

**INTERACCIONES ENTRE MACHOS DE *SCHIZOCOSA MALITIOSA*
(ARANEAE, LYCOSIDAE) EN CONTEXTOS SEXUAL Y NO SEXUAL.**

Fernando G. Costa

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Av. Italia 3318, 11600 Montevideo, Uruguay.
e-mail: fernandocostafgc@gmail.com

RESUMEN

Usualmente los machos compiten y luchan por el acceso a las hembras. En la araña lobo *Schizocosa malitiosa*, puse a prueba si los machos modificaban su comportamiento agonístico en un contexto sexual respecto a un contexto no sexual. Coloqué 12 parejas de machos en un pasillo, donde previamente había dejado una hembra virgen liberando seda con feromonas sexuales. Enfrenté también otras 12 parejas de machos en un dispositivo similar, pero sin estímulos sexuales. No encontré diferencias claras entre los comportamientos agonísticos de los machos en ambas situaciones, los cuales se limitaron por lo general a interacciones rápidas, donde se alejó un macho o los dos. Sólo cuatro parejas (tres ante seda y una sin ella) entrelazaron sus patas y se mantuvieron con los quelíceros enfrentados y abiertos, pero se separaron sin persecución ni lesiones. Siete machos del grupo con seda suspendieron su cortejo y atacaron ritualizadamente al otro individuo cortejante. Sugiero la prevalencia de competencia indirecta –habilidad de encuentro– entre los machos de esta especie en búsqueda de hembras.

Palabras clave: interacciones macho-macho, feromona sexual femenina, arañas lobo.

ABSTRACT

Male-male interactions between males of *Schizocosa malitiosa* (Araneae, Lycosidae) in sexual and nonsexual contexts. Males usually compete and fight for female access. In the wolf spider *Schizocosa malitiosa* I tested if males change their agonistic behaviour when exposed to both sexual and neutral context. I placed 12 pairs of adult males in a glass corridor, where previously had been a virgin adult female, releasing silk threads with contact sex pheromones. Other 12 male pairs were confronted in a similar device, but lacking sexual stimuli. There were no clear differences in the agonistic behaviour of males between both experiments: males usually moved away from each other after short interactions. Only four male pairs (three on female silk and one without silk) interlaced their legs and opening their chelicerae; they separated without injuries or persecution. Seven males confronted on female silk suspended their courtship and attacked another suitor in a ritualized way. I suggest a prevalence of indirect (scramble) competition on direct competition (contest) among males of *S. malitiosa* during mate searching.

Keywords: male-male interactions, female sexual pheromone, wolf spiders.

INTRODUCCIÓN

Debido a su diferente inversión de recursos en gametos y cuidado parental, los machos usualmente compiten por acceder a las hembras (Trivers, 1972). Esta competencia puede ser directa e incluir combates, o indirecta, basada en la persistencia de búsqueda o en la habilidad de encuentro de las hembras por los machos ("scramble competition") (Andersson, 1994). La táctica asumida por la especie en general o por los individuos en particular dependerá de los costos y beneficios que conlleve cada táctica. En la araña lobo *Schizocosa malitiosa*, donde ambos sexos son vagabundos, los machos buscan hembras guiados por las señales químicas (feromonas sexuales de contacto) asociadas a los hilos de seda que éstas liberan al caminar (Baruffaldi & Costa, 2010). Este estímulo tactoquímico es particularmente intenso en hembras vírgenes viejas (Baruffaldi & Costa, 2010; Baruffaldi *et al.*, 2010). Las hembras vírgenes son muy receptivas sexualmente, no así las hembras copuladas, que son más reluctantes a segundas cópulas; los machos son poligínicos (Aisenberg & Costa, 2005).

