

Señalización activa de la disposición a la cópula y discriminación visual del macho en la hembra de *Lycosa tarentula fasciiventris*

J. Ortega-Escobar, C. Fernández-Montraveta & E. Fernández

Fac. de Psicología, Univ. Autónoma, 28049 Madrid, España.

ABSTRACT. *Active signalling of readiness to mate and visual discrimination of the male by female Lycosa tarentula fasciiventris.*- Up to now, the role of male behaviour during spider courtship has been emphasized and little attention has been paid to the female behaviour. This study examines the behaviour of female *Lycosa tarentula fasciiventris* (Araneae, Lycosidae) during courtship, and the possibility of her visually discriminating the male. Virgin females signal their readiness to mate by approaching and contacting the male and then returning to their burrows.

KEY WORDS. Courtship. Lycosidae. *Lycosa tarentula fasciiventris*. Female behaviour. Visual discrimination

Introducción

Tradicionalmente (v.g.: Robinson, 1982) se ha considerado que el papel activo durante el cortejo en las arañas (Arácnidos, Araneae) está restringido a los machos, mientras que las hembras tendrían un papel más pasivo (véase, sin embargo, Krafft, 1982), aunque también importante, puesto que se ha argumentado que, al ser el sexo que más invierte, es también el que realiza una selección del congénere con quién aparearse. Cuando se habla de las fases previas al cortejo, como es el encuentro entre los dos sexos, esta tarea sí es realizada conjuntamente, puesto que la hembra puede facilitar ser localizada

por el macho, bien mediante feromonas aéreas o feromonas de contacto depositadas junto con los hilos de seda (canal tacto-químico; véase revisión en Pollard et al., 1987 y Tietjen & Rovner, 1982), bien mediante movimientos activos de sus patas y desplazamiento (canal visual; Dumais et al., 1973; Rovner, 1968). Existen diversos estudios (Suwa, 1985; Uetz & Denterlein, 1979) que muestran que, en la familia Lycosidae, el sexo que discrimina a la especie es la hembra.

Estudios previos en diversas especies del género *Lycosa* (Arácnidos, Araneae, Lycosidae) han mostrado que, en la aproximación de los sexos, la hembra adopta: a) una actitud pasiva (*Lycosa malitiosa*, Costa, 1975; *L. carolinensis*, Farley & Shear, 1973; *L. gulosa*, Kaston, 1936; *L. helluo*,

Nappi, 1965), que se considera generalmente como un indicador de receptividad; b) una actitud activa, con desplazamiento hacia el macho, con movimientos ondulatorios del primer par de patas ("leg-waving" display; *L. rabida*, Rovner, 1968), que se consideran un indicador de su receptividad; c) en otras especies (*L. punctulata*, Eason & Whitcomb, 1965; *L. amentata*, Lockett, 1923; *L. stonei* y *L. scutulata*, Montgomery, 1903) se ha descrito también aproximación de la hembra al macho, pero no se indica que ésta sea una manera de señalar la receptividad o el reconocimiento específico. En otras familias se han descrito movimientos rápidos de un individuo hacia otro, por ejemplo de la hembra hacia el macho ("displays propulsivos" descritos en diversos Salticidos, v.g. Jackson & Hallas, 1986), pero se ha demostrado que estos displays son de amenaza.

Lycosa tarentula fasciiventris es un lycósido que vive de forma permanente en un nido excavado por él en el suelo. Las hembras adultas muestran una distribución espacial de sus nidos con una cierta tendencia al agrupamiento y con distancias medias entre ellos que oscilan entre 50 y 120 cm (Fernández-Montraveta et al., 1991). Por lo tanto, los machos deben recorrer distancias importantes hasta encontrar una hembra. Las hembras se desplazan activamente durante la noche (Ortega et al., 1992), dejando rastros de seda durante sus desplazamientos; durante la localización de una hembra, los machos siguen activamente estos rastros con sus palpos.

