

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

**Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)**

**Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción
Zoología**

**COMPORTAMIENTO PREDADOR EN
DOS ARAÑAS DEL GÉNERO *OECOBIUS*
(ARANEAE, OECOBIIDAE)**

Lic. Luis Fernando García

Directora: Dr. Carmen Viera

Montevideo, Uruguay

2012



A mi abuela, que donde esté, espero se sienta orgullosa de mí.

A mis padres, hermano, tías y abuelo, por creer en mí y haberme ayudado a llegar hasta donde estoy ahora.

A mi pareja y todos mis amigos y amigas por su constante apoyo.

A mis tutores y colegas aracnólogos, quienes han contribuido enormemente en mi formación.





Tabla de contenido

AGRADECIMIENTOS	5
PUBLICACIONES	7
RESUMEN	9
INTRODUCCIÓN GENERAL	10
CAPÍTULO 1: COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN DOS ARAÑAS DEL GÉNERO	
<i>OECOBIUS</i>	15
INTRODUCCIÓN	16
OBJETIVOS	19
MATERIALES Y MÉTODOS	19
RESULTADOS	24
DISCUSIÓN	31
CAPÍTULO 2: COMPORTAMIENTO PREDADOR EN DOS ARAÑAS DEL GÉNERO	
<i>OECOBIUS</i>	36
INTRODUCCIÓN	37
OBJETIVOS	39
MATERIALES Y MÉTODOS	39
RESULTADOS	44
DISCUSIÓN	56
CAPÍTULO 3: EFECTO DE LA DIETA EN LA HISTORIA DE VIDA DE <i>O. NAVUS</i>	66
INTRODUCCIÓN	67
OBJETIVOS	70
MATERIALES Y MÉTODOS	70
RESULTADOS	76
DISCUSIÓN	81
DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES	87
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	91



AGRADECIMIENTOS

-A mis queridos padres, hermano y a toda mi familia por creer en mí, por su constante apoyo y por estar siempre presentes a lo largo de todos mis logros.

- A la Dra. Carmen Viera, mi maestra y amiga, por su constante confianza, guía, apoyo y sobre todo por permitirme realizar este trabajo bajo su dirección.

-A los evaluadores Alejandro Brazeiro, Martín Bollazzi y Miguel Simó por sus valiosos comentarios que ayudaron a mejorar significativamente este trabajo.

-A Mariángeles Lacava, Marcelo Ottati y Ramiro Tambasco por su apoyo moral y sus invaluable contribuciones a lo largo de este trabajo.

-Al PEDECIBA por su apoyo indispensable para la asistencia a congresos y pasantías que contribuyeron de manera significativa a difundir y mejorar el presente trabajo.

-A Stano Pekár por permitirme realizar una pasantía en su laboratorio que fue muy útil para el presente trabajo, por su paciencia, y el diligente suministro de literatura.

-A Marcelo O. Gonzaga y Adalberto Santos por la literatura e identificación de las especies estudiadas.

-A Martin Bollazzi y Paola González Vanegas, quienes ayudaron significativamente a través de la identificación de las diferentes especies de hormigas.

-A Fernando Costa e integrantes del laboratorio de Etología, Ecología y Evolución por facilitarme sus instalaciones y materiales para la realización de una parte del presente estudio.



-A todos los integrantes de la sección Entomología (Facultad de Ciencias) por sus contribuciones.

-A Giovanni Talarico por sus traducciones de los textos en alemán.

-A la Familia Lacava por su amable colaboración a lo largo de la realización del presente trabajo.

-A Atilio Torres y Alicia Melgratti por su amable colaboración y motivación a lo largo de la realización del trabajo.



PUBLICACIONES

Artículos Científicos:

Sentenská, L., Líznavá, E., García, L.F., Pekár, S. & C. Viera. Predatory versatility enhances local trophic specialisation in a cosmopolitan carnivorous predator. *Acta Oecologica*. (En prensa).

Presentaciones en Congresos:

GARCÍA, L. F, TORRES, G., LACAVA, M., VIERA C. 2011. Análisis del comportamiento depredador de la araña *Oecobius concinnus* (Araneae: Oecobiidae) frente a dos tipos de presa. III Congreso Latinoamericano de Aracnología, Armenia, Colombia, 2011.

GARCÍA, L. F, LACAVA, M., OTTATI, M., TAMBASCO, R., VIERA C. 2011. Comportamiento depredador en la araña *Oecobius navus* (Araneae: Oecobiidae): Aproximaciones fisiológicas y comportamentales III Congreso Latinoamericano de Aracnología, Armenia, Colombia.

VIERA C; García, L. F; LACAVA, M. 2011. Análisis comparativo de la dieta en dos arañas del género *Oecobius* (Araneae: Oecobiidae) de zona templada y tropical. III Congreso Latinoamericano de Aracnología, Armenia, Colombia.

GARCÍA, L. F, LACAVA, M., PREZA, M., TAMBASCO, R., OTTATI, M & VIERA C. 2011. Evidencia del especialísimo en el comportamiento predador en dos arañas del género *Oecobius* (Araneae: Oecobiidae) de zona tropical y templada. IN: Terceras Jornadas Uruguayas Comportamiento Animal, Montevideo, Uruguay.



GARCÍA, L. F, LACAVA, M., VIERA C. 2010. Prey records of *Oecobius navus* Blackwall, 1859 (Araneae: Oecobiidae) associated to urban area in Montevideo, Uruguay International, 18th Arachnology congress, Siedlce, Polonia.



RESUMEN

El comportamiento predador ha sido estudiado desde distintos enfoques como la ecología, fisiología y etología, pero son pocos los estudios que han abordado este tema desde una perspectiva multidisciplinaria. Con el fin de determinar el nivel de especialismo trófico en dos arañas del género *Oecobius* se analizó su comportamiento alimentario desde una perspectiva ecológica, etológica y fisiológica. La hipótesis de trabajo planteaba que las hormigas no sólo compondrían una parte fundamental en la dieta de ambas especies, sino además las arañas presentarían adaptaciones comportamentales y fisiológicas para capturar este tipo de presa. Se analizó la composición de la dieta de *O. navus* de zona templada y *O. concinnus* de zona tropical. Se encontró que las hormigas forman parte importante en la dieta de ambas especies, aunque la amplitud trófica es mayor para la especie de zona templada. Asimismo se evaluó la tasa de aceptación y tiempos de inmovilización de ambas especies frente a distintos tipos de presa. Para ello, se ofrecieron en forma aleatoria moscas (*Drosophila* sp.), termitas (Isoptera: Nasutermitidae), hormigas (Formicidae) y cucarachas (*Blatella germanica*) a 20 hembras adultas de *O. navus* y 27 de *O. concinnus*. Los resultados del comportamiento predador, señalan que *O. navus* presenta un marcado consumo de hormigas (76%), seguido por termitas (55%), cucarachas 50%, pulgones (45%) y moscas (45%). En *O. concinnus* sólo se registró un mayor consumo también sobre hormigas (74%) y moscas (33%). Los tiempos de inmovilización no variaron según el tipo de presa en *O. navus* pero sí en *O. concinnus*, donde las hormigas fueron inmovilizadas en tiempos significativamente menores. Estos resultados fueron contrastados con las aproximaciones fisiológicas en *O. navus* donde se evaluó el desarrollo de esta especie bajo dietas monófagas y polífagas. Para ello, se sometieron 20 individuos juveniles a dietas monófagas de moscas, hormigas y una mixta en donde se le ofrecían estas presas de manera alterna. Los resultados mostraron valores mayores en la dieta monófaga de hormigas (55%), y en la dieta mixta (12%) en comparación con la dieta monófaga de moscas (0%). Estos resultados indicarían que aunque *O. navus* es capaz de reconocer y consumir diferentes tipos de presa, las hormigas representan una parte importante en la dieta no sólo de esta especie sino también posiblemente de este género, discutiéndose las implicancias de estas adaptaciones etológica, fisiológica y ecológica.



INTRODUCCIÓN GENERAL

Dentro de los parámetros más importantes en la historia de vida de un organismo se encuentra la alimentación, función vital involucrada en la supervivencia, desarrollo y éxito reproductivo de las especies (Litvaitis, 2000; Lomborg & Toft, 2009). Debido a la importancia que representa, los animales deben elegir muy bien el alimento que consumen, de tal manera que la relación energética a nivel de costo-beneficio sea máxima (Sih & Christensen, 2001). Esta relación ha sido considerada en la teoría de la dieta óptima, que permite predecir la amplitud de la dieta de un organismo (Charnov, 1976; Perry & Pianka, 1997).

La captura de presas es un proceso que implica riesgos para el predador, que debe sobrepasar las técnicas de defensa, apresamiento e inmovilización de sus presas y simultáneamente evitar ser consumido por otros predadores durante el proceso (Litvaitis, 2000). Adicionalmente, los predadores en muchos casos compiten por el alimento cuando este es un recurso limitante, no sólo intra-específicamente sino también inter-específicamente (Litvaitis, 2000). Los mecanismos para evitar la competencia trófica son varios, sin embargo dentro de los más comúnmente utilizados, se encuentran el explotar un ítem alimenticio que no sea utilizado por otras especies, o explotar una amplia variedad de ítems alimenticios (especialismo y generalismo trófico) (Charnov, 1976).

La clasificación de un animal como especialista o generalista se define principalmente, teniendo en cuenta el análisis de su dieta. Existen muchos ejemplos en anfibios (Toft,



1995) y reptiles (Powell & Russell, 1984) en donde la clasificación como especialistas o generalistas tróficos se ha realizado principalmente en base al análisis de su dieta. Los especialistas tendrían una dieta compuesta fundamentalmente por un determinado tipo de presa que no necesariamente sea la más abundante dentro del rango las presas disponibles en el ambiente, pero puede haber excepciones. (Jackson & Cross, 2011)

Por otra parte, los generalistas pueden variar su dieta en función de las presas más abundantes en el medio (Litvaitis, 2000; Begon et al., 2006). Pese a que tradicionalmente la dieta es el único parámetro que suele tenerse en cuenta para determinar el grado de especialismo trófico existen otros aspectos tales como el comportamiento predador como tal o la fisiología de los organismos en relación al consumo de distintos tipos de presa, los cuales no suelen ser tenidos en cuenta (Nelson & Jackson, 2011).

Según Nelson & Jackson (2011), la composición de la dieta es uno de los primeros aspectos que deben evaluarse para determinar el nivel de especialismo trófico en un organismo, pero no el único. De acuerdo con estos autores, la composición de la dieta permite únicamente generar hipótesis que deben ser confirmadas mediante estudios multidisciplinarios que tengan en cuenta evidencia fisiológica y/o comportamental. De lo contrario, los resultados podrían generar evidencia contradictoria, como, por ejemplo, en la araña *Dysdera crocata*, donde se realizaron estudios fisiológicos y comportamentales de manera conjunta para determinar el grado de especialismo trófico (Rezac & Pekar, 2007; Pollard et al., 1995). Aunque estudios previos habían



demostrado que esta araña mostraba adaptaciones morfológicas para el consumo de isópodos (Crustacea: Isopoda), bajo condiciones de laboratorio, prefería consumir moscas (*Drosophila melanogaster*), lo cual puso en duda su posible especialismo (Pollard et al., 1995). Posteriormente, Rezac y Pekar (2007), utilizando dietas monófagas en base a isópodos, moscas y mixtas de isópodos y moscas, establecieron que el desarrollo y la ganancia de peso en esta araña era significativamente mayor en las dietas que incluían a los isópodos como fuente alimenticia, demostrando así el especialismo sobre este grupo. Estos estudios indican como el especialismo puede ser abordado desde diferentes disciplinas y además alertan sobre la posible ambigüedad de resultados en condiciones de laboratorio. Pese a ello, las evidencias comportamentales en conjunto con otros tipo de análisis, siguen siendo una de las herramientas más útiles para estudiar el especialismo trófico (Litvaitis, 2000).

Una mejor comprensión de este mecanismo resulta imprescindible para determinar aspectos fundamentales como el nicho trófico realizado. Este concepto es ampliamente utilizado como una parte fundamental de la ecología de comunidades (Futuyma & Moreno, 1988) y explicaría algunos procesos ecológicos como la partición de recursos (Sih, & Christensen, 2001; Pekár et al., 2008). Dentro de los ejemplos más representativos de partición de recursos, está la variación en la amplitud de la dieta en relación con la productividad del ambiente. En general, se esperaría que las especies presentes en ecosistemas altamente productivos como los de las zonas tropicales, presenten mayores grados de especialismo en contraste con aquellas que se encuentran en zonas poco productivas, como las zonas templadas, debido a la menor



disponibilidad de recursos (Litvaitis, 2000). Sin embargo, este aspecto ha sido poco estudiado en organismos predadores, de allí la importancia de utilizar arañas como modelo para estudiar este aspecto. Este grupo no sólo es el más diversificado de predadores terrestres, sino que además poseen especies con una gran plasticidad en cuanto a las presas que consumen, evidenciada a nivel de variación en la elaboración de su tela (Mayntz et al., 2009; Tso et al., 2005). Además poseen un gran variedad de estrategias predatoras, las cuales son ampliamente variables en función de la morfología de presa que capturen en especies generalistas (Viera, 1995a, 1995b, 1994, 1986; Japyassú & Viera, 2002), hasta muy poco plásticas en arañas especialistas (Pekár, 2004).

El género cosmopolita *Oecobius* pertenece a la familia Oecobiidae, que tiene una gran importancia evolutiva por ser una de las familias basales dentro del clado Entelegynae (Coddington & Levi, 1991). Presenta un comportamiento único de captura, que consiste en girar varias veces alrededor de sus presas (Glatz, 1967) y es utilizado como uno de los caracteres más importantes para ubicarla como grupo hermano de la familia Hersiliidae (Miller et al., 2010). Aunque la familia está ampliamente distribuida y en la literatura ha sido considerada habitualmente como especialista estricta de hormigas (Cushing, 2012; Glatz, 1967), evidencia reciente sugiere que estas arañas pueden desarrollarse bajo dietas de presas alternativas (Miyashita, 1992). Sin embargo, se desconoce si presenta hábitos eurípagos o estenófagos. Con el fin de determinarlo, se evaluará el consumo y las adaptaciones fisiológicas y comportamentales para el consumo de diferentes tipos de presas en poblaciones de dos especies del género



Oecobius :*Oecobius navus* Blackwall, 1859 proveniente de una zona templada y *O. concinnus* Simon, 1893 de una zona tropical. El presente estudio evaluará de manera conjunta el especialismo trófico en un organismo predador modelo como lo son las arañas a partir de aproximaciones fisiológicas, ecológicas y etológicas. Lo anterior lo constituye como un trabajo modelo para analizar el comportamiento predador en otros organismos a partir de una perspectiva multidisciplinaria que permita generar conclusiones más sólidas a partir de evidencia múltiple.

Teniendo en cuenta que las arañas del género *Oecobius* son consideradas como mirmecófagas se espera obtener resultados consistentes a partir de las tres aproximaciones que se realizan en este trabajo (ecológicas, etológicas y fisiológicas) en donde se reflejen las adaptaciones así como un marcado consumo sobre las hormigas, independiente de la zona geográfica evaluada.



CAPÍTULO 1: COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN DOS ARAÑAS DEL GÉNERO

OECOBIUS



INTRODUCCIÓN

La hipótesis de estabilidad climática predice que en zonas donde se presenta una mayor estabilidad de los recursos como, por ejemplo, los trópicos, los organismos presentarán mayores grados de especialismo en contraposición con las especies que viven en zonas templadas. En estas zonas de menor estabilidad climática y por ende mayor fluctuación en los recursos se generará una mayor variación en la dieta que en las especies que habitan en los trópicos (Pianka, 1966; Scriber, 1973). Esta hipótesis es polémica, ya que existen explicaciones alternativas que sugieren en contraposición a la hipótesis de la estabilidad climática, que las zonas con mayor productividad primaria (los trópicos), presentarían organismos con una mayor amplitud en la dieta como consecuencia de la mayor diversidad presente en estas zonas (Clavero et al., 2003). Pero, son pocos los estudios a nivel comparativo que se han enfocado en determinar qué tan común es este mecanismo y en qué niveles tróficos ocurre, lo cual resulta fundamental pues estos parámetros permiten estimar el nicho trófico de los organismos (De Cáceres et al., en prensa). Por ejemplo, la mayoría de los casos en donde se ha evaluado la variación en la dieta en relación con la latitud han sido enfocados principalmente a organismos herbívoros, mientras que los ejemplos en organismos carnívoros son comparativamente más escasos.

Con un poco más de 42.000 especies conocidas, ampliamente distribuidas alrededor del mundo, y con una amplia mayoría de hábitos predadores (Platnick, 2012, Levi & Levi, 1996), las arañas representan un grupo idóneo para estudiar la variación en la



composición de la dieta, pues muchas especies estrechamente emparentadas se encuentran en zonas biogeográficas distintas. Pese a estas cualidades y que se han realizado una gran cantidad de estudios sobre la dieta de especies de zonas tropicales y templadas, son escasos los estudios comparativos entre ambas zonas. Nentwig (1985) realizó el análisis de la dieta de arañas tejedoras orbiculares de zonas tropicales comparada con sus contrapartes de zonas templadas. Este autor encontró que las especies de zonas tropicales no sólo consumen presas de mayor tamaño sino que además incluyen un mayor porcentaje de una presa inusual en la dieta de las arañas, como son las hormigas, pese a encontrarse en gran abundancia en el mismo medio.

Recientemente, Birkhofer & Wolters (2012) realizaron un estudio comparativo entre las arañas de las zonas templadas y tropicales en función de la amplitud trófica de ambos grupos. Encontraron que existe una relación entre la productividad primaria neta y la amplitud trófica en arañas, por lo que se espera que aquellas especies que habitan en zonas donde la productividad primaria es mayor y tolera una mayor diversidad de insectos (como el caso de los trópicos) presentarán especies con mayor amplitud trófica, en contraste con las especies de zonas templadas.

Las arañas de la familia Oecobiidae, han sido consideradas como mirmecófagas por varios autores (Debski, 1923; Glatz, 1967; Shear, 1970). A diferencia de lo que ocurre en otras familias de arañas, los hábitos predadores de esta familia son bastante homogéneos en donde la reducción de la tela y el comportamiento giratorio alrededor de la presa son caracteres comunes a las especies en donde ha sido descrito (Glatz,



1967). Lo anterior en conjunto con su amplia distribución a nivel mundial las convierte en un excelente modelo para estudiar la variación en la dieta en relación con la zona. El presente trabajo tiene como objetivo principal caracterizar la composición de la dieta en dos especies del género *Oecobius*: *O. concinnus*, de zona tropical y *O. navus* de zona templada, en el caso de esta última pese a presentar una distribución cosmopolita, la mayoría de registros se presentan por debajo del sur de Brasil en Sudamérica (Santos & Gonzaga, 2003)

Según la hipótesis de la estabilidad climática se espera que la especie *O. navus* presentará una dieta más diversificada en contraste con *O. concinnus* en caso de que ambas especies sean generalistas, ya que por encontrarse en zona tropical podrá tener acceso a una mayor diversidad de presas. Sin embargo dado que la mayoría de especies de este género han sido consideradas como mirmecófagas, la hipótesis del presente trabajo predice que si ambas especies son especialistas de hormigas presentarán una amplitud trófica semejante que irá acompañada de un marcado consumo sobre las hormigas. Debido a la mayor fluctuación de recursos es posible también que la especie de zona templada muestre una dieta más “flexible” e incluya otros ítems alimenticios además de hormigas sin dejar de alimentarse de éstas.



OBJETIVOS

Objetivo general:

Caracterizar la composición de la dieta en dos arañas del género *Oecobius* de zona tropical y de zona templada.

Objetivos específicos:

- 1) Caracterizar la amplitud trófica en dos arañas del género *Oecobius* de zona tropical y templada.
- 2) Determinar la selectividad de dos arañas del género *Oecobius* sobre las diferentes presas que componen su dieta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos de las arañas y sus presas fueron realizados entre los meses de noviembre y diciembre del año 2010 en dos localidades de Montevideo, Uruguay. Se seleccionó este período del año teniendo en cuenta que es cuando diferentes grupos de insectos incrementan su actividad y muestran una mayor abundancia (Nentwig, 1985), por ende la araña tendrá una mayor disponibilidad de alimento y se podrá evidenciar si existe o no una mayor selectividad. Los muestreos fueron realizados en dos localidades del Departamento de Montevideo (34°53'S, 56°10'W). En ambas localidades urbanas en la ciudad de Ibagué (Tolima), se efectuaron muestreos de una



hora a lo largo de 12 días, en donde se eligió una hora correspondiente al período de la mañana (entre las 8 y 10am.), tarde (entre las 2 y 4 pm) y noche (entre las 6 y 8 p.m.), de manera aleatoria hasta completar 12 horas de muestreo. Por cada muestreo se colectaron las presas adheridas a las telas de hembras adultas, teniendo en cuenta que éstas capturan y consumen proporcionalmente más presas que los machos (Viera & Costa, 1988), puesto que se colectó una presa por cada tela, el número de presas colectadas corresponde directamente al total de arañas evaluadas. A diferencia de las presas de otras arañas, las presas capturadas por las arañas de este género permanecen adheridos a la tela por pocos días por lo cual garantiza que los ítems que se encuentran hayan sido consumidos recientemente (Figura 1).