Estos antecedentes permiten suponer que los machos de *S. malitiosa* buscarán nuevas hembras y evitarán los ataques de coespecíficos y predadores, evitando enfrentamientos riesgosos con otros machos con escaso o nulo beneficio reproductor. No existe dimorfismo sexual evidente de tamaño en la especie, pero los machos son más livianos y ágiles, con abdomen pequeño y patas muy largas, sugiriendo adaptaciones para la búsqueda y desplazamiento para encontrar hembras ("scramble competition") antes que para la lucha directa intrasexual ("contest") (Andersson, 1994; Foelix, 2011). Por lo tanto, se puede predecir que dos machos que se encuentran no lucharían entre sí en un contexto no sexual (salvo en un contexto presa-predador o canibalismo, si la diferencia de tamaño es muy grande). En cambio, de estar presente un estímulo sexual tactoquímico intenso, lucharían entre sí para aumentar sus posibilidades de acceso a una hembra probablemente receptiva y cercana. El objetivo de este trabajo es poner a prueba si dos machos de *S. malitiosa* tienen comportamientos agonísticos diferentes bajo contextos sexual y no sexual.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se capturaron hembras y machos subadultos de *S. malitiosa* en Marindia, Canelones (34° 46' 43.71" S, 55° 49' 34.52" O), durante marzo de 2013. Se criaron en el laboratorio en cajas de Petri de plástico de 7.5 cm de diámetro, alimentándolas *ad libitum* con larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera, Tenebrionidae). Se mantuvieron en un cuarto calefaccionado a una temperatura media de 24.3°C (\pm 0.9 DE), para acelerar sus mudas y obtener la adultez. Los adultos se mantuvieron en un cuarto no calefaccionado, a 21.1°C (\pm 2.1 DE).

Los ensayos se realizaron en seis pasillos de vidrio de sección rectangular, de 45 cm de largo, 5 cm de ancho y 8 cm de altura, con un techo removible de vidrio y una base de espuma de poliestireno extruido (Espuma Plast ©). La base estaba cubierta de una fina capa de arena con pequeñas piedras en el fondo y un recipiente con agua en el medio (Fig. 1). Ambos extremos del pasillo se cerraron con bloques de poliestireno, en los que se excavó un túnel de 2.5 cm de diámetro conectado a un tubo de plástico de igual diámetro y 10 cm de largo, con ambos extremos abiertos. Dos compuertas de acrílico podían cerrar ambos extremos del

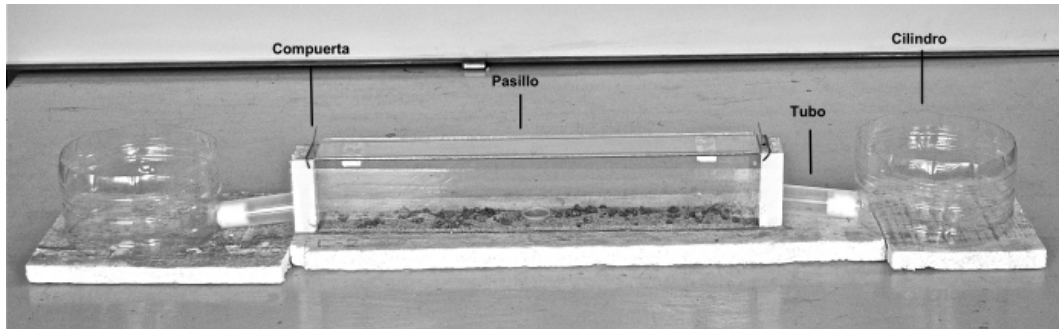


Fig. 1. Dispositivo experimental utilizado. Dos machos de *S. malitiosa* se colocaron en los tubos e ingresaron simultáneamente al pasillo al elevarse las compuertas, extrayéndose inmediatamente los tapones de algodón. Se registraron los comportamientos y sus duraciones. La observación terminó cuando uno de los machos penetró a un tubo y salió al cilindro exterior. Ver detalles en el texto. Foto: Carlos Toscano-Gadea.

pasillo, mientras que los tubos se ocluyeron con algodón. En el extremo distal de ambos tubos se colocaron dos cilindros de plástico de 16 cm de diámetro y 9 cm de altura, con un orificio de 2.5 cm de diámetro en un lado para permitir el escape de los machos desde el pasillo al tubo, y de éste al cilindro. Este aparato permitió colocar a dos machos en los dos tubos, encerrados entre una compuerta y el algodón. Después de dos minutos para habituarse, se alzaron las compuertas y se les dio acceso al pasillo, extrayéndose además los algodones. A partir de la entrada de los machos en el pasillo, se registraron en papel los comportamientos observados y sus duraciones. Se dio por terminada la observación cuando un macho escapó del pasillo, atravesó el tubo y salió al cilindro. Se consideró a este macho como perdedor y al que persistió como ganador, excepto en los casos donde ambos se alejaron.

