

Viera, V. y F. G. Costa. 1988. Analisis del comportamiento de captura de presas por machos adultos de *Metepeira* sp. A (Araneae, Araneidae), utilizando telas de juveniles y hembras adultas coespecificos. J. Arachnol., 16:141-152.

ANALISIS DEL COMPORTAMIENTO DE CAPTURA DE PRESAS POR MACHOS ADULTOS DE *METEPEIRA* SP. A (ARANEAE, ARANEIDAE), UTILIZANDO TELAS DE JUVENILES Y HEMBRAS ADULTAS COESPECIFICOS

Carmen Viera y Fernando G. Costa

División Zoología Experimental
Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable
Av. Italia 3318, Montevideo, Uruguay

ABSTRACT

Prey (*Acromyrmex* sp. ants) were offered to four experimental groups of *Metepeira* sp. A: adult females on their own webs; juveniles on their own webs; adult males on webs built by adult females; adult males on webs built by juveniles. Although adult males do not build webs, they are fully capable of capturing prey in foreign webs. Male behavior was basically similar to females and juveniles. However, males showed high frequency in certain units of behavior in the prey detection phase (particularly males on female webs). A sexual origin for these units of behavior is suggested. Sexual interference would reduce the predatory efficiency of males but also probably reduce the risk of female predation on males in the field.

RESUMEN

Se entregaron presas (hormigas *Acromyrmex* sp.) a cuatro grupos experimentales de *Metepeira* sp. A: hembras adultas ocupando sus telas; juveniles ocupando sus telas; machos adultos ocupando telas de hembras; machos adultos ocupando telas de juveniles. Los machos adultos, que no construyen telas orbiculares, mostraron plena habilidad predatoria en telas ajenas. El comportamiento de los machos fue básicamente similar a hembras y juveniles. Sin embargo, los machos presentaron alta frecuencia de algunas unidades de comportamiento en la fase detección (principalmente machos en telas de hembras). Se sugiere un origen sexual de estas unidades. Esta característica afectaría la eficiencia de captura pero disminuiría los riesgos de predación sobre los machos en el campo.

INTRODUCCION

Los machos adultos de Araneidae pierden la capacidad de construir telas orbiculares a partir de su muda de maduración y consecuentemente no se alimentarían (Bristowe 1941; Millot 1949; Foelix 1982). Sin embargo, en especies de *Nephila* y *Argiope*, los machos son mucho más pequeños que las hembras, ocupan y eventualmente se alimentan en telas de hembras adultas o en penúltimo estadio (Christenson y Goist 1979; Robinson y Robinson 1978; Vollrath 1980; Christenson 1984; Christenson et al. 1985). En *Eriophora fuliginea* (C. L. Koch) los machos tienen un tamaño similar a las hembras, construyen redes orbiculares y capturan presas (Robinson et al. 1971; Robinson y Robinson 1981). Eberhard et al. (1978) señalaron robos de telas de *Metazygia gregalis* (O.P.-Cambridge) por

machos adultos de varias especies orbitelares, incluyendo machos coespecíficos, utilizándolas para capturar presas. Pese a estos antecedentes, no se conocen descripciones detalladas del comportamiento de captura de presas por machos adultos de Araneidae.

Las telas de las especies de *Metepeira* se caracterizan por la presencia de un refugio y de hilos de conexión con el centro de la tela orbicular. Los machos adultos tienen un tamaño semejante a las hembras y pueden utilizar telas ajenas para capturar presas. Por ejemplo, los machos de *M. grinnelli* (Coolidge) pueden desplazar a individuos de *Cyclosa turbinata* (Walckenaer), ocupar sus telas y capturar presas (Spiller 1984). También los machos adultos de *Metepeira* sp. A ocupan y capturan presas en telas de juveniles y hembras coespecíficos (Viera y Costa 1985). Este último resultado nos estimuló a averiguar si el comportamiento de captura de presas de los machos adultos de esta especie es similar al descrito por Viera (1986) para los juveniles y las hembras adultas.

Los objetivos de este trabajo son: (i) Describir el comportamiento de captura de presas por machos adultos de *Metepeira* sp. A ubicados en telas de juveniles y hembras coespecíficos; (ii) Describir el comportamiento de captura de presas por juveniles y hembras adultas de *Metepeira* sp. A (grupos de control); (iii) Analizar comparativamente los comportamientos de captura de juveniles, hembras, machos en telas de juveniles y machos en telas de hembras, sobre una misma presa.

Este estudio constituye el primer intento de analizar el modelo comportamental de captura de presas, realizado por machos adultos de Araneidae. Los resultados también permitirán evaluar la capacidad depredadora de los machos y la influencia del tipo de tela utilizada, así como vincular esta actividad alimentaria con las tácticas reproductoras de Araneidae.

