas en la genitalia de los machos o de las hembras.

En general, los costes de un aislamiento postcopulatorio, junto con la idea de que las barreras precigóticas, y en particular las etológicas, pueden ser las más importantes en los procesos de especiación (Boake *et al.*, 2000), hacen que este tipo de aislamiento resulte poco sugerente. De hecho, y con los datos de que disponemos hasta la fecha, tampoco podemos descartar que el aislamiento se deba a otros factores, como la falta de sincronía o de sintopía entre las especies. Por otro lado, la respuesta de las hembras de *L. sp.* en nuestros experimentos pudo deberse a su experiencia, ya que siempre se probaron varios días después de la ma-

duración y, durante este período, no tuvieron contacto con ningún macho. Esta circunstancia, probablemente infrecuente en condiciones naturales, podría haber modificado su umbral de respuesta (Fernández Montraveta *et al.*, 2000). No creemos, por el contrario, que nuestros resultados se hayan debido a la procedencia de los animales, ya que no hemos observado diferencias interpoblacionales en el cortejo de *L. t. fasciiventris*, las hembras de esta especie respondieron diferencialmente al cortejo homo y heteroespecífico y los machos de *L. sp.* lo hicieron a la seda homo y heteroespecífica.

La idea de que la respuesta de las hembras de *L. sp.* pueda haber sido modificada por la ausencia de cortejo homoespecífico implica, por otro lado, una plasticidad que tampoco es compatible con la hipótesis de que su respuesta deba estar muy estrechamente sintonizada a las características del cortejo homoespecífico. Más que con la concepción del cortejo como un sistema para el reconocimiento de la especie, nos parece compatible con su intervención en la elección de pareja. Esta hipótesis ya se ha planteado en *L. t. fasciiventris* (Fernández-Montraveta & Schmitt, 1994) y en otras especies de la familia (Kotiaho *et al.*, 1996; Parri *et al.*, 1997), en las que se ha propuesto la intervención de las señales vibratorias en la elección de pareja. Nuestros resultados podrían explicarse, pues, si los machos de *L. t. fasciiventris* producen señales más atractivas para algunas hembras de *L. sp.*, y la respuesta de éstas se debe a sus preferencias por determinadas señales.

En resumen, la utilidad de las descripciones del cortejo como herramienta taxonómica puede estar limitada por su subjetividad, que debería reducirse mediante la aplicación sistemática de criterios de evaluación de la fiabilidad. Además, para decidir la importancia de las diferencias en el cortejo como caracteres taxonómicos habría que analizar la función del cortejo, ya que la evolución de las señales puede estar relacionada con la explotación sensorial de las preferencias de las hembras (Gerhardt, 1993) o con otros mecanismos de selección sexual y no sólo con la divergencia asociada con algunos tipos de especiación. Por último, y también en relación con esta función, habría que tener en cuenta que la coevolución entre las señales y las respuestas no es el único escenario en el que han podido surgir las similitudes o las diferencias interespecíficas en el cortejo.

Agradecimientos. Este trabajo no hubiera sido posible sin la participación desinteresada del observador no entrenado, que fue J. R. Leal Larreina y sin las discusiones habidas durante su realización, en las que participó, además de los autores, R. Barquero González. Los comentarios de J. A. Barrientos, A. Córdoba Aguilar, F. Costa y W. G. Eberhard han contribuido mucho a mejorar este manuscrito. Agradecemos a J. Moya-Laraño su inestimable ayuda, y al Canal de Isabel II (Madrid) y Agencia de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía (Parque Natural de Cabo de Gata-Níjar) el permiso para acceder a sus instalaciones. Financiado por M.E.C. (D.G.E.S.I.C. PB97-0026).

