

EL COMPORTAMIENTO AGONISTICO DE HEMBRAS ADULTAS DE *LYCOSA TARENTULA FASCIIVENTRIS* (ARANEAE, LYCOSIDAE)

Carmen Fernández-Montraveta y Joaquín Ortega

Dpto. Psicología Biológica y de la Salud
Universidad Autónoma
Cantoblanco, 28049-Madrid España

ABSTRACT

Dyadic interactions between adult females of *Lycosa tarentula fasciiventris* in the laboratory are described. Our results show motor patterns that are not very specific to the context, little ritualized fighting, resulting in a high frequency of cannibalism and a great variability in the duration of the sequences.

RESUMEN

Se describen las interacciones diádicas entre hembras adultas de *Lycosa tarentula fasciiventris* en el laboratorio. Nuestros resultados muestran la existencia de patrones motores poco exclusivos del contexto y bajo nivel de ritualización en la lucha, que se refleja en un índice de canibalismo elevado, así como una gran variabilidad en la duración de las secuencias.

INTRODUCCION

El estudio del comportamiento agonístico en las arañas, y en general en todas las especies animales, se ha centrado, fundamentalmente, en las interacciones entre machos adultos (Dijkstra 1969, 1978; Aspey 1976, 1977; Jackson 1982; Halliday 1986). El interés por estos sujetos para tales estudios ha derivado de la función que se adjudica al comportamiento agonístico como técnica de competición intraespecífica por recursos limitados (Wilson 1975).

En el caso de las arañas las hembras presentan, en general, un repertorio comportamental menos complejo que el de los machos no mostrando, por ejemplo, un cortejo activo. Son los machos los que realizan la búsqueda de las hembras, exhibiendo en este contexto una mayor frecuencia de encuentros agonísticos entre ellos, en los que las hembras han sido comúnmente consideradas el recurso por el que compiten (Vollrath 1980; Jackson 1982). Por esta razón se han planteado, con relativa frecuencia, estudios sobre competición, relaciones jerárquicas o relaciones territoriales entre machos adultos (Aspey 1977; Dijkstra 1978; Goist 1982; Austad 1983). Con menor frecuencia, estas mismas cuestiones han sido planteadas con respecto a las hembras adultas (Riechert 1978, 1986; Nossek & Rovner 1984; Hodge 1987). Sin embargo éstas podrían ser, en algunos casos, los sujetos idóneos para el análisis de estos problemas.

En muchas especies de Lycósidos, los machos no se alimentan tras alcanzar la madurez sexual, pierden la vinculación con un área concreta y vagan en busca de hembras adultas. En *Lycosa tarentula fasciiventris* Dufour, las hembras, por el contrario, suelen permanecer en el nido, donde se alimentan y aparean. Si se admite que el comportamiento agonístico es una técnica de competición por recursos limitados, las hembras podrían ser un buen modelo para su estudio en esta especie, siendo el recurso la ocupación de un nido o de una localización privilegiada para la obtención de alimento (Riechert 1978, 1982).

Nos hemos propuesto analizar el comportamiento exhibido por hembras adultas de *L. tarentula fasciiventris* en interacciones diádicas compitiendo por un nido. En este trabajo presentamos una descripción de la forma en que se desarrolla este comportamiento en dicho contexto, su resultado y sus consecuencias.

MATERIAL Y METODOS

Se han utilizado 40 hembras adultas, recogidas del campo como formas inmaduras, en su antepenúltima fase de desarrollo, en las primaveras de 1984 y 1986. Todos los ejemplares procedían de la zona que rodea a la Universidad Autónoma de Madrid. Desde su captura, fueron mantenidas en el laboratorio en condiciones de humedad, temperatura y alimentación constantes, con iluminación artificial y fotoperiodo de 10 horas de luz y 14 de oscuridad, hasta su observación durante los meses de marzo, abril y mayo de 1985 y 1987, respectivamente. Durante este periodo, permanecieron en terrarios individuales con aislamiento visual del exterior, realizándose registros periódicos del peso y de la respuesta a las presas, así como medidas del tamaño corporal en cada una de las mudas que sufrieron los animales. Al alcanzar la fase adulta, los individuos fueron medidos; se utilizó como criterio de su tamaño el producto de la longitud por la anchura del prosoma (Aspey 1977).