MATERIAL Y METODO

Se colectaron 145 individuos juveniles y adultos de *Metepeira* sp. A (denominación provisoria, sugerida por H. W. Levi, Harvard University) en Punta Espinillo, Montevideo, Uruguay. Las telas fueron localizadas en inflorescencias y parte superior del tallo de *Eryngium* sp. (Umbelliferae), con el refugio ubicado generalmente entre la umbela y el pedicelo (hasta cinco telas en el mismo tallo). Todos los individuos utilizados fueron depositados en la colección aracnológica del Museo Nacional de Historia Natural, Montevideo (lote N° 305).

En el laboratorio los individuos fueron criados en frascos individuales de 9 cm de diámetro y 14 cm de altura, con un recipiente con agua y un soporte para la tela, cerrados con una malla de nailon. Fueron alimentados con larvas de *Tenebrio* sp. (Coleoptera). La temperatura media durante 166 días de cría y estudio fue $22.96 \pm 1.95^\circ\text{C}$. Para las experiencias los individuos se trasladaron a cajas de vidrio de $30 \times 30 \times 9$ cm, con un marco interno de madera y un recipiente con agua. Las arañas que mudaron se usaron después de cinco días. Las presas elegidas fueron obreras de *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) con fuertes defensas mecánicas y muy abundantes en el sitio de colecta. El tamaño de la presa fue igual o ligeramente inferior a la araña, ubicándola en la zona inferior de la tela, 2 h después de su captura. Para la observación se utilizó un fondo oscuro, una luz puntiforme lateral de 445 lux y una lupa amplia de 2X. Se relataron y registraron las observaciones con un grabador magnetofónico, se filmaron algunas secuencias con una cámara

cinematográfica Super-8 y se analizaron cuadro a cuadro en una moviola. Las secuencias comportamentales se describieron separando unidades y fases comportamentales de acuerdo a Robinson y Olazarri (1971) y particularmente Viera (1986).

El diseño experimental fue el siguiente: *Experiencia 1*: Se colocaron hembras adultas individualmente en los recipientes de experimentación limpios. A las 24 ó 48 h se entregó la presa a las arañas que construyeron tela y se observó y registró la captura. *Experiencia 2*: Se colocaron machos adultos en recipientes de experimentación inmediatamente después de ser extraídas las hembras adultas (sin alterar la tela). Veinticuatro horas después se controló la ocupación de la tela por el macho, se entregó la presa y se observó y registró la captura. *Experiencia 3*: Se siguió el mismo procedimiento de la Experiencia 1, pero usando juveniles (en penúltimo y antepenúltimo estadios) en sustitución de las hembras. *Experiencia 4*: Se siguió el mismo procedimiento de la Experiencia 2, pero colocando machos en telas construídas por individuos juveniles.

Las observaciones correspondientes a las cuatro experiencias se realizaron intercaladas entre sí. Se registraron las experiencias desde el momento de colocar la presa (*inicio*). Las sucesiones de unidades se contabilizaron a partir de la primera unidad de comportamiento que se observó después de entregar la presa, exceptuando el reposo anterior de la araña. Se consideró como *fin* de las experiencias la ingestión o abandono de la presa, así como también el mantenimiento de quietud o acicalamiento por un lapso mayor a 60 seg. La eficiencia de captura se calculó: $(N^{\circ} \text{ de presas capturadas} / N^{\circ} \text{ de presas entregadas}) \times 100$. La temperatura media durante las observaciones experimentales fue: $23.3 \pm 2.3^{\circ}\text{C}$ ($N = 78$). Los resultados obtenidos de las cuatro experiencias se compararon cualitativamente y cuantitativamente. No se compararon entre sí las experiencias 1 y 4, ni las experiencias 2 y 3, para evitar la incidencia simultánea de dos variables (estado fisiológico y medio ambiente experimental). Se utilizaron los estadísticos: test de probabilidad exacta de Fisher, test de dos muestras de Wilcoxon (Siegel 1956) y test de diferencia de medias de Student con restricciones para la varianza (paquete PRESTA, Centro S. Ramón y Cajal, España). El nivel mínimo para rechazar la hipótesis nula fue 0.05.

RESULTADOS

El comportamiento de captura en los cuatro grupos experimentales mostró un patrón común, donde las unidades de comportamiento se sucedieron en el tiempo. De acuerdo con Viera (1986), se reconocieron tres fases: (1) *Fase de detección de la presa*, constituída por las unidades desplazamiento (locomoción de la araña en la tela), tensamiento (tironeo de los radios de la tela) y toqueteo (golpes suaves de patas sobre la presa); (2) *Fase de inmovilización de la presa*, constituída por las unidades envolvimiento (sujeción con ataduras de seda), mordeduras cortas (inserciones sucesivas de los quelíceros en la presa) y mordedura prolongada (inserción de los quelíceros en la presa durante 20 segundos como mínimo); (3) *Fase terminal*, constituída por las unidades transporte (liberación y traslado de la presa en las patas IV hasta el lugar de ingestión) y manipulación de la presa (maniobras de ubicación de la presa, previas a la ingestión).

Se observaron otras dos unidades: quietud (inmovilidad total) y acicalamiento (limpieza aparente de los apéndices). Quietud se vinculó frecuentemente con la fase inmovilización y acicalamiento se vinculó con detección e inmovilización.