Los muestreos de presas potenciales (aquéllas que se encontraban en las inmediaciones de la tela) y capturadas (aquéllas que se encontraban adheridas a la tela) en el caso de la especie de zona tropical *O. concinnus* fueron iguales que para *O. navus*. En este caso, se evaluaron dos localidades urbanas la ciudad de Ibagué, Tolima (4°15'N, 75°30'W). La colecta de presas potenciales y capturadas por las arañas fue igual en el caso de la especie *O. concinnus*. Los muestreos fueron realizados entre los meses de Diciembre de 2010 y Enero de 2011.

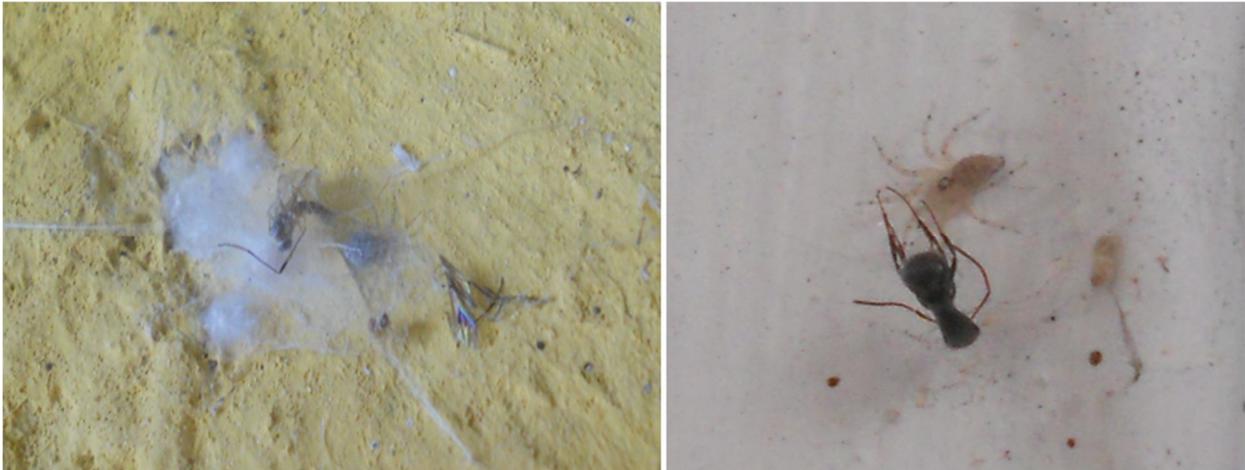


Figura 1. Presas consumidas y adheridas a las telas de *O. concinnus*. Para la selección de

Las horas y el tiempo de muestreo de las presas potenciales se empleó el mismo procedimiento que para el muestreo de las presas capturadas. Las presas potenciales, que eran aquellas presentes en las inmediaciones de las telas, fueron capturadas mediante colecta manual.

Análisis de la composición de la dieta

Las presas capturadas fueron agrupadas en morfoespecies e identificadas al nivel taxonómico más bajo posible. Se contabilizó el número de morfoespecies capturadas por cada araña así como la disponibilidad de las mismas en el ambiente para cada localidad, en un área de 30m².

Con base en estos datos, se determinó la selectividad y amplitud trófica para cada una de las zonas muestreadas.



Selectividad

Se midió la selectividad de las arañas por las presas que componen su dieta mediante el índice de selectividad de Chesson (a_i) que se expresa por la fórmula

$$a_i = \frac{r_i/p_i}{\sum \left(\frac{r_i}{p_i} \right)}$$

r_i representa la abundancia de la presa i en la dieta y p_i representa la abundancia de la presa i en el ambiente (Albertoni et al., 2003; Manly et al., 2002). El índice de selectividad (a_i) se contrasta con el inverso de los tipos de presa presentes en la dieta ($1/m$). Cuando se presentan valores mayores a $1/m$, éstos indican selectividad positiva, mientras que los valores iguales indican que las presas son consumidas en relación a su disponibilidad en el ambiente. Valores menores indican una baja selectividad por este tipo de presa, lo cual significa que pese a que se lleguen a ser muy abundantes no serán la presa más consumida por el predador.

Con el fin de determinar la significancia estadística de los valores calculados para el índice de selectividad sobre cada una de las presas, se generaron intervalos de confianza del 95% mediante un remuestreo Bootstrap ($n=1000$ iteraciones), si los valores observados coincidían con los obtenidos para el intervalo de confianza, se concluía que no se presentaban diferencias significativas respecto al azar, en caso contrario, los datos presentaban diferencias significativas respecto a los valores



aleatorios (Manly, 1990; Zar, 1999). Este procedimiento se realizó para ambas zonas (templada y tropical) de manera separada.

Con el fin de determinar si se presentaban diferencias significativas entre los índices de selectividad sobre los diferentes tipos de presa cuando se comparaba entre ambas zonas, se determinó la diferencia de los valores calculados para el índice de selectividad por grupo taxonómico entre ambas zonas. Este mismo procedimiento se empleó para generar valores aleatorios mediante un remuestreo de bootstrap que se utilizó para determinar si las diferencias eran o no causadas por el azar. De manera semejante al análisis anterior, cuando los valores coincidían con aquellos generados por el intervalo de confianza se concluía que no se presentaban diferencias significativas respecto a los valores aleatorios, en caso contrario los datos presentaban diferencias significativas (Manly, 1990; Zar, 1999).

Todos los análisis fueron realizados mediante el software estadístico R 2.12 (R. Development CoreTeam 2012)

Amplitud trófica

La amplitud trófica por cada localidad se calculó como el inverso del índice de Simpson (Levins, 1968), expresado por la siguiente fórmula:



$$B = \frac{1}{\sum_{i=1}^n p_i^2}$$

p_i es la abundancia relativa de cada una de las morfoespecies. El valor de este índice oscila entre 1 cuando se consume un único tipo de presa y n , que corresponde al número total de presas consumidas. Este índice es utilizado para medir la amplitud trófica en varios organismos incluyendo arañas, el amplio uso de este índice en el grupo facilita la comparación y conclusiones acerca de la amplitud trófica en arañas (Nyffeler, 1999).

La comparación entre la amplitud trófica de ambas zonas se realizó mediante un análisis bootstrap de remuestreo ($n=1000$ iteraciones) mediante el software estadístico Past 2.0 (Hammer et al., 2001)

RESULTADOS

Composición de la dieta y amplitud trófica de *Oecobius concinnus* (Zona tropical)

Se colectó un total de 223 presas consumidas. Las presas capturadas fueron agrupadas en seis morfoespecies pertenecientes a dos órdenes: Diptera e Hymenoptera. Presentaron un consumo del 98% sobre himenópteros, representados



por cinco morfoespecies de la familia Formicidae y el 2% restante lo representó una única morfoespecie de díptero del suborden Nematocera (Figura 2).

A nivel de las presas disponibles, se identificaron 14 morfoespecies agrupadas en 6 órdenes y 581 individuos. De manera semejante a las presas que fueron capturadas por las arañas, el orden más representativo dentro de esta categoría fue Hymenoptera, con aproximadamente 94% del total de presas disponibles. Este orden estuvo compuesto por siete morfoespecies de hormigas. El segundo orden en importancia fue Diptera, que representó cerca del 3% del total. Los demás órdenes (Araneae, Blattodea, Collembola y Coleoptera) fueron agrupados en una sola categoría (otros) debido a su baja abundancia y representaron en conjunto el 3% restante (Figura2).



Figura 2. Porcentaje de presas capturadas (A) y presas potenciales (B) de *O. concinnus*.



***Oecobius navus* (Zona templada)**

Se colectó un total de 228 presas capturadas por las arañas y 552 presas potenciales. Las presas encontradas en las telas fueron agrupadas en 18 morfoespecies y seis órdenes. Como en el caso de *O. concinnus* (zona tropical), el orden capturado con mayor frecuencia por *O. navus* (zona templada) fue Hymenoptera que representó el 85% del total, que estuvo compuesto por hormigas agrupadas en cinco morfoespecies. Este número estuvo seguido por el orden Hemiptera que representó el 9.2% del total con nueve morfoespecies y Diptera que representó el 2.2% del total con una única morfoespecie. El 3% restante estuvo representado en conjunto por los órdenes Neuroptera, Coleoptera y Araneae.

Las presas potenciales estuvieron representadas principalmente por el orden Hymenoptera, cinco morfoespecies de hormigas, 61.9% del total de las especies encontradas. Este grupo fue seguido por el orden Diptera con dos morfoespecies, representando el 13.2% del total, Hemiptera con tres morfoespecies que representó el 10.6% y Lepidoptera con una morfoespecie que representó el 4%. El 10% restante estuvo compuesto por arañas, isópodos, diplópodos, coleópteros, dermápteros y larvas de neurópteros (Figura 3).

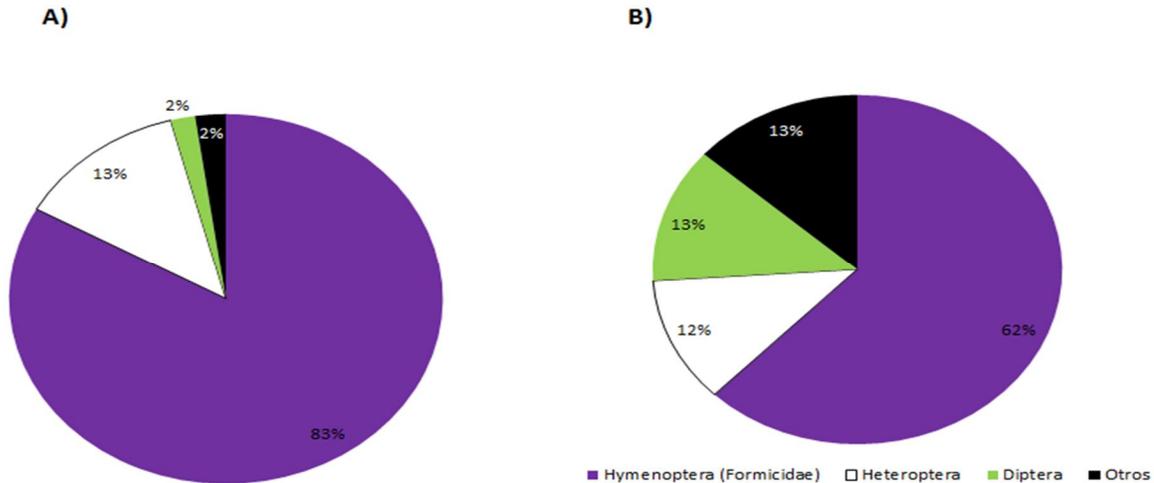


Figura 3. Porcentaje de presas capturadas (A) y presas potenciales (B) de *O. navus*.

Amplitud trófica

La amplitud trófica presentó diferencias significativas ($p < 0.05$, dos muestras, 1000 aleatorizaciones) entre *O. concinnus* y *O. navus*. Aunque en el caso de ambas especies se presentaron valores menores a 2, en el caso de *O. concinnus* el inverso del índice de Simpson fue de 1.32 mientras que en *O. navus* de 1.54, mostrando una mayor amplitud trófica en el caso de la segunda. Estos valores indican que *O. concinnus* muestra un marcado consumo por un único tipo de presa, mientras que en el caso de *O. navus*, consumiría entre 1 a 2 tipos de presa, lo anterior se debe a que los valores de ambas especies se encuentran comprendidos entre 1 y 2, en el caso de *O. navus* el valor obtenido se aproxima más a 2, mientras que en el caso de *O. concinnus*, este se encuentra más cercano a 1.



Selectividad

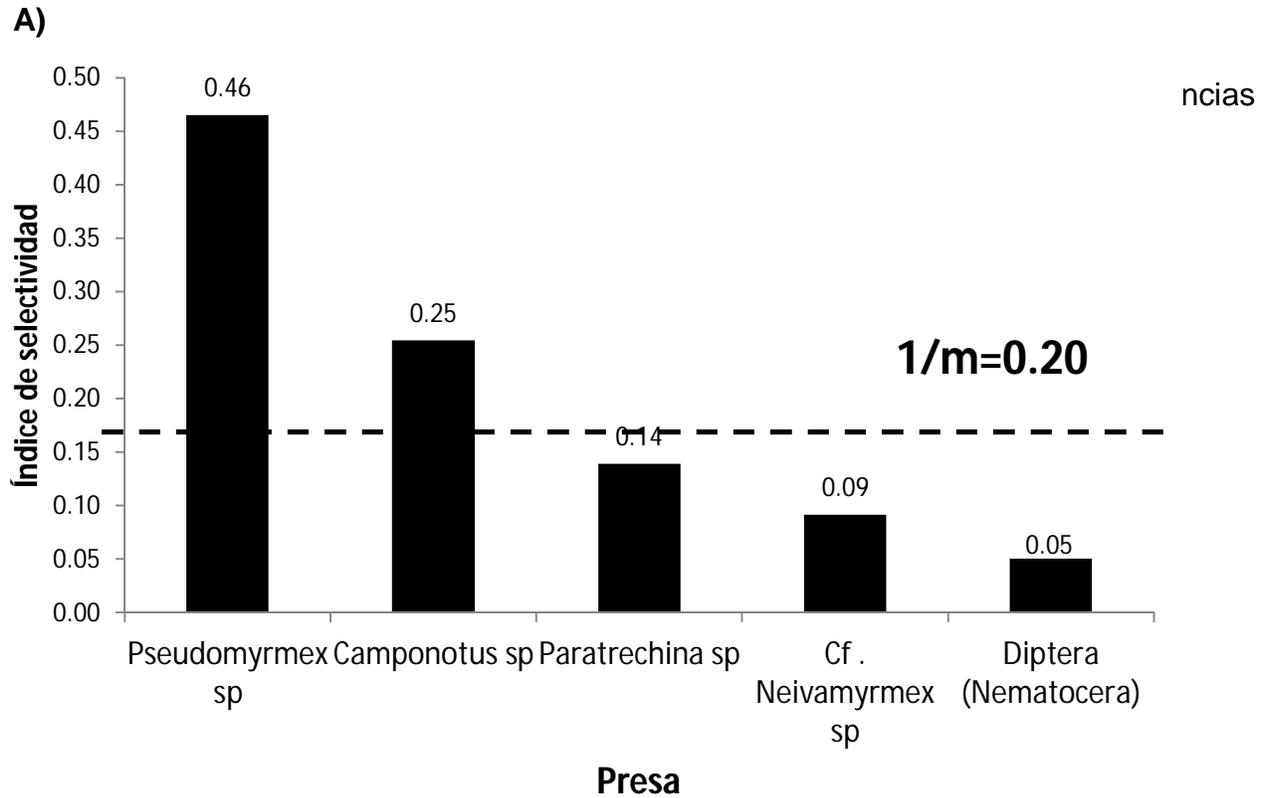
Teniendo en cuenta el marcado consumo de hormigas por ambas especies, los índices de selectividad se aplicaron a nivel de las diferentes morfoespecies encontradas. En *O. concinnus*, se presentó una marcada selectividad sobre las hormigas *Paratrechina* sp. No mostraron selectividad sobre hormigas de la especie *Camponotus* sp. y se encontró una selectividad negativa sobre hormigas de la subfamilia Ecitoninae, *Camponotus* sp y sobre los dípteros (Figura 4A). Los valores estimados presentaron diferencias significativas con respecto a los generados mediante el análisis de remuestreo bootstrap ($p < 0.05$, 1000 aleatorizaciones), sugiriendo que los valores estimados no fueron obtenidos por azar.

En la especie *O. navus*, se encontró un consumo selectivo sobre las hormigas de la especie *Pseudomyrmex* sp. y formas larvales de neurópteros, mientras que no se encontró selectividad sobre *Pheidole* sp. Los demás tipos de presa presentaron selectividad negativa (Figura 4B). Como en el caso de *O. concinnus*, se presentaron diferencias significativas entre los valores observados y los estimados mediante el análisis de bootstrap ($p < 0.05$, dos muestras, 1000 aleatorizaciones).

Cuando se evaluaron los índices de selectividad por grupo taxonómico se encontró que las hormigas presentaban una selectividad positiva en comparación con los demás tipos de presa, mientras que los dípteros presentan valores negativos de selectividad. En el caso de los hemípteros se encontraron valores de selectividad positiva en la

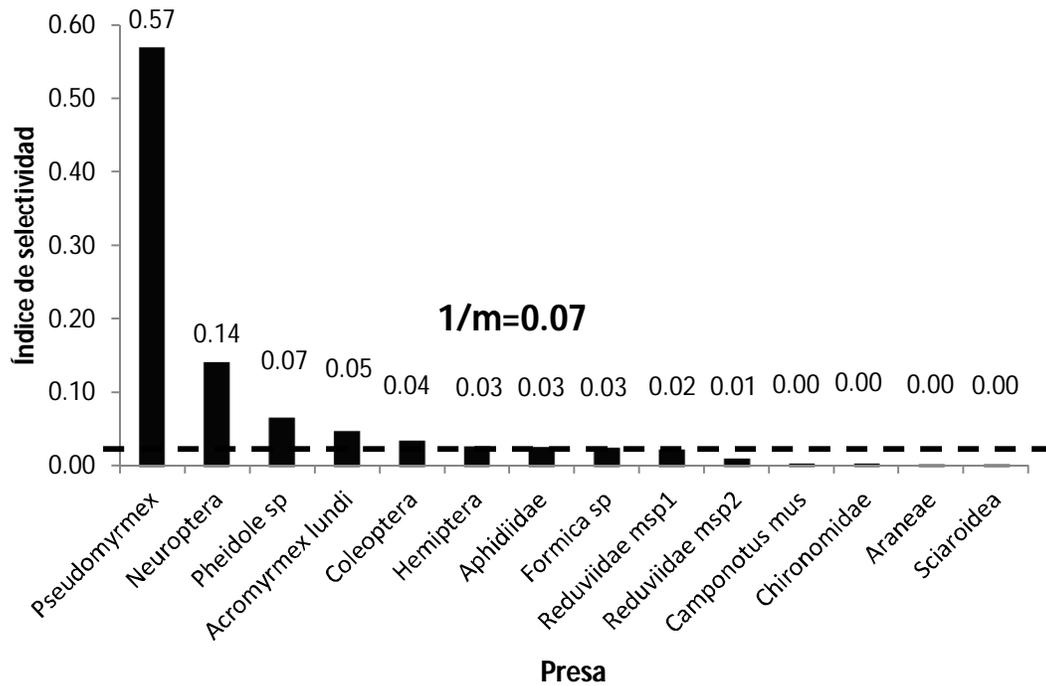


especie *O. navus*. A pesar de lo anterior, no se presentaron diferencias significativas en los valores de selectividad para las presas evaluadas ($p > 0.05$, dos muestras, 1000





B)



C)

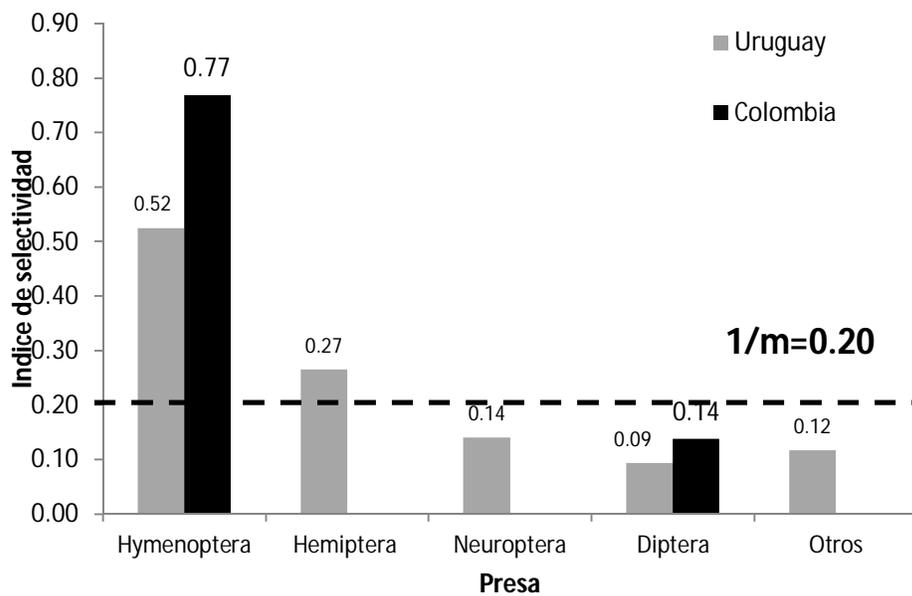


Figura 4. Índice de selectividad de Chesson para A) *O. concinnus* y B) *O. navus*. Los valores por encima del inverso del número de presas ($1/m$) indican selectividad positiva, los valores



cercanos indican que no hay selectividad mientras que los valores por debajo de ésta indican una selectividad negativa. C) Datos de selectividad en *O. concinnus* y *O. navus* por categoría taxonómica de presa.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos indican que la especie de zona tropical *O. concinnus*, muestra una dieta menos variada en contraposición con la especie de zona templada *O. navus*. Estas observaciones van en contra de lo esperado para una araña generalista, puesto que se esperaría que al encontrarse en una zona de mayor disponibilidad de presas como son los trópicos (Nentwig, 1985), las arañas de la especie *O. concinnus* presentarían una mayor amplitud trófica, lo cual presentaría mayor concordancia con la hipótesis de Estabilidad Climática, sin embargo este no fue el caso. Aunque el elevado consumo de hormigas pudo haberse generado debido a que las hormigas eran la presa disponible más abundante, algunos estudios han demostrado que pese a su abundancia, no son tan frecuentes en la dieta de las arañas, como el caso de otros insectos como los dípteros (Nentwig, 1985). Adicionalmente las arañas son capaces de elegir los sitios de forrajeo en caso de que no se presenten presas o que no encuentren presas de su preferencia (Morse, 1988; Bilde et al., 2002; Ruch et al., 2012).

