



Universidad de Concepción

Dirección de Postgrado

Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas -Programa de Doctorado en Sistemática  
y Biodiversidad

Aproximación al nicho e interacciones de la araña del rincón

*Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) y de la araña de patas

atigradas *Scytodes globula* (Nicolet, 1849)

Tesis para optar al grado de Doctor en Sistemática y Biodiversidad

Mauricio Canals Lambarri

CONCEPCIÓN-CHILE

2015

Profesor Guía: Lucila Moreno Salas

Dpto. de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas

Universidad de Concepción

## **Agradecimientos**

Agradezco en primer lugar a la Universidad de Concepción y al Programa de Doctorado en Sistemática y Biodiversidad por aceptar el riesgo de recibirme en el programa y por la grata estadía. Agradezco al Director del programa Dr Cristián Hernández y a los profesores Dra Viviane Jeréz, Dra Sabrina Clavijo, Dr Luis Parra, Dr Enrique Rodríguez y Dr Daniel Gómez por su contribución en diversas etapas de mi formación, especialmente durante el desarrollo de la Tesis. A los Dres Jorge Artigas, Jaime Pizarro y Mario Elgueta por facilitar los ejemplares para su revisión en los Museos.

Agradezco especialmente a mi Tutora Dra Lucila Moreno por brindarme su amistad y apoyo durante todo el programa y especialmente en el desarrollo de la Tesis.

Agradezco la colaboración activa en el desarrollo de la tesis de mis amigos y colegas Rigoberto Solís, Carmen Alfaro, Ana Alfaro, Claudio Veloso, Andrés Taucare-Ríos, Antonio Brescovit, Nicolás Arriagada, Mauricio J. Canals, Andrea Canals, Francisco Gómez, Gustavo Bizama y Rodrigo Bustamante.

Agradezco especialmente a mi familia por permitirme robarles tiempo para desarrollar este programa: Lucía, Andrea, Mauricio, Catalina, Felipe, Vinsja, Carlos, Sofían (Pomponia), Izquia, Eric y especialmente a mi motor atómico: Miriam. También a mi familia raíz: Cecilia, Sergio, Chichila, Sergio, Claudio y Cristián y sus familias.

Agradezco finalmente el financiamiento permanente de mis investigaciones y de esta tesis en particular por FONDECYT 1110058.

## Indice

|   |    |
|---|----|
| Resumen.....  | 9  |
| Capítulo 1.- Planteamiento de la tesis.....   | 11 |
| 1.1.- Introducción.....   | 11 |
| 1.2.- <i>Loxosceles laeta</i> y Loxoscelismo.....   | 13 |
| 1.3.- Nicho y distribución de <i>Loxosceles laeta</i> .....   | 18 |
| 1.4.- Predadores de arañas del género <i>Loxosceles</i> .....   | 21 |
| 1.5.- Hipótesis.....  | 25 |
| 1.6.- Resultados esperados.....   | 25 |
| 1.7.- Objetivos.....  | 26 |
| Parte I.- El nicho de <i>Loxosceles laeta</i> y <i>Scytodes globula</i> .....   | 29 |
| Capítulo 2.- Los ejes del nicho.....  | 29 |
| 2.1.- Introducción al concepto de nicho.....  | 29 |
| 2.2.- El nicho desde una perspectiva ecofisiológica.....  | 30 |
| 2.3. Temperatura.....   | 31 |
| 2.4.- Requerimientos energéticos.....   | 36 |
| 2.5.- Ritmos de actividad.....  | 52 |
| 2.6.- Integración.....  | 60 |
| Capítulo 3.- Estimación del nicho de <i>Loxosceles laeta</i> y <i>Scytodes globula</i> .....  | 63 |
| 3.1.- Estimación de la distribución potencial de <i>Loxosceles laeta</i> y <i>Scytodes globula</i> a partir de las temperaturas preferidas en el laboratorio..... | 63 |
| 3.2.- El nicho y la dualidad nicho-biotopo.....   | 71 |
| 3.3.- Modelación del nicho de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> en Chile.....   | 76 |
| Parte II.- Interacciones de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 98 |
| Capítulo 4.- Acción depredadora de <i>Scytodes globula</i> sobre <i>Loxosceles laeta</i> .....  | 98 |

|  |     |
|--|-----|
| 4.1.- Interacciones a escala individual.....   | 98  |
| 4.2.- Interacciones a escala poblacional.....  | 108 |
| Capítulo 5.- Proyecciones poblacionales.....   | 130 |
| 5.1.- Estimación del efecto de <i>S. globula</i> sobre la dinámica poblacional de <i>L. laeta</i> mediante matrices de proyección..... | 130 |
| Parte III.- Consideraciones finales y anexos.....  | 145 |
| Capítulo 6.- Relación de resultados con hipótesis propuestas.....  | 145 |
| 6.1.- Nicho.....   | 145 |
| 6.2.- Interacciones.....   | 147 |
| Anexo 1.- Morfometría funcional de las exttemidades de <i>Loxosceles laeta</i> .....   | 149 |
| Anexo 2.- Publicaciones relacionadas con la tesis.....   | 165 |
| Referencias.....   | 167 |



## Indice de figuras

|  |     |
|--|-----|
| Figura 1.- Frecuencia de elección de temperatura de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....  | 32  |
| Figura 2.- Temperaturas críticas de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....  | 33  |
| Figura 3.-Tiempo de supervivencia y pérdida de agua de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 34  |
| Figura 4.- Nicho térmico de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....  | 35  |
| Figura 5.- Consumo de oxígeno y producción de CO <sub>2</sub> de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 43  |
| Figura 6.- Relaciones filogenéticas en arañas araneomorfas y relación metabólica.....  | 45  |
| Figura 7.- Consumo de oxígeno en arañas primitivas y modernas.....   | 46  |
| Figura 8.- Ritmo de actividad de <i>L. laeta</i> .....   | 57  |
| Figura 9.- Ritmo de actividad de <i>S. globula</i> .....   | 57  |
| Figura 10.- Probabilidad de preferencia de temperaturas de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 65  |
| Figura 11.- Distribución potencial de <i>L. laeta</i> basada en temperaturas preferidas.....   | 67  |
| Figura 12.- Curvas ROC para la distribución potencial de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> basados en temperaturas preferidas.....               | 68  |
| Figura 13.- Distribución potencial de <i>S. globula</i> basados en temperaturas preferidas.....  | 69  |
| Figura 14.- Dualidad Nicho-Biotopo.....  | 75  |
| Figura 15.- Reconstrucción del nicho basado en componentes principales.....  | 85  |
| Figura 16.- Diferenciación del nicho de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> basados en análisis discriminante.....                                 | 88  |
| Figura 17.- Modelación de la distribución potencial de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> basados en variables bioclimáticas.....                 | 92  |
| Figura 18.- Modelación de la distribución potencial de <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> basados en variables bioclimáticas y huella humana..... | 93  |
| Figura 19.- Etograma de la conducta depredadora de <i>S. globula</i> .....   | 103 |
| Figura 20.- Efecto de la masa corporal sobre la agresividad y victoria de <i>S. globula</i> sobre <i>L. laeta</i> .....                            | 105 |

|   |     |
|---|-----|
| Figura 21.- Variación de temperatura y humedad relativa en el desarrollo de cohortes de <i>L. laeta</i> .....         | 113 |
| Figura 22.- Estados de desarrollo de <i>L. laeta</i> .....  | 116 |
| Figura 23.- Progresión del desarrollo de <i>L. laeta</i> .....  | 118 |
| Figura 24.- Progresión del tamaño máximo de <i>L. laeta</i> con y sin <i>S. globula</i> .....                         | 119 |
| Figura 25.- Mortalidad de cohortes de <i>L. laeta</i> con y sin <i>S. globula</i> .....                               | 121 |
| Figura 26.- Simulación de crecimiento logístico, estacional y con densodependencia retardada de <i>L. laeta</i> ..... | 136 |
| Figura 27.- Efecto de la densodependencia retardada sobre el crecimiento logístico de <i>L. laeta</i> .....           | 137 |
| Figura 28.- Efecto de <i>S. globula</i> sobre parámetros poblacionales de <i>L. laeta</i> .....                       | 139 |
| Figura 29.- Simulación de la dinámica poblacional de <i>L. laeta</i> con y sin <i>S. globula</i> .....                | 140 |
| Figura 30.- Visión dorsal del cefalotórax de hembra de <i>L. laeta</i> .....  | 155 |
| Figura 31.- Visión dorsal del cefalotórax del macho de <i>L. laeta</i> .....  | 155 |
| Figura 32.- Epiginio de <i>L. laeta</i> .....   | 156 |
| Figura 33.- Palpo del macho de <i>L. laeta</i> .....  | 156 |
| Figura 34.- Dimensiones de las extremidades de <i>L. laeta</i> .....  | 157 |
| Figura 35.- Alometría de las patas de <i>L. laeta</i> .....   | 159 |
| Figura 36.- Ordenación con componentes principales de hembras y machos de <i>L. laeta</i> ..                          | 160 |
| Figura 37.- Discriminación entre hembras y machos de <i>L. laeta</i> .....  | 161 |

## Indice de Tablas

|  |     |
|--|-----|
| Tabla 1.- Consumo de oxígeno total ( $\dot{V}_{O_2}(\mu L/h)$ ) y masa específico ( $\dot{V}_{O_2}(\mu L/gh)$ ), producción de CO <sub>2</sub> total ( $\dot{V}_{CO_2}(\mu L/h)$ ) y masa específica ( $\dot{V}_{CO_2}(\mu L/gh)$ ) y cuociente respiratorio (RQ) de <i>S. globula</i> y <i>L. laeta</i> a dos temperaturas..... | 41  |
| Tabla 2.- Promedios de eventos de movimientos (EM) y distancia recorrida (D) en 12 horas de luz (L) y 12 horas de oscuridad (O) en <i>Scytodes globula</i> y <i>Loxosceles laeta</i> .....   | 55  |
| Tabla 3.- Comparaciones múltiples de EM y de D entre especies en las diferentes fases L:O.....   | 56  |
| Tabla 4.- Dieta de <i>S. longipes</i> (Nentwig, 1985), <i>L. laeta</i> (Levi & Spielman, 1964), <i>L. intermedia</i> (Fisher <i>et al.</i> , 2006) y otras especies de <i>Loxosceles</i> que habitan en cuevas (Souza-Silva & Ferreira, 2014).....   | 61  |
| Tabla 5.- Sobreposición del nicho trófico de <i>S. longipes</i> , <i>L. laeta</i> , <i>L. intermedia</i> y <i>L. spp</i> .....   | 62  |
| Tabla 6.- Comparación de las variables consideradas entre las especies <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 81  |
| Tabla 7.- Cargas (factor loadings) de los componentes principales basados en las ocurrencias de las especies <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 84  |
| Tabla 8.- Análisis de componentes principales (CP) de las variables relacionadas con temperaturas (B1-B11) y precipitaciones (B12-B19) basados en las ocurrencias de ambas especies.....   | 87  |
| Tabla 9.- Variables que contribuyen a la variabilidad de la distribución en el espacio geográfico para las especies <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....  | 89  |
| Tabla 10.- Cargas (factor loadings) de los componentes principales para el territorio de Chile continental.....  | 90  |
| Tabla 11.- Ajustes de los modelos para ambas especies sin y con huella humana (HII).....   | 91  |
| Tabla 12.- Componentes que contribuyen a la variabilidad de la distribución en el espacio geográfico para las especies <i>L. laeta</i> y <i>S. globula</i> .....   | 91  |
| Tabla 13.- Composición porcentual de estadios de desarrollo (I1 a I10) y adultos (A) como función del tiempo <i>L. laeta</i> en cohortes sin <i>S. globula</i> (Sg(-)).....  | 114 |
| Tabla 14.- Composición porcentual de estadios de desarrollo (I1 a I10) y adultos (A) como función del tiempo <i>L. laeta</i> en cohortes con <i>S. globula</i> (Sg(+)).....  | 115 |

|   |     |
|---|-----|
| Tabla 15.- Longitud corporal de los diferentes estados de desarrollo (I1 a adulto) de <i>Loxosceles laeta</i> en ausencia del depredador <i>S. globula</i> .....  | 117 |
| Tabla 16.- Edad en la cual el 50% de los individuos alcanza un estado particular ( $T_{50}$ ) en la araña <i>Loxosceles laeta</i> y su error estándar (ES), en ausencia del depredador <i>S. globula</i> .....  | 117 |
| Tabla 17.- Tasas de mortalidad ( $\mu$ ) con sus errores estándar (s.e.) para cada cohorte de <i>L. laeta</i> (segunda columna) y mortalidad promedio (sexta columna) para las cohortes Sg(-) y Sg(+). ....   | 120 |
| Tabla 18.- Tabla de vida para tres cohortes de <i>Loxosceles laeta</i> .....  | 122 |
| Tabla 19.- Parámetros de la población de <i>L. laeta</i> utilizados en las tres simulaciones: 1) Sin <i>S. globula</i> , 2) Con encuentro aleatorio con <i>S. globula</i> (*) y 3) Con encuentro permanente con <i>S. globula</i> .....   | 133 |
| Tabla 20.- Elasticidades (o sensibilidades relativas) de los parámetros: tamaño poblacional máximo promedio ( $N_{max}$ ), fluctuación poblacional ( $\Delta N$ ) y proporción promedio de individuos en el cuarto estado etario ( $\pi_4$ ) con respecto a fluctuaciones de la fertilidad (F), sobrevivencias en cada estado etario ( $p_1, p_2$ y $p_3$ ) y la función de sobrevivencia de los adultos ( $\phi(t)$ )..... | 138 |
| Tabla 21.- Dimensiones de las extremidades locomotoras de <i>L. laeta</i> . T = tarso, MTT = metatarso, TB = tibia, PT = patela, F = femur. ....  | 158 |



## Resumen

Entre las 40 mil especies de arañas, hay escasas especies que son un problema de salud. El loxoscelismo es un problema en Chile que ocurre a consecuencia de la mordedura accidental por la araña del rincón *Loxosceles laeta*, un habitante común del ambiente domiciliario. Aunque existe información de los lugares y circunstancias en que ocurre el accidente, no hay un conocimiento adecuado y completo de la distribución ni de las preferencias micro-ambientales de esta araña y de su interacción con potenciales predadores. Aunque en otros lugares se ha propuesto que otras arañas podrían depredar especies del género *Loxosceles* y en Chile en particular se ha sugerido que *Scytodes globula* puede ser un predador natural de esta araña, no hay estudios rigurosos que confirmen esta aseveración, ni estudios de preferencia ambiental del posible predador.

Avanzar en el conocimiento del nicho tanto desde una perspectiva mecanicista como ambiental y proyectar este a la distribución potencial de estas especies es necesario para describir su ecología y hábitats potenciales, además de permitir estimar sobreposiciones del nicho que constituyen medidas de probabilidad de encuentro entre estas especies. Si se produce un encuentro, es necesario conocer el desenlace tanto a nivel individual (acto predatorio) como poblacional (regulación poblacional).

Esta tesis tuvo como objetivo estudiar el nicho como determinante de la distribución espacial, la sobreposición de los ambientes preferidos y los ritmos de actividad de *Loxosceles laeta* y su posible predador *Scytodes globula*, analizando las tolerancias y preferencias de temperatura, desecación, metabolismo y ritmo de actividad y modelando las distribuciones potenciales. Además, se estudió la interacción entre *S. globula* y *L. laeta* durante encuentros individuales y la posibilidad de regulación poblacional de cohortes de *L. laeta* expuestas a *S. globula*. Se propusieron las siguientes hipótesis: 1) Nicho: 1.1.- El eje de temperaturas extrapolado a partir de análisis experimental en laboratorio (nicho mecanicista) será consistente con la modelación de nicho a partir de variables ambientales (nicho Grinnelliano), siendo este eje un factor fundamental en determinar la distribución geográfica de las especies estudiadas, ya que interviene en prácticamente todos los aspectos fisiológicos, reproductivos y poblacionales de las especies. 1.2.- La huella humana será un factor importante en explicar la distribución de éstas especies, ya que ambas son consideradas sinantrópicas y que al menos en *L. laeta* el hombre participa en su dispersión. 1.3.- Los ambientes preferenciales, tolerancias térmicas y de desecación y ritmos de actividad estudiados en laboratorio serán similares y consistentes con la distribución potencial de *L. laeta* y *S. globula* (amplia sobreposición de nicho). 1.4.- *S. globula* restringirá los ejes ambientales del nicho, dada su acción como depredador de *L. laeta*; 2) Interacción: *S. globula* tiene el potencial de regular la población de *L. laeta*, dado que existe evidencia experimental que acredita actos de depredación.

Las hipótesis del nicho solo fueron parcialmente sustentadas por los resultados. Aunque efectivamente la temperatura fue un eje fundamental en explicar la distribución de éstas especies, su efecto fue discimil siendo más importante en *L. laeta* que en *S. globula*. La proyección desde el laboratorio a la distribución potencial de *L. laeta* fue relativamente buena, pero no así en el caso de *S. globula*. La huella humana fue

efectivamente un factor importante en explicar la distribución de *L. laeta* y en un grado menor en el caso de *S. globula*. Efectivamente en laboratorio existió una amplia sobreposición de los diferentes ejes del nicho que permiten inferir que sus microambientes preferidos son similares, pero esto no se proyecta a la distribución potencial donde la sobreposición es menor y son otros ejes bioclimáticos y con otra oferta los que permiten explicar su distribución potencial. La hipótesis de interacción fue adecuadamente sustentada por los resultados. Efectivamente *S. globula* depreda sobre *L. laeta* en encuentros individuales, aunque esto se produce en un porcentaje estimado en un 40% de los encuentros. También se observó que ocasionalmente *L. laeta* puede depredar a *S. globula*. La masa corporal de *S. globula*, probablemente relacionada a la experiencia depredadora es el mejor predictor de un acto agresivo y la depredación de *L. laeta*. En situaciones experimentales la mortalidad de las crías de *L. laeta* puede aumentar al doble en presencia de *S. globula*. Sin embargo el efecto poblacional que ejerce *S. globula* es sólo moderado, por lo que no se puede considerar por sí sólo como un agente de control biológico.



## Capítulo 1.- Plantamiento de la tesis

### 1.1.- Introducción

Al presente se reconocen aproximadamente 40000 especies de arañas (Araneae) agrupadas en alrededor de 100 familias. La mayoría de los autores reconocen tres subordenes. Las arañas con opistosoma segmentado constituyen el suborden Mesothelae. Estas corresponden a dos familias vivientes de arañas asiáticas Liphistiidae y Heptathelidae. Las arañas ortognatas son incluidas todas en el suborden Migalomorphae, y el resto de las arañas se agrupan en el suborden Araneomorphae (Labidognatas). En este grupo, hay arañas con una placa cribada delante de las hileras (cribello), Cribellata, y otras que no lo poseen, Ecribellata. Además es posible reconocer aquellas con órganos genitales simples en la hembra (Haplogyna) y órganos genitales complejos (Entelegyna), y finalmente entre éstas últimas reconocemos aquellas con dos (Dionycha) o con tres uñas tarsales (Trionycha) (Foelix, 1996; Bradley, 2013).

En Chile están presentes 55 familias de arañas, dentro de las cuales seis pertenecen al infraorden Mygalomorphae y 49 al infraorden Araneomorphae (Aguilera & Casanueva, 2005).

Entre las especies de Araneae, hay algunas pocas que tienen importancia médica. En gran parte del mundo, la mayoría son Araneomorphae. Las Migalomorphae en general, sólo producen ocasionalmente reacciones locales con su “mordedura” o con los pelos urticantes que expulsan durante maniobras defensivas. La excepción la constituyen las especies australianas del género *Atrax* y *Hadronyche* (Hexathelidae), míasalas con tela de embudo

(funnel web spider), cuyo veneno con acción tóxica puede llevar a la muerte (Isbister et al., 2005). Entre las Araneomorphae existen arañas que por tener toxinas o enzimas proteolíticas muy poderosas, pueden provocar gran daño local o general al hombre, incluso la muerte. Las arañas Araneomorpha más importantes por su acción sobre el hombre, se agrupan en las familias Ctenidae, Theriidae, Sicariidae y Lycosidae (Reyes *et al.*, 1991; Braitberg, 2009).

Las Ctenidae (“wandering spiders”) que han sido mencionados como productores de cuadros médicos graves, son *Phoneutria fera* y *P. nigriventer*. La segunda, reconocida como productora de graves cuadros tóxicos desde 1936 (Vellard, 1936 en Millot, 1948). Estas, son grandes arañas tropicales, con envergaduras superiores a los 10 cm en los adultos, no están presentes en Chile. Habitan en Brasil, Perú, Bolivia, Argentina y Ecuador. *P. nigriventer* vive en troncos de árboles, en zonas húmedas, pero *P. fera* es peridomiciliaria y a veces intradomiciliaria en estas zonas. Son errantes y no fabrican telas. Ocasionalmente son transportadas a otros países en cargamentos de bananas, por lo que en ocasiones se les llama arañas de los plátanos (“banana spiders”). Zapfe (1963, 1995), señala a *P. fera* como una de las especies tropicales introducidas pasivamente a Chile. Su mordedura tiene un efecto neurotóxico. Provoca un dolor lancinante intenso, que dura muchas horas, sin aparente daño local. Sin embargo, después aparece fiebre elevada, sudoración profusa, y, en ocasiones compromiso de conciencia, diplopia y paro respiratorio que puede llevar a la muerte. Tiene una mortalidad entre 1% a 3% en adultos, pero 20% a 30% en niños (Reyes *et al.*, 1991).

Las Lycosidae (arañas lobo o tarántulas) son citadas en América como peligrosas, porque su mordedura puede causar lesiones necróticas por la acción de enzimas

proteolíticas presentes en su veneno (proteasas, hialuronidasas). Las lesiones necróticas, aunque pueden ser grandes, abarcando áreas de más de 10 cm<sup>2</sup>, no pasan de ser un cuadro cutáneo, que bien tratado médicamente, no causan problemas. Se han detectado en Sudamérica cuadros necróticos causados por *Lycosa raptoria*, *L. erythrognatha*, *L. pampeana* y *L. thorelli*. En Chile existen numerosas especies de la familia Lycosidae y del género *Lycosa*, revisados por Casanueva (1980), pero no existen reportes de daño por ésta araña, salvo una cita aislada de la posible responsabilidad de *L. murina* en lesiones necróticas cutáneas (Donoso-Barros, 1949).

En Chile, los cuadros médicos importantes producidos por arañas son atribuidos a dos especies, cada una representando a una familia: la “araña del trigo” o “viuda negra” que la literatura médica señala como *Latrodectus mactans* (Theridiidae), pero que sin embargo hoy se reconoce como *L. thoraxicus* (Aguilera et al., 2009), cuyo cuadro tóxico es conocido como Latrodectismo, y la “araña del rincón” *Loxosceles laeta* (Sicariidae) cuya acción necrótica se conoce como Loxoscelismo (Schenone & Reyes, 1965; Artaza et al., 1982; Schenone & Correa, 1985; Schenone, 2003; Taucare-Rios et al., 2013).

## **1.2.- *Loxosceles laeta* y Loxoscelismo**

La araña del rincón, *L. laeta*, es una araña errante, solitaria, asociada al ambiente doméstico, cuyos habitats preferidos son los rincones oscuros dentro de closet, entretechos, estantes entre ropas y toallas, o detrás de cuadros. También puede ser encontrada en los exteriores bajo rocas, troncos, grietas, etc. Construyen pequeñas telas irregulares, donde habitualmente dejan su ooteca. Su descripción original se debe a Nicolet (1849), sin embargo llama la atención que en la descripción original de Nicolet la fórmula

de patas de *L. laeta* es 4-1-2-3 y para *L. rufipes* es 4-2-1-3, mientras que para Lucas (1834) *L. rufipes* tiene fórmula 4-1-2-3. Posteriormente Simon (1907) revisó el material de *Loxosceles* sudamericanas consideró sinónimos *L. laeta*, *L. rufipes* y *L. nigella*, sin hacer caso a la diferencia de patas, conservando sólo el nombre de *L. laeta*. Gertsch en 1958 redescubrió a *L. laeta* con la fórmula 4-2-1-3. Esto dió origen en la década de 1960 a la objeción de Bucherl quien sugirió que Gertsch (1958) describió *L. laeta* sobre la base de ejemplares de *L. rufipes* y así la *L. laeta* de Gertsch (1958) sería en realidad la *L. rufipes* de Lucas (1834). Bucherl revisó un gran número de individuos de Chile, atribuyéndolos todos a *L. rufipes* y ninguno a *L. laeta*. Platnick (2004) no concuerda con Bucherl y hasta ahora fuera de la descripción de *L. coquimbo* (Gertsch, 1967) y el hallazgo reciente de *L. surca* (Gertsch, 1967) en el Norte de Chile, todos los ejemplares son atribuidos a *L. laeta* (Galiano, 1967; Canals et al., 2004; Platnick, 2004; Taucare-Ríos, 2011). Esta araña se caracteriza por tener 6 ojos dispuestos en tres díadas fuertemente recurvadas. La hembra tiene el clipeo de 0,75 mm de largo, igual a tres veces el diámetro de los ojos medianos, que están separados por 1,3 diámetros. El epiginio tiene los receptáculos angostos en su base, cada uno con un lóbulo erecto con un ensanchamiento apical. En el macho el clipeo es de 0,5 mm, 2,3 veces el diámetro del ojo mediano. La fórmula de patas es igual y en el palpo el émbolo es curvo levemente más largo que el ancho del bulbo. Se distribuye en Chile, Perú, Ecuador, Argentina, Brasil y otras partes del oeste de Sudamérica. Introducida en Estados Unidos, Canadá, Australia y Finlandia (Gertsch & Ennik, 1983). Su color es pardo claro u oscuro, dependiendo del estado de desarrollo y del sexo. Los estados inmaduros y los machos son más claros. La hembra adulta mide alrededor de 1 a 1,5 cm en su cuerpo, pudiendo llegar a 4,5 cm con las patas extendidas (Schenone, 2003). Su veneno es de

naturaleza proteica, compuesta por polipéptidos. Contiene hialuronidasa, levartenerol, y esfingomielinasa, las que tienen acción citotóxica, coagulante, proteolítica y hemolítica.

Su tela es irregular. En ella habitualmente se encuentran dípteros (moscas) y otros pequeños insectos habitacionales que captura durante su actividad crepuscular y nocturna (Schenone & Reyes, 1965). Teje una ooteca de aproximadamente 1 cm, en la que se pueden encontrar entre 80 y 200 huevos (Reyes *et al.*, 1991). Su desarrollo una vez fuera de la ooteca dura aproximadamente 1 año para llegar a adulto, pasando por tres estadios de desarrollo que se completan entre 9 a 12 mudas (Galiano, 1967; Parra *et al.*, 2002). Su longevidad es en promedio 696 días para machos que se han apareado, 1155 días para machos vírgenes, 1536 días para hembras fecundadas y 1894 días para hembras vírgenes (Galiano & Hall, 1973; Schenone & Letonja, 1975).