En este artículo describimos cómo las hembras vírgenes de *Lycosa t. fasciiventris* muestran un comportamiento de "atracción" del macho, no mostrado por las hembras ya copuladas. También se muestra que la hembra es capaz de discriminar visualmente al macho adulto de un subadulto o de otra hembra, sin necesidad de que aquél muestre los patrones de cortejo específicos de la especie y se discuten las afirmaciones de otros autores sobre la capacidad visual de *Lycosa*.

Material y Métodos

Animales

Se han utilizado individuos adultos, recogidos en el campus de Cantoblanco (Universidad Autónoma de Madrid) a una distancia de 17 Km de Madrid. Todos los individuos del experimento A fueron capturados como subadultos en la primavera de 1991. Tras la captura, se les dispuso en recipientes individuales de 10x6x15 cm, con una base de 10 cm de tierra, para que pudieran excavar un nido; se les alimentó tres veces por semana con moscarda, y se les suministró agua dos veces por semana. Todos los individuos del experimento B fueron capturados como subadultos en la primavera de 1992, o bien desarrollados en el laboratorio, procedentes de ootecas realizadas en el otoño de 1991. A estos animales se les dispuso en recipientes idénticos a los de los animales del experimento A, y se siguió un protocolo de mantenimiento también idéntico.

Métodos

Experimento A

Una vez realizada la última muda, las hembras adultas y vírgenes (Grupo "hembras vírgenes") se disponían en uno de tres terrarios -cuyas medidas eran de 60x30x35 cm, 50x25x30 cm y 55x25x30 cm-, de paredes de cristal, con una base de tierra de 15 cm y un nido artificial, también de 15 cm de profundidad, adosado a una de las paredes largas del terrario, en su zona media; este nido estaba seccionado longitudinalmente, de tal manera que se podía observar la posición y el comportamiento de la hembra que lo ocupaba. Las hembras se ponían en estos terrarios por la tarde, de tal manera que los recorrieran por la noche y pudieran dejar sus señales mecánicas (hilos de seda) y/o químicas (feromonas). A la mañana siguiente, se disponían sucesivamente, con un intervalo aproximado de 2 minutos, dos

machos, uno en cada extremo de uno de los lados del terrario -el opuesto a aquél donde se encontraba el nido. Las observaciones se realizaron entre 10 a.m. y 18 p.m., y se grabaron en cinta de video, dictando también verbalmente la posición y el comportamiento de todos los individuos.

Las hembras fueron observadas con el mismo dispositivo experimental -terrario y dos machos- tras su primera cópula. Este grupo se denominará "hembras copuladas". Las observaciones de este grupo se realizaron entre 9'30 a.m. y 17 p.m.

Experimento B

Este experimento se diseñó con la finalidad de comprobar si la hembra necesitaba la información vibratoria o acústica, producida por el macho para reconocerle como perteneciente a su especie. Se utilizó el mismo dispositivo experimental (terrario) que en el experimento A. Sin embargo, en este experimento, a ambos lados del nido artificial, se disponían tiras de cartulina de 5 cm de anchura, con pequeñas piedrecitas sobre ellas, con el fin de observar el depósito de hilos de seda por parte de la hembra. En la pared del terrario opuesta a aquella donde se encontraba el nido de la hembra, se disponía, momentos antes de realizar la observación, un recipiente paralelepípedo de cristal de 15x7x10 cm; este recipiente se sujetaba a la pared mediante cinta aislante, de tal manera que no reposara directamente sobre el sustrato, y entre él y la pared se disponía una lámina de corcho de 5 mm de espesor. Este recipiente estaba situado a una distancia de 20 cm del nido de la hembra, y en él se colocaban, secuencialmente: 1) un macho adulto, 2) un individuo subadulto o una hembra adulta, y 3) un macho adulto. En algunos casos se disponía uno de los machos sobre el suelo de cristal de la caja (sustrato "cristal") y el otro sobre un sustrato de cartulina con hilos de seda procedente del terrario de la hembra (sustrato "hembra"). Los machos sólo realizaban los movimientos de cortejo cuando eran depositados sobre el sustrato "hembra". Las

observaciones se realizaron entre 11 a.m. y 18 p.m.

