

# **ESPECIALISMO VS GENERALISMO TRÓFICO EN ARAÑAS: APROXIMACIONES FISIOLÓGICAS Y COMPORTAMENTALES**



**MSc. Luis Fernando García**

**Directora: Dr. Carmen Viera**

**Codirector: Dr. Stano Pekár**

**PROGRAMA PARA DEL DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS  
(PEDECIBA)**

**2017**

**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**



**TESIS DE DOCTORADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**ESPECIALISMO VS GENERALISMO TRÓFICO EN ARAÑAS:**  
**APROXIMACIONES FISIOLÓGICAS Y COMPORTAMENTALES**

**MSc. Luis Fernando García**

**Directora: Dr. Carmen Viera**

**Codirector: Dr. Stano Pekár**

**PROGRAMA PARA DEL DESARROLLO DE LAS CIENCIAS BÁSICAS**  
**(PEDECIBA)**

**2017**

***“Dedico este trabajo a mis padres Wilson y Nora, también a mis tíos y abuelos por creer en mí y permitirme llegar hasta donde estoy ahora. A Mary, mi compañera de aventuras por su inmenso cariño y por haberme apoyado incondicionalmente y darme fuerzas en los momentos más difíciles. Dedico también este trabajo a todas aquellas personas que de alguna u otra manera me apoyaron a lo largo de mi formación. “***

**Fotos de Portada (de arriba hacia abajo): *Dysdera crocata* (foto A.**

**Laborda), *Nops* sp. (foto O. Michalek), *Zodarion rubidum* (Foto R. Macek)**

## **PRODUCTOS DERIVADOS Y RELACIONADOS CON EL TRABAJO DE TESIS:**

### **Publicaciones científicas.**

-García L.F., Viera C. & Pekár S. (En prensa). Energy maximization and nutrient extraction in a generalist and a specialist spider. *Science of Nature*.

-Pompozzi G., García L.F., Petráková L. & Pekár S. (Sometido). Distinct feeding strategies of generalist and specialist predators. *Oecologia*.

-Pekár, S., L.F. García & C. Viera. 2017. Trophic Niches and Trophic Adaptations of Prey-Specialized Spiders from the Neotropics: A Guide, In: C. Viera & M.O. Gonzaga (eds.). *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region*, p. 247–274. Springer International Publishing.

### **Presentaciones en eventos:**

-García, L. F; Lacava, M.; Santana, M.; González, J.; Viera C; Pekár, S. Selective predation in the spider *Nops* sp. (Araneae, Caponiidae), a possible araneophagous specialist. 28th European Congress of Arachnology, Torino, Italia.

### **Publicaciones relacionadas**

-García L.F., Franco V., Robledo-Ospina L.E., Viera C., Lacava M. & Willemart R. H. 2016. The Predation Strategy of the Recluse Spider *Loxosceles rufipes* (Lucas, 1834) against four Prey Species. *Journal of Insect Behavior*. 29: 515–526.

## AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, Deseo agradecer muy especialmente a la Doctora Carmen Viera por haber sido mi tutora y abrirme las puertas y oportunidades únicas a nivel profesional y laboral en el Uruguay y permitir mi proyección y desarrollo personal y profesional. Al Doctor Stano Pekár, por haber sido mi mentor a lo largo de todos estos años, por su infinita paciencia y dedicación, por compartir sus conocimientos conmigo y por impulsar mi desarrollo académico, también por abrirme las puertas de su laboratorio y colaborar en todos los aspectos durante mis estancias en la República Checa.

Agradezco muy especialmente al programa de Desarrollo en Ciencias Básicas (PEDECIBA) por haberme acogido y permitir mi formación de postgrado. Agradezco en especial todas las oportunidades brindadas que pese a ser extranjero me otorgaron y que me permitieron acceder a posibilidades que en otras condiciones seguramente no habría podido conseguir.

A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación por facilitar mi beca de formación doctoral que permitió el desarrollo de esta tesis y que además ayudó de manera fundamental a mi desarrollo como investigador y por apoyarme posteriormente mediante el Sistema Nacional de Investigadores.

A Mariángeles Lacava por todo su apoyo incondicional a lo largo del desarrollo de este trabajo y por darme ánimo siempre para seguir adelante. Por su dedicación y todo el apoyo logístico y académico y por elaborar las ilustraciones de este trabajo.

Al Dr. Marco Benamú por sus consejos y apoyo logístico y emocional, que fueron de gran relevancia durante el desarrollo de este trabajo.

A mis compañeros del Polo de Desarrollo Universitario “Ecología para la Agricultura” del CURE y su responsable Enrique Castiglion.i por su apoyo constante a nivel emocional y logístico durante el desarrollo de mi tesis doctoral.

Al Centro Universitario de la Región Este y su director Gonzalo Blanco y al INIA sede Treinta y Tres por permitirme realizar parte de mi trabajo de tesis en sus instalaciones.

Al Centro Universitario de Rivera, su director Mario Clara y los laboratorios de ecotoxicología y química ambiental por facilitarme sus equipos y colaborar con algunos de los análisis realizados en el marco de este proyecto.

A Juan Valenzuela y Julio César González, por su apoyo incondicional en la colecta de los ejemplares y por su amable disposición en colaborar continuamente con la colecta y mantenimiento de los ejemplares.

A Martín Santana y Fabián Salazar por su apoyo constante en la colecta y mantenimiento de varios de los ejemplares y además por su colaboración durante el desarrollo de las experiencias.

A Nuria Macías por facilitarme los ejemplares utilizados de *D verneui* y al MGAP por colaborarme con los permisos necesarios para la exportación e importación de los ejemplares para la realización de este proyecto.

A CSIC por el apoyo financiero para realizar una pasantía en la República Checa.

A Radek Michalko, Ondra Michalek, Eva Liznarova y todos los demás colegas del laboratorio de Aracnología de la Universidad de Masaryk, por su apoyo incondicional a lo largo del desarrollo de este proyecto y por los buenos momentos pasados.

A Ivalú Ávila, Vit Lukas, Katerina y Vilma Samankova y Jan Korba por recibirme y orientarme durante mi estancia en la República Checa.

A Arie van der Meijden por permitirme asistir a cursos en el CIBIO-Porto y por su colaboración en la colecta de algunos de los ejemplares.

A Álvaro Laborda, Ondrej Michalek, Rudolf Macek y Stano Pekar, por permitirme usar las imágenes que fueran portada de este trabajo.

A los compañeros de los laboratorios de Ecología del Comportamiento y de Etología, Ecología y Evolución del IIBCE, en especial a Fernando Costa por sus consejos relacionados con la colecta de algunas de las especies usadas en este estudio.

A Alejandra Arroyave y David Gallo por colaborarme con la colecta de ejemplares del género *Nops* y facilitarme las imágenes fotografías de este grupo.

A la familia Lacava-Melgratti por su inmenso apoyo y por acogerme como un miembro más y colaborarme en todos los niveles durante el desarrollo de este trabajo.

A la sección Entomología de la Facultad de Ciencias, en especial a los Doctores Fernando Pérez y Miguel Simó por haberme permitido complementar mi formación como aracnólogo.

A todas aquellas personas que de alguna u otra manera colaboraron con la realización de este proyecto.

Para finalizar quiero agradecer muy especialmente a mis padres Wilson y Nora, a mis tíos Cristina, Sandra, Carlos y Miguel y en particular a mis abuelos Luis Orlando, Ruth y Joaquín por haber creído siempre en mi proyecto de vida y apoyarme incondicionalmente durante mi formación y luego a la distancia, de no ser por ellos no habría llegado a donde estoy ahora.

## TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	1
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	3
OBJETIVOS DEL TRABAJO.....	7
Objetivo general.....	7
Objetivos específicos.....	7
<b>CAPÍTULO 1: COMPORTAMIENTO PREDADOR Y CONSUMO DE PRESAS EN ARAÑAS GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS.....</b>	<b>10</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>10</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>12</b>
Objetivos específicos.....	12
Objetivos específicos.....	12
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>13</b>
Selección de especies.....	13
Análisis de la tasa de aceptación y nicho trófico.....	16
Determinación de la estrategia de captura.....	19
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>21</b>
Análisis de la tasa de aceptación y nicho trófico.....	21
Determinación de la estrategia de captura.....	23
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>35</b>
<b>CAPÍTULO 2: EVALUACIÓN DEL TAMAÑO DE PRESA EN ARAÑAS ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS.....</b>	<b>42</b>
<b>INTRODUCCIÓN.....</b>	<b>42</b>
<b>OBJETIVOS.....</b>	<b>44</b>
General.....	44
Específicos.....	44
<b>MATERIALES Y MÉTODOS.....</b>	<b>45</b>
Selección de especies, recolecta y mantenimiento de los ejemplares.....	45
Experimentos relacionados con el máximo tamaño aceptado.....	46
<b>RESULTADOS.....</b>	<b>49</b>
Arañas araneófagas.....	49
Arañas mirmecófagas.....	50
Arañas oniscófagas.....	51
<b>DISCUSIÓN.....</b>	<b>53</b>

<b>CAPÍTULO 3: ASIMILACIÓN DE MASA Y TASA DE CONSUMO EN ARAÑAS ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS</b> .....	57
<b>INTRODUCCIÓN</b> .....	57
<b>OBJETIVOS</b> .....	60
Objetivo general.....	60
Objetivos específicos.....	60
<b>MATERIALES Y MÉTODOS</b> .....	60
Selección y acondicionamiento de los ejemplares.....	60
Consumo y asimilación de presas .....	62
Velocidad de extracción .....	64
<b>RESULTADOS</b> .....	65
Arañas araneófagas.....	65
Arañas mirmecófagas:.....	67
Arañas oniscófagas:.....	70
<b>DISCUSIÓN</b> .....	73
<b>DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES</b> .....	80
<b>REFERENCIAS</b> .....	84



## RESUMEN

Los conceptos **especialismo** y **generalismo trófico** son ampliamente utilizados en ecología. Se asume que los organismos predadores generalistas presentan dietas amplias y marcada versatilidad predatora para capturar distintos tipos de presa. En contraste, los especialistas presentan una dieta reducida y comportamientos estereotipados, para la captura de presas focales. Estas características se enmarcan en la hipótesis "Jack of all trades". Pese a la marcada aceptación de esta hipótesis, recientes estudios demuestran que la clasificación de los organismos únicamente basado en este parámetro puede ser sesgada y muchas veces no se corresponde con evidencia empírica. Las arañas son el grupo más diversificado de predadores terrestres incluyendo especies "especialistas" y "generalistas", además de sujetos de manipulación sencilla, convirtiéndose en un grupo idóneo para el estudio de la depredación. Este trabajo, evaluó la hipótesis "Jack of all trades" contrastando comportamiento y fisiología en arañas especialistas araneófagas, oniscófagas y mirmeecófagas y sus contrapartes generalistas. A nivel etológico se evaluó la tasa de aceptación, tiempo de inmovilización y estrategia de captura frente a las presas. El efecto del tamaño sobre la captura fue comparado entre las especies generalistas y especialistas. A nivel de los parámetros fisiológicos, se evaluó la tasa asimilación de masa y consumo diferencial de distintas estructuras de la presa. Aunque se encontró evidencia contradictoria a nivel de los aspectos etológicos en las especies evaluadas, se registró la captura de presas de mayor tamaño en arañas especialistas araneófagas y mirmeecófagas. Estos parámetros no fueron observados en ninguna de las arañas oniscófagas, posiblemente debido a su menor especialización. El consumo de presas más grandes en arañas especialistas posiblemente se deba a una mayor asimilación sobre sus presas focales. A pesar de la evidencia limitada, se espera que este estudio

permita contrastar los resultados obtenidos en otros grupos de organismos especialistas y generalistas.

## INTRODUCCIÓN GENERAL

La alimentación es uno de los aspectos más importantes en la historia de vida de los organismos, regulando aspectos como la supervivencia, el desarrollo y el éxito reproductivo (Stephens & Krebs 1986, Lomborg & Toft 2009). Debido a su importancia, los animales deben optimizar muy bien su alimento, de tal manera que maximicen la relación energética costo-beneficio (Charnov 1976, Perry & Pianka 1997).

La hipótesis de “Jack off all trades” (ver Futuyma & Moreno 1988) generada a partir de la teoría de la dieta óptima, asume que los organismos que se especializan en unos pocos recursos exhibirán una eficiencia energética máxima en relación a la asimilación del alimento; en contraste con los organismos que no poseen este tipo de especialización (Futuyma & Moreno 1988, Futuyma *et al.* 1995, Raubenheimer & Simpson 2003). Basado en lo anterior, se ha asumido que los organismos especialistas presentan adaptaciones que optimizan la captura sobre determinados tipos de presa, en contraste con las especies generalistas, para capturar un reducido número de presas. Aunque este fenómeno ha sido ampliamente estudiado, surge evidencia contradictoria al evaluarla desde diferentes enfoques como los ecológicos, etológicos o fisiológicos, en parte porque no todos los organismos son estrictamente especialistas o generalistas sino que presentan distintos niveles de especialismo o generalismo (West-Eberhard 2003). Recientemente, se ha planteado evaluar el especialismo desde una perspectiva multidisciplinaria en donde se evalúan de manera simultánea el especialismo

en relación a la amplitud trófica empleando a las arañas como modelo.

Con más de 45.000 especies (World Spider Catalogue, 2018), las arañas son uno de los grupos de predadores terrestres más diversificados, lo cual sumado a los diferentes enfoques desde los que se puede estudiar el comportamiento predador las convierte en un excelente modelo para evaluar la hipótesis de “Jack of all trades” en arañas (Jackson & Cross 2011). Adicionalmente, aunque la mayoría de especies son consideradas como generalistas, existen múltiples casos en donde se ha detectado especialismo trófico (Pekár *et al.* 2012).

A nivel etológico, los estudios acerca del especialismo trófico se han enfocado fundamentalmente en algunas especies de arañas araneófagas de las familias Mimetidae, Palpimanidae y Salticidae (Jackson & Hallas 1986a, Cerveira & Jackson 2005, Harland & Jackson 2006, Jackson & Whitehouse 2009), mirmecófagas de las familias Salticidae y Zodariidae (Pekár, 2004; Huseynov *et al.*, 2008), lepidopterófagas del género *Mastophora* (Yeargan 1988) y oniscófagas del género *Dysdera* (Řezáč *et al.* 2008, Toft & Macías-Hernández 2017). Dichos estudios sugieren que el repertorio comportamental de las especies estenófagas es más limitado que el de las eurípagas, y son poco eficientes al capturar presas distintas a las que se adaptaron, demostrando así un nivel de especialización semejante al de algunos parasitoides (Pekár 2004, Pekár & Toft 2015). Sin embargo y en contraste con otros grupos como anfibios y reptiles en donde la dieta puede estar relacionada con la estrategia (forrajeros activos o depredadores “sit and wait”) o que

incorporan determinados tipos de presa con el fin de incorporar defensas químicas como algunas ranas de la familia Dendrobatidae, no existen patrones definidos en relación al especialismo trófico en arañas (Cardoso et al. 2011).

Además del tipo de presa, el tamaño juega un rol fundamental y se encuentra estrechamente ligado a la ganancia energética durante la alimentación de los organismos (Begon *et al.* 2006). Por ejemplo, algunos estudios realizados con aves y cangrejos demuestran que estos organismos seleccionan los tamaños de presa en donde se presentan una mayor ganancia energética, sugiriendo tamaños óptimos cuando se trata de la alimentación (Elner & Hughes 1978, Begon *et al.* 2006) o en algunos casos se debe a limitaciones mecánicas (Toft 1981), sin embargo, este último aspecto ha sido poco explorado en algunos grupos como artrópodos. La mayoría de los estudios se han centrado en organismos generalistas mientras que los estudios enfocados en organismos especialistas son escasos, pero algunas investigaciones sugieren que organismos especialistas capturan presas de mayor tamaño que especies generalistas (Yamada & Boulding 1998). Según la hipótesis de “Jack of all trades” planteada en artrópodos y particularmente arañas (Jackson & Hallas 1986b), es esperable que las arañas que se especializan en la captura de un tipo particular de presa, consuman presas más grandes en comparación con especies generalistas que se alimenten del mismo tipo de presa.

La fisiología relacionada a la toma de nutrientes y asimilación de presas ha despertado un creciente interés en los últimos años (ver Despland & Noseworthy 2006). Por ejemplo, algunos estudios a nivel fisiológico

comparando organismos herbívoros han demostrado que en este grupo de organismos los especialistas consumen más eficientemente las plantas de las que se alimentan al extraer de manera selectiva ciertos nutrientes (Sorensen *et al.* 2013). En el caso de los carnívoros, una tendencia similar ha sido demostrada (Kohl *et al.* 2015). Sin embargo, la mayoría de los estudios enfocados en este aspecto analiza a los depredadores generalistas, mientras que los estudios a nivel de organismos especialistas son aún escasos. Por ejemplo, las arañas especialistas y mirmeecófagas del género *Zodarion* se alimentan únicamente de algunas estructuras de las hormigas como la cabeza o el abdomen para balancear los nutrientes (Pekár *et al.* 2010). Aunque se asume que estos mecanismos son empleados por otros depredadores especializados sobre un único tipo de presa, la evidencia empírica es reducida. Con base en lo anterior, el presente trabajo pretende ampliar los estudios anteriores evaluando la ganancia de masa y asimilación de nutrientes en arañas especialistas y generalistas, con distintas dietas. Teniendo en cuenta las tendencias observadas en organismos herbívoros y preliminarmente en algunos carnívoros, se espera que los organismos especialistas consuman de manera selectiva los nutrientes de sus presas. Adicionalmente, se espera que, como consecuencia de una mejor asimilación, la frecuencia de consumo de presas en las arañas especialistas sea menor en relación a las arañas generalistas, como se ha sugerido en otras especies de arañas (Michalek *et al.* 2017).

La tesis se organiza en tres capítulos, el primero es la evaluación del nicho trófico y comportamiento de captura de las especies de arañas evaluadas bajo



condiciones de laboratorio; el segundo se enfoca en evaluar el efecto del tamaño de la presa en los tiempos de inmovilización y éxito de captura en las especies evaluadas y el último capítulo evalúa la extracción de nutrientes, asimilación de masa y frecuencia alimenticia en dos de las especies de arañas estudiadas.

## **OBJETIVOS DEL TRABAJO**

### **Objetivo general**

- Caracterizar y comparar el repertorio comportamental respecto a las adaptaciones fisiológicas para el consumo de presas en tres especies de arañas generalistas y tres especialistas. .

### **Objetivos específicos**

- Comparar la tasa de aceptación (definida como el porcentaje de aceptación de una presa particular en relación al total de presas ofrecidas) y nicho trófico en arañas generalistas y especialistas.

- Caracterizar la estrategia de captura en arañas especialistas y generalistas.
- Contrastar la estereotipia del repertorio comportamental y amplitud trófica en arañas generalistas y especialistas.
- Comparar el máximo tamaño de presas capturado y el tiempo de inmovilización de arañas especialistas y generalistas.
- Comparar la ganancia de nutrientes, asimilación y frecuencia de alimentación de arañas generalistas y especialistas.





# CAPÍTULO 1: COMPORTAMIENTO PREDADOR Y CONSUMO DE PRESAS EN ARAÑAS GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS.

## INTRODUCCIÓN

Cuando los depredadores se enfrentan a distintos tipos de presa, deben emplear estrategias alternativas para someterlas, de tal manera que los costos asociados a la captura de la presa sean mínimos (Pyke *et al.* 1977). Tradicionalmente, se ha considerado que los depredadores generalistas son aquellos que presentan una mayor flexibilidad comportamental lo que les permite acceder a presas con distintas morfologías y hábitos (West-Eberhard 2003). Por ejemplo, cuando se alimentan de distintas presas los leones y búhos emplean estrategias alternativas de captura de acuerdo con el tamaño y peligrosidad de las presas (Curio 1976). Un caso similar ocurre en escorpiones, avispas y hormigas, en donde el uso de venenos se encuentra restringido únicamente a presas peligrosas (Dejean 1988, Rein 1993, Richter 2000).

Las estrategias condicionales de captura de presas en arañas, han sido estudiadas debido a los hábitos depredadores y a la diversidad de estrategias de captura de presas descritas en este grupo (Foelix 2011). A pesar de lo anterior, la mayoría de estudios han estado enfocados en especies generalistas, como por ejemplo las familias Araneidae y Salticidae, mientras que las especialistas



han sido proporcionalmente menos estudiadas (Willemart & Lacava 2017). En el caso de las arañas generalistas, como en otros grupos, se han descrito estrategias alternativas para la captura de presas, como por ejemplo envolver a la presa antes de morderlas cuando es peligrosa, en el caso de las arañas tejedoras (Viera 2005) o usar distintos mecanismos de aproximación a las presas según su grado de peligrosidad en la familia Salticidae (Bartos 2008, Bartos *et al.* 2013).

En contraste, la evidencia referente a arañas especialistas es escasa y en algunos casos contradictoria. Aunque algunos estudios afirman que los especialistas deberían presentar repertorios más limitados en relación con los generalistas. Algunas arañas especialistas del género *Portia* utilizan estrategias condicionales y en algunas ocasiones altamente complejas para la captura de presas (Harland & Jackson 2006). Por otra parte, se ha registrado que arañas altamente especializadas de las familias Zodariidae y Ammoxenidae presentan estrategias de captura altamente estereotipadas frente a sus presas focales: hormigas y termitas respectivamente (Pekár 2004, Petráková *et al.* 2015).

Recientemente, Pekar & Toft (2015) definen el especialismo trófico como la acción simultánea de factores ecológicos y evolutivos. De acuerdo con estos autores, dentro de los factores ecológicos se han definido la amplitud de la dieta estenofagia y eurifagia como dos extremos de un mismo gradiente. Una situación similar se presenta a nivel de los factores evolutivos como el especialismo y el generalismo trófico que se refieren a las adaptaciones que le permiten a un organismo capturar y consumir un tipo particular de presa.



Estos autores sugieren además que los comportamientos altamente estereotipados se presentan principalmente en especies que son simultáneamente estenófagas y especialistas, mientras que las especies también especialistas pero con una dieta amplia, presentarían un comportamiento más versátil. A pesar de lo anterior, la evidencia empírica relacionada con la estereotipia y el nivel de especialismo es escasa, no sólo en el caso de las arañas, sino también de otros animales en general.

En el presente capítulo se comparará el nivel de estereotipia comportamental utilizando como modelo tres especies de arañas generalistas y tres de arañas especialistas.