Las observaciones se realizaron en terrarios de 30x15x15 cm, con paredes lisas y opacas y sustrato de tierra. El nido se construyó artificialmente adosado a la pared anterior, de forma que su interior pudiera ser visible durante los periodos de observación; fuera de estos periodos, permaneció aislado visualmente del exterior.

Las arañas se observaron por parejas formadas al azar en base a una tabla de números aleatorios, de tal manera que una de las dos era colocada en el terrario ocupado por la otra. El criterio de cuál de los dos miembros de la pareja era la residente fue también por azar, y se utilizaron sólo aquellas hembras residentes que habían pasado al menos 7 días en el terrario, ocupando normalmente el nido y comiendo allí.

Las observaciones tuvieron una duración mínima de 30 minutos, y hasta el final de la interacción en el caso de que ésta se produjera. El criterio de inicio y finalización de la interacción fue espacial. Se consideró que una interacción se iniciaba cuando la distancia que separaba a ambos animales era igual o inferior a 6 cm, existiendo orientación por parte de alguno de ellos hacia el otro, si las arañas se encontraban fuera del nido. Si la interacción se producía en el interior del nido, a partir del momento en que la intrusa apoyaba el primer par de patas en él. El criterio de finalización de la interacción fue el alejamiento a más de 6 cm

y pérdida de orientación por parte de una de las dos hembras, sin que existiera nueva orientación durante los 5 minutos siguientes.

Desde el inicio hasta el final de la observación, se registraron en cinta de video, fotografía seriada y por escrito todas las actividades y movimientos realizados por los animales, transcribiéndose posteriormente los datos. La intrusa era retirada tras el registro, no observándose un animal más de una vez en el mismo día.

De la observación de 73 parejas distintas, se obtuvieron un total de 33 secuencias de interacción. A partir de los datos obtenidos, se han descrito los patrones motores utilizados, el desarrollo y el resultado de las interacciones. Para cada interacción, se ha medido su duración en segundos, calculándose el valor medio, desviación standard y coeficiente de variación medido por:

$$C.V. = SD \times 100/\bar{x}$$

Como variables independientes, se han controlado el tamaño de las dos hembras, su diferencia y la situación de residencia previa en la interacción. Para medir la dependencia entre el resultado y las variables individuales se ha utilizado una prueba de Chi cuadrado. En el caso de la variable "duración", se ha calculado el coeficiente de correlación, dado por:

$r = s_{xy}/S_x S_y$, siendo s_{xy} la covarianza entre x e y , y S_x , S_y las desviaciones standard de x e y , respectivamente.

RESULTADOS

Cuando se introduce a la hembra intrusa, se observa un periodo inicial de "adaptación" de alrededor de cinco minutos, durante el cual el animal que ha sido trasladado permanece inmóvil. Cuando inicia el movimiento, su comportamiento consiste en desplazamientos rápidos y erráticos por el terrario, con el cuerpo en posición erguida y próximo a las paredes, que intenta ocasionalmente escalar. No se observa direccionalidad aparente en estos desplazamientos.

En el curso de estos desplazamientos las hembras exhiben un movimiento de "sondeo" de palpos, y de "golpear con el primer par de patas". Tanto uno como otro movimientos no van acompañados de cambios en la dirección del desplazamiento con respecto a la posición del nido.

La localización de éste parece producirse por azar. Una vez en contacto con el brocal, la hembra realiza movimientos de palpos y del primer par similares a los mencionados anteriormente (Fig. 1), introduciéndose lentamente en el nido. Esta introducción se realiza con el primer par de patas extendido y con movimientos de los palpos sobre las paredes del nido (Fig. 2). Este patrón de comportamiento se ha observado en la introducción a cualquier nido, tanto si estaba ocupado como si no.