Los accidentes ocurren predominantemente en primavera y verano (75%), y preferentemente entre las 22 y las 7 horas (75%) y en general dentro de los dormitorios (69,6%) (Schenone *et al.*, 2001). Las circunstancias más habituales en que ocurre la mordedura son mientras se duerme, al vestirse, al secarse con toallas y durante el juego en niños. Sólo en alrededor de un 10% de los casos la araña es capturada y llevada para identificación (Schenone *et al.*, 2001; Schenone, 2003; 2004). En base a observaciones de terreno se ha propuesto que *L. laeta* es una araña predominantemente nocturna y que su actividad depende de la temperatura ambiental, siendo el frío invernal un factor limitante (Schenone, 2003), por lo que la calefacción en las casas, al crear un ambiente temperado sería favorable para la instalación y el desarrollo de esta araña. A pesar de estas observaciones es poco lo que se conoce en relación a su ritmo de actividad y de las preferencias microambientales térmicas y de humedad que esta especie y otras arañas

requieren. De hecho, se han reportado las preferencias térmicas de sólo veinte a treinta arañas en el mundo, menos del 0,1% de las especies de arañas (Humphreys, 1987; Schmalhofer, 1999). En referencia al género *Loxosceles*, se han realizado estudios de tolerancia al frío en *L. reclusa*, encontrando una temperatura letal 50 (LT<sub>50</sub>) de -9°C (Cramer & Maywright, 2008), y de -7°C para *L. intermedia* y *L. laeta* (Fischer & Vasconcellos-Neto, 2005a,b). Estos últimos autores encontraron además temperaturas letales superiores de 42 y 40°C, respectivamente, para animales sometidos a temperaturas crecientes y de 35 y 32 °C, respectivamente, para animales expuestos a temperatura constante. En Chile se ha encontrado que las temperaturas críticas inferiores son menores a -3°C y las superiores de más de 45 °C (Alfaro *et al.*, 2013).

El Loxoscelismo es el cuadro clínico generado por arañas del género *Loxosceles*, y se ha registrado en todos los continentes. En América se han registrado casos de Loxoscelismo atribuidos a *L. laeta* en el cono Sur, *L. reclusa* (Gertsch & Mulaik, 1940) en Estados Unidos y México, y *L. arizonica* (Gertsch & Mulaik, 1940) en Estados Unidos; *L. gaucho* en Argentina, *L. intermedia* en Brasil (Tambourgi *et al.*, 2010) y *L. rufescens*, *L. spadicea* en zonas mediterráneas (Reyes *et al.*, 1991). En Perú el Loxoscelismo se atribuye a *L. laeta* y *L. rufipes* (Zabaleta, 1987). En Chile, aunque desde 1878 se reporta la “mancha necrótica” por picadura de araña, fue Macchiavello (1937) quien informó y demostró que numerosos casos de accidentes cutáneo-necróticos asociados a trastornos viscerales y hemolíticos eran consecuencia de la mordedura de *L. laeta* (Schenone & Reyes, 1965). Veinte años después Atkins *et al.* (1957) demostraron la patogenicidad de *L. reclusa* en Estados Unidos.



En nuestro país, sólo se ha responsabilizado a *L. laeta* de todos los casos de aracnoidismo necrótico (Loxoscelismo) (Schenone, 1998, 2003; Canals *et al.*, 2004, 2008). Esto ocurre fundamentalmente por la presencia de la enzima esfingomielinasa D (Manriquez & Silva, 2009) que también está presente en otras arañas de la misma familia (Sicariidae), del género *Sicarius*. Aunque en Chile existen 8 especies de este género descritas (Platnick, 2004), siendo comunes *Sicarius crustosus* y *S. terrosus*, no se han reportado accidentes con éstas arañas (Canals *et al.*, 2008; Faúndez, 2009).

El loxoscelismo es un importante problema de salud pública en América, especialmente en el cono Sur y en Chile (Manriquez & Silva, 2009). Así, por ejemplo en 2005, el centro de atención toxicológica de la Universidad Católica de Chile atendió 2831 llamados telefónicos sobre pacientes con sospecha de loxoscelismo, confirmándose 287 de éstos (Ríos *et al.*, 2007). Sólo en el Hospital clínico de la Universidad de Chile se siguieron y confirmaron 250 casos entre 1955 y 2000, con 56 casos pediátricos (Schenone *et al.*, 2001; Schenone 2003).

Se han reconocido dos cuadros clínicos asociados a la mordedura de *Loxosceles* spp.: Loxoscelismo cutáneo y Loxoscelismo cutáneo visceral. El primero constituye alrededor de un 83% (Schenone, 2004) y es menos grave. Se caracteriza por ser una lesión local, con dolor, edema local y eritema en las primeras 6 a 8 horas que progresa a la vasoconstricción e isquemia. Se puede formar una ampolla y después la lesión adopta un característico color azulado-violáceo (placa livedoide), de consistencia dura y con un centro deprimido. Esta lesión es seguida por ulceración y necrosis de toda el área. Aunque la necrosis puede ser profunda, el cuadro es local. En ocasiones puede existir una variante edematosa del cuadro (Schenone, 1998; Manriquez & Silva, 2009). El loxoscelismo

cutáneo-visceral presenta compromiso sistémico, con hemólisis, hematuria, hemoglobinuria, ictericia, fiebre e insuficiencia renal que se instala rápidamente, antes de las 24 horas y puede ser letal en un 22,2% en niños y 19,1% en general (Schenone, 2003, 2004).

### **1.3.- Nicho y Distribución de *Loxosceles laeta***

Las preferencias y tolerancias térmicas permiten conocer el nicho térmico, el cual es una de las dimensiones del nicho ecológico de una especie, que se puede definir como una combinación multidimensional de variables bióticas y abióticas requeridas por una especie para sobrevivir y reproducirse. Este concepto incluye el nicho potencial (o fundamental), el cual describe el conjunto de condiciones que una población podría ocupar (*i.e.* máximas tolerancias), y el nicho realizado que describe el conjunto de condiciones reales bajo la cual una población existe y persiste el el tiempo (*i.e.* temperaturas preferidas) (Hutchinson, 1957, 1976; Chase & Liebold, 2002; Jaksic & Marone, 2007; Peterson *et al.*, 2011). Los métodos ecológicos mecanísticos y biofísicos para estimar el nicho han sido usados para cuantificar la interacción entre organismos y su ambiente, sin usar el ambiente por si mismo sino a través del estado del organismo, por ejemplo la temperatura corporal. Estos métodos proporcionan una aproximación robusta al nicho de un organismo (Kearney, 2006; Kearney & Porter, 2009; Kearney *et al.*, 2010, Kearney, 2012). La temperatura corporal se puede considerar como la variable ecofisiológica más relevante afectando todos los aspectos del desempeño de los ectotermos incluyendo la locomoción, la respuesta inmune, el input sensorial, la habilidad de forrageo, el cortejo, las tasas de alimentación y el crecimiento (Johnson & Bennett, 1996; Portner *et al.*, 2006; Angilletta *et al.*, 2002). Durante la exposición a un rango amplio de temperaturas, la relación entre el desempeño y la

temperatura es descrito por una curva con un óptimo y con mínimos en las temperaturas críticas ( $CT_{min}$  y  $CT_{max}$ ) (Angilleta *et al.*, 2002). Estos límites al estrés térmico constituyen una ventana al desempeño de actividad aeróbica permitiendo estimar la habilidad de aclimatación mediante la construcción del polígono de tolerancias, una aproximación al nicho fundamental de Hutchinson. La sobreposición del nicho es útil para estimar la probabilidad de encuentro entre especies, como la interacción predador-presa. Por ejemplo, Sepulveda *et al.* (2014) encontraron un importante ajuste entre las temperaturas preferidas de la araña *Dysdera crocata* y *Porcelio laevis* (Isopoda), su presa más habitual.

Conocer las preferencias y tolerancias térmicas y de desecación de las especies ectotérmicas es necesario para describir la ecología térmica y la tolerancia de su hábitat (Hertz *et al.*, 1993) y medir la sobreposición del nicho (Sandidge, 2004), como medida de la posibilidad de encuentro entre ellas. Por ejemplo, estudios previos con *L. laeta* y *Scytodes globula* (Scytodidae) han mostrado que estas especies tienen temperaturas preferidas similares, más altas en el crepúsculo, observándose una amplitud del nicho térmico en laboratorio similar:  $B = 23,2$  y  $26,1$ , y  $B_a = 0,62$  y  $0,61$ . La sobreposición del nicho fue:  $O_{jk} = 0,852$ . Las temperaturas críticas y la tolerancia a la desecación también muestran gran sobreposición (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013). Se ha propuesto que las temperaturas críticas, tolerancia a la desecación y la pérdida de agua tienen estricta relación con el microhábitat de las arañas, por lo que sus microhábitat escogidos serían muy similares, indicando una alta posibilidad de encuentro y depredación. Sin embargo, en estas especies no se ha estudiado la relación entre elección de temperatura a micro escala (en laboratorio) y su distribución potencial.

La distribución de las especies de artrópodos no sólo se encuentra relacionada con sus ambientes preferentes a micro-escala sino que también por el clima (*sensu lato*; macroescala), y en particular la temperatura ambiental que afecta prácticamente todos los aspectos de la vida de los artrópodos (“the weather school”: Andrewarta & Birch, 1954) como selección de hábitat, apareamiento y desarrollo (Canals, 1998; Angilleta *et al.*, 2002).

Originalmente, el nicho de una especie se concibió como el conjunto de condiciones climáticas que le permiten a una especie vivir y reproducirse, sin migrar (Grinnell, 1917). Posteriormente se incorporó la relación con otras especies (Elton, 1927) y el concepto del nicho como un hipervolumen en un espacio definido por un conjunto de ejes que permitían conocer el “rol” y la existencia y persistencia de una especie (Hutchinson, 1957). Chase y Liebold (2002) retomaron y reimpulsaron el concepto destacando la participación no sólo de los requerimientos sino también los impactos de una especie y considerando al nicho como el principal estructurador de las comunidades (Chase & Liebold, 2002).

El avance de la estadística espacial y geográfica ha permitido avanzar en el conocimiento del nicho de las especies mediante la modelación de la “distribución potencial” o modelación del nicho Grinneliano ya sea con modelos tipo GLM (General Linear Models) o métodos de máxima entropía (MaxEnt) (Mateo *et al.*, 2013).

A pesar de existir información relativa a los lugares donde se encuentra *L. laeta* y de las circunstancias en las que se producen los accidentes, no se tiene un conocimiento adecuado de la distribución de esta araña ni de su interacción con sus posibles depredadores. En la literatura sólo existen escasos reportes referidos a la distribución de *L. laeta* proveniente la información principalmente de la literatura médica. *Loxosceles laeta*

en Chile se distribuiría entre Arica y la región del Biobío (Schenone & Letonja, 1975; Schenone, 2003). Un posible predador de ésta, *S. globula* correspondería a una especie estrictamente meridional, habitando lugares fríos y húmedos en el centro sur de Chile, desde la Región del Biobío (37°S) hasta la Región de Coquimbo (29°S), no encontrándose en el Norte Grande (Taucare-Ríos, 2013).

#### 1.4.- Predadores de arañas del género *Loxosceles*

Prácticamente no existe información acerca de los depredadores de *L. laeta*, lo que puede deberse en parte a sus hábitos domésticos. En relación a otras especies de hábitos extradomiciliarios se han indicado como depredadores algunas especies de reptiles (*Tropidurus peruvianus*) (Delgado, 1966), el gecko *Hemidactylus mabouia* (Ramires & Fraguas 2004), los monos del género *Lagothrix* (Foelix, 1996), ranas (*Scinax rubra*) y murciélagos (*Eptesicus brasiliensis*) (Fisher *et al.*, 2006). Sin embargo hay reportes publicados que indican que las arañas del género *Scytodes* (“spitting spiders”) serían los predadores “naturales” de estas arañas (Fernandez *et al.*, 2002).

La araña de patas atigradas presente en Chile *S. globula* (Platnick, 2004) ha sido muy poco estudiada (Canals *et al.*, 2008; Taucare-Rios *et al.*, 2013). Es una araña con un cefalotórax con manchas café bordeadas con manchas crema amarillento, pedipalpos y patas amarillas con bandas café excepto en los tarsos, abdomen gris con manchas oscuras. El tamaño del cuerpo no supera los 8 mm. El cefalotórax es muy arqueado hacia atrás con un surco torácico poco notorio, el abdomen es oval, las patas son muy largas, tres a cuatro veces más que la longitud total del cefalotórax y abdomen, delgadas y con tres uñas. Tienen seis ojos, dispuestos en tres díadas, en donde los dos anteriores están alejados hacia delante

con respecto a los laterales. Tanto el cefalotórax como el abdomen tienen dibujos irregulares de color pardo oscuro sobre un fondo pardo claro o amarillo, aun cuando pueden encontrarse ejemplares en donde el abdomen es mucho más oscuro que el cefalotórax (Fernandez *et al.*, 2002; Aguilera & Casanueva, 2005; Canals *et al.*, 2008). Se encuentra en lugares húmedos y oscuros y habitualmente en la vivienda humana. En Chile estas arañas comparten el habitat con *L. laeta*, sin embargo no existe información en relación a sus microambientes preferentes, y a pesar que son reconocidas como especies preferentemente nocturnas su ritmo de actividad no ha sido estudiado. Estas son cazadoras activas por lo que corrientemente no construyen telas. Estas arañas tienen una especialización que consiste en que la glándula del veneno, produce veneno sólo en su sección anterior, y en la posterior se produce una sustancia adhesiva semejante a la goma (Kovoor & Zylberger, 1972; Foelix, 1996). Estas arañas capturan su presa “eyectando” (spitting) esta última sustancia, lo que produce la adherencia de la presa al sustrato, antes que la araña le inyecte el veneno (Monterosso, 1928; Dabelow, 1958; Burgis, 1980, 1990). Gilbert y Rayor (1985) describieron el etograma de captura de presas de arañas del género *Scytodes*, de la siguiente forma: La secuencia se inicia con la palpación de la presa (tapping), a continuación la eyección de la sustancia gomosa (spitting), que puede ser seguido por la mordedura (bitting) o el envolver la presa en la tela (wrapping). La mordedura se puede repetir varias veces, para finalmente alimentarse.

Se han realizado algunos experimentos que avalan sólo parcialmente que las arañas del género *Scytodes* serían depredadoras de arañas del género *Loxosceles*. Por ejemplo, Ramires (1999) y Ades y Ramires (2002) realizaron encuentros entre *S. globula* y tres especies de *Loxosceles*: *L. intermedia*, *L. gaucho* y *L. laeta*, encontrando que a los 30

minutos del encuentro prácticamente todos los individuos de *L. laeta* estaban aún vivos, aunque habían sido víctimas de la sustancia adhesiva que eyecta *S. globula* y ser envueltos por líneas de seda. De los 22 actos de depredación registrados, en tres ocasiones la defensa de *L. laeta* causó la autotomía de extremidades y en dos ocasiones *L. laeta* mordió y mató a *S. globula*. Se encontró además que el 22,2% de los individuos de *S. globula* tenían pérdida de una pata.

Muchos estudios muestran que los ensambles de arañas pueden ser importantes en reducir el número de insectos plagas en agroecosistemas (Riechert, 1999), pero muy escasos se han enfocado en el control de poblaciones de insectos plaga urbanos (Sandidge, 2004). Dado su hábito polífagico, es probable que jueguen un rol en el control de insectos y otras arañas. En arañas, es conocida la depredación conoespecífica (canibalismo) y heteroespecífica de otras arañas (Polis, 1981; Wise, 1993). Muchas arañas son capaces de matar a otras especies a pesar de una menor toxicidad de veneno y tamaño menor (Huets & Brunt, 2001). Así, si dos o más especies sobreponen sus nichos en espacio y tiempo, la competencia interespecífica, agresión o depredación son inevitables (Sandidge, 2004). Por ejemplo, Fernandez et al. (2002) reportan la coexistencia de *L. laeta* y *S. globula* en la V región, con una relación 3,64:1, respectivamente y sugieren una relación depredador-presa entre estas especies.

Se han estudiado interacciones entre *L. intermedia* y *Pholcus phalangioides* en Brasil, encontrando que especies de *Loxosceles* se encuentran frecuentemente en las telas de *P. phalangioides*, pero sin un claro efecto poblacional (Fisher & Krechmer, 2007). Estos autores encontraron que *P. phalangioides* depredaba adultos y arañuelas de *L. gaucho*, *L. laeta* y *L. hirsuta*. Sandidge (2004) reportó depredación de *L. reclusa* por parte de

tres arañas cosmopolitas sinantrópicas: *Pholcus phalangioides*, *Achaearanea tepidariorum* y *Steatoda triangulosa*, reportando que sólo las dos últimas arañas tenían una correlación negativa (pero, no significativa) con la población de *L. reclusa*. Sandidge (2004) no encontró individuos de *L. reclusa* en las telas de *P. phalangioides*, lo que explicó por diferencias en la distribución espacial de estas arañas, ya que mientras *L. reclusa* se encontraba en telas a ras del suelo, *P. phalangioides* se encontraba en telas en rincones altos, cerca de los techos. Sin embargo, Fisher & Krechmer (2007) propusieron que esto es explicado por el hábito de reconstruir sus telas de *P. phalangioides*. La disponibilidad de alimentos puede ser un factor importante para explicar los resultados de Fisher & Krechmer (2007) y Sandidge (2004), porque las arañas estudiadas por estos autores son arañas oportunistas que usualmente se alimentan de insectos. En contraste, *S. globula* es una araña reconocidamente araneofágica que depreda en especies del género *Loxosceles* y otras arañas como Salticidae y arañas del género *Drassodes* (Jackson *et al.*, 1998; Ades & Ramires, 2002; Fernandez *et al.*, 2002).

Así, finalmente, existe un limitado conocimiento de la biología de *L. laeta* y *S. globula* especialmente en lo referente a su nicho, distribución e interacciones, las que tienen gran repercusión en la eco-epidemiología del loxoscelismo, de gran importancia en salud humana. En este proyecto se propone avanzar en el conocimiento de la biología de *L. laeta* y de *S. globula* conociendo su nicho desde la perspectiva mecanicista (desde la micro-escala) y desde la perspectiva Grinneliana (clima, macroescala) y estudiar las relaciones de interacción individual y poblacional entre estas especies desde una perspectiva experimental.



## 1.5.- Hipótesis

1.- Nicho: 1.1.- El eje de temperaturas extrapolado a partir de análisis experimental en laboratorio (nicho mecanicista) será consistente con la modelación de nicho a partir de variables ambientales (nicho Grinnelliano) siendo este eje un factor fundamental en determinar la distribución geográfica de las especies estudiadas, ya que interviene en prácticamente todos los aspectos fisiológicos, reproductivos y poblacionales de las especies.

1.2.- La huella humana será un factor importante en explicar la distribución de éstas especies, ya que ambas son consideradas sinantrópicas y que al menos en *L. laeta* el hombre participa en su dispersión.

1.3.- Los ambientes preferenciales, tolerancias térmicas y de desecación y ritmos de actividad estudiados en laboratorio serán similares y consistentes con la distribución potencial de *L. laeta* y *S. globula* (amplia sobreposición de nicho).

1.4.- *S. globula* restringirá los ejes ambientales del nicho, dada su acción como depredador de *L. laeta*

2.- Interacción: *S. globula* tiene el potencial de regular la población de *L. laeta*, dado que existe evidencia experimental que acredita actos de depredación.

## 1.6.- Resultados esperados

**Modelación del Nicho:** i) Nicho mecanicista: Se espera encontrar una sobreposición importante en los rangos de tolerancias térmicas de éstas especies,

aunque no necesariamente una coincidencia en éstos ni en las temperaturas preferenciales. Se espera encontrar también un ritmo de actividad similar. Se espera encontrar que la distribución potencial generada a partir del nicho térmico estimado en laboratorio sea consistente con la distribución reportada de estas especies; ii) Nicho Grinnelliano: Se espera encontrar una adecuada consistencia entre la modelación de nicho a partir de variables ambientales y la distribución empírica de estas especies. Estas distribuciones deberían también mostrar amplia sobreposición. Dado que estas especies son sinantrópicas en Chile, también podría ocurrir que gran parte de su distribución empírica estuviera asociada a la presencia humana.

**Interacción:** Se espera encontrar que la respuesta más frecuente sea el acto de depredación. Sin embargo es probable como se ha señalado en la literatura que exista una proporción de encuentros en que el resultado sea exactamente el contrario, y situaciones en que existan episodios de pérdida de patas por autotomía por parte del depredador. Es probable que exista una dependencia entre el resultado y la relación de tamaños entre depredador y presa (Foelix, 1996; Gonzaga et al., 2007). Esperamos además que las cohortes de *L. laeta* no sean viables, no se establezcan o tengan un menor éxito al ser enfrentadas a *S. globula*.

## 1.7.- Objetivos

### **Modelación del nicho:**

i) Nicho mecanicista: consideraremos fundamentalmente los principales componentes del nicho térmico (Kearney, 2006, 2012; Kearney & Porter, 2009; Kearney *et al.*, 2010): Temperaturas preferidas y críticas, respuesta metabólica a las temperaturas y

deseccación, además de ritmo de actividad. Las temperaturas y respuesta a la desecación ya han sido estudiadas previamente por lo que nos concentraremos en tres aspectos:

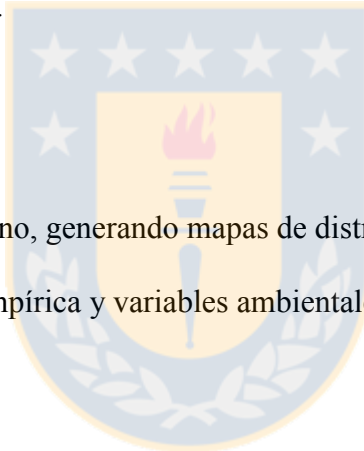
1.- Determinar el requerimiento energético de las especies *L. laeta* y *S. globula* frente a diferentes temperaturas.

2.- Determinar el ritmo de actividad de las especies *L. laeta* y *S. globula*.

3.- Basados en estudio de temperatura preferidas por las arañas en laboratorio (microescala), generar mapas de distribución potencial de ambas arañas comparandolos con la distribuciones empíricas.

ii) Nicho Grinnelliano:

4.- Modelar el nicho Grinnelliano, generando mapas de distribución potencial considerando la distribución empírica y variables ambientales como predictores de presencia.



### **Interacción:**

1.- Determinar el etograma y la frecuencia de acciones en encuentros individuales entre *L. laeta* y *S. globula*.

2.- Determinar la frecuencia de resultados de muerte y daño de ambas especies en encuentros individuales entre *L. laeta* y *S. globula*.

3.- Correlacionar la frecuencia de daño y muertes de ambas especies con la relación de tamaños de ambas especies.

- 4.- Determinar el éxito de establecimiento de cohortes de *L. laeta* en ambientes habitacionales con alimentación regular de presas en ausencia y en presencia de *S. globula* .
- 5.- Modelar el efecto de *S. globula* sobre la dinámica poblacional de *L. laeta*.



## Parte I.- El nicho de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula*

### Capítulo 2.- Los ejes del nicho.

#### 2.1.- Introducción al concepto de nicho

El nicho se definió inicialmente como el conjunto de condiciones climáticas que le permiten a una especie vivir y reproducirse, sin migrar (Grinnell, 1917). Posteriormente en una interpretación contrastante, se incorporó la relación con otras especies considerando el nicho como el rol funcional de un organismo en una comunidad (Elton, 1927). En este último sentido la existencia es considerada como garantizada y el énfasis es puesto en los impactos (Chase & Liebold, 2002; Peterson *et al.*, 2011). Ambos conceptos contraponen también enfoques a diversas escalas. Mientras el nicho Grinnelliano se expresa en una escala geográfica, el nicho Eltoniano lo hace a una escala local (Peterson *et al.*, 2011). Hutchinson (1957) en un enfoque casi termodinámico, concibió el nicho como un hipervolumen en un espacio definido por un conjunto de ejes que permitían conocer el “rol” la existencia y la persistencia de una especie (Hutchinson, 1957). Sin embargo, en la concepción de Hutchinson no se distinguió entre aquellos ejes que afectan unidireccionalmente a las poblaciones y aquellos ejes que a su vez son afectados por las poblaciones a través de consumo u otra modificación. Esta distinción es clave, ya que las primeras condicionan la existencia y persistencia de las especies, mientras que las segundas establecen una interacción dinámica con éstas. Chase y Liebold (2002) retomaron y reimpulsaron el concepto destacando la participación no sólo de los requerimientos sino también los impactos de una especie y considerando al nicho como el principal estructurador de las comunidades, en oposición a las teorías neutrales de “suma 0” (Hubbell, 2001), considerando como los requerimientos y los impactos interactúan para determinar si un conjunto de especies pueden coexistir en una comunidad ecológica (Chase

& Liebold, 2002). La presencia de una especie en una localidad obedece al menos a tres restricciones: i) las condiciones locales que le permiten a una población sobrevivir y crecer (nicho Grinnelliano), ii) la interacción con otras especies (predación, competencia, mutualismo, etc) (nicho Eltoniano) y iii) que la localidad sea accesible, dada la capacidad de dispersión de la especie (Hirzel et al., 2006; Hirzel & Le Lay, 2008). Estas restricciones determinan la distribución geográfica de las especies, siendo posible reconstruir el nicho realizado Grinnelliano de una especie a partir de variables ambientales medidas en la localidad que ocupan.

## **2.2.- El nicho desde una perspectiva ecofisiológica**

El concepto de nicho de Hutchinson incluye el nicho fundamental (o potencial) que describe el conjunto de condiciones que una población podría ocupar como por ejemplo las tolerancias máximas de humedad o temperatura, y el nicho realizado que describe el conjunto de condiciones reales que permiten a una especie vivir y reproducirse (Hutchinson, 1957; 1976; Jaksic & Marone, 2007). La relación entre la sobrevivencia o la reproducción (o adecuación biológica) de un organismo y un eje del nicho se podría establecer a través una curva de desempeño que relacionara estas variables, por ejemplo sobrevivencia y temperatura. Sin embargo esto es difícil de establecer en algunos organismos y difícil de extrapolar desde el laboratorio a la naturaleza. Como aproximación al problema, se han utilizado enfoques mecanicísticos para cuantificar las interacciones de los organismos con su medio ambiente, no usando el ambiente en sí mismo sino el estado del organismo, como por ejemplo la temperatura corporal ( $T_b$ ). Así por ejemplo la temperatura preferida por un ectotermo se puede considerar como aquella temperatura que permite un adecuado desempeño, permitiendo extrapolar lo que un organismo elige en el laboratorio con lo que ocurre en la naturaleza. Los principios de éstos modelos han

permitido una aproximación robusta a la determinación mecanística del nicho de los organismos (Kearney, 2006; 2012; Kearney & Porter, 2009; Kearney *et al.*, 2010). La temperatura corporal es prácticamente la más importante variable ecofisiológica que afecta todos los aspectos del desempeño en ectotermos, incluyendo la locomoción, respuesta inmune, input sensorial, habilidad de forrajeo, cortejo y tasas de alimentación y crecimiento (Johnson & Bennett 1996; Portner *et al.*, 2006; Angilletta *et al.*, 2002; Angilletta, 2009). Durante la exposición a un rango amplio de temperaturas se puede establecer la relación entre desempeño y temperatura mediante una curva en el cual el óptimo térmico es la temperatura a la cual el desempeño es máximo y los límites críticos son las temperaturas corporales mínima (CT<sub>min</sub>) y máxima (CT<sub>max</sub>) que permiten el desempeño (Angilletta *et al.*, 2002). Los análisis tradicionales de tolerancia térmica incluyen la determinación de CT<sub>max</sub> y CT<sub>min</sub>. Estos límites extremos al stress térmico constituyen una estimación de la expansión de la actividad aeróbica, permitiendo una estimación de la habilidad de aclimatación y de sus rangos de tolerancia térmica en el ambiente (Boher *et al.*, 2010). Así, los límites y preferencias térmicas son importantes en la determinación de la distribución y abundancia de los artrópodos en respuesta al clima (Hazell *et al.*, 2010).