Resultados

Experimento A

1. *Grupo "hembras vírgenes"*. Se observaron 13 hembras en este grupo. En 8 casos (62%) se observó que la hembra había ascendido a la parte superior del nido antes de que ningún macho hubiera llegado a contactar con él, aunque los machos se estaban desplazando por el terrario, realizando movimientos de detección del rastro tacto-químico y tamborileo. La hembra se orientaba después hacia el macho que estuviera *en movimiento* y se dirigía hacia él desplazándose mediante pequeños saltos, hasta contactar mediante el primer par de patas, para luego retornar *lentamente* a su nido, seguida por el macho con el que había contactado. Las distancias a las que se orientaba la hembra hacia el macho en movimiento podían llegar a ser de 20 cm. Se observaron dos hembras que se orientaron alternativamente a uno u otro de los machos de acuerdo con cuál de ellos estaba en movimiento. Durante la aproximación hacia uno de los machos la hembra puede realizar un ligero movimiento de palpos, pero no se observan movimientos de elevación/descenso del primer par de patas. En todos los casos la hembra volvía a introducirse en el nido antes de adoptar postura de cópula hacia el macho que la estaba cortejando. El macho contactado seguía a la hembra al nido con el primer par de patas levantado, y tamborileo de palpos. Una vez en el nido, el cortejo podía continuar con tamborileo de palpos o sin él, pasando directamente a la cópula. Efectivamente, en dos casos no hubo tamborileo previo por parte del macho; en ambos casos, la hembra se encontraba en la parte superior del nido y el macho se aproximaba a éste con el par de patas anterior levantado y movimientos de detección de los palpos, y la hembra adoptó la postura de cópula al primer intento de sobrepasarla por parte del macho.

Ninguna hembra de las que señaló su estado al macho y fue seguida por éste, rechazó la cópula.

2. Grupo "hembras copuladas". Se observaron 15 hembras en este grupo. Diez de estas hembras se habían observado como hembras vírgenes. Nueve (60%) admitieron de nuevo la cópula (segunda cópula). Ocho de las hembras (53%) se encontraban en la parte superior del nido antes de que ningún macho llegara a él, y mientras éstos se encontraban desplazándose realizando movimientos de detección del rastro tacto-químico y/o tamborileando; sólo tres de éstas admitieron la segunda cópula. Dos de ellas mostraron orientación, desplazamiento y contacto con uno de los machos en movimiento, volviendo inmediatamente al nido, seguida por el macho. De estas dos, una expulsó al macho tras 5' 9" de cortejo, durante el cual la hembra también realizó movimientos de tamborileo; la otra hembra permitió la cópula *sin tamborileo previo* por parte del macho. Cuatro de las hembras que se encontraban en la parte

superior del nido se desplazaron hacia el macho e intentaron capturarlo; y sólo dos de las hembras que se situaron en dicha parte superior, no se desplazaron hacia los machos.

La figura 1 muestra el porcentaje de hembras de estos dos grupos que respondieron desplazándose hacia el macho y contactando con él.

Experimento B

Se utilizaron 11 hembras vírgenes. Las hembras reaccionaban siempre a los individuos situados en la caja si éstos se desplazaban. La reacción ante individuos subadultos u otras hembras consistía en un desplazamiento en varias etapas, que finalizaba con un salto contra el cristal en el punto donde se encontraba el individuo "intruso". La reacción ante machos adultos consistía en un desplazamiento más lento, que acababa con la hembra *contactando ligeramente* el cristal en el punto donde se encontraba el macho; posteriormente, la hembra