En el caso de algunas arañas mirmecófagas, éstas son capaces de seguir los rastros químicos dejados por las hormigas (Clark et al., 2000) y concentrarse en áreas donde hay una elevada disponibilidad de éstas (Pekár, 2004) por lo que el hecho de haber



encontrado dos poblaciones de *O. concinnus* asociadas a hormigas sumado a que las principales observaciones sobre esta familia han indicado una fuerte tendencia hacia la mirmecofagia (Glatz, 1967), sugieren que *O. concinnus* podría buscar sitios en donde se presente una elevada abundancia de hormigas. Los resultados acerca de la composición de la dieta de *O. navus* se comportan según lo esperado para arañas de zonas templadas, las cuales incluyen una mayor variedad de presas en su dieta, sin embargo como en el caso de *O. concinnus*, *O. navus* presenta un marcado consumo de hormigas en su dieta a pesar de incluir una mayor variedad de artrópodos en la dieta, lo cual coincide con la hipótesis de mirmecofagia en esta familia.

Los valores obtenidos para la amplitud trófica indicaron que aunque ambas especies incluyen en su dieta a más de un tipo de presa, muestran un marcado consumo sobre un solo tipo en el caso de *O. concinnus* y entre 1 y 2 tipos en el caso de *O. navus*. Estos valores resultan muy similares a los descritos por Nentwig (1986) para arañas estenófagas, las cuales consumen sólo entre 1 y 2 tipos de presa. Lo anterior sugiere que ambas especies de arañas, se comportan según este parámetro más como arañas estenófagas que como arañas eurífagas, pues a pesar de consumir una amplia variedad de presas, muestran un marcado consumo sobre un solo tipo de presa.

Lo anterior, se vio respaldado por los resultados obtenidos en los análisis de selectividad. En el caso particular de *O. concinnus*, se observó un consumo selectivo sobre determinadas hormigas, que incluyeron a las especies *Pseudomyrmex* sp. y *Camponotus* sp. Todas estas especies de hormigas buscan activamente a sus presas



en los alrededores (Carroll & Janzen, 1973; Warner & Scheffran, 2003), por lo que pueden ser fácilmente capturadas por arañas que realizan la tela sobre las paredes, como *O. concinnus*. Lo anterior coincide con lo registrado en otras arañas mirmeecófagas como *Euryopsis funebris*, la cual fabrica una tela reducida entre las hendiduras de los árboles para interceptar a las hormigas (Carico, 1978). En el caso de los grupos de hormigas que se desplazan en grandes filas como el caso de algunas especies de la subfamilia Dolichoderinae (Holldobler & Wilson, 1990), no se encontró un marcado consumo ni preferencia, lo cual podría estar indicando que uno de los parámetros para que estas arañas capturen a sus presas pueda ser que estas se desplacen de manera individual. Aunque las hormigas de la especie *Tapinoma* sp. Tuvieron un comportamiento similar a las demás especies consumidas por *O. concinnus* (Barbani, 2003), el reducido tamaño y cuerpo blando de estas especies puede haber dificultado encontrarlas en las telas a pesar de haber sido consumidas. En el caso de los dípteros, aunque fueron parte de la dieta de estas arañas, representaron una parte muy baja, por lo cual aunque esto implica que estas arañas son capaces de capturar otro tipo de presas, se deduce también que las hormigas son los ítems que componen la parte fundamental de la dieta en esta especie. Aunque en el caso de *Paratrechina* sp. no se presentó un consumo selectivo, se consideró también como una presa importante en la dieta de *O. navus* debido a su abundancia en la misma.

En el caso de *O. navus* se presentó una situación semejante a la descrita anteriormente. Las presas consumidas por *O. navus* fueron en su mayoría hormigas, mostrando un consumo selectivo de *Pseudomyrmex* sp. Como en el caso de la especie



colombiana, los hábitos erráticos de las hormigas *Pseudomyrmex* sp. pueden ser la causa de que haya sido consumida en mayor proporción en contraste con los otros grupos de hormigas. Sin embargo, este resultado debe ser interpretado con cuidado puesto que el número de *Pseudomyrmex* sp tanto capturadas por las arañas como las potenciales fue reducido y presentó un valor elevado, sesgando el índice de selectividad, una tendencia semejante se encontró para el caso de las larvas de neurópteros. Frente a *Phedole* sp. la araña presentó una selectividad neutra, lo que indica que puede consumir o no a estas presas si se encuentran disponibles.

En algunos otros estudios se han empleado trampas adherentes para capturar las presas que se desplazan por las paredes, en este caso no se emplearon siguiendo las recomendaciones de Voss et al. (2007), quienes mencionaban que insectos como las hormigas evitan este tipo de trampas, por lo que ciertos tipos de insectos que no caminan sobre las paredes sino que eventualmente se posan sobre estas como es el caso de muchos dípteros podrían ser capturados más frecuentemente por las trampas y sesgar los resultados. Aunque el uso de un número reducido de métodos de muestreo pueden haber sesgado los resultados obtenidos en relación con las presas potenciales, resultados preliminares en donde se utilizaron trampas de caída y muestreos con red entomológica indicaron que las presas colectadas no correspondían estrictamente con las presas capturadas por la araña ni con las que se encontraban presentes en las paredes. Por lo anterior, se empleó únicamente el método de colecta manual para el muestreo de las presas potenciales. .



Una de las principales limitaciones de este estudio se basa en el hecho de que el tiempo de muestreo de las presas potenciales y capturadas en ambas especies fue reducido en comparación con otros estudios de análisis de la dieta, lo cual impide registrar otros parámetros como por ejemplo la productividad en ambas zonas. Adicionalmente, como consecuencia las fluctuaciones en la densidad poblacional de las presas, podrían sesgar los resultados obtenidos. Sin embargo, se ha demostrado que las hormigas en zonas tropicales, fluctúan menos que otros tipos de presa, por lo cual de explotar este ítem, las arañas tendrían una fuente alimenticia constante, por lo cual pese a fluctuar, las hormigas pueden ser una presa explotada continuamente (Nentwig, 1985).

A pesar de las limitaciones encontradas, los resultados obtenidos en este estudio se utilizaron para generar hipótesis acerca del comportamiento alimentario y preferencias alimentarias de ambas especies que serán contrastadas mediante pruebas en laboratorio (ver Capítulo 2).

Se puede concluir entonces, que aunque otros ítems alimenticios forman parte en la dieta de esta araña, las hormigas representarían el principal tipo de presa. Esta conclusión podría sugerir que estas arañas son especialistas de hormigas, pero dicha afirmación sólo puede ser cotejada a la luz de evidencia adicional en el caso de *O. navus* evaluando aspectos fisiológicos y comportamentales que respalden esta hipótesis.



CAPÍTULO 2: COMPORTAMIENTO PREDADOR EN DOS ARAÑAS DEL GÉNERO

OECOBIUS



INTRODUCCIÓN

El comportamiento de captura de presas, es uno de los parámetros más importantes cuando se desea conocer el grado de especialismo trófico en los organismos (Hughes & O'Brien, 2001). Aunque los organismos pueden presentar distintas estrategias de captura de acuerdo con el tipo de presa, se han encontrado patrones generalizados en donde los organismos estenófagos muestran comportamientos de captura más estereotipados en contraste con los eurífagos que presentan una amplia variedad de estrategias, debido a que un comportamiento más versátil le permitiría a los predadores enfrentar situaciones en donde la disponibilidad de presas es bastante variable y capturar así una amplia gama de presas (Curio, 1976; Japyassú & Caires, 2008).

A pesar de ser un aspecto altamente relevante, son pocos los estudios en donde el especialismo trófico se evalúa utilizando el comportamiento predador, ya que la mayoría de estudios lo determinan mediante el análisis de la dieta (Jackson & Cross, 2011). Aunque este aspecto es ampliamente utilizado para determinar varios aspectos relacionados con la ecología trófica de los organismos, no siempre es el más confiable para determinar la verdadera naturaleza cuando se estudia el comportamiento predador. De acuerdo con Hussey et al. (2008) el análisis de la dieta no siempre puede revelar las verdaderas preferencias alimenticias de un predador, simplemente porque causas tan simples como el hecho de que la presa pueda escasear en el momento de realizar el estudio, pueden sesgar los resultados obtenidos, de tal manera



que el análisis de la dieta debe ser tenido en cuenta como las presas que las arañas pueden consumir potencialmente (Cross & Jackson, 2006). Por lo anterior, una aproximación más precisa de la ecología trófica debe realizarse utilizando de manera conjunta los datos ecológicos y comportamentales (Hussey et al., 2008).

Las arañas de la familia Oecobiidae han sido tradicionalmente consideradas como arañas mirmecófagas que han sido vistas alimentándose frecuentemente de hormigas o que sólo reciben este tipo de presa bajo condiciones de laboratorio. Sin embargo, evidencia reciente, generada en esta tesis (capítulo 1) sugiere que la dieta de las arañas de esta familia estaría compuesta por otros tipos de presas y además que podrían consumir bajo condiciones de laboratorio, otro tipo de presa distinta de las hormigas (Miyashita, 1992). El presente estudio pretende complementar los datos obtenidos a partir del análisis de la dieta, analizando diferentes parámetros de la estrategia de captura y preferencias alimentarias de las dos especies de arañas del género *Oecobius* estudiadas previamente.

Con base en los resultados obtenidos en el análisis de la dieta (capítulo 1), en donde ambas especies mostraron una marcada selectividad sobre las hormigas, se esperaría que esta misma tendencia se presentara en las condiciones de laboratorio, donde las hormigas sean la presa más consumida por ambas especies, pero se presentará una mayor tasa de aceptación sobre distintos tipos de presa en el caso de *O. navus*. De la misma manera se espera que la mayor selectividad y consumo de *O. concinnus* sobre las hormigas se vea reflejada en menores tiempos de manipulación y mayores tasas de



aceptación sobre este tipo de presa. De ser mirmecófagas se espera que ambas especies presenten un repertorio limitado en cuanto a la captura de presas.

OBJETIVOS

Objetivo general

Comparar el comportamiento predador de *O. concinnus* y *O. navus* frente a distintos tipos de presa.

Objetivos específicos

- 1) Determinar la tasa de aceptación de *O. navus* y *O. concinnus* sobre distintos tipos de presa.
- 2) Caracterizar el comportamiento predador de *O. navus* y *O. concinnus* frente a distintos tipos de presa.
- 3) Comparar el tiempo de inmovilización de *O. navus* y *O. concinnus* frente a distintos tipos de presa.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta y mantenimiento de los especímenes

Se colectaron 20 individuos de la especie *O. navus*, en el área urbana de Montevideo, Uruguay (34°53'S, 56°10'O) y 27 individuos de *O. concinnus* en la zona urbana de la



ciudad de Ibagué, Colombia (4°15' N, 75°30' W). Los ejemplares fueron acondicionados en cajas de Petri con un algodón humedecido para mantener la humedad. Éste era ubicado en el lado opuesto a donde se encontraba la araña con el fin de evitar daños en la telaraña. Los ejemplares fueron mantenidos a temperatura ($20\pm 5^{\circ}\text{C}$), humedad constante ($70\pm 10\%$) y fotoperíodo natural.

Las condiciones de mantenimiento de ambas especies se asemejaron a las encontradas en el lugar de colecta.

Experimentos de Comportamiento predador

Análisis de la tasa de aceptación:

Con el fin de estandarizar el nivel de ayuno previo al experimento, todos los individuos fueron alimentados con un trozo de *Drosophila* sp. recientemente muerta, de acuerdo a la metodología de Pekár (1999). Se determinó la tasa de aceptación de *O. navus* sobre las siguientes presas: cucarachas (*Blattella germanica*), hormigas (*Pheidole* sp.), moscas (*Drosophila* sp.), pulgones (*Macrosiphum* sp.) y termitas (*Nasutitermes* sp.).

En el caso de *O. concinnus* se utilizaron presas semejantes a las ofrecidas a *O. navus* en donde las cucarachas y moscas fueron presas comunes. En el caso de las termitas y pulgones se utilizaron especies simpátricas con *O. concinnus* pertenecientes al mismo género de las empleadas frente a *O. navus* y se utilizó otra especie de hormiga (*Paratrechina* sp.). Las presas fueron seleccionadas según los criterios siguientes: 1)



se seleccionaron hormigas y moscas, por ser componentes importantes de la dieta de ambas especies, 2) las cucarachas y termitas fueron seleccionadas por ser presas inusuales en la dieta de ambas especies, mientras que los pulgones fueron utilizados para fines comparativos al formar parte de la dieta de una de la especies (*O. navus*). Cada tipo de presa fue suministrada de manera aleatoria una única vez a cada araña que recibió todos los tipos de presa. Se suministró cada presa una sola vez con el fin de evitar el aprendizaje sobre los distintos tipos de presa. El período inter- presas fue una semana. Tras ofrecer la presa se esperó un tiempo de 22 minutos, si la presa no era atacada por la araña, se consideraba como rechazada de lo contrario era considerada como aceptada. Las preferencias alimentarias fueron comparadas mediante la tasa de aceptación, la cual se calcula mediante la ecuación

$$T=(n/N)*100, \text{ (Nentwig, 1986).}$$

Donde T es la tasa de aceptación, n es el número de presas aceptadas por la araña y N es el número de presas ofrecidas. La tasa de aceptación fue calculada por cada tipo de presa y el número de presas aceptadas se comparó mediante el test de Chi-Cuadrado (Zar, 1999). Este mismo procedimiento se repitió para comparar si se presentaban diferencias significativas entre la tasa de aceptación sobre cada tipo de presa.



Con el fin de evitar sesgos a causa del tamaño de la presa, se utilizaron presas de entre 2-3mm de longitud. El tamaño de la araña se midió en función de la longitud del prosoma que tuvo una longitud de entre 1 y 1.8 mm en los ejemplares utilizados.

Análisis del comportamiento predador

Se realizaron observaciones preliminares en donde se registraron diez ejemplares de *O. concinnus* y *O. navus* en condiciones naturales para caracterizar cada una de las unidades comportamentales de la predación frente a distintos tipos de presas consumidas en el medio, siguiendo a Martin & Bateson (1993) y específicamente para arañas a Robinson & Olazarri (1969).

Para las observaciones en condiciones de laboratorio, se siguió con la metodología empleada en el experimento de preferencias alimentarias, en donde se analizó el comportamiento predador sobre las presas que habían sido aceptadas en el primer experimento. Posteriormente se analizaron tres parámetros, los cuales se describen a continuación:

Análisis de secuencias: Consiste en determinar el orden en el que ocurren las unidades comportamentales dentro del comportamiento predador. Lo anterior, permite establecer si las arañas muestran una estrategia particular para capturar un determinado tipo de presa o si de lo contrario la estrategia de captura no sigue un patrón. Los datos en este caso son analizados a través de una matriz de transición en



donde la secuencia de comportamientos observados se compara con la de los comportamientos esperados (Cane, 1978; Lehner, 1979; Robinson & Olazarri, 1969).

Tiempos de inmovilización: Los tiempos de inmovilización en las capturas fueron considerados como el tiempo empleado desde que la araña iniciaba el ataque hasta el momento en el que la presa quedaba completamente inmóvil (Viera, 1981, Pekár & Lubin, 2009). Este parámetro se analizó teniendo en cuenta que las presas más difíciles de someter para la araña son aquellas que le representan mayores tiempos de inmovilización y por ende mayor gasto energético (Viera, 1995a, 1981; Pekár, 2009). Los tiempos de inmovilización (segundos) fueron analizados comparativamente con los tipos de presa, mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Los tiempos de inmovilización entre las presas comunes a las dos especies, se compararon mediante el test de t de Student (Zar, 1999)

Número de Mordeduras: Como en el caso de los tiempos de inmovilización, el número de mordeduras es uno de los parámetros que permite estimar la eficiencia predadora en arañas, pues ha sido demostrado que en algunos casos, entre más difícil sea de someter un determinado tipo de presa, las arañas efectuarán un mayor número de mordeduras (Pekár, 2009; Wigger et al., 2002). Teniendo en cuenta lo anterior, se contabilizó el número de mordeduras que las arañas de ambas especies efectuaban sobre los distintos tipos de presa, así como las áreas que eran mordeduras con mayor frecuencia por las arañas. El número de mordeduras por presa se comparó mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, mientras que las áreas mordidas con mayor



frecuencia se compararon mediante test de Chi-Cuadrado (Zar, 1999). Este mismo test se aplicó para comparar el número de mordeduras sobre las presas comunes a ambas especies

Todos los análisis estadísticos fueron analizados a través de los programas R 2.12 y Past 2.0 y los datos comportamentales obtenidos mediante el programa J Watcher 1.0 (Blumstein & Daniel, 2007)

RESULTADOS

Repertorio comportamental

El repertorio comportamental en ambas especies estuvo compuesto por seis unidades comportamentales (Figura 4)

“Aproximación”: En este acto comportamental la araña se acerca a la presa. Es el primer movimiento efectuado por la araña en la secuencia de captura.

“Giro”: En este acto, la araña fija hilos de seda al sustrato y gira de manera circular alrededor de la presa envolviéndola, de tal manera que la seda envuelve las patas y cuerpo de la presa. Durante éste, la araña tiene poco contacto con la presa.



“Envolvimiento con la pata IV”: En este acto comportamental la araña envuelve repetidamente a la presa con seda utilizando el cuarto par de patas, a diferencia del giro la araña tiene contacto con la presa.

“Mordedura”: En este acto comportamental la araña muerde a la presa en el cuerpo o extremidades. Tiene una duración menor a cinco minutos y cuando se efectúa la presa aún está moviéndose.

“Quietud”: En este acto comportamental la araña permanece inmóvil y cerca de la presa.

“Ingestión”: En este acto comportamental, la araña muerde la presa por un período mayor a cinco minutos, a diferencia de la mordida, el consumo se presenta sólo cuando la presa se encuentra inmovilizada.

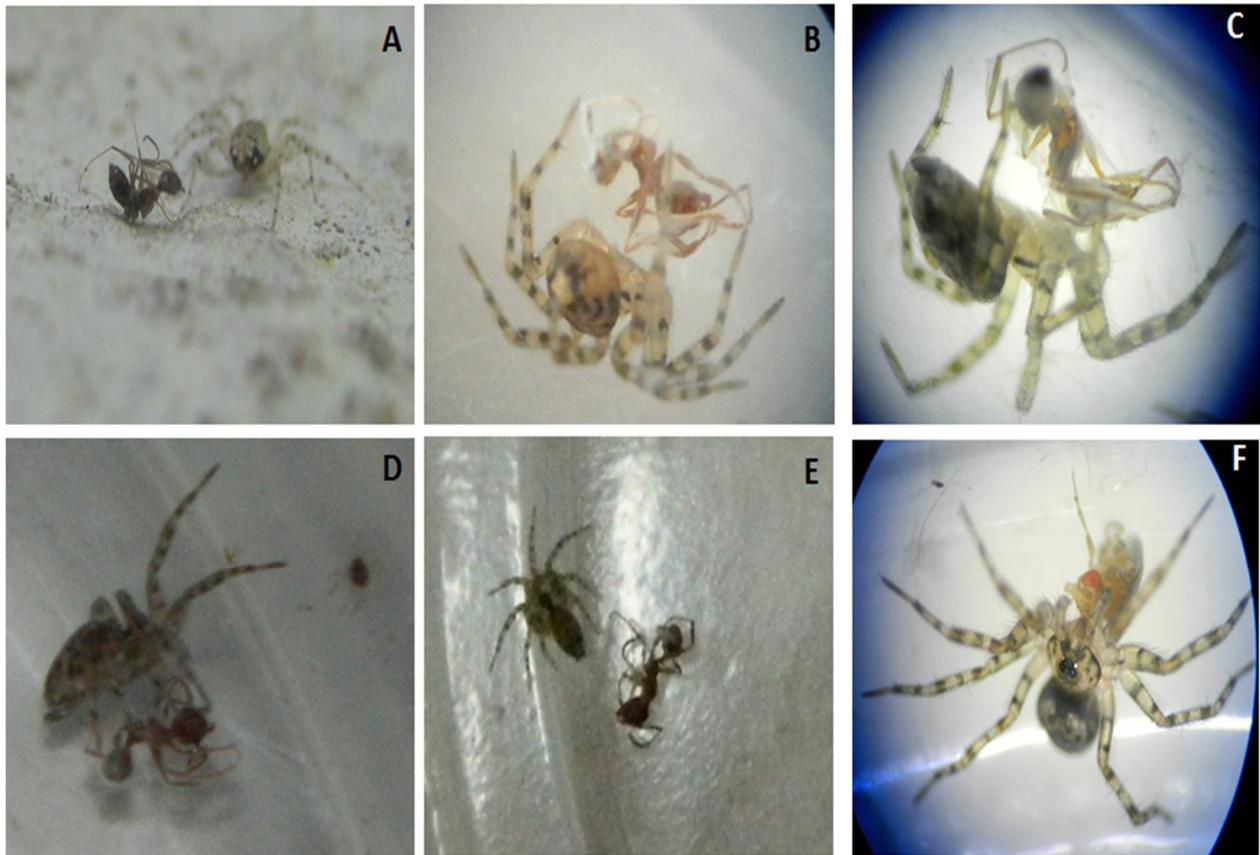


Figura 4. Actos comportamentales del comportamiento predador en *O. navus* y *O. concinnus*.