La residente suele permanecer inmóvil en el interior del nido ante el desplazamiento de la intrusa. En los casos en los que, por alguna razón, no lo ocupa o se encuentra sobre el brocal en el momento de iniciarse la observación, puede orientarse ante el movimiento de la otra araña a una distancia de hasta 25

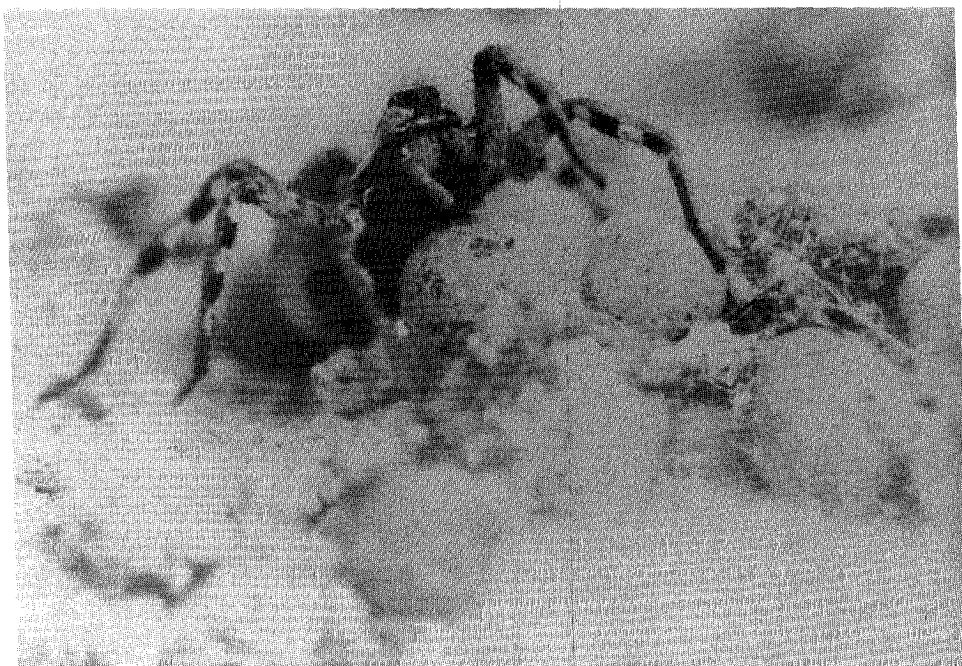


Figura 1.—Sondeo de palpos de la hembra intrusa sobre el brocal. Se observa cómo la hembra pliega los palpos sobre un hilo de seda del brocal de un nido.