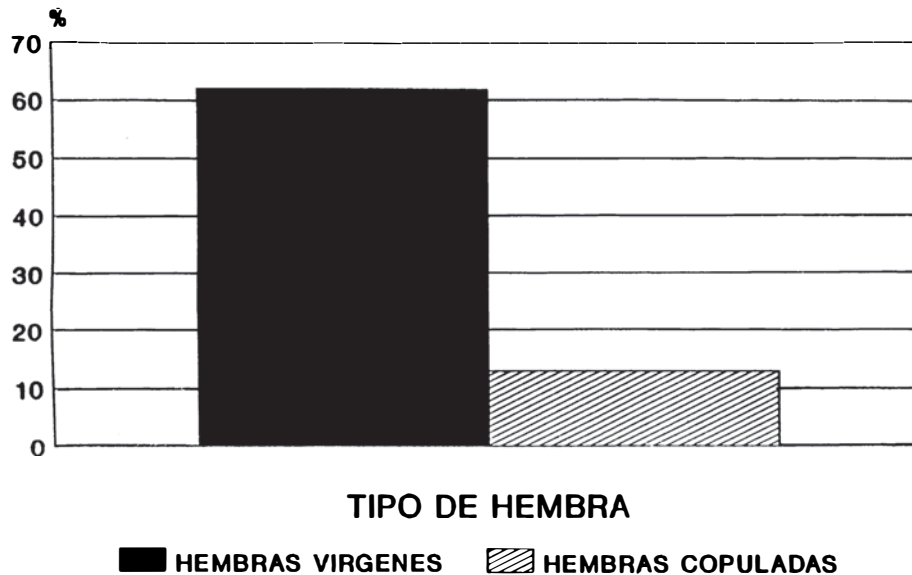


FIGURA 1. Porcentaje de hembras, vírgenes y copuladas, que muestran comportamiento de aproximación y contacto al macho.

[Percentage of females, both virgin and mated, that show the behaviour of approaching and touching the male.]

podía realizar ligeros movimientos de palpos que, en la mayor parte de las hembras, *no estaban en contacto con el sustrato*. El porcentaje de hembras que mostraban movimiento de palpos ante los machos situados sobre ambos tipos de sustratos no difiere significativamente ($\chi^2=0.12$, $p=0.73$); las hembras mostraban este comportamiento tanto hacia machos situados sobre sustrato "hembra", que realizaban movimientos de cortejo típicos, como hacia machos situados sobre sustrato "cristal", que no los realizaban (fig. 2); en algunos casos, la hembra realizaba ligeros movimientos de elevación-descenso de alguna de las patas delanteras. Tras un periodo de tiempo variable, la hembra volvía a su nido.

En ningún caso, los machos situados en la caja de cristal mostraron una modificación de su comportamiento -en el sentido de modificación de su orientación, o de variación de su actividad de cortejo, si se trataba de un macho situado sobre sustrato

"hembra"- en respuesta a la aproximación de la hembra y a la realización por parte de ésta del comportamiento anteriormente descrito.

Discusión

Nuestras observaciones (Experimento A) muestran que las hembras de *Lycosa t. fasciiventris* pueden utilizar probablemente el canal vibratorio o acústico para detectar la presencia de individuos en las proximidades de su nido; ello explicaría la existencia, tanto en el grupo de hembras vírgenes como en el de hembras copuladas, de individuos que se desplazan hacia la parte superior del nido (un 62% y un 53%, respectivamente, de los individuos de ambos grupos) ante la presencia de coespecíficos. En general los animales que no se desplazaron hacia dicha parte superior son los observados antes de las 12 a.m. Esto coincide con el ritmo de actividad