A) "Giro " B) "Envoltura con la pata" IV, C) "Mordida", D) "Transporte", E) "Quietud", F) "Ingestión".

Análisis de la tasa de aceptación

Los resultados obtenidos para las tasa de aceptación indicaron un mayor consumo de hormigas (75%), seguido por termitas (55%), cucarachas (50%), pulgones (45%) y moscas (45%) en *O. navus* (Fig. 5). Pese al marcado consumo de hormigas, no se presentaron diferencias significativas entre las presas evaluadas ($\chi^2_4=2.5$, $p=0.6$)



En el caso de *O. concinnus*, se encontró un consumo marcado de hormigas (70%), de manera semejante a *O. navus*, sin embargo, las demás presas ofrecidas no fueron consumidas a excepción de las moscas (33%) (Figura 5). A diferencia de cómo se presentó en *O. navus*, las hormigas fueron consumidas en una proporción significativamente mayor a las moscas ($\chi^2_1=4.4$, $p<0.05$).

Cuando se comparó la tasa de aceptación sobre las presas comunes a ambas especies que fueron hormigas y moscas, se encontró que no se presentaban diferencias significativas respecto a las primeras ($\chi^2_1=0.03$, $p=0.75$), pero sí respecto a las segundas ($\chi^2_1=19.93$, $p<0.05$), con un consumo significativamente mayor por parte de *O. navus* sobre las moscas.

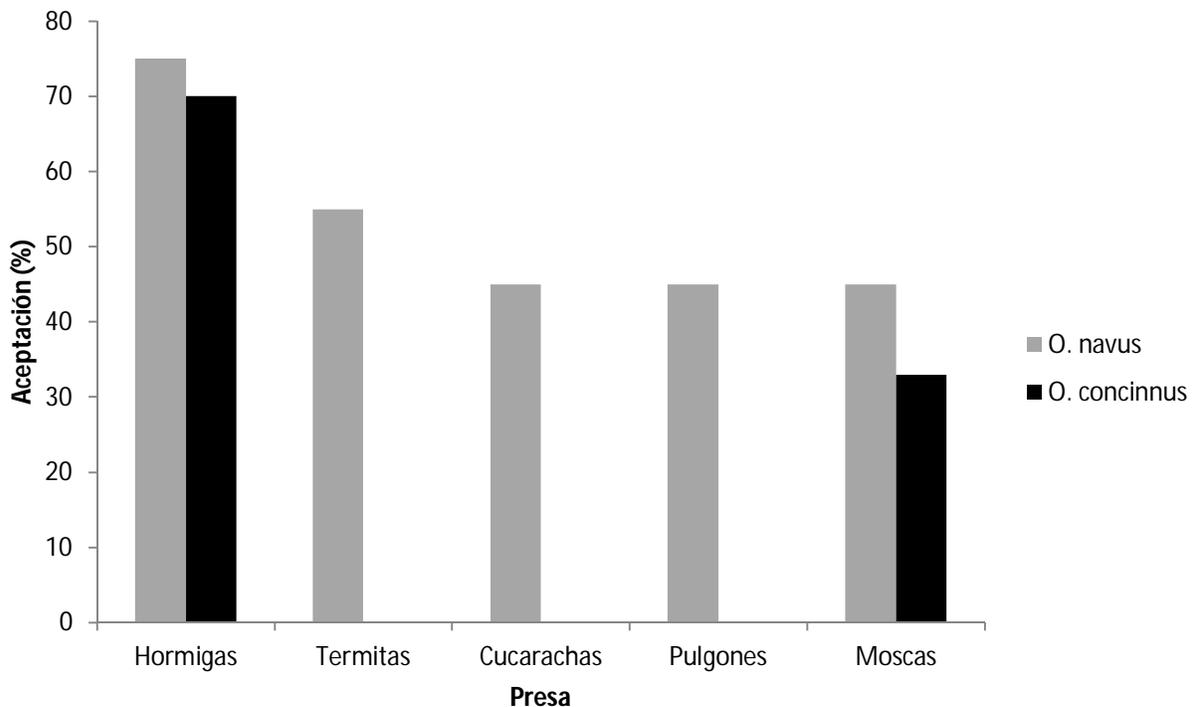


Figura 5. Tasa de aceptación de *O. navus* y *O. concinnus* frente a distintos tipos de presa.



Análisis de la secuencia predadora

La secuencia predadora fue analizada con base en las presas que fueron consumidas en el experimento de la tasa de aceptación, donde se registraron las secuencias de captura de moscas (n=9), cucarachas (n=9), hormigas (n=15), pulgones (n=9) y termitas (n=11). El número de unidades comportamentales registradas por cada uno de las presas mostró variaciones donde el mayor número se registró frente a hormigas (n=168), seguido por moscas (n=138), pulgones (137), cucarachas (n=107) y termitas (n=94).

Las arañas mostraron una secuencia de captura definida para cada tipo de presa (cucarachas: $\chi^2_{20}=35.5$, $p<0.05$; hormigas $\chi^2_{20}=80.6$, $p<0.05$; moscas $\chi^2_{20}=90.6$, $p<0.05$; pulgones $\chi^2_{20}=71.3$, $p<0.05$) a excepción del caso de las termitas donde las secuencias fueron aleatorias ($\chi^2_{20}=27.90$, $p=0.11$). La primera unidad de comportamiento fue la “aproximación”, que estuvo seguida en todos los casos por la “envoltura con la pata IV” (Figura 6). Sin embargo, los pasos posteriores variaban según la presa. En el caso de presas como las cucarachas, moscas y pulgones, las arañas empleaban una estrategia en donde repetidamente envolvían a la presa con la pata IV, esperaban y posteriormente repetían este procedimiento que podía ir seguido o no del transporte de la presa. En el caso de las hormigas, las arañas mostraban este mismo patrón acompañado más frecuentemente del giro.

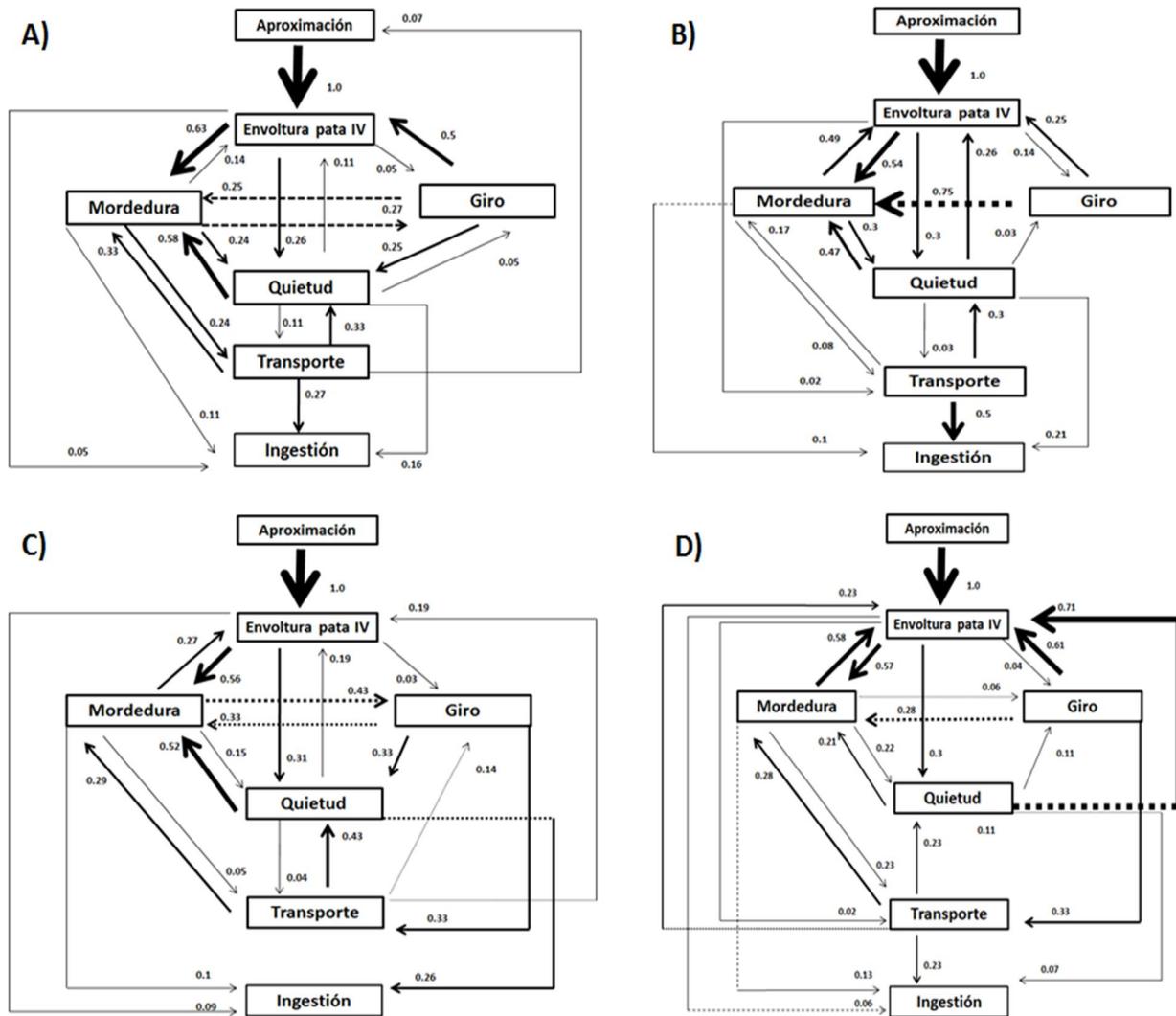


Figura 6. Diagrama de flujo de captura de *O. navus* sobre A) cucarachas, B) hormigas, C) moscas, D) pulgones (las líneas punteadas se utilizan para distinguir entre dos o más líneas que se cruzan).

En el caso de la araña *O. concinnus*, sólo fue posible analizar las secuencias de captura de moscas y hormigas, ya que fueron las únicas presas consumidas por la araña, donde presentaron frente a moscas un menor número de unidades ($n=299$) en



comparación con las capturas de hormigas (n=366). En el caso de las moscas el comportamiento de captura presentó una tendencia a envolver y morder la presa en varias ocasiones. En el caso de las hormigas, la secuencia de captura mostró una tendencia marcada a girar sobre la presa (Figura 7). En ambos casos las secuencias de captura fueron estereotipadas (moscas: $\chi^2_{25}=216.50$, $p<0.05$; hormigas: $\chi^2_{25}=216.50$, $p<0.05$).

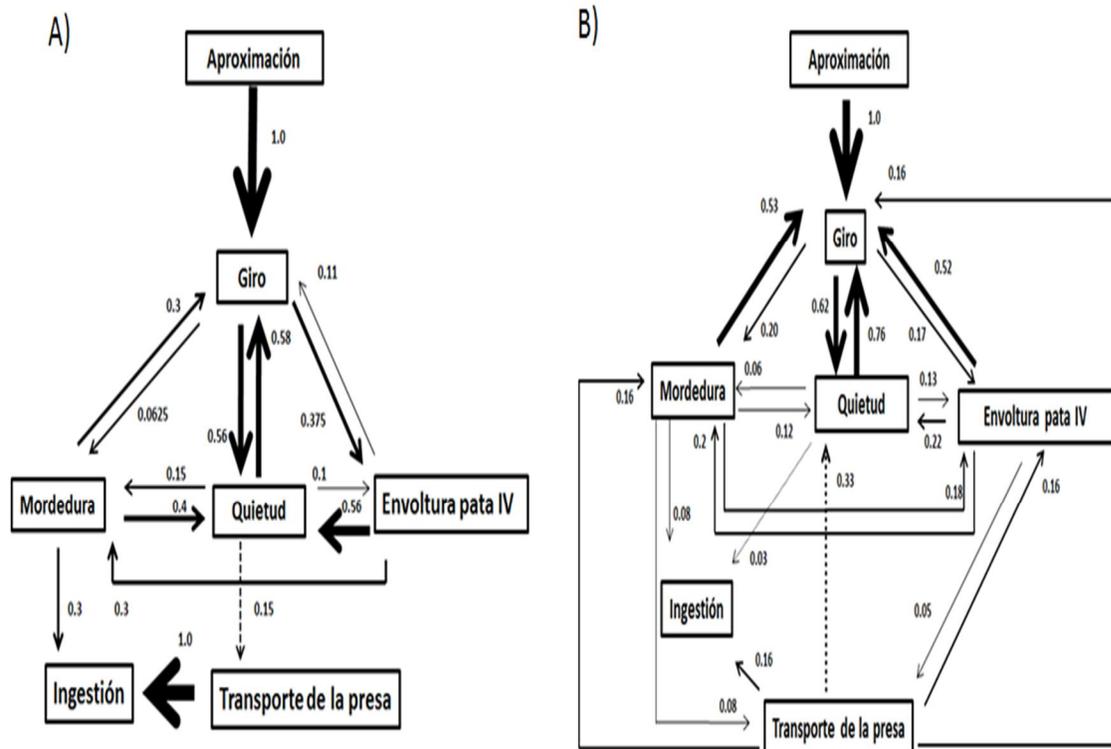


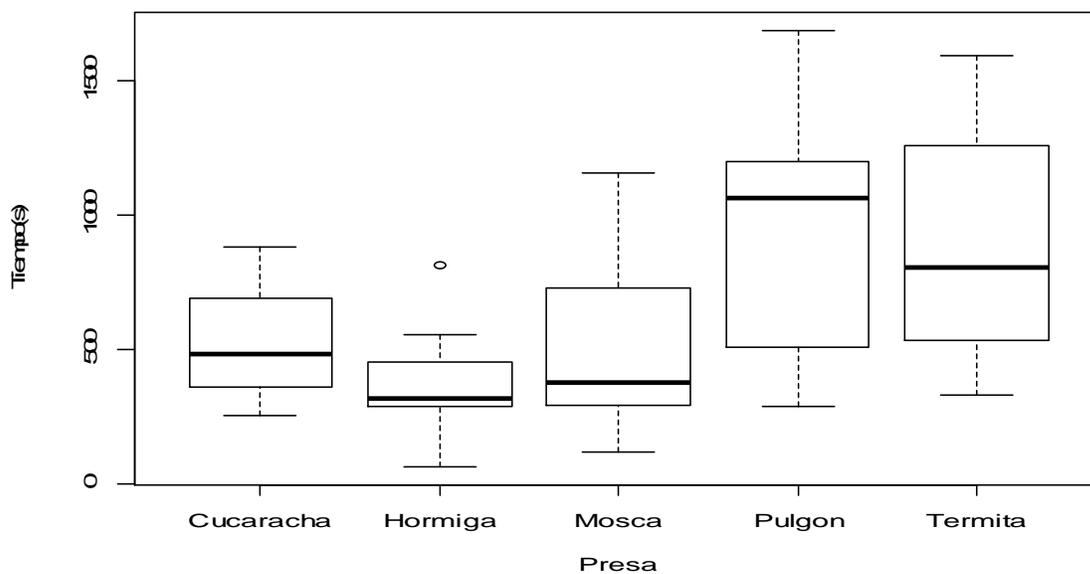
Figura 7. Diagrama de flujo de captura de *O. concinnus* A) hormigas, B) moscas. Las líneas punteadas se utilizan para distinguir entre dos o más líneas que se cruzan.



Tiempos de Inmovilización

Los tiempos de inmovilización presentaron diferencias significativas en *O. navus* ($H_4=16.21$, $p<0.05$), en donde presentaron diferencias significativas entre los pulgones y los demás tipos de presas, a excepción de las termitas, así como entre los pulgones y los demás tipos de presa a excepción de las cucarachas y termitas. La variación de los tiempos se ilustra en la figura 8A.

En el caso de *O. concinnus*, se encontró una tendencia similar pues se presentaron diferencias significativas entre los tiempos de inmovilización de moscas y hormigas, donde el tiempo de las primeras fue significativamente menor en relación con las segundas ($U=37$, $p<0.05$), los tiempos de inmovilización se ilustran en la figura 8B.



A)



B)

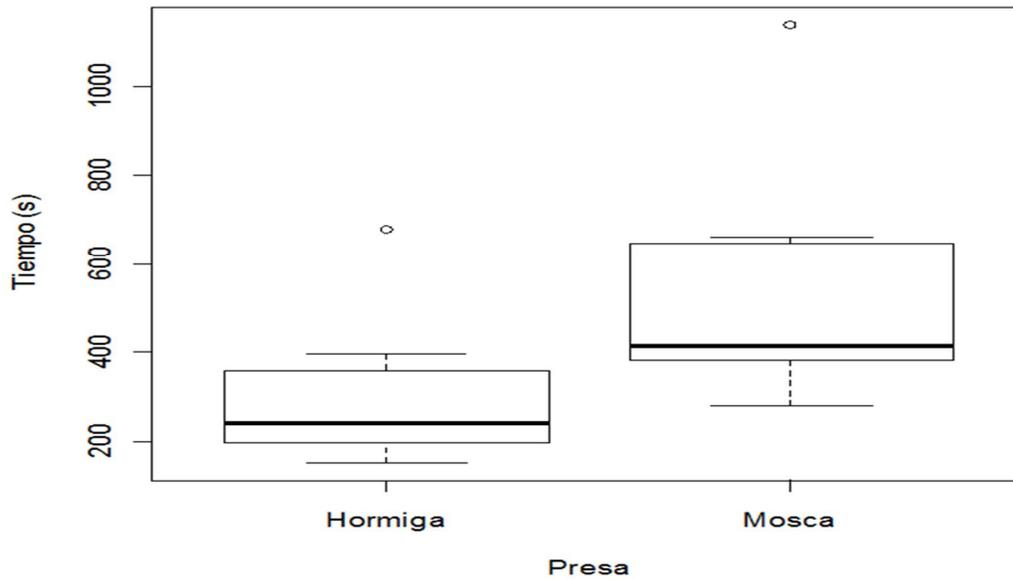


Figura 8. A) Tiempos de inmovilización de *O. navus* frente a los distintos tipos de presa. B) Tiempo de inmovilización de *O. concinnus* frente a hormigas y moscas.

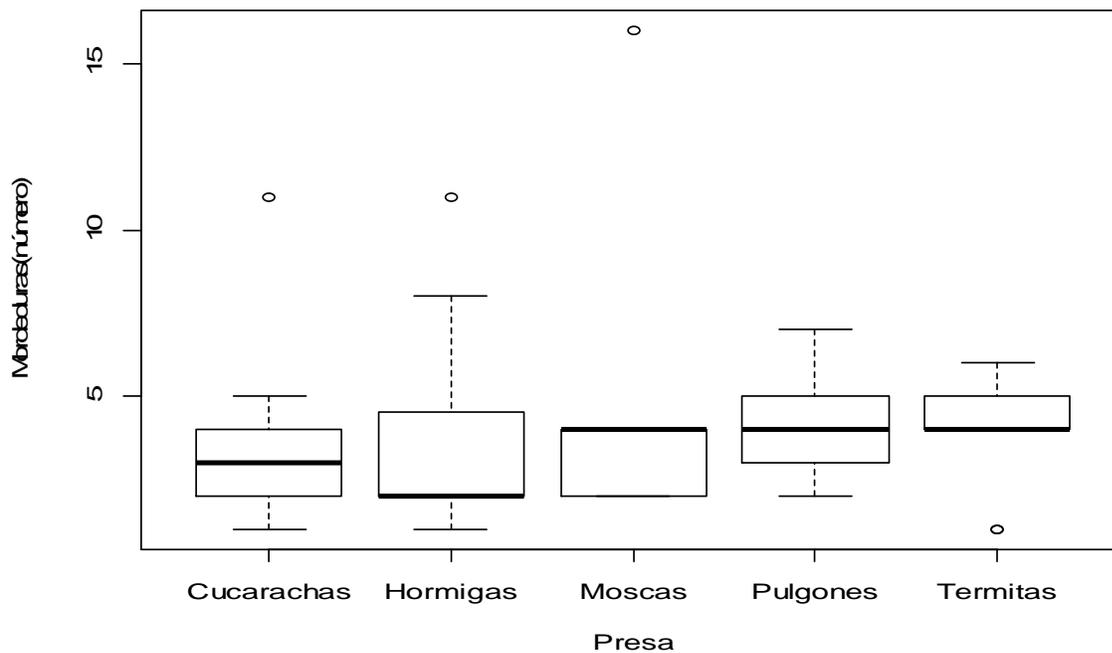
Cuando se compararon las presas comunes a ambas especies, se encontraron diferencias significativas ($U=85$, $p<0.05$) cuando se evaluaron las hormigas como presa con un menor tiempo para el caso de *O. concinnus* ($267\pm 125s$) respecto a *O. navus* ($371\pm 177s$). Sin embargo, no se presentaron diferencias significativas frente a moscas ($U=38$, $p=0.83$) con tiempos de inmovilización semejantes (*O. concinnus*: $434\pm 180s$; *O. navus*: $517\pm 351s$).