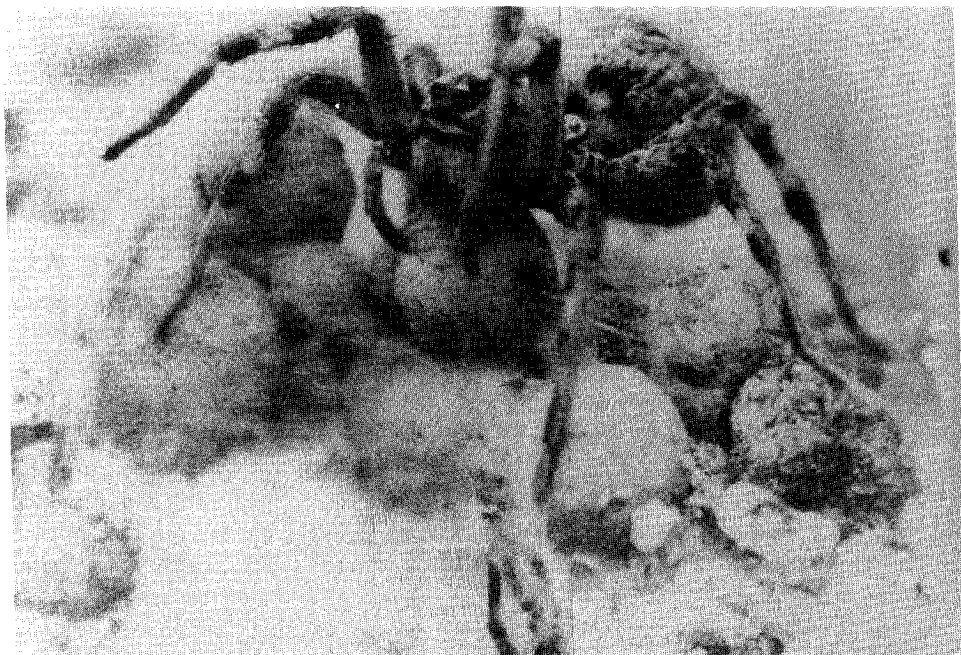


Figura 2.—Introducción de la hembra intrusa en el nido. Se observa el primer par de patas extendido y los palpos plegados sobre el brocal.

Tabla 1.—Tipos de interacciones agonísticas entre hembras. R = secuencias breves, en las que la interacción se resuelve rápidamente; L = secuencias largas, de resolución lenta.

Ocurrencia	N. inter.	Secuencias		Capturas
		R	L	
Dentro nido	27	9	18	6
Fuera nido	6	3	3	2
Total	33	12	21	8

cm, sea cual sea la posición relativa de ambas. En la Tabla 1 aparece reflejada la frecuencia con la que se han observado interacciones fuera y dentro del nido.

Cuando se encuentra en el nido, la hembra residente no se orienta hasta que la intrusa realiza movimientos sobre el brocal o se introduce en él. Esta introducción se realiza lentamente, y la orientación no suele producirse hasta que la distancia entre ambas se ha reducido a 3-5 cm. El comportamiento de la residente consiste en dar un salto hacia adelante en dirección a la intrusa con el primer par de patas extendido y elevado y los quelíceros abiertos, mostrando una pauta que hemos llamado “abalanzarse”.

Tras la embestida, algunas interacciones se resuelven rápidamente. En estos casos, a la embestida de la residente y tras el contacto frontal con el primer par de patas, puede seguir la huida de la intrusa o, en algunos casos, su captura. En otras ocasiones, la intrusa responde elevando a su vez el primer par de patas y abriendo quelíceros (Fig. 3). Se puede llegar a observar, en estos casos, un contacto de todas las patas (“traba”) similar al que se observa en la captura y