### **2.3.-Temperatura.**

Las preferencias térmicas facilitan la descripción de la ecología de una especie y la estimación de la idoneidad del hábitat (Hertz *et al.* 1993). Los límites individuales y los procesos fisiológicos asociados determinan las condiciones en las cuales un organismo puede sobrevivir y adaptarse exitosamente a un ambiente particular (Sevacherian & Lowrie, 1972; Fisher & Vasconcellos-Neto 2013).

Estudios previos con *Loxosceles laeta* y *S. globula* han mostrado que estas especies tienen temperaturas preferidas muy similares (Figura 1), lo cual es congruente con el hallazgo habitual de éstas dos especies en micro ambientes similares como en los ambientes intradomiciliarios de la zona central de Chile (Schenone et al., 1970; 1989; 1975; Alfaro et al., 2013; Canals et al., 2013). Las temperaturas preferidas fueron menores durante la mañana lo que se asocia a su hábito nocturno, sin diferencias entre ambas especies.

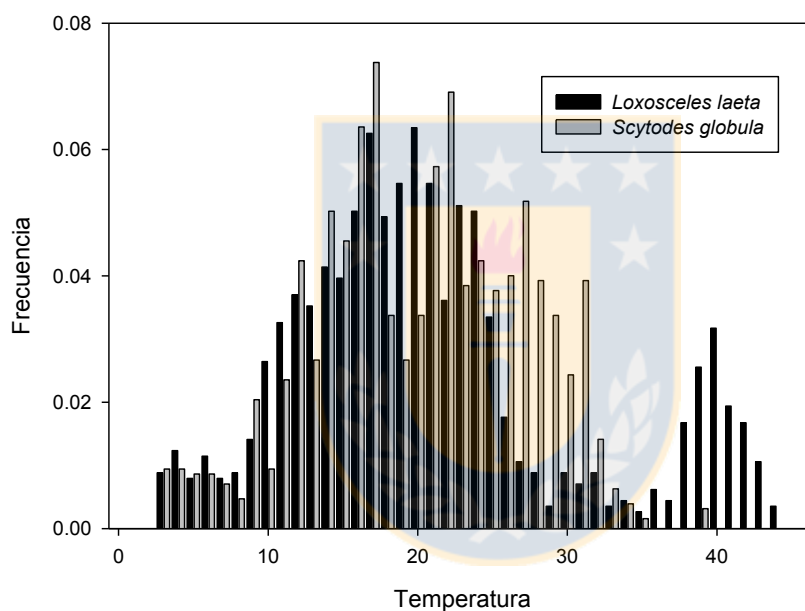


Figura 1.- Frecuencia de elección de temperatura de *L. laeta* y *S. globula*. Elección en laboratorio (Alfaro et al. 2013)

Ambas especies tuvieron una amplitud estandarizada del nicho levemente mayor que 0,6, un valor propuesto como límite entre generalistas y especialistas (Alfaro et al., 2013). Las temperaturas preferidas fueron similares, más altas en el crepúsculo. La sobreposición del nicho fue:  $O_{jk} = 0,852$ . Las temperaturas críticas inferiores en las dos especies fueron menores a  $-3^{\circ}\text{C}$  y las superiores de más de  $45^{\circ}\text{C}$  (Figura 2) (Alfaro et al., 2013).



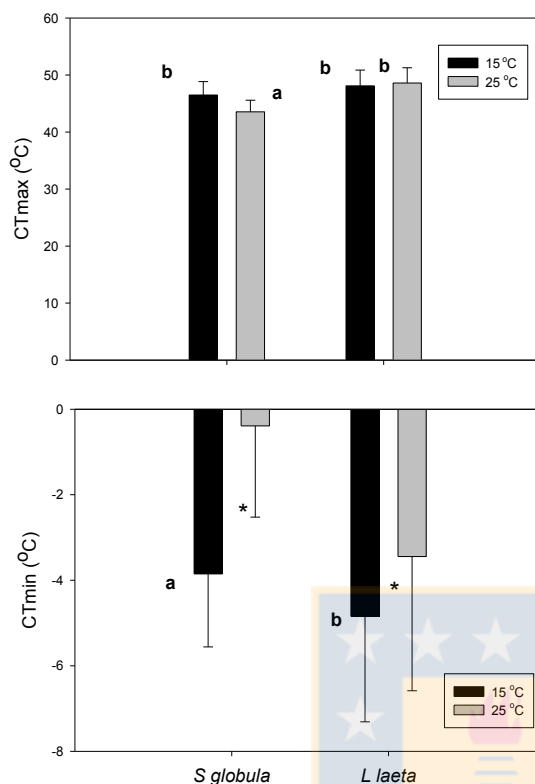


Figura 2.- Temperaturas críticas de *L. laeta* y *S. globula*. Temperaturas críticas máxima (CTmax) y mínima (CTmin) de *L. laeta* y *S. globula*, bajo diferentes temperaturas de aclimatación (Alfaro *et al.*, 2013)

También se ha estimado la tolerancia a la desecación de estas especies determinando que la pérdida de agua hasta la incapacidad de desempeño en *L. laeta* y *S. globula*, fué 28,7% y 29,2% de la masa corporal respectivamente. El tiempo hasta el cese de la actividad locomotora fue 23,4 y 22,5 días para *L. laeta* y *S. globula* respectivamente. La tasa de pérdida de agua fue mayor en *L. laeta* (0,082 mg/h) que en *S. globula* (0,035 mg/h), pero la tasa de pérdida de agua masa-específica fue similar: 0,00081 mg H<sub>2</sub>O/mgh y 0,00069 mg H<sub>2</sub>O/mgh para *S. globula* y *L. laeta* respectivamente (Figura 3).

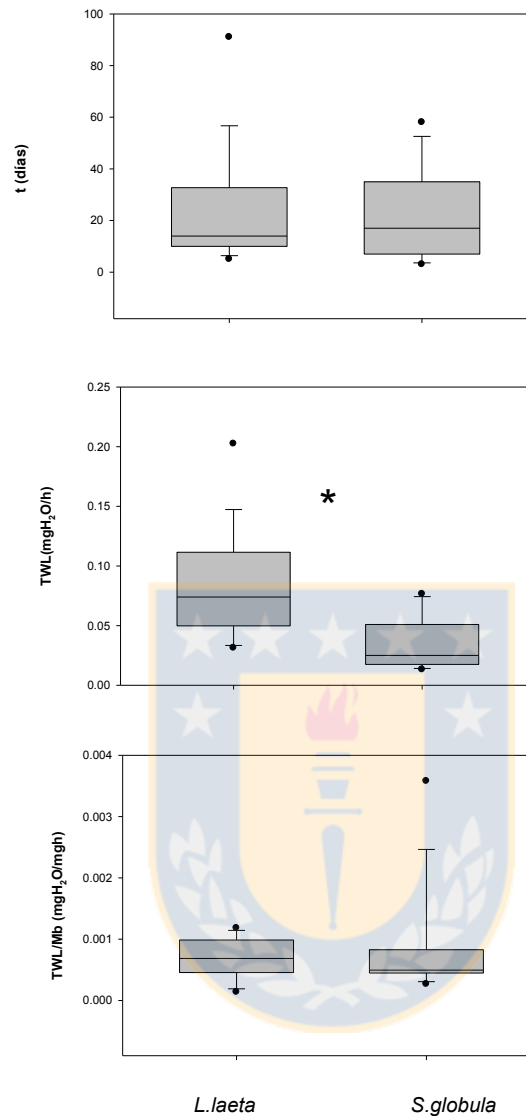


Figura 3.- Tiempo de supervivencia y pérdida de agua de *L. laeta* y *S. globula*. Tiempo de supervivencia (T), tasa de pérdida de agua (TWL) y tasa de pérdida de agua masa específica (TWL/Mb) en ambiente seco (HR < 3%) (Canals *et al.*, 2013)

El nicho térmico fue amplio y la sobreposición del nicho entre ambas especies fue mayor que un 80% (Canals *et al.*, 2013) (Figura 4).

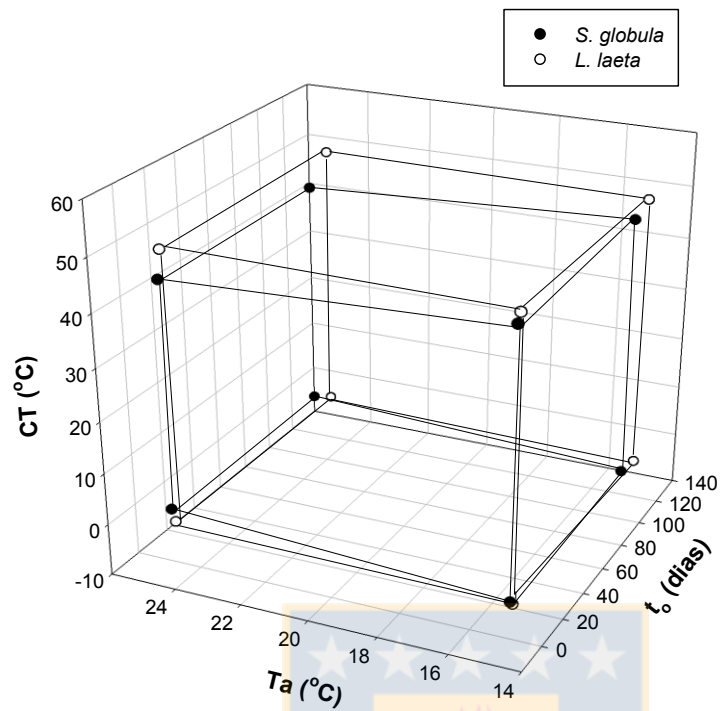


Figura 4.- Nicho térmico de *L. laeta* y *S. globula* . Polígono de superposición del nicho térmico de ambas especies basado en temperaturas críticas (CT), temperaturas de aclimatación (Ta) y tiempo de tolerancia a la desecación ( $t_o$ ) expresada como tiempo estandarizado (Canals *et al.*, 2013).

#### 2.4.- Requerimientos energéticos.

Con el objeto de satisfacer los requerimientos de mantención (homeostasis), crecimiento y reproducción, los animales necesitan obtener nutrientes desde los autótrofos o consumir otros animales (Weiner, 1992). La última estrategia que corresponde a la predación implica costos de búsqueda, captura y manipulación de presas además de los costos de acción dinámica específica consecuencia de la absorción, digestión y asimilación (Sibly & Calow, 1986; Secor 2009; Nespolo *et al.*, 2011). La tasa metabólica de reposo de un ectotermo puede ser considerada como la cantidad de energía requerida para satisfacer la homeostasis durante el reposo, determinando la cantidad mínima de alimentación necesaria para mantención de éste. Así, es posible establecer una relación directa entre la tasa metabólica y la tasa de alimentación de presas, como se ha reportado para el caso de la araña migalomorfa *Paraphysa parvula* (Canals *et al.*, 2012).

Las arañas tienen tasas metabólicas muy bajas (Anderson, 1970; Greenstone & Bennett, 1980; Prestwich, 1983a,b; Wilder, 2011) lo cual puede estar asociado con adaptación a ambientes impredecibles y baja disponibilidad de presas (Anderson, 1970; Greenstone & Bennet, 1980). Desde el punto de vista fisiológico esto podría ser explicado por el hecho que las arañas usan la presión hidrostática para la extensión de sus apéndices, manteniendo la postura con una presión constante con solo un pequeño número de músculos activos en vez del uso permanente de ellos, lo que aumentaría el gasto metabólico (Anderson & Prestwich, 1982; Carrel & Heathcote, 1976). Un bajo metabolismo de reposo podría ser un factor que les permite extender su supervivencia sin alimentos (Tanaka & Ito, 1982; Canals *et al.*, 2007; Nentwig, 2013). Además las arañas pueden reducir su gasto metabólico en forma significativa cuando experimentan períodos

de baja disponibilidad de alimentos (Anderson, 1974; Ito, 1964; Miyashita, 1969; Tanaka & Ito 1982; Stolz *et al.*, 2010, Canals *et al.*, 2007, Canals *et al.*, 2011, Phillip & Shillington, 2010). Sin embargo, Lighton *et al.* (2001) propusieron que las arañas tienen tasas metabólicas similares al resto de los artrópodos terrestres sugiriendo que la tasa metabólica de reposo puede ser considerada muy conservativa y que entonces se podría establecer una regla alométrica general para todos los artrópodos terrestres, con excepción de las migalomorfas, escorpiones y garrapatas (Lighton *et al.*, 2001; Shillington 2002; 2005).

Algunos estudios previos no han podido encontrar diferencias metabólicas entre diferentes arañas araneomorfas fuera de las explicadas por diferencias en masa corporal. De existir, estas podrían ser una consecuencia de las diferencias ecológicas entre los grupos (Greenstone & Bennett, 1980; Anderson, 1994). Por ejemplo Anderson (1994), analizando especies de la familia Theridiidae con diferentes hábitos de vida, sólo encontraron diferencias atribuibles a la restricción de alimentos. Sin embargo, Shillington (2005) encontró tasas metabólicas más altas en los machos activos que en las hembras de *Aphonopelma anax*, sugiriendo que las diferencias sexuales en los hábitos podrían explicar las diferencias metabólicas. En forma similar Kawamoto *et al.* (2011) reportaron diferencias metabólicas entre arañas no cribeladas y cribeladas probablemente asociadas a las diferencias conductuales asociadas a la construcción de telas, contradiciendo la idea que las arañas pueden ser entendidas como una unidad entre los artrópodos terrestres en términos energéticos (Lighton *et al.*, 2001).

Carrel & Heathcote (1976,) basados en la baja frecuencia cardiaca de arañas cazadoras errantes primitivas (Loxoscelidae (Sicariidae) y Scytodidae), propusieron la hipótesis que estos grupos podrían tener bajo metabolismo asociado a una estrategia de conservación de la energía invirtiendo poco esfuerzo en captura de presas y alimentándose

sólo ocasionalmente. Sin embargo, Greenstone & Bennett (1980) no encontraron diferencias metabólicas entre arañas del género *Loxosceles* y otras arañas araneomorfas, salvo aquellas debidas a diferencias en masa. Mientras que Carrel & Heathcote propusieron que la razón constante de 2,5 entre frecuencia cardiaca y metabolismo sugería que Sicariidae y Scytodidae deberían tener bajas tasas metabólicas, Greenstone & Bennett (1980) rechazaron esta idea sugiriendo que la frecuencia cardiaca es un mal predictor de la tasa metabólica.

En este capítulo analizo el consumo de oxígeno y producción de CO<sub>2</sub> de *Loxosceles laeta* (Sicariidae) y *Scytodes globula* (Scytodidae), su relación con la masa corporal y comparo sus tasas metabólicas entre ellas y con datos de otras arañas araneomorfas, unas cazadoras primitivas y otras no.

### **Material y Métodos**

Se capturaron 23 individuos (13 hembras y 10 machos) de *L. laeta* (127,55 ± 90,47 mg) y 26 individuos (16 hembras y 10 machos) de *S. globula* (82,79 ± 51,74 mg) en el interior de casas durante otoño y primavera en Santiago. Los individuos fueron mantenidos en el laboratorio por 2 semanas con ciclos L:O:12:12 a temperatura ambiente y alimento *ad lib* consistente en larvas de *Tenebrio molitor*. A un primer grupo de 14 individuos de *L. laeta* y 16 individuos de *S. globula* y un segundo grupo de 9 individuos de *L. laeta* y 10 de *S. globula* seleccionados al azar se les midió el consumo de O<sub>2</sub> ( $\dot{V}_{O_2}$ ) y la producción de CO<sub>2</sub> ( $\dot{V}_{CO_2}$ ) a 20 °C y 30 °C, respectivamente. Se midieron en el día lo que corresponde a la fase de reposo de estas especies (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2015).

En los experimentos cada individuos fue introducido en una jeringa de 20 ml por 2 horas en una cámara termoregulada junto a dos jeringas vacías como control. Después de 2 horas la mitad del volumen de la jeringa (10 ml) se hizo circular con velocidad de 1ml/seg en una cámara metabólica de flujo abierto la cual aspiraba aire con un flujo  $Q = 50$  ml/min. Se removió el agua del flujo de aire con filtros de anhídrido sulfato de Calcio (Drierite®). Posteriormente el aire pasaba por el sistema Sable O<sub>2</sub>-CO<sub>2</sub> Systems International®, modelo FOXBOX. Los datos fueron corregidos a STP y analizados usando el software ExpeData (Sable Systems International®) versión 1.0.3. Las curvas de O<sub>2</sub> y CO<sub>2</sub> fueron transformadas a unidades de flujo (ml/min) usando:  $Q_{O_2} = (-60 \cdot Q \cdot O_2 / 100) / (1 - 0.2095)$  y  $Q_{CO_2} = 60 \cdot Q \cdot CO_2 / 100$ , respectivamente (Whithers, 1977). Se midió el área bajo la curva:  $V_i$ ,  $i = O_2$  o  $CO_2$  (ml) representando el total de O<sub>2</sub> consumido y el total de CO<sub>2</sub> producido por las arañas. Entonces el consumo de O<sub>2</sub> y la producción de CO<sub>2</sub> se estimó mediante:  $\dot{V}_i = 2(V_i - V_0) / t$ , donde  $V_0$  corresponde al promedio del área bajo la curva en los controles. El factor 2 proviene del hecho que se analizó solo la mitad del volumen de la jeringa.

*Análisis:* Las variables metabólicas se analizaron con ANCOVA de dos vías (especies y temperaturas) y la masa corporal como covariable. Se utilizó transformación logarítmica para satisfacer los supuestos de los análisis, previamente estudiadas con test de Shapiro-Wilk y Bartlett. Se establecieron relaciones alométricas entre el consumo de oxígeno y la masa corporal en ambas especies usando análisis de regresión.

Con propósitos comparativos se estudió  $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu L / gh$ ) y  $\dot{V}_{CO_2}$  ( $\mu L / gh$ ) a 20 °C en 5 individuos de *Dysdera crocata* (Dysderidae), ( $122,92 \pm 41,02$  mg), un representante de las cazadoras primitivas y 2 individuos de *Pholcus phalangioides* (Pholcidae) ( $82,78 \pm 8,55$

mg), que aunque es una araña haplogina es constructora de tela (Bruvo-Madaric *et al.*, 2005). También se comparó  $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu\text{L} / \text{gh}$ ) de las cazadoras primitivas (P) considerando nuestros datos de *L. laeta* y *S. globula* y datos de las especies *L. laeta*, *L. deserta* y *Plectreurys spp.* (de Greenstone & Bennett, 1980) y *P. phalangioides* con datos de araneomorfas no primitivas de Greenstone & Bennett (1980) (NP) mediante ANCOVA considerando aquellos taxa con más de dos puntos. El grupo P incluyó: Sicariidae (arañas del rincón), Scytodidae (arañas escupidoras), Dysderidae (arañas rojas), Pholcidae (arañas de patas largas), y Plectreuridae porque están entre las más generalizadas de todas las haploginas no cribeladas (Gertsch, 1958). El grupo NP incluyó: Theridiidae (arañas viudas y relativas), Lyniphiidae (tejedoras irregulares), Araneidae (tejedoras orbitales), Agelenidae (tejedoras de tela de embudo), Oxyopidae (arañas lince), Thomisidae (arañas cangrejo), Salticidae (arañas saltadoras), Lycosidae (arañas lobo), Gnaphosidae y Clubionidae (arañas tela de saco). Se realizó también un análisis de conglomerados con método UPGMA usando  $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu\text{L} / \text{gh}$ ) como la variable respuesta y la distancia Euclídea. Las relaciones filogenéticas de las arañas fueron estudiadas midiendo la señal filogenética con el índice de Moran y  $\lambda$  de Pagel y realizando regresiones con contrastes filogenéticos basados en las hipótesis filogenéticas de Coddington & Levi (1991), Bell *et al.*, (2005) y Penney *et al.*, (2003).

Los valores de consumo de  $\text{O}_2$  fueron comparados con los valores esperados para su masa corporal siguiendo las relaciones de Greenstone & Bennett (1980) (G&B):  $\text{Log}(\dot{V}_{O_2} (\mu\text{L/h})) = -0,133 + 0,710\text{log}(\text{Mb}(\text{mg}))$ , la de Anderson (*vide* Carrel & Heathcote 1976) (A):  $\dot{V}_{O_2} (\mu\text{L/gh}) = 947 \text{ Mb}^{-0,408}$ , Mb in mg y la de Lighton *et al.* (2001) (L):  $M (\mu\text{W}) = 973 \text{ Mb}^{0,856}$ , donde M es el metabolismo y Mb en g, transformando las unidades a  $\dot{V}_{O_2}$  in  $\mu\text{L/gh}$ .



## Resultados

La tasa metabólica masa-específica de *L. laeta* y *S. globula* fué baja comparada con los valores esperados para arañas y artrópodos para su masa corporal (Tabla 1).

$\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh) = 45,1\%$  y  $58,0\%$  del esperado por G&B,  $59,0\%$  y  $80,15\%$  del esperado por A para *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente. Usando el valor promedio entre 20 y 30 °C como un estimador del consumo de oxígeno a 25 °C,  $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  fué  $59,0\%$  y  $63,3\%$  del valor esperado para artrópodos por L en *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente.

Tabla 1. Consumo de oxígeno total ( $\dot{V}_{O_2}(\mu L / h)$ ) y masa específico ( $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$ ), producción de CO<sub>2</sub> total ( $\dot{V}_{CO_2}(\mu L / h)$ ) y masa específica ( $\dot{V}_{CO_2}(\mu L / gh)$ ) y cuociente respiratorio (RQ) de *S. globula* y *L. laeta* a dos temperaturas.

|                   | 20 °C                        | 30 °C               |
|-------------------|------------------------------|---------------------|
|                   | $\dot{V}_{O_2}(\mu L / h)$   |                     |
| <i>S. globula</i> | $8,36 \pm 9,39$              | $10,17 \pm 4,12$    |
| <i>L. laeta</i>   | $9,21 \pm 6,42$              | $24,19 \pm 10,20$   |
|                   | $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  |                     |
| <i>S. globula</i> | $92,22 \pm 54,44$            | $177,82 \pm 76,15$  |
| <i>L. laeta</i>   | $144,06 \pm 165,04$          | $172,69 \pm 124,00$ |
|                   | $\dot{V}_{CO_2}(\mu L / h)$  |                     |
| <i>S. globula</i> | $4,47 \pm 3,63$              | $8,25 \pm 4,63$     |
| <i>L. laeta</i>   | $4,82 \pm 2,59$              | $14,51 \pm 9,12$    |
|                   | $\dot{V}_{CO_2}(\mu L / gh)$ |                     |
| <i>S. globula</i> | $51,52 \pm 18,46$            | $133,52 \pm 41,41$  |
| <i>L. laeta</i>   | $63,01 \pm 43,48$            | $85,95 \pm 49,66$   |
|                   | RQ                           |                     |
| <i>S. globula</i> | $0,71 \pm 0,47$              | $0,74 \pm 0,27$     |
| <i>L. laeta</i>   | $0,67 \pm 0,33$              | $0,58 \pm 0,24$     |

No se encontraron diferencias en  $\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh)$  ( $F_{1,42} = 0,28$ ,  $p = 0,596$ ) ni en  $\dot{V}_{CO_2} (\mu L / gh)$  ( $F_{1,42} = 1,01$ ,  $p = 0,319$ ) entre estas especies. Tampoco se encontraron diferencias entre sexos en  $\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh)$  ni en  $\dot{V}_{CO_2} (\mu L / gh)$  ( $F_{1,42} = 2,40$ ,  $p = 0,124$  y  $F_{1,42} = 0,40$ ,  $p = 0,53$  respectivamente).

La masa corporal afectó  $\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh)$  ( $F_{1,42} = 9,56$ ,  $p = 0,004$ ) y  $\dot{V}_{CO_2} (\mu L / gh)$  ( $F_{1,42} = 4,08$ ,  $p = 0,049$ ). También se encontró un efecto de las temperaturas experimentales sobre ambas variables ( $F_{1,42} = 16,48$ ,  $p = 0,0002$  y  $F_{1,42} = 21,90$ ,  $p = 0,00003$  en  $\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh)$  y  $\dot{V}_{CO_2} (\mu L / gh)$  respectivamente). No existieron diferencias en el cuociente respiratorio (RQ) entre especies ( $F_{1,42} = 0,953$ ,  $p = 0,335$ ) ni entre temperaturas experimentales ( $F_{1,42} = 0,05$ ,  $p = 0,82$ ).

Combinando los valores de consumo de oxígeno de ambas especies a 20 °C se obtuvieron las relaciones alométricas:  $\dot{V}_{O_2} = 573,85 \cdot M_b^{-0,46 \pm 0,27}$  y  $\dot{V}_{CO_2} = 573,85 \cdot M_b^{-0,41 \pm 0,22}$ ; con las mediadas metabólicas en ( $\mu L / gh$ ) y  $M_b$  en mg, pero las regresiones no alcanzaron nivel de significación estadística:  $F_{1,26} = 2,84$ ,  $p = 0,103$ ,  $R^2 = 0,12$  y  $F_{1,26} = 3,45$ ,  $p = 0,075$ ,  $R^2 = 0,10$  para  $\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh)$  y  $\dot{V}_{CO_2} (\mu L / gh)$ , respectivamente (Figura 5).

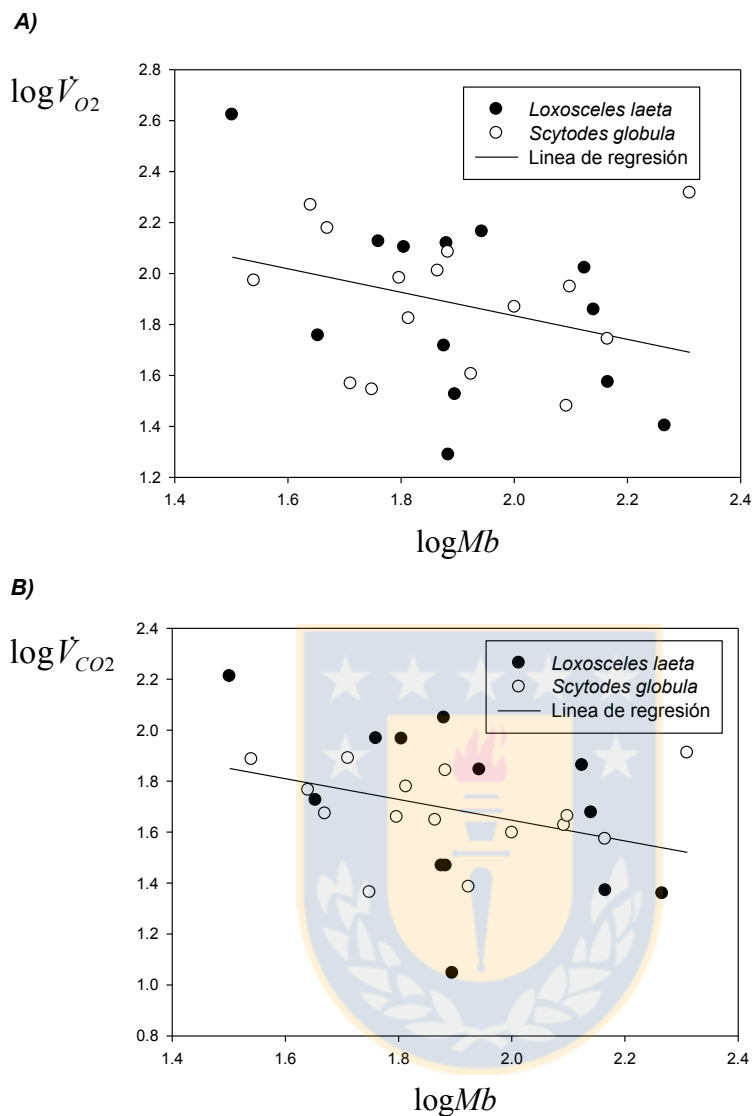


Figura 5. Consumo de oxígeno y producción de  $\text{CO}_2$  de *L. laeta* y *S. globula*. A) Relación Log-log de consumo de oxígeno ( $\dot{V}_{\text{O}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ )) y masa corporal (Mb) de *S. globula* y *L. laeta* a 20 °C. B) relación Log-log de producción de  $\text{CO}_2$  ( $\dot{V}_{\text{CO}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ )) y Mb de ambas especies a 20 °C.