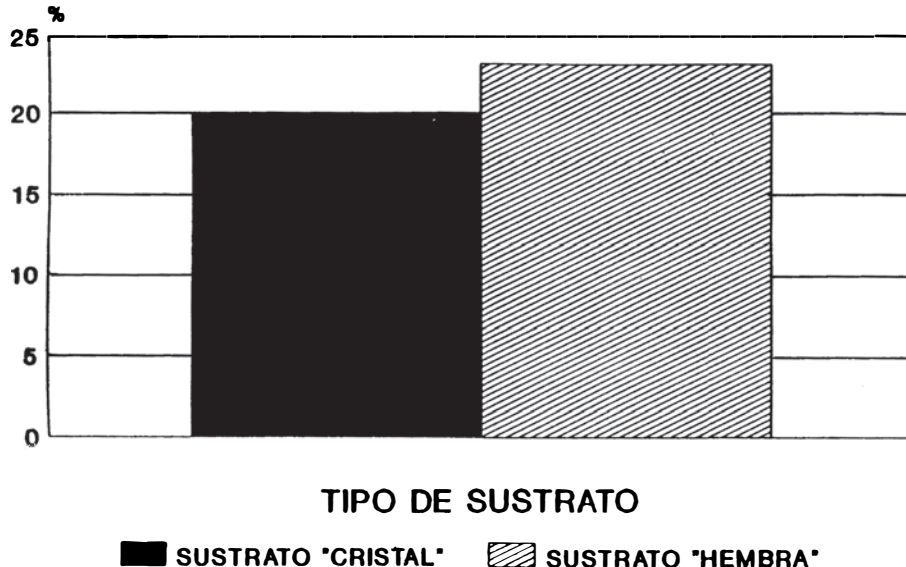


FIGURA 2. Porcentaje de hembras que muestran movimiento de palpos al macho: los machos estaban situados sobre sustrato "cristal" o sobre sustrato "hembra" (ver Métodos).

[Percentage of females that show the behaviour of palpal movement towards the male: the males were placed over either "glass" ground or "female" ground (see Methods).]

locomotora estudiado en *Lycosa t. fasciiventris* (Ortega et al., 1992; y observaciones no publicadas) que muestra que, en general, este animal no es activo en las primeras horas de la mañana.

Nuestras observaciones también muestran que las hembras de *Lycosa t. fasciiventris* responden de manera diferente hacia los machos que se desplazan libremente en las proximidades de su nido (Experimento A) en función de su estado reproductor: si la hembra es virgen, se desplaza hacia el macho, contacta con él y retorna lentamente al nido, donde permitirá la cópula; si la hembra es copulada, no mostrará este comportamiento, sino uno muy similar desde el punto de vista de las pautas motoras pero que finalizará con un intento de captura del macho por parte de la hembra.

En ninguna otra especie de *Lycosa* se ha mostrado este comportamiento de aproximación-contacto-retorno salvo en *L. rabida* (Rovner, 1968) y en una especie indeterminada del género (Homann, 1931); pero en *L. rabida*, la hembra parece implicarse en un intercambio de señales con el macho, mientras que nuestros resultados (y, probablemente, los de Homann (1931), aunque este autor es poco claro en su descripción) muestran sólo desplazamiento y contacto sin movimiento del primer par de patas. Sólo se ha realizado un estudio utilizando una técnica similar a la nuestra, de disposición previa de la hembra, el de Costa (1975) sobre *L. malitiosa*; sin embargo, en esta especie sólo se observó aproximación de la hembra al macho en 1 de 222 observaciones. En las otras especies en que se ha descrito aproximación de la hembra (vease Introducción) al macho, probablemente no se pudo precisar bien si dicha aproximación era para indicar el estado reproductor, debido a que las observaciones sexuales se realizaron disponiendo simultáneamente ambos sexos y sin intentar reproducir la situación lo más naturalmente posible (utilización de refugios por parte de las hembras, etc.).

Al contrario de lo que se ha venido afirmando

habitualmente (Homann, 1931) sobre la capacidad visual de los lycósidos, nuestros resultados, tanto del experimento A como del B, muestran que las hembras de *Lycosa t. fasciiventris* son capaces de orientarse hacia un coespecífico a una distancia de, al menos, 20 cm. Los resultados del experimento B complementan los del experimento A, mostrando que las hembras adultas vírgenes de esta especie parecen ser capaces de discriminar visualmente a un macho adulto de un individuo subadulto, incluso aunque aquél no esté realizando movimientos de cortejo (fig. 2).