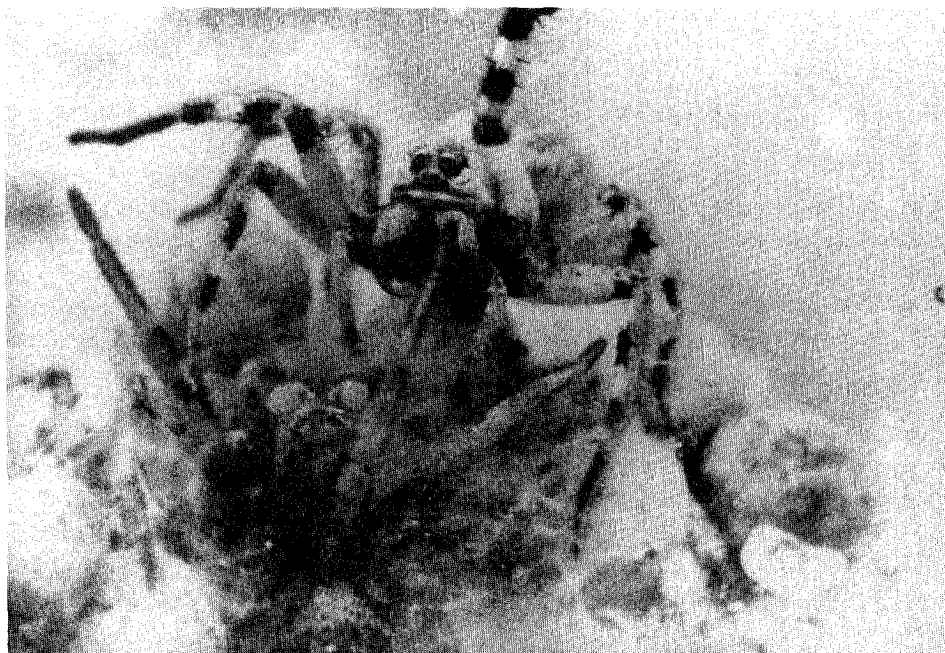


Figura 3.—Exhibición de quelíceros abiertos. En la parte superior se observa a la hembra intrusa con el primer par extendido y los quelíceros abiertos. En la parte inferior, se observa una exhibición de amenaza de la hembra residente.

sujeción de presas de gran tamaño, mostrando ambas arañas los quelíceros abiertos y repetidos intentos de morder a la adversaria. El resultado de la traba puede ser, de nuevo, la huida de una de las dos arañas o, en algunos casos, finalizar con la captura de una por parte de la otra (Tabla 1).

También puede, tras este primer contacto, producirse un retroceso por parte de la intrusa, aun permaneciendo en el interior del nido o sobre el brocal, con sucesivos intentos de aproximación. En estos casos en que la interacción no se resuelve rápidamente, el enfrentamiento se puede mantener hasta más de 8 horas, sucediéndose aproximaciones de la intrusa con el primer par de patas extendido hacia adelante, posiciones de inmovilidad con el primer par extendido y los quelíceros abiertos y "tamborileo de los palpos". En el interior del nido, la hembra residente suele permanecer inmóvil, manteniendo la posición de primer par extendido y elevado hasta la vertical y quelíceros abiertos ("amenaza"). Es de destacar que, en algunas ocasiones, se ha observado que en los momentos en que la hembra residente abandona esta posición, pierda o no la orientación hacia la adversaria, ésta intenta la introducción en el nido. En algunos casos, la distancia entre las dos hembras en este tipo de interacción es tan pequeña que se observa contacto directo y mantenido entre los quelíceros de ambas.

En estos casos la interacción se resuelve, también, tras un ataque, con la huida de una de las dos hembras o su captura (Tabla 1) permaneciendo la otra en el interior del nido; consideramos a esta última la vencedora en la interacción. Tan sólo en un caso se observó que las dos arañas se separaran quedando ambas en el interior del nido, una de ellas en el fondo y la otra sobre el brocal, no orientadas una a la otra. La hembra vencedora puede, incluso, perseguir a la otra hasta una distancia de dos o tres cm del brocal, manteniendo la orientación y la posición de amenaza hasta varios minutos.

Cuando las interacciones ocurren fuera del nido (Tabla 1), la aproximación de la residente a la intrusa se produce de forma escalonada, "a saltos", con el cuerpo en posición erguida y un avance casi simultáneo de las patas delanteras, en desplazamientos cortos, rápidos y en línea recta que recuerdan la aproximación a grandes distancias a presas de gran tamaño.

Cuando la distancia entre ambas se reduce a 3-5 cm, se puede producir la orientación de la hembra intrusa. Una vez ocurrida, el enfrentamiento entre ambas es frontal, desarrollándose la interacción en la forma descrita anteriormente en el interior del nido: suele resolverse tras el contacto y, en ocasiones, la traba, huyendo una de las dos arañas y permaneciendo inmóvil la otra, que mantiene durante algunos minutos la posición y la orientación. En otros casos, se observan sucesivas aproximaciones por parte de esta última, produciéndose repetidos contactos y huidas de la primera (Tabla 1).