Frecuencia de Mordeduras

Se contabilizó el número de mordeduras utilizadas en cada una de las experiencias realizadas. Aunque el número de registros presentó variaciones entre 2 y 16 mordeduras (Fig.9A), no se encontraron diferencias significativas entre el número de mordeduras por cada uno de los tipos de presa ($H=3.507$, $p=0.47$). Sin embargo, *O. concinnus* presentó un número mayor de mordeduras en el caso de las moscas, en contraste con las hormigas ($U=139.5$, $p<0.05$) (Fig. 9B). La comparación entre ambas especies mostró diferencias respecto al número de mordeduras entre hormigas ($U=211$, $p<0.05$), pero no entre moscas ($U=51$, $p=0.3$)

A)





B)

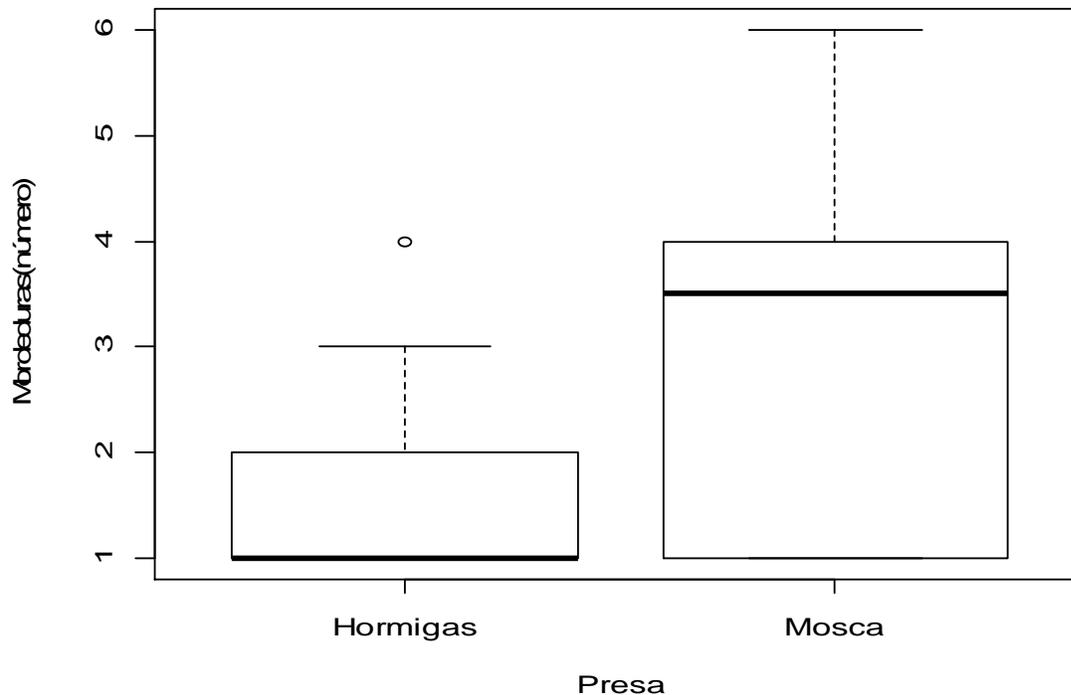


Figura 9. A) Número de mordeduras de *O. navus* frente a los distintos tipos de presa. B) Número de mordeduras de *O. concinnus* frente a hormigas y moscas.

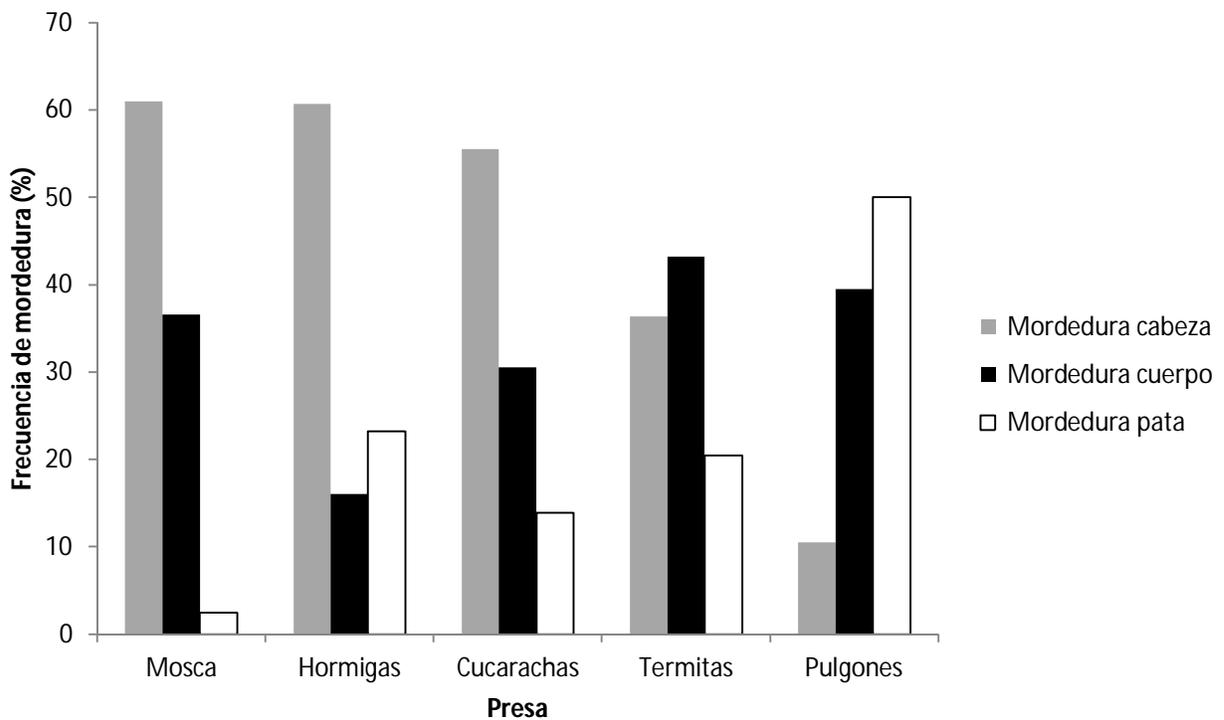
El número total de mordeduras varió en el sitio del tagma del cuerpo de las diferentes presas (Figura10A). La cabeza fue mordida con una frecuencia significativamente mayor en el caso de las moscas ($\chi^2_2=21.26$, $p<0.05$), hormigas ($\chi^2_2=19.13$, $p<0.05$) y cucarachas ($\chi^2_2=9.5$, $p<0.05$), mientras que las termitas fueron mordidas con mayor frecuencia en el abdomen aunque no se presentaron diferencias significativas ($\chi^2_2=3.5$,



$p=0.16$) y los pulgones con una frecuencia significativamente mayor en las patas ($\chi^2_2=9.5$, $p<0.05$).

En el caso de *O. concinnus*, se encontró de manera similar una frecuencia de mordeduras significativamente mayor en la cabeza de hormigas ($\chi^2_1=5.8$, $p<0.05$) y moscas ($\chi^2_1=18.6$, $p<0.05$), esto se ilustra en la figura 10B.

A)



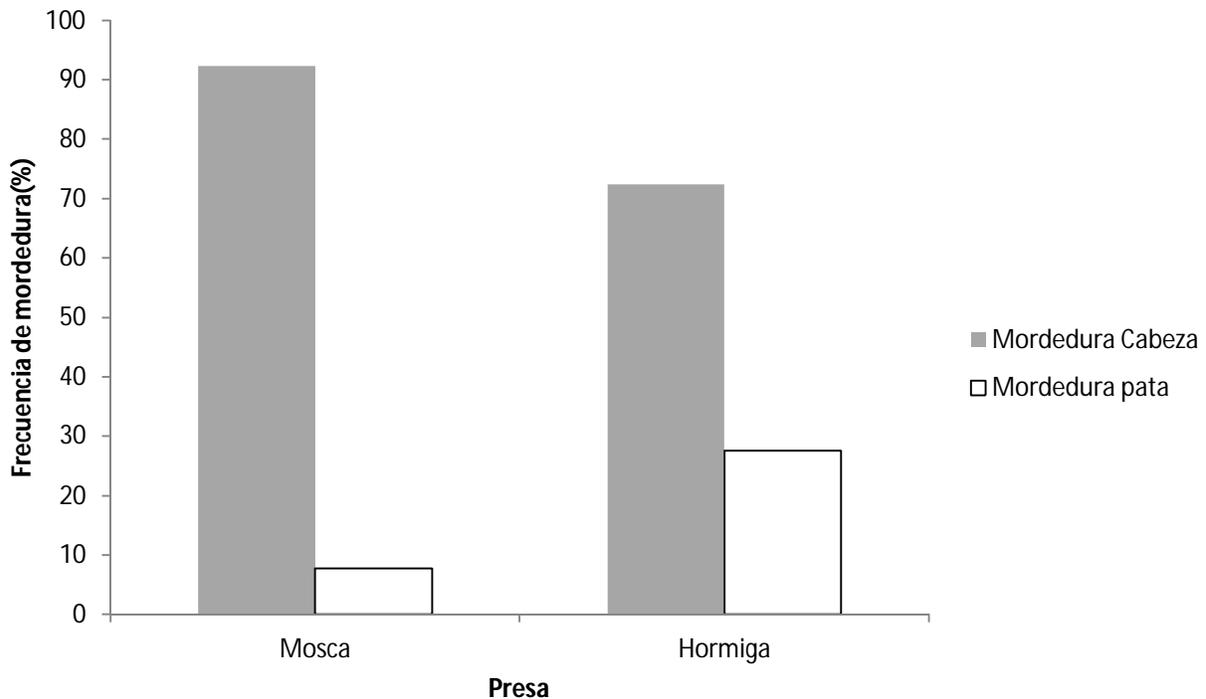
**B)**

Figura 10. Frecuencia de Mordeduras en las diferentes zonas corporales en A) *O. concinnus* y B) *O. navus*.

Cuando se comparó la frecuencia de mordeduras sobre las distintas presas, no se encontraron diferencias significativas sobre hormigas ($\chi^2_1=0.17$, $p=0.91$) ni moscas ($\chi^2_1=0.37$, $p=0.54$).

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en el presente estudio, demuestran que ambas especies del género *Oecobius* son capaces de capturar y consumir una amplia gama de presas, además de hormigas, lo cual podría sugerir un comportamiento predador versátil en



estas arañas. Sin embargo, el repertorio comportamental de la predación fue bastante reducido en comparación con otras especies que consumen hormigas y no se especializan sobre éstas, como fue demostrado en *Metepeira* sp, por Viera (1986), *Theridion evexum* por Martins et al. (2005) y *Achearanea cinnabarina* por Japyassú & Gonçalves-Jotta (2005). Aunque el repertorio comportamental puede presentar variaciones causadas por el observador, en donde algunos estudios pueden presentar descripciones más detalladas, en el presente trabajo se discriminó en el mayor detalle posible el comportamiento predador de ambas especies de *Oecobius*. Adicionalmente, los resultados obtenidos en el presente estudio coinciden con los descritos por Setenská et al (en prensa) sobre el comportamiento de captura de poblaciones portuguesas de *O. navus* sobre 10 tipos de presas.

Aunque el reducido repertorio comportamental es característico de especies estenófagas, es posible encontrar algunas especies generalistas con repertorios reducidos que son capaces de variar el orden en que ocurren los comportamientos. Este podría ser el caso de *O. navus*, donde la araña mostró una tasa de aceptación similar frente a los distintos tipos de presa suministrados, incluso cuando éstos no formaran una parte importante en su dieta como es el caso de las cucarachas y las termitas.

En el caso de *O. concinnus*, se presentaron resultados diferentes a los encontrados por *O. navus*, en donde la aceptación se presentó sólo sobre animales que originalmente componían su dieta como lo fueron hormigas y moscas, con una marcada preferencia



sobre las hormigas. Estos resultados indican que la especie de zona templada, en este caso *O. navus*, presenta una menor selectividad sobre las presas a nivel de laboratorio, siendo capaz de consumir presas que habitualmente no forman parte de su dieta, como cucarachas y termitas. En el caso de *O. concinnus*, las arañas fueron capaces de reconocer y consumir sólo las presas que formaban parte de su dieta, confirmando las observaciones realizadas acerca de la composición de la dieta (capítulo 1). Lo anterior, coincide con las predicciones generadas por Pekár et al (2011), quienes sugirieron que las arañas de zonas templadas presentan una menor amplitud trófica con respecto a las especies de zonas tropicales y por ende una menor selectividad sobre los distintos tipos de presa pues habitan en zonas con una menor estabilidad climática, con una oferta fluctuante de presas. A pesar de lo anterior no se presentaron diferencias significativas respecto a la tasa de aceptación en ambas especies, lo cual sugiere que las hormigas representan uno de los principales ítems alimenticios en la dieta de ambas especies

La secuencia de captura confirma los resultados observados en las tasas de aceptación para ambas especies en donde las arañas mostraron estrategias de captura variables según el tipo de presa, a excepción de las termitas, en donde *O. navus* mostró una estrategia de captura poco estereotipada. Para presas que representaban una baja peligrosidad para la araña como las moscas y cucarachas (Viera, 1995; Japyassú & Viera, 2002) las arañas efectuaron un comportamiento alternativo de envoltura que podía realizarse a través del giro o el IV par de patas seguido por la mordedura. Posiblemente el hecho de que las moscas y cucarachas se muevan



rápida y continuamente, sea la causa de que la araña muerda y envuelva las presas repetidamente, como se registró en otras arañas como *Alpaida alticeps* y *M. seditiosa* frente a este tipo de presa (Viera, 1995a). En estos casos, la araña mordía y envolvía repetidamente la presa con el fin de reducir su movilidad y por ende su probabilidad de escape. La envoltura seguida de mordeduras en repetidas ocasiones pudo realizarse debido a que las moscas y cucarachas carecen de defensas mecánicas y químicas a diferencia de las hormigas. En contraste, la estrategia de captura frente a hormigas fue distinta, pues la araña mordió a la hormiga con mayor frecuencia sólo después de haber girado sobre ésta. El giro alrededor de la presa es un mecanismo que evita el contacto de la presa con el cuerpo de la araña, lo anterior resulta especialmente útil para evitar mordidas por parte de ésta. Según Eberhard (1992), la necesidad de mantener el cuerpo alejado de la presa es tan importante para algunas arañas que puede ser una posible explicación para que las arañas de la familia Pholcidae hayan desarrollado patas excepcionalmente largas en comparación con otras familias. Una estrategia de captura similar a la registrada en *O. concinnus* se presenta en arañas de la familia Araneidae, en donde el comportamiento de captura frente a las hormigas se realiza envolviéndolas antes con el fin de evitar cualquier posible contacto con las mandíbulas o el aguijón (Bristowe, 1941; Viera, 1995a).

Para la captura de los pulgones, *O. navus* mostró un comportamiento repetido de envoltura, seguido frecuentemente por la espera. Esto se puede deber al hecho de que los pulgones permanecían inmóviles durante la captura por lo que la araña frecuentemente tuvo que esperar una vez que estos dejaron de moverse, utilizado



probablemente como táctica de comportamiento antipredador, también registrado en moscas (Hays, 1985). Las presas permanecen inmóviles para confundir a las arañas como objetos inanimados o presas muertas, a los efectos de ser descartadas. En el caso de las termitas, las arañas mostraron un comportamiento de captura muy variable sobre este tipo de presa, lo que sugiere que pese a que las arañas son capaces de capturarlas y consumirlas, el no estar familiarizadas con éstas genera que tengan secuencias de captura aleatorias. Lo anterior no se esperaba, puesto que algunos autores como Pekár (2004), sugieren que las hormigas se comportan de manera semejante a las termitas, sin embargo no ocurrió en este estudio puesto que las termitas presentaban largos tiempos de inmovilidad una vez comenzaban a ser envueltas, diferente a las hormigas que estaban moviéndose continuamente y tratando de defenderse con las mandíbulas. En el caso de las cucarachas, pese a no ser una presa común en la dieta de *O. navus*, el hecho de comportarse de manera semejante a las moscas puede haber explicado por qué las arañas emplearon un comportamiento de captura similar sobre ambos tipos de presas, como fue demostrado por Viera (1995b), quien encontró que las arañas presentan un repertorio limitado de conductas frente a diferentes tipos de presas y las ejecutan dependiendo de los diferentes tamaños y mecanismos defensivos de las éstas.

Las arañas de la especie *O. concinnus*, mostraron secuencias de captura diferentes según el tipo de presa. El comportamiento de captura sobre las moscas fue similar a *O. navus* en donde las arañas muerden de manera repetida a las moscas tras envolverlas girando sobre éstas o utilizando la pata IV. En contraste, el comportamiento de captura



de las hormigas, presentó una mayor frecuencia entre las mordeduras, la espera y las dos formas de envoltura que fueron el giro y la pata IV. Como en el caso de *O. concinnus* lo anterior puede deberse a evitar el contacto con las mandíbulas de las hormigas, que pueden no sólo ocasionarle heridas, sino cortar la tela, su costoso medio de captura y vida.

Los tiempos de inmovilización frente a los distintos tipos de presa mostraron diferencias significativas. Se encontró que el tiempo de inmovilización fue significativamente mayor en el caso de pulgones, y termitas. Como en el caso de la secuencia de captura, el hecho de consumir una presa con la que la araña no se encuentra familiarizada y la prolongada quietud de los pulgones podrían explicar el hecho de que los tiempos de inmovilización de estas presas sean mayor al de las demás. Aunque no se encontraron diferencias significativas entre los tiempos de inmovilización de hormigas con moscas y cucarachas, el hecho de que las arañas hayan sido capaces de someter una presa peligrosa en tiempos semejantes a los de una presa no peligrosa, sugiere una alta efectividad sobre las hormigas, producto quizás de una especialización durante el tiempo. De manera semejante *O. concinnus* presentó un menor tiempo de inmovilización sobre las hormigas en relación con las moscas, demostrando así una mayor eficacia predadora sobre este tipo de presas. Los estudios comparativos a nivel del tiempo de inmovilización de presas como hormigas y moscas son reducidos y se han enfocado básicamente en arañas de las familia Araneidae, sin embargo al utilizar como modelo estas arañas generalistas se ha demostrado que los tiempos de inmovilización sobre las moscas son más reducidos que los que ocurren sobre las



hormigas (Viera, 1995), por lo que son consideradas como una presa poco usual para arañas que no presenten adaptaciones para su consumo (Viera, 1995a).

Aunque las hormigas utilizadas para comparar los tiempos de inmovilización entre ambas especies de *Oecobius* son distintas y no se encuentran relacionadas a nivel taxonómico, presentan ciertas características que las hacen similares como el rango de tamaño, la morfología (antenas largas y mandíbulas como principal mecanismo de defensa) y un comportamiento errático en ambos casos (Loke & Yang-Lee, 2004; Warner & Scheffran, 2003). A pesar de lo anterior, el hecho de que *O. concinnus* haya inmovilizado a las hormigas en un menor lapso de tiempo, indica una mayor eficacia de captura sobre este tipo de presa posiblemente causado por el hecho de que esta presa se consume con mayor frecuencia. Las moscas que son consumidas en una menor proporción por ambas especies, fueron sometidas en tiempos similares.

El número de mordeduras es considerado como un parámetro útil para determinar cuán efectivo es el comportamiento de captura de las arañas sobre distintos tipos de presa, debido a que un bajo número de mordeduras, acompañado de un tiempo de inmovilización reducido indica que el veneno de la araña es muy efectivo sobre la presa y además es capaz de evitar las defensas mecánicas y fisiológicas de la presa (Pekár & Lubin, 2009; Wigger et al., 2002). En el caso de *O. navus* no se presentaron diferencias significativas a nivel del número de mordeduras sobre los distintos tipos de presa. Aunque se esperaba que el tiempo de inmovilización y el número de mordeduras fuera menor para el caso de las hormigas, no fue posible demostrar esto, lo que



sugiere que el veneno de *O. navus* es efectivo frente a una amplia gama de presas. Pese a ello, este mecanismo le permite someter a presas peligrosas como las hormigas en el mismo tiempo y con el mismo número de mordeduras necesarias para las presas no peligrosas. Lo anterior es un hecho bastante curioso en las arañas, puesto que las hormigas son habitualmente consideradas como presas peligrosas, en el caso de otras especies del género *Oecobius* se ha encontrado que las hormigas son capaces de mutilar a las arañas, disminuyendo así su éxito de captura teniendo en cuenta que el cuarto par de patas es fundamental en la captura de presas (Glatz, 1967). Esto supone que pese a que si bien las hormigas son presas superabundantes, no son explotadas de manera frecuente por las arañas y otros invertebrados depredadores como los mántidos, que también pueden ser mutilados al intentar capturar las hormigas (Pekár, 2009; Nelson et al., 2006).