## OBJETIVOS

### Objetivos específicos

- Caracterizar y comparar el repertorio comportamental en arañas especialistas y generalistas con distintos tipos de especialización relacionándolo con la amplitud trófica

### Objetivos específicos

- Comparar la tasa de aceptación y nicho trófico en arañas especialistas y generalistas, frente a los mismos tipos de presa.
- Caracterizar la estrategia de captura de presas de arañas especialistas y





generalistas, frente a los mismos tipos de presa

- Contrastar la estereotipia del repertorio arañas especialistas y generalistas frente a los mismos tipos de presa

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Selección de especies.

La metodología se basó en la comparación de especies generalistas y su respectiva contraparte especialista, Se utilizaron dos criterios para elegir las especies a estudiar: 1) que la especie generalista y su contraparte la especie especialista estuvieran emparentadas taxonómicamente; 2) que las especies generalistas consumieran el mismo tipo de presa que la especie especialista. Teniendo en cuenta la disponibilidad y el acceso a los ejemplares, se seleccionaron especies araneófagas, mirmecófagas y oniscófagas descritas a continuación. En cada caso se especifica la especie generalista y la contraparte especialista.

**Araneófagas:** se utilizaron ejemplares subadultos de la especie especialista *Nops* sp. nov. (Caponiidae) (tamaño promedio  $\pm$  error estándar:  $1.54 \pm 0.94$  mm,  $n=20$ ), recolectados en Neiva, Colombia ( $2^{\circ}55'39''N$   $75^{\circ}17'15''O$ ) y denominada *Nops* sp. a lo largo del texto. Como generalistas se seleccionaron hembras adultas y subadultas de la



especie *Harpactea rubicunda* Koch 1838 (Dysderidae) ( $3.48 \pm 0.21$ mm,  $n=20$ ), recolectadas en Brno, República Checa ( $49^{\circ}11'43''N$   $16^{\circ}36'30''E$ ). Ambas especies pertenecen a la superfamilia Dysderoidea (Wheeler et al. 2017). Las especies utilizadas, fueron seleccionadas teniendo en cuenta experimentos piloto realizados en la tesis con especies de la familia Caponiidae (*Caponia* sp., *Caponina* sp, y *Nops* spp.), en los que todas mostraron hábitos similares a los de *Nops* sp., por lo que esta familia podría estar compuesta en su totalidad por arañas araneófagas. La araneofagia ha sido registrada además en otras especies dentro de esta familia (Platnick 1993).

Ambos taxa utilizados presentan además hábitos similares como la búsqueda activa y nocturna de presas. Por otro lado, aunque existen familias más relacionadas filogenéticamente con la de la especie especialista de referencia (Caponiidae) se presentan algunas diferencias importantes: presentan hábitos tejedores como en el caso de la familia Sicariidae, poseen tamaños reducidos que dificultarían la comparación como en el caso de la familia Oonopidae o pueden ser de difícil obtención como en el caso de las otras familias.

**Mirmecófagas:** Como especialista se seleccionaron subadultos y hembras de *Zodarion rubidum* Simon, 1914 ( $0.99 \pm 0.08$  mm,  $n=20$ ), recolectada en Brno (República Checa) y como generalista se emplearon subadultas y hembras de la especie *Cybaeodamus taim* Lise, Ott &



Rodrigues, 2009 ( $3.29 \pm 0.15$  mm,  $n=20$ ), recolectada en Marindia, Uruguay ( $34^{\circ}46'29''S$   $55^{\circ}49'13''O$ ). Ambas especies pertenecen a la familia Zodariidae.

**Oniscófagas:** La oniscofagia no es un fenómeno común en arañas, generalistas y especialistas ya. Como especie generalista se utilizaron adultos y subadultos de *Dysdera verneui* Simon 1883 ( $3.43 \pm 0.39$  mm,  $n=20$ ) recolectados en Tenerife, España ( $28^{\circ}16'07''N$   $16^{\circ}36'20''O$ ). Como especialista se utilizaron hembras adultas y ejemplares subadultos recolectados en Montevideo ( $34^{\circ}52'01''S$   $56^{\circ}10'00''O$ ) de la especie *Dysdera crocata* Koch 1838 ( $4.87 \pm 0.98$  mm,  $n=20$ )

El uso de ejemplares juveniles y hembras adultas se realizó teniendo en cuenta que en experiencias piloto no se evidenció diferencia a nivel de las estrategias de captura en ambos grupos. Adicionalmente, la variación en los tamaños de las hembras y juveniles permitió mantener la relación de tamaño entre el depredador y la presa, de tal manera que la proporción entre ambos grupos fuera similar. Antes de cada experimento todos los ejemplares de *Nops* sp. fueron alimentados hasta saciarse con arañas (*Araneus* sp.), mientras que los ejemplares de *Z. rubidum* fueron hormigas (*Pheidole* sp.). En las especies restantes, incluyendo ambas especies oniscófagas de arañas se utilizaron tenebrios (*T. molitor*.) Los experimentos se iniciaron tras una semana de ayuno, posterior al saciamiento. Todos los ejemplares fueron mantenidos en



condiciones de laboratorio similares a la localidad de colecta mediante la regulación de la temperatura y humedad con el fin de evitar

#### **Análisis de la tasa de aceptación y nicho trófico.**

Para la tasa de aceptación se ofertó aleatoriamente a las arañas una de las siguientes presas: arañas (Lycosidae, *Pardosa* sp.), cucarachas (Blattidae), colémbolos (Entomobryidae), hormigas (Formicidae, *Solenopsis invicta*), isópodos (*Porcellio* sp.), larvas de lepidópteros (Lepidoptera:Pyralidae), moscas (Drosophilidae, *Drosophila* sp.) y termitas (Termitidae). Las presas fueron seleccionadas teniendo en cuenta que fueran simpátricas de las especies estudiadas o ampliamente consumidas por varias especies de arañas, los tamaños de las presas empleadas se ilustran en la tabla 1.1. Los experimentos realizados con las especies araneófagas se realizaron en el laboratorio de aracnología de la Universidad de Masaryk Brno, República Checa, mientras que los demás fueron realizados en el laboratorio de Ecología del Comportamiento, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable en Montevideo, Uruguay. A pesar de la diferencia en las localidades, las condiciones fueron similares al lugar de colecta en todos los casos.



Tabla 1.1. Presas ofertadas y tamaño (promedio  $\pm$  error estándar) a las arañas en los experimentos de tasa de aceptación y nicho trófico.

<b>Presa (Categoría taxonómica)</b>	<b>Nombre común</b>	<b>Tamaño (mm)</b>
Hymenoptera/Formicidae	Hormiga de fuego	4.3 $\pm$ 0.8
Dictyoptera/ Blattellidae	Cucaracha	8.7 $\pm$ 0.4
Collembola/Entomobryidae	Colémbolos	2.9 $\pm$ 0.5
Diptera/Drosophilidae	Mosca del vinagre	4.8 $\pm$ 0.6
Lepidoptera/Pyralidae	Polilla de la harina	5.9 $\pm$ 0.7
Araneae/Lycosidae	Araña lobo	6.9 $\pm$ 1.5
Isoptera/Termitidae	Termitas	3.72 $\pm$ 0.2
Isopoda/Porcellionidae	Bicho bolita	11.46 $\pm$ 1.14

Las arañas fueron ubicadas en cajas de Petri, de tamaño variable acorde a su tamaño corporal. Las presas se ofertaron luego del período de habituación (30 minutos). Si durante diez minutos la presa no era aceptada, se consideraba rechazada y se ofertaba la siguiente presa en forma aleatoria, hasta que una de las presas fuera consumida. Si existía consumo, se esperaba una semana hasta ofertar la próxima presa. La tasa de aceptación se estimó utilizando la fórmula de Nentwig (1986).

$$T = \left( \frac{na}{N} \right)$$

Donde:



**T**= Tasa de aceptación

**na**= Número de individuos consumidas para la presa *a* evaluada

**N**= Total de presas evaluadas

La tasa de aceptación entre las distintas presas por cada especie se evaluó mediante un modelo lineal generalizado con distribución binomial donde porcentaje de captura fue tomado como variable respuesta mientras que el tipo de presa y la especie de arañas se tomaron como variables explicativas. Se aplicó este análisis por grupo de arañas comparadas (Pekár & Brabec 2016).

Aunque la tasa de aceptación refleja el consumo de distintas presas, la medición del nicho trófico es complementaria y permite medir la amplitud trófica de un organismo, este parámetro fue analizado mediante el índice estandarizado de Levin, mediante la ecuación (tomado de Krebs 1999):

$$B_A = \frac{\left[ \left( \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_j^2} \right) - 1 \right]}{(n - 1)}$$

Donde

**B<sub>A</sub>**= Valor del índice estandarizado de Levin,

**p<sub>j</sub>**=Proporción de aceptación de cada tipo de presa y

**n**=Total de artrópodos ofrecidos

Los valores cercanos a 0 indican un nicho reducido, mientras que los valores cercanos a 1 muestran una amplitud mayor, con una proporción de consumo





similar entre todos los tipos de presa. Teniendo en cuenta el elevado número de rechazos o valores con 0 en los datos, no fue posible realizar pruebas de estadística inferencial con el método empleado para comparar este tipo de índices como el análisis Bootstrap, por lo que los resultados fueron analizados únicamente de manera descriptiva.

Todos los datos fueron analizados utilizando el programa estadístico R. Los datos correspondientes a los índices de Levin fueron calculados construyendo una versión para tal fin en entorno R (R Core Team 2016).

#### **Determinación de la estrategia de captura**

Utilizando las capturas exitosas obtenidas en la tasa de aceptación, se caracterizaron los comportamientos involucrados en la captura de presas. Una vez caracterizada la secuencia de captura, se elaboró un listado de comportamientos los cuales fueron descritos con base en estudios anteriores de comportamiento de captura en otras arañas, incluyendo especies relacionadas (Pekár 2004, Řezáč *et al.* 2008, García *et al.* 2016). La secuencia de comportamientos se evaluó utilizando una cadena de Markov de primer orden (Lehner 1996). Las secuencias de captura se registraron utilizando el programa J Watcher versión 1.0 (Blumstein & Daniel 2007).

La estereotipia se evaluó mediante el índice de entropía de Shannon, que mide la diversidad de transiciones observadas en la estrategia de captura (Gabadinho *et al.* 2011). Mediante este índice se compararon las secuencias



de captura de cada araña generalista y especialista frente al mismo tipo de presa. Lo anterior se realizó teniendo en cuenta que las arañas especialistas tendían a capturar un único tipo de presa. El índice de entropía de Shannon se calcula con la siguiente fórmula:

$$h(p_1, \dots, p_s) = - \sum_{i=1}^s p_i \log(p_i)$$

**Donde:**

**h**= Índice de estereotipia.

**pi**= Proporción de transiciones del estado evaluado.

**s**= Número total de comportamientos registrados.

Los valores del índice oscilan entre 0 cuando una única proporción de las transiciones se repite a lo largo de las observaciones y es máxima cuando todas las transiciones tienen la misma probabilidad de ocurrencia. El valor del índice de Shannon entre cada especie especialista y su contraparte generalista fueron comparados mediante un análisis de bootstrap con 1000 iteraciones y nivel de confiabilidad del 95% (Crawley 2012).

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software R versión 3.03.



## RESULTADOS

### Análisis de la tasa de aceptación y nicho trófico

La tasa de aceptación presentó distintos patrones según el grupo evaluado. Se encontró una interacción significativa entre el tipo de presa y la especie de depredador usado en arañas mirmecófagas ( $X^2_{7}=52.00$ ,  $p<0.001$ ) y araneófagas ( $X^2_{7}=69.91$ ,  $p<0.001$ ). En el caso de las arañas especialistas de hormigas (*Z. rubidum*) y especialistas de arañas (*Nops* sp.) se registró un consumo significativamente mayor sobre hormigas y arañas respectivamente, ignorando o rechazando los demás tipos de presa ofrecidos. En el caso de *C. taim*, se observó un consumo similar sobre la oferta de presas, como en el caso de las arañas *H. rubicunda*. En el caso de las arañas del género *Dysdera*, se encontró que ambas especies evaluadas presentaron un consumo marcado sobre la mayor parte de presas ofrecidas, sin una interacción significativa entre la tasa de aceptación y el tipo de presa ( $X^2_{7}=13.43$ ,  $p=0.06$ ). (Figura 1.1).

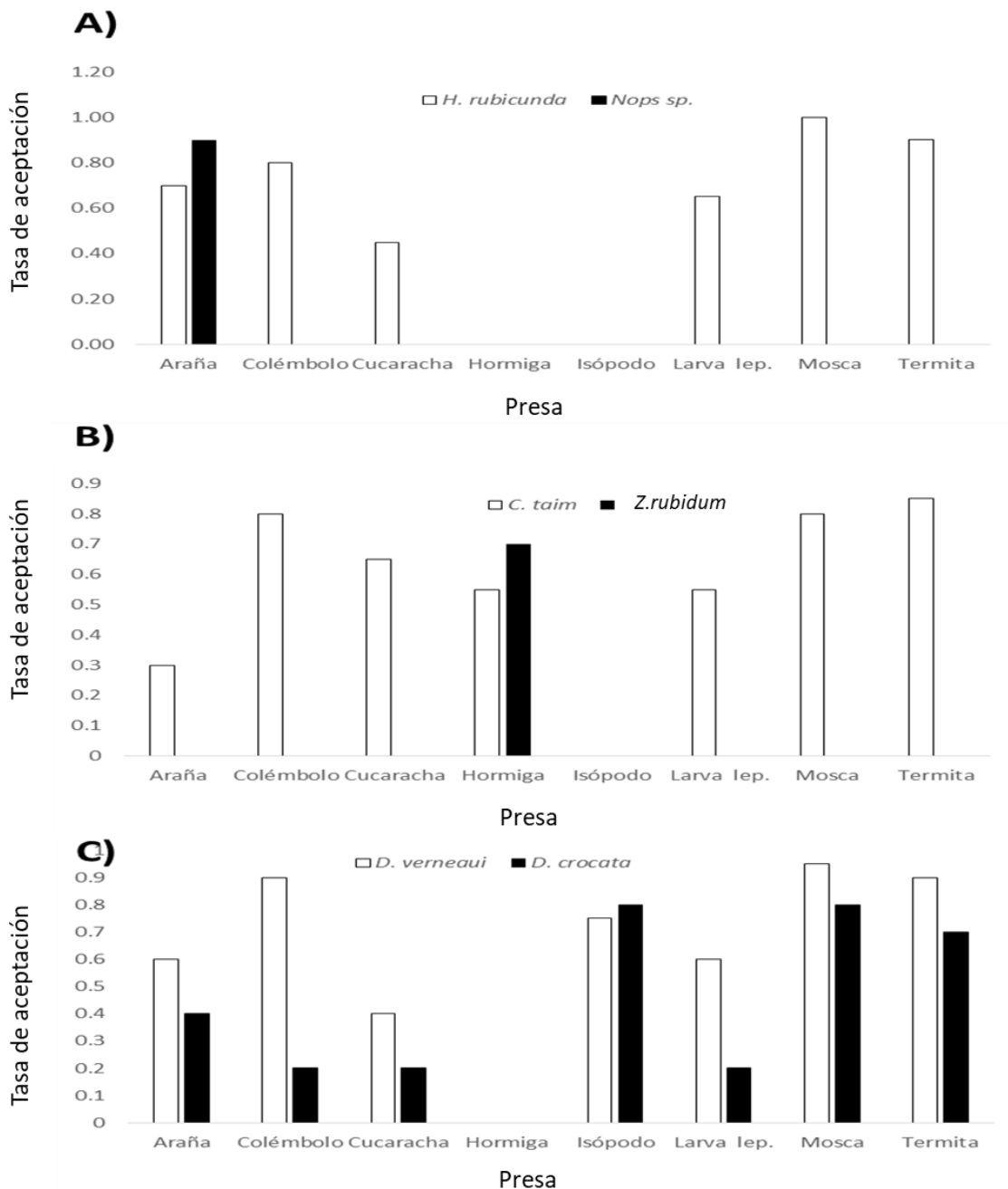


Figura 1.1. Comparación de la tasa de aceptación en las especies generalistas y especialistas de arañas utilizadas. A) araneófagas, B) mirmeecófagas y C) oniscófagas. Los generalistas se representan con barras blancas, los especialistas con barras negras.



Estos resultados coincidieron con el índice de amplitud trófica en donde los resultados más bajos se presentaron para las especies estenófagas en relación con las eurífagas (Tabla 1.2).

Tabla 1.2. Valores del índice de amplitud trófica de Levin en arañas especialistas y generalistas,

	<b>Especialista</b>	<b>Generalista</b>
Araneófaga	0	0.79
Mirmecófaga	0	0.78
Oniscófagas	0.61	0.79

### **Determinación de la estrategia de captura**

Se caracterizó la estrategia de captura de cada una de las especies de arañas frente a las presas. Las especialistas araneófagas y mirmecófagas no aceptaron otra presa distinta de arañas y hormigas respectivamente, por lo que las caracterizaciones se realizaron únicamente a nivel de las presas focales en las especies evaluadas, para evitar posibles sesgos. Se comparó la estrategia de captura en arañas especialistas araneófagas y su contraparte generalista frente a arañas únicamente, en el caso de las especies mirmecófagas frente a hormigas y en el caso de arañas oniscófagas frente a isópodos únicamente. Los comportamientos de captura de presas en cada una de las especies evaluadas se describen a continuación. En el caso de estas especies, la unidad



“mordedura” estuvo seguida de manera ininterrumpida del consumo de la presa, por lo que todas las secuencias terminaban con la unidad de “consumo”.

**Arañas araneófagas:** El comportamiento de captura de las arañas araneófagas de ambas especies se describe en la tabla 1.3 y figura 1.2.

Tabla 1.3. Descripción de las unidades comportamentales observadas en la captura de presas en las arañas *Nops* sp. y *Harpactea rubicunda*.

Unidad comportamental	Descripción
Orientación	La araña se orienta y se aproxima hacia la presa.
Embestida	La araña salta hacia la presa
Mordedura	La araña sujeta la presa con los quelíceros
Quietud	La araña permanece inmóvil cerca de la presa
Sujeción	La araña sujeta la presa utilizando los dos primeros pares de patas.



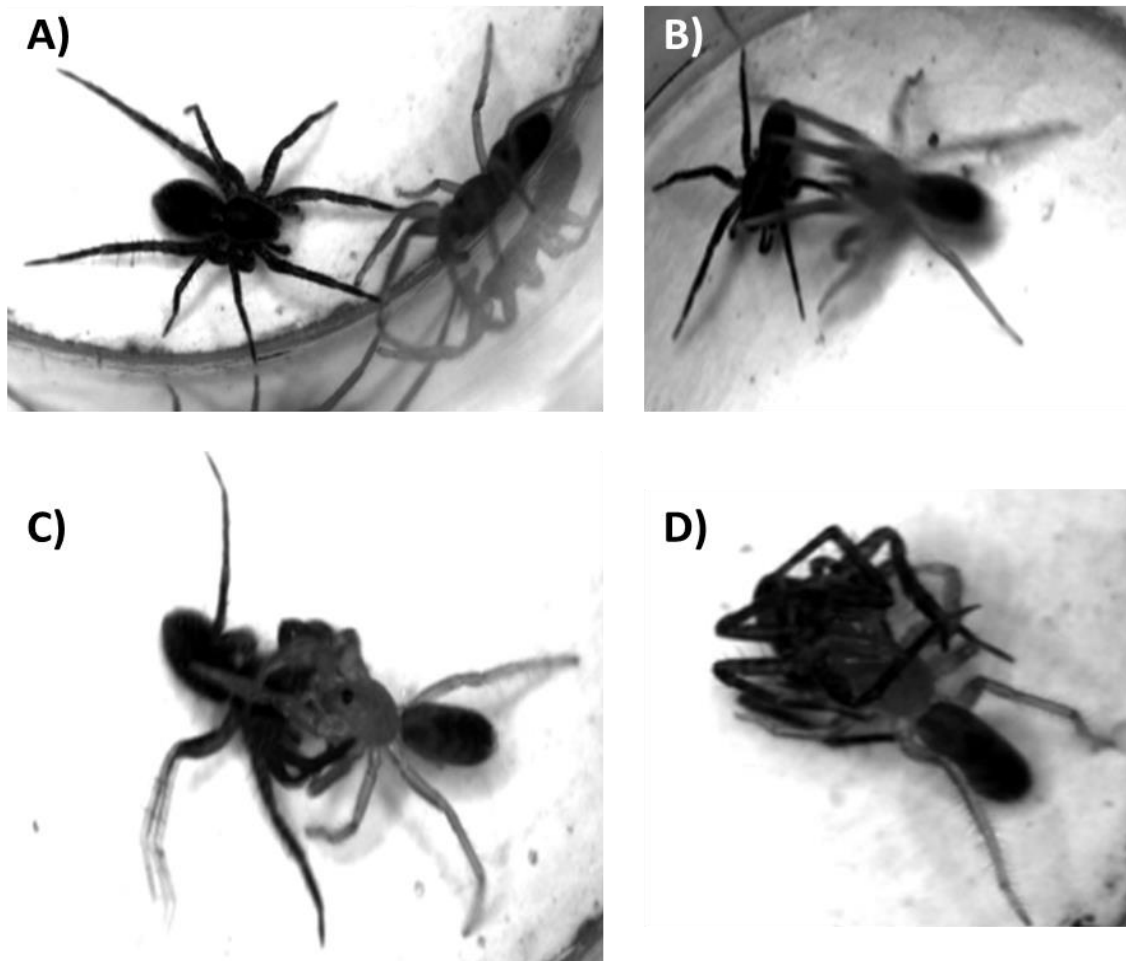


Figura 1.2. Descripción de algunas unidades comportamentales de captura representados en *Nops* sp. A) Orientación B) embestida C) sujeción D) mordedura. Las unidades se presentan utilizando las arañas del género *Nops* sp. como modelo.

El comportamiento de captura en las arañas *Nops* sp. siguió un patrón más simple en relación con la generalista *H. rubicunda* (Figura 1.3).