En algunos casos, no hay orientación por parte de la hembra intrusa; puede huir, sin que haya contacto, ante la aproximación de la residente, o bien resultar capturada tras una embestida a corta distancia.

La comparación de las frecuencias de las secuencias R y L (Tabla 1) cuando la interacción tiene lugar dentro y fuera del nido da un $\chi^2 = 1.30$ ($\chi^2_{0.05,1} = 3.84$); la comparación de las frecuencias de captura en ambos contextos da un $\chi^2 = 1.00$.

La captura ha sido el resultado final de 8 de las 33 interacciones observadas. En 5 de estos casos, se produjo tras una interacción frontal larga, y en los otros tres tras aproximación lateral o posterior. En todos los casos, el resultado de la

Tabla 2.—Resultado de las interacciones en función de la residencia previa y del tamaño. VR = vence individuo residente; VI = vence individuo intruso; VM = vence individuo mayor; Vm = vence individuo menor.

Variable	Resultado	
Residencia	VR	24
	VI	9
Tamaño	VM	23
	Vm	10

captura fue la ingestión total de la congénere. Se observaron, además, cuatro intentos de captura en interacciones frontales que resultaron en la mordedura de alguna región no vital (patas) y la posterior separación de las arañas sin resultado final de muerte. En los otros 25 casos, el resultado final de la interacción consistió en la huida de una de las dos arañas.

En la Tabla 2 se indica cuál de las dos arañas resultó vencedora en función de las variables “residencia” y “tamaño”. Al aplicar una prueba de Chi cuadrado a los resultados de esta Tabla se obtiene que difieren del azar, tanto con respecto a la residencia $\chi^2 = 6.82$, $p < 0.05$), como al tamaño ($\chi^2 = 5.12$, $p < 0.05$).

En la Tabla 3 se presenta el resultado de las interacciones en función del tamaño de la residente. No existe dependencia significativa entre ambas variables ($\chi^2 = 3.82$), aunque el valor obtenido está muy próximo al valor significativo ($\chi^2 = 3.84$, $p < 0.05$). Sin embargo, las arañas de mayor tamaño tienden a ganar más luchas cuando son residentes ($\chi^2 = 5.26$, $p < 0.05$).

La duración de las interacciones observadas es muy variable. El valor medio de la duración es de 2509.55 segundos, y su desviación standard 5254.16. Se ha calculado el coeficiente de correlación entre las variables “duración de la interacción” y “diferencia de tamaño” para el grupo en que el animal residente es el de mayor tamaño ($r = -0.36$) y el grupo en que el residente es el animal de menor tamaño ($r = -0.32$). Ninguno de estos valores es significativo estadísticamente ($p < 0.05$).

DISCUSION

El comportamiento exhibido por hembras adultas de *L. tarentula fasciiventris* en interacciones diádicas es similar al descrito por Nossek & Rovner (1984) en otras especies del género. La estrategia general, así como los patrones motores del

Table 3.—Resultado de las interacciones en función de las dos variables individuales.

Tamaño residente	Resultado		Total
	VR	VI	
Mayor	17	3	20
Menor	7	6	13
Total	24	9	33

comportamiento, no difieren tampoco, de forma significativa, de los descritos para los animales de este sexo y fase de desarrollo en otros contextos (Ortega 1985; Ortega et al. 1986). El nivel de especificidad de los patrones motores exhibidos es, por lo tanto, bajo, y menor que el observado en interacciones diádicas entre machos adultos en esta especie (Ortega et al. 1984).

El nivel de intensificación de las luchas es mayor que el observado, tanto en encuentros entre machos adultos de esta especie (Ortega et al. 1984), como en los descritos en otras especies (Nossek & Rovner 1984). Este hecho se traduce en el elevado índice de canibalismo observado.

La mayor parte de las interacciones se han registrado en el interior de los nidos, y su resultado consiste en el abandono de éste por parte de una de las dos hembras. Este hecho nos lleva a postular que estas interacciones pueden interpretarse como competitivas, siendo el recurso en litigio la ocupación de un nido. Dado el abrigo y la protección a temperaturas extremas que proporcionan (Humphreys 1987), puede tratarse de un recurso importante para la supervivencia de los individuos.