Sucesión de unidades de comportamiento de hembras (Experiencia 1).—De 21 hembras empleadas, 19 hicieron tela. Diecisiete iniciaron la captura desplazándose hasta el centro de la tela (Fig. 1), mientras que dos hembras partieron desde el centro de la tela (una de éstas no construyó refugio). Desde el centro todos los individuos se desplazaron directamente hacia la presa, salvo uno que previamente realizó tensamiento. Un sólo individuo efectuó toqueteo sobre la presa, después del desplazamiento inicial.

Dieciocho individuos envolvieron la presa inmediatamente después de desplazarse. La fase inmovilización mostró una fuerte vinculación entre envolvimiento y mordeduras cortas. Ambas unidades se vincularon en menor medida con mordedura prolongada (Fig. 1).

La fase terminal se inició con la unidad transporte, sucediendo a envolvimiento, mordedura prolongada o excepcionalmente mordeduras cortas (2 individuos). Diecisiete hembras presentaron fase terminal e ingirieron en el refugio; dos hembras no realizaron fase terminal y finalizaron el comportamiento en quietud.

Quietud se relacionó fundamentalmente con envolvimiento; también se vinculó con mordedura prolongada, mordeduras cortas, acicalamiento y transporte. Acicalamiento se observó repetidamente en un sólo individuo, relacionado con envolvimiento y quietud.

La eficiencia de captura de presas fue 95% (un sólo individuo no capturó la presa).

Sucesión de unidades de comportamiento de machos que utilizaron telas de hembras (Experiencia 2).—De 18 machos empleados, 17 ocuparon telas de hembras. Quince individuos iniciaron el comportamiento de captura desde el refugio y dos desde el centro de la tela (una tela no poseía refugio). Once machos realizaron como primera unidad desplazamiento y seis tensamiento (Fig. 2). Ocho machos realizaron tensamiento y 10 machos realizaron toqueteo durante la fase detección de la presa.

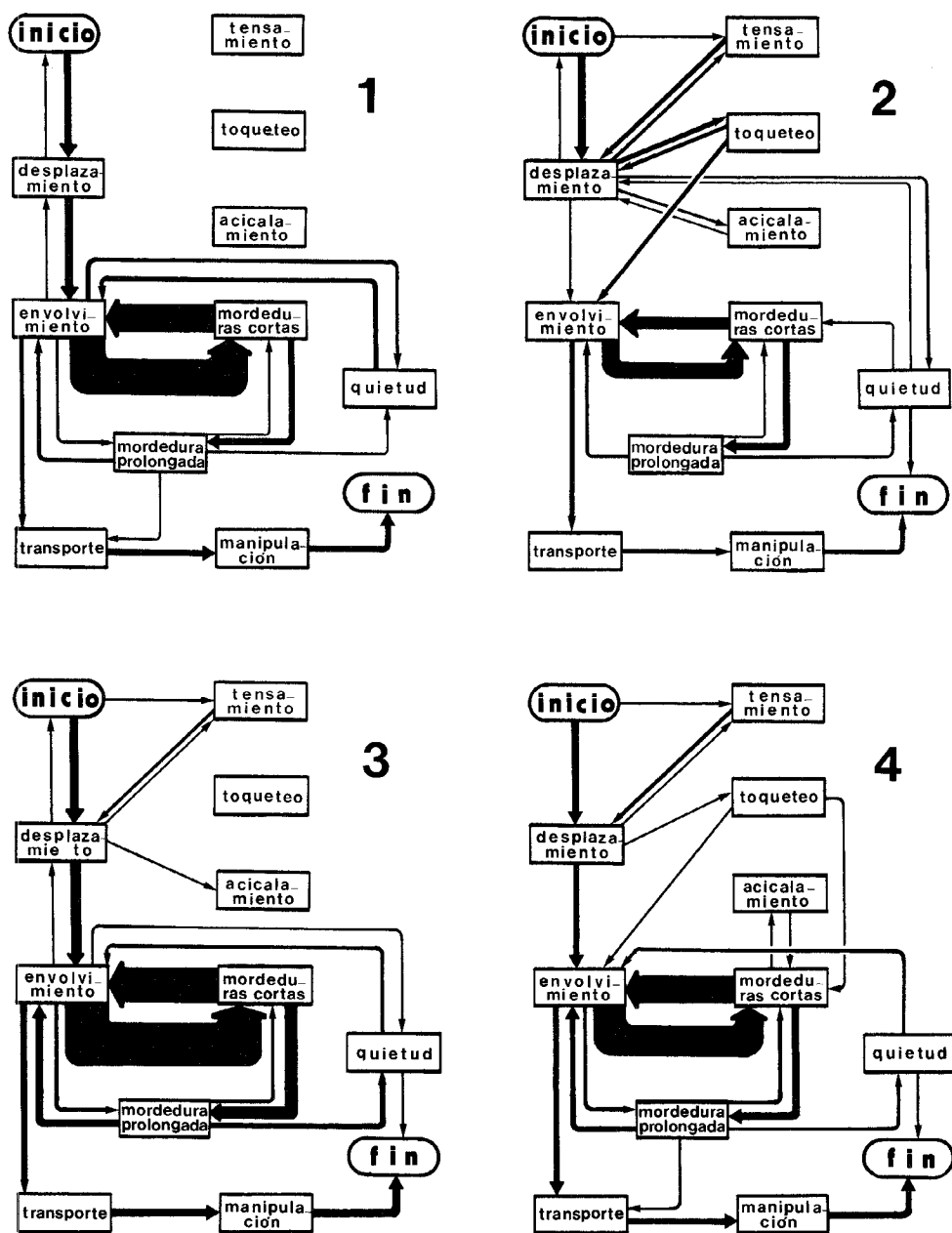
La fase inmovilización se inició con las sucesiones desplazamiento a envolvimiento o toqueteo a envolvimiento. Envolvimiento se relacionó estrechamente con mordeduras cortas y ambas unidades se vincularon con mordedura prolongada (Fig. 2).