Para *D. crocata* se encontró  $\dot{V}_{\text{O}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ ) =  $97,18 \pm 38,00$  y  $\dot{V}_{\text{CO}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ ) =  $63,57 \pm 27,69$  y para *P. phalangiodes*  $\dot{V}_{\text{O}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ ) =  $187,57 \pm 15,79$  y  $\dot{V}_{\text{CO}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ ) =  $110,66 \pm 34,43$ . En *D. crocata*  $\dot{V}_{\text{O}_2}$  ( $\mu\text{L}/\text{gh}$ ) fué 53,3% del esperado por G&B, 92,43% del esperado

por A y el 42,94% del esperado por L;  $\dot{V}_{O_2}(\mu L/gh)$  de *P. phalangioides* fué el 91,7% del esperado por G&B, 120.04% del esperado por A y 78,29% del esperado por L.

La  $\dot{V}_{O_2}(\mu L/gh)$  a 20 °C del grupo P fué menor que la del grupo NP ( $F_{1,76} = 3,91$ ,  $p = 0,05$ ) sin diferencias entre las pendientes ( $F_{1,76} = 0,94$ ,  $p = 0,13$ ). Se encontró señal filogenética en  $\dot{V}_{O_2}(\mu L/gh)$  (Moran's I = 0,034,  $p = 0,02$ ;  $\lambda = 0,937$ , no significativamente diferente de 1;  $p = 0,19$ ). El análisis de conglomerados mostró que desde el punto de vista metabólico existen tres grupos según método de Ward (ANCOVA  $F_{2,11} = 74,7$ ,  $p \ll 0.001$ ; Tukey a,b,c) : i) Dysderidae-Sicariidae-Clubionidae-Plectreuridae-Scytodidae-Gnaphosidae; ii) Pholcidae-Thomisidae-Agelenidae-Lycosidae-Oxiopidae-Salticidae-Araneidae y iii) Lyniphiidae-Theridiidae. El primer grupo incluyó principalmente arañas tejedoras y cazadoras primitivas y el segundo y tercer grupo incluyeron arañas cazadoras activas y tejedoras de telas orbitales (Figura 6).

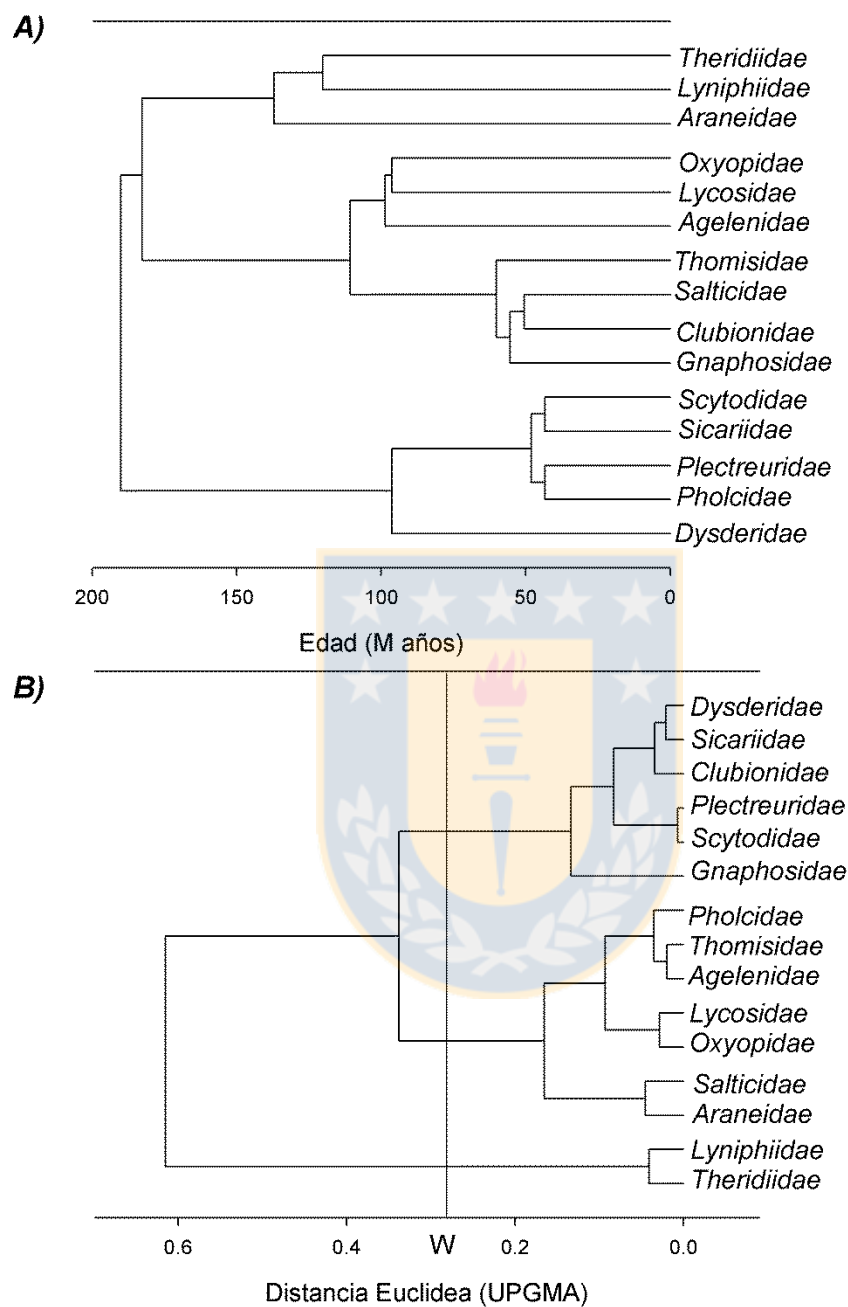


Figura 6.- Relaciones filogenéticas en arañas araneomorfas y relación metabólica. A) Relaciones filogenéticas de las familias de arañas consideradas para las comparaciones metabólicas. Basadas en Coddington & Levi (1991), Bell *et al.*, (2005) y Penney *et al.*,

(2003). B) Análisis de conglomerados  $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu\text{L}/gh$ ) en estas familias, basados en distancias Euclídeas con método UPGMA. La línea indica los grupos según Ward.

Analizando  $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu\text{L}/gh$ ) como función de la masa corporal en todas las arañas consideradas, encontramos una pendiente  $-0,248 \pm 0,146$  ( $F_{1,13} = 2,88$ ,  $p = 0,11$ ) y excluyendo las arañas del grupo P la pendiente fue similar:  $-0,224 \pm 0,123$  ( $F_{1,9} = 3,31$ ,  $p = 0,10$ ) aunque no alcanzaron significación estadística. Corrigiendo por filogenia la tendencia alométrica general se mantuvo: pendiente =  $-0,246 \pm 0,132$  ( $F_{1,13} = 3,45$ ,  $p = 0,08$ ) (Figura 7).

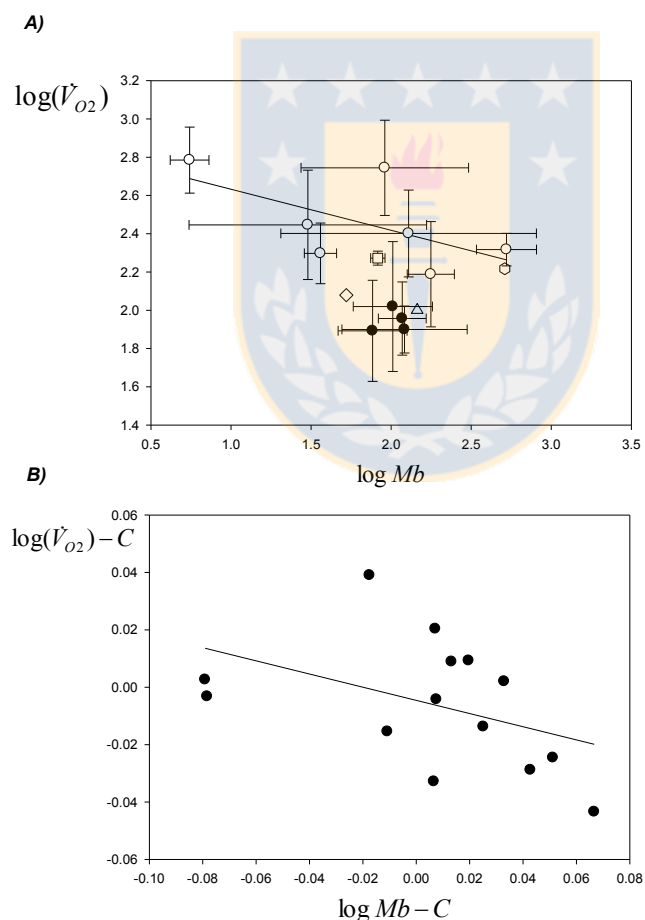


Figura 7.- Consumo de oxígeno en arañas primitivas y modernas. A) Relación Log-log entre consumo de oxígeno ( $\dot{V}_{O_2}$  ( $\mu\text{L}/gh$ )) y masa corporal de familias de arañas (grupos P y

NP) a 20 °C. Sólo los taxa con 2 o más datos fueron incluidos en la línea de regresión de los grupos. NP (círculos blancos y línea): Theridiidae, Lyniphiidae, Araneidae, Agenelidae, Oxyopidae, Thomisidae, Salticidae. El grupo P incluyó (círculos negros, sin línea de regresión ya que no fue significativa): Sicariidae, Scytodidae, Dysderidae y Plectreuridae. Puntos no incluidos en los análisis de regresión: Lycosidae (hexágono blanco), Pholcidae (cuadrado blanco), Gnaphosidae (rombo blanco), Clubionidae (triángulo blanco). B)

Contrastes filogenéticos en la relación log-log entre  $(\dot{V}_{O_2} (\mu L / gh))$  y Mb de los grupos P y NP combinados a 20 °C.

### **Discusión**

Las tasas metabólicas de reposo de *L. laeta*, *S. globula* y *D. crocata* fueron menores ( $\approx 60\%$ ) que lo esperado para su masa corporal independiente de la relación alométrica usada para la comparación. Como en el caso de otras arañas esto podría ser explicado por el uso de la presión hidrostática para mantener la postura en lugar del uso de todos los músculos, lo que es energéticamente caro (Anderson & Prestwich, 1975; Carrel & Heathcote, 1976; Wilder, 2011). Este bajo gasto energético puede ser un factor importante que influiría en su supervivencia y permitiría un buen ahorro de energía durante períodos de escasez alimentaria (Anderson, 1974; Nentwig, 2013; Tanaka & Ito, 1982). Esto considerando también que las arañas son capaces de reducir sus tasas metabólicas a valores aún menores cuando hay restricción de alimentos, alcanzando valores de un 50% de los de una araña bien alimentada (Ito, 1964; Anderson, 1974; Miyashita, 1969; Tanaka & Ito, 1982; Canals *et al.*, 2007, Stoltz *et al.*, 2010, Canals *et al.*, 2011). Otra explicación para el bajo metabolismo es el bajo número de mitocondrias en la fibra muscular de las arañas (Linzen & Gallowitz 1975).

Fuera del efecto de la masa corporal no se encontraron diferencias metabólicas entre ambos sexos, sin embargo otros autores han reportado diferencias atribuibles al alto requerimiento energético de los machos durante el período reproductivo (Watson & Lighton 1994; Kotiaho, 1998; Uetz *et al.*, 2002; Lomborg & Toft 2009). Esto puede ser explicado por que las arañas estudiadas fueron analizadas fuera del período reproductivo en nuestros experimentos.

Los requerimientos energéticos totales de *L. laeta* fueron superiores a los de *S. globula* especialmente a altas temperaturas (30°C). Esta última temperatura es útil para comparar, ya que puede ser similar a la tasa metabólica de actividad ya que la mayoría de las arañas son capaces de aumentar entre 2-6 veces la tasa metabólica de reposo (Anderson & Prestwich, 1982; Prestwich, 1983; Nespolo *et al.*, 2011; Canals *et al.*, 2012), aunque las arañas tejedoras de telas pueden aumentar hasta 10-20 este valor mientras tejen una tela (Wilder, 2011).

Considerando que el equivalente energético de un litro de oxígeno es 5 Kcal/L, el requerimiento de *L. laeta* es  $2,9 \times 10^{-3}$  Kcal/día y el de *S. globula* de  $1,22 \times 10^{-3}$  Kcal/día, lo que considerando un aporte de 6,49 Kcal/g de artrópodo y una digestibilidad de un 73% (Canals *et al.*, 2012) significa que en un mes *L. laeta* y *S. globula* les bastaría consumir 0,0184 g y 0,0078 g de artrópodos. Esto se satisfaría fácilmente por ejemplo con la captura de una larva de *Tenebrio molitor* al mes. Este bajo requerimiento explica por una parte la extraordinaria capacidad de las arañas de permanecer sin alimento por largo tiempo y por otra parte la convivencia de ambas especies en un mismo hábitat que puede ser muy cercano ya que la disponibilidad de pequeños artrópodos como moscas, hormigas, polillas y tisanuros es abundante en ambientes domiciliarios. En referencia a la alimentación de *L. laeta* en Chile se ha reportado que se alimenta de moscas, polillas (lepidópteros) y otros



pequeños artrópodos (Parra *et al.*, 2002) y en el único estudio sistemático realizado sobre doce telas se han reportado las siguientes presas (en orden decreciente): 30,67% moscas, 20,0 % escarabajos, 13,3% hormigas, 12,0% isopodos, 8,0% otras arañas, 5,3% lepidópteros, 4% milípedos, 2,7% tijeretas, 2,7 % mosquitos, 1,3 % grillos y una cantidad no commensurada de ácaros (Levi & Spielman, 1964). *S. globula* en cambio ha sido reportada como una araña araneofágica que preda a especies del género *Loxosceles* y otras especies de la familia Salticidae y del género *Drassodes* (Jackson *et al.*, 1998; Ades & Ramires, 2002; Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013). Su dieta sería similar a otras especies del género *Scytodes*. Así por ejemplo en *S. longipes* se ha reportado una preferencia de aceptación de Araneae de un 67,5% vs. 39,2 de insectos al ser ofrecidos como presas (Nentwig, 2013). Se desprende entonces que la interferencia entre estas arañas no parece justificado por los requerimientos energéticos ya que es muy bajo, pero si puede existir por los hábitos araneofágicos que se han reportado para *S. globula* (Fernandez *et al.* 2002; Canals & Solís, 2013) y que explicaría la relación entre los tamaños poblacionales de *S. globula* y *L. laeta* dentro de las casas, siempre favorable a *L. laeta*, sugiriendo una relación depredador-presa entre estas especies (Fernandez *et al.* 2002).

El valor de RQ fué alrededor de 0,7 en *L. laeta* y *S. globula*, sugiriendo la ingestión de grasas tal como es esperado de acuerdo a las presas ofrecidas durante el período experimental y a las presas que habitualmente consumen estas especies.

No se midió directamente  $Q_{10}$  en nuestras especies porque los individuos medidos a 20 °C fueron diferentes de los medidos a 30 °C y  $Q_{10}$  refleja la capacidad de cambio en la tasa metabólica relativa a cambios en la temperatura como un atributo individual (Nespolo *et al.*, 2003). Sin embargo, una estimación gruesa en nuestro caso son las razones entre

$\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  a 30 °C y 20 °C y entre  $\dot{V}_{CO_2}(\mu L / gh)$  a 30 °C y 20 °C. Estas fueron 1,92 y 2,59 respectivamente para *S. globula* y 1,20 y 1,36 respectivamente para *L. laeta*, valores en el rango (1,5-3) de lo reportado para arácnidos e insectos (Anderson, 1970; Prestwich & Walker, 1981; Ashby, 1997; Davis *et al.*, 1999; Rourke, 2000; Rogowitz & Chappell, 2000; Schmitz & Perry, 2001).

Poniendo los resultados en un contexto mas general, el  $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  de *D. crocata* fue bajo y similar al de *S. globula* y *L. laeta*. Sin embargo el  $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  de *P. phalangioides* fué igual o superior al esperado para su masa corporal. A pesar del alto  $\dot{V}_{O_2}(\mu L / gh)$  de *P. phalangioides*, comparando los grupos P y NP encontramos que las arañas tejedoras y cazadoras primitivas tuvieron tasas metabólicas de reposo menores que el grupo NP, coincidiendo con la hipótesis de Carrell & Heathcote (1976) basados en la baja frecuencia cardíaca de la familia Sicariidae. Esto podría haber evolucionado asociado a su estrategia de vida predadora adecuada para ambientes impredecibles de baja disponibilidad de alimentos, en forma similar a las arañas migalomorfas (Greenstone & Bennett, 1980; Shillington, 2002; Canals *et al.*, 2007; Canals *et al.*, 2011). Es interesante que Greenstone y Benett (1980) rechazaron la hipótesis de Carrell & Heathcote (1976), argumentando que la frecuencia cardíaca es un mal predictor del metabolismo. Nuestros resultados están de acuerdo con Carrell & Heathcote (1976), aún usando los 9 valores de *L. laeta* y 2 de *L. deserta* junto a nuestros datos. Nuestros resultados con *L. laeta* no son diferentes a los de Greenstone & Bennett (1980):  $144,06 \pm 165,04$  vs.  $138,52 \pm 34,52$ , respectivamente. Esto implica que las diferencias entre las conclusiones de nuestro estudio y las de Greenstone and Bennett (1980) no son explicadas por diferencias metabólicas sino por el aumento del tamaño muestral de arañas analizadas.

Nuestros análisis detectaron una débil señal filogenética en la tasa metabólica, lo cual puede ser explicado por el hecho que la mayoría de las arañas del grupo P son haploginas. Estas son en general arañas primitivas con baja fertilidad (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2014) y estrategias energéticamente de bajo costo comparadas a las del grupo NP que incluye arañas del clado RTA y arañas de telas orbitales caracterizadas por los altos costos energéticos de la construcción de telas y altas fertilidades (Blackledge *et al.*, 2009). El análisis de conglomerados mostró que todas las arañas haploginas, exceptuando a Pholcidae, se agruparon en un grupo único pero también con las enteleginas Clubionidae y Gnaphosidae. Las arañas de tela de saco (Clubionidae) son arañas nocturnas que forrajean a ras de suelo o en el follaje y que construyen telas de mallas permaneciendo inactivas gran parte del día y las Gnaphosidae no construyen telas (Bradley, 2013). Todo este grupo puede ser considerado como cazadoras y tejedoras primitivas. También es interesante notar que *P. phalangoides*, una araña haplogina pero constructora de telas mostró un consumo de oxígeno más alto que *S. globula* y Plectreuridae y las otras familias cercanas filogenéticamente del grupo P (Coddington & Levi, 1991; Penney *et al.*, 2003; Bell *et al.*, 2005; Blackledge *et al.*, 2009), pero similar a las del grupo NP, lo que sugeriría un alto metabolismo asociado a la construcción de telas.

Los resultados expuestos rechazan la proposición de Lighton *et al.*, (2002), quienes propusieron una relación general entre tasa metabólica y masa para todos los artrópodos terrestres con excepción de garrapatas y escorpiones, pero son apoyados por otros resultados que muestran diferencias en metabolismo (Kawamoto *et al.*, 2011) y en fertilidad (Blackledge *et al.*, 2009) entre arañas cribeladas y no cribeladas reflejando diferencias en la estrategia de asignación de la energía. También nuestros resultados son apoyados por la estrategia de baja energía reportada en Theraphosidae, familia que también muestra tasas

metabólicas bajo lo esperado para su masa corporal. Además nuestro resultado apoya fuertemente la hipótesis de C&H, sugiriendo que las tasas metabólicas no solo son afectadas por el sexo y estados reproductivos y de desarrollo sino también por la ecología y estilo de vida reconociendo al menos en las arañas araneomorfas un grupo de bajos requerimientos constituido por las cazadoras y tejedoras primitivas y otro constituido por las tejedoras de telas.

## 2.5.- Ritmo de Actividad

Uno de los aspectos importantes a considerar en la sobreposición del nicho entre dos especies es el ritmo de actividad. En ocasiones, dos especies pueden compartir el nicho trófico, pero sus diferencias en ritmos de actividad les permiten explotar los mismos recursos y convivir en el mismo ambiente. Un ejemplo de esto son las especies de vinchucas hematófagas *Triatoma infestans* y *Mepraia spinolai* que pueden cohabitar en chaguales (*Puya chilensis*) (Bacigalupo *et al.*, 2011) alimentándose de las mismas especies, pero *T. infestans* es predominantemente nocturna mientras que *M. spinolai* es predominantemente diurna (Canals *et al.*, 1997).

Existen escasos estudios de ritmos biológicos en arañas (Page, 1981; Nentwig, 2013; Mislberger & Rusak, 2005). Los ritmos en ausencia de estímulo externo se conocen como “*free running*” o ritmo de carrera libre y como estos ritmos usualmente tienen periodos cercanos a 24 horas, se les denomina circadianos (Aschoff, 1981), aunque otros pueden tener ciclicidades diferentes a 24 horas (Page, 1981). En artrópodos, insectos, moluscos, helmintos y protistas entre los “invertebrados” se han reportado ritmos circadianos de alimentación, apareamiento, ovoposición, depredación, defensa del territorio y migración (Brady 1981; Mislberger & Rusak, 2005). En arañas araneomorfas hay

escasos reportes; por ejemplo, la especie *Lycosa tarantula* muestra una actividad asociada a un ritmo endógeno sincronizado por la clave ambiental que constituye el ciclo de luz diario (Ortega-Escobar, 2002). Un caso similar es el de *Cupiennus salei* (Seirfath 1980, Schmitt *et al.* 1990). En *Larinioides cornutus* se ha identificado la respuesta de agregación sincronizada con los ciclos de luz (Jones *et al.*, 2011).

Los ritmos permitirían enfrentar los cambios ambientales anticipando el ciclo diario en vez de responder a las condiciones inmediatas y permitiendo mantener activo al individuo durante condiciones favorables. La mayoría de las arañas son nocturnas lo que podría ser ventajoso por una mayor disponibilidad de presas, menor cantidad de depredadores y en lugares desérticos, para evitar la desecación por exposición a temperaturas extremas (Cloudsley-Thompson, 1961; 2000).

En este capítulo caracterizamos el ritmo de actividad de *L. laeta* y *S. globula* con el objetivo de estudiar su sobreposición.

### **Material y métodos**

Se registró la actividad locomotora de 18 individuos adultos, 5 machos y 13 hembras de *S. globula* y 18 individuos, 9 machos y 9 hembras de *L. laeta* capturados en el interior de casas en Santiago y mantenidos en condiciones naturales de temperatura y ciclos luz: oscuridad (L:O) en laboratorio con alimentación consistente en larvas de *T. molitor* y agua *ad libitum*.

Durante la fase de luz cada individuo fue introducido en una arena experimental circular de plástico blanco de 19,5 cm de diámetro y 5 cm de profundidad, provisto de una tapa de vidrio transparente. La arena fue dispuesta al interior de una cámara con control de iluminación y temperatura e implementada con una videocámara (PANASONIC WV-

CP504), conectada al computador implementado con el software ETHOVISION. Una vez finalizado el registro de la fase de luz, la arena experimental fue trasladada a una sala con ciclo L:O invertido. La araña permaneció por al menos 7 días para su ambientación al nuevo ciclo L:O. Completado este lapso, se registró la actividad locomotora en la fase oscura del ciclo con una videocámara digital (SONY HDR-CX 700), la cual también se encontraba conectada al software ETHOVISION (basados en Seyfath 1980, Ortega-Escobar 2002; Jones *et al.* 2011).

Los archivos de video obtenidos se almacenaron en un disco duro externo y fueron analizados con el software ETHOVISION (Noldus Information Technology, Inc.), el cual permite seguir, medir y cuantificar los giros y desplazamientos de las arañas. En este trabajo, se configuró para detectar los cambios de posición con una resolución temporal de un segundo y la expresión de la actividad locomotora se manifestó como desplazamientos equivalentes a un cambio de posición no menor a la longitud del cuerpo de la araña.

Se registraron los eventos de movimiento (EM) de las arañas (actividad-inactividad) durante 24 horas, la distancia recorrida  $D$  (cm) y los momentos del ciclo L:O, en que éstos ocurrieron. Para determinar la existencia de un patrón temporal de actividad se graficó la actividad locomotora individual de las arañas, acumulada en intervalos de una hora. Se comparó la actividad locomotora entre la fase de luz y de oscuridad entre especies y entre sexos con análisis factorial de la varianza. Como los datos no cumplieron con normalidad ni homocedasticidad, se realizó la transformación logarítmica de la variable respuesta ( $\log(x+1)$ ) verificando el cumplimiento de los supuestos con pruebas de Shapiro-Wilk y Bartlett. En el caso de los EM se realizó también un análisis de la varianza de medidas repetidas.

Se construyeron los histogramas de frecuencias del número total de eventos en cada hora para cada especie y se midió la sobreposición de uso del eje temporal con el índice de

Pianka (1973):  $O_{jk} = \frac{\sum_i p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum_i p_{ij}^2 \sum_i p_{ik}^2}}$ , donde  $O_{jk}$  mide la sobreposición (de 0 a 1) de las

especies “j” y “k” y  $p_{ij}$  corresponde a la proporción de uso de la hora “i” por la especie “j”.

Además se analizó el histograma de las horas de actividad buscando unimodalidad vs.

multimodalidad con test de Hartigan (Hartigan & Hartigan 1985)

### Resultados

El análisis de eventos de movimiento mostró que ambas especies son nocturnas, mostrando claras diferencias en el número total de EM entre luz y oscuridad ( $F_{1,60} = 50,37$ ,  $p \ll 0,001$ ) y sin diferencias entre machos y hembras ( $F_{1,60} = 2,14$ ,  $p = 0,14$ ), pero se encontraron diferencias entre las especies ( $F_{1,60} = 28,52$ ,  $p \ll 0,001$ ) e interacción entre el ciclo L:O y la especie ( $F_{1,60} = 6,57$ ,  $p = 0,012$ ) (Tabla 2).