La alta frecuencia de mordeduras en la cabeza de hormigas, moscas y cucaracha podría explicar los menores tiempos de inmovilización de este tipo de presa, pues muchas arañas buscan inyectar directamente el veneno de los principales centros nerviosos, en este caso la región cefálica de los insectos contiene el “cerebro” lo que una mordedura en dicha zona le permitiría a la araña paralizar a la presa en menor tiempo (Oliveira- Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2002), de manera análoga a como los felinos muerden la garganta de sus presas (Curio, 1976; Eibl-Eibesfeldt, 1975). En el caso de las termitas y pulgones las mordeduras se presentaron en zonas como el abdomen y los apéndices lo que podría explicar porque los tiempos de inmovilización fueron mayores para estas presas. En el caso de *O. concinnus*, las observaciones



respaldaron los resultados esperados, en donde las arañas mostraron los menores tiempos de inmovilización y menor número de mordeduras frente a las hormigas en contraste con las moscas, indicando así una mayor eficiencia en la captura de este tipo de presas. De manera semejante la mayor frecuencia de mordedura en estas arañas se presentó en las regiones cefálicas de las moscas y hormigas indicando que los reducidos tiempos de inmovilización de ambas presas podrían estar causados por ello. A pesar de lo anterior, no se presentaron diferencias significativas respecto a la frecuencia de mordidas por las diferentes regiones corporales, entre las presas comunes (hormigas y moscas) a ambas especies. Lo anterior sugiere, puede sugerir que a pesar de presentar mayores tiempos de inmovilización en el caso de las hormigas, *O. navus* es capaz de dosificar el veneno de manera similar a como ocurre en *O. concinnus* y puede ser explicado a partir de la hipótesis de la optimización de veneno (Wigger et al., 2002)

Los resultados obtenidos a partir del análisis etológico podrían sugerir que *O. navus* no es una araña especialista de hormigas, mientras que *O. concinnus* sí. Sin embargo, estos resultados deben ser interpretados con cuidado de acuerdo con Jackson & Cross (2011) la generalización en ecología que afirma: “The jack-off all trades is the master of none” ha sido considerada como una realidad absoluta, sin embargo pueden presentarse casos de especialización de un organismo sobre múltiples tipos de presa, por lo cual la distinción entre un organismo especialista y generalista se torna complicada. Con base en esto, si *O. navus* es una araña generalista, aún falta investigar porque incluye de manera tan frecuente a las hormigas en su dieta.



Posiblemente el consumo de hormigas y el especialismo trófico en esta araña no se evidencien a nivel etológico sino fisiológico. Teniendo en cuenta esta premisa el capítulo siguiente se enfocará en determinar las ventajas que las hormigas como presas, proveen en diferentes aspectos del fitness de *O. navus*.



CAPÍTULO 3: EFECTO DE LA DIETA EN LA HISTORIA DE VIDA DE
OECOBIUS NAVUS



INTRODUCCIÓN

La teoría del forrajeo óptimo predice que los organismos consumirán los ítems que les representen una mayor ganancia en términos energéticos y que además tengan un incremento directo en su fitness (Sih & Christensen, 2001; Mayntz et al., 2009). Este parámetro ha sido ampliamente explorado en organismos carnívoros en términos de los tiempos de manipulación frente a diferentes tipos de presa, así como también a nivel de otros parámetros, como las preferencias alimentarias. Sin embargo, estas aproximaciones no siempre son las más apropiadas cuando se desea estimar el efecto de diferentes tipos de presa sobre el fitness de un predador. Un ejemplo claro de esto se presenta en la araña *Portia* sp., en donde pese a preferir otras arañas como principal fuente alimentaria, veían reducido su fitness cuando se alimentaban únicamente de este tipo de presa (Li & Jackson, 1997). Lo anterior, indica que las aproximaciones fisiológicas son necesarias además de las etológicas o morfológicas cuando se desea evaluar el valor de un tipo particular de presa en la dieta de un predador (Pekár & Toft, 2009; Řezáč & Pekár, 2007).

Algunos estudios se han enfocado en determinar los tiempos de desarrollo, tasas de supervivencia, crecimiento y reproducción de los predadores cuando se someten a diferentes regímenes alimenticios, principalmente basados en dietas monófagas y polífagas. Los resultados obtenidos de estas aproximaciones indican resultados coincidentes con el comportamiento de predadores estenófagos y eurífagos, puesto que los primeros presentan mayores tasas de supervivencia y menores tiempos de



desarrollo en dietas monófagas (Pekár & Toft, 2009; Pekár et al., 2008), mientras que los segundos se desarrollan y sobreviven mejor bajo dietas polífagas (Lomborg & Toft, 2009). Estos resultados sugieren que los predadores eurípagos necesitan balancear su dieta a partir de los nutrientes obtenidos de varias presas, mientras que los predadores estenófagos son capaces de realizar este balanceo nutricional a partir del consumo de un único tipo de presa (Pekár et al., 2010). El estudio de las tablas de vida, se convierte entonces en una herramienta fundamental para analizar el especialismo trófico de un organismo (Fawki et al., 2001; Bilde & Toft, 2000, 2001).

Los predadores que se alimentan de hormigas, han sido de interés particular debido a que estas presas presentan defensas mecánicas y físicas que las convierten en un recurso difícil de explotar (Holldobler & Wilson, 1990). Las adaptaciones de los predadores que consumen este tipo de presa son evidentes a nivel morfológico, como el caso de los cerdos hormigueros en los mamíferos (Reiss, 2001) y los lagartos espinosos en los reptiles (Montanucci, 1989). Sin embargo, además de adaptaciones morfológicas es posible encontrar adaptaciones fisiológicas extremas como el de las ranas de la familia Dendrobatidae, las cuales no sólo se alimentan principalmente de hormigas durante su etapa adulta, sino que además son capaces de procesar los alcaloides encontrados en las toxinas de las hormigas como principal mecanismo de defensa (Saporito et al., 2004)

En el caso de las arañas, las adaptaciones más estudiadas para la mirmecofagia han sido principalmente etológicas (Pekár, 2004 y 2009). Sin embargo, reciente evidencia



ha demostrado que las arañas de la familia Zodariidae presentan mejores tasas de desarrollo cuando se les alimenta bajo una dieta monófaga de hormigas en comparación con otro tipo de dietas (Pekár & Toft 2009). Dado que *O. navus* es considerada como una araña especialista de hormigas (Glatz, 1967) y que nuestros resultados previos ponen en duda dicha afirmación (capítulo 1 y 2), el presente estudio tuvo como objetivo analizar el tiempo y tasa de supervivencia de la araña *O. navus* frente a diferentes dietas, en donde una de las evaluadas tuvo en cuenta las hormigas como principal tipo de presa. Se seleccionó esta especie teniendo en cuenta que presenta una mayor amplitud trófica que *O. concinnus* tanto a nivel de campo como de laboratorio, a pesar de mostrar una marcada preferencia sobre las hormigas. Los resultados encontrados en el presente estudio, serán contrastados con los registros de Miyashita (1992), quien analizó el desarrollo de *O. annulipes* y encontró que esta especie presentaba entre cinco y seis estadios de desarrollo y el tiempo de maduración descrito está entre los 295 y 335 días.

Con base en lo anterior, nuestra hipótesis de trabajo sugiere que con base en el marcado consumo de hormigas y los previos registros de mirmecofagia en otras arañas de este género, *O. navus* se desarrollará mejor en términos de un mayor porcentaje supervivencia y menor tiempo de desarrollo en aquéllas dietas que incluyan a las hormigas como presa.



OBJETIVOS

Objetivo general:

Determinar el efecto de dietas monófagas y polífagas sobre varios parámetros de la historia de vida de *O. navus*.

Objetivos específicos

- 1) Determinar la tasa de supervivencia de juveniles de *O. navus* frente a distintos tipos de dieta.
- 2) Determinar el tiempo de supervivencia de juveniles de *O. navus* frente a distintos tipos de dieta.
- 3) Comparar la tasa de crecimiento de los juveniles de *O. navus* sometidos a diferentes tipos de dieta.

MATERIALES Y MÉTODOS

Para determinar el efecto de la dieta sobre el desarrollo de *O. navus*, se utilizaron 60 individuos juveniles recién eclosionados (20 individuos por cada grupo) en tres tratamientos distintos de alimentación:



Dieta monófaga de moscas (DMM): En este grupo se utilizaron los individuos que fueron alimentados únicamente con moscas de la especie *Drosophila melanogaster*. Con el fin de facilitar la captura y alimentación de las moscas por parte de las arañas, se les removió las alas a los ejemplares que iban a ser suministrados.

Dieta monófaga de hormigas (DMH): En este tratamiento se alimentó a las arañas con hormigas de la especie *Brachymyrmex* sp.

Dieta polífaga (Dmix): En este tratamiento se alimentó a las arañas de manera alterna con las moscas y hormigas de las especies previamente mencionadas.

La selección de los tipos de presa se realizó teniendo en cuenta que 1) las hormigas de la especie *Brachymyrmex* sp. fueron registradas en observaciones preliminares como una de las presas consumidas en mayores proporciones por los juveniles de *O. navus*. Aunque los ejemplares más pequeños de *Pheidole* sp. eran potencialmente útiles como presas al ser consumidos por los adultos, observaciones preliminares indicaron que las arañas que eran alimentadas con esta especie de hormigas eran muertas o lastimadas, por lo cual no representaban un alimento adecuado para los juveniles. 2) Las moscas *Drosophila* sp. son muy utilizadas para la cría de varias especies de arañas, algunos autores sugieren que criadas en laboratorio presentan las condiciones nutricionales necesarias para que algunas especies de arañas eurípagas se desarrollen consumiéndola (Toft, 1999; Vanacker et al., 2004); 3) Se utilizaron presas de tamaños (entre 2 y 3mm) y pesos (Moscas: 0.00041g, Hormigas: 0.00028g) similares. En el



caso de esta última variable los datos obtenidos representan un aproximado del peso real de cada una tipo de presa, a falta de instrumentos que presentaran la precisión necesaria para pesar las presas, tanto las moscas (n=10) como las hormigas (n=12) fueron pesadas en una balanza Sartorius (120x0.1mg), el total del peso obtenido se dividió entre el número de individuos pesados. A pesar de las diferencias encontradas en cuanto al peso, las arañas lograron capturar ambos tipos de presa.

Las arañas de cada uno de los tratamientos fueron mantenidas bajo condiciones controladas de laboratorio (H.R.: $70 \pm 10\%$, Temperatura $25 \pm 5^\circ\text{C}$, fotoperíodo natural) y ubicadas individualmente en cajas de Petri, con suministro de agua dos veces por semana. Las arañas fueron alimentadas una vez por semana con las respectivas presas de cada tratamiento.

Tasa de supervivencia

Para analizar la tasa de supervivencia se registró el número de arañas que sobrevivían cada semana. Para esto se utilizó el método de “right censoring”, que considera el tiempo de supervivencia de los ejemplares y cuántos se encontraban vivos al finalizar el estudio. También considera el número de individuos que escaparon durante la realización del estudio (Allison, 1995).

Para el análisis de la tasa de supervivencia se realizó un seguimiento de las arañas dos veces por semana durante 90 días. En este tiempo se observaba si la araña se encontraba viva y si había consumido las presas suministradas, para lo cual se revisó



si la presa se encontraba envuelta con la seda de la araña y presentaba la cutícula translúcida, características que presentan las presas una vez consumidas.

El Análisis de la tasa de supervivencia se realizó mediante modelos paramétricos basados en la distribución Weibull, teniendo en cuenta que todos los datos fueron obtenidos mediante el método de “right censoring” que permite comparar entre la tasa de supervivencia de dos o más grupos (Crawley, 2007). Los análisis estadísticos y gráficos fueron analizados a través de los programas R 2.12 y Past 2.0.

Tiempo medio de supervivencia

Dentro de los parámetros que es posible obtener a partir del análisis de la tasa de supervivencia, se encuentran los tiempos medios de supervivencia. Este parámetro indica el tiempo en el que el 50% de los individuos se encontrarán vivos. A diferencia de otros análisis, la mediana es un valor mucho más útil que el promedio, ya que para estimar este último sería necesario conocer el tiempo total que sobrevivirían todos los individuos evaluados, lo cual no es posible puesto que en este análisis no se lleva el control completo del ciclo de vida de los ejemplares y además de lo, debe tenerse en cuenta que las tasas de supervivencia no presentan una distribución normal por lo general (Allison, 1995).

En el presente estudio se obtuvieron los tiempos de supervivencia observados y los estimados a partir de la tasa de supervivencia. Se compararon los tiempos de supervivencia observados para los diferentes grupos entre sí, repitiendo el mismo



procedimiento con los valores estimados. Posteriormente, se compararon los valores estimados con los valores observados mediante el test de Chi Cuadrado.

Efecto de la dieta en el tamaño y tiempo de muda

El efecto de la dieta en el tamaño de los ejemplares de *O. navus* fue evaluado midiendo el ancho y largo del prosoma. En el caso de la primera medida se tuvo en cuenta el ancho del prosoma entre los pares de patas dos y tres que es donde alcanza la mayor amplitud. Para el largo, se tomó la longitud del prosoma desde la parte posterior de los quelíceros hasta el inicio del pedicelo (Figura 11). El largo y el ancho se compararon entre el estadio anterior y posterior a la muda mediante un test pareado de Student en cada uno de los tratamientos. Sólo fueron considerados los grupos DMix y DMH que presentaron mudas, comparando los tiempos de muda con el test de t de Student. Los estadios de desarrollo se clasificaron de acuerdo con la propuesta de Miyashita (1992).

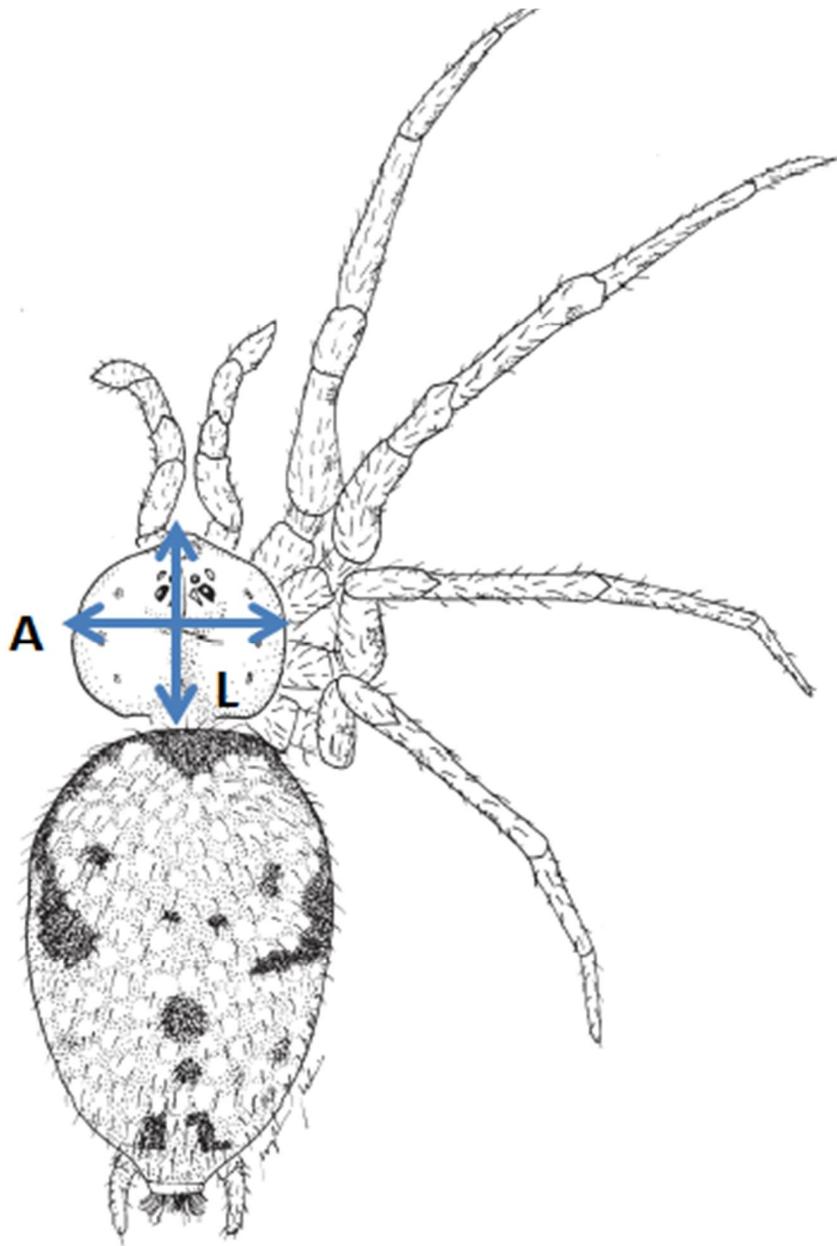


Figura 11. Ilustración de las medidas del ancho (A) y largo (L) del prosoma de *O. navus* (Modificado de Santos & Gonzaga, 2003)



RESULTADOS

Todas las arañas analizadas capturaron y consumieron las presas suministradas, hecho constatado al observar las presas envueltas en las revisiones periódicas, mencionadas en los Materiales y Métodos. Se produjeron tres escapes en la dieta mixta y uno en cada uno de los otros dos tratamientos.

Tasa de supervivencia

Todas las curvas de supervivencia encontradas presentaron el modelo escalonado tipo III (Figura 12). La tasa de supervivencia fue significativamente diferente ($\chi^2_2=38.66$, $p<0.05$). La tasa de supervivencia del grupo DMM fue significativamente menor en relación con los demás grupos evaluados con ningún ejemplar vivo al finalizar el estudio (0%). Este valor estuvo seguido por la tasa de supervivencia de las arañas del grupo DMix (12%), mientras que las arañas del grupo (DMH) presentaron las mayores tasas de supervivencia (55%). Pese a lo anterior, sólo se encontraron diferencias significativas entre los grupos DMM y DMix ($\chi^2_1=2.103$, $p<0.05$) así como entre DMM y DMH ($\chi^2_1=5.03$, $p<0.05$). No se presentaron diferencias significativas entre los grupos DMH y DMix ($\chi^2_1=0.6$, $p=0.172$).

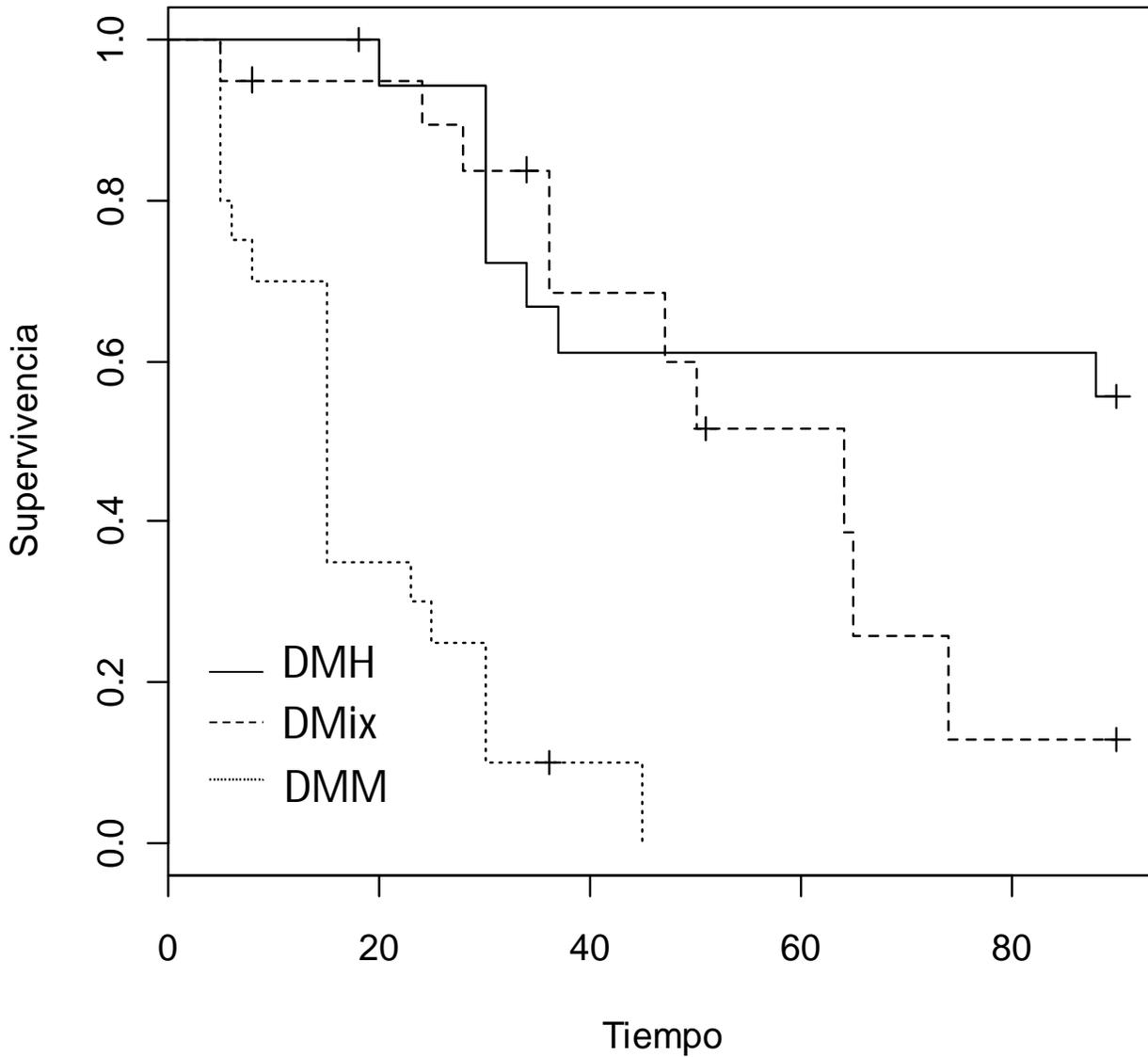


Figura 12. Curvas de supervivencia (%) de *O. navus* a lo largo del tiempo (Días) sometida a tres tipos de dieta (DMH=Dieta monófaga de hormigas, DMIX=Dieta mixta, DMM=Dieta monófaga de moscas).