Ocho machos comenzaron la fase terminal con la sucesión envolvimiento a transporte y un individuo con la sucesión mordedura prolongada a transporte. Quietud se vinculó con mordeduras cortas y mordedura prolongada.

Cinco individuos terminaron el comportamiento realizando quietud (dos de ellos ubicados en el refugio) y uno desplazándose fuera de la tela. Acicalamiento fue observado en cinco individuos, relacionándose principalmente con desplazamiento y en menor medida con quietud, envolvimiento y tensamiento. Un individuo terminó su comportamiento en acicalamiento prolongado.

La eficiencia de captura de presas fue 72% (cinco machos no capturaron las presas).

Sucesión de unidades de comportamiento de juveniles (Experiencia 3).—De 32 juveniles empleados, 24 hicieron tela (siete de ellos eran machos penúltimos). Una tela se destruyó accidentalmente, previo a la observación. Diecinueve juveniles se



Figs. 1-4.—Sucesiones de unidades de comportamiento observadas en la captura de hormigas (*Acromyrmex* sp.) en cuatro grupos experimentales de *Metepeira* sp. A. Las unidades de comportamiento se sucedieron excluyéndose entre sí en el tiempo; las frecuencias de sucesión entre estas unidades se indicaron con el espesor de las flechas (1 mm-10 sucesiones); las frecuencias iguales o menores al 10% del número de observaciones no fueron dibujadas, a efectos de facilitar la comparación visual: 1, diagrama de frecuencias de 19 hembras adultas en sus propias telas (Experiencia 1); 2, diagrama de frecuencias de 17 machos adultos ocupando telas de hembras adultas (Experiencia 2); 3, diagrama de frecuencias de 23 juveniles en sus propias telas (Experiencia 3); 4, diagrama de frecuencias de 19 machos adultos ocupando telas de juveniles (Experiencia 4).

observaron inicialmente en el refugio y cuatro en el centro de la tela. Veintiún individuos iniciaron su actividad con desplazamiento y dos con tensamiento. Tensamiento se vinculó principalmente con desplazamiento y una única vez con toqueteo. Toqueteo se relacionó además con mordeduras cortas, envolvimiento, desplazamiento, transporte y quietud.

Todos los individuos comenzaron la fase inmovilización con envolvimiento, que se vinculó estrechamente con mordeduras cortas. Ambas unidades se vincularon en menor medida con mordedura prolongada. Mordedura prolongada se relacionó fundamentalmente con mordeduras cortas (Fig. 3).

Catorce individuos comenzaron la fase terminal desde la unidad envolvimiento, dos después de mordedura prolongada, dos después de mordeduras cortas y uno después de quietud. Dieciseis juveniles desarrollaron íntegramente la fase terminal, ingiriendo en el refugio.

Quietud se vinculó principalmente con mordedura prolongada y envolvimiento, relacionándose con menor frecuencia con transporte, mordeduras cortas, toqueteo, desplazamiento y acicalamiento. Seis individuos terminaron el comportamiento en quietud. Acicalamiento fue realizado por tres individuos y se relacionó principalmente con desplazamiento y en menor medida con envolvimiento, quietud, transporte y manipulación. Un macho subadulto abandonó la presa después de inmovilizarla y terminó su comportamiento realizando acicalamiento. No se observaron otras diferencias entre los machos subadultos y los otros juveniles.

La eficiencia de captura de presas fue 100%.

Sucesión de unidades de comportamiento de machos que utilizaron telas de juveniles (Experiencia 4).—De 23 machos empleados, 19 ocuparon telas: 14 se ubicaron en el refugio y cinco en el centro de la tela. Quince individuos realizaron inicialmente desplazamiento y cuatro comenzaron con tensamiento. Seis machos realizaron tensamiento y nueve toqueteo en la fase detección (Fig. 4).