Tabla 2.- Promedios de eventos de movimientos (EM) y distancia recorrida (D) en 12 horas de luz (L) y 12 horas de oscuridad (O) en *Scytodes globula* y *Loxosceles laeta*.

|                             | EM (n)    |            | D (cms)   |           |
|-----------------------------|-----------|------------|-----------|-----------|
|                             | L         | O          | L         | O         |
| <b><i>S. globula</i></b>    |           |            |           |           |
| Machos                      | 67 ± 18   | 1009 ± 461 | 18 ± 6    | 222 ± 117 |
| Hembras                     | 35 ± 30   | 1101 ± 324 | 9 ± 6     | 553 ± 231 |
| Todos los individuos        | 45 ± 21   | 1092 ± 257 | 12 ± 6    | 443 ± 161 |
| Proporción de actividad (%) | 4,1       | 95,9       | 2,6       | 97,4      |
| <b><i>L. laeta</i></b>      |           |            |           |           |
| Machos                      | 723 ± 304 | 1619 ± 540 | 535 ± 355 | 845 ± 262 |
| Hembras                     | 803 ± 281 | 2441 ± 540 | 274 ± 389 | 424 ± 332 |
| Todos los individuos        | 763 ± 200 | 2132 ± 355 | 407 ± 186 | 635 ± 147 |
| Proporción de actividad (%) | 26,4      | 73,6       | 39        | 61        |

Las comparaciones múltiples mostraron que ambas especies tienen mayor actividad en la noche y que *L. laeta* es más activa que *S. globula* tanto en horas de luz como en horas de actividad ( $p < 0,05$  en prueba de Tukey) (Tabla 3).

Tabla 3.- Comparaciones múltiples de EM y de D entre especies en las diferentes fases L:O. Letras iguales indican ausencia de diferencias. La letra (d) se encuentra en paréntesis ya que el ANOVA de medidas repetidas no mostró diferencias entre los eventos de movimiento entre *L. laeta* en luz y *S. globula* es oscuridad, mientras que el ANOVA factorial sí.

|                   | <b>EM</b> |   | <b>D</b> |   |
|-------------------|-----------|---|----------|---|
|                   | L         | O | L        | O |
| <i>L. laeta</i>   | a(d)      | b | ad       | b |
| <i>S. globula</i> | c         | d | c        | d |

El análisis de medidas repetidas fue coincidente con el anterior, encontrando diferencias entre las especies ( $\Lambda$ -Wilk = 0,569,  $F_{12,49} = 3,1$ ,  $p = 0,003$ ), un efecto del ciclo L:O ( $\Lambda$ -Wilk = 0,499,  $F_{12,49} = 4,1$ ,  $p = 0,0002$ ), sin diferencias sexuales ( $\Lambda$ -Wilk = 0,788,  $F_{12,49} = 1,1$ ,  $p = 0,38$ ) y sin interacciones ( $p > 0,05$ ) (Figuras 8 y 9). Las comparaciones múltiples confirman una mayor actividad de *L. laeta* en la fotofase sobre *S. globula*.

La actividad de *S. globula* fue bimodal ( $D = 0,0689$ ,  $p = 0,0008$ ) mientras que la actividad de *L. laeta* resultó unimodal ( $D = 0,0714$ ,  $p = 0,1643$ ).



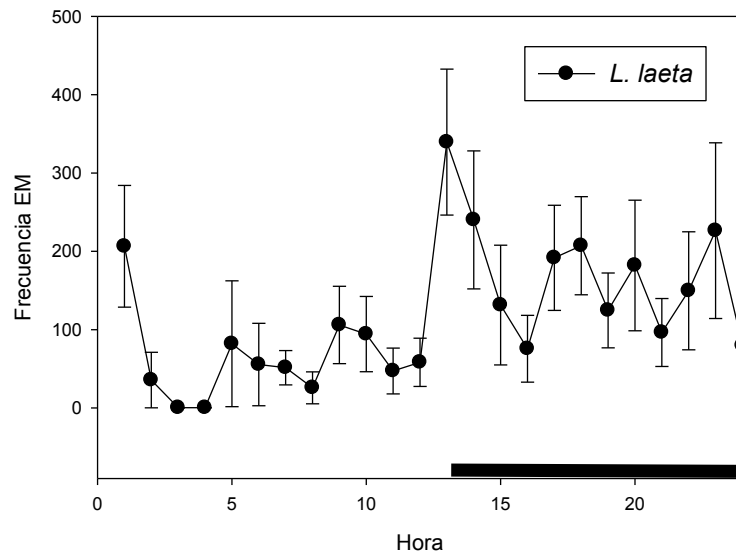


Figura 8.- Ritmo de actividad de *L. laeta*. Ritmo de actividad expresado como frecuencia de eventos de movimiento (EM) a lo largo del ciclo L:O.

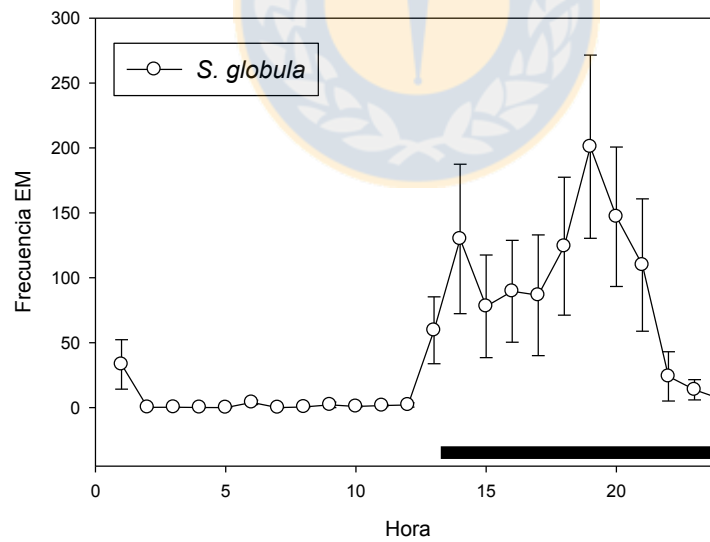


Figura 9.- Ritmo de actividad de *S. globula*. Ritmo de actividad expresado como frecuencia de eventos de movimiento (EM) a lo largo del ciclo L:O.

El análisis de la distancia recorrida (D) también mostró diferencias entre ambas especies con *L. laeta* recorriendo una distancia significativamente mayor que *S. globula* ( $F_{1,60} = 26,29$ ,  $p \ll 0,001$ ), con mayores distancias recorridas en la escotofase ( $F_{1,60} = 31,42$ ,  $p \ll 0,001$ ), sin diferencias sexuales ( $F_{1,60} = 1,13$ ,  $p = 0,29$ ) e interacción entre el ciclo L:O y la especie ( $F_{1,60} = 8,16$ ,  $p = 0,006$ ). Las comparaciones múltiples mostraron que ambas especies recorren mayor distancia en la escotofase y que *L. laeta* es más activa que *S. globula* tanto en la fotofase como en la escotofase (Tablas 2 y 3).

La sobreposición de la actividad de ambas arañas a lo largo de las 24 horas de análisis fue  $O_{jk} = 0,739$ .

### **Discusión**

Los ritmos de actividad locomotora en arañas han sido estudiados en el campo y en laboratorio (Cloudsley-Thompson, 1961, 2000). Aunque la mayoría de las arañas son nocturnas, se han descrito especies diurnas en las familias Salticidae, Oxyopidae, Thomisidae y Lycosidae (Foelix, 1996). Aunque existían reportes previos que señalaban a *L. laeta* y *S. globula* como nocturnas, no existen estudios sistemáticos previos de la cronobiología de éstas especies. Ambas especies mostraron un ciclo circadiano luz: oscuridad (12:12), desarrollando diferencialmente su actividad locomotora durante la fase oscura. La proporción de actividad en el día desplegada por *S. globula* es consistente con lo reportado para otras arañas nocturnas como por ejemplo especies de *Cupiennius* en que sólo el 4,1% de la actividad de los machos y el 8,7% de las hembras se desarrolla en el día (Ortega- Escobar 2002). La actividad nocturna en *S. globula* resultó ser bimodal con picos de actividad a las 2 y 7 horas de iniciada la escotofase. El patrón de actividad bimodal ha sido descrito en algunas arañas migalomorfas crepusculares (Cloudsley-Thompson & Constantinou, 1985).

Las especies estudiadas no mostraron diferencias de actividad entre machos y hembras aún cuando los experimentos se realizaron en período reproductivo. Esto contrasta con reportes previos que muestran mayor actividad cursorial que las hembras, lo que se ha atribuido a la búsqueda activa de éstas en período reproductivo (Gonzaga *et al.*, 2007).

En *L. laeta* la actividad fue unimodal con máxima actividad a la hora de iniciada la escotofase, pero con actividad mantenida durante toda la fase de oscuridad. Llama la atención la gran proporción de actividad diurna de *L. laeta* (26,4%). El desplazamiento también fué significativamente mayor que el desplegado por *S. globula*. Esto podría significar que *L. laeta* es probablemente una araña que deambula encontrando presas activamente y no sólo aquellas que caen en sus telas irregulares en rincones y detrás de cuadros, mientras que *S. globula* sería más de tipo “sit and wait”, sedentaria y sólo activa en la noche (Suter & Stratton, 2005; 2009). Las arañas del género *Loxosceles* capturan invertebrados en sus telas o durante la deambulaci3n (Fisher *et al.*, 2006) y adem1s usan la estrategia del canibalismo y el consumo de presas muertas que encuentran a su paso (Sandidge, 2003; Fischer *et al.*, 2006; Cramer, 2008; Vetter, 2011; 2013; Souza-Silva & Ferreira, 2014), aunque tambi3n se ha reportado ocasionalmente este hecho en *Scytodes* (Vetter, 2013). Este tipo de estrategia podr3a explicar su mayor actividad que *S. globula*. La significativa actividad durante horas de luz de *L. laeta* es consistente con el hallazgo habitual de esta especie deambulando en horas del d3a. Esto la diferencia de la nula actividad de *S. globula* en las habitaciones humanas durante el d3a, cuando puede observarse en su t3pica postura de reposo (Suter & Stratton, 2005; 2009). Contrasta con el desplazamiento en el d3a demostrado por otras especies como *Lycosa tarentula* que muestra un desplazamiento de 40 a 50 cms en la naturaleza (Ortega-Escobar 2002), pero es consistente por ejemplo con el 1mbito de hogar de 300m<sup>2</sup> de *Pardosa agrestis* (Samu &

Sarospataki, 1995), equivalente a un círculo de radio 980 cms. La actividad durante horas de luz en especies predominantemente nocturnas ha sido descrita previamente en arañas. Por ejemplo, estudios en *Tetragnatha montana* y *Dolomedes fimbriatus* basados en observaciones de campo muestran que ambas especies pueden extender su actividad en horas de luz especialmente en épocas de escases de alimentos (Horn, 1969). En el caso de *L. laeta* es probable que al tener mayores requerimientos energéticos que *S. globula* por su mayor tamaño necesite un mayor tiempo de actividad y un mayor desplazamiento para encontrar sus presas en ambientes de escasa disponibilidad de presas como los ambientes habitacionales (Schochat *et al.*, 2004; Van Nuland & Whitlow, 2014).

## 2.6.-Integración

Ambas especies tienen una sobreposición en el eje temporal del nicho, estimado en  $O_{ij} = 0,739$ , lo que es importante pero menor que la sobreposición completa de requerimientos energéticos, la sobreposición reportada del eje térmico  $O_{ij} = 0,852$  y de  $O_{ij} = 0,808$  al incluir el eje de desecación (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013). Esto se explica por la alta proporción de actividad que *L. laeta* despliega en horas de luz.

En conjunto, la sobreposición temporal y de los otros ejes del nicho y el hecho de que ambas arañas poseen hábitats domésticos similares en la zona central de nuestro país, respaldan la hipótesis de que pueden interactuar en un mismo micro hábitat. Los hábitos de preferencia araneofágicos de *S. globula* aseguran la actividad depredadora de ésta sobre *L. laeta* lo que es consistente con reportes de depredación previos (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013). Aunque todas las especies del género *Scytodes* son reconocidamente araneofágicas, no existen estudios de la dieta de *S. globula*. El único estudio en el género *Scytodes* fue el de Nentwig (1985), con *S. longipes* que es útil para comparar el nicho trófico. Comparando las dietas de *S. longipes* (Nentwig, 2013), con datos reportados para

*L. laeta* (Levi & Spielman, 1964), *L. intermedia* (Fisher *et al.* 2006) y otras especies de *Loxosceles* que habitan en cuevas (Souza-Silva & Ferreira, 2014) (Tabla 4), se obtienen amplitudes estandarizadas del nicho de 0,12, 0,46, 0,20 y 0,67 para *Scytodes longipes*, *L. laeta*, *L. intermedia* y *L. spp.*, respectivamente.

Tabla 4.- Dieta de *S. longipes* (Nentwig, 1985), *L. laeta* (Levi & Spielman, 1964), *L. intermedia* (Fisher *et al.*, 2006) y otras especies de *Loxosceles* que habitan en cuevas (Souza-Silva & Ferreira, 2014).

|                         | <i>Scytodes longipes</i> | <i>L. laeta</i> | <i>L. intermedia</i> | <i>Loxosceles spp.</i> |
|-------------------------|--------------------------|-----------------|----------------------|------------------------|
| <b>Formicidae</b>       | 0,01132886               | 0,133           | 0                    | 0                      |
| <b>Hymenoptera</b>      | 0,00232103               | 0               | 0,42285714           | 0,13                   |
| <b>Coleoptera</b>       | 0                        | 0,2             | 0,15047619           | 0,03                   |
| <b>Heteroptera</b>      | 0,00922887               | 0               | 0,01714286           | 0,08                   |
| <b>Homoptera</b>        | 0,02884713               | 0               | 0,00190476           | 0                      |
| <b>Orthoptera</b>       | 0,11986482               | 0,013           | 0,00952381           | 0,08                   |
| <b>Mantodea</b>         | 0,04421017               | 0               | 0                    | 0                      |
| <b>Blatodea</b>         | 0,01840248               | 0               | 0,03238095           | 0,03                   |
| <b>Diptera</b>          | 0,03017344               | 0,3337          | 0,0952381            | 0,23                   |
| <b>Lepidoptera</b>      | 0,0606                   | 0,053           | 0                    | 0,16                   |
| <b>Isoptera</b>         | 0                        | 0               | 0,00761905           | 0                      |
| <b>Psocoptera</b>       | 0                        | 0               | 0                    | 0,03                   |
| <b>Colembola</b>        | 0                        | 0               | 0,00190476           | 0                      |
| <b>Dermaptera</b>       | 0                        | 0,027           | 0                    | 0                      |
| <b>Araneae</b>          | 0,675                    | 0,08            | 0,00761905           | 0,08                   |
| <b>Opiliones</b>        | 0                        | 0               | 0,01142857           | 0                      |
| <b>Pseudoscorpiones</b> | 0                        | 0               | 0,00190476           | 0,03                   |
| <b>Acari</b>            | 0                        | 0,0003          | 0                    | 0                      |
| <b>Isopoda</b>          | 0                        | 0,12            | 0,23619048           | 0,03                   |
| <b>Milipeda</b>         | 0                        | 0,04            | 0                    | 0                      |
| <b>Diplopoda</b>        | 0                        | 0               | 0,00190476           | 0,03                   |
| <b>Oligoqueta</b>       | 0                        | 0               | 0,00190476           | 0                      |

Los índices de sobreposición de este eje del nicho entre *S. globula* y las especies del género *Loxosceles* varían entre 0,03 y 0,34 (Tabla 5). Además las sobreposiciones entre las distintas especies de *Loxosceles* varía entre 0,40 y 0,67. Estos índices sugieren que esta

araña del género *Scytodes* es una especie especialista con gran proporción de arañas en su dieta y que la sobreposición de dieta con arañas del género *Loxosceles* es baja. Además muestra que la sobreposición de dietas en arañas del género *Loxosceles* es alta. Es especialmente llamativo que *L. laeta* tiene gran sobreposición de dieta con arañas del mismo género que habitan cuevas y menos con *L. intermedia* que se la puede encontrar en ambientes forestados. Esto puede ser explicado porque los ambientes habitacionales comparten características con las cuevas como ambiente térmico estable con baja iluminación, atrayendo a comunidades de artrópodos semejantes.

Tabla 5.- Sobreposición del nicho trófico de *S. longipes*, *L. laeta*, *L. intermedia* y *L. spp.*

|                      | <i>S. longipes</i> | <i>L. laeta</i> | <i>L. intermedia</i> | <i>L. spp.</i> |
|----------------------|--------------------|-----------------|----------------------|----------------|
| <i>S. longipes</i>   |                    | 0,230           | 0,031                | 0,342          |
| <i>L. laeta</i>      |                    |                 | 0,398                | 0,668          |
| <i>L. intermedia</i> |                    |                 |                      | 0,514          |
| <i>L. spp.</i>       |                    |                 |                      |                |

### **Capítulo 3.- Estimación del nicho de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula***

#### **3.1.- Estimación de la distribución potencial de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula* a partir de las temperaturas preferidas en el laboratorio.**

A pesar que *L. laeta* y *S. globula* son muy comunes en la zona central de Chile y que ambas son arañas sinantrópicas (Taucare *et al.*, 2013), la distribución de estas especies no es bien conocida. En los capítulos anteriores hemos visto que ambas especies tienen amplia superposición desde la perspectiva de las temperaturas críticas (Alfaro *et al.*, 2013), la tolerancia a la desecación (Canals *et al.*, 2013) y requerimientos energéticos. El ritmo de actividad tiene una sobreposición menor, a consecuencia de una mayor actividad en horas de luz por parte de *L. laeta*.

Sin embargo, estos estudios son realizados en laboratorio y no se tienen proyecciones hacia la distribución potencial. Como hemos mencionado en párrafos anteriores, analizando las preferencias y tolerancias térmicas es posible estimar el nicho térmico, el cual es uno de los ejes fundamentales en ectotermos, ya que prácticamente todas las funciones fisiológicas dependen de la temperatura corporal (Johnson & Bennett, 1996; Angilletta *et al.*, 2002; Portner *et al.*, 2006; Angilletta, 2009, Hazell *et al.*, 2010).

En este capítulo, basados en estimaciones previas de las temperaturas preferidas por *L. laeta* y *S. globula* estimamos la distribución potencial de estas especies y comparamos con datos de presencia georeferenciados obtenidos de registros de museos de Chile.

#### ***Material y Metodos***

Se consideraron datos previamente reportados de las temperaturas preferidas de las especies *L. laeta* y *S. globula* obtenidas de medidas de temperatura corporal en el centro del

cefalotórax en un gradiente de temperatura entre 2 °C y 40 °C (Alfaro *et al.*, 2013). En este estudio se consideraron 21 individuos de *L. laeta* (15 hembras y 6 machos; mb = 156,46 ± 69,91 mg) y 25 individuos de *S. globula* (15 hembras, 10 machos, mb = 58,8 ± 27,43 mg). Con los registros de temperaturas se construyeron los histogramas de frecuencia de las temperaturas preferidas y se analizaron para detectar multimodalidad con test de Hartigan (Hartigan & Hartigan, 1985) (ver figura 1).

Los histogramas de frecuencias fueron re-escalados de tal manera que la máxima frecuencia se igualara a 1. Así, estas pueden ser interpretadas como probabilidades de elección (pp), estableciendo una relación entre pp y la temperatura ( $pp = f(T)$ ).

Esta información fue integrada con las temperaturas promedio anuales y temperaturas máximas anuales del territorio de Chile continental obtenidas desde worldclim.org con una escala de 1Km<sup>2</sup>. Usando la relación  $pp = f(T)$ , las temperaturas en cada celda fueron traducidas a probabilidad de elección y mapeadas en el territorio de Chile usando el software ARCGIS®, obteniendo un mapa de distribución potencial de ambas especies.

El modelo final fue comparado con 50 datos de presencia de *L. laeta* y 88 datos de presencia de *S. globula* obtenidos del Museo Nacional de Historia Natural, de los Museos de Zoología de la Universidad de Concepción y Universidad de la Serena. Para comparar la distribución empírica con la distribución potencial se compararon las matrices de probabilidad con las matrices de presencia a una escala de 0,4° determinando la sensibilidad y especificidad del modelo. Esto se realizó haciendo variar el punto de corte para decidir la presencia desde  $pp = 0$  a  $pp = 1$ , cada 0,1 unidades, calculando la



sensibilidad y especificidad en cada caso y contruyendo la curva ROC. Como ajuste del modelo se midió el área bajo la curva (AUC).

### Resultados

Las probabilidades de elección de temperaturas de *L. laeta* y *S. globula* fueron diferentes. Mientras *L. laeta* tiene una distribución bimodal con altas probabilidades a los 19 °C y 39 °C ( $D = 0,452$ ,  $p \ll 0,001$ ), la distribución de *S. globula* también fue bimodal con modas a 17 °C y 22 °C ( $D = 0,079$ ,  $p \ll 0,001$ ) (Fig. 10).

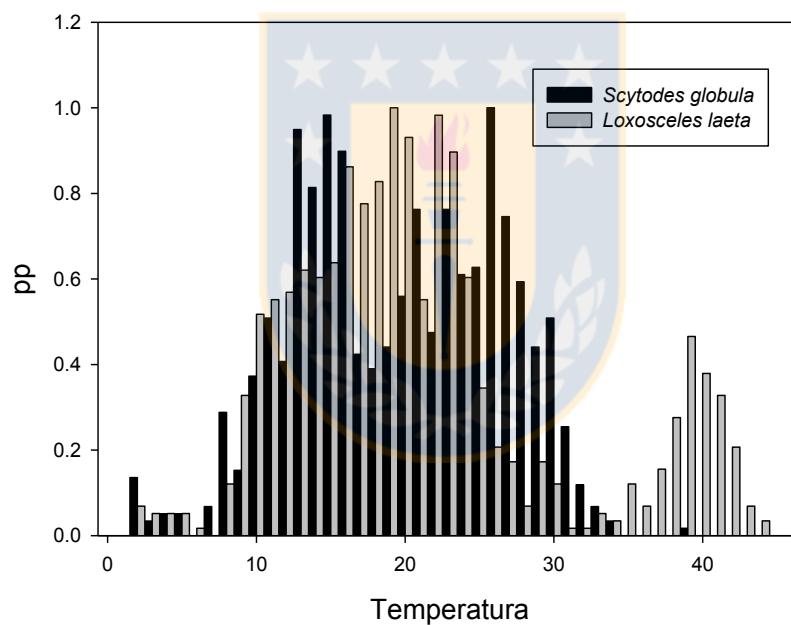


Figura 10.- Probabilidad de preferencia de temperaturas de *L. laeta* y *S. globula*. Probabilidades de preferencia de temperaturas (pp) de ambas especies basadas en temperaturas escogidas en laboratorio.

El mapa de distribución potencial basado en temperaturas preferidas para *L. laeta* (Fig. 11) tuvo un adecuado ajuste a los datos de presencia ( $AUC = 0,854$ ) con un punto de quiebre en  $pp = 0,1$  el cual corresponde a una sensibilidad,  $S = 0,79$  y,  $Sp = 0,91$  (Fig. 12).

Sin embargo en zonas urbanas como Santiago donde esta especie es usualmente reportada el modelo tiene probabilidades  $pp \approx 0,6$ . En el caso de *S. globula* el ajuste fue bajo ( $AUC = 0,633$ ) con un punto de quiebre en  $pp = 0,1$ , pero con una sensibilidad baja  $S = 0,33$  y una especificidad  $Sp = 0,95$  (Figs. 12 y 13).



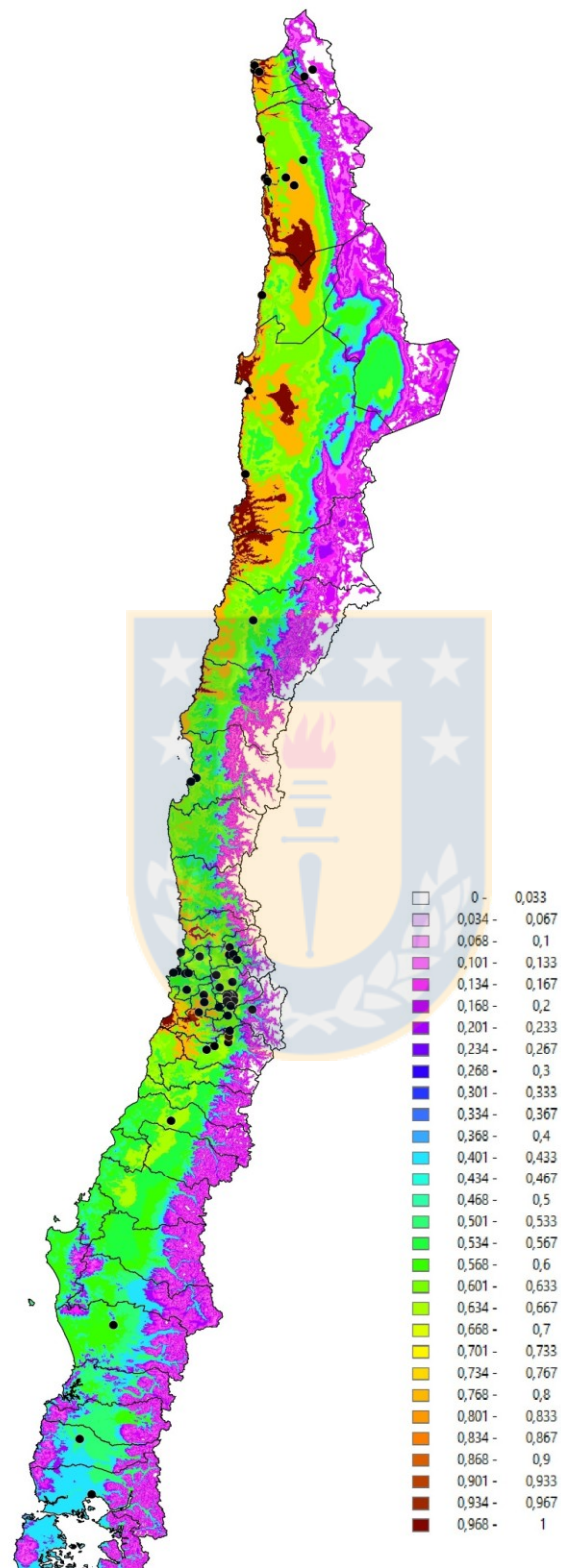


Figura 11.- Distribución potencial de *L. laeta* basada en temperaturas preferidas. Los círculos negros indican las presencias de la especie.

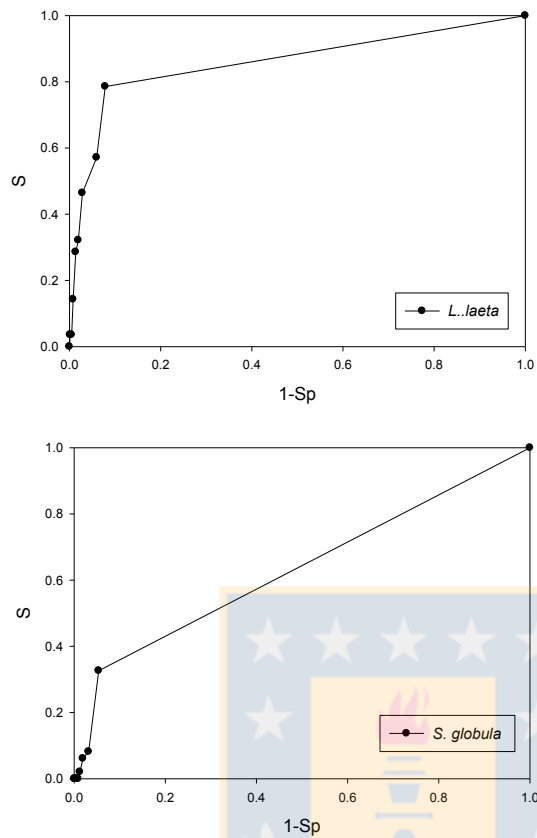


Figura 12.- Curvas ROC para la distribución potencial de *L. laeta* y *S. globula* basados en temperaturas preferidas.