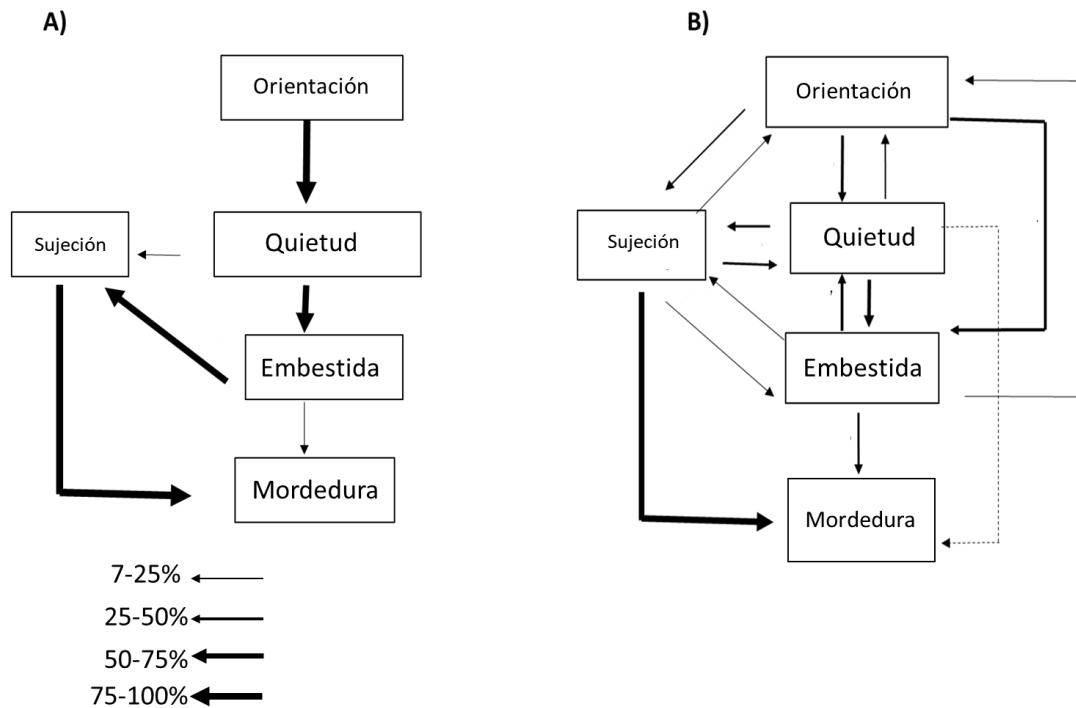


Figura 1.3. Secuencia de captura de A) *Nops* sp. y B) *H. rubicunda* frente a arañas (*Pardosa* sp.). Las líneas en la parte inferior corresponden a la frecuencia de las distintas transiciones. Esto se ve respaldado por el índice de entropía de Shannon, que fue significativamente menor ( $p < 0.05$ ) en *Nops* sp., en relación a *H. rubicunda* (Figura 1.4).

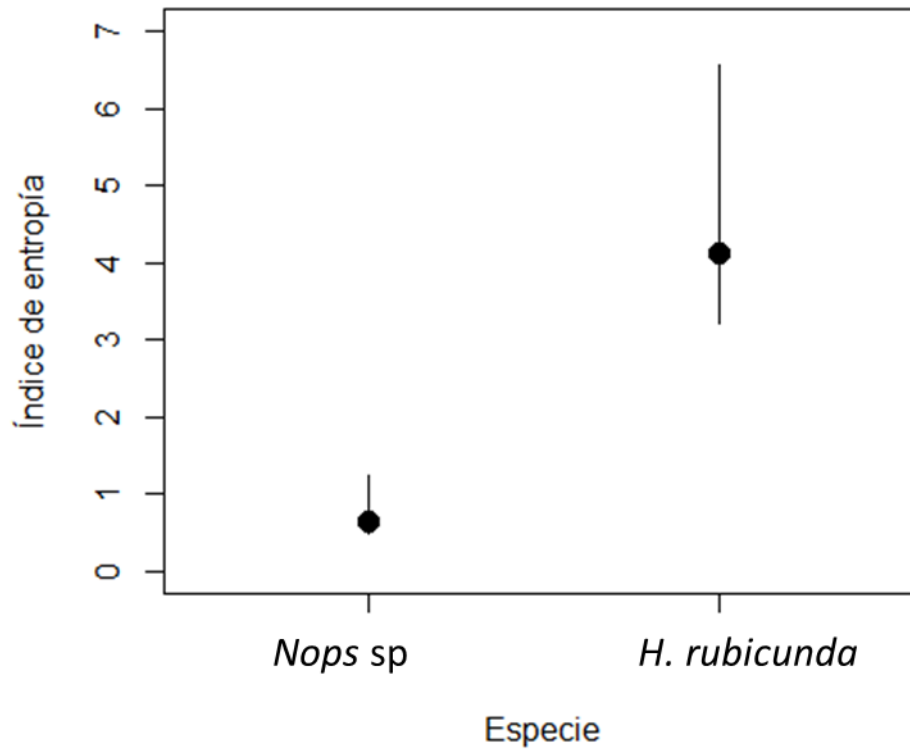


Figura 1.4. Índice de entropía de Shannon en *Nops sp.* y *Harpactea rubicunda*. Los puntos representan el promedio, las líneas representan los intervalos de confianza. La falta de solapamiento indica diferencias significativas.

**Arañas mirmecófagas:** En el caso de las arañas mirmecófagas los comportamientos observados se describen en la tabla 1.4. Algunos comportamientos de captura se ilustran en la figura 1.5.



Tabla 1.4. Descripción de las unidades comportamentales observadas en la captura de presas en las arañas *Cybaeodamus taim* y *Zodarion rubidum*.

Unidad comportamental	Descripción
Acercamiento	La araña se desplaza lentamente tras la presa tras haber tenido un primer contacto
Alejarse	La araña se retira lejos de la presa
Consumo	La araña fija los quelíceros a la presa una vez ésta se encuentra inmovilizada.
Exploración	La araña camina lentamente por el recipiente tocando el sustrato con los dos primeros pares de patas
Mordedura	La araña sujeta la presa con los quelíceros
Orientación	La araña se orienta y se aproxima hacia la presa por primera vez.
Persecución	La araña se desplaza rápidamente tras la presa
Quietud	La araña permanece inmóvil cerca a la presa
Sujeción	La araña sujeta la presa utilizando los dos primeros pares de patas.
Toqueteo	La araña permanece inmóvil sobre la presa con una o dos patas sobre ésta
Transporte	La araña se desplaza con la presa en sus quelíceros

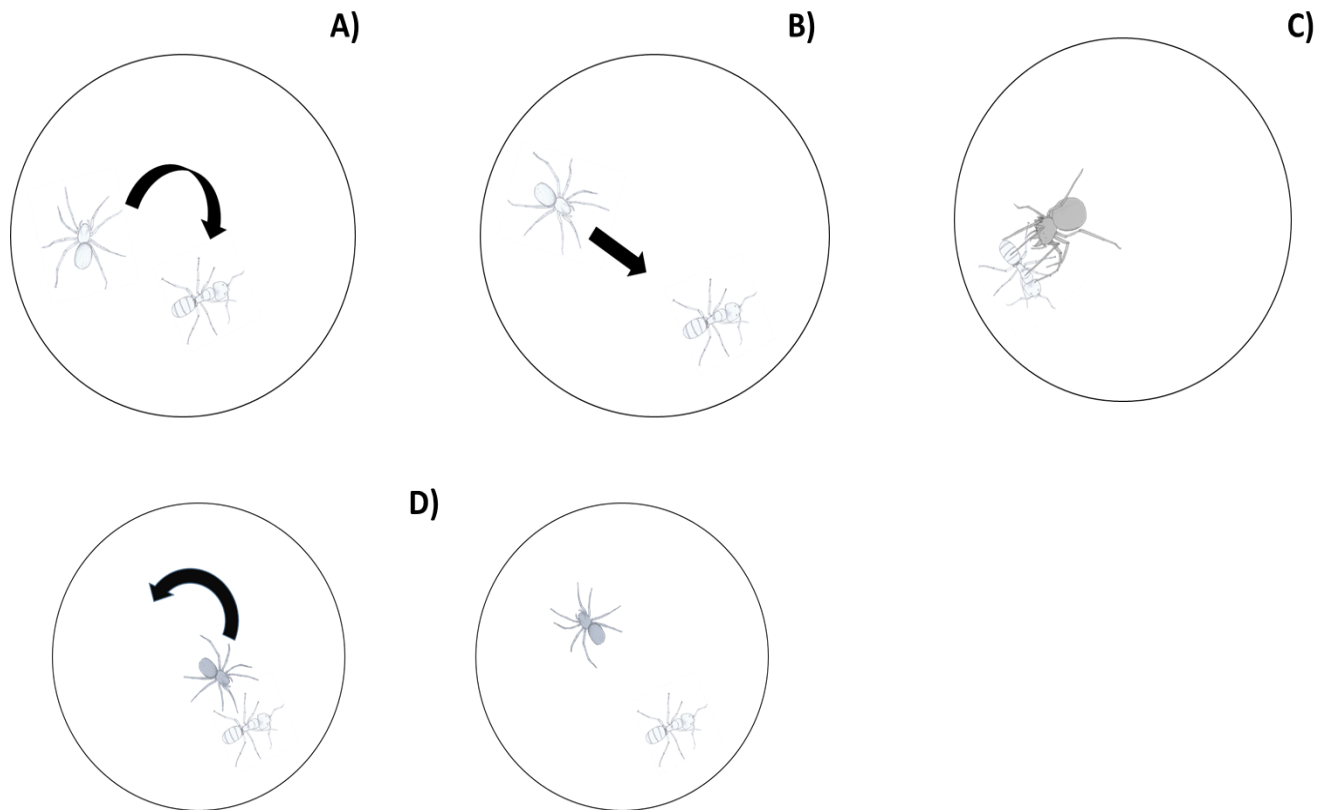


Figura 1.5. Descripción de algunas de las unidades comportamentales de arañas de la familia Zodariidae utilizando *Zodarion rubidum*. A) “Orientación” B) “Persecución”, C) “Toqueteo”, D) “Alejarse”.

El patrón de captura de las arañas especialistas fue más complejo en relación a las generalistas (figura 1.6), donde se evidenció en la mayor transición de unidades.

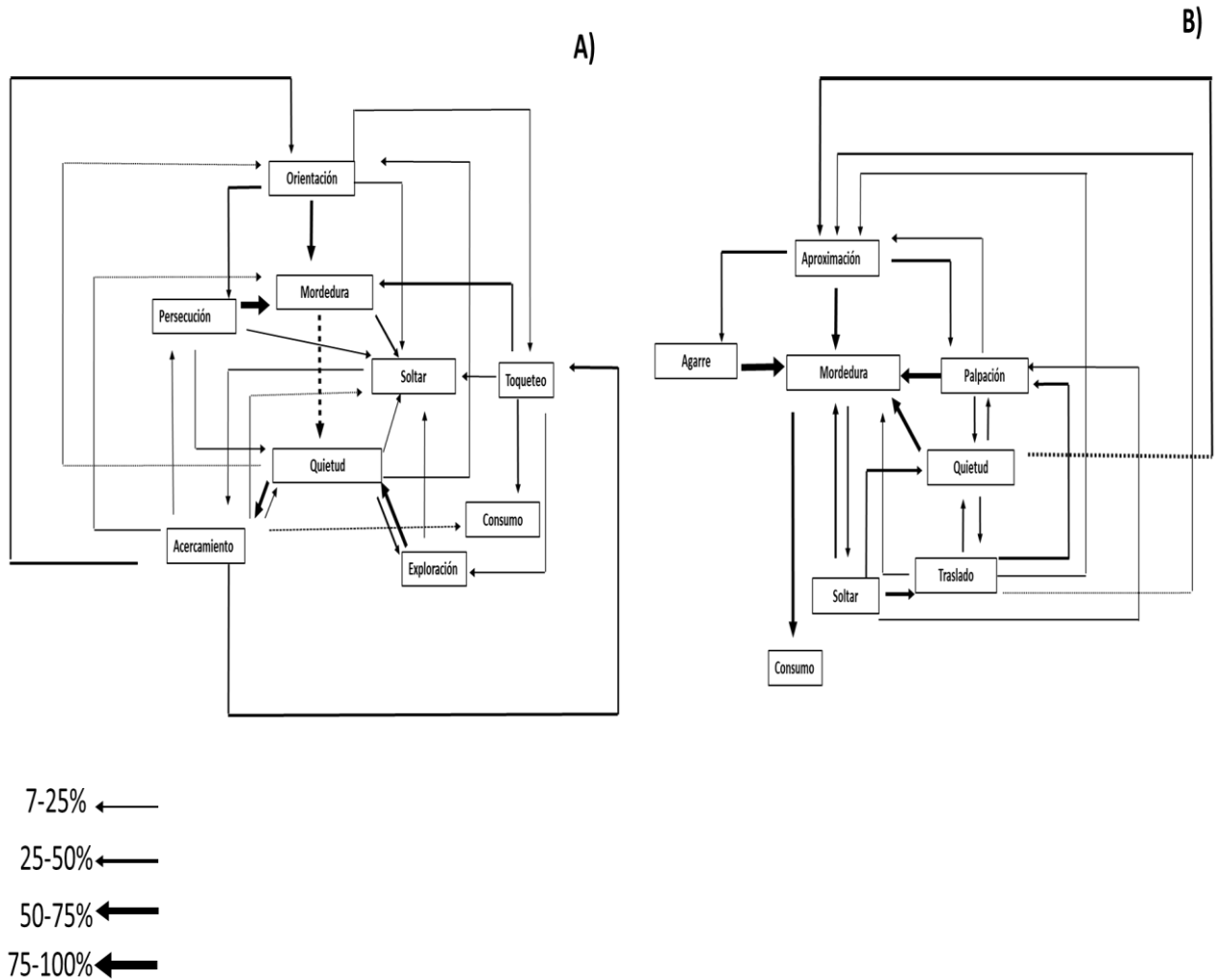


Figura 1.6. Secuencia de captura de A) *Zodarion rubidum* y B) *Cydaeodamus taim* frente a hormigas (*Solenopsis invicta*). Las líneas en la parte inferior corresponden a la frecuencia de las distintas transiciones.

El mayor número de secuencias en *Z. rubidum* se reflejó en mayores valores del índice de entropía. Sin embargo, no se encontraron diferencias



significativas entre las dos especies ( $p > 0.05$ ) teniendo en cuenta el nivel de solapamiento de los intervalos de confianza (Fig. 1.7)

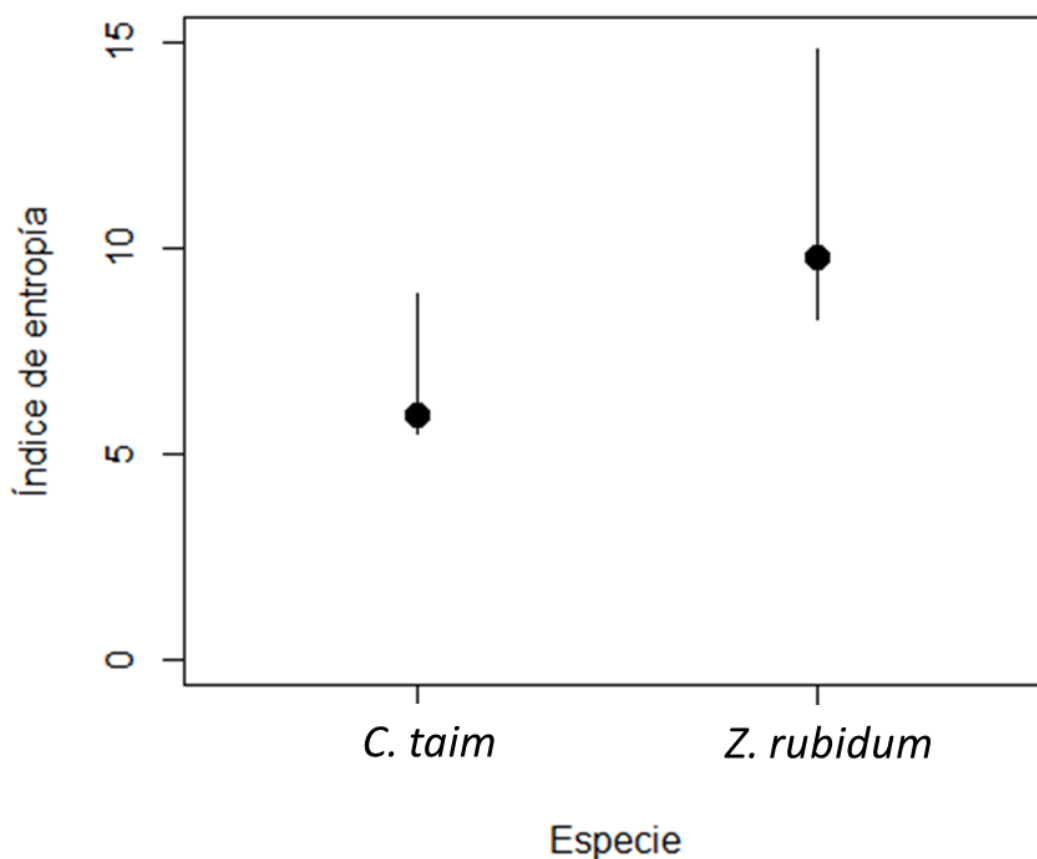


Figura 1.7. Índice de entropía de Shannon en *Cybaeodamus taim* y *Zodarion rubidum*. Los puntos representan el promedio, las líneas representan los intervalos de confianza. El solapamiento indica que no hay diferencias significativas.



**Arañas oniscófagas:** Los comportamientos observados se describen en la tabla 1.5 y las principales unidades se describen en la figura 1.8.

Tabla 1.5. Descripción de las unidades comportamentales observadas en la captura de presas en las arañas *Dysdera verneau* y *Dysdera crocata*

Unidad comportamental	Descripción
Rotación	La araña gira la presa antes de iniciar a consumirla
Sujeción	La araña sujeta la presa con los dos primeros pares de patas
Orientación	La araña se orienta y se aproxima hacia la presa por primera vez.
Consumo	La araña fija los quelíceros a la presa una vez ésta se encuentra inmovilizada
Mordedura	La araña sujeta la presa con los quelíceros
Toqueteo	La araña permanece inmóvil sobre la presa con una o dos patas sobre ésta
Quietud	La araña permanece inmóvil cerca a la presa
Soltar	La araña libera a la presa luego de haberla sujetado previamente
Transporte	La araña se desplaza con la





presa en sus quelíceros

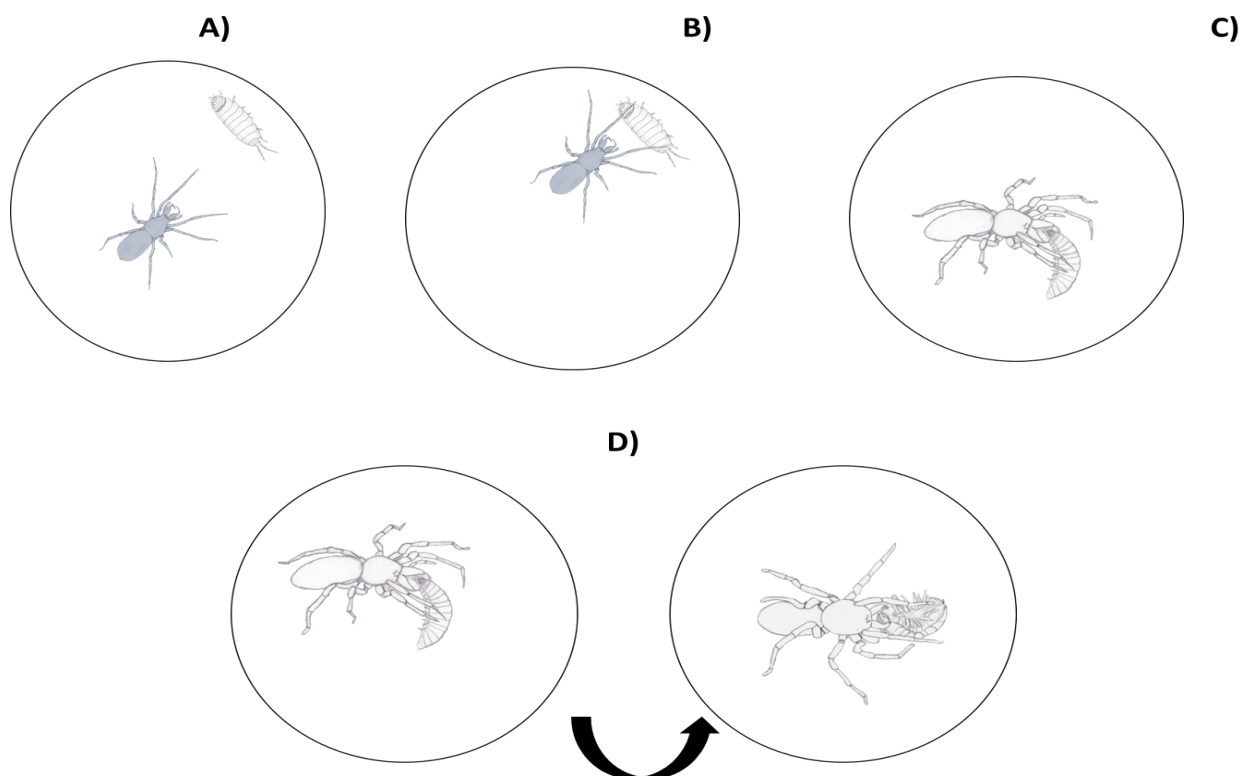


Figura 1.8. Descripción de algunas de las unidades comportamentales de arañas de la familia Dysderidae utilizando *Dysdera crocata* como modelo. A) “Orientación”, B) “Toqueteo”, C) “Mordedura”, D) “Rotación”.