Se realizaron dos experimentos, uno con seda de una hembra y otro sin seda. En el primero, se encerró en el pasillo una hembra virgen de 10 ó más días de edad adulta durante 48 horas, para que fijara hilos de seda sobre el sustrato y se extrajo inmediatamente antes de la observación. Se observaron 12 enfrentamientos de machos en cada grupo, utilizándose un total de 48 machos y 12 hembras. No se reutilizaron individuos. Se midió el ancho del cefalotórax de los machos para estimar su tamaño. Para limitar el estudio a la competencia macho-macho y evitar la posible variable predación, sólo se enfrentaron parejas de machos de tamaños cercanos, generando condiciones para la existencia de grados crecientes de lucha. Durante los ensayos, la temperatura ambiente promedio fue 21.5°C (\pm 0.7 DE). Se utilizó el test de probabilidad exacta de Fisher de dos colas.

RESULTADOS

Durante los experimentos con seda de hembra, todos los machos cortejaron luego de tocar el sustrato con la seda, realizando tamborileo de palpos y sacudidas de patas anteriores (Costa, 1975). De las 12 parejas de machos observadas, en siete casos un macho giró y huyó

ante el avance del otro macho, sin que hubiera contacto. En un caso ambos giraron y huyeron sin contactar. En los cuatro restantes, hubo contacto entre ambos, huyendo uno de ellos (dos casos) o enfrentándose agresivamente (dos casos). Se observó frecuentemente (siete casos) que antes del primer contacto y a una distancia aproximada de 10 cm, uno de los machos dejó de cortejar y rápidamente avanzó hacia el otro macho con las patas elevadas. En seis de estos casos el macho que estaba cortejando giró y huyó antes (cuatro casos) o después (dos casos) del contacto, mientras que en el restante caso ambos se toquetearon y se enfrentaron agresivamente entrelazando patas y abriendo quelíceros durante 0.2 min (Fig. 2). En otros dos casos de contacto frontal, los dos machos se toquetearon y enfrentaron agresivamente de manera similar durante 0.4 y 0.5 min. De estos tres casos de enfrentamiento agresivo, no se observaron lesiones en los individuos. El enfrentamiento se resolvió en dos casos con huida de uno de los machos mientras el otro mantuvo una posición amenazante, con patas anteriores elevadas y sin perseguir; en el otro caso ambos se alejaron tras el enfrentamiento.

En los experimentos sobre sustrato sin seda, los machos mostraron escasos comportamientos agresivos o sexuales. Dos parejas se tocaron, se eludieron y siguieron su camino, mientras que en otra pareja ambos machos huyeron después del contacto. En seis casos, un macho huyó ante el avance del otro sin que hubiera contacto. En tres casos hubo comportamientos agresivos. En un caso, un macho atacó al otro con patas elevadas; en otro, los machos



Fig. 2. Lucha ritual entre dos machos de *S. malitiosa*, entrelazando sus patas, abriendo los quelíceros y manteniendo alejados los cuerpos. Foto: Carlos Toscano-Gadea.

se enfrentaron entrelazando laxamente patas y uno huyó. En el tercer caso, los machos entrelazaron las patas y se enfrentaron con los quelíceros abiertos durante 3.7 min, alejándose luego ambos. No se observaron lesiones ni persecuciones. En dos casos uno de los machos realizó breves unidades de comportamiento sexual (tamborileo, sacudidas) luego del contacto con el otro macho. En uno de estos casos, el macho los realizó tras contactar y evitarse con el otro macho; en el otro caso, los realizó el macho vencedor tras entrelazar las patas laxamente con el otro macho. No hubo diferencia significativa entre las frecuencias de comportamientos agresivos (entrelazamiento con quelíceros abiertos) entre los dos experimentos (test de Fisher: $p = 0.59$).

DISCUSIÓN

Salvo por la presencia esperada de comportamientos sexuales en las pruebas sobre seda (Costa, 1975), no se encontraron diferencias comportamentales evidentes entre ambos grupos experimentales. En ambos, las interacciones claramente agresivas fueron escasas y se resolvieron por lo general rápidamente, predominando la habilidad de los machos de mantener alejado al adversario. Esto determinó la ausencia de mordeduras o lesiones, a pesar de tratarse de dos cazadores activos potencialmente caníbales y de tamaño similar. Interacciones de este tipo son frecuentes entre machos de arañas lobo (Dijkstra, 1970; Aspey, 1975; Delaney *et al.*, 2007; Foelix, 2011). En las pruebas con seda, resultó llamativo que muchos machos (siete de doce), probablemente al percibir el cortejo del otro macho, suspendieron su propio cortejo y atacaron de forma ritualizada, provocando casi siempre la huida del otro macho. Este resultado sugiere que los machos atacantes reconocieron el cortejo coespecífico del otro macho y decidieron alejarlo con un ataque simple y brusco. A su vez, el macho atacado (excepto en un caso) siempre se alejó sin insistir en el cortejo, como sí lo hacen ante un ataque parcial de una hembra (Costa, obs. pers.). Esta respuesta sugiere que el macho atacado reconoció que el atacante era otro macho, o al menos lo reconoció como distinto a una pareja potencial.