Figura 13.- Distribución potencial de *S. globula* basados en temperaturas preferidas. Los círculos negros indican las presencias de la especie.

### ***Discusión***

Las preferencias térmicas facilitan la descripción de la ecología de las especies y la estimación de la idoneidad del habitat (Hertz *et al.*, 1993). De acuerdo a Sevacherian & Lowrie (1972) los límites individuales y los procesos fisiológicos determinan las condiciones en las cuales puede vivir un organismo y adaptarse exitosamente a un ambiente particular (Fisher & Vasconcellos-Neto 2003). *Loxosceles laeta* y *S. globula* tienen temperaturas preferidas muy similares en promedio (Alfaro *et al.*, 2013), lo que es

consistente con el hecho de encontrar ambas especies en microambientes similares, en particular en el interior de las casas en Chile central (Schenone *et al.*, 1970; 1989; 1975; Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013; Canals & Solís, 2013; Canals *et al.*, 2015). Las temperaturas preferidas por estas especies se encuentran en el rango de otras arañas araneomorfas pero son variables a lo largo del día tal como se ha reportado en arañas migalomorfas con hábitos crepusculares y nocturnos (Alfaro *et al.*, 2012). En relación a las preferencias térmicas ambas especies tienen amplitudes del nicho estandarizadas levemente superiores a 0,6, valor que ha sido propuesto como punto de corte para definir entre especialistas y generalistas (Alfaro *et al.*, 2013). Así, *L. laeta* y *S. globula* son predominantemente especies euritérmicas, pero tienen diferentes formas en el histograma de frecuencias de temperaturas preferidas, determinando diferentes probabilidades de elección. Mientras en *L. laeta* la curva  $pp(T)$  tiene una segunda moda claramente separada, en *S. globula* esto es menos claro con modas más cercanas entre sí. La segunda moda de elección de temperatura de *L. laeta* cerca de los 39 °C, determina altas probabilidades de elección de temperaturas en el rango de temperaturas elevadas. El segundo pico en estas especies se encuentra probablemente asociado a un mecanismo de termorregulación conductual para elevar la temperatura corporal en los períodos crepusculares y nocturnos donde ambas arañas desarrollan su actividad, lo que es consistente con el progresivo aumento en temperaturas preferidas a lo largo del día descrito en estas especies (Alfaro *et al.*, 2013). La preferencia de temperaturas más elevadas en el segundo pico de elección de *L. laeta* se traducen en un rango más amplio de distribución potencial en el modelo ajustado.

El mejor ajuste del modelo en *L. laeta* sugiere que en esta especie la temperatura es un importante eje del nicho, condicionando su distribución. En cambio en *S. globula* no se obtuvo un buen ajuste sugiriendo que en esta especie el eje de temperaturas es menos

relevante y que son otros ejes del nicho que podrían estar interviniendo en su distribución. En estas especies hay que considerar como un eje importante la huella humana ya que ambas son especies sinantrópicas y su dispersión y distribución puede estar afectada por los desplazamientos humanos y la construcción de viviendas que les proporcionan microambientes estables con condiciones apropiadas para la supervivencia y reproducción (Taucare-Ríos *et al.*, 2013). Otros factores no considerados en este estudio como las lluvias, humedad relativa y fluctuaciones ambientales condicionan la distribución de las arañas y otros artrópodos. También la disponibilidad de alimentos y las interacciones bióticas como depredadores, parásitos y agentes infecciosos son factores que intervienen en su selección de hábitat y su distribución, lo que hace necesario un estudio a mayor escala y mayor número de variables.

### **3.2.- El nicho y la dualidad nicho-biotopo.**

Mientras Grinnell y Elton concibieron el nicho como una propiedad del ambiente y sus interacciones, permitiendo la posibilidad de nichos vacíos y equivalentes, Hutchinson centró el concepto de nicho en las especies (Colwell & Rangell 2009, Peterson *et al.*, 2011). Hutchinson, además de crear los conceptos del nicho hipervolumen multidimensional, nicho realizado y nicho fundamental, estableció la dualidad entre el biotopo (“ordinary physical space:  $\Gamma$ ) que concibió como el espacio físico en que se encuentra una especie y el espacio hipervolumen constituido por los diferentes ejes del nicho ( $\mathcal{E}$ ) con el cual se encuentra en correspondencia. A grandes escalas el biotopo se puede representar como un mapa donde cada punto o celda es caracterizado por sus coordenadas geográficas y por los valores locales de sus atributos ambientales. Así, los muchos puntos en el espacio  $\Gamma$  pueden ser representados por un punto en el espacio  $\mathcal{E}$ .

Mientras el espacio geográfico  $\Gamma$  describe la distribución potencial de una especie como expresión del nicho realizado, el espacio  $\Xi$  describe las interrelaciones entre las variables de estado que permiten a una especie sobrevivir y reproducirse (Chase & Leibold, 2002; Colwell & Rangel, 2009; Peterson *et al.*, 2011). Los competidores, enemigos naturales, mutualistas y otros fueron considerados por Hutchinson como variables “bionómicas” que entran en interacción con las especies y que modifican y pueden ser modificadas por las especies. En cambio las variables climáticas, edáficas, topográficas y otras variables las cuales, salvo en ingenieros ecosistémicos, no son significativamente modificadas por las especies fueron llamadas “scenopoéticas”. Estas últimas, son las habitualmente usadas en el espacio geográfico  $\Gamma$  y relacionadas al espacio del nicho  $\Xi$  (Colwell & Rangel, 2009).

Cuando consideramos que las variables climáticas se encuentran en constante cambio, la proyección desde el nicho realizado  $\Xi$  al espacio geográfico  $\Gamma$  se encuentra condicionada por la disyuntiva de adaptación local vs. fidelidad o conservatismo de nicho (Wiens *et al.*, 2010). El conservatismo de nicho puede explicar porqué algunas especies fallan en dispersarse entre diferentes climas y habitats. La tendencia de un grupo a permanecer en su ambiente ancestral y allí diversificar podría haber dado origen a altas riquezas de especies en algunos climas o habitats. Por contraparte en especies invasoras la dispersión puede no ser sólo una respuesta demográfica a la oportunidad de colonizar ambientes similares a su lugar de origen sino también la adaptación local puede alterar el nicho fundamental, particularmente cuando el rango de invasión es lo suficientemente amplio para abarcar un gran espectro de condiciones climáticas.

La modelación del nicho o de distribución potencial de especies se encuentran en un explosivo desarrollo (Hirzel *et al.*, 2006; Hirzel & Le Lay, 2008; Mateo *et al.*, 2011;



Peterson *et al.*, 2011). Estos pueden ser considerados como representaciones o mapas de la idoneidad de un espacio para la presencia de una especie en función de las variables empleadas para generar el mapa. Existen diferentes tipos de modelos o técnicas de modelación. Hay algunas que son descriptivas y otras que necesitan datos de presencia y ausencia de la especie en diferentes puntos o celdas como árboles de clasificación (CART; Breiman *et al.*, 1984), correspondencia canónica, redes neuronales y modelos lineales generalizados (GLM) etc (ver Mateo *et al.*, 2011, para una revisión). Entre los modelos destaca la modelación de máxima entropía (MaxEnt) que sólo necesita datos de presencia, generando sus propias ausencias, lo que lo ha popularizado en su uso. Sin embargo la máxima entropía va mucho más allá de ser un simple método, elevándose actualmente al nivel de una teoría ecológica en ámbitos como la macroecología (Harte & Newman, 2014; Mc Glinn *et al.*, 2015).

El método de MaxEnt consiste en encontrar la mejor distribución, o de máxima entropía, sujeta a las restricciones impuestas por las variables ambientales obtenidas de la distribución empírica (Phillips *et al.*, 2004; 2006; Baldwin, 2009).

Considerando el conjunto  $X = (x_1, x_2, x_3, \dots, x_m)$  de presencias y el conjunto  $F = (f_1, f_2, f_3, \dots, f_n)$  de variables ambientales y definiendo  $\pi(x)$  la distribución de probabilidades de  $x$ . Si  $f_j$  asigna un valor fijo  $f_j(x)$  a cada  $x$  en  $X$  (por ejemplo temperatura en Santiago). Entonces el valor esperado de  $f_j$  bajo  $\pi$  es:

$$\langle f_j \rangle = \sum_{x \in X} \pi(x) f_j(x) = \pi(f_j)$$

El valor empírico de  $f_j$  corresponde al promedio de la variable  $f_j$  en las presencias (ejemplo el promedio de temperaturas donde esta una araña)

$$\hat{\pi}(f_j) = \sum_{i=1}^m f_j(x_i) / m$$

Entonces buscamos un estimador de  $\pi(x)$  que se aproxime a la distribución empírica sujeto a las restricciones impuestas por F

$$\hat{\pi}(x) \rightarrow \tilde{\pi}(x)$$

$$\text{restr}(f_i)$$

Se propone entonces que un buen estimador será aquel que maximice

$$H(\pi) = - \sum_{x \in X} \pi(x) \ln \pi(x) \text{ sujeto a las restricciones:}$$

- i)  $\sum_{x \in X} \pi(x) = 1$  (debe ser una distribución de probabilidades)
- ii)  $\sum_{x \in X} \pi(x) f_j(x) = \tilde{\pi}(x)$  (debe estar sujeto a las restricciones ambientales impuestas por la distribución empírica)

Introduciendo multiplicadores de Lagrange se puede demostrar que la solución a este problema es encontrar un estimador dado por una distribución de Gibbs:

$$\hat{\pi}(x) = e^{\lambda f(x)} / \sum_{x \in X} e^{\lambda f(x)} = e^{\lambda f(x)} / Z(\lambda)$$

Además este estimador es convergente con la estimación máximo verosímil (MVS) donde la distribución de los datos corresponde con distribuciones de Gibbs y se puede obtener a través de la minimización de la entropía relativa o divergencia de Kullback-Leibler:

$$D_{KL}(\tilde{\pi}(x) // \hat{\pi}(x)) = \sum_{x \in X} \tilde{\pi}(x) \ln \left( \frac{\tilde{\pi}(x)}{\hat{\pi}(x)} \right) = \sum_{x \in X} \tilde{\pi}(x) \ln(\tilde{\pi}(x)) - \sum_{x \in X} \tilde{\pi}(x) \ln(\hat{\pi}(x)) = H(\tilde{\pi}(x)) - \ln(\text{loss})$$

Cuando n es grande  $\ln(\text{loss})$  es equivalente a la función de soporte de MVS por lo que maximizar MVS es equivalente a minimizar la  $D_{KL}$  (Della Pietra *et al.*, 1997; Phillips *et al.*, 2004; 2006).

MaxEnt establece indirectamente una analogía entre los espacios de macro estados y microestados de la termodinámica y termodinámica estadística y los espacios  $\mathcal{E}$  y  $\Gamma$  de la dualidad nicho-biotopo de Hutchinson, respectivamente (Figura 15).

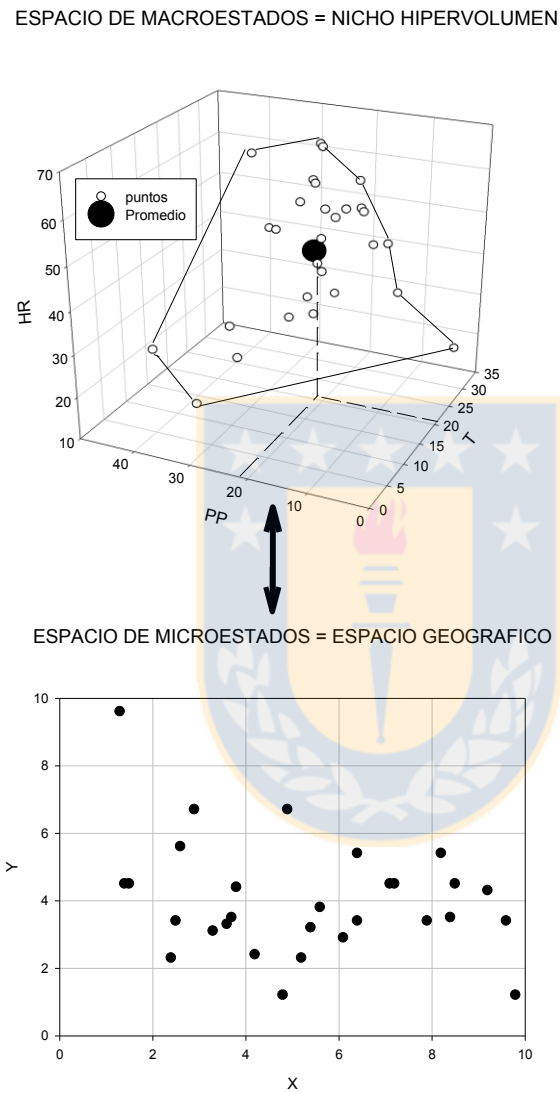


Figura 14.- Dualidad Nicho-Biotopo. Analogía entre los espacios del nicho hipervolumem ( $\mathcal{E}$ ) (espacio de macroestados) y el espacio geográfico ( $\Gamma$ ) (espacio de microestados).

### 3.3.- Modelación del nicho de *L. laeta* y *S. globula* en Chile.

En Chile la biología de *L. laeta* y *S. globula* no es bien conocida (Fernandez *et al.*, 2002; Canals *et al.*, 2004; 2008; Canals & Solís, 2013; 2014; Taucare-Ríos *et al.*, 2013). *L. laeta* es una araña solitaria de los ambientes domésticos que se encuentra en rincones oscuros, closets, ropas amontonadas, toallas de baño, aunque ocasionalmente se puede encontrar en el ambiente externo ya sea cerca de las casas o en zonas abiertas (Taucare-Ríos *et al.*, 2013). Las altas temperaturas favorecen su desarrollo (Schenone & Letonja, 1975; Schenone, 1998; 2003; 2004; Schenone *et al.*, 2001). Su dieta en Chile consiste en moscas, lepidópteros y otros pequeños artrópodos (Levi & Spielman 1964; Schenone *et al.* 1970, 1989, 2001; Schenone 1998, 2003, 2004; Parra *et al.* 2002). Un predador es *S. globula*, un miembro de un grupo de arañas conocidas como arañas escupidoras, con reconocido hábito araneofágico (Gilbert & Rayor, 1985; Bowden, 1991). Durante los actos de depredación estas arañas escupen una sustancia adhesiva a través de los quelíceros, inmovilizando sus presas (Foelix, 1996; Araujo *et al.*, 2008).

En los capítulos previos se ha mostrado que ambas tienen preferencias térmicas similares (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013), tienen actividad nocturna y tienen un bajo requerimiento energético. Aunque hay una gran superposición en los requerimientos energéticos, se han descrito diferencias en el nicho trófico ya que *L. laeta* es entomofágica y *S. globula* es araneofágica con una relación de depredación (Fernandez *et al.*, 2002, ver capítulos anteriores).

*Loxosceles laeta* es nativa de Sudamérica (Gertsch, 1967). Es común en Chile, y se ha descrito en Perú, Ecuador, Argentina, Uruguay y el sur de Brasil. Ha sido introducida en Norteamérica (Levi & Spielman, 1964) y se ha reportado en América Central, Vancouver, Columbia británica, Cambridge, Massachusetts, Florida, Finlandia y Australia (Levi &

Spielman, 1964; Gertsch & Ennik, 1983; Goncalves de Andrade & Tambourgi, 2003). Se ha descrito que la distribución en Chile es entre la región de Arica y la VIII región (Schenone, 2003), aunque se han descrito casos de loxoscelismo hasta la X región, atribuido completamente a esta araña (Rios *et al.*, 2007; Gertsch, 1967; Gertsch & Ennik, 1983; Reyes *et al.*, 1991; Vetter, 2008; Saupe *et al.*, 2011). *S. globula* se distribuye en Sudamérica en Chile, Bolivia, Argentina, Brazil, y Uruguay. Al igual que *L. laeta*, esta especie es común en casas y jardines en Chile central (Fernandez *et al.*, 2002).

A pesar de esta información, no existen en Chile estudios sistematizados de la distribución y los nichos potenciales en estas especies, siendo los reportes existentes aislados y en el caso de *L. laeta*, la mayoría en el contexto de la epidemiología del loxoscelismo. Así, desde un punto de vista médico la epidemiología del loxoscelismo coincide con la actividad crepuscular y nocturna y con poblaciones más activas y numerosas en verano (Schenone, 1998; 2003; 2004; Schenone *et al.*, 2001).

Esto pone de relevancia la necesidad de conocer la distribución potencial, el nicho y las interacciones que esta araña despliega para entender su biología y generar mapas de distribución potencial que constituyen mapas de riesgo. Este último es el fin de la epidemiología espacial, que se puede definir como el estudio de la variación espacial de la probabilidad de exposición a una infección (riesgo) o de la incidencia de una enfermedad (Ostfeld *et al.*, 2005; Elliot *et al.*, 2005). Hay numerosas aplicaciones recientes de epidemiología espacial en enfermedades infecciosas como Hanta, leishmaniasis, encefalitis, malaria, dengue, enfermedad de Chagas etc (Ostfeld *et al.*, 2005; Parham & Michael, 2010; Bath *et al.*, 2013; Ramirez *et al.*, 2013). Conceptualmente los mapas de riesgo pueden ser clasificados en tres categorías: i) mapas ecológicos de distribución potencial de vectores y reservorios, ii) mapas eco-epidemiológicos que integran parámetros

de la interface vector enfermedad y iii) mapas epidemiológicos basados en los casos (Ostfeld *et al.*, 2005; Sakar *et al.*, 2010). En el caso del loxoscelismo, un accidente resultado del encuentro entre humanos y arañas, la primera aproximación al riesgo se encuentra basada en el conocimiento detallado de la distribución de esta especie.

En capítulos anteriores he mostrado como el eje térmico parece ser una variable que permite aproximar la distribución potencial de *L. laeta*, generando un mapa de lugares idóneos desde el punto de vista térmico a lo largo de Chile. El modelo tuvo un buen ajuste para esta especie, sin embargo *S. globula* no parece seguir este patrón. En este capítulo estudio la dualidad nicho-biotopo en ambas especies basado en variables ambientales e indicadores de huella humana.

### ***Material y métodos***

*Datos de ocurrencias.* Se consideraron datos de presencia de *L. laeta* y *S. globula* en el territorio continental de Chile obtenidos del Museo Nacional de Historia Natural, Museo de la Universidad de La Serena, Museo de Zoología de la Universidad de Concepción y del Museo del Instituto de Butantan en Brasil. Los datos fueron filtrados de acuerdo a los siguientes criterios: i) los datos debían información geo referenciable, ii) se incluyeron después del examen de los ejemplares minimizando errores y iii) los datos debían estar asociados al nombre del zoólogo que determinó la especie para controlar problemas taxonómicos. Después de filtrar los datos se obtuvieron 124 registros de presencia de *L. laeta* y 88 de *S. globula*.

*Capas ambientales.* Se obtuvieron variables bioclimáticas de la base de datos bioclimática Worldclim database (<http://www.worldclim.org/>, public repository online) con una resolución espacial de 30 arc-seconds ( $\approx 1 \text{ Km}^2$ ). Este conjunto de datos incluyó 19 variables bioclimáticas y la altitud (ALT). Las variables bioclimáticas fueron 11

relacionadas con temperatura: B1: temperatura media anual, B2: rango medio diario (promedio de la diferencia mensual entre máxima y mínima), B3: isotermalidad ( $100(B2/B7)$ ), B4: estacionalidad de temperatura (100DE), B5: máxima temperatura en el mes más cálido, B6: mínima temperatura en el mes más frío, B7: rango de temperatura anual (B5-B6), B8: temperatura media en el mes más húmedo, B9: temperatura media en el mes más seco, B10: temperatura media en el cuarto más cálido, B11: temperatura media en el cuarto más frío; y 8 relacionadas con precipitaciones: B12: precipitación anual, B13: precipitación en el mes más húmedo, B14: precipitación en el mes más seco, B15: estacionalidad de las precipitaciones (CV), B16: precipitación en el cuarto más húmedo, B17: precipitación en el cuarto más seco, B18: precipitación en el cuarto más cálido y B19: precipitación en el cuarto más frío.

Se incluyó además un índice de huella humana (HII, global human footprint) a la misma escala producido por Wildlife Conservation Society (WCS) y el CIESIN de la Universidad de Columbia disponible en la dirección <http://sedac.ciesin.columbia.edu/data/set/wildareas-v2-human-footprint-geographic/data-download>. Esta proviene del proyecto Wild version 2, 2005 (LWP-2) y corresponde al índice de influencia humana (HII) normalizado por bioma y reino. El HII es un conjunto de datos globales con una escala de 1 Km a partir de 9 capas que comprenden la presión de población humana (densidad de población), uso de tierras e infraestructura (áreas de construcción, luces nocturnas, uso y cobertura de tierras) y acceso humano (líneas costeras, carreteras, ferrocarriles, riberas navegables).

### *Análisis del nicho (E)*

Se consideraron las 21 variables (ALT, B1-B19, HII) en los sitios de ocurrencia de ambas especies. Primero se realizó estadística descriptiva de cada variable para cada especie y se comparó cada variable entre ambas especies con prueba t de Student para variables independientes. Después se realizó análisis de componentes principales (ACP) para cada especie por separado determinando las combinaciones lineales de variables que explican la variabilidad de las ocurrencias. Con el objetivo de comparar las especies y estimar la sobreposición del nicho se realizó un ACP para ambas especies en conjunto. Se determinaron los ejes fundamentales con criterio de Kaiser (valores propios  $> 1$ ).

Junto a esto se realizó un análisis del nicho multidimensional estimando la sobreposición del mínimo poliedro convexo con con el índice de Jaccard implementado en el programa NicheAnalyst 2.0.

Se realizó además un análisis discriminante para comparar entre ambas especies. Como las variables bioclimáticas están altamente correlacionadas se realizó primero un análisis de componentes principales con sólo las variables de temperatura (CPTi) y un análisis de componentes principales con sólo las variables de precipitaciones (CPPi) seleccionando los componentes ortogonales relevantes. Se tuvo así un conjunto independiente de variables de temperatura, uno de variables de precipitaciones, la altitud y la huella humana.

### *El espacio geográfico (T)*

Primero se realizó modelación del nicho para cada especie utilizando las 21 variables. Después, dado que estas variables se encuentran correlacionadas se realizó primero un análisis de componentes principales sobre todas las variables determinando los



componentes ortogonales que explicaban la variabilidad total del territorio de Chile, generando un conjunto de capas (variables) sobre las que se pudieron modelar las ocurrencias. Para la modelación se utilizaron 50 réplicas. Para estudiar la bondad de ajuste de los modelos se utilizó el área bajo la curva en el análisis ROC (AUC), el índice de Boyce y el AIC y BIC del mejor modelo.

### **Resultados**

#### **Análisis del nicho ( $\mathcal{E}$ )**

Al comparar las variables bioclimáticas entre las especies, estas fueron todas diferentes (Tabla 6).

Tabla 6.- Comparación de las variables consideradas entre las especies *L. laeta* y *S. globula*. La significación estadística se indica con \*.

| <b>Variable</b> | <b><i>Loxosceles laeta</i></b> | <b><i>Scytodes globula</i></b> | <b>t</b> |
|-----------------|--------------------------------|--------------------------------|----------|
| ALT             | 453.4 ± 497.7                  | 677.5 ± 686.9                  | -2.75*   |
| B1              | 15.2 ± 2.1                     | 12.9 ± 3.0                     | 6.64*    |
| B2              | 10.9 ± 2.6                     | 13.3 ± 1.6                     | -7.57*   |
| B3              | 56.5 ± 3.8                     | 55.3 ± 3.6                     | 2.25*    |
| B4              | 304.8 ± 74.6                   | 406.6 ± 64.8                   | -10.32*  |
| B5              | 25.6 ± 2.3                     | 26.7 ± 3.0                     | -2.88*   |
| B6              | 6.4 ± 3.5                      | 2.6 ± 3.3                      | 7.88*    |
| B7              | 19.3 ± 4.3                     | 24.0 ± 3.1                     | -9.04*   |
| B8              | 12.5 ± 3.2                     | 8.5 ± 3.1                      | 8.88*    |
| B9              | 18.6 ± 2.4                     | 17.8 ± 2.8                     | 2.09*    |
| B10             | 19.1 ± 2.0                     | 18.1 ± 2.9                     | 3.00*    |
| B11             | 11.6 ± 2.6                     | 8.0 ± 3.2                      | 8.76*    |
| B12             | 274.3 ± 371.6                  | 754.8 ± 488.2                  | -8.13*   |
| B13             | 65.0 ± 75.11                   | 164.7 ± 81.9                   | -9.16*   |
| B14             | 2.3 ± 7.2                      | 9.3 ± 13.8                     | -4.79*   |
| B15             | 139.0 ± 78.4                   | 99.8 ± 15.0                    | 4.62*    |
| B16             | 168.7 ± 205.2                  | 438.5 ± 235.2                  | -8.87*   |
| B17             | 9.5 ± 26.0                     | 34.8 ± 48.4                    | -4.92*   |
| B18             | 11.0 ± 28.8                    | 35.4 ± 48.7                    | -4.56*   |
| B19             | 160.1 ± 193.9                  | 413.6 ± 218.0                  | -8.90*   |
| HII             | 60.9 ± 26.32                   | 39.4 ± 16.0                    | 6.81*    |

*ACP de cada especie por separado.*

En *Loxosceles laeta*, basados en el criterio de Kaiser el análisis de componentes principales seleccionó tres componentes con valores propios mayores que uno y que en conjunto explican 83,45% de la varianza total. Los tres primeros componentes principales (CPL1, CPL2 y CPL3) explican el 45,4%, 21,8% y el 16,3% de la varianza. El primer componente se encuentra relacionado positivamente con 4 variables de temperatura entre las que destacan la temperatura promedio anual (B1) y la temperatura promedio en el cuarto más frío (B11), y prácticamente todas las variables de precipitación operando en sentido contrario. El CP2 se encuentra relacionado con la altitud (ALT) y el tercer componente con la máxima temperatura en el mes más cálido (B5) y la estacionalidad (B4) (Tabla5). En *Scytodes globula* el análisis de componentes principales seleccionó tres componentes con valores propios mayores que uno y que en conjunto explican 90,70% de la varianza total. Los tres primeros componentes principales (CPS1, CPS2 y CPS3) explican el 49,7%, 25,0% y el 20,0% de la varianza. El primer componente se encuentra relacionado positivamente con 6 variables de temperatura entre las que destacan la temperatura promedio anual (B1) y la temperatura promedio en el cuarto más frío (B11), y prácticamente todas las variables de precipitación operando en sentido contrario a excepción de la estacionalidad de las precipitaciones (B15). Al igual que en *L. laeta* el segundo componente se encuentra relacionado con la altitud (ALT) y el tercer componente con la máxima temperatura en el mes más cálido (B5) y la estacionalidad (B4).