Como en el caso de las especies mirmecófagas se observan mayor cantidad de transiciones en el caso de las arañas especialistas en relación con las generalistas (Figura 1.9), que se observó en los valores levemente menores del índice de entropía (Figura 1.10). A pesar de lo anterior, no se encontraron diferencias significativas entre ambos grupos ( $p > 0.05$ )

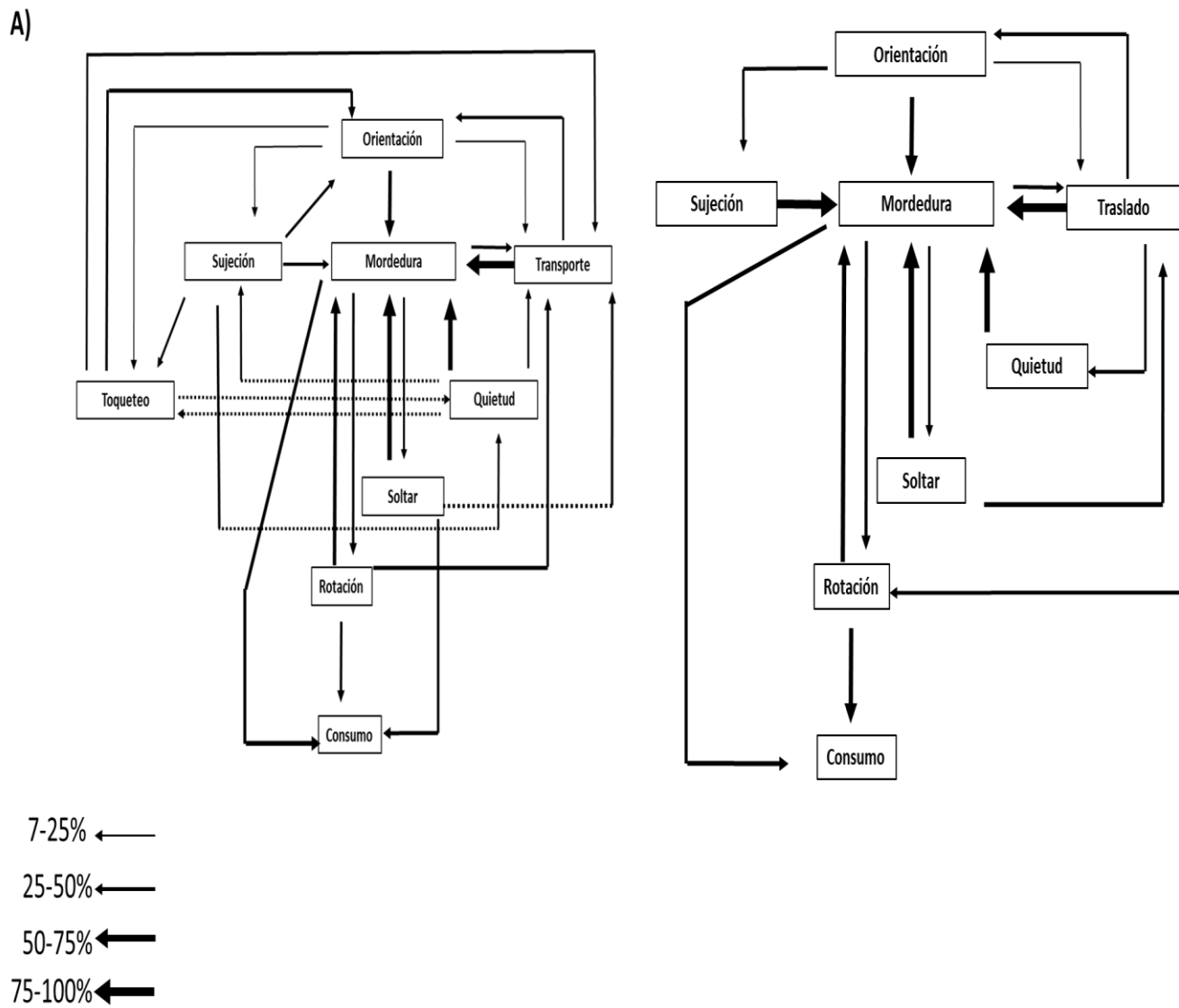


Figura 1.9. Captura de A) *Dysdera verneui* y B) *Dysdera crocata* frente a isópodos (*Porcellio* sp.). Las líneas en la parte inferior corresponden a la frecuencia de las distintas transiciones.

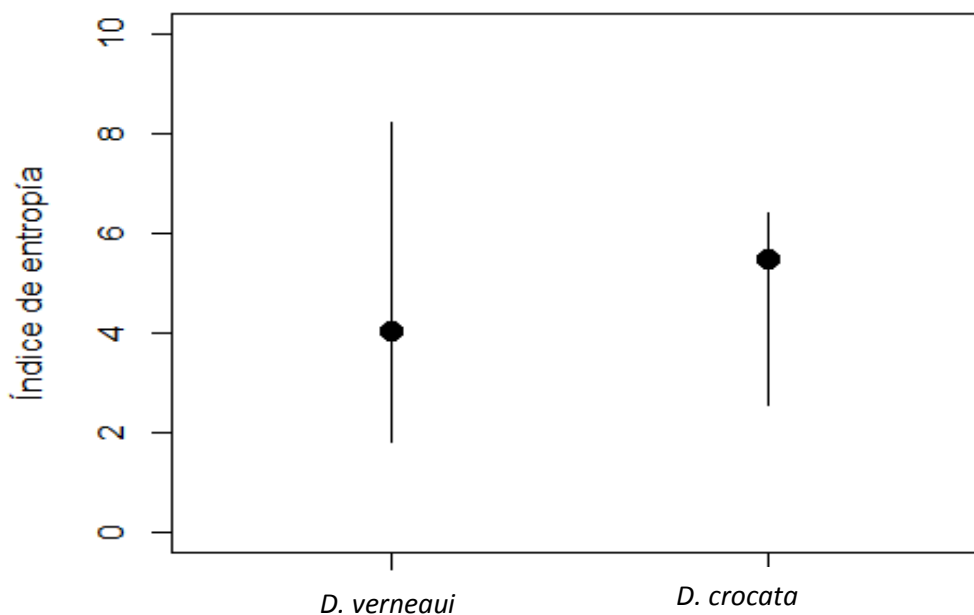


Figura 1.10. Índice de entropía de Shannon en *Dysdera verneui* y *Dysdera crocata*. Frente a isópodos. Los puntos representan el promedio, las líneas representan los intervalos de confianza. El solapamiento indica que no hay diferencias significativas.

## DISCUSIÓN

Ambas especies (*Z. rubidum* y *Nops* sp.) mostraron una aceptación muy marcada en relación con las presas consumidas. Estos resultados estuvieron representados por la tasa de aceptación sobre un único tipo de presa (arañas en el caso de *Nops* sp y hormigas en el caso de *Z. rubidum*) que a su vez se



confirmó mediante la interacción significativa entre el tipo de presa y la especie de araña empleada. Adicionalmente, los valores de 0 obtenidos para ambas especies en el caso del índice de amplitud trófica de Levin sugieren que estas presas consumirían un único tipo de presa (Krebs 1999). En el caso de las arañas de la familia Dysderidae, no se encontró una interacción significativa entre el tipo de presa y la especie y los valores obtenidos para la amplitud trófica fueron bastante similares en las dos especies estudiadas.

Los resultados relacionados con la amplitud trófica de *Z. rubidum* coincidieron con estudios previos que consignan a las hormigas como principal presa de este grupo de arañas (Pekár 2004, Pekár *et al.* 2013). En el caso de las arañas del género *Nops*, el hallazgo fue inesperado, porque pese a que el especialismo sobre arañas había sido registrado en esta familia (Platnick 1993) también lo había sido el consumo de otras presas, como termitas y escorpiones (Sánchez-Ruiz & Teruel-Ochoa 2000, Pekár *et al.* 2012). A pesar de lo anterior, los registros de presas distintas a las arañas en la familia Caponiidae, se basa principalmente en registros preliminares ya que el consumo de escorpiones y termitas es netamente anecdótico. Adicionalmente ofertas preliminares sobre usando ambos tipos de presa, no mostraron consumo por parte de ejemplares de *Nops* sp. Nuestros resultados sugieren que las arañas del taxón *Nops* sp. se alimentan únicamente de arañas, lo cual es un registro nuevo, puesto que en otras especies araneófagas el consumo de arañas se ve complementado por insectos como dípteros o termitas. Ejemplo de ello ocurren en otras arañas araneófagas altamente estenófagas de las familias



Palpimanidae o Salticidae, que en condiciones de laboratorio aceptan otras presas además de las arañas (Harland & Jackson 2006, Pekár *et al.* 2011). Por lo anterior, estos resultados sugieren que la especie *Nops* sp. podría ser el primer registro de una especie de araña estrictamente araneófaga. En el caso de las arañas de la familia Dysderidae, los resultados de *D. crocata* coinciden con resultados previos en donde se había registrado el consumo de esta especie frente a otras presas distintas a isópodos (Pollard *et al.* 1995). Posiblemente, aunque esta especie presenta adaptaciones para el consumo de isópodos, no sería un estenófago estricto como en el caso de las demás arañas especialistas.

Aunque se esperaban conductas altamente estereotipadas en el caso de las especies marcadamente estenófagas, ésto no ocurrió en todas las especies evaluadas. Se observó una mayor estereotipia únicamente en el caso de la araña especialista *Nops* sp. frente a otras arañas. La marcada estereotipia en esta familia, coincide con observaciones sobre depredadores altamente especializados como peces, en donde una única estrategia de captura permite capturar con mayor eficiencia la presa focal (Sanderson 1991). De manera similar, en otras especies araneófagas especialistas de la familia Lamponiidae se ha registrado un comportamiento altamente estereotipado en relación con arañas generalistas de la familia Gnaphosidae (Michálek *et al.* 2017). De acuerdo con Michálek *et al.* (2017), la marcada estereotipia observada en la familia Lamponiidae se debe a que el consumo de presas peligrosas como las arañas requiere de gran precisión debido a su capacidad de retaliación y



posible contrataque (Michalek et al. 2017), por lo que posibles fallas durante su captura pueden resultar muy perjudiciales para el depredador. En el caso de la familia Caponiidae, se puede presentar una tendencia similar, adicionalmente el patrón podría ser explicado por la marcada velocidad de las arañas de la familia Lycosidae. Teniendo en cuenta que en general las arañas de esta familia tienen velocidades de desplazamiento altas (Nelson & Formanowicz 2005), una estrategia simple puede permitir al depredador evitar el ataque de la presa y simultáneamente capturar eficientemente una presa con una alta velocidad de escape. La mayor complejidad observada en el caso de la especie generalista *H. rubicunda* probablemente no se debió a una diferencia de las unidades observadas, sino a la dificultad que tuvieron en capturar la presa, por lo que la misma estrategia tuvo que ser empleada repetidamente antes de lograr la captura. Aunque el número de intentos no se cuantificó directamente, la mayor complejidad en la secuencia de captura e índice de entropía de *H. rubicunda*, se debió probablemente a su menor efectividad de captura en relación con *Nops* sp.

En el caso de la familia Zodariidae, se esperaba una menor complejidad del repertorio en el caso de *Z. rubidum* respecto a *C. taim*, que no fue observada. Estos resultados contrastan con los observados en esta especie frente a otro tipo de hormigas, donde el repertorio resultaba bastante simple (Pekár 2004). Una posible explicación para las diferencias observadas puede ser que el rango de tamaño de hormigas era bastante mayor en relación al tamaño de *Z. rubidum*, sin embargo, era menor o igual en relación a *C. taim*. Nuestra



hipótesis sugiere que al consumir hormigas que eran mucho más grandes que el depredador, la captura de presas fue necesariamente más compleja en *Z. rubidum*, teniendo en cuenta que se ha demostrado que el tamaño tiene una relación directa con el uso de más unidades comportamentales (Japyassú & Viera 2002). Adicionalmente en el caso de las hormigas, al ser una presa peligrosa y de movimientos lentos, la estrategia de *Z. rubidum* consiste en realizar múltiples ataques y evitar el contacto con la presa, una estrategia que es ampliamente utilizada por varios depredadores cuando capturan presas peligrosas (Mukherjee & Heithaus 2013) En contraste la estrategia de *C. taim* consiste en efectuar una única mordedura y esperar la inmovilidad de la presa, este comportamiento puede estar influenciado por el tamaño de la presa, ya que al consumir hormigas de menor tamaño, una única mordedura alcanza para inmovilizarlas. La tendencia observada corresponde con la registrada en serpientes especialistas, que presentan un mayor repertorio que las generalistas, para prevenir posibles tácticas defensivas o antipredadoras de la presa (Drummond 1983)

Los resultados encontrados en la familia Dysderidae, no fueron concluyentes como en los demás grupos evaluados. Probablemente se debe a que los niveles de amplitud trófica y selectividad de presas fueron similares en ambas especies. Un patrón similar se observó a nivel de la complejidad en la estrategia de captura, donde los valores del índice de entropía fueron ligeramente mayores en *D. crocata*, pero no fueron significativamente distintas entre ambas especies. La captura de presas en ambos grupos presentó el



mismo repertorio, quizás debido a que las arañas de este género han sido consideradas como especialistas de isópodos en distintos niveles de especialismo (Toft & Macías-Hernández 2017). Posiblemente si se hubiera utilizado para este estudio, una especie con mayor grado de especialismo como *Dysdera abdominalis* o *Dysdera dubrovinni* (Rezac et al. 2008), se habrían detectado distintos patrones. A pesar de ello, y contrario a lo esperado, los isópodos no fueron la presa consumida en mayor proporción. Este hecho puede atribuirse a que estas presas tienen un reducido valor nutricional (Pekár et al. 2016), incluso para los depredadores especializados en su consumo, por lo que la depredación sobre especies alternativas de presa puede ayudar con el balanceo nutricional, tal y como ha sido demostrado en otras especies de arañas generalistas (Pekár et al. 2016)

De acuerdo con nuestras observaciones y siguiendo la clasificación propuesta por Pekar & Toft (2015) es posible categorizar a *Nops* sp. y *Z. rubidum* como organismos estenófagos especialistas teniendo en cuenta que presentan una dieta enfocada en un único tipo de presa así como comportamientos específicos para su captura y en el caso de *Z. rubidum* se registraron además adaptaciones fisiológicas para el consumo de hormigas como el balanceo nutricional únicamente consumiendo distintas partes del cuerpo de la hormiga (Pekár et al. 2010). Las arañas del género *Dysdera*, podrían clasificarse como eurípagos y generalistas. Sin embargo, debido a las adaptaciones para consumir isópodos, la poca especificidad comportamental y la selección de isópodos como presa, se considerarían eurípagos especialistas. Esa evaluación



## Capítulo 1

### *COMPORTAMIENTO PREDADOR Y CONSUMO DE PRESAS EN ARAÑAS GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS.*

---



se presentará en los siguientes capítulos, teniendo en cuenta el tamaño, asimilación y extracción nutricional. Se tendrán además en cuenta los demás aspectos para determinar el grado de especialismo de las especies evaluadas.



## CAPÍTULO 2: EVALUACIÓN DEL TAMAÑO DE PRESA EN ARAÑAS ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS.

### INTRODUCCIÓN

El tamaño es un factor determinante en la captura de presas (Breed & Moore 2016). En algunos organismos tales como cangrejos, que se alimentan de almejas, se ha demostrado que la mayor preferencia es por tamaños, donde la ganancia energética es máxima (Elner & Hughes 1978). Una tendencia similar ha sido registrada en aves que se especializan en gusanos (Quinney & Davison 1985) o en anfibios donde existe una asociación entre el tamaño del depredador y la presa (Toft 1981)

A pesar de ser el tamaño un factor importante, consumir presas demasiado grandes puede ser un factor contraproducente para algunos depredadores (Erickson & Morse 1997), pues los costos asociados pueden ser mayores a los beneficios (Griffiths 1980). Dentro de los costos más evidentes se encuentran los asociados a la captura, en donde el depredador puede verse dañado al enfrentarse a presas de gran tamaño (Mukherjee & Heithaus 2013). A pesar de lo anterior existen predadores altamente especializados que consumen presas que son varias veces más grandes. Es el caso de algunas chinches especializadas en la captura de hormigas, la presa puede ser hasta 400 veces más pesadas que el depredador (Bulbert *et al.* 2014), una tendencia similar se ha registrado en arañas especialistas de hormigas capaces de consumir presas



varias veces más grandes.(Pekár *et al.* 2014). Aunque el consumo de presas más grandes ha sido registrado en arañas especialistas, las comparaciones entre carnívoros especialistas y generalistas en relación a este aspecto son escasas. Por ejemplo, se ha demostrado que a causa de adaptaciones morfológicas de las pinzas, los cangrejos especialistas en consumir almejas pueden acceder a presas más grandes comparado con las especies generalistas (Yamada & Boulding 1998). De manera similar, se ha encontrado que algunas arañas especialistas en consumir arañas o araneófagas consumen presas de mayor tamaño respecto a las especies generalistas (Michálek *et al.* 2017). En el caso de los anfibios en contraste existe evidencia que sugiere que los anfibios especialistas consumen presas de menor tamaño en relación con los especialistas (Toft 1981). Sin embargo, no existe mayor evidencia sobre qué tan común es este fenómeno en otros carnívoros.

En arañas, el tamaño de presa es altamente variable según la historia de vida de la especie evaluada. Por ejemplo, Nentwig y Wissel (1986) demostraron que las arañas sociales y tejedoras capturan presas de mayor tamaño en relación a las no tejedoras. Estos mismos autores demuestran el especialismo en ciertos grupos de arañas de las familias Thomisidae y Salticidae por grandes presas, aunque lo evalúan únicamente de manera preliminar. A pesar de lo anterior y de que existe evidencia preliminar del consumo de presas de mayor tamaño en arañas especialistas, los antecedentes son aún escasos. Sin embargo, dados los hábitos generalistas y especialistas de varias especies de arañas, este grupo es en un modelo útil para evaluar el efecto del tamaño en la captura de



presas.

En el presente capítulo comparamos los máximos tamaños de presa capturados por arañas generalistas y especialistas. Teniendo en cuenta que las arañas especialistas presentan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y comportamentales para la captura de presas, se espera que cuando se enfrentan al mismo tipo de presa, las especialistas capturen presas de mayor tamaño en relación con las especies generalistas. Adicionalmente y como consecuencia de la especialización, se espera una mayor incidencia del tamaño en el tiempo de captura en especies generalistas en relación con las especialistas.

## OBJETIVOS

### General

- Comparar el tamaño máximo de presas capturadas por arañas generalistas y especialistas.

### Específicos

- Determinar el efecto del tamaño en la tasa de aceptación en arañas especialistas y generalistas.
- Evaluar el efecto del tamaño en el tiempo de inmovilización en arañas especialistas y generalistas.



## MATERIALES Y MÉTODOS

### Selección de especies, recolecta y mantenimiento de los ejemplares

Dentro de las especies seleccionadas, se emplearon arañas generalistas y especialistas sobre distintos tipos de presa. Con base en lo anterior se utilizaron las siguientes categorías:

- 1) **Araneófagas:** se utilizaron ejemplares subadultos de la araña especialista *Nops* sp. ( $1.67 \pm 0.58$  mm, n=29), recolectados en Neiva, Colombia ( $2^{\circ}55'39''\text{N}$   $75^{\circ}17'15''\text{O}$ ). Como generalistas se seleccionaron hembras adultas y subadultas de la especie *Harpactea rubicunda* ( $3.64 \pm 0.94$  mm, n=26), recolectadas en Brno, República Checa ( $49^{\circ}11'43''\text{N}$   $16^{\circ}36'30''\text{E}$ ).
- 2) **Mirmecófagas:** Como especie especialista se seleccionaron subadultos y hembras de *Zodarion rubidum* ( $1.10 \pm 0.15$  mm, n=26), recolectada en Brno (República Checa). Como generalista se emplearon subadultas y hembras de la especie *Cybaeodamus taim* ( $3.10 \pm 0.85$  mm, n=33) recolectada en Marindia, Uruguay ( $34^{\circ}46'29''\text{-S}$   $55^{\circ}49'13''\text{O}$ ).
- 3) **Oniscófagas:** La oniscofagia no es un fenómeno común en arañas, por ello se eligieron especies donde el consumo de isópodos había sido registrado en especies generalistas y especialistas. Como especie



generalista se utilizaron ejemplares adultos y subadultos recolectados en Tenerife, España (28°16'07"N 16°36'20"O) de *Dysdera verneau* ( $3.39 \pm 0.34$  mm, n=24). Como especialista se utilizaron hembras adultas y ejemplares subadultos recolectados en Montevideo, Uruguay (34°52'01"S 56°10'00"O) de la especie *Dysdera crocata* ( $4.24 \pm 0.92$  mm, n=29).

El uso de ejemplares adultos y subadultos se realizó teniendo en cuenta que en observaciones piloto no se registraron diferencias entre ambos grupos, adicionalmente tanto juveniles como hembras son más voraces que los machos y fundamentalmente, su uso permite variar la relación de tamaño entre el depredador y la presa que era el principal objetivo (Pekár et al., 2017). Todos los ejemplares fueron mantenidos en condiciones de laboratorio similares a la localidad de colecta mediante la regulación de la temperatura y humedad. Los experimentos realizados con las especies araneófagas se llevaron a cabo en el laboratorio de arcnología de la Universidad de Masaryk Brno, República Checa, mientras que los demás fueron realizados en el laboratorio de Ecología del Comportamiento, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable en Montevideo, Uruguay. A pesar de la diferencia en las localidades, las condiciones fueron similares al lugar de colecta en todos los casos.

### **Experimentos relacionados con el máximo tamaño aceptado**

Para la evaluación de la aceptación en relación al tamaño, se seleccionaron



distintas presas en relación a las arañas seleccionadas. En el caso de las arañas de la familia Zodariidae, se les ofreció como presa hormigas obreras de la especie *Solenopsis invicta*, de distinta longitud en relación con el *depredador* (*C. taim*: 2.47-4.02mm; *Z. rubidum*: 2.16-5.26 mm). En el caso de las especies *Dysdera crocata* y *D. verneui*, se ofreció como presa isópodos de la especie *Porcellio* sp., de distintas longitudes (*D. crocata*: 4.37-16-12m, *D. verneui*:1.67-15.61mm). En el caso de las arañas *Nops* sp. y *H. rubicunda*, se emplearon como presa arañas de distintas longitudes de la especie de araña *Pardosa* sp(*H. rubicunda*: 1.50-9.50mm, *Nops* sp.: 1.20-16.84mm). El nivel de hambre de las arañas se estandarizó al alimentarlas hasta saciarse una semana antes con arañas (*Araneus* sp.) y hormigas (*Pheidole* sp.) en el caso de *Nops* sp y *Z. rubidum* respectivamente mientras que los demás ejemplares fueron alimentados con larvas de *T. molitor*.