El pasaje de la fase detección a la fase inmovilización se realizó con las sucesiones desplazamiento a envolvimiento o toqueteo a envolvimiento. La fase inmovilización presentó también una fuerte relación entre envolvimiento y mordeduras cortas. Ambas unidades se vincularon en menor medida con mordedura prolongada (Fig. 4).

La fase terminal fue realizada por 15 individuos: 11 a partir de envolvimiento y cuatro a partir de mordedura prolongada. Cuatro machos terminaron el comportamiento en quietud; uno de ellos abandonó la presa una vez inmovilizada.

Quietud se vinculó principalmente con envolvimiento y mordedura prolongada y en menor medida con toqueteo, desplazamiento, mordeduras cortas y transporte. Acicalamiento se relacionó fundamentalmente con mordeduras cortas, toqueteo y envolvimiento.

No se observaron diferencias entre machos que ocuparon telas de machos subadultos y machos que ocuparon telas de otros juveniles.

La eficiencia de captura de presas fue 95% (un sólo macho no capturó la presa).

Comparación entre los grupos experimentales.—Se compararon estadísticamente las frecuencias absolutas de unidades de comportamiento entre: (i) Experiencia 1 y Experiencia 2; (ii) Experiencia 3 y Experiencia 4; (iii) Experiencia 1 y Experiencia 3; (iv) Experiencia 2 y Experiencia 4. Las unidades de

comportamiento cuyas frecuencias fueron menores al número de observaciones (no presentes en todas las observaciones), se compararon mediante el test de Fisher y las unidades de frecuencia mayor o igual al número de observaciones (presentes en todas las observaciones) se compararon mediante el test de Wilcoxon. Las duraciones de las fases comportamentales se compararon mediante el test de Student.

a. Comparaciones mediante el test de Fisher: Se compararon las frecuencias de las unidades tensamiento, toqueteo, acicalamiento, transporte, manipulación y quietud, como también la frecuencia de captura en los cuatro grupos experimentales (Tabla 1). La unidad tensamiento mostró diferencias significativas entre las experiencias 1 y 2, reflejando la mayor frecuencia presentada por los machos de la Experiencia 2. La unidad toqueteo mostró diferencias en dos comparaciones (Tabla 1), presentando frecuencias altas en los dos grupos de machos (experiencias 2 y 4). Acicalamiento se observó con alta frecuencia también en machos, pero se observaron diferencias significativas sólo en la comparación Experiencia 1-Experiencia 2. Las hembras mostraron una alta frecuencia en las unidades transporte y manipulación (fase terminal), presentando diferencias significativas con los machos de la Experiencia 2. La baja frecuencia de estos últimos determinó también diferencias en la unidad transporte con los machos de la Experiencia 4. La unidad quietud no mostró diferencias estadísticas entre los grupos, aunque se observó una frecuencia alta en los juveniles.

La eficiencia de captura de presas fue máxima en los juveniles, alta en hembras y machos de la Experiencia 4 y baja en los machos de la Experiencia 2. Se diferenció estadísticamente la frecuencia de captura de hembras con los machos de la Experiencia 2 (Tabla 1).

b. Comparaciones mediante el test de Wilcoxon: Se compararon las frecuencias de las unidades desplazamiento, envolvimiento, mordeduras cortas y mordedura prolongada en los cuatro grupos experimentales (Tabla 2). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas en las frecuencias de las unidades desplazamiento y mordedura prolongada. Los machos de la Experiencia 2 presentaron frecuencias bajas en envolvimiento y mordeduras cortas, que resultaron distintas estadísticamente respecto a hembras y machos de la Experiencia 4.

c. Comparaciones generales de frecuencias: Los cuatro grupos experimentales presentaron un patrón común del comportamiento de captura sobre *Acromyrmex* sp., constituido por tres fases que se suceden en el tiempo. Los modelos de captura de hembras y juveniles fueron indistinguibles entre sí a la luz de las comparaciones efectuadas, no presentando diferencias significativas en las frecuencias de unidades ni en la frecuencia de captura. Los juveniles se diferenciaron de los machos que capturaron en las mismas telas (Experiencia 4) solamente en la frecuencia de toqueteo. Los dos grupos de machos presentaron una fase detección más compleja que hembras y juveniles, accediendo a la fase inmovilización no sólo desde desplazamiento sino también desde toqueteo (Figs. 2 y 4). Los machos de la Experiencia 2 presentaron diferencias en las frecuencias de tres unidades de comportamiento respecto a los machos de la Experiencia 4, mientras que se diferenciaron en las frecuencias de siete unidades y en la captura de presas con las hembras (Tablas 1 y 2). Para tener una idea global comparativa de los cuatro grupos experimentales, se sometieron los valores de frecuencias de unidades a técnicas de agrupamiento. La Fig. 5 permite destacar nuevamente la

Tabla 1.—Comparaciones entre las frecuencias de unidades de comportamiento y de captura de la presa en los cuatro grupos experimentales, utilizando el test de probabilidad exacta de Fisher (* = diferencias significativas).