*ACP de ambas especies en conjunto y estimación del nicho.*

El análisis de componentes principales para ambas especies en conjunto seleccionó tres componentes con valores propios mayores que uno y que en conjunto explican 84,97%

de la varianza total. Los tres primeros componentes principales (CP1, CP2 y CP3) explican el 50,2%, 18,7% y el 16,0% de la varianza. Los tres primeros componentes son prácticamente idénticos a los de *L. laeta* cuando se realizó el análisis en forma aislada (Tabla 7).



Tabla 7.- Cargas (factor loadings) de los componentes principales basados en las ocurrencias de las especies *L. laeta* y *S. globula*. CP1, CP2 y CP3 corresponden a ambas especies en conjunto, CPL1, CPL2 y CPL3 a *L. laeta* y CPS1, CPS2 y CPS3 a *S. globula*. Con negritas y \* se señalan las cargas mayores a 0.7.

|     | CP1           | CP2          | CP3          | CPL1          | CPL2         | CPL3         | CPS1          | CPS2         | CPS3         |
|-----|---------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|---------------|--------------|--------------|
| ALT | -0.44         | <b>0.75*</b> | -0.21        | -0.24         | <b>0.78*</b> | -0.23        | -0.50         | <b>0.81*</b> | -0.14        |
| B1  | <b>0.90*</b>  | -0.29        | 0.24         | <b>0.89*</b>  | -0.28        | 0.26         | <b>0.88*</b>  | -0.41        | 0.14         |
| B2  | -0.62         | 0.50         | 0.50         | -0.66         | 0.58         | 0.41         | -0.12         | 0.68         | 0.49         |
| B3  | -0.01         | 0.48         | -0.45        | -0.36         | 0.54         | -0.49        | 0.18          | 0.25         | -0.69        |
| B4  | -0.61         | 0.23         | <b>0.73*</b> | -0.53         | 0.33         | <b>0.76*</b> | -0.18         | 0.40         | <b>0.88*</b> |
| B5  | 0.17          | -0.08        | <b>0.95*</b> | 0.09          | 0.08         | <b>0.95*</b> | 0.63          | -0.18        | <b>0.72*</b> |
| B6  | <b>0.86*</b>  | -0.47        | -0.10        | <b>0.83*</b>  | -0.52        | -0.11        | <b>0.75*</b>  | -0.64        | -0.09        |
| B7  | -0.64         | 0.36         | 0.65         | -0.62         | 0.47         | 0.60         | -0.19         | 0.51         | 0.81         |
| B8  | <b>0.87*</b>  | -0.24        | -0.10        | <b>0.78*</b>  | -0.18        | -0.19        | <b>0.85*</b>  | -0.50        | -0.05        |
| B9  | 0.67          | -0.33        | 0.60         | 0.62          | -0.34        | 0.62         | <b>0.83*</b>  | -0.34        | 0.40         |
| B10 | <b>0.73*</b>  | -0.25        | 0.59         | 0.71          | -0.19        | 0.63         | <b>0.84*</b>  | -0.33        | 0.41         |
| B11 | <b>0.92*</b>  | -0.33        | -0.03        | <b>0.90*</b>  | -0.37        | -0.06        | <b>0.85*</b>  | -0.49        | -0.07        |
| B12 | <b>-0.85*</b> | -0.50        | 0.03         | <b>-0.82*</b> | -0.54        | 0.04         | <b>-0.82*</b> | -0.53        | 0.16         |
| B13 | <b>-0.85*</b> | -0.42        | 0.12         | <b>-0.84*</b> | -0.44        | 0.04         | <b>-0.76*</b> | -0.50        | 0.30         |
| B14 | <b>-0.71*</b> | -0.59        | -0.18        | -0.63         | -0.65        | -0.04        | <b>-0.78*</b> | -0.55        | -0.04        |
| B15 | 0.54          | -0.04        | -0.10        | 0.50          | -0.10        | -0.02        | <b>0.91*</b>  | 0.27         | -0.01        |
| B16 | <b>-0.85*</b> | -0.45        | 0.10         | <b>-0.84*</b> | -0.48        | 0.05         | <b>-0.79*</b> | -0.50        | 0.27         |
| B17 | <b>-0.73*</b> | -0.59        | -0.17        | -0.66         | -0.65        | -0.04        | <b>-0.79*</b> | -0.55        | -0.05        |
| B18 | <b>-0.73*</b> | -0.52        | -0.22        | -0.69         | -0.45        | -0.18        | <b>-0.79*</b> | -0.55        | -0.04        |
| B19 | <b>-0.85*</b> | -0.45        | 0.10         | <b>-0.83*</b> | -0.49        | 0.07         | <b>-0.80*</b> | -0.51        | 0.25         |
| HII | 0.33          | -0.38        | 0.07         | -0.06         | -0.50        | 0.30         | 0.42          | -0.41        | 0.09         |

Estos ejes permitieron una reconstrucción tridimensional del nicho de ambas especies en conjunto (Figura 15) en la que se aprecia una separación parcial del nicho de ambas especies. Las amplitudes estandarizadas del nicho fueron  $B = 0,34$  para *L. laeta* y  $B = 0,46$  para *S. globula*. La sobreposición estimada del nicho con índice de Jaccard en este espacio fue  $J = 0,258$ .

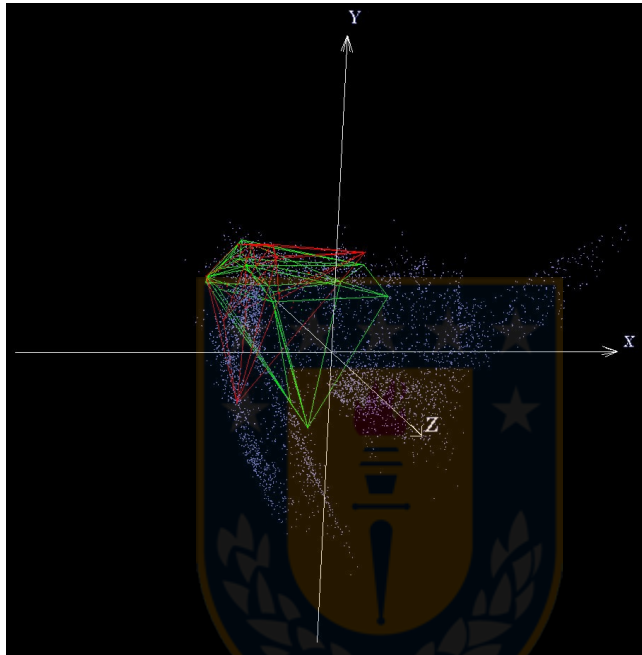


Figura 15.- Reconstrucción del nicho basado en componentes principales. Reconstrucción tridimensional del nicho ( $\epsilon$ ) de *L. laeta* y *S. globula* basado en los 3 primeros componentes principales (X, Y, Z) de las variables en los sitios de ocurrencias con el programa NicheAnalyst 2.0.

Al comparar los coeficientes de variación de cada uno de los ejes del nicho (CP1, CP2 y CP3) de *L. laeta* entre zonas con y sin presencia de *S. globula* no se encontraron diferencias en CP1 y CP2 ( $Bt = 2,63$ ,  $p = 0,104$  y  $Bt = 0,92$ ,  $p = 0,33$ ). En CP3 el coeficiente de variación en zonas sin *S. globula* ( $CV = 0,854$ ), fue menor que en zonas con *S. globula* ( $CV = 6,27$ ;  $Bt = 37,01$ ,  $p \ll 0,001$ ).

*Análisis discriminante.*

El análisis de componentes principales de las variables ambientales de temperatura basado en las presencia selecciono dos ejes CPT1 y CPT2 que explican el 88,8% de la variabilidad y el análisis de CP usando variables de precipitación seleccionó un solo eje CPP1 que explica el 82,10 % de la variabilidad (Tabla 8). Las variables relacionadas con CPT1 son todas de temperaturas medias a excepción de B2 que corresponde al rango diario de temperaturas por lo que se puede interpretar como un eje de carga media de temperaturas. Las variables relacionadas con CPT2 corresponden a la estacionalidad de la temperatura (B4) y la temperatura máxima (B5) por lo que se puede interpretar como un eje de rango térmico. Las variables relacionadas con CPP1 fueron todas a excepción de la estacionalidad por lo que se puede interpretar como un eje de carga de precipitaciones.

Tabla 8.- Análisis de componentes principales (CP) de las variables relacionadas con temperaturas (B1-B11) y precipitaciones (B12-B19) basados en las ocurrencias de ambas especies. CPT1, CPT2 y CPP1 corresponden a los CP con valores propios mayores que 1 para las temperaturas y precipitaciones respectivamente. Se señalan con \* las cargas mayores que 0.7.

|           | CP     | Temperaturas | CP        | Precipitaciones |
|-----------|--------|--------------|-----------|-----------------|
| Variables | CPT1   | CPT2         | Variables | CPP1            |
| B1        | -0.95* | 0.28         | B12       | -0.99*          |
| B2        | 0.80*  | 0.46         | B13       | -0.95*          |
| B3        | 0.17   | -0.49        | B14       | -0.93*          |
| B4        | 0.69   | 0.71*        | B15       | 0.47            |
| B5        | -0.16  | 0.97*        | B16       | -0.98*          |
| B6        | -0.99* | -0.06        | B17       | -0.94*          |
| B7        | 0.76   | 0.63         | B18       | -0.92*          |
| B8        | -0.93* | -0.06        | B19       | -0.97*          |
| B9        | -0.73* | 0.63         |           |                 |
| B10       | -0.76* | 0.64         |           |                 |
| B11       | -0.99* | 0.00         |           |                 |

El análisis discriminante mostró una función lineal discriminante:

FLD = 0,20ALT +0,58CPT1 + 0,32CPT2 -0,53CPP1-0,48H ( $\Lambda$ -Wilks = 0,5,  $F_{2,206} = 38,95$ ,  $p \ll 0,001$ ) con un porcentaje de buena clasificación de un 81% (Figura 16). Todas las variables climáticas y la huella humana fueron relevantes en la separación del nicho entre ambas especies, pero la altitud no (ALT,  $p = 0,14$ ; HU,  $p \ll 0,001$ ; CPT1,  $p = 0,006$ ; CPT2,  $p \ll 0,001$ ; CPP1,  $p = 0,003$ ). Los ejes CPT1 y CPT2 tienen scores promedio positivos para *L. laeta* y negativos para *S. globula*, ocurriendo lo contrario con las precipitaciones. La HII es positiva para ambas especies, mayor en *L. laeta*.

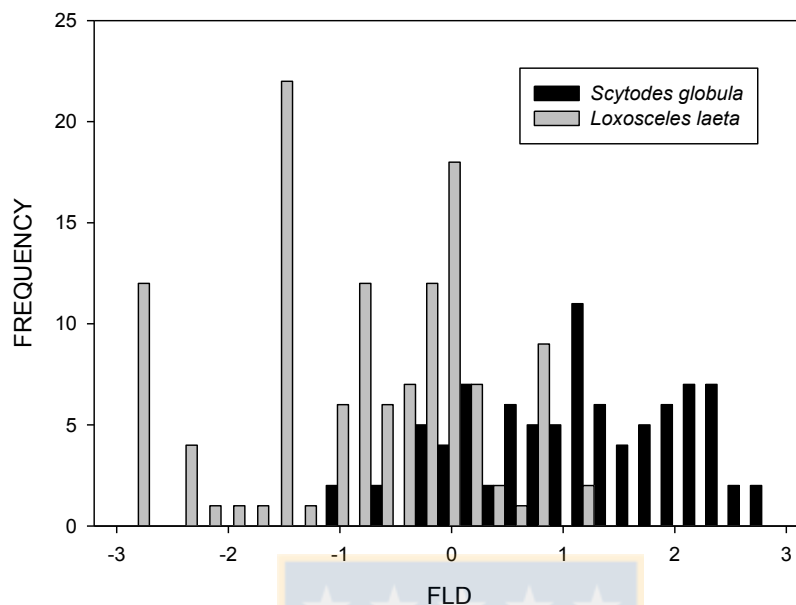


Figura 16.- Diferenciación del nicho de *L. laeta* y *S. globula* basados en análisis discriminante. Histograma de frecuencias de los valores de la función lineal discriminante (FLD) de *L. laeta* y *S. globula* basado en componentes principales de las variables en los sitios de ocurrencias.

### ***Espacio geográfico ( $\Gamma$ )***

Al modelar la distribución de cada especie usando todas las variables para ambas especies se obtuvo un buen ajuste:  $AUC = 0,975 \pm 0,004$  para *L. laeta* y  $AUC = 0,977 \pm 0,002$  para *S. globula*, pero las variables que contribuyeron a explicar la distribución fueron diferentes (Tabla 9). En *L. laeta* fueron relevantes la huella humana (HII) las precipitaciones en el cuarto más cálido (B18) y la altitud (ALT), mientras que en *S. globula* fueron relevantes la temperatura máxima en el mes más cálido (B5), la huella



humana (HII), las precipitaciones en el mes más frío (B19) y la estacionalidad de las precipitaciones (B15).

Tabla 9.- Variables que contribuyen a la variabilidad de la distribución en el espacio geográfico para las especies *L. laeta* y *S. globula* .

| <i>Loxosceles</i> | <i>laeta</i>     | <i>Scytodes</i> | <i>globula</i>   |
|-------------------|------------------|-----------------|------------------|
| Variable          | Contribución (%) | Variable        | Contribución (%) |
| HII               | 48,6             | B5              | 25,9             |
| B18               | 18,5             | HII             | 20,6             |
| ALT               | 6,1              | B19             | 13,2             |
|                   |                  | B15             | 13,2             |
| Total             | 73,2             |                 | 72,9             |

El ACP de las variables bioclimáticas de Chile mostró cuatro componentes principales. No se detectaron diferencias en la contribución de las variables en cada componente con y sin la inclusión de HII (Tabla 10). El primer componente se relacionó fundamentalmente con variables de precipitaciones (B12, B14, B17 y B18) y una de rango diario de temperaturas (B2), el segundo componente estuvo relacionado con temperaturas (B1, B5, B6, B9, B10 y B11) y altitud, el tercer componente con rango de temperaturas (B7) y variables de precipitaciones máximas (B13, B16 y B19) y el cuarto componente con la variabilidad de temperaturas y precipitaciones (B3, B4, B15, B18) y la altitud.

Tabla 10.- Cargas (factor loadings) de los componentes principales para el territorio de Chile continental. CP1, CP2, CP3 y CP4. Con \* se señalan las cargas mayores a 0.25.

| VAR | SIN HII |        |        |        | CON HII |        |        |        |
|-----|---------|--------|--------|--------|---------|--------|--------|--------|
|     | PC1     | PC2    | PC3    | PC4    | PC1     | PC2    | PC3    | PC4    |
| ALT | -0.13   | -0.31* | -0.02  | 0.35*  | -0.12   | -0.31* | -0.03  | 0.35*  |
| B1  | -0.19   | 0.33*  | 0.05   | 0.06   | -0.20   | 0.31*  | 0.08   | 0.06   |
| B2  | -0.25*  | -0.12  | -0.26* | 0.28*  | -0.25*  | -0.13  | -0.25* | 0.29*  |
| B3  | -0.24   | -0.13  | 0.05   | 0.42*  | -0.23   | -0.15  | 0.05   | 0.42*  |
| B4  | -0.02   | 0.01   | -0.51* | -0.36* | -0.02   | 0.02   | -0.50* | -0.35* |
| B5  | -0.22   | 0.27*  | -0.18  | 0.02   | -0.23   | 0.26*  | -0.14  | 0.032  |
| B6  | -0.07   | 0.38*  | 0.16   | -0.03  | -0.08   | 0.37*  | 0.18   | -0.039 |
| B7  | -0.21   | -0.07  | -0.43* | 0.07   | -0.21   | -0.07  | -0.41* | 0.09   |
| B8  | -0.18   | 0.22   | 0.24*  | 0.21   | -0.18   | 0.20   | 0.26*  | 0.21   |
| B9  | -0.17   | 0.32*  | -0.10  | -0.09  | -0.18   | 0.31*  | -0.07  | -0.09  |
| B10 | -0.19   | 0.33*  | -0.03  | -0.01  | -0.19   | 0.32*  | -0.00  | -0.00  |
| B11 | -0.18   | 0.33*  | 0.13   | 0.11   | -0.18   | 0.31*  | 0.16   | 0.11   |
| B12 | 0.29*   | 0.14   | -0.11  | 0.20   | 0.28*   | 0.15   | -0.10  | 0.20   |
| B13 | 0.24    | 0.17   | -0.29* | 0.16   | 0.23    | 0.19   | -0.28* | 0.17   |
| B14 | 0.30*   | 0.08   | 0.07   | 0.20   | 0.29*   | 0.09   | 0.07   | 0.20   |
| B15 | -0.24   | -0.04  | -0.17  | 0.34*  | -0.24   | -0.05  | -0.16  | 0.35*  |
| B16 | 0.24    | 0.17   | -0.27* | 0.16   | 0.23    | 0.19   | -0.26* | 0.16   |
| B17 | 0.30*   | 0.09   | 0.06   | 0.21   | 0.29*   | 0.10   | 0.06   | 0.21   |
| B18 | 0.29*   | 0.06   | 0.06   | 0.27*  | 0.28*   | 0.08   | 0.06   | 0.27*  |
| B19 | 0.23    | 0.18   | -0.28* | 0.11   | 0.22    | 0.20   | -0.27* | 0.12   |
| HII |         |        |        |        | -0.12   | 0.16   | -0.23  | -0.04  |

Los modelos ajustados para *L. laeta* tuvieron un AUC = 0,930 ± 0,010 y Boyce = 0,958 sin HII y AUC = 0,936 ± 0,010 y Boyce 0,968 con HII. Todos los índices muestran un mejor ajuste usando la huella humana (Tabla 11; Figuras 17 y 18). En ambos modelos CP2 y CP1 tuvieron las principales contribuciones, es decir en primer lugar temperaturas y en segundo lugar las precipitaciones. En *S. globula* los ajustes muestran una tendencia similar (Tabla 11). En ambos modelos la principal contribución estuvo dada por CP3 que se

encuentra relacionado con precipitaciones máximas y en menor grado por CP1 y CP2 en proporciones equivalentes, pero con mayor participación de la variabilidad CP4 (Tabla 12)

Tabla 11.- Ajustes de los modelos para ambas especies sin y con huella humana (HII).

| SIN HII          | AUC          | Boyce | AIC    | AICc   | BIC    |
|------------------|--------------|-------|--------|--------|--------|
| <i>L.laeta</i>   | 0.930 ± 0.01 | 0.958 | 1455.8 | 1468.7 | 1489.0 |
| <i>S.globula</i> | 0.940 ± 0.01 | 0.916 | 1665.8 | 1670.5 | 1690.2 |
| CON HII          |              |       |        |        |        |
| <i>L. laeta</i>  | 0.936 ± 0.01 | 0.968 | 1439.1 | 1456.2 | 1476.4 |
| <i>S.globula</i> | 0.945 ± 0.01 | 0.967 | 1629.5 | 1633.4 | 1651.7 |

Tabla 12.- Componentes que contribuyen a la variabilidad de la distribución en el espacio geográfico para las especies *L. laeta* y *S. globula* .

| Variable | <i>Loxosceles laeta</i> |         | <i>Scytodes globula</i> |         |
|----------|-------------------------|---------|-------------------------|---------|
|          | Sin HII                 | Con HII | Sin HII                 | Con HII |
| CP1      | 41,3                    | 46,2    | 25,1                    | 28,5    |
| CP2      | 45,0                    | 48,7    | 23,7                    | 20,3    |
| CP3      | 12,4                    | 2,7     | 47,4                    | 45,4    |
| CP4      | 1,3                     | 2,4     | 3,8                     | 5,8     |

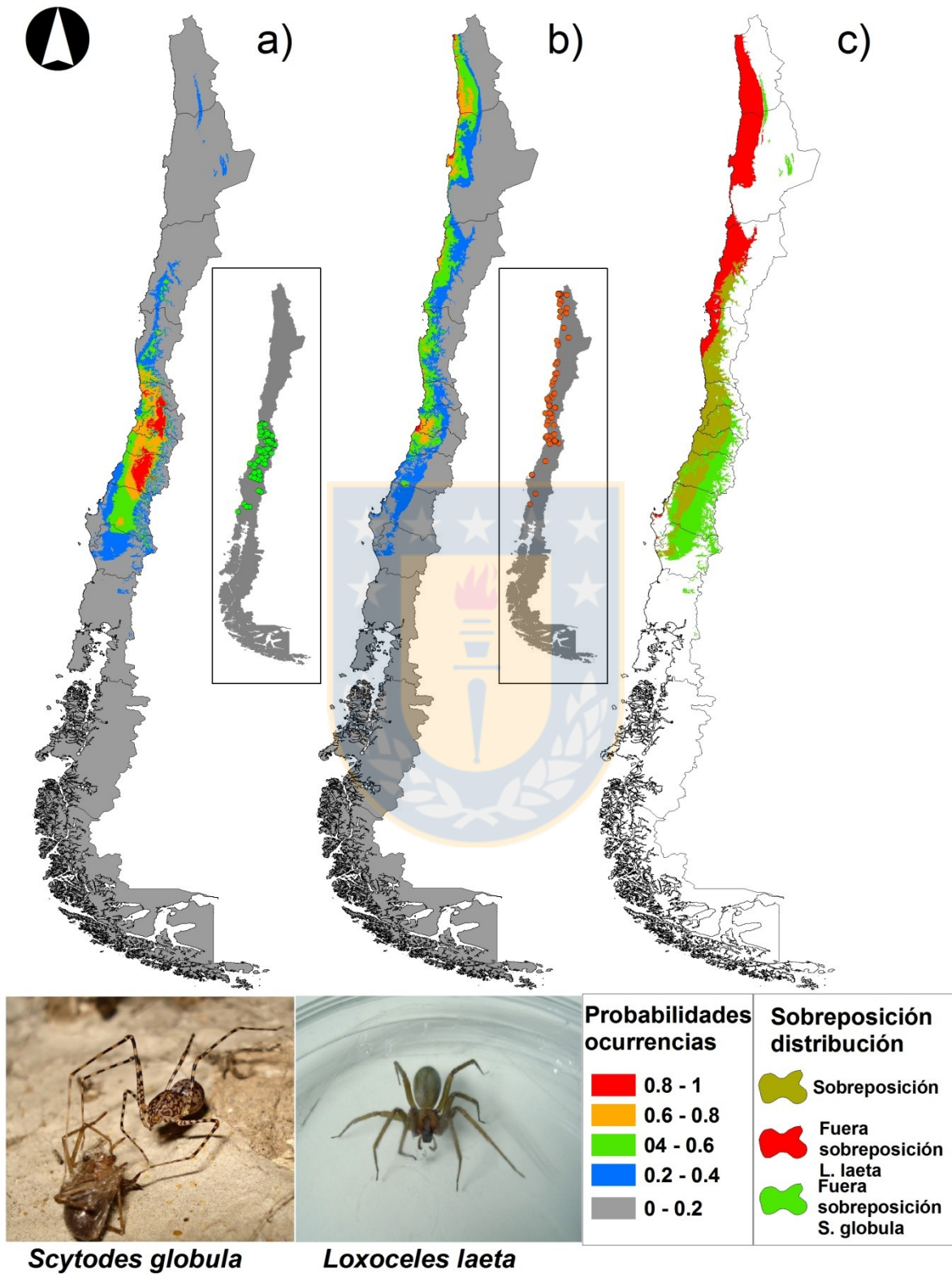


Figura 17.- Modelación de la distribución potencial de *S. globula* y *L. laeta* basados en variables bioclimáticas.

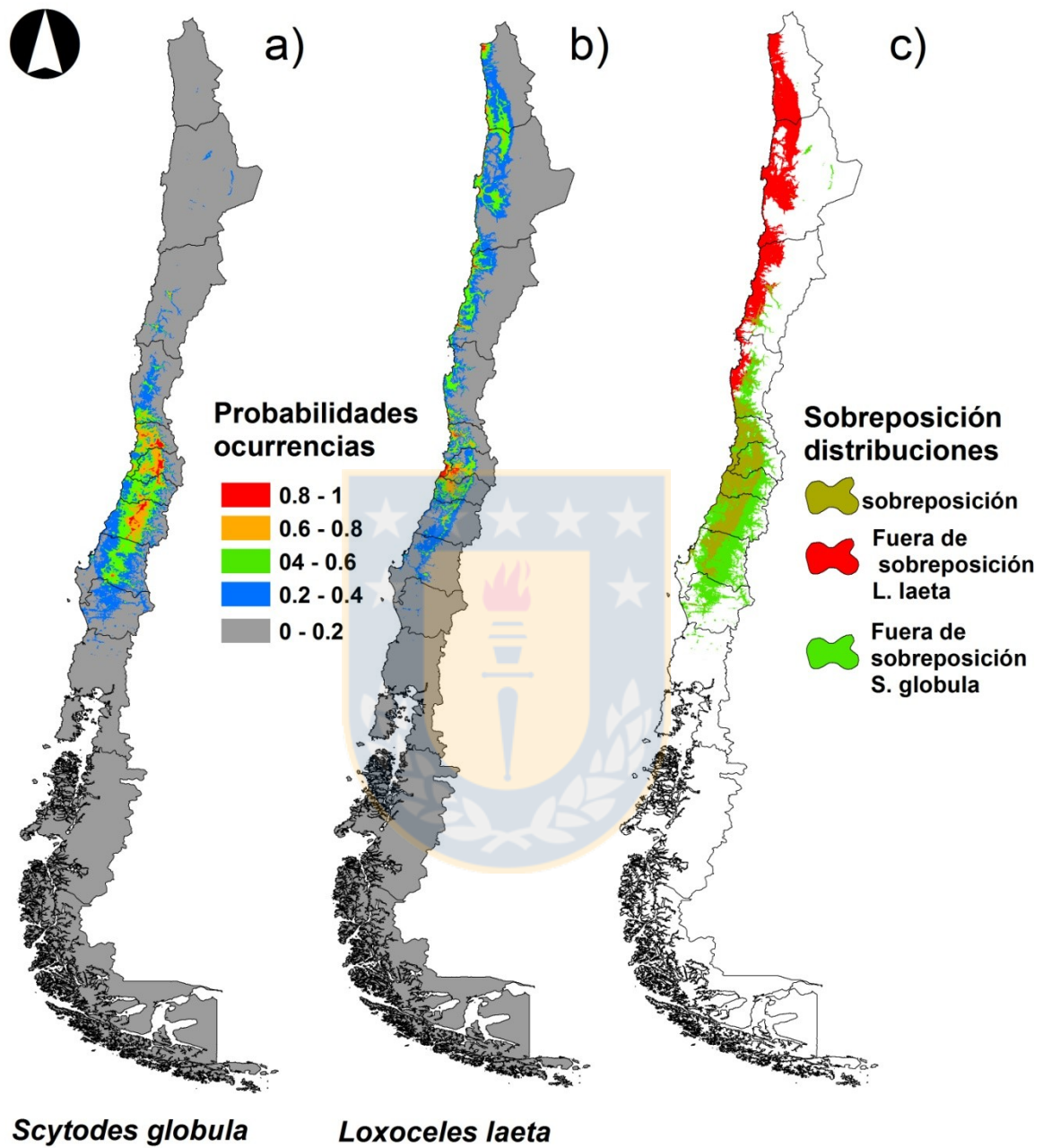


Figura 18.- Modelación de la distribución potencial de *S. globula* y *L. laeta* basados en variables bioclimáticas y la huella humana.