En cada uno de los experimentos, se ofreció la presa a su correspondiente depredador y se registró si había o no consumo durante 10 minutos. Cuando se presentaba consumo, se tomaba además el tiempo de inmovilización, estimado como el intervalo de tiempo transcurrido entre la primera mordedura del depredador hasta que la presa dejaba de moverse. La aceptación y rechazo fueron registrados de manera binomial. Cuando se presentaba rechazo por la presa ofertada se ofertaba otra presa del mismo tipo pero de menor tamaño a los depredadores especialistas, en el caso de los generalistas se ofertó una mosca de la especie *Drosophila* sp. Lo anterior, para controlar que el rechazo no se debiera a otros factores intrínsecos del depredador, como un tiempo insuficiente de ayuno o que se encontrara en estado de deterioro. Sólo aquellos



experimentos en donde hubo rechazo y la araña posteriormente consumió la presa alternativa fueron tenidos en cuenta.

La comparación entre el tamaño de presas capturados por cada especie generalista y su contraparte especialista se realizó utilizando un modelo lineal generalizado que tuvo en cuenta la relación de tamaño entre el depredador y la presa, así como la especie de arañas como variables explicativas y la aceptación como variable respuesta. La proporción de tamaño entre el depredador y la presa, correspondió al cociente entre la longitud del prosoma de la araña y la longitud total de la presa, La longitud del prosoma se utilizó teniendo en cuenta que no genera variación en relación al estado de alimentación de la araña y que además fue el parámetro que mejor se ajustó para las mediciones en los experimentos realizados en todas las especies evaluadas, pues otras variables empleadas como el ancho del prosoma mostraron una variación marcada entre las especies usadas. Adicionalmente el tamaño del prosoma ha sido ampliamente utilizado como referencia del tamaño corporal en arañas (Michalek et al. 2017).

Las presas y arañas fueron medidas utilizando el software Image J (Schneider et al. 2012). En el caso de los tiempos de inmovilización, se tomaron las mismas variables explicativas utilizadas para evaluar la tasa de aceptación, sin embargo, en este caso se utilizó el tiempo de inmovilización como variable respuesta. Los datos fueron analizados mediante un modelo lineal o un modelo lineal generalizado con distribución *gamma* (función de enlace Logaritmo) cuando se registró un incremento de la varianza con la media entre las variables explicativas y las variables respuesta. Cuando fue necesario se





empleó regresión polinómica (Pekár & Brabec 2016). Los resultados fueron analizados mediante el software R versión 3.03.

## RESULTADOS

### Arañas araneófagas

En el caso de las arañas araneófagas se encontró que *Nops* sp. se alimentó de presas que eran proporcionalmente más grandes en relación con *H. rubicunda* ( $\chi^2 = 8.69$ ,  $p < 0.05$ ). El tamaño medio de presas capturadas por *Nops* sp., fue hasta tres veces el tamaño de la araña, mientras que en el caso de *H. rubicunda* el tamaño medio fue de aproximadamente el doble en relación a las presas capturadas (Figura 2.1A). Cuando se evaluó el tiempo de inmovilización, se encontró una interacción significativa entre el tamaño y las especies evaluadas ( $F_{(1,41)} = 19.18$ ,  $p < 0.05$ ), lo cual puede explicarse teniendo en cuenta que la relación entre el tiempo de inmovilización mostró una tendencia exponencial respecto al tamaño en el caso de *H. rubicunda*, mientras que en el caso de *Nops* sp. no se observó una relación entre el tiempo y el tamaño de presa (Figura 2.1B).

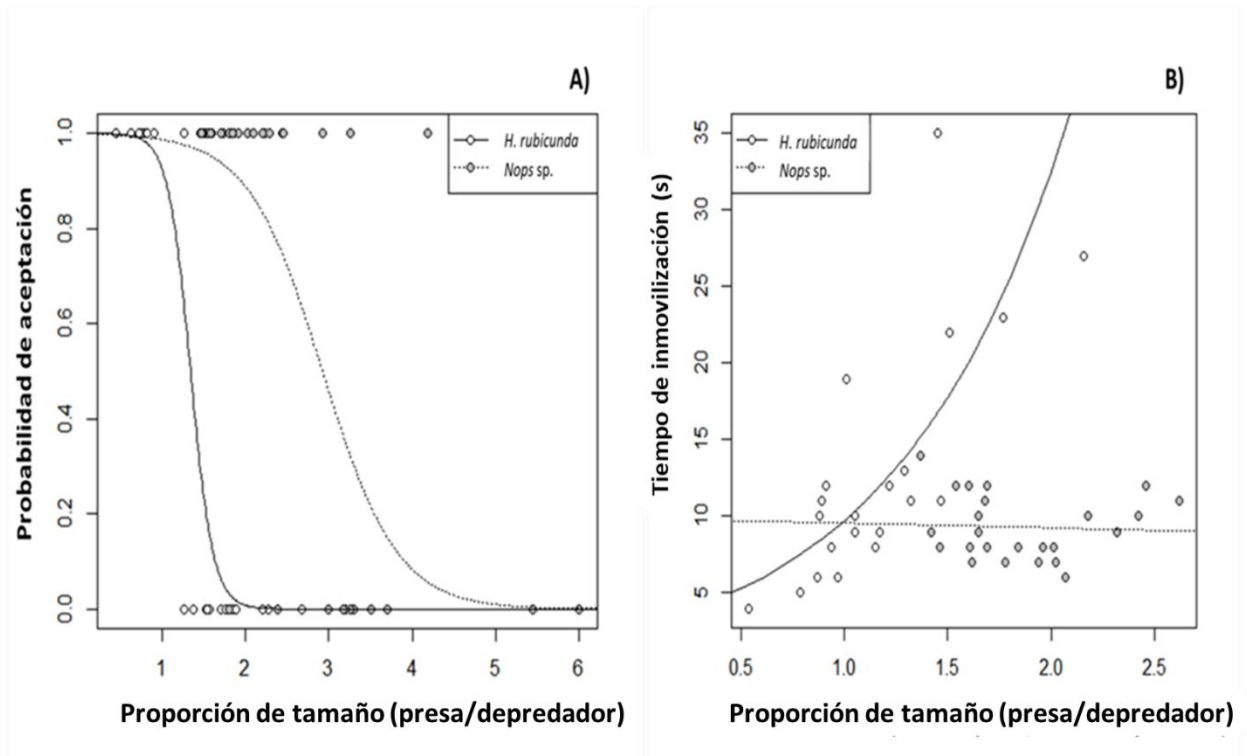


Figura 2.1. A) Relación entre el tamaño y la aceptación de arañas de distintos tamaños en *Harpactea. rubicunda* y *Nops sp.* B) Tiempo de inmovilización sobre arañas de distintos tamaños.

### Arañas mirmecófagas

Como en el caso de las arañas araneófagas se encontró que *Z. rubidum* capturó presas proporcionalmente más grandes en relación a *C. taim*. En el caso de *Z. rubidum* las presas capturadas fueron hasta cinco veces más grandes que la araña, mientras que en el caso de *C. taim* las presas fueron hasta el doble del tamaño de la araña (Fig. 2.2A). A diferencia de las especies araneófagas, se encontró una asociación significativa entre el tamaño de presa capturado y las especies evaluadas, con un aumento exponencial a nivel del



tiempo de inmovilización y el tamaño de presa ( $F_{(3,15)}=22.26$ ,  $p<0.05$ ). El tiempo de inmovilización fue significativamente distinto ( $F_{(1,15)}=7.66$ ,  $p<0.05$ ), siendo menor en el caso de *Z. rubidum* en relación con *C. taim*. Los mayores incrementos en el tamaño de presa se presentan a partir del consumo de presas tres veces más grandes en *Z. rubidum*, mientras que la misma tendencia se presenta en *C. taim* a partir del consumo de presas ligeramente superiores a la misma longitud de la araña (Fig. 2.2B).

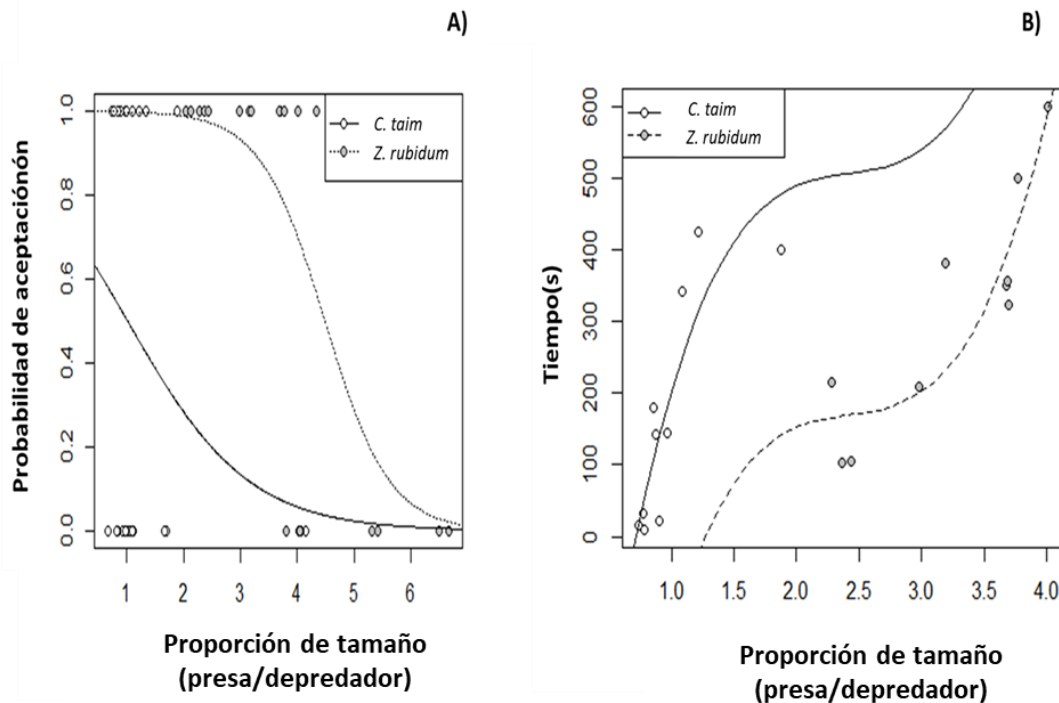


Figura 2.2. A) Relación entre el tamaño y aceptación de hormigas de distintos tamaños en *Cybaeodamus taim* y *Zodarion rubidum*. B) Tiempo de inmovilización sobre hormigas de distintos tamaños.

### Arañas oniscófagas

Se encontró una asociación significativa entre la tasa de aceptación y las proporciones de tamaño evaluadas ( $X^2_1=5.06$ ,  $p<0.05$ ). Sin embargo, no se



encontraron diferencias significativas a nivel de los tamaños relativos de presa capturados entre las dos especies de arañas oniscófagas ( $X^2_1=0.25$ ,  $p=0.61$ ), donde ambas especies capturaron presas aproximadamente tres veces más grandes que la araña (Fig. 2.3A). Adicionalmente, no se presentó una interacción significativa entre el tamaño de presa y la especie evaluada ( $X^2_1=0.07$ ,  $p=0.93$ ). Se encontró una asociación significativa entre el tamaño de presa capturado y el tiempo de inmovilización ( $F_{(1,23)}=5.09$ ,  $p<0.05$ ), con un incremento en el tiempo en relación al tamaño de la presa (Fig. 2.3B). El tiempo de inmovilización fue similar en ambas especies ( $F_{(1,24)}=2.45$ ,  $p=0.13$ )

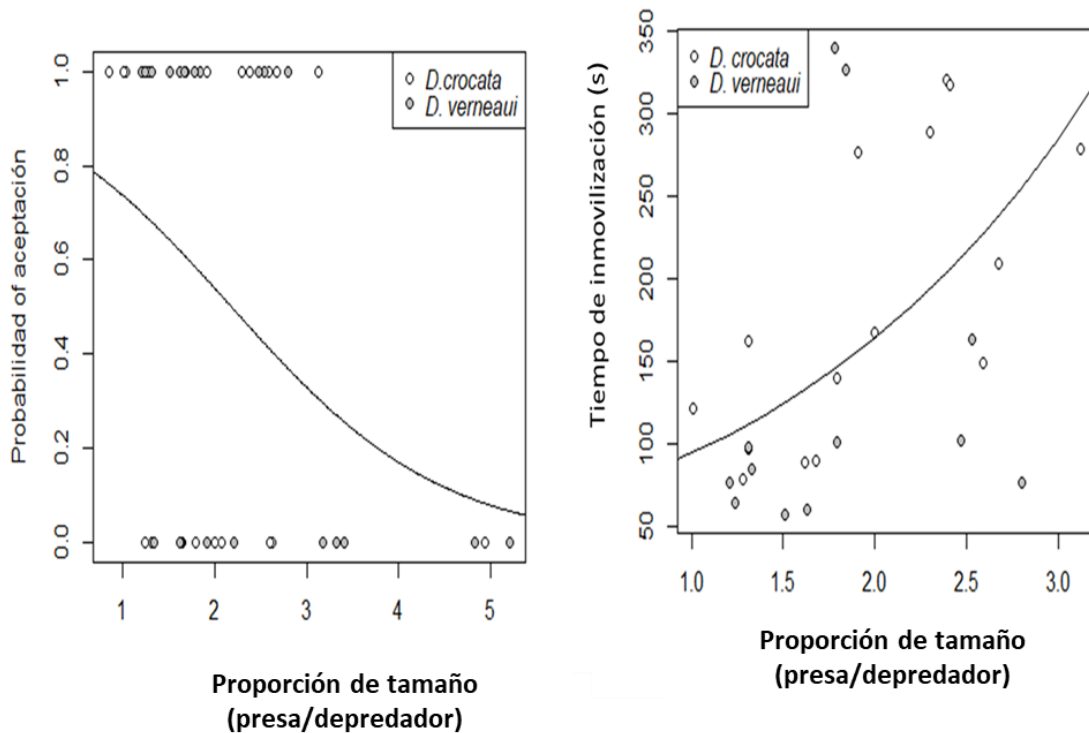


Figura 2.3. A) Relación entre el tamaño y aceptación de isópodos de distintos tamaños en *Dysdera crocata* y *Dysera verneui*. B) Tiempo de inmovilización sobre arañas de distintos tamaños.



## DISCUSIÓN

Nuestros resultados indicaron que en el caso de las especies más especializadas en el consumo de presas como *Nops* sp. y *Z. rubidum*, se presentó un consumo de presas de mayor tamaño relativo, en contraste con las especies menos especializadas en donde el consumo implicó presas de tamaños similares entre los depredadores y las presas.

Aunque el consumo de presas de mayor tamaño al depredador ha sido registrado en organismos altamente especializados como otras especies de arañas y algunas chinches (Bulbert *et al.* 2014, Pekár *et al.* 2014), los estudios que han evaluado de manera comparativa su variación a nivel de especies generalistas y especialistas son escasos, con algunos ejemplos en cangrejos (Yamada & Boulding 1998) y chinches, donde se ha demostrado que el comportamiento juega un rol importante (Wignall & Taylor 2009, Bulbert *et al.* 2014)

La estrategia de la especie *Nops* sp., que consiste en sujetar a la araña por el prosoma sin liberarla, puede permitirle a la araña atacar presas mucho más grandes que ella, sin exponerla a estructuras defensivas como los quelíceros. Por otra parte, *H. rubicunda* debe someter rápidamente a la araña tras sujetarla y morderla, por lo cual la captura de presas de gran tamaño puede resultar altamente riesgosa, como ha sido registrado en otros depredadores (Mukherjee Heithaus 2013). La estrategia de captura de atacar el prosoma de la presa, donde se alojan los centros nerviosos ha sido también registrado en otros



organismos que se especializan en el consumo de arañas (Konno *et al.* 2016). Posiblemente al emplear este mecanismo la araña sea capaz de capturar presas de gran tamaño en tiempos similares, lo cual explica que el tiempo no presentara un incremento notable con el tamaño como sucedió con *H. rubicunda*. Una explicación alternativa podría ser la presencia de toxinas específicas que actúen sobre las arañas. En depredadores altamente especializados como las serpientes la presencia de toxinas específicas para la captura de presas peligrosas ha sido registrada en especies especializadas en consumir presas peligrosas, como escorpiones (Barlow *et al.* 2009), por lo que presentar toxinas específicas le permitirían a la araña *Nops* sp capturar presas de mayor tamaño.

En el caso de *Z. rubidum*, el consumo de presas más grandes fue un resultado esperado, teniendo en cuenta que las arañas de este género han sido registradas consumiendo hormigas varias veces más grandes. Este consumo ha sido explicado en función de la composición del veneno que parece ser altamente específica para el consumo de hormigas (Pekár *et al.* 2014). La estrategia de captura también les permitiría a estas arañas capturar presas de gran tamaño. Al morder y retirarse instantáneamente, las arañas pueden minimizar el contacto con la presa y evitar posibles daños durante la captura. Adicionalmente, aunque se presentó un incremento en los tiempos de inmovilización en relación al tamaño, éstos fueron más reducidos para *Z. rubidum* en relación con *C. taim*. Lo anterior podría reforzar la hipótesis de toxinas específicas para el consumo de hormigas en esta especie. El consumo de hormigas por *C. taim* confirma además la presencia de “preadaptaciones”



ya reportadas para la mirmecofagia en esta familia (Pekár *et al.* 2013), que le permiten capturar a las hormigas de manera efectiva.

Los resultados obtenidos en las arañas del género *Dysdera*, muestran una tendencia muy similar para ambas especies que son capaces de capturar presas aproximadamente tres veces más grandes que la araña. Esta tendencia era esperable teniendo en cuenta que ambas especies presentan un comportamiento de captura similar, y un consumo similar de presas. Previamente fueron categorizadas como arañas especialistas eurípagas (Pekár & Toft 2015), confirmado en nuestro estudio porque fueron capaces de capturar presas proporcionalmente más grandes en relación con *C. taim*, pero más pequeñas que las especies con un mayor grado de especialización como *Z rubidum* o *Nops* sp. Aunque estos resultados pueden verse en parte influenciados por la filogenia de las especies estudiadas, sugiere que las especies más especializadas podrían capturar presas de mayor tamaño, mientras que en las especies que consumen tienen un menor grado de especialización y amplitud trófica no consumen presas tan grandes en relación al depredador.

De acuerdo con la teoría de la dieta óptima, los depredadores especialistas deberían exhibir un mejor aprovechamiento de la presa así como una menor frecuencia de alimentación (Begon *et al.* 2006). Posiblemente, al consumir presas de mayor tamaño, los depredadores puedan acceder a una mayor cantidad de alimento de una vez y como consecuencia, reducir los períodos de alimentación, fenómeno muy común en la mayoría de los carnívoros que poseen reservas y pueden soportar largos períodos de ayuno (Pompozzi *et al.*,



en prensa). Esta estrategia resulta de particular importancia en el caso de arañas altamente especializadas como el caso de *Nops* sp., o *Z. rubidum*, donde la disponibilidad de las presas focales es menor en relación a las especies generalistas, aun cuando como *Z. rubidum* consuman insectos con defensas antipredadoras, como las hormigas. Algunos estudios preliminares, han demostrado que existe una mayor asimilación de masa y una menor frecuencia de alimentación (Pompozzi et al. En prensa).





## CAPÍTULO 3: ASIMILACIÓN DE MASA Y TASA DE CONSUMO EN ARAÑAS ESPECIALISTAS Y GENERALISTAS

### INTRODUCCIÓN

El consumo y aprovechamiento de las presas es un factor determinante en la alimentación de los organismos, pues la ganancia energética se encuentra estrechamente relacionada con cuan eficiente son los depredadores extrayendo los nutrientes y la energía de las presas (Pyke *et al.* 1977) . Estos aspectos han sido plasmados en las hipótesis de dieta óptima y la hipótesis de balanceo de nutrientes (Sih & Christensen 2001). Mientras que la primera sugiere que los organismos deberían mostrar un mayor aprovechamiento de las presas que consumen con mayor frecuencia, la segunda sugiere que cuando se alimentan, los organismos deberían poder balancear los nutrientes ingeridos de acuerdo a sus necesidades (Schoener 1971). Ambos aspectos pueden ser complementarios, y han sido evaluados en organismos con distintos tipos de dieta, fundamentalmente en herbívoros con algunas evidencias en otros grupos como carnívoros y omnívoros (Breed & Moore 2016).

En el caso particular de los carnívoros, se ha demostrado que estos consumen las presas que representan una mayor ganancia energética (Kohl *et al.* 2015). Estos aspectos se han medido en términos de ganancia neta energética o asimilación de la masa, con la evidencia empírica obtenida de varios



depredadores como cangrejos, aves y mántidos (Pyke *et al.* 1977). En estos grupos se ha encontrado además que la selección de distintos tipos o tamaños de presa se encuentra estrechamente relacionada con la asimilación de energía (Elnor & Hughes 1978). Aunque ha demostrado ser un factor en algunos casos más importante que la ganancia energética, la asimilación de nutrientes, ha sido en comparación, poco explorada. Por ejemplo, el consumo de plantas con reducido valor energético en el caso de herbívoros como los alces fue explicado como consecuencia del balance de nutrientes (Bryant *et al.* 1983). Adicionalmente, la hipótesis del balanceo nutricional ha permitido también explicar el consumo excesivo de nutrientes como proteínas en el caso de organismos carnívoros (Jensen *et al.* 2012).

Los estudios acerca de la ganancia energética en organismos generalistas y especialistas se han enfocado fundamentalmente en organismos herbívoros, en donde se ha demostrado que los especialistas son más eficientes cuando se alimentan de determinadas especies de plantas, siendo capaces de sintetizar incluso compuestos que resultan tóxicos para otras especies (Ali & Agrawal 2012). Adicionalmente, los organismos especialistas, contrario a los generalistas, tienen una menor flexibilidad relacionada con el balanceo nutricional, al estar más estrechamente ligado con la composición de las plantas que consumen (Raubenheimer & Simpson 2003). Aunque este aspecto no ha sido extensivamente evaluado de manera comparativa, algunos estudios demuestran que los depredadores especialistas tienen una mayor eficiencia de alimentación. Por ejemplo, cuando se comparó la eficiencia de consumo de babosas en serpientes especialistas de babosas y especies generalistas, se



encontró que la ganancia energética era mayor en el caso de las especialistas en comparación con las generalistas (Britt *et al.* 2006). De manera semejante, en el caso de arañas se ha demostrado que las especialistas presentan una mayor asimilación de masa en comparación con las generalistas (Michálek *et al.* 2017). Sin embargo, en el caso de arañas mirmecófagas, el balance de nutrientes se realiza mediante el consumo de distintas partes de la presa y según las necesidades nutricionales (Pekár *et al.* 2010). A pesar de lo anterior, los estudios que han evaluado de manera comparativa la eficiencia alimenticia y balance de nutrientes en depredadores especialistas y generalistas son escasos y se encuentran limitados fundamentalmente a algunos grupos de vertebrados como las serpientes (Britt *et al.* 2006, Britt & Bennett 2008)

En el presente capítulo se comparó la eficiencia alimenticia en arañas especialistas y generalistas evaluada como la eficiencia de asimilación y asimilación de masa (expresada mediante la ganancia de masa). Adicionalmente se evaluó el balance de nutrientes en arañas especialistas y generalistas. Teniendo en cuenta que en organismos herbívoros y otras especies de carnívoros la eficiencia de alimentación es mayor en organismos especialistas, se esperaba observar una tendencia similar en el caso de las arañas especialistas. Adicionalmente, teniendo en cuenta que el balance de nutrientes varía en herbívoros generalistas y especialistas, se esperaba que los organismos especialistas consumieran determinados nutrientes, como proteínas en una mayor proporción que los generalistas, teniendo en cuenta que este compuesto es una parte fundamental de la constitución física en algunos depredadores (Mayntz *et al.* 2009).