UNIDADES	Exp. 1-Exp. 2	Exp. 3-Exp. 4	Exp. 1-Exp. 3	Exp. 2-Exp. 4
Tensamiento	0.016*	0.248	0.146	0.174
Toqueteo	6.150×10^{-4} *	0.015*	0.301	0.209
Acicalamiento	0.028*	0.327	0.301	0.127
Transporte	0.016*	0.219	0.146	0.039*
Manipulación	0.016*	0.222	0.146	0.075
Quietud	0.261	0.089	0.136	0.247
Captura	0.016*	0.452	0.198	0.060

disimilitud de los machos de la Experiencia 2 respecto a los otros grupos, que son muy similares entre sí.

d. Duración de las fases comportamentales:—Los resultados obtenidos del registro temporal del comportamiento de los cuatro grupos experimentales se exponen en la Tabla 3. Se destaca una gran dispersión de todos los valores. Se compararon estos valores en los distintos grupos experimentales mediante el test de diferencia de medias de Student con restricciones para la varianza. Los resultados no mostraron diferencias estadísticamente significativas en las fases inmovilización y terminal, ni en la duración total del comportamiento de captura; se observaron sí diferencias en la fase detección en las hembras respecto a los machos de la Experiencia 2 y los juveniles (Tabla 4). Estos resultados reflejan la corta duración de esta fase en las hembras. Los machos de la Experiencia 2 mostraron una fase detección sumamente extensa y a la vez la máxima variabilidad.

e. Reparación de la tela:—Aunque no se controlaron metódicamente todas las observaciones, se observó que hembras y juveniles repararon siempre la tela después de la captura, mientras que los machos de las experiencias 2 y 4 no repararon nunca la tela.

DISCUSION

En el campo (Punta Espinillo) los autores observaron machos adultos de *Metepeira* sp. A ocupando telas orbiculares aparentemente coespecíficas, capturando presas (cinco observaciones). En el laboratorio, los machos adultos de esta especie no construyen telas orbiculares, ocupan telas de juveniles y hembras adultas coespecíficos y capturan presas, sin reparar las telas (Viera y Costa 1985).

Tabla 2.—Comparaciones entre frecuencias de unidades de comportamiento en los cuatro grupos experimentales, utilizando el test de Wilcoxon (* = diferencias significativas).

UNIDADES	Exp. 1-Exp. 2	Exp. 3-Exp. 4	Exp. 1-Exp. 3	Exp. 2-Exp. 4
Desplazamiento	$P > 0.1$	$P > 0.1$	$P > 0.1$	$P > 0.1$
Envolvimiento	$0.01 > P > 0.002$ *	$P > 0.1$	$P > 0.1$	$0.05 > P > 0.01$ *
Mordeduras cortas	$0.05 > P > 0.01$ *	$P > 0.1$	$P > 0.1$	$0.05 > P > 0.01$ *
Mordedura prolongada	$P > 0.1$	$P > 0.1$	$0.1 > P > 0.05$	$P > 0.1$

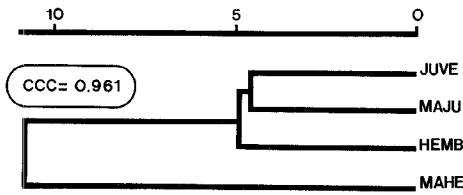


Fig. 5.—Fenograma de los cuatro grupos experimentales (OTUs) en base a las frecuencias absolutas de 10 unidades de comportamiento (caracteres). Coeficiente de distancia de Crovello, UPGMA y técnica de ligamiento promedio. HEMB = hembras en sus telas; MAHE = machos en telas de hembras; JUVE = juveniles en sus telas; MAJU = machos en telas de juveniles.

Los resultados del presente trabajo muestran que los machos de esta especie mantienen intacto el patrón de captura de los estadios juveniles, inmovilizando las presas con seda y transportándolas al refugio. También se observaron, en los machos, elementos motores particulares (cualitativa y cuantitativamente) probablemente vinculados con el comportamiento sexual. Los resultados de las experiencias de control (captura por hembras adultas y por juveniles) coincidieron básicamente con la descripción de Viera (1986).

Sin embargo, deben destacarse algunas diferencias entre resultados anteriores (Viera 1986) y los del presente estudio, respecto a la predación de hembras y juveniles: (i) Viera describió una fase de detección compleja (desplazamiento 1—orientación—desplazamiento 2) que en el presente trabajo se observó simplificada (desplazamiento). Esta diferencia respondería a que en el presente trabajo la presa se ubicó en la vertical inferior de la tela y resultó inaparente la orientación de la araña en el centro de la tela; (ii) Viera observó sólo un caso de acicalamiento (4%) y aquí se observaron siete casos (17%); (iii) toqueteo se vinculó aquí con detección y en Viera con la fase inmovilización de la presa. Estas dos últimas diferencias pueden ser debidas al azar o reflejar diferencias no controladas en el método. Las diferencias entre los trabajos señalan también la conveniencia del uso metódico de grupos de control.