Tiempos medios de supervivencia

Los tiempos medios de supervivencia presentaron una tendencia semejante a la encontrada en las tasas de supervivencia, en donde los tiempos promedio estimados de supervivencia son mayores en el grupo DMH, seguido por el grupo DMix y el grupo DMM (Tabla 1).

Tabla 1. Tiempos medios observados y estimados de supervivencia de *O. navus* sometida a tres tipos de dieta

Grupo	DMH	Dmix	DMM
Tiempo observado (días)	89	36	15
Tiempo estimado (días)	117.65	67.39	20.67

Se presentaron diferencias significativas ($\chi^2_2=62.3$, $p<0.05$) en los tiempos medios de supervivencia del grupo DMH que fueron significativamente mayores en comparación con el grupo DMix ($\chi^2_1=22.4$, $p<0.05$) y el grupo DMM ($\chi^2_1=62.3$, $p<0.05$). De manera semejante se presentaron diferencias significativas entre los tiempos medios estimados ($\chi^2_2=68.6$, $p<0.05$), donde el tiempo medio de supervivencia del grupo DMH fue significativamente diferente al del grupo DMix ($\chi^2_1=62.3$, $p<0.05$) y DMM ($\chi^2_2=68.5$, $p<0.05$). Se presentaron también diferencias significativas entre los tiempos estimados de supervivencia de los grupos DMix y DMM ($\chi^2_2=25.6$, $p<0.05$).



Aunque los tiempos estimados de supervivencia fueron mayores en todos los casos cuando se les comparaba con los tiempos observados, no se presentaron diferencias significativas entre éstos ($\chi^2_2=1.98$, $p=0.32$).

Efecto de la dieta en el tamaño y tiempo de muda

En los grupos evaluados sólo un porcentaje de los individuos mudó. En el caso del grupo DMix sólo el 20% de los individuos pasaron a segundo estadio, mientras que en el grupo DMH se registraron cambios de estadio en el 35% de los individuos. Ningún evento de muda se registró en el grupo DMM.

No se presentaron diferencias significativas entre los grupos DMH y DMIX a nivel del largo del prosoma ($t_{38}=0.74$, $p=0.41$) obteniéndose tamaños similares en ambos grupos (DMH: $\bar{x}=0.38\pm 0.02\text{mm}$; DMix: $\bar{x}=0.40\pm 0.04\text{mm}$). La misma tendencia se observó en el ancho, donde no se encontraron diferencias significativas ($t_{38}=1.5$, $p=0.13$) y se presentaron tamaños similares durante el primer estadio (DMH: $\bar{x}=0.309\pm 0.04\text{mm}$; DMix: $\bar{x}=0.319\pm 0.03$). Para la estimación de los cambios en el tamaño del prosoma durante el segundo estadio o instar de desarrollo encontrado extraoteca, se utilizaron únicamente las medidas correspondientes al ancho, debido a que no se observaron diferencias significativas a nivel del largo (DMH: $t_{12}= 2.29$, $p=0.06$; DMix: $t_6=2.90$, $p=0.06$) pero sí en el ancho en ambos grupos (DMH: $t_{12}=3.015$, $p<0.05$; DMix: $t_6=4.45$, $p<0.05$), con un incremento en el tamaño del ancho en ambos grupos.



Se evaluó entonces, la longitud del ancho del prosoma en ambos grupos durante el segundo estadio en donde se encontraron diferencias significativas ($t_9=2.94$, $p<0.05$), donde la longitud del grupo DMIX ($\bar{x}=0.50\pm 0.02\text{mm}$) fue mayor a la del grupo DMH ($\bar{x}=0.45\pm 0.04\text{mm}$) (Figura 13).

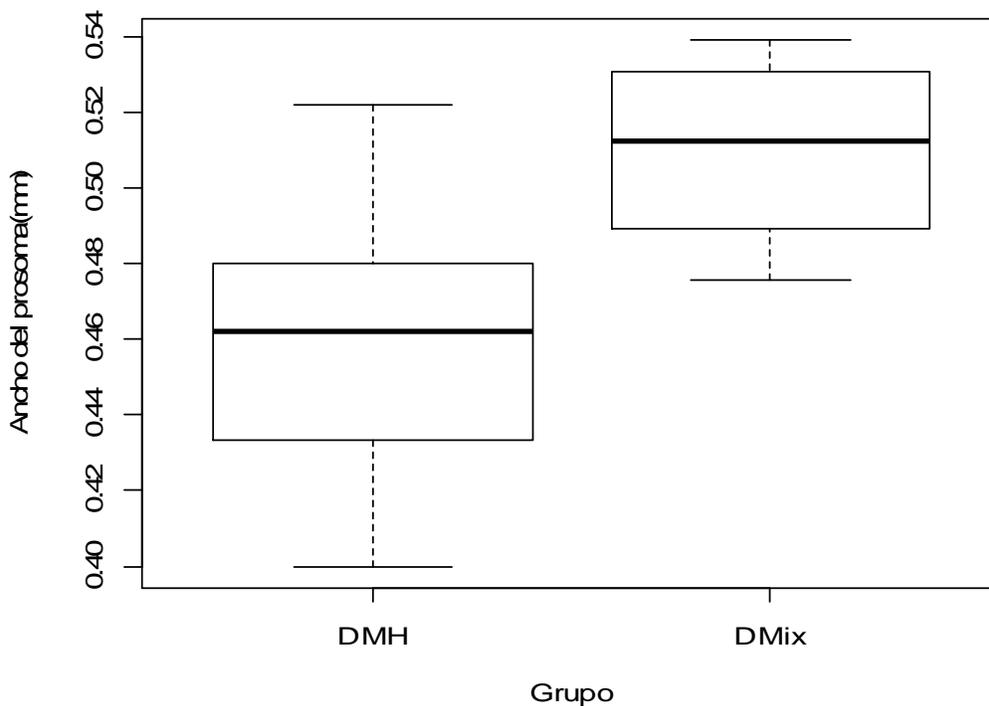


Figura 12. Ancho del prosoma en el segundo estadio de *O. navus* sometidas a dos tipos de dieta (DMIX=Dieta mixta, DMH=Dieta monófaga de hormigas)

No se encontraron diferencias significativas ($t_9=0.37$, $p=0.70$) cuando se evaluó el tiempo de desarrollo de ambos grupos (Fig. 13) aunque, el tiempo promedio del grupo DMH ($\bar{x}=39.8\pm 4$ días) fue ligeramente mayor al del grupo DMIX ($\bar{x}=39\pm 2.5$ días).

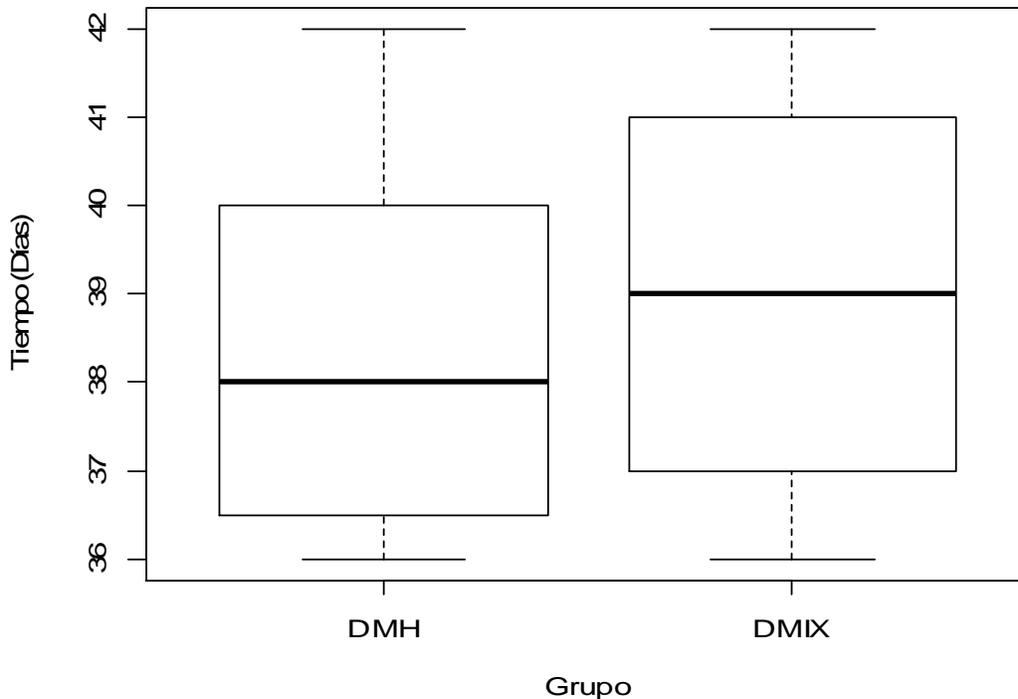


Figura 13. Tiempo de desarrollo de *O. navus* sometida a dos tipos de dieta (DMIX=Dieta mixta, DMH=Dieta monófaga de hormigas)

DISCUSIÓN

La tasa de supervivencia es uno de los parámetros más importantes en la historia de vida de un animal (Begon et al., 2006). La relación de este parámetro con el tipo de dieta consumido por un animal, es un estimador ampliamente utilizado para determinar el especialismo trófico de un organismo pues refleja las adaptaciones fisiológicas para el consumo de un determinado tipo de presa como ha sido demostrado en una amplia gama de invertebrados predadores (Kyneb & Toft, 2004; Toft & Wise, 1999; Fawki et al., 2003). El hecho de que las arañas alimentadas con dietas a base de hormigas



presentaran mayores tasas de supervivencia refleja el mayor valor nutricional de esta presa sobre las demás, pues aunque no se presentaron diferencias significativas con relación a las dietas mixtas, la diferencia a nivel de ambos porcentajes estuvo cercana a la significación, posiblemente aumentando el número de la muestra utilizada se habrían detectado diferencias significativas entre ambos grupos. La diferencia entre los grupos de dietas mixtas y dietas monófagas de hormigas fue bastante marcada en relación con la dieta monófaga de moscas, ya que al finalizar el estudio ninguno de los individuos sometido a este tipo de dieta sobrevivió.

Una tendencia semejante ocurrió en los tiempos medios de supervivencia, los cuales respaldan los resultados obtenidos para la tasa de supervivencia pues las arañas sometidas a las dietas de hormigas fueron las que presentaron los mayores tiempos medios de supervivencia, tanto observados como estimados, seguidos por las arañas sometidas a dieta mixta y finalmente por la dieta monófaga de moscas reflejando nuevamente que el valor nutricional que las hormigas le confieren a las arañas es superior en comparación con las otras dos dietas. Pese a que los tiempos medios estimados de supervivencia fueron mayores en comparación con los tiempos medios observados, las diferencias encontradas entre ambos puede deberse al hecho de que varios ejemplares escaparon durante la realización del experimento, lo cual puede haber sesgado los resultados obtenidos. Sin embargo, una de las ventajas de analizar las tablas de vida mediante la distribución Weibull consiste en el hecho de que tiene en cuenta los individuos que escapan a lo largo del estudio, haciendo así más precisos los análisis. (Pekár, com.pers.).



Se presentó un bajo número de individuos que pasaron al segundo estadio, excepto en el grupo de arañas sometidas a la dieta monófaga de moscas, de las cuales ningún ejemplar mudó. Aunque las moscas son consideradas como una presa de calidad intermedia, por lo general producen elevadas tasas de desarrollo en las arañas en sus primeros estadios de desarrollo (Toft, 1999; Vanacker et al., 2004), a esto se suma que en el presente estudio las moscas presentaron pesos mayores a los registrados en hormigas, lo cual sumado a su falta de mecanismos defensivos implicaba que las arañas podría aprovecharla mejor. Sin embargo, este no fue el caso para *O. navus*, sugiriendo así la falta de mecanismos fisiológicos en esta araña para aprovechar este tipo de presa. Las dietas mixtas o polífagas son aquellas en donde las arañas eurípagas se desarrollan mejor, sin embargo en el caso de *O. navus*, el porcentaje de arañas que pasó a segundo instar fue menor en relación con el porcentaje de arañas que pasó al segundo instar en el grupo de las arañas sometidas a dietas monófagas de hormigas, confirmando el hecho de que la dieta monófaga de hormigas era también la mejor para el desarrollo de las arañas al menos en los primeros estadios ninfales extraoteca observados.

Las diferencias en el ancho del cefalotórax reflejaron diferencias significativas entre ambos grupos (DMH y DMix) indicando un mayor ancho de prosoma para las arañas alimentadas en la dieta mixta. El mayor tamaño en el prosoma o en otras estructuras, está relacionado con un mayor fitness al influir directamente sobre el éxito reproductivo, la dieta mixta podría conferir ventajas a nivel de tamaño a los individuos de *O. navus* y



por ende mejorar su fitness, sin embargo generar conclusiones a partir del reducido número de ejemplares que pasaron a segundo instar en este tratamiento es arriesgado. En el presente estudio, no fue posible llevar a todas las arañas a etapa adulta y conocer su sexo. En algunas especies de arañas en donde el dimorfismo sexual es muy marcado los machos presentan menores tamaño de prosoma en comparación con las hembras desde las primeras etapas (Blackenhorn et al., 2007), sin embargo, este no es el caso para *O. navus* ya que los ejemplares de esta especie no presentan un dimorfismo sexual marcado (Santos & Gonzaga, 2003). Lo anterior fue confirmado en los tamaños iniciales en donde no se presentaron diferencias significativas entre ambos grupos.

Los predadores eurípagos presentan mayores tasas de desarrollo cuando se alimentan con dietas a base de varios ítems alimenticios, debido a que balancean mejor sus nutrientes (Toft, 1999). Esto se ha demostrado en varias especies de invertebrados predadores eurípagos, los cuales ven mejorado su fitness bajo diferentes parámetros como la tasa y tiempo medio de supervivencia, tiempo de desarrollo, tamaño, tasa de oviposición y éxito en el cortejo (Bilde & Toft, 2001). Aunque este aspecto ha sido poco explorado en predadores estenófagos, los resultados obtenidos en algunos insectos y arañas, sugieren que las dietas mixtas tienen el efecto inverso que en los predadores generalistas, reduciendo el fitness de estos organismos (Albuquerque et al., 1997), mientras que las dietas monófagas en donde se incluye el ítem alimenticio sobre el cual se especializan los organismos, le confieren a los predadores estenófagos un incremento en su fitness (Pekár & Toft, 2009; Řezáč, & Pekár, 2007). En el caso de *O.*



navus la dieta monófaga de hormigas mostró ser superior a las demás con un incremento notable en varios aspectos de la historia de vida del animal como la tasa de supervivencia, tiempo medio de supervivencia, desarrollo y el tamaño. Desafortunadamente, no existen más estudios acerca del desarrollo en arañas de esta especie, que permitan establecer comparaciones con los resultados obtenidos en el presente estudio. El único trabajo relacionado fue realizado por, Miyashita (1992), quien fue capaz de criar a las arañas bajo una dieta apropiada para predadores polífagos, basada en la combinación de colémbolos y moscas *D. melanogaster*. Aunque lo anterior podría sugerir que *O. annulipes* es una araña polífaga, estudios comparativos con otros tipos de arañas de esta familia serían necesarios para determinar esto.

Los resultados obtenidos en el presente estudio, son similares a los que se presentan en arañas altamente especializadas como algunas de la familia Zodariidae, las cuales no sólo se desarrollan y sobreviven mejor en dietas que se encuentran compuestas por hormigas (Pekár & Toft, 2009; Pekár et al., 2008). Aunque *O. navus* es capaz de consumir varios tipos de presas, las dietas en donde se incluyen las hormigas resultan superiores a aquéllas en donde normalmente se desarrollan mejor las especies polífagas. Aunque los ejemplares de *O. navus* nunca llegaron a la etapa adulta, los resultados obtenidos para la dieta monófaga de hormigas fueron superiores a los que a nivel de tasa de supervivencia y desarrollo en relación con los que se presentaron en las moscas *Drosophila* spp., a pesar de que cuando se alimentan con este tipo de presa las arañas eurífagas muestran mejores tasas de supervivencia y tiempos de



desarrollo durante los primeros estadios ninfales (Toft, 1999). Estos resultados sugieren especialismo al menos a nivel fisiológico para el consumo de este tipo de presas si se considera que las hormigas son consideradas como presas no palatables para una amplia gama de organismos, como aves, reptiles y mamíferos (Holldobler & Wilson, 1990). En el caso de los invertebrados, esto no es la excepción y muchas especies muestran una aversión sobre éstas, como ha sido demostrado en mantis (Nelson et al., 2006). En contraste, el hecho de que las arañas sean capaces de someter una presa como las hormigas en sus primeras etapas de desarrollo, respalda la hipótesis acerca de una posible especialización sobre este tipo de presa.



DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En el presente trabajo se analizó el especialismo trófico de dos arañas del género *Oecobius* de zona tropical y templada. Se realizaron tres aproximaciones, desde la perspectiva ecológica donde se evaluó: composición de la dieta, estudio etológico a través del análisis de las preferencias alimentarias y comportamiento predador en el caso de ambas especies y además se evaluó el efecto de la dieta en diferentes parámetros del fitness relacionados con la supervivencia y el desarrollo de la araña de zona templada (*O. navus*), que presentaba una mayor amplitud trófica a nivel de campo y laboratorio. De acuerdo con Jackson & Cross (2011) sólo un análisis que incluya estos parámetros es suficiente para encontrar el especialismo trófico en los organismos. Por ejemplo, el análisis de la dieta por sí sólo no revela nada acerca de los aspectos cognitivos relacionados en la captura de presas (Harland & Jackson, 2000), mientras que los experimentos de laboratorio no pueden ejecutarse apropiadamente sin tener una idea preliminar de lo que la araña realmente consume (Nelson & Jackson, 2011).

En el caso del presente estudio, se encontró que la especie de zona templada (*O. navus*) muestra una dieta más variada no sólo a nivel de campo, sino también en el laboratorio, en donde las arañas consumieron una gama más amplia de presas en relación con la especie de la zona tropical. Ambos parámetros están de acuerdo con las predicciones generadas para las especies de regiones templadas, las cuales deberán presentar una menor selectividad con base en la mayor inestabilidad de



recursos en estas zonas (Pekár et al., 2011). Pese a ello, se observó un marcado consumo sobre las hormigas por *O. navus* tanto en la dieta como a nivel de las tasa de aceptación, respaldado además porque el consumo de las hormigas presentó un incremento en diferentes parámetros de la supervivencia y desarrollo de *O. navus*. Esto indica que pese a no consumir siempre las hormigas, la inclusión de este tipo de presas en la dieta de *O. navus* posiblemente sea indispensable, de manera semejante a como ocurre en algunas ranas de la familia Dendrobatidae, las cuales pueden alimentarse de distintos tipos de presa, pero que necesitan de ciertos tipos de artrópodos para producir toxinas (Saporito et al., 2004). Sin embargo, es necesario aún, determinar como otros parámetros del fitness, por ejemplo el éxito reproductivo se ven afectados por la dieta.

En el caso de *O. concinnus*, el especialismo trófico es mucho más evidente y se refleja en el hecho de que estas arañas presentaron un marcado consumo de hormigas en condiciones de campo y laboratorio. Adicionalmente, el hecho de presentar menores tiempos de inmovilización y un menor número de mordeduras para someter una presa poco peligrosa como son las moscas, respalda esta observación.