## OBJETIVOS

### Objetivo general

- Comparar la eficiencia de alimentación y extracción de nutrientes en arañas especialistas y generalistas

### Objetivos específicos

- Comparar la asimilación de masa en arañas especialistas y generalistas en función al tamaño de las presas.
- Comparar la eficiencia alimenticia expresada como la ganancia de masa por unidad de tiempo (velocidad de extracción) entre arañas especialistas y generalistas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Selección y acondicionamiento de los ejemplares

Dentro de las especies seleccionadas, se emplearon arañas generalistas y especialistas sobre distintos tipos de presa. Con el fin de hacer los resultados comparables, se seleccionaron las mismas especies de arañas generalistas y especialistas empleadas en las secciones anteriores.

- 1) **Araneófagas:** Se utilizaron ejemplares subadultos de la araña especialista *Nops* sp. (tamaño Caponiidae) (promedio  $\pm$  error estándar:  $2.14 \pm 0.12$  mm,  $n=20$ ), recolectados en Neiva, Colombia ( $2^{\circ}55'39''N$



- 75°17'15"O). Como generalistas se seleccionaron hembras adultas y subadultas de la especie *Harpactea rubicunda* (Dysderidae) ( $22.21 \pm 4.71$  mm, n=16), recolectadas en Brno, República Checa (49°11'43"N 16°36'30"E). Ambas especies pertenecen a la superfamilia Dysderoidea.
- 2) **Mirmecófagas:** El estudio se realizó con especies de la familia Zodariidae. Como especie especialista se seleccionaron subadultos y hembras de a *Zodarion rubidum* ( $1.13 \pm 0.08$  mm, n=12), recolectada en Brno (República Checa). Como generalista se emplearon subadultas y hembras de la especie *Cybaeodamus taim* ( $3.09 \pm 0.31$  mm, n=10) recolectada en Marindia (34°46'29"S 55°49'13"O).
- 3) **Oniscófagas:** La oniscofagia no es un fenómeno común en arañas, por ello se eligieron especies donde el consumo de isópodos había sido registrado en especies generalistas y especialistas. Se seleccionaron dos especies de la familia Dysderidae. Como especie generalista se utilizaron ejemplares adultos y subadultos recolectados en Tenerife, España (28°16'07"N 16°36'20"O) de *Dysdera verneau* ( $3.07 \pm 0.51$  mm, n=12). Como especialista se utilizaron hembras adultas y ejemplares subadultos recolectados en Montevideo, Uruguay (34°52'01"S 56°10'00"O) de la especie *Dysdera crocata* ( $4.80 \pm 0.24$  mm, n=15).

Teniendo en cuenta que en observaciones preliminares no se registraron diferencias entre juveniles y ejemplares adultos. De acuerdo con Pekár et al. (2017), el uso de ejemplares con distintas etapas de desarrollo, que presentan distintos tamaños funciona como una alternativa para evaluar el efecto del



tamaño de la presa en el comportamiento depredador. Debido a ello se seleccionaron individuos de ambas etapas de desarrollo teniendo así variaciones de tamaño de los individuos en ambos grupos. Con el fin de reducir el posible efecto de aprendizaje, los ejemplares fueron expuestos aleatoriamente al tamaño de presa evaluada. Todos los ejemplares fueron mantenidos en condiciones de laboratorio similares a la localidad de colecta mediante la regulación de la temperatura y humedad.

Para la medición del tamaño de los ejemplares se empleó el programa ImageJ (Schneider *et al.* 2012). Por cada experimento se estimó la proporción de tamaño entre el predador y la presa, que correspondió al cociente entre la longitud del prosoma de la araña y la longitud total de la presa, la longitud del prosoma se utilizó teniendo en cuenta que no genera variación en relación al estado de alimentación de la araña y que además fue el parámetro que mejor se ajustó para las mediciones en los experimentos realizados en todas las especies evaluadas (Michalek *et al.* 2017).

### **Consumo y asimilación de presas**

Para determinar la asimilación de masa se evaluó la ganancia de masa en los ejemplares. Para lo anterior, se registró el consumo de las presas focales evaluadas de cada uno de los grupos especialistas. En el caso de las arañas, se usaron como presa ejemplares de *Pardosa* sp., en el caso de las hormigas se usó como presa la hormiga *Solenopsis invicta* y en el de los isópodos se utilizaron ejemplares de *Porcellio* sp. Las arañas fueron alimentadas hasta



saciarse una semana antes de los experimentos con presas distintas a las focales, en el caso de *Nops* sp. y *Z. rubidum*, se utilizaron arañas (*Araneus* sp.) y hormigas (*Pheidole* sp.) respectivamente mientras que para los demás ejemplares fueron alimentados con larvas de *Tenebrio molitor*.

Antes de iniciar los experimentos, los ejemplares fueron pesados utilizando una balanza (precisión: 0.01 mg). Posteriormente se les ofertó una de las presas focales, hasta que fuera consumida. Por cada ejemplar, se registró el tiempo de consumo de las arañas, así como el tiempo invertido en el consumo de cada estructura de la presa. Para lo anterior, se registró cada 15 minutos la estructura de la presa que estaba siendo consumida por la araña, adicionalmente se registró el momento en el que la presa terminaba de ser consumida. Una vez finalizado el consumo las arañas fueron pesadas nuevamente. En el caso de las arañas el cuerpo se dividió en cefalotórax y abdomen; en el caso de las hormigas el cuerpo se dividió en cabeza, tórax y abdomen; mientras que en los isópodos se dividió en región cefálica y torácica. El porcentaje de asimilación de la presa en las arañas se estimó mediante la ecuación

$$T = (W_f - W_o)/W_o$$

**Donde:**

**T=** Proporción de asimilación de masa.

**Wf=** Masa final de la araña

**Wo=** Masa inicial de la araña.

La proporción de asimilación entre las especies evaluadas fue comparado para cada araña especialista y su contraparte generalista, utilizando un modelo



lineal, con la especie y el cociente de tamaño presa/depredador como variables explicativas. El porcentaje de ganancia se utilizó como variable respuesta.

La proporción de tiempo invertida en el consumo de cada estructura fue estimada para todas las especies evaluadas. La comparación entre las especies generalistas y su contraparte especialista se realizó utilizando un modelo lineal con la estructura de la presa y la especie de araña como variables explicativas y la proporción de tiempo invertida como variable respuesta. Cuando fue necesario, los datos fueron transformados utilizando la transformación logarítmica o angular (Arcoseno de la raíz cuadrada de la variable) según correspondiera.

### **Velocidad de extracción**

La velocidad de extracción utilizada como factor para determinar la eficiencia de alimentación (Cohen & Tang 1997), se estimó como el cociente entre la ganancia de masa (diferencia entre la masa final y la masa inicial), y el tiempo total de alimentación. De esta manera, las unidades obtenidas para medir la tasa de extracción fueron expresadas en mg por minuto. Con el fin de homogeneizar la velocidad de extracción, la velocidad se corrigió al dividirla por la proporción de tamaño. La comparación de la tasa de extracción entre las arañas generalistas y especialistas, se realizó mediante un modelo lineal generalizado con distribución gama, teniendo en cuenta la relación observada entre la varianza y la media en los datos evaluados o mediante modelos lineales con transformación logarítmica de los datos según su distribución (Pekár & Brabec 2016).





## RESULTADOS

Los resultados se organizaron de acuerdo a cada una de las secciones evaluadas, discriminados entre las arañas especialistas y generalistas, sobre cada uno de los grupos evaluados.

### Arañas araneófagas

**Asimilación de masa.** Se encontró una interacción significativa entre la asimilación de masa y el tamaño ( $F_{(3,32)} = 26.62, p < 0.05$ ). *H. rubicunda* mostró un incremento en relación con el tamaño de la presa, mientras que en *Nops* sp., la tendencia se mantuvo constante (Figura 3.1).

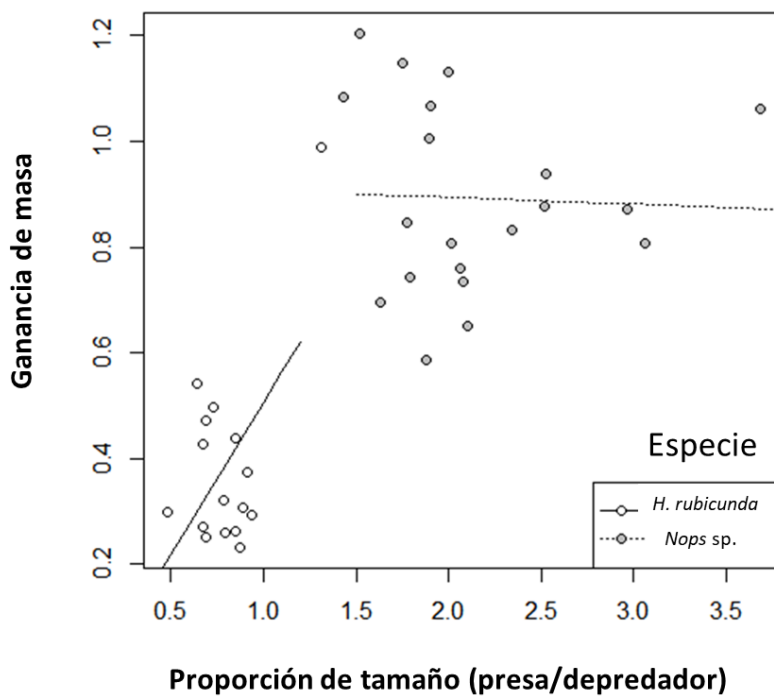


Figura 3.1. Asimilación de masa (con transformación angular) en las arañas



*Nops* sp. y *Harpactea rubicunda* cuando se alimentan de arañas (*Pardosa* sp.) de distintas longitudes. Los datos presentan una transformación angular.

**Velocidad de extracción:** La velocidad de extracción no fue significativamente distinta para ambas especies (GLM-g,  $F_{(1,34)} = 0.002$ ,  $P = 0.98$ , Figura 3.2).

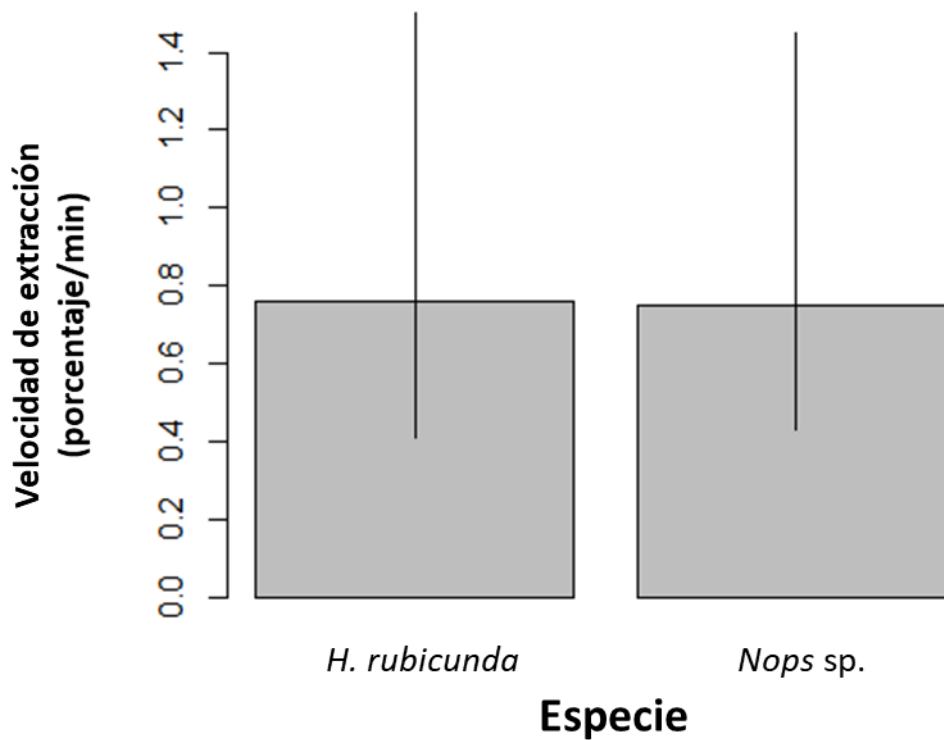


Figura 3.2. Velocidad de extracción de masa corregida por la proporción de tamaño en las arañas *Harpactea rubicunda* y *Nops* sp. cuando se alimentan de arañas (*Pardosa* sp.). Las letras distintas indican diferencias significativas.

**Consumo de partes:** El consumo de las estructuras mostró una interacción



significativa entre las especies evaluadas ( $F_{(3,36)} = 42.11, p < 0.05$ ). En el caso de *H. rubicunda*, las arañas invirtieron una proporción de tiempo similar en ambas estructuras, mientras que *Nops* sp invirtió una proporción de tiempo significativamente mayor en el consumo del prosoma de la araña en relación con el abdomen (Fig. 3.3).

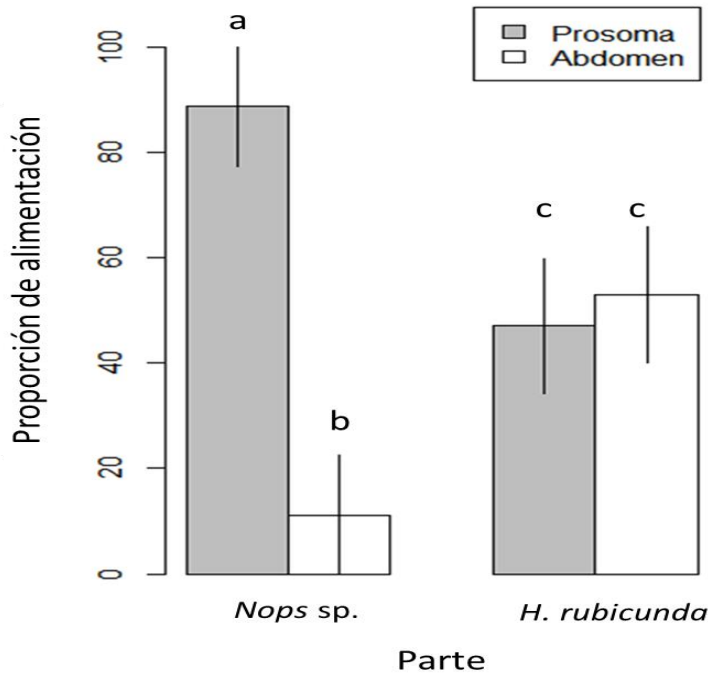


Figura 3.3. Proporción de alimentación de *Nops* sp. y *Harpactea rubicunda* sobre las distintas estructuras de arañas (*Pardosa* sp.). Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre los grupos.

**Arañas mirmecófagas:**

**Asimilación de masa.** En el caso de las especies mirmecófagas evaluadas, no se encontró una interacción significativa entre el tamaño y la asimilación de masa en las especies evaluadas ( $F_{(1,21)}=0.02, p=0.88$ ). Sin embargo cuando se tuvo sólo en cuenta la asimilación, esta fue significativamente mayor ( $F_{(1,21)} =$



8.16,  $p < 0.05$ ) en el caso de *Z. rubidum* en relación con *C. taim*. (Figura 3.4).

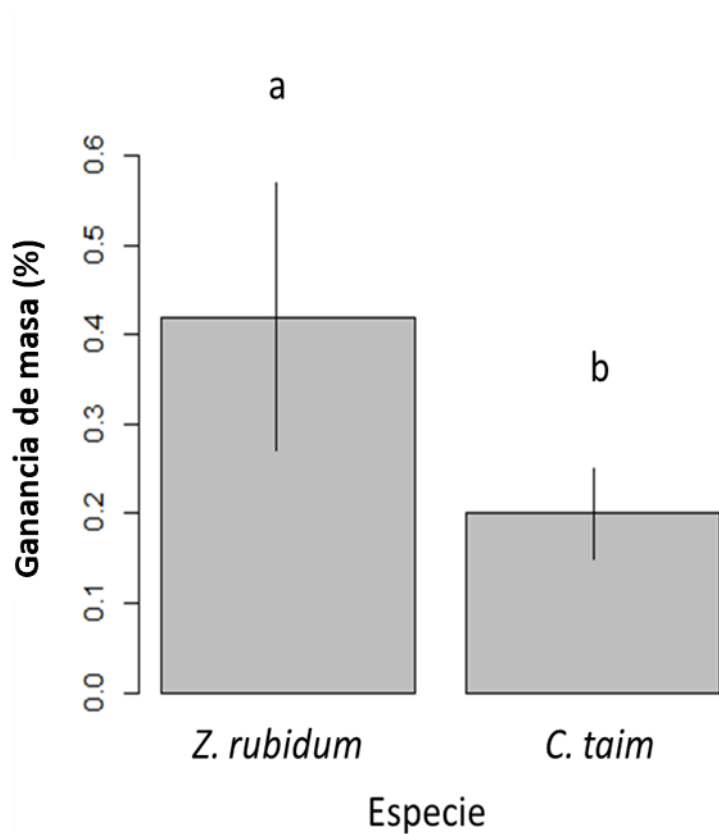


Figura 3.4. Asimilación de masa en las arañas *Zodarion rubidum* y *Cybaeodamus taim* alimentadas con hormigas (*Solenopsis invicta*). Las letras diferentes denotan diferencias significativas entre los grupos.

**Velocidad de extracción:** La velocidad de extracción fue significativamente distinta para ambas especies ( $F_{(1,22)}=22.68$ ,  $p < 0.001$ ) y presentó una tendencia decreciente con el tamaño en el caso *C. taim*, mientras que en el caso de *Z. rubidum* se mantuvo constante con el aumento de tamaño (Figura 3.5).

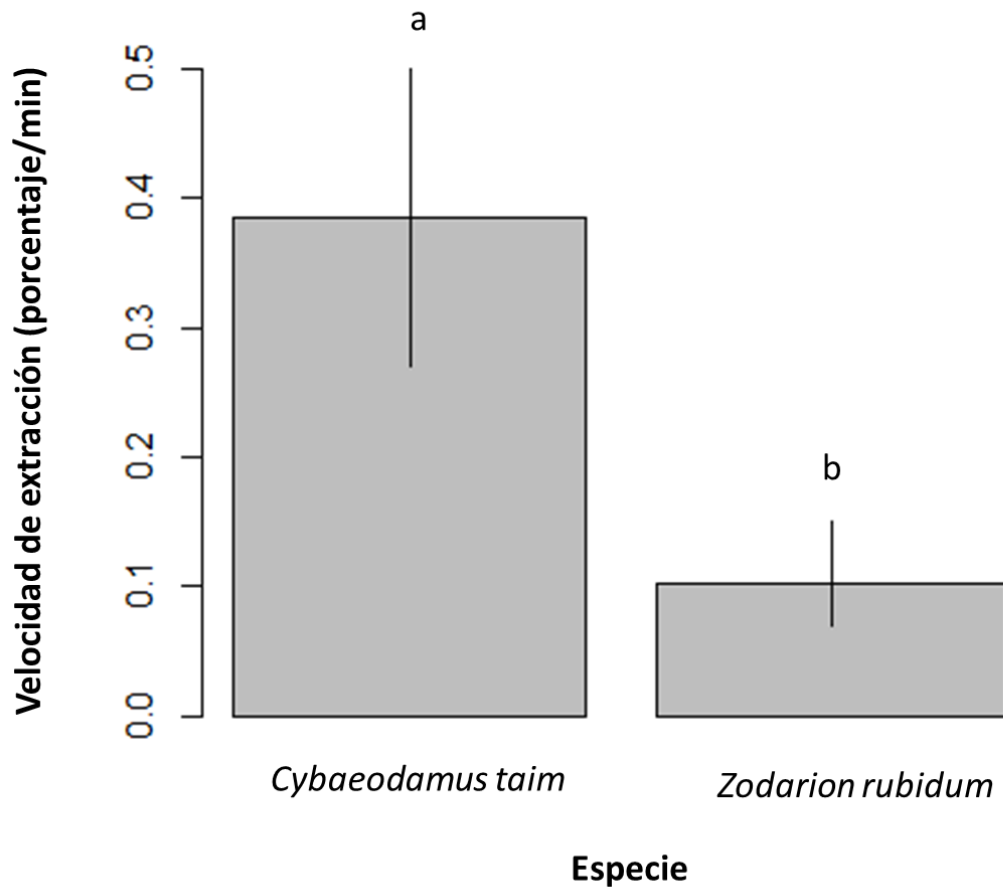


Figura 3.5. Velocidad de extracción de masa corregida por la proporción de tamaño en las arañas *Zodarion rubidum* y *Cybaeodamus taim* cuando se alimentan de hormigas (*Solenopsis invicta*). Las letras distintas indican diferencias significativas.

**Consumo de partes:** El consumo de las estructuras mostró una interacción significativa entre las especies evaluadas ( $F_{(2,66)}=8.77, p<0.05$ ). Aunque en ambas especies la mayor inversión del consumo se registró en el caso del tórax, este fue proporcionalmente superior en el caso de *Z. rubidum* en relación con *C. taim* (Figura 3.6).