No podemos afirmar, a partir de nuestras observaciones, si esta discriminación es debida a diferencias en la forma de desplazarse o a diferencias en el aspecto del animal, aunque nosotros pensamos que es debido a éste último y, por lo tanto, que tal vez exista una cierta capacidad de percepción de la forma en este lycósido, que es posible poner de manifiesto experimentalmente sólo en el breve periodo de tiempo que permanecen vírgenes las hembras. En *Lycosa rabida* se ha comprobado recientemente (Rovner, 1993) que las hembras vírgenes muestran el "display" receptivo ante imágenes presentadas en televisión de un macho cortejando, y que se aproximan también a dicha imagen. Nuestros resultados sí confirman las afirmaciones previas (Homann, 1931) sobre la poca importancia del canal visual en el macho, que, aunque es capaz de detectar la presencia de la hembra virgen mediante rastros de seda, no parece detectar visualmente los movimientos que las hembras realizaban en sus proximidades.

Por lo tanto, en *Lycosa t. fasciiventris*, el encuentro de los sexos puede ser facilitado por un estado de atención activa de la hembra, que es capaz de percibir, sólo con información visual (Exp. B, machos sobre sustrato "cristal" vs. subadultos o hembras adultas), al macho, al que le indica su localización y su disposición a la cópula. Este comportamiento activo de la hembra virgen facilita que el macho que pasa próximo a su nido distancias

de 20 a 60 cm- pueda copular con ella, antes que pasar de largo y ser capturado en las proximidades por una hembra ya copulada. Esta señal de "receptividad" de la hembra se puede considerar que tiene su origen en un "movimiento de intención" de ataque, puesto que se la puede considerar como la fase inicial del movimiento de ataque que realiza dicha hembra ya copulada sobre un macho que se aproxima.

Agradecimientos

Este trabajo fue realizado en el marco de una ayuda de la D.G.I.C.Y.T (PB90-0202) para el estudio del comportamiento guiado visualmente en *Lycosa tarentula*.

Summary

Active signalling of readiness to mate and visual discrimination of the male by female Lycosa tarentula fasciiventris.

Previous studies in the family Lycosidae (Arachnida, Araneae) have emphasized the active role of the male and the passive role of the female during courtship, the study by Rovner (1968) being the exception: he describes a female signalling behaviour, which consists of movements of the forelegs.

In this study we observed the behaviour of female *Lycosa tarentula fasciiventris*, both virgin and mated, towards freely moving males (Experiment A) as well as the behaviour of virgin females towards either adult males or other conspecifics (subadults-adult females) moving in a restricted space (Experiment B).

Results of the Experiment A indicate that virgin

females show an active behaviour during male courtship, by orienting and approaching to contact the male. After the contact, they return to their burrow and let males copulate. We have observed this behaviour in 62% of the females tested. The maximum distance at which we have observed female orientation and approaching to contact was 20 cm. Mated females showed this behaviour in a low percentage (13%) (fig. 1). In accordance with the emphasis put on the relevance of the vibratory sensory channel during courtship behaviour, we have observed that female *Lycosa tarentula* can go from the bottom to the top of their burrows when there is males moving in the surroundings of the burrow.

We carried out a second experiment (Experiment B) addressed to test the role of visual information in female orientation. As in Experiment A, females moved towards every moving intruder, and there was a difference in their reaction to the intruder. If it was an adult male, they approached slowly, with slow palp movements; if the intruder was another female or a subadult, they approached quickly and jumped towards the position of the intruder. This behaviour of the females was observed even if males did not court (palp drumming or leg extending movements).

So, virgin female of *Lycosa tarentula fasciiventris* show an active behaviour towards the male. We think this behaviour could be an "intention movement" because it is similar to that shown during the initial phase of the predatory behaviour shown by mated females towards the males, when they are not already receptive. To move towards a male (Experiment B), virgin females need only visual information. It seems that virgin females of this species do not need the species-specific courtship movements to recognize the male (fig. 2). Recently, Rovner (1993) has shown that virgin females of *Rabidosia rabida* do not need vibratory information to recognize males of this species, because he used TV images of courting males.