De acuerdo con Setenská et al (en prensa), el consumo de hormigas por parte *O. navus*, puede ser consecuencia del especialismo trófico como ocurre en poblaciones de la serpiente *T. elegans* en donde ciertas poblaciones muestran adaptaciones no sólo fisiológicas sino además comportamentales para el consumo de diferentes presas (Britt et al., 2006). A pesar de lo anterior, en el presente estudio se encontró que el consumo de hormigas parece no ser único de la especie *O. navus*, sino que además se presenta



en otras especies como *O. concinnus*, por lo que posiblemente sea un fenómeno común dentro de la familia. De ser así, el consumo de hormigas podría ser la explicación al inusual comportamiento de captura de esta familia, presente sólo en otras arañas tejedoras especialistas en hormigas, como algunas arañas de la familia Theridiidae. En la familia Theridiidae se propone como hipótesis explicativa del comportamiento de captura (uniforme), consistente en envolver la presa antes de morderla independientemente del tipo de presa, que especies ancestrales habrían consumido presas peligrosas como hormigas que habrían tenido que envolver antes de consumir de tal manera que el contacto con la presa fuera mínimo (Japyassú& Caires, 2006).

Huseynov et al (2008) proponen al menos cinco categorías en las que se puede clasificar el consumo de hormigas por parte de las arañas: 1) Arañas que no aceptan hormigas, 2) arañas reluctantes a consumir hormigas (son arañas que consumen hormigas, pero presentan marcadas preferencias sobre otros tipo de presa), 3) arañas que consumen hormigas de manera indiscriminada (consumen o no hormigas y otros tipos de presa sin ningún tipo de selectividad), 4) arañas que prefieren comer hormigas de manera facultativa (arañas que prefieren incluir hormigas en su dieta pero pueden consumir otros tipos de presa) y 5) arañas que consumen hormigas de manera obligada (no aceptan otro tipo de presa diferente a las hormigas). Los resultados obtenidos para ambas especies sugieren que las arañas del género *Oecobius* estudiadas comparten características etológicas con las arañas que prefieren consumir hormigas de manera facultativa, sugiriendo que aunque se presenten otro tipo de



presas, las arañas preferirán a las hormigas, sin embargo, otros ítems pueden ser incluidos en su dieta. En el caso de *O. navus* la flexibilidad es mayor que en *O. concinnus* y consume una mayor diversidad de artrópodos, posiblemente causada por una mayor fluctuación en los recursos al encontrarse en una zona templada. No obstante, esta especie presenta marcadas adaptaciones fisiológicas y comportamentales para el consumo de hormigas, lo que indica la importancia de este grupo en la dieta de esta y otras especies de *Oecobius*. Aunque no se realizaron análisis relacionados con el desarrollo de *O. concinnus*, se esperaría una tendencia semejante a la encontrada en *O. navus* a nivel fisiológico para otras arañas de este género en donde la mirmecofagia haya sido registrada.

Futuros estudios, deberían enfocarse en determinar no sólo las relaciones filogenéticas de esta familia sino además en los hábitos alimenticios de las diferentes especies, Lo anterior permitirá determinar si el consumo de hormigas es un fenómeno generalizado en esta familia y además determinar la evolución de la etenofagia en el grupo. Dado que existen pocos estudios que hayan analizado la evolución del especialismo trófico, esto convierte a la familia Oecobiidae en un sujeto de estudio muy interesante para evaluar este aspecto.



REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Albertoni, E.F., Palma-Silva, C. & Assis Esteves, F. 2003. Overlap of dietary niche and electivity of three shrimp species (Crustacea: Decapoda) in a tropical coastal lagoon (Río de Janeiro, Brazil). *Revista Brasileira de Zoologia* 20:135-140.
- Albuquerque, G.S., Tauber, M.J. & Tauber, C.A. 1997. Life-History Adaptations and Reproductive Costs Associated with Specialization in Predacious Insects. *Journal of Animal Ecology* 3:307-317
- Allison, P.A. 1995. *Survival analysis using SAS: A practical guide*. SAS publishing. 304pp.
- Barbani, L.E. 2003. *Foraging Activity and Food Preferences of the Odorous House Ant (Tapinoma sessile Say) (Hymenoptera: Formicidae)*. MSc. Thesis Virginia Polytechnic Institute. 76 pp.
- Begon, M. T., Townsend, C. R. & Harper, J.L. 2006. *Ecology: From Individuals to Ecosystems* 4th Edition. Wiley-Blackwel 752 pp.
- Bilde, T. & Toft, S. 2000. Evaluation of prey for the spider *Dicymbium brevisetosum* Locket (Araneae: Linyphiidae) in single-species and mixed species diets. *Ekológia* 19: 9-18.
- Bilde, T. & Toft, S. 2001. The value of three cereal aphid species as food for a generalist predator. *Physiological Entomology* 26: 58-68
- Bilde, T., Maklakov, A.A., Taylor, P.W. & Lubin, Y. 2002. State-dependent decisions in nest site selection by a web-building spider. *Animal Behaviour* 64: 447– 452



- Birkhofer, K. & Wolters, V. 2012. The global relationship between climate, net primary production and the diet of spiders. *Global Ecology & Biogeography* 21: 100-108.
- Blanckenhorn, W., Dixon, A.F.G., Fairbairn, D. J., Foellmer, M.W., Gibert, P., van der Linde, K., Meier, R. Nylin, S., Pitnick, S. Schoff, C. Signorelli, M., Teder, T. & Wiklund, C. 2007. Proximate Causes of Rensch's Rule: Does Sexual Size Dimorphism in Arthropods Result from Sex Differences in Development Time? *The American Naturalist* 169:245-257.
- Blumstein, D. & Daniel, J.C. 2007. Quantifying behaviour the Jwatcher way. Sinauer Associates, Inc. 211pp.
- Bristowe, W. S. 1941. The Comity of Spiders. II. The Ray Society, London. 560 pp.
- Britt, E. J., Hicks, J., Bennett, A.F., 2006. The energetic consequences of dietary specialization in populations of the garthersnake, *Thamnophis elegans*. *Journal of Experimental Biology* 209: 3164–3169.
- Cane, V. 1978. On fitting low-order Markov chains to behaviour sequences. *Animal Behaviour* 26: 332–338.
- Carico, J. 1978. Predatory behaviour in *Euryopsis funebris* Hentz (Araneae: Theridiidae) and the evolutionary significance of web reduction. *Symposium of the Zoological Society of London*. 42: 51-58.
- Carroll, C.R. & Janzen, D.H. 1973, Ecology of foraging by ants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 4: 231-257
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: Attack strategy of a mantis. *American Naturalist* 110: 141-151.



- Clark, R.J., Jackson, R.R. & Cutler, B. 2000. Chemical cues from ants influence predatory behavior in *Hebriades temple*, an ant-eating jumping spider (Araneae, Salticidae). *The Journal of Arachnology* 28:309–318
- Clavero, M., Prenda, J. & Delibes, M. 2003. Trophic diversity of the otter (*Lutra lutra* L.) in temperate and Mediterranean freshwater habitats. *Journal of Biogeography* 30: 761–769.
- Coddington, J.A. & Levi, H.W. 1991. Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22: 565-592
- Crawley, M.J. 2007. *The R Book*. Wiley Ed. 950pp.
- Cross, F.R. & Jackson, R.R. 2006. From eight-legged automatons to thinking spiders. In: Fujita, K., Itakura, S. (Eds.), *Diversity of Cognition*. Kyoto University Press, Kyoto: 188–215.
- Curio, E. 1976. *The ethology of predation*. Springer-Verlag. 250 pp.
- Cushing, P. 2012. Spider-Ant Associations: An Updated Review of Myrmecomorphy, Myrmecophily, and Myrmecophagy in Spiders. *Psyche* 2012:1-23.
- De Cáceres, M, Sol, D., Lapiedra, O. & Legendre, P.A. (En prensa). A framework for estimating niche metrics using the resemblance between qualitative resources. *Oikos*.
- Debski, B. 1923. Quelques observations sur les moeurs de l'*Oecobius templi* Cambridge 1876, retrouvé á H elouan (Arachnida). *Bulletin de la Societe Entomologique d'Egypte* 1922: 121-126.



- Eberhard, W. G. 1992. Notes on the ecology and behaviour of *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). Bulletin of the British Arachnological Society 9: 38-42.
- Eibl-Eibesfeldt, I. 1975. Ethology: The biology of behavior 2nd ed. Holt, Rinehart & Winston. 625 pp.
- Fawki, S., Smerup, S. & Toft, S. Food preferences and food value for the carabid beetles *Pterostichus melanarius*, *P. vesicular* and *Carabus nemoralis*. Proceedings of the 11th European Carabidologist Meeting: 99-109.
- Futuyma DJ, Moreno G. 1988. The evolution of ecological specialization. Annual Review of Ecology and Systematics 19:207–233.
- Glatz L. 1967. Zurbiologie und Morphologie von *Oecobius annulipes* Lucas (Araneae, Oecobiidae). Zur. Morph. Tiere 61: 185-214.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., and P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4: 9pp.
- Harland, D. P. & Jackson, R. R. 2000. Cues by which *Portia fimbriata*, an araneophagic jumping spider, distinguishes jumping-spider prey from other prey. Journal of Experimental Biology 203: 3485-3494.
- Hays, H.E. 1985. Predator-prey interaction: garden spiders and house flies. Proceedings of Pennsylvania Academy of Sciences. 59:29-32.
- Holldobler, B. & Wilson, E.O. 1990. The ants 1st Ed. Belknap Press of Harvard University Press 732pp.



- Hughes, R.N & O'Brien, N.O. 2001. Shore crabs are able to transfer learned handling skills to novel prey. *Animal Behaviour* 61: 711-714.
- Huseynov, E F., Jackson, R.R.& Cross, F. R. 2008. The meaning of predatory specialization as illustrated by *Aelurillus m-nigrum*, an ant-eating jumping spider (Araneae: Salticidae) from Azerbaijan. *Behavioural Processes* 77: 389–399
- Jackson, R.R. & Cross, F.R. 2011. Spider Cognition. *Advances in Insect Physiology* 41: 115-174.
- Japyassú H. F. & Viera C. 2002. Predatory plasticity in *Nephilengys cruentata* (Araneae: Tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour* 139:529-544
- Japyassú, H. F. & Caires, R. A. 2006. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioural Plasticity. *Journal of Insect Behaviour* 21: 258-284.
- Japyassú, H. & Gonçalves Jotta, E. 2005. Forrageamento em *Achaearaneacinnabarina* Levi 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota Neotropica* 5:1-15.
- Kyneb, A., Toft, S., 2004. Quality of two aphid species (*Rhopalosiphum padi* and *Sitobion avenae*) as food for the generalist predator *Tachyporus hypnorum* (Col., Staphylinidae). *Journal of Applied Entomology* 128, 658–663.
- Lehner, P. 1979. Handbook of ethological methods. Garland STPM Press. 403 pp.
- Levins, R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explanations. Princeton: Princeton University Press. 132 pp.



- Li, D. & Jackson, R.R. 1997. Influence of diet on survivorship and growth in *Portia fimbriata*, an araneophagic jumping spider (Araneae: Salticidae). *Canadian Journal of Zoology*, 75: 1652-1658.
- Litvaitis J. A. 2000. Investigating Food Habits of Terrestrial Vertebrates en: Research techniques in animal ecology: controversies and consequences Boitani L. & Fuller T (eds). Pp: 165-183 .Columbia University Press.
- Loke, P.Y & Yang-Lee,C. 2004. Foraging Behaviour of Field Populations of the Big-Headed Ant, *Pheidole megacephala* (Hymenoptera: Formicidae). *Sociobiology* 43: 211-219.
- Lomborg P. & Toft S. 2009. Nutritional enrichment increases courtship intensity and improves mating success in male spiders. *Behavioural ecology* 20:700-708
- Manly, B. 1990. Randomization and Monte Carlo Methods in Biology. Chapman and Hall 281 pp.
- Manly, B., McDonald, L. & Thomas, D. 2002. Resource selection by animals: Statistical design and analysis for field studies. Springer. 240pp.
- Martin, P. & Bateson, M. 1993. Measuring Behaviour: An Introductory Guide. Cambridge University Press. 238pp.
- Martins García, C. & Japyassú, H. 2005. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* Keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae)
- Mayntz D., Toft S. & Vollrath F. 2009. Nutrient balance affects foraging behaviour of a trap-building predator. *Biology Letters* 5: 735-738.



- Miller, J.A., Carmichael, A., Ramírez M.J., Spagna J.C, Haddad C.R. Rezac M., Johannesen, Kral, J. Wang X. & Griswold C.E. 2010. Phylogeny of Entelegyne spiders: Affinities of the family Penestomidae (NEW RANK), generic phylogeny of Eresidae, and asymmetric rates of change in spinning organ evolution (Araneae, Araneoidea, Entelegynae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 55: 786-804
- Miyashita, K. 1992. Life cycle of *Oecobius annulipes* Lucas (Araneae, Oecobiidae) under indoor conditions and the effect of photoperiod on nymphal development). *Acta Arachnologica* 41:5-10.
- Montanucci, R. R. 1989. The relationship of morphology to diet in the horned lizard genus *Phrynosoma*. *Herpetologica* 45, 208-216.
- Morse, D. 1988. Cues associated with patch choice decisions by foraging crab spiders *Misumena vatia*. *Behaviour* 107: 297-313.
- Nelson, X. J., Jackson, R. R. 2011. Flexibility in the foraging strategies of spiders. In: *Spider Behaviour: flexibility and versatility* (Ed., M. E. Herberstein). Cambridge University Press. Pp. 31-56.
- Nelson, X.J., Jackson, R. R. Li, D. Barrion, T. A. & Edwards, G. B. 2006. Innate aversion to ants (Hymenoptera: Formicidae) and ant Mimics: Experimental findings from mantises (Mantodea) *Biological Journal of the Linnean Society*, 88: 23–32.
- Nentwig, W. 1986. Non web building spiders: prey specialists or generalists? *Oecologia* 69: 571-576.



- Nentwig, W. 1985. Prey Analysis of Four Species of Tropical Orb-Weaving Spiders (Araneae: Araneidae) and a Comparison with Araneids of the Temperate Zone. *Oecologia*, 66: 580-594
- Nyffeler, M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology* 27:317-324.
- Oliveira Gonzaga, M. & Vasconcellos-Neto, J. 2002. Collective prey capture and feeding behaviours of *Anelosimus jabaquara* Levi 1956 (Araneae: Theridiidae). *Behaviour* 139: 573-584
- Pekár S. 2009. Capture efficiency of an ant-eating spider, *Zodariellum asiaticum* (Araneae: Zodariidae), from Kazakhstan. *Journal of Arachnology* 37: 388-391.
- Pekár, S. 2004. Predatory behavior of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology* 32: 31- 41.
- Pekár, S. & Lubin, Y. 2009. Prey and Predatory Behavior of Two Zodariid Species (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology* 37:118-121
- Pekár, S. & Toft, S. 2009. Can ant-eating *Zodarion* spiders (Araneae: Zodariidae) develop on a diet optimal for euryphagous arthropod predators? *Physiological Entomology* 34:195-201.
- Pekár, S., Coddington, J.A. & Blackledge, T.A. 2011. Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution* 65: 1-31.



- Pekár S., Mayntz, D., Ribeiro, T. & Herberstein, M.E. 2010. Specialist ant-eating spiders selectively feed on different body parts to balance nutrient intake. *Animal Behaviour* 79: 1301-1306
- Pekár, S., Toft, S., Hrušková, M. & Mayntz, D. 2008. Dietary and prey-capture adaptations by which *Zodarion germanicum*, an ant-eating spider (Araneae: Zodariidae), specialises on the Formicinae. *Naturwissenschaften*, 95, 233-239.
- Perry, G. & Pianka, E. R. 1997. Animal foraging: Past, present and future. *Trends in Ecology and Evolution* 12: 360–364.
- Pianka, E. R. 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *American Naturalist* 100: 33-46.
- Platnick, N. I. 2012. The world spider catalog, version 12.5. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog>.
- Pollard, S.D., Jackson, R.R., van Olphen A. & Robertson M.V. 1995. Does *Dysdera crocata* (Araneae Dysderidae) prefer woodlice as prey? *Ethology Ecology and Evolution* 7: 271-275.
- Powell, G.L. & Russell, A.P. 1984. The diet of the eastern short-horned lizard (*Phrynosoma douglassi brevirostre*) in Alberta and its relationship to sexual size dimorphism. *Canadian Journal of Zoology* 62: 428-440
- R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, <http://www.R-project.org>



- Reiss, K.Z. 2001. Using phylogenies to study convergence: The case of Ant-Eating mammals. 41: 507-524.
- Řezáč, M. & Pekár, S. 2007. Evidence for woodlice-specialization in *Dysdera* spiders: behavioural versus developmental approaches. *Physiological Entomology* 32: 367-371.
- Robinson, M.H. & Olazarri, J. 1969. Units of behavior and complex sequences in the predatory behavior of *Argiope argentata* (Fabricius) (Araneae: Araneidae). *Smithsonian Contributions to Zoology*. 65:1-36.
- Ruch, J., Heinrich, L., Bilde, T. & Schneider, J M. 2012. Site Selection and Foraging in the Eresid Spider *Stegodyphus tentoriicola*. *Journal of Insect Behavior* 25:1-11.
- Santos, A. J., Gonzaga, M. O. 2003. On the spider genus *Oecobius* Lucas, 1846 in South America (Araneae, Oecobiidae). *Journal of Natural History* 37: 239-252.
- Saporito, R.A., Garraffo, M.H., Donnelly, M. A., Edwards, A. L. Longino, J.T. & Daly, J.W. 2004. Formicine ants: An arthropod source for the pumiliotoxin alkaloids of dendrobatid poison frogs. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101: 8045–8050.
- Setenská, L., Liznarová, E., García, L.F., Pekár, S. & Viera, C. (in press) Predatory versatility enhances local trophic specialisation in a cosmopolitan carnivorous predator. *Acta Oecologica*.
- Scriber J.M. 1973. Latitudinal Gradients in Larval Feeding Specialization of the World Papilionidae (Lepidoptera). *Psyche* 80:355-373.



- Shear, W. A. 1970. The spider family Oecobiidae in North America, Mexico, and the West Indies. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 140: 129-164.
- Sih, A. & Christensen, B. 2001. Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Animal Behaviour* 61:379-390.
- Toft, C.A. 1995. Evolution of diet specialization in Poison-Dart frogs (Dendrobatidae). *Herpetologica* 51:202-216.
- Toft, S. 1999. Prey choice and spider fitness. *Journal of Arachnology* 27: 301-307.
- Toft, S. & Wise, D. H. 1999. Growth, development, and survival of a generalist predator fed single- and mixed-species diets of different quality. *Oecologia* 119: 191-197.
- Tso I. M., Wu H. C. & Hwang, I. R. 2005. Giant wood spider *Nephila pilipes* alters silk protein in response to prey variation. *Journal of Experimental Biology* 208: 1053-1061.
- Vanacker, D., Deroose, K., Van Nieuwenhuysse, L., Vandomme, Vandenberghe J & Maelfait, J.P. 2004. The springtail *Sinella curviseta*: the most suitable prey for rearing dwarf spiders. *Arthropoda Selecta Special Issue* 1: 333-342.
- Viera C. 1995a. Discriminación por *Metepeira seditiosa* (Keyserling) (Araneae, Araneidae) en condiciones experimentales sobre dos presas frecuentes en el medio. *Journal of Arachnology* 23:17-24
- Viera C. 1995b. Estudios de campo realizados en *Metepeira seditiosa* (Araneae, Araneidae). Las construcciones y el comportamiento predador. Biblioteca Facultad de Ciencias.



- Viera C. 1994. Análisis del comportamiento depredador de *Metepeira seditiosa* (Keyserling) (Araneae, Araneidae) en condiciones experimentales. *Aracnologia* 8: 1-9.
- Viera C. 1986. Comportamiento de captura de *Metepeira* sp (Araneae, Araneidae) sobre *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae) en condiciones experimentales. *Aracnología* 6:1-8.
- Viera, C. 1983. Comportamiento de captura de *Alpaida alticeps* (Keyserling 1879) (Araneae, Araneidae) sobre *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera, Formicidae). III Jornadas de Ciencias. Naturales, Uruguay: 112-114.
- Viera, C. & Costa, F.G. 1988. Análisis del comportamiento de captura de presas por machos adultos de *Metepeira* sp. (Araneae, Araneidae), utilizando telas de juveniles y hembras adultas conspecíficos. *Journal of Arachnology*, 16:141-152.
- Voss S.C., Main B.Y. & Dadour I.R. 2007. Habitat preferences of the urban wall spider *Oecobius navus*. *Australian Journal of Entomology* 46: 261-268.
- Warner, J. & Scheffran, R. H. 2003. Caribbean Crazy Ant (proposed common name), *Paratrechina pubens* Forel (Insecta: Hymenoptera: Formicidae: Formicinae). University of Florida IFAS 4pp.
- Wigger, E., L. Kuhn-Nentwig & W. Nentwig. 2002. The venom optimisation hypothesis: a spider injects large venom quantities only into difficult prey types. *Toxicon* 40:749–75
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Analysis* 4th edition. Prentice Hall. 929pp.