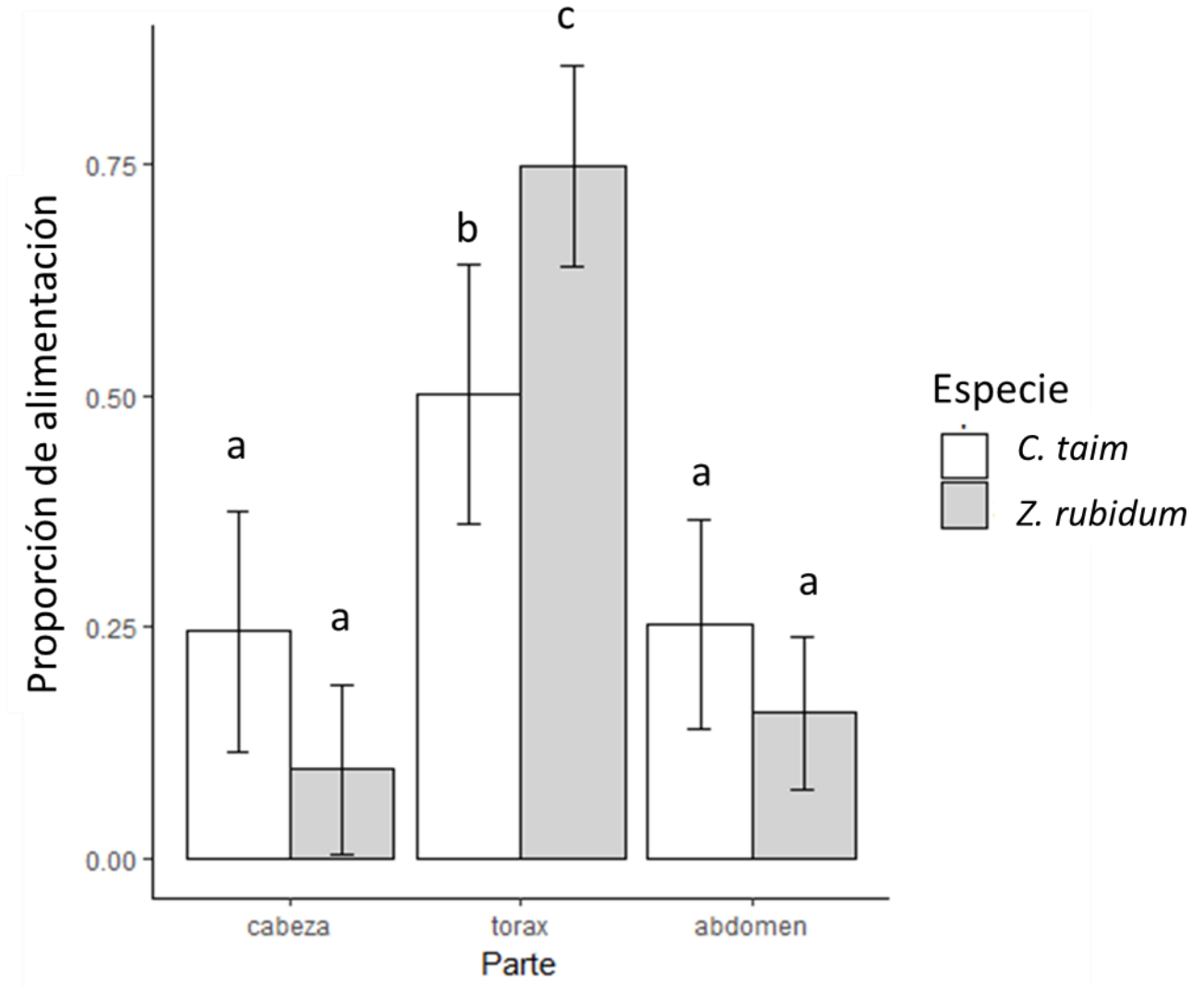


Figura 3.6. Consumo sobre las distintas estructuras corporales de *Zodarion rubidum* y *Cybaeodamus taim* cuando se alimentan de hormigas (*Solenopsis invicta*). Las letras denotan diferencias significativas entre los grupos.

**Arañas oniscófagas:**

**Asimilación de masa.** En el caso de las especies oniscófagas se registró una interacción significativa entre la asimilación de masa y la especie ( $F_{(1,19)} = 59.79, p < 0.05$ ). Mientras que en el caso de *D. crocata* se registró una asimilación mayor conforme el tamaño aumentaba, en el caso de *D. verneau*



se observó una relación inversa entre el tamaño y la asimilación. (Figura 3.7).

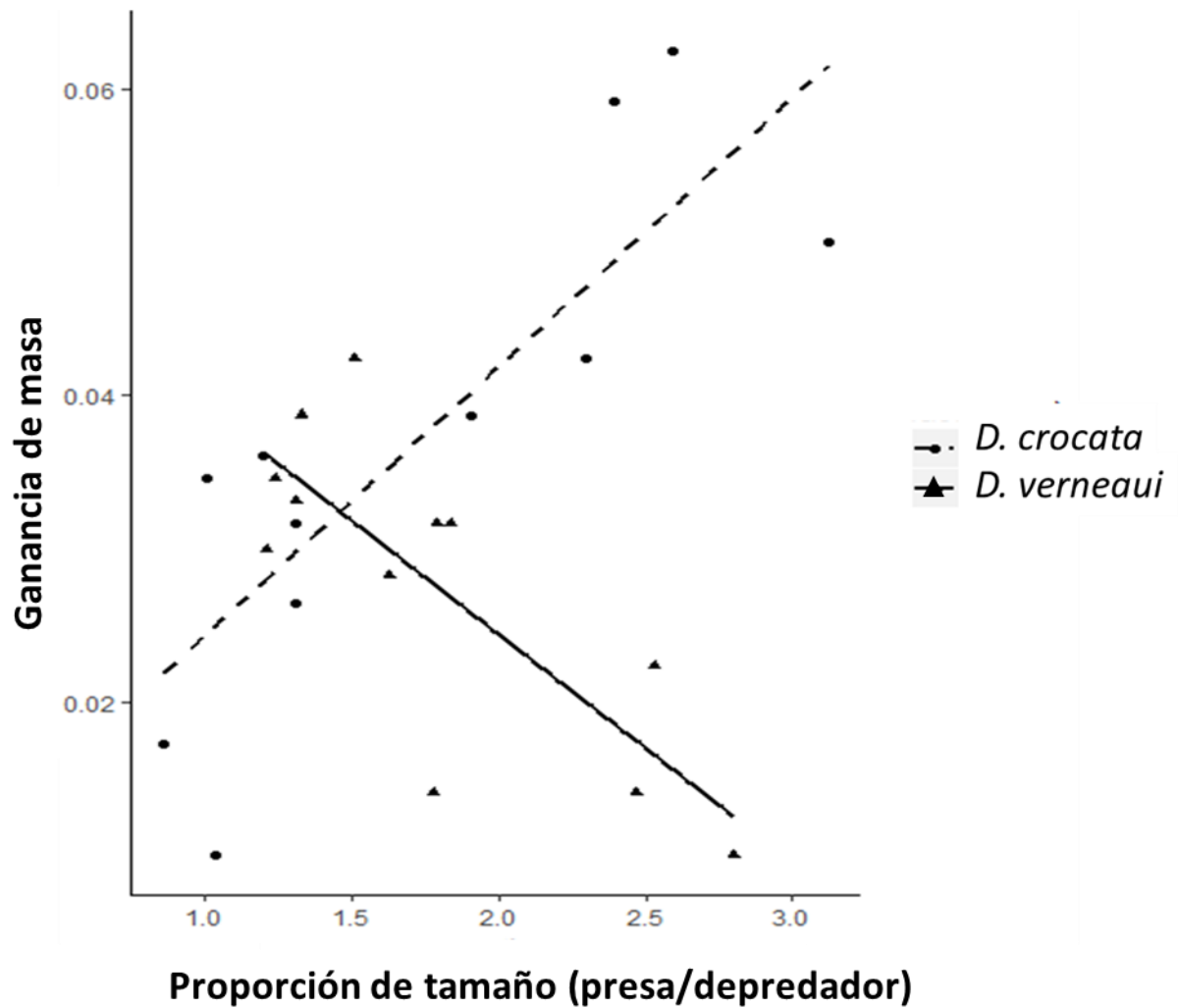


Figura 3.7. Asimilación de masa en las arañas de *Dysdera crocata* y *Dysdera verneui* cuando se alimentan de isópodos (*Porcellio* sp.). Los datos presentan una transformación angular.



**Velocidad de extracción:** La velocidad de extracción mostró una tendencia similar a la registrada en relación con otras especies sin encontrarse diferencias significativas entre ambas especies ( $F_{(1,14)} = 0.0004$ ,  $p=0.98$ ), mientras que en el caso de *D. crocata* esta variable incrementó con el tamaño, en el caso de *D. verneui* mostró una disminución marcada (Figura 3.8).

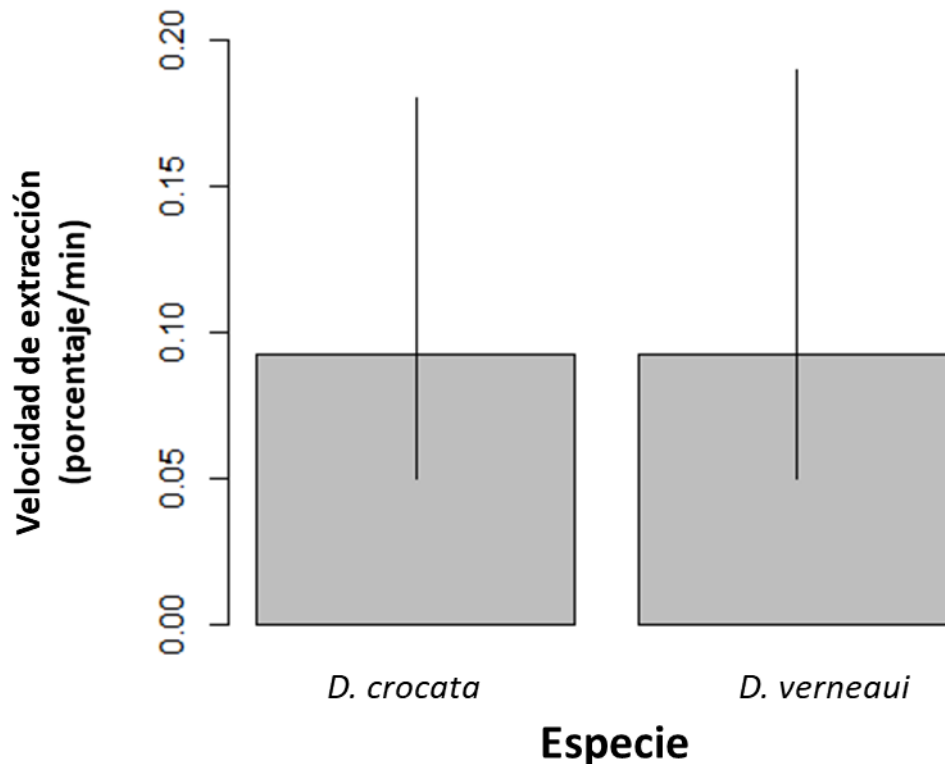


Figura 3.8. Velocidad de extracción de masa de *Dysdera crocata* y *Dysdera verneui* corregida por tamaño cuando se alimentan de isópodos (*Porcellio* sp.). Los datos presentan una transformación angular.

**Consumo de partes:** El consumo de las estructuras fue similar entre ambas especies, mostrando una mayor proporción en el caso de la región predefinida





como torácica en relación con la cefálica ( $F_{(1,48)} = 54.00$ ,  $p < 0.05$ ), como se ilustra en la figura 3.9.

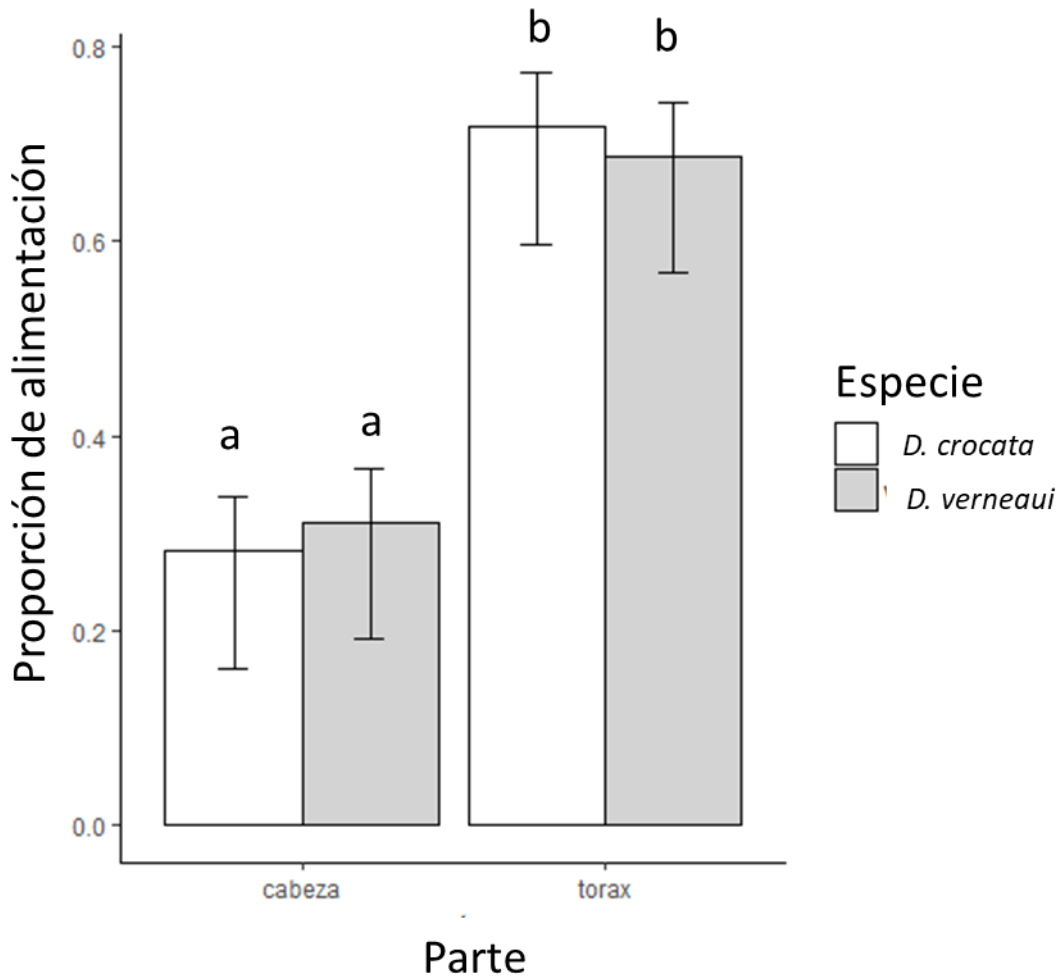


Figura 3.9. Proporción de alimentación sobre las distintas estructuras de la presa en *Dysdera crocata* y *Dysdera verneau* cuando se alimentan de isópodos (*Porcellio* sp.).

### DISCUSIÓN

Aunque se esperaba obtener tendencias similares a nivel de todas las especies generalistas y especialistas observadas, esta hipótesis no se cumplió



y se observaron distintos patrones. En el caso de las arañas araneófagas, se encontró una mayor asimilación de masa en *Nops* sp. en relación con *H. rubicunda*. Sin embargo, no presentó un incremento notable en relación al tamaño como en *H. rubicunda*. De manera similar, la asimilación de masa fue mayor también en el caso de la araña especialista de hormigas *Z. rubidum* en relación a *C. taim*, sin encontrarse una relación directa con el tamaño. En el caso de las dos arañas del género *Dysdera*, se observó una tendencia similar donde la asimilación de masa mostró una relación directa con el tamaño de la presa.

La relación observada en el caso de *H. rubicunda* fue esperable, teniendo en cuenta que a mayor tamaño se encontraría una mayor asimilación de masa y por ende, una mayor asimilación. Sin embargo, este no fue el caso para *Nops* sp. contradiciendo lo esperado. La ganancia de masa en la alimentación de muchos organismos tiene valores óptimos que varían con el tamaño (Quinney & Davison Ankney 1985, Erickson & Morse 1997). Posiblemente, los rangos de tamaños de presa seleccionados por las arañas de este género se correspondían con los valores óptimos de alimentación, por lo que no fue posible detectar un incremento asintótico. Si las arañas hubiesen consumido presas de menores tamaños, probablemente este incremento hubiera sido registrado como en el caso de *H. rubicunda*. A pesar de lo anterior, la mayor ganancia nutricional observada en *Nops* sp. en relación al tamaño de presas, sugiere que el consumo de presas más grandes en esta especie, puede ser explicado como consecuencia de una mayor ganancia de masa. Este resultado parece estar sustentado, además, por la eficiencia alimenticia, que es similar en ambas especies. En el caso particular de *Nops* sp., sugieren que esta



especie podría consumir presas grandes de manera eficiente y similar a las arañas generalistas. Aunque *Nops* sp. no fue más eficiente a nivel de la velocidad de extracción en relación a *H. rubicunda*, el hecho de consumir la presa por un mayor tiempo le puede permitir aprovecharla en una mayor proporción que su contraparte generalista.

En el caso de las especies mirmecófagas evaluadas no se observó un incremento entre la ganancia de masa o tamaño. Esto puede ser explicado de manera similar a *Nops* sp., ya que posiblemente los rangos de tamaño aceptados por ambas especies no permitieron detectar dichos incrementos. Sin embargo, como en el caso de las arañas araneófagas, la asimilación de masa observada en *Z. rubidum* fue significativamente mayor en relación con *C. taim*. En contraste, la velocidad de extracción fue significativamente mayor en la araña generalista, lo cual puede sugerir, que *C. taim* podría consumir la presa de manera más rápida pero con una menor asimilación. Este resultado es esperable teniendo en cuenta que las hormigas son presas con un valor nutricional reducido (Pekár et al. 2010).

En las dos especies de *Dysdera* se observó una tendencia similar a las especies generalistas analizadas en arañas mirmecófagas y araneófagas, donde hubo un incremento en la ganancia de masa. Estos resultados pueden ser explicados parcialmente teniendo en cuenta que ambas especies tienen un menor grado de especialismo en relación con las demás especies evaluadas (Capítulos 1 y 2). A pesar de lo anterior, la velocidad de extracción corregida por tamaño mostró una tendencia similar en ambas especies. Estos resultados contradicen previos registros que mencionaban que a pesar de poseer adaptaciones metabólicas para el consumo de isópodos, como una mayor



eficiencia a nivel de la extracción de nutrientes y ganancia de masa, *D. verneaui* sería menos específica en relación con otras especies de este género (Toft & Macías-Hernández 2017). Posiblemente de haber empleado especies con mayor grado de especialización, las diferencias a nivel de la ganancia de peso y velocidad de extracción habrían sido registradas. Adicionalmente al haber empleado mediciones relacionadas con la velocidad de extracción puede dificultar la comparación con otras especies de este mismo género. De manera similar, *D. crocata* presenta adaptaciones metabólicas ligadas al consumo de isópodos, lo que puede explicar por qué la tasa de extracción aumentó con el tamaño de la presa (Líznarová & Pekár 2016). Posiblemente de haber extendido el rango de presas utilizados, habría sido posible detectar los tamaños óptimos de consumo en cada especie evaluada.

En general, nuestros resultados muestran que las arañas especialistas presentan una mayor ganancia nutricional en relación con las generalistas. La captura de presas de mayor tamaño por parte de las arañas mirmecófagas sugiere que en los grupos estudiados, la captura de presas más grandes puede realizarse con el fin de adquirir una mayor cantidad de masa por parte de las presas. Una tendencia similar es observada en arañas araneófagas. Estas observaciones contrastan con las dos especies oniscófagas evaluadas, lo que puede explicarse porque el nivel de especialismo en estas especies no es tan marcado como en *Nops* sp. y *C. taim*.

De manera similar, la mayor ganancia de masa observada en arañas especialistas en relación con las generalistas puede ser explicada con la hipótesis de limitación intestinal (Samu 1993). Esta hipótesis sugiere que el consumo de presas en organismos que se alimentan por digestión externa



como las arañas o chinches, viene limitado por el tamaño del intestino, por lo cual la extracción de masa disminuye conforme aumenta la relación de tamaño entre la presa y el depredador (Cohen & Tang 1997). Tomando como referencia esta hipótesis, es posible determinar que los organismos especialistas tienen mayores volúmenes intestinales que los generalistas. Teniendo en cuenta que las arañas cuentan con una marcada capacidad de almacenamiento del alimento (Wise 1995), dicha asimilación puede generar que las especies altamente especializadas se alimenten menos frecuentemente que las especies generalistas. Adicionalmente, el mayor aprovechamiento sobre las presas evaluadas en los depredadores altamente especializados que fueron utilizados podría ser explicado también por el uso de enzimas específicas, como en el caso de algunos organismos hematófagos, sin embargo, este aspecto ha sido poco explorado en organismos depredadores.

La diferencia en el consumo de estructuras también manifestó diferencias a nivel de las arañas especialistas y generalistas. En el caso de las especies araneófagas evaluadas, se registró un sesgo marcado hacia el consumo del prosoma en *Nops* sp., mientras que en el caso de *H. rubicunda* el consumo de ambas partes presentó proporciones similares de tiempo.

Las diferencias en el consumo de distintas estructuras corporales encontrada entre arañas especialistas y generalistas está en concordancia con registros previos, en donde las arañas especialistas presentan un mayor consumo sobre ciertas estructuras (Pekár *et al.* 2010). En el caso del prosoma, este ha sido registrado como una estructura con mayor concentración de proteínas en relación con el abdomen, que presenta fundamentalmente lípidos y compuestos tóxicos (Michálek *et al.* 2017). Posiblemente. Posiblemente por



alimentarse preferentemente de la región cefálica, *Nops* sp. sea capaz de acceder a una mayor proporción de proteínas en relación con *H. rubicunda*.

En el caso de las especies de la familia Zodariidae, el consumo de presas mostró una tendencia similar en ambas, aunque el consumo de la presa fue mayor en el tórax en relación con las demás estructuras. Este es un resultado esperado teniendo en cuenta que esta estructura, en particular la parte terminal del tórax es una estructura de gran valor nutricional para otras especies del género *Zodarion*, dado su alto contenido de nitrógeno (Pekár *et al.* 2010, Pekár & Mayntz 2014). Adicionalmente, esta estructura fue consumida proporcionalmente en mayor proporción en las arañas especialistas que en *C. taim*, sugiriendo que posiblemente tengan una mayor demanda de compuestos como el nitrógeno.