Referencias

- Costa, F.G., 1975. El comportamiento precopulatorio de *L. malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Rev. Brasil. Biol.*, 35(3):359-368.
- Dumais, J., Perron, J.-M. & Dondale, C.D., 1973. Eléments du comportement sexuel chez *Pardosa xerampelina* (Keyserling) (Araneida: Lycosidae). *Canadian Journal of Zoology*, 51:265-271.
- Eason, R. & Whitcomb, W.H., 1965. Life history of the dotted wolf spider, *L. punctulata* Hentz (Araneida, Lycosidae). *Arkansas Academy of Science Proceedings*, 19:11-20.
- Farley, C. & Shear, W.A., 1973. Observations on the courtship behaviour of *L. carolinensis*. *Bull. Brit. Arach. Soc.*, 2(8):153-158.
- Fernández-Montraveta, C. Lahoz-Beltra, R. & Ortega, J., 1991. Spatial distribution of *Lycosa tarentula fasciiventris* (Araneae, Lycosidae) in a population from central Spain. *The Journal of Arachnology*, 19:73-79.
- Homann, H. 1931., Beiträge zur physiologie der spinnen augen. III. Das schvermögen der Lycosiden. *Z vergl. Physiologie*, 11:40-67.
- Jackson, R.R. & Hallas, S.E.A., 1986. Comparative biology of *Portia africana*, *P. albimana*, *P. fimbriata*, *P. labiata*, and *P. shultzi*, araneophagic, web-building jumping spiders (Araneae: Salticidae): utilisation of webs, predatory versatility, and intraspecific interactions. *New Zealand Journal of Zoology*, 13:423-489.
- Kaston, B.J., 1936. The senses involved in the courtship of some vagabond spiders. *Entomologica Americana*, XVI(2):97-167.
- Krafft, B., 1982. The significance and complexity of communication in spiders. En: *Spider Communication. Mechanisms and Ecological Significance*: 17-66 (P.N. Witt & J.S. Rovner, Eds.). Princeton: Princeton University Press.
- Lockett, G.H., 1923. Mating-habits of Lycosidae. *Annals and Magazine of Natural History*, ser. 9, vol. xii:493-502.
- Montgomery, Jr., T.H., 1903. Studies on the habits of spiders, particularly those of the mating period. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 55 59-149.
- Nappi, A.J., 1965. Notes on the courtship and mating habits of the wolf spider *Lycosa helluo* Walckenaer. *Am. Midl. Nat.*, 74:368-373.
- Ortega, J., Ruiz, M. & Fernández-Montraveta, C., 1992. Daily patterns of locomotor activity in a lycosid spider. *Journal of Interdisciplinary Cycle Research*, 23(4):295-301.
- Pollard, S.D., Macnab, A.M. & Jackson, R.R., 1987. Communication with chemicals: Pheromones and spiders. En: *Ecophysiology of Spiders*: 133-141 (W. Nentwig, Ed.). Berlin: Springer-Verlag.
- Robinson, M.H., 1982. Courtship behavior in spiders. *Ann. Rev. Entomol.*, 27:1-20.
- Rovner, J.S. , 1968. An analysis of display in the lycosid spider *Lycosa rabida* Walckenaer. *Anim. Behav.*, 16:358-369.
- Rovner, J.S., 1993. Visually mediated responses in the lycosid spider *Rabidosa rabida*: the roles of different pairs of eyes. *Memoirs of the Queensland Museum*, 33(2):635-638.
- Suwa, M., 1985. Why does the ability to distinguish the mating partner of the same species in the wolf spider differ between the male and the female?. *Journal of Ethology*, 3(1):79-82.
- Tietjen, W.J. & Rovner, J.S., 1982. Chemical communication in lycosids and other spiders. En: *Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance*: 249-279 (P.N. Witt & J.S. Rovner, Eds.). Princeton: Princeton University Press.
- Uetz, G.W. & Denterlein, G., 1979. Courtship behavior, habitat, and reproductive isolation in *Schizocosa rovneri* Uetz and Dondale (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.*, 7:121-128.

Recibido: septiembre, 1992