Los comportamientos sexuales observados en contexto no sexual (dos casos), pueden deberse a mecanismos de actividad espontánea (causados por el aislamiento previo de los machos) o ser actividades desplazadas (Tinbergen, 1951; McFarland, 1999). No parece probable la confusión con una hembra, pues ambos casos se observaron después del contacto físico, donde cada individuo adquiere importante información tactoquímica del otro (Barth, 2002).

Todos estos datos señalan que los encuentros intrasexuales masculinos de *S. malitiosa* se resuelven rápida y económicamente, sugiriendo que la ventaja de desplazar a otro macho en estas condiciones no es un insumo importante en estos animales, donde ambos sexos son vagabundos. Los machos de *S. malitiosa*, por el contrario, frecuentemente luchan entre sí en presencia directa de una hembra: machos copulando abandonan su pareja para atacar al intruso, y éstos mismos atacan al macho que está copulando (Aisenberg *et al.*, 2008). Se sugiere entonces que el conflicto entre machos de esta especie en etapas previas al acceso a las hembras se resuelve fundamentalmente por su habilidad de encuentro de la pareja o "scramble competition".

AGRADECIMIENTOS

Dos revisores anónimos y el editor mejoraron sensiblemente el manuscrito original.

REFERENCIAS

- Aisenberg A. & Costa F. G. 2005. Females mated without sperm transfer maintain high sexual receptivity level in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Ethology*, 111: 545-558.
- Aisenberg A., Estramil N., Toscano-Gadea C. & González M. 2008. Timing of female sexual unreceptivity and male adjustment of copulatory behaviour under competition risk in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Journal of Ethology*, 27: 43-50.
- Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 599 pp.
- Aspey W. P. 1975. Agonistic behavior and dominance-subordinance relationships in the wolf spiders *Schizocosa crassipes*. *Proceedings of the 6th International Arachnological Congress, 1974, Univ. Amsterdam*: 102-106.
- Barth F. G. 2002. *A spider's world. Senses and behaviour*. Springer-Verlag, Berlin. 394 pp.
- Baruffaldi L. & Costa F. G. 2010. Changes in male sexual responses from silk cues of females at different reproductive states in the wolf spider *Schizocosa malitiosa*. *Journal of Ethology*, 28: 75-85.
- Baruffaldi L., Costa F. G., Rodríguez A. & González-Ritzel A. 2010. Chemical communication in *Schizocosa malitiosa*: evidence of a female contact sex pheromone and persistence in the field. *Journal of Chemical Ecology*, 36: 759-767.
- Costa F. G. 1975. El comportamiento precopulatorio de *Lycosa malitiosa* Tullgren (Araneae: Lycosidae). *Revista Brasileira de Biología*, 35: 359-368.
- Delaney K. J., Roberts J. A. & Uetz G. W. 2007. Male signaling behavior and sexual selection in a wolf spider (Araneae: Lycosidae): a test for dual functions. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 62: 67-75.
- Dijkstra, H. 1970. Comparative research of the courtship behaviour in the genus *Pardosa* (Arachn., Araneae). III. Agonistic behavior in *Pardosa amentata*. *Bulletin du Muséum National D'Histoire Naturelle, Paris* 41: 91-97.
- Foelix, R. F. 2011. *Biology of spiders*. 3rd ed., Oxford University Press. 419 pp.
- McFarland, D. 1999. *Animal behaviour. Psychobiology, ethology and evolution*. 3rd ed., Longman, Harlow, England. 580 pp.
- Tinbergen, N. 1951. *The study of instinct*. Clarendon Press, Oxford. 228 pp.
- Trivers, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection. *En* B. Campbell (Ed.) *Sexual selection and the descent of man*, pp. 136-179. Aldine Publishing Company, Chicago.

Fecha de Recepción: 23 de julio de 2013
Fecha de Aceptación: 4 de octubre de 2013