En las arañas del género *Dysdera*, la tendencia observada en ambas especies fue muy similar, registrándose un mayor consumo sobre la región torácica en relación con la cefálica. Lo anterior puede deberse a que la superficie corporal ocupada por la región torácica es varias veces mayor a la cefálica, o también podría explicarse si esta zona presentara una mayor concentración de nutrientes. Futuros estudios deberían evaluar la variación en el contenido nutricional de las distintas partes del cuerpo de los isópodos teniendo en cuenta que los estudios donde los isópodos son evaluados como presa, son escasos.

En conclusión, estos resultados sugieren que las arañas especialistas estrictas presentan un consumo de presas de mayor tamaño, posiblemente para incrementar la adquisición de una mayor cantidad de masa. Adicionalmente, el consumo de algunas estructuras de la presa es más marcado en especialistas



estrictas, lo cual puede deberse a la mayor concentración de algunos nutrientes fundamentales, como las proteínas en estas estructuras.



## DISCUSIÓN GENERAL Y CONSIDERACIONES FINALES

Los resultados de este estudio presentaron evidencia contrastante en relación con los diferentes aspectos evaluados. A nivel de la estereotipia relacionada con el comportamiento depredador se debió fundamentalmente a los resultados opuestos observados en las especies altamente especializadas donde *Nops* sp. presentó un comportamiento altamente estereotipado mientras que en *Z. rubidum* este no fue el caso. Posiblemente esto se haya debido a la variación en el tamaño de presas, que fue superior para las arañas mirmecófagas en relación con las especies araneófagas. En algunas especies, se ha demostrado que el tamaño de la presa tiene efecto directo sobre el repertorio (Japyassú & Caires 2008), así que posiblemente este aspecto haya influido en el tamaño del mismo para las especies mirmecófagas. Aunque en el análisis del repertorio la relación de tamaño entre el depredador y la presa trató de mantenerse constante en todas las especies, esto no fue posible en el caso de las arañas mirmecófagas con *Z. rubidum*, siendo una limitante en los resultados. A pesar de lo anterior, la evidencia encontrada en arañas araneófagas de la especie *Nops* sp. en donde los tamaños no variaron, mostró resultados concordantes con las hipótesis de “Jack of all trades” y reformulada por Pekár & Toft (2015), donde repertorios más estereotipados se esperan en el caso de especies especialistas-estenófagas. Las arañas de la familia Dysderidae en contraste, muestran un ejemplo de eurífagos-especialistas en donde pese a tener adaptaciones para el consumo de isópodos, se encontró un consumo marcado por otros tipos de presa.





Los tiempos de alimentación exhibieron una tendencia similar a los patrones observados a nivel de las estrategias de captura. Mientras que las especies araneófagas especialistas paralizaron a su presa más rápidamente que las generalistas, los tiempos empleados por las especies mirmecófagas y su contraparte generalista fueron similares. Esto puede deberse a la estrategia de captura de presas empleada y también al tipo de presa. En el caso de *Z. rubidum*, la estrategia se basaba en atacar y seguir a la presa, la cual puede ser ubicada por estas arañas teniendo en cuenta sus movimientos lentos y trazas de feromonas (Pekár 2004). En contraste, por su velocidad y posible mayor peligrosidad de las arañas como presa (Nelson & Formanowicz 2005, Pekár *et al.* 2011), éstas deben ser sometidas en intervalos menores que eviten su escape. A pesar de lo anterior, cabe resaltar que ambas especies altamente especializadas consumieron presas de tamaños mucho mayores en tiempos similares en el caso de las especies mirmecófagas especialistas y tiempos más reducidos en el caso de las especies araneófagas especialistas, sugiriendo una mayor eficiencia de captura sobre las presas focales. En contraste la tendencia observada en los tiempos de inmovilización en arañas oniscófagas fue semejante en especialista y en generalistas, sugiriendo que ambas especies presentan adaptaciones similares para el consumo de presas focales.

A nivel del tamaño de las presas, las especies altamente especializadas tanto de especies araneófagas como mirmecófagas consumieron presas notablemente más grandes que las especies generalistas. Aunque el consumo de presas varias veces más grandes que el depredador ha sido documentado en algunas arañas generalistas de las familias Thomisidae y Salticidae



(Guseinov 2006, Nyffeler *et al.* 2017), son pocos los estudios que han evaluado este aspecto de manera comparativa por lo que aún se desconoce la variación respecto al tamaño de las presas capturadas en arañas generalistas y especialistas de estas familias.

De acuerdo con los resultados sobre el tamaño de presas capturadas y con base en las tendencias observadas a nivel de la tasa de asimilación de presas y el consumo de algunas regiones corporales, se hipotetiza que los depredadores especialistas se alimentan de presas más grandes para obtener un mayor aprovechamiento en términos energéticos y nutricionales. Estos resultados se han visto confirmados por resultados no publicados (Pompozzi *et al.* Sometido), en donde se encontró que las arañas especialistas no sólo ganan más masa sino que además se alimentan con menos frecuencia en relación con las especies generalistas.

Aunque estos resultados se limitan fundamentalmente a las especies estudiadas, los patrones observados en relación con la frecuencia de alimentación y el mayor tamaño de presas capturadas por las arañas especialistas coinciden con observaciones realizadas en otros organismos (Bulbert *et al.* 2014), por lo que este fenómeno podría ser común a otros organismos especialistas. Futuros estudios deberían evaluar la relación entre el tamaño, asimilación de presas y frecuencia de alimentación en otros depredadores especialistas teniendo en cuenta no sólo la importancia que este aspecto tiene a nivel ecológico y evolutivo sino también en una escala aplicada, ya que la frecuencia de alimentación tiene implicaciones directas en algunas áreas como el control biológico donde el uso de organismos especialistas es



una práctica común. Finalmente, con base en los resultados obtenidos, fue posible determinar patrones claros relacionados con la hipótesis del “Jack of all trades” en relación al tamaño y el consumo diferencial de presas en arañas altamente especializadas como *Z. rubidum ubidum* y *Nops* sp., no siendo el caso de las especies del género *Dysdera*, en donde la especialización no es tan evidente.

Los resultados relacionados a la captura de presas no siguieron los supuestos de la hipótesis sugiriendo que la estereotipa del comportamiento puede estar fuertemente influenciado por el tipo de presa que la araña consume. Finalmente, y aunque no se encontró una mayor eficiencia en la alimentación de las arañas especialistas, si lo fue la asimilación de masa, sugiriendo que este parámetro estaría fuertemente influenciado por el tamaño de presa capturado por las arañas especialistas.

## REFERENCIAS

- Ali, J.G. & A.A. Agrawal. 2012. Specialist versus generalist insect herbivores and plant defense. *Trends Plant Sci.* 17: 293–302.
- Barlow, A., C.E. Pook, R.A. Harrison & W. Wüster. 2009. Coevolution of diet and prey-specific venom activity supports the role of selection in snake venom evolution. *Proceedings. Biol. Sci.* 276: 2443–9.
- Bartos, M. 2008. Alternative predatory tactics in a juvenile jumping spider. *J. Arachnol.* 36: 300–305.
- Bartos, M., Szczepko Katarzyna & Stanska Marzena. 2013. Predatory response to changes in camouflage in a sexually dimorphic jumping spider. *J. Arachnol.* 41: 381–386.
- Begon, M., C.R. Townsend & J.L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems.* Blackwell Pub.
- Blumstein, D.T. & J.C. Daniel. 2007. *Quantifying behavior the JWatcher way.* Sinauer Associates.
- Breed, M.D. & J. Moore. 2016. *Animal behavior.* Elsevier/AP, Academic Press.
- Britt, E.J. & A.F. Bennett. 2008. The energetic advantages of slug specialization in garter snakes (genus *Thamnophis*). *Physiol. Biochem. Zool.* 81: 247–54.
- Britt, E.J., J.W. Hicks & A.F. Bennett. 2006. The energetic consequences of dietary specialization in populations of the garter snake, *Thamnophis elegans*. *J. Exp. Biol.* 209: 3164–3169.
- Bryant, J.P., F.S. Chapin & D.R. Klein. 1983. Carbon/Nutrient Balance of Boreal Plants in Relation to Vertebrate Herbivory. *Oikos* 40: 357.

- Bulbert, M.W., M.E. Herberstein & G. Cassis. 2014. Assassin bug requires dangerous ant prey to bite first. *Curr. Biol.* 24: R220-1.
- Cardoso, P., S. Pekár, R. Jocqué & J.A. Coddington. 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. *PLoS One* 6: e21710.
- Cerveira, A. & R.R. Jackson. 2005. Specialised predation by *Palpimanus* sp. (Araneae: Palpimanidae) on jumping spiders (Araneae: Salticidae). *J. East African Nat. Hist.* 94: 303–317.
- Chaïka, S.I. 1983. Comparative characteristics of the digestive enzymes of blood-sucking insects. II. Invertase and lipase. *Nauchnye Doki. Vyss. Shkoly. Biol. Nauki* 32–7.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theor. Popul. Biol.* 9: 129–136.
- Cohen, A.C. & R. Tang. 1997. Relative prey weight influences handling time and biomass extraction in *Sinea confusa* and *Zelus renardii* (Heteroptera: Reduviidae). *Environ. Entomol.* 26: 559–565.
- Crawley, M.J. 2012. *The R book*. Wiley John + Sons.
- Curio, E. 1976. *The Ethology of Predation*. Springer-Verlag.
- Dejean, A. 1988. Prey capture by *Camponotus maculatus* (Formicidae:Formicinae). *Biol. Behav.* 13: 97–115.
- Despland, E. & M. Noseworthy. 2006. How well do specialist feeders regulate nutrient intake? Evidence from a gregarious tree-feeding caterpillar. *J. Exp. Biol.* 209: 1301–1309.
- Drummond, H. 1983. Aquatic Foraging in Garter Snakes: A Comparison of Specialists and Generalists. *Behaviour* 86: 1–30.

- Elnor, R.W. & R.N. Hughes. 1978. Energy Maximization in the Diet of the Shore Crab, *Carcinus maenas*. J. Anim. Ecol. 47: 103–116.
- Erickson, K.S. & D.H. Morse. 1997. Predator size and the suitability of a common prey. Oecologia 109: 608.
- Foelix, R.R. 2011. Biology of Spiders-third edition. Oxford University Press.
- Futuyma, D.J., M.C. Keese & D.J. Funk. 1995. Genetic Constraints on Macroevolution: The Evolution of Host Affiliation in the Leaf Beetle Genus *Ophraella*. Evolution (N. Y). 49: 797.
- Futuyma, D.J. & G. Moreno. 1988. The evolution of ecological specialization. Annu. Rev. Ecol. Syst. 19: 207–233.
- Gabadinho, A., G. Ritschard, N.S. Müller & M. Studer. 2011. Analyzing and Visualizing State Sequences in R with TraMineR. J. Stat. Softw. 40: 1–37.
- García, L.F., V. Franco, L.E. Robledo-Ospina, C. Viera, M. Lacava & R.H. Willemart. 2016. The Predation Strategy of the Recluse Spider *Loxosceles rufipes* (Lucas, 1834) against four Prey Species. J. Insect Behav. 29: 515–526.
- Griffiths, D. 1980. Foraging Costs and Relative Prey Size. Am. Nat. 116: 743-752
- Guseinov, E.F. oglu. 2006. The prey of a lithophilous crab spider *Xysticus loeffleri* (Araneae, Thomisidae). J. Arachnol. 34: 37–45.
- Harland, D.P. & R.R. Jackson. 2006. A knife in the back: Use of prey-specific attack tactics by araneophagic jumping spiders (Araneae: Salticidae). J. Zool. 269: 285–290.
- Jackson, R.R. & F.R. Cross. 2011. Spider cognition, p. 115–174. In J.B.T.-A. in I.P. Casas (ed.). Advances in Insect Physiology. Academic Press.

- Jackson, R.R. & S.E.A. Hallas. 1986a. New Zealand Journal of Zoology  
Comparative biology of *Portia africana*, jumping spiders (Araneae:  
Salticidae): Utilisation of webs, predatory versatility, and intraspecific  
interactions. New Zeal. J. Zool. 13: 423–489.
- Jackson, R.R. & S.E.A. Hallas. 1986b. Capture efficiencies of web-building  
jumping spiders (Araneae, Salticidae): Is the jack-of-all-trades the master of  
none? J. Zool. 209: 1–7.
- Jackson, R.R. & M.E.A. Whitehouse. 2009. The biology of New Zealand and  
Queensland pirate spiders (Araneae, Mimetidae): aggressive mimicry,  
araneophagy and prey specialization. J. Zool. 210: 279–303.
- Japyassú, H.F. & R.A. Caires. 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider  
(Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. J. Insect  
Behav. 21: 258–284.
- Japyassú, H.F. & C. Viera. 2002. Predatory Plasticity in *Nephilengys cruentata*  
(Araneae: Tetragnathidae): Relevance for phylogeny reconstruction.  
Behaviour 139: 529–544.
- Jensen, K., D. Mayntz, S. Toft, F.J. Clissold, J. Hunt, D. Raubenheimer & S.J.  
Simpson. 2012. Optimal foraging for specific nutrients in predatory beetles.  
Proceedings. Biol. Sci. 279: 2212–8.
- Kohl, K.D., S.C.P. Coogan & D. Raubenheimer. 2015. Do wild carnivores forage  
for prey or for nutrients? BioEssays 37: 701–709.
- Konno, K., K. Kazuma & K. Nihei. 2016. Peptide Toxins in Solitary Wasp  
Venoms. Toxins (Basel). 8: 114.
- Krebs, C.J. 1999. Ecological methodology. 2nd ed. Addison Wesley Longman.
- Lehner, P. 1996. Handbook of Ethological Methods 2nd Edition. Cambridge

University Press.

- Líznarová, E. & S. Pekár. 2016. Metabolic specialisation on preferred prey and constraints in the utilisation of alternative prey in an ant-eating spider. *Zoology* 119: 464–470.
- Lomborg, J.P. & S. Toft. 2009. Nutritional enrichment increases courtship intensity and improves mating success in male spiders. *Behav. Ecol.* 20: 700–708.
- Mayntz, D., V.H. Nielsen, D. Raubenheimer & C. Hejlesen. 2009. Balancing of protein and lipid intake by a mammalian carnivore , the mink , *Mustela vison*. *Anim. Behav.* 77: 349–355.
- Michálek, O., L. Petráková & S. Pekár. 2017. Capture efficiency and trophic adaptations of a specialist and generalist predator: A comparison. *Ecol. Evol.*
- Mukherjee, S. & M.R. Heithaus. 2013. Dangerous prey and daring predators : a review. *Biol. Rev* 88: 550–563.
- Nelson, M.K. & D.R. Formanowicz. 2005. Relationship between escape speed and flight distance in a wolf spider, *Hogna carolinensis* (Walckenaer 1805). *J. Arachnol.* 33: 153–158.
- Nentwig, W. 1986. Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists? *Oecologia* 69: 571–576.
- Nentwig, W. & C. Wissel. 1986. A comparison of prey lengths among spiders. *Oecologia* 68: 595–600.
- Nyffeler, M., G.B. Edwards & K.L. Krysko. 2017. A vertebrate-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Florida, USA. *J. Arachnol.* 45: 238–241.
- Pekár, S. 2004. Predatory behavior of two European ant-eating spiders



- (Araneae, Zodariidae). *J. Arachnol.* 32: 31–34.
- Pekár, S. & M. Brabec. 2016. Modern analysis of biological data : generalized linear models in R. Masaryk University Press.
- Pekár, S., J.A. Coddington & T.A. Blackledge. 2012. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution* (N. Y). 66: 776–806.
- Pekár, S., L.F. García & C. Viera. 2017. Trophic Niches and Trophic Adaptations of Prey-Specialized Spiders from the Neotropics: A Guide, In: C. Viera & M.O. Gonzaga (eds.). *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region*, p. 247–274. Springer International Publishing.
- Pekár, S., E. Líznarová & M. Rezac. 2016. Suitability of woodlice prey for generalist and specialist spider predators : a comparative study. *Ecol. Entomol.* 41: 123–130.
- Pekár, S. & D. Mayntz. 2014. Comparative analysis of the macronutrient content of Central European ants (Formicidae): Implications for ant-eating predators. *J. Insect Physiol.* 62: 32–38.
- Pekár, S., D. Mayntz, T. Ribeiro & M.E. Herberstein. 2010. Specialist ant-eating spiders selectively feed on different body parts to balance nutrient intake. *Anim. Behav.* 79: 1301–1306.
- Pekár, S., R. Michalko, S. Korenko, O. Šedo, E. Líznarová, L. Sentenská & Z. Zdráhal. 2013. Phenotypic integration in a series of trophic traits: tracing the evolution of myrmecophagy in spiders (Araneae). *Zoology* 116: 27–35.
- Pekár, S., O. Šedo, E. Líznarová, S. Korenko & Z. Zdráhal. 2014. David and Goliath: Potent venom of an ant-eating spider (Araneae) enables capture of

- a giant prey. *Naturwissenschaften* 101: 533–540.
- Pekár, S., J. Šobotník & Y. Lubin. 2011. Armoured spiderman: morphological and behavioural adaptations of a specialised araneophagous predator (Araneae: Palpimanidae). *Naturwissenschaften* 98: 593–603.
- Pekár, S. & S. Toft. 2015. Trophic specialisation in a predatory group: the case of prey-specialised spiders (Araneae). *Biol. Rev.* 90: 744–761.
- Perry, G. & E.R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends Ecol. Evol.* 12: 360–4.
- Petráková, L., E. Líznarová, S. Pekár, C.R. Haddad, L. Sentenská & W.O.C. Symondson. 2015. Discovery of a monophagous true predator, a specialist termite-eating spider (Araneae: Ammoxenidae). *Sci. Rep.* 5: 14013.
- Platnick, N. 1993. A new Genus of the Spider Family Caponiidae (Araneae, Haplogynae) from California. *Am. Museum Novit.* 3063:1-8.
- Pollard, S.D., R.R. Jackson, A. Van Olphen & M.W. Robertson. 1995. Does *Dysdera crocata* (Araneae Dysderidae) prefer woodlice as prey? *Ethol. Ecol. Evol.* 7: 271–275.
- Pyke, G.H., H.R. Pulliam & E. Charnov. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137–154.
- R Core Team. 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Quinney, T.E. & C. Davison Ankney. 1985. Prey size selection by tree swallows. *J. Ornithol.* 245–250.
- Raubenheimer, D. & S.J. Simpson. 2003. Nutrient balancing in grasshoppers: behavioural and physiological correlates of dietary breadth. *J. Exp. Biol.*

206: 1669–1681.

Rein, J.O. 1993. Sting use in two species of *Parabuthus* scorpions (Buthidae).

J. Arachnol. 21: 60–63.

Řezáč, M., S. Pekár & Y. Lubin. 2008. How oniscophagous spiders overcome woodlouse armour. J. Zool. 275: 64–71.

Richter, M.R. 2000. Social Wasp (Hymenoptera: Vespidae) Foraging Behavior.

Annu. Rev. Entomol. 45: 121–150.

Samu, F. 1993. Wolf Spider Feeding Strategies: Optimality of Prey Consumption in *Pardosa hortensis*. Oecologia 94: 139–145.

Sánchez-Ruiz, A. & R. Teruel-Ochoa. 2000. Nota sobre la depredación de un escorpión (Scorpiones: Buthidae) por una araña (Araneae: Caponiidae).

Biodivers. Cuba Orient. IV: 82–83.

Sanderson, S.L. 1991. Functional Stereotypy and Feeding Performance Correlated in a Trophic Specialist. Funct. Ecol. 5: 795.

Schneider, C.A., W.S. Rasband & K.W. Eliceiri. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nat. Methods 9: 671–5.

Schoener, T.W. 1971. Theory of Feeding Strategies. Annu. Rev. Ecol. Syst. 2: 369–404.

Sih, A. & B. Christensen. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? Anim. Behav. 61: 379–390.

Sorensen, J.S., C. a Turnbull & M.D. Dearing. 2013. A specialist herbivore (*Neotoma stephensi*) absorbs fewer plant toxins than does a generalist (*Neotoma albigula*). Physiol. Biochem. Zool. 77: 139–148.

Stephens, D.W. & J.R. (John R.. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton University Press.

- Toft, C.A. 1981. Feeding Ecology of Panamanian Litter Anurans: Patterns in Diet and Foraging Mode. *J. Herpetol.* 15: 139-144.
- Toft, S. & N. Macías-Hernández. 2017. Metabolic adaptations for isopod specialization in three species of *Dysdera* spiders from the Canary Islands. *Physiol. Entomol.* 42: 191–198.
- Viera, C. 2005. Captura de presas de *Metepeira gressa* (Araneae, Araneidae) con larvas de tenébrío, moscas y hormigas. *Rev. Etol.* 7: 53–62.
- West-Eberhard, M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.
- Wheeler, W.C., J.A. Coddington, L.M. Crowley, D. Dimitrov, P.A. Goloboff, C.E. Griswold, G. Hormiga, L. Prendini, M.J. Ramírez, P. Sierwald, L. Almeida-Silva, F. Alvarez-Padilla, M.A. Arnedo, L.R. Benavides Silva, S.P. Benjamin, J.E. Bond, C.J. Grismado, E. Hasan, M. Hedin, M.A. Izquierdo, F.M. Labarque, J. Ledford, L. Lopardo, W.P. Maddison, J.A. Miller, L.N. Piacentini, N.I. Platnick, D. Polotow, D. Silva-Dávila, N. Scharff, T. Szűts, D. Ubick, C.J. Vink, H.M. Wood & J. Zhang. 2016. The spider tree of life: phylogeny of Araneae based on target-gene analyses from an extensive taxon sampling. *Cladistics* online version: 43.
- Wignall, A. & P. Taylor. 2009. Alternative predatory tactics of an araneophagic assassin bug (*Stenolemus bituberus*). *Acta Ethol.* 12: 23–27.
- Willemart, R.H. & M. Lacava. 2017. Foraging Strategies of Cursorial and Ambush Spiders. In: C. Viera & M.O. Gonzaga (eds.). *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region*, p. 227–245. Springer International Publishing.
- Wise, D.H. 1995. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press.

World Spider Catalog (2018). World Spider Catalog. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 19.0, accessed on {date of access}. doi: 10.24436/2

Yamada, S. & E. Boulding. 1998. Claw morphology, prey size selection and foraging efficiency in generalist and specialist shell-breaking crabs. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 220: 191–211.