El elevado valor de este recurso podría explicar el alto nivel de intensificación que se observa en los encuentros estudiados. Se ha postulado, de hecho, que la intensificación de los encuentros se puede producir si el valor del recurso es muy alto (Maynard Smith & Parker 1976; Riechert 1982; Huntingford & Turner 1987).

No hemos detectado diferencias en la frecuencia de interacciones breves y largas o de capturas en función de que el encuentro se produzca o no en el interior del nido. En otros estudios no se ha detectado, tampoco, correlación entre la intensidad de la lucha y el valor del recurso (Hodge 1987).

El elevado riesgo de lesión como consecuencia de la intensificación podría haber llevado al desarrollo de estrategias de comportamiento que minimizaran los riesgos a los adversarios del tipo de "si eres residente ataca, y si eres intrusa huye" (Maynard Smith 1974; Hammerstein 1981). Esta hipótesis permitiría explicar la predictibilidad del resultado con respecto a la residencia que hemos observado. Sin embargo, no todas las interacciones se resuelven rápidamente en favor del individuo residente.

La existencia de contacto físico en la mayor parte de las interacciones podría indicar que la resolución de estos conflictos se produciría, básicamente, tras la evaluación de parámetros físicos del adversario (Turner & Huntingford 1986). Nuestros resultados concuerdan con la hipótesis de que el animal de mayores fuerza o tamaño tiene más probabilidades de resultar vencedor en estos encuentros (Aspey 1977; Riechert 1986).

La interacción de las dos variables de asimetría no queda clara a partir de los resultados obtenidos, aunque se observa una tendencia a que la probabilidad de vencer de la hembra residente sea mayor cuando es la de mayor tamaño. La variabilidad de las secuencias podría reflejar las diferentes situaciones en que se puede encontrar un animal en función del tamaño y residencia relativos, respondiendo las secuencias lentas a situaciones en las que las probabilidades de vencer de la intrusa, en función de su tamaño, fueran grandes, y las secuencias rápidas a los casos en que no fuera así. Estos planteamientos se ajustan a la tendencia a una correlación negativa que hemos observado entre las variables "diferencia de tamaño" y "duración de la interacción": las interacciones más

largas corresponden a las situaciones en las que la diferencia de tamaño es pequeña.

Estos resultados concuerdan con la suposición de que los animales utilizan las interacciones para obtener información acerca de su tamaño relativo. Planteamos que la interpretación funcional de los patrones motores exhibidos en este contexto no debería tanto suponer que son señales que informan de la especie y sexo del animal, permitiendo el reconocimiento intraespecífico y disminuyendo el riesgo de que se produzca una respuesta predatoria indiscriminada (Krafft 1982), como que son patrones que servirían a los individuos para evaluar la situación a la que se enfrentan.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a William Eberhard y a Carlos E. Valerio su revisión y sugerencias a este manuscrito. A José Maria Calpena, le agradecemos la elaboración del material fotográfico.