Referencias

- Bakeman, R. & Gottman, J. M., 1989. *Observación de la Interacción: Introducción al Análisis Secuencial*. Madrid: Ediciones Morata.
- Barth, F. G., 1990. Spider courtship: male vibrations, female responsiveness and reproductive isolation. In: *Sensory Systems and Communication in Arthropods*: 161-166 (F. G. Gribakin, K. Wiese & A. V. Popov, Eds.). Basel: Birkhauser Verlag.
- Barth, F. G. & Schmitt, A., 1991. Species recognition and species isolation in wandering spiders (*Cuppiennius* spp.; Ctenidae). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 29: 333-339.
- Boake, R. B., Andreadis, D. K. & Witzel, A., 2000. Behavioural isolation between two closely related Hawaiian *Drosophila* species: the role of courtship. *Anim. Behav.*, 60: 495-501.
- Costa, F. G. & Capocasa, R. M., 1984. *Lycosa carbonelli*, sp. nov.; una especie simpátrida, sibilina de *Lycosa thorelli* (Keyserling) (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.*, 11: 423-431.
- Fernández-Montraveta, C., González-García, J. & Ruano-Bellido, J., 2000. Apareamientos selectivos en una tarántula ibérica. *Actas VIII Congreso Nacional y V Latinoamericano de Etología*: 41.
- Fernández-Montraveta, C. & Ruano-Bellido, J., 2000. Female silk and mate attraction in a burrowing wolf-spider. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 11: 361-366.
- Fernández-Montraveta, C. & Schmitt, A., 1994. Substrate-borne vibrations produced by male *Lycosa tarentula fasciiventris* (Araneae, Lycosidae) during courtship and agonistic interactions. *Ethology*, 97: 81-93.
- Gerhardt, H. C., 1993. Multiple causation of the evolution of acoustic signals used in courtship. *Etología*, 3: 151-169.
- Kotiaho, J., Alatalo, R. V., Mappes, J. & Parri, S., 1996. Sexual selection in a wolf spider: male drumming activity, body size, and viability. *Evolution*, 50: 1977-1981.
- Martin, P. & Bateson, P., 1993. *Measuring Behaviour. An Introductory Guide*. 2ª. ed. Cambridge: Cambridge University Press.
- Orta-Ocaña, J. M., Moya-Laraño, J. & Barrientos, J. A., 1996. Precopulatory male ethograms of three species of *Lycosa* Latreille 1804 (Araneae: Lycosidae) of the Iberian peninsula. *Rev. Suisse Zool.*, vol. hors série: 515-522.
- Parrellada, X., 1998. Identificació i dades biològiques de tres espècies de taràntules (Araneae, Lycosidae) al Garraf. *II Trobada d'estudiosos del Garraf*, 2: 15-25.
- Parri, S., Alatalo, R. V., Kotiaho, J. & Mappes, J., 1997. Female choice for male drumming in the wolf spider *Hygrolygosa rubrofasciata*. *Anim. Behav.*, 53: 305-312.
- Platnick, N., 1971. The evolution of courtship behaviour in spiders. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 2: 40-47.
- Robinson, M. H., 1982. Courtship and mating behavior in spiders. *Annu. Rev. Entomol.*, 27: 1-20.
- Stratton, G. E., 1997. Investigation of species divergence and reproductive isolation of *Schizocosa stridulans* (Araneae: Lycosidae) from Illinois. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 10: 313-321.
- Stratton, G. E. & Uetz, G. W., 1981. Acoustic communication and reproductive isolation in two species of wolf spiders. *Science*, 214: 575-577.
- Stratton, G. E. & Uetz, G. W., 1983. Communication via substratum-coupled stridulation and reproductive isolation in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Anim. Behav.*, 31: 164-172.
- Stratton, G. E. & Uetz, G. W., 1986. The inheritance of

- courtship behavior and its role as a reproductive isolating mechanism in two species of *Schizocosa* wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Evolution*, 40: 129-141.
- Suwa, M., 1984. Courtship behavior of 3 new forms in the wolf spider *Pardosa laura* complex. *J. Ethol.*, 2: 99-107.
- Tietjen, W. J. & Rovner, J. S., 1982. Chemical communication in lycosids and other spiders. In: *Spider Communication: Mechanism and Ecological Significance*. 249-279 (P. N. Witt & J. S. Rovner, Eds.). Princeton: Princeton University Press.
- Töpfer-Hofmann, G., Cordes, D. & von Helversen, O., 2000. Cryptic species and behavioural isolation in the *Pardosa lugubris* group (Araneae, Lycosidae), with description of two new species. *Bull. Br. arachnol. Soc.*, 11: 257-274.
- Uetz, G. W. & Denterlein, G., 1979. Courtship behavior, habitat, and reproductive isolation in *Schizocosa rovnerei* Uetz and Dondale (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.*, 7: 121-128.
- Uetz, G. W. & Stratton, G. E., 1982. Acoustic communication in spiders. In: *Spider Communication: Mechanism and Ecological Significance*. 123-159 (P. N. Witt & J. S. Rovner, Eds.). Princeton: Princeton University Press.