El comportamiento de captura realizado por hembras fue similar al de juveniles, excepto en la detección de la presa, que fue más simple y rápida en las hembras (Tabla 4). Esta característica puede ser atribuida al aprendizaje y/o motivación alimentaria asociada a la reproducción, mayores en las hembras. Con esta excepción, los resultados obtenidos validan la metodología de Viera (1986) de reunir ambos grupos con fines descriptivos.

En las experiencias 2 y 4 los machos presentaron una fase de detección compleja, con frecuencias altas de toqueteo y tensamiento. Tensamiento se observó con menor frecuencia en juveniles, aunque no se distinguió estadísticamente de los machos de la Experiencia 4. Toqueteo y tensamiento han sido observados por los autores en el cortejo de los machos de esta especie (datos

Tabla 3.—Duraciones medias (\bar{X}) y desviación típica (DT), en segundos, de las fases comportamentales desarrolladas por los cuatro grupos experimentales de *Metepeira* sp. A (N = número de datos).

Fases	Experiencia 1		Experiencia 2		Experiencia 3		Experiencia 4	
	$\bar{X} \pm DT$	N	$\bar{X} \pm DT$	N	$\bar{X} \pm DT$	N	$\bar{X} \pm DT$	N
Detección	20.4 ± 16.7	19	304.3 ± 412.3	17	50.4 ± 59.7	23	97.5 ± 110.1	19
Inmovilización	839.9 ± 614.8	19	714.8 ± 482.9	12	1065.4 ± 671.0	23	971.6 ± 877.5	19
Terminal	75.9 ± 110.2	16	72.8 ± 75.4	8	207.0 ± 255.3	17	86.0 ± 79.6	15
Total	924.3 ± 626.1	19	876.8 ± 496.7	17	1268.8 ± 728.1	23	1137.0 ± 896.4	19

Tabla 4.—Comparación entre las duraciones de las fases comportamentales desarrolladas por los cuatro grupos experimentales, utilizando el test de Student (* = diferencias significativas).

Fases	Exp. 1-Exp. 2	Exp. 3-Exp. 4	Exp. 1-Exp. 3	Exp. 2-Exp. 4
Detección	$P = 0.014^*$	$P = 0.101$	$P = 0.028^*$	$P = 0.065$
Inmovilización	$P = 0.562$	$P = 0.698$	$P = 0.266$	$P = 0.304$
Terminal	$P = 0.940$	$P = 0.075$	$P = 0.063$	$P = 0.704$
Total	$P = 0.803$	$P = 0.611$	$P = 0.108$	$P = 0.287$

no publicados), lo que sugiere que elementos sexuales se intercalan frecuentemente en el comportamiento alimentario de los machos. Es de destacar que tales elementos también se observaron en machos ubicados en telas de machos juveniles. Esto sugiere una fuerte motivación sexual en los machos adultos, independiente de la presencia o no de estímulos tactoquímicos persistentes (feromona sexual de tela). La presencia de unidades sexuales en la fase inicial de captura contribuiría a la seguridad del macho, inhibiendo posibles ataques pradorios de hembras en condiciones naturales. En los machos, acicalamiento se vinculó predominantemente con desplazamiento (Experiencia 2) o con mordeduras cortas (Experiencia 4): este resultado sugiere que esta unidad pueda cumplir funciones distintas en ambos casos (limpieza de sensores asociados a la detección de la presa y limpieza tegumentaria posterior a las mordeduras, respectivamente). Olivera-Curotti (1984), en *Araneus suspicax* (O.P.-Cambridge) y Viera (1986), en *Meteperia* sp. A, observaron acicalamiento vinculado a la ingestión de la presa. Los machos de la Experiencia 2 presentaron menores frecuencias absolutas de las unidades envolvimiento, mordeduras cortas y transporte, respecto a los machos de la Experiencia 4. Estas diferencias reflejan el hecho de que varios machos de la Experiencia 2 no realizaron fase inmovilización (no atacaron a la presa o no la retuvieron después de demorarse en la detección) y consecuentemente no capturaron la presa. Las dificultades de los machos de la Experiencia 2 para inmovilizar probablemente respondan a una mayor interferencia de elementos sexuales en la fase detección que en los machos de la Experiencia 4, provocada por la feromona sexual persistente en el primer grupo.

Las hembras y los machos de la Experiencia 2 presentaron entre sí diferencias de frecuencias en siete unidades de comportamiento, en la frecuencia de captura de presas y en la duración de la fase detección. Estas diferencias reflejan las características inversas de ambos grupos: como ya fue dicho, las hembras presentaron una detección simple y frecuencias altas de unidades de las fases inmovilización y terminal; los machos, por el contrario, presentaron una detección muy compleja y frecuencias bajas de las unidades de comportamiento en las otras fases.

Los juveniles y los machos de la Experiencia 4 mostraron comportamientos de captura semejantes entre sí, exceptuando la frecuencia de toqueteo y las vinculaciones de acicalamiento; ambas características fueron discutidas más arriba.