REFERENCIAS

- Aspey, W. P. 1976. Response strategies of adult male *Schizocosa crassipes* (Araneae: Lycosidae) during agonistic interactions. *Psyche*, 83:95-105.
- Aspey, W. P. 1977. Wolf spiders sociobiology. I. Agonistic display and dominance-subordination relations in adult male *Schizocosa crassipes*. *Behaviour*, 62, 1-2:103-141.
- Austad, S. N. 1983. A game theoretical interpretation of male combat in the bowl and doily spider (*Frontinella pyramitela*). *Anim. Behav.*, 31:59-73.
- Dijkstra, H. 1969. Comparative research of the courtship behaviour in the genus *Pardosa* (Araneae: Lycosidae). III. Agonistic behaviour in *Pardosa amentata*. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.*, 2 ser., 41, sup. 1:91-97.
- Dijkstra, H. 1978. Dynamics of dominance in the wolf spider *Pardosa amentata* (Araneae: Lycosidae). *Symp. Zool. Soc. London*, 42:403-404.
- Goist, K. C. 1982. Male-male competition in the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. Ph.D. Dissertation. Tulane University, New Orleans, 93 pp.
- Halliday, T. R. 1986. Courtship. Pp. 80-86, *In* The Collins Encyclopedia of Animal Behaviour (P. J. B. Slater, ed.). Collins, Oxford.
- Hammerstein, P. 1981. Role of asymmetries in animal contests. *Anim. Behav.*, 29:193-205.
- Hodge, M. A. 1987. Agonistic interactions between females bowl and doily spiders (Araneae, Linyphiidae): owner biased outcomes. *J. Arachnol.*, 15:241-247.
- Humphreys, W. F. 1987. The thermal biology of the wolf spider *Lycosa tarentula* (Araneae: Lycosidae) in northern Greece. *Bull. British Arachnol. Soc.*, 7:117-122.
- Huntingford, F. and A. Turner. 1987. *Animal Conflict*. Chapman & Hall, London, 448 pp.
- Krafft, B. 1982. The significance and complexity of communication in spiders. Pp. 115-66, *In* Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance. (P. N. Witt and J. S. Rovner, eds.). Princeton University Press, Princeton.
- Jackson, R. R. 1982. The biology of ant-like jumping spiders: intraspecific interactions of *Myrmarachne lupata* (Araneae, Salticidae). *Zool. J. Linnean Soc.*, 76: 293-319.
- Maynard-Smith, J. 1974. The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.*, 47:209-221.
- Maynard-Smith, J. & G. A. Parker. 1976. The logic of asymmetric contests. *Anim. Behav.*, 24: 159-175.
- Nossek, M. E. & J. S. Rovner. 1984. Agonistic behavior in female wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.*, 11:407-422.
- Ortega, J. 1985. Quantitative and qualitative analysis of the predatory behaviour of *Lycosa fasciventris* Dufour (Araneae: Lycosidae). *Biol. Behav.*, 10: 55-65.

- Ortega, J., C. Fernández y E. Pablos. 1984. Un éthogramme ouvert du comportement agonistique des males adultes chez *Lycosa fasciiventris* Dufour (Araneae, Lycosidae). Pp. 309-312. Col. Int. d' Ethologie. SFECA, Barcelona.
- Ortega, J., C. Fernández y E. Pablos. 1986. Comportamiento sexual en *Lycosa tarentula fasciiventris* Dufour (Araneae, Lycosidae). Una aproximación inicial. Act. X Congr. Int. Arachnol. Jaca/España, I:103-106.
- Parker, G. A. and D. I. Rubenstein. 1981. Role assessment, reserve strategy and acquisition of information in asymmetric animal conflicts. Anim. Behav., 29:221-240.
- Riechert, S. E. 1978. Energy-based territoriality in populations of the desert spider *Agelenopsis aperta* (Gertsch). Symp. Zool. Soc. London, 42:211-222.
- Riechert, S. E. 1982. Spider interactions strategies: communication vs. coercion. Pp. 281-316, In Spider Communication: Mechanisms and Ecological Significance. (P. N. Whitt & J. S. Rovner). Princeton Univ. Press, Princeton.
- Riechert, S. E. 1986. Spider fights as a test of evolutionary games theory. Amer. Scien., 74:604-610.
- Turner, A. and F. Huntingford. 1986. A problem for game theory analysis: assessment and intention in male mouthbrooder contests. Anim. Behav., 34:961-970.
- Vollrath, F., 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. Z. Tierpsychol., 53:61-78.
- Wilson, E. O., 1975. Sociobiology: The New Synthesis. Harvard University Press, Cambridge, 701 pp.

Manuscript received May 1988, revised June 1989.