En términos generales, los machos desarrollaron una secuencia completa de captura, orientándose inicialmente por las vibraciones de la presa y posteriormente transportando la presa hasta el refugio. Resulta claro que, a diferencia del comportamiento constructor de telas, el comportamiento de captura persiste íntegramente en esta fase particular de la ontogenia. Salvo cinco machos

(Experiencia 2) que persistieron en las fase detección, los machos restantes mostraron completa habilidad de maniobra en un medio que ellos no construyeron. El alejamiento extremo de los machos de la Experiencia 2 en el fenograma de la Fig. 5 destaca la persistencia en la fase detección y también refleja el gran peso que la técnica utilizada otorga a las frecuencias de sucesión más altas (fase inmovilización).

En Araneidae es frecuente que los machos compartan telas con hembras adultas o subadultas, compitiendo entre sí para copular (Robinson y Robinson 1978, 1981; Christenson 1984; Vollrath 1980). Este tipo de competencia parece no existir en *Meteperia* sp. A, que presenta alta densidad poblacional y aparentemente una proporción equivalente de machos y de hembras. Los machos, de tamaño similar a las hembras, no podrían compartir las telas orbiculares con éstas por fuertes interferencias vibratorias y las propias exigencias alimentarias. Los machos de *Meteperia* sp. A mostraron la capacidad de alimentarse sin construir redes de captura ni interferir con las hembras. Esta táctica parece adecuarse a una estrategia de machos poliginos y más o menos longevos. Recientes observaciones de campo indican que los machos podrían reconocer hembras subadultas y permanecer en los hilos periféricos a la tela. Resultan necesarias nuevas observaciones de campo sobre la dinámica de ocupación de telas por machos (¿"robo" de telas, cohabitación con hembras subadultas?), así como nuevos trabajos descriptivos y experimentales a la luz de estas interpretaciones.

AGRADECIMIENTOS

A Roberto M. Capocasale, Luis A. González y Eduardo R. Gudynas, por la lectura crítica del manuscrito. A Fernando Pérez-Miles, por su ayuda en las técnicas de agrupamiento.

LITERATURA CITADA

- Bristowe, W. S. 1941. The Comity of Spiders, 2. Ray Soc., London.
- Christenson, T. E. 1984. Alternative reproductive tactics in spiders. *American Zool.*, 24:321-332.
- Christenson, T. E., S. G. Brown, P. A. Wenzl, E. M. Hill and K. C. Goist. 1985. Mating behavior of the golden orb-weaving spider, *Nephila clavipes*: 1. Female receptivity and male courtship. *J. Comp. Psychol.*, 99(2):160-166.
- Christenson, T. E. and K. C. Goist. 1979. Costs and benefits of male-male competition in the orb-weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, 5:87-92.
- Eberhard, W. G., M. Barreto and W. Pfizenmaier. 1978. Web robbery by mature male orb-weaving spiders. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, 4(5):228-230.
- Foelix, R. F. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard Univ. Press.
- Millot, J. 1949. Ordre des Aranéides. Pp. 589-743, *In* *Traité de Zoologie*. (P. P. Grassé, ed.). 6. Masson, Paris.
- Olivera-Curotti, G. 1984. Variations de l'organisation séquentielle des comportements prédateur et sexuel reliés a l'état physiologique chez *Araneus suspicax* (Pickard-Cambridge) (Argiopidae, Araneae): 1. Comportement prédateur. *Rev. Arachnol.*, 5(4):247-253.
- Robinson, B. and M. H. Robinson. 1978. Developmental studies of *Argiope argentata* (Fabricius) and *Argiope aemula* (Walckenaer). *Symp. Zool. Soc. London*, 42:31-40.
- Robinson, B. and M. H. Robinson. 1981. Ecología y comportamiento de algunas arañas fabricadoras de redes en Panamá: *Argiope argentata*, *A. savignyi*, *Nephila clavipes* y *Eriophora fuliginea* (Araneae: Araneidae). *Rev. Medica Panamá*, 6(1):90-117.

- Robinson, M. H. and J. Olazarri. 1971. Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius): (Araneae: Araneidae). *Smithsonian Contr. Zool.*, 65:1-36.
- Robinson, M. H., B. Robinson and W. Graney. 1971. The predatory behavior of the nocturnal orb web spider *Eriophora fuliginea* (C. L. Koch) (Araneae, Araneidae). *Rev. Peruana Entomol.*, 14(2):304-315.
- Siegel, S. 1956. *Nonparametric Statistics for the Behavioral Sciences*. McGraw-Hill, New York.
- Spiller, D. A. 1984. Competition between two spider species: experimental field study. *Ecology*, 65(3):909-919.
- Viera, C. 1986. Comportamiento de captura de *Metepeira* sp. A (Araneae, Araneidae) sobre *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) en condiciones experimentales. *Aracnología*, 6:1-8.
- Viera, C. y F. G. Costa. 1985. Captura de presas por machos adultos de *Metepeira* sp. A (Araneae, Araneidae). *Actas Jornadas Zool. Uruguay*, 5-7.
- Vollrath, F. 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Z. Tierpsychol.*, 53:61-78.

Manuscript received March 1987, revised August 1987.