La sobreposición de la distribución potencial en el espacio geográfico varía entre 25,52% cuando consideramos la huella humana y un 32,63% cuando consideramos sólo las variables bioclimáticas.

### ***Discusión***

La modelación del nicho y la distribución potencial de especies permite por una parte detectar las variables relevantes para la supervivencia y reproducción de las especies y por otra parte reconocer hábitats idóneos y estimar la distribución de éstas. Esto es especialmente relevante en las especies invasoras y en aquellas de importancia médica como las arañas del género *Loxosceles* (Colwell & Rangel, 2009; Wiens *et al.*, 2010; Saupe *et al.*, 2011). La evolución adaptativa en el rango de distribución invasivo podría alterar el nicho fundamental, especialmente cuando este rango es muy amplio (Colwell & Rangel, 2009). Por ejemplo en el caso de *L. reclusa* en Estados Unidos, aunque la sinantropía no es la influencia dominante en su patrón de distribución, esta araña es capaz de expandir su distribución restringida por condiciones naturales con la ayuda de la infraestructura humana (Saupe *et al.*, 2011).

Las especies aquí analizadas, mostraron diferencias en todas las variables climáticas estudiadas y en la huella humana. *Loxosceles laeta* tiene una mayor influencia de la huella humana en su distribución que *S. globula*. Los componentes principales revelaron componentes muy semejantes para explicar la variabilidad en ambas especies: el primero asociado positivamente con las temperaturas y negativamente con las precipitaciones, el segundo asociado a la altitud y el tercero asociado a la variabilidad de la temperatura. En *L. laeta* se detecta una preferencia por altas temperaturas y bajas precipitaciones, mientras que en *S. globula* aunque también prefiere temperaturas altas, se encuentra asociada a mayor

nivel de precipitaciones. La amplitud del nicho de ambas especies fue estrecha mostrando una clara dependencia climática en forma similar a lo reportado para *L. reclusa* (Saupe *et al.*, 2011). La sobreposición del nicho fue  $J = 0,258$ , menor a lo reportado previamente mediante aproximaciones ecofisiológicas, entre 0,739 para el eje temporal (capítulos anteriores) y 0,852 para el eje térmico (Alfaro *et al.*, 2013, Canals *et al.*, 2013). Esto se explica porque mientras el análisis actual es a escala climática (macroescala), los estudios previos se refieren a microescala en laboratorio explicitando las preferencias microclimáticas de estas especies por ejemplo en el interior de habitaciones o en sus hábitats específicos. El análisis discriminante reveló que las diferencias de nicho en ambas especies se encuentra asociada a temperaturas (medias y variabilidad de éstas), precipitaciones y de huella humana. Aunque ambas especies prefieren temperaturas altas, los scores de temperatura y de variabilidad de temperaturas operan positivamente sobre *L. laeta* indicando una especie de ambientes xéricos y de áreas de influencia de clima mediterráneo consistente con lo reportado previamente (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013). En cambio *S. globula* aunque prefiere temperaturas altas, las temperaturas extremas del norte de Chile parecen operar evitando su distribución en esa zona. Al contrario las precipitaciones altas operan en sentido negativo en *L. laeta* y positivo en *S. globula*. La huella humana, presente en ambas especies, es mayor en *L. laeta*, lo que es consistente con el antecedente que esta especie es fuertemente sinantrópica, mientras que *S. globula* aunque se le encuentra en casas, habitualmente también se le encuentra en el ambiente natural (Taucare-Rios *et al.*, 2013). Aunque se puede esperar que los depredadores restrinjan la amplitud del nicho Grinnelliano de las presas (Putman *et al.*, 1984), no se detectó un efecto de la depredación por parte de *S. globula* sobre la amplitud de *L. laeta* en los dos primeros ejes del nicho, y en el tercer eje el efecto fue el contrario, mayor amplitud de nicho en



presencia del depredador. Esto puede ser explicado porque *S. globula* es un depredador polífago y *L. laeta* como presa no es un recurso limitante, por lo que la presión de depredación es baja.

La modelación con MaxEnt con todas las variables reveló un excelente ajuste a las distribuciones empíricas e indicó que en *L. laeta* la principal variable asociada a su distribución es la huella humana, lo que es consistente con los análisis univariado y función discriminante. También indicó que es una especie de bajas altitudes y en zonas de bajas precipitaciones. Su distribución esta asociada a formas xéricas de semidesiertos como el monte, el espinal, pampas y estepas características de la diagonal árida (entre los 18 y 30°S) y una zona más mediterránea entre los 30 y 40 °S (Villagran & Hinojosa, 2005). Al evitar el efecto que pudiese tener la correlación entre las variables usadas en la modelación se pudo observar que en ambas especies mejora el ajuste al incorporar la huella humana. Este índice incorpora factores clave en especies sinantrópicas como oferta de microhabitats (construcciones) y vías de dispersión como carreteras. Además este análisis confirmó que en *L. laeta* el eje de temperaturas es fundamental en su distribución lo que es consistente con el alto ajuste de los modelos usando sólo el eje de temperaturas (Canals *et al.*, 2015). Además es interesante constatar que la huella humana muestra altas correlaciones con todas las variables de temperatura (B1-B11) y no con precipitaciones lo que podría indicar un efecto indirecto de esta variable en este eje. En *S. globula* en cambio son las precipitaciones y el efecto negativo de la variabilidad de temperaturas las que predominantemente explican su distribución.

*Scytodes globula* tiene una clara distribución centro-sur con influencia mediterránea asociada a mayores precipitaciones, compartiendo con *L. laeta* sólo en esta zona. Su límite norte ( $\approx 30^{\circ}\text{S}$ ) coincide con el límite sur de la diagonal árida y del efecto de bloqueo de



masas atmosféricas ejercido por los Andes (Villagran & Hinojosa, 2005), lo que explica que el eje de temperaturas sea un mal predictor de su distribución (Canals *et al.*, 2015). Su límite sur ( $\approx 40^{\circ}\text{S}$ ) coincide con el inicio de la zona de bajas temperaturas y gran cantidad de precipitaciones.

*Loxosceles laeta* en cambio muestra una distribución predominante en el centro y norte de Chile con distribución en bajas altitudes con un claro límite en la región de los Lagos, lo que es consistente con el cambio de las condiciones climáticas en esa zona con altas precipitaciones y bajas temperaturas lo que es similar al caso de *L. reclusa* (Saupe *et al.*, 2011) donde las temperaturas críticas inferiores parecen imponer un límite a su distribución (Cramer & Maywright, 2008). Por otra parte cuando incluimos la huella humana es totalmente consistente con los reportes de loxoscelismo en Chile. Por ejemplo Rios *et al.*, (2007) revelan casos hasta la región de los Lagos (X región). Por este motivo, estos mapas de distribución potencial de *L. laeta*, constituyen también mapas de riesgo de Loxoscelismo.

## Parte II.- Interacciones entre *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula*.

### Capítulo 4.- Acción depredadora de *S. globula* sobre *L. laeta*

#### 4.1.- Interacciones a escala individual

El Loxoscelismo es un problema de salud producido por la mordedura de arañas del género *Loxosceles* (Araneae, Sicariidae). Los casos en Chile se atribuyen a *Loxosceles laeta* (Nicolet) , *L. gaucho* Gertsch en Argentina, *L.intermedia* Mello-Leitão en Brazil, *L. reclusa* Gertsch & Mulaik en Estados Unidos y *L. rufescens* (Dufour) en zonas Mediterraneas (Gertsch, 1967; Gertsch & Ennik, 1983; Reyes *et al.*, 1991; Vetter, 2008).

En Chile la araña responsable es *L. laeta*, una especie que puede ser depredada por la araña de patas atigradas *Scytodes globula* Nicolet (Araneae, Scytodidae). La biología de estas especies no es bien conocida (Fernandez *et al.*, 2002; Canals *et al.*, 2004,;2008; Canals & Solís 2013, 2014; Taucare-Ríos *et al.*, 2013).

*Loxosceles laeta* es una araña solitaria de los habitats domésticos que se encuentra dentro de las casas usualmente en rincones oscuros, grietas, closets, entre ropas y toallas pero ocasionalmente también se la puede encontrar en el peridomicilio y en el ambiente natural. Su actividad es preferencialmente nocturna y las temperaturas elevadas es un factor que favorece su desarrollo (Schenone, 1998; 2003; 2004; Schenone & Letonja, 1975; Schenone *et al.*, 2001). Su dieta se compone de moscas, polillas y otros pequeños artrópodos (Levi & Spielman, 1964; Schenone, 1998; 2003; 2004; Schenone *et al.*, 1970; 1989; 2001; Parra *et al.*, 2002). Desde el punto de vista médico, la epidemiología del loxoscelismo coincide con su actividad nocturna y sus preferencias térmicas con mayores poblaciones y mayor actividad durante el verano (Schenone, 1998; 2003; 2004; Schenone *et al.*, 2001).

Un depredador de *L. laeta* en Chile es la araña de patas atigradas *S. globula*, un miembro de un grupo de arañas conocidas como arañas “escupidoras”, con reconocidos hábitos araneofágicos (Gilbert & Rayor, 1985; Bowden, 1991). Las arañas del género *Scytodes* se alimentan de arañas y otros insectos de los órdenes Diptera, Lepidoptera y Mantodea, evitando los insectos esclerotizados (Fernandez *et al.*, 2002). Durante la depredación estas arañas proyectan una sustancia adhesiva a través de sus quelíceros, inmovilizando a sus presas (Foelix, 1996; Araujo *et al.*, 2008). Estas arañas son nocturnas y sus preferencias térmicas son similares a las de *L. laeta* (Canals *et al.*, 2013, Alfaro *et al.*, 2013). *Scytodes globula* se distribuye en Sudamérica en Chile, Bolivia, Argentina, Brazil y Uruguay. Al igual que *L. laeta*, esta araña es común en habitaciones humanas y jardines de Chile central (Fernandez *et al.*, 2002, ver capítulos anteriores).

Hay referencias a la depredación de *L. laeta* por parte de *S. globula*, pero hay pocos estudios que soporten esta afirmación (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013). Por ejemplo, Ramíres (1999) y Ades & Ramíres (2002) documentaron resultados de encuentros entre *S. globula* y tres especies de *Loxosceles*: *L. laeta*, *L. gaucho* y *L. intermedia*. Estos autores reportaron que en 30 minutos de interacción, prácticamente todos los individuos de *L. laeta* estaban vivos, aunque habían sido víctimas de la sustancia adhesiva y atrapadas en líneas de seda. De 22 actos de depredación registrados, en 3 ocasiones la defensa de *L. laeta* causó la autotomía de las patas de *S. globula* y en 2 ocasiones *L. laeta* mató a *S. globula*.

Dado que existe una importante sobreposición de los nichos de ambas especies que permiten la interacción, es necesario describir la interacción directa que ocurre cuando estas especies se encuentran. Si se produce un encuentro es necesario conocer el resultado

de esta interacción en orden a determinar si *S. globula* es un depredador efectivo de *L. laeta* y podría ejercer un control biológico (Wiedenmann, 2000).

En éste capítulo analizo la interacción entre *S. globula* y *L. laeta* durante encuentros individuales con la hipótesis de trabajo: i) como hay cierta evidencia que sugiere depredación de *L. laeta* por *S. globula*, propongo que el resultado más común en encuentros individuales entre las dos especies será la muerte de *L. laeta*.

### ***Material y métodos***

Cuarenta individuos sexualmente diferenciados de *L. laeta* y *S. globula* se colectaron en el interior de habitaciones y zonas de almacenamiento en Santiago y Valparaíso entre Diciembre de 2012 y Diciembre de 2013. La diferenciación sexual puede ser reconocida aproximadamente desde la 5<sup>th</sup> y desde la 6<sup>th</sup> muda en *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente (Fernandez *et al.*, 2002; Galiano, 1967; Canals & Solís, 2014). Estas arañas se mantuvieron en frascos plásticos de 750 ml, desde la captura de los individuos hasta el inicio de los experimentos.

Los individuos se mantuvieron con ciclos L:O 12:12, a  $20 \pm 2^\circ\text{C}$ , una temperatura cercana a la temperatura preferida de ambas especies (Alfaro *et al.*, 2013) en el laboratorio de Ecología y Conducta de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la Universidad de Chile. La temperatura fué monitoreada con un termómetro de máxima y mínima. Previo al inicio de los encuentros las arañas fueron transferidas a una cámara con ciclo L:O invertido por 7 días lo que permitió relizar los experimentos durante el día pero en la escotofase de las arañas.

Se realizaron 32 encuentros interespecíficos en cámaras circulares plásticas (diámetro 19,5 cm; profundidad 7 cm). Los encuentros se grabaron con una cámara digital de alta resolución (SONY HDR-CX 700, USA), con “night shot”, en formato WAV. Los rivales para cada encuentro se escogieron al azar, determinando su sexo y midiendo su masa corporal con una balanza analítica Shimadzu (AUX 220, Japon) ( $\pm 1$  mg). La captura y manipulación de las arañas se realizó usando pinceles y pinzas anatómicas evitando el contacto directo con las arañas.

Primero la araña residente se introdujo en la cámara experimental y se mantuvo allí por una semana para habituación previa al encuentro. Se usaron 32 individuos de *L. laeta* ( $66,21 \pm 90,30$  mg) y 32 individuos de *S. globula* ( $76,33 \pm 23,87$  mg), con una razón de masas corporales  $R = \text{masa de } S. \text{ globula} / \text{masa de } L. \text{ laeta} = 0,607 \pm 0,448$ . Dieciseis individuos de *L. laeta* (Ll) fueron machos ( $m_b = 105,21 \pm 48,75$  mg) y 16 hembras ( $m_b = 238,82 \pm 66,14$  mg), y 18 individuos de *S. globula* (Sg) fueron machos ( $m_b = 71,17 \pm 21,68$  mg) y 14 hembras ( $m_b = 82,80 \pm 24,76$  mg). Los encuentros se distribuyeron en la forma siguiente: 7 Sg♂-Ll♂, 11 Sg♂-Ll♀, 9 Sg♀-Ll♂ y 5 Sg♀-Ll♀. En 16 de los 32 encuentros, *S. globula* fué la residente y en 16 la intrusa. Al comienzo del encuentro el individuo intruso fué introducido a 10 cm del residente. Los ensayos experimentales duraron al menos una hora, terminando cuando una araña mataba a la otra y se alimentaba de su presa por al menos durante 20 min. En el caso que ambas arañas estuvieran vivas, el experimento continuaba por otros 60 min. Si después de este tiempo si no ocurría una muerte el experimento se declaraba empate.

En los videos se registró la secuencia de eventos durante la interacción, definiendo encuentro agresivo como el contacto físico entre arañas resultando en la muerte de una de

ellas. La descripción y nomenclatura de los eventos conductuales siguió a Gilbert & Rayor (1985) y a Fernández *et al.* (2002) para la construcción del etograma. Se consideraron 10 eventos: 1. Postura de alerta, 2. Retracción de patas, 3. Golpeteo (Tapping), 4. Palpación de presa, 5. “Escupo” (Spitting), 6. Raspado recíproco de pedipalpos (Scraping), 7. Captura de presa, 8. Envoltura, 9. Mordedura y 10. Succión de presa. En cada experimento se registró la muerte y la pérdida de patas de *S. globula*.

Con la secuencia de eventos se confeccionó el etograma. Se anotó la frecuencia y la proporción de encuentros agresivos en relación al total de encuentros (PA = número de encuentros agresivos/número total de encuentros) y se calcularon sus intervalos de confianza ( $CI_{0,95} = (p \pm 1,96 \sqrt{pq/n})$ ). También se registró la proporción de victorias de *S. globula* (PV = número de victorias de *Sg*/número de encuentros agresivos) con sus intervalos de confianza. El efecto de la residencia (residente vs. intruso) en PA y PV se analizó con la prueba exacta de Fisher, la cual entrega un valor p exacto (Fisher p) para diferencias de proporciones con tamaño muestral pequeño. El efecto de la masa corporal de *S. globula*, de *L. laeta* y de la razón de masas corporales sobre PA y PV se analizó con regresión logística. Los modelos fueron:  $\text{logit} (*) = \beta_0 + \beta_1 M_{bSg}$ ,  $\text{logit} (*) = \beta_0 + \beta_1 M_{bLl}$ , y  $\text{logit} (*) = \beta_0 + \beta_1 R$ , donde  $M_{bSg}$  es la masa corporal de *S. globula*,  $M_{bLl}$  la masa *L. laeta*, R la razón de masas corporales y (\*) es PA o PV dependiendo de cuál variable se estudiaba. Para estudiar las interacciones entre  $M_{bSg}$  y sex en los encuentros agresivos y en las victorias de *S. globula* consideramos los intervalos de masas: pequeño  $M_{bSg} < 70$  mg; medio  $70 \text{ mg} < M_{bSg} < 100$  mg y grande  $M_{bSg} > 100$  mg y se realizó una prueba  $\chi^2$  en las tablas de contingencia sexo-masa corporal.

## Resultados

En los encuentros en que *S. globula* fué la ganadora, las conductas de: golpeteo, proyección de sustancia adhesiva, raspado recíproco de pedipalpos, captura y envoltura e ingestión fué observada en el 100% de los casos. La postura de alerta fué observada en el 80% y la retracción de patas en el 40%, (Figura 19).

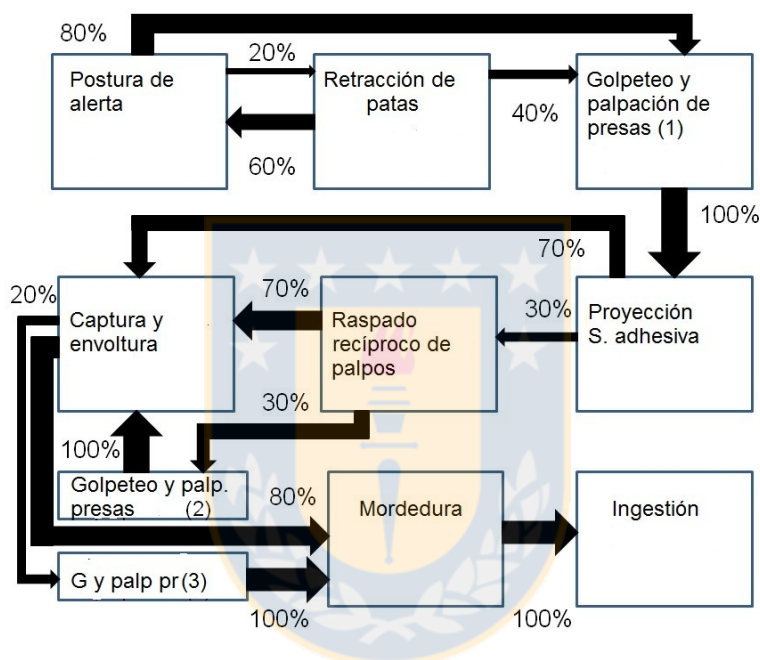


Figura 19. Etograma de la conducta depredadora de *S. globula*. Encuentros interespecíficos con *L. laeta* en cámaras circulares de 19.5 cm de diámetro.

De los 32 encuentros, 19 fueron encuentros agresivos:  $PA = 0,594 \pm 0,087$ ;  $CI_{0,95}$ : [0,474; 0,664]. De estos, *S. globula* fué la ganadora en 13 obteniendo una  $PV = 0,684 \pm 0,106$   $CI_{0,95}$ : [0,475; 0,893]. La pérdida de patas en *S. globula* fué observada en sólo en una ocasión (3,13%). Este individuo fue muerto por *L. laeta*.

El sexo de las arañas no afectó la probabilidad de encuentro agresivo. De los 18 machos y 14 hembras de *S. globula* analizados, 9 fueron observados en machos y 10 en

hembras obteniéndose un 50% (CI<sub>0,95</sub>: [26,9 ; 73,1]) y 71,4% (CI<sub>0,95</sub>: [47,7 ; 95,1]) de agresión respectivamente, (Fisher p = 0,29). Resultados similares se observaron en *L. laeta* donde 8 de 16 encuentros agresivos ocurrieron en machos (50%; CI<sub>0,95</sub>: [25,5; 74,5]) y 11 de 16 en hembras (68,8%; CI<sub>0,95</sub>: [46,1 ; 91,5]) (Fisher p = 0,48). El sexo de las arañas tampoco afectó la probabilidad de victoria. Cinco machos (55,6%; CI<sub>0,95</sub>: [23,1 ; 88,1]) y 8 hembras (80,0%; CI<sub>0,95</sub>: [55,2 ; 100]) de *S. globula* fueron ganadoras (Fisher p = 0,35), mientras 3 hembras y 3 machos de *L. laeta* fueron ganadoras (Fisher p ≈ 1).

No se encontraron diferencias en PA cuando *S. globula* fué la araña residente,  $0,438 \pm 0,124$ , CI<sub>0,95</sub>: [0,195 ; 0,681] o cuando fué la intrusa :  $0,75 \pm 0,108$ , CI<sub>0,95</sub>: [0,538 ; 0,962] (Fisher p = 0,149). Tampoco esto ocurrió en PV cuando *S. globula* fue residente:  $0,857 \pm 0,132$ , CI<sub>0,95</sub>: [0,598 ; 1,000] o cuando fue intrusa:  $0,583 \pm 0,142$ , CI<sub>0,95</sub>: [0,304 ; 0,862], (Fisher p = 0,331).

La masa corporal de *S. globula* predijo adecuadamente PA ( $\text{logit(PA)} = -3,66 + 0,055m_b$ , Wald = 4,738, p = 0,029; probabilidad de buena clasificación (PGC) = 0,533) y también predijo adecuadamente PV ( $\text{logit(PV)} = -8,03 + 0,062m_b$ , Wald = 3,872, p = 0,049; PGC = 0,833) (Figura 2). No se encontraron interacciones entre masa corporal y sexo ( $\chi^2 = 2,8$ , p = 0,24 and  $\chi^2 = 2,3$ , p = 0,32 para encuentros agresivos y victorias de *S. globula* respectivamente). La razón de masas corporales R no predijo adecuadamente PA ( $\text{logit(PA)} = 0,727 + 1,138R$ , Wald = 1,997, p = 0,158) ni PV ( $\text{logit(PV)} = 1,332 + 2,587R$ , Wald = 1,928, p = 0,165). Tampoco la masa de *L. laeta* predijo adecuadamente PA ( $\text{logit(PA)} = 0,793 + 0,004m_{bLL}$ , Wald = 0,193, p = 0,66) ni PV en esta especie ( $\text{logit(PV)} = 1,395 - 0,004 m_{bLL}$ , Wald = 0,431, p = 0,521).



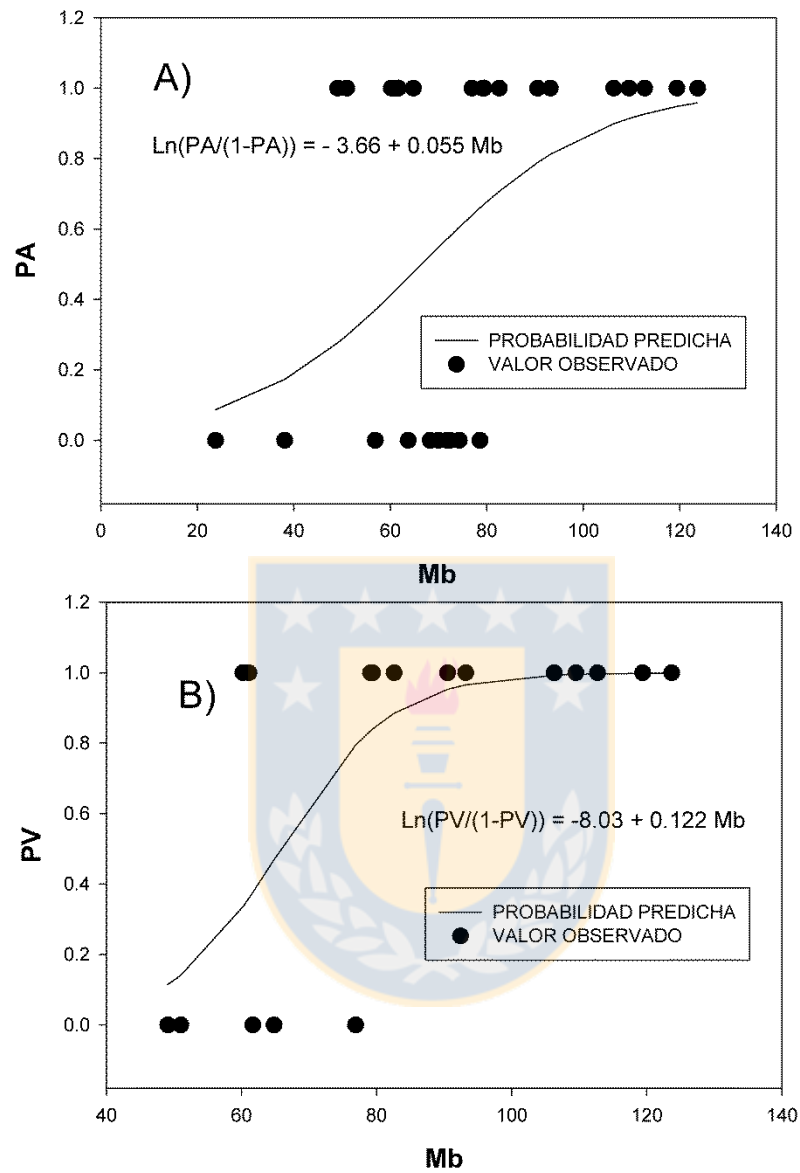


Figura 20. Efecto de la masa corporal sobre la agresividad y victoria de *S. globula* sobre *L. laeta*. Regresiones logísticas entre A) probabilidad de encuentro agresivo (PA) y B) probabilidad de victoria (PV) de *Scytodes globula* Nicolet y la masa corporal (g) de *S. globula* (Mb) en encuentros con adultos de *Loxosceles laeta* Nicolet en cámaras circulares de 19,5 cm de diámetro.

## ***Discusión***

Estudiando el comportamiento de *S. globula* con diferentes presas, Fernández *et al.* (2002) encontró todos los eventos conductuales descritos en este estudio. Pero en mayor proporción. Por ejemplo, en este estudio la postura de alerta y retracción de patas fueron observadas en 80% y 40% de los casos respectivamente (Figura 19). Interesantemente, de los 10 eventos descritos por este autor, en este estudio se reconocieron 8 en forma aislada. El golpeteo siempre ocurrió unido a la palpación de presa y la captura y envoltura ocurría como un solo evento.

Cuando ocurría la depredación, la secuencia de eventos desplegados por *S. globula* no fue siempre la misma. Por ejemplo, en 3 encuentros el golpeteo fué repetido alternando con otros eventos como la proyección de la sustancia adhesiva, la captura y envoltura y la mordedura. El golpeteo parece ser parte de una estrategia destinada a asegurar la inmovilidad de la presa antes de la ingestión. También durante el golpeteo *S. globula* usó las primeras dos patas izquierdas mas frecuentemente que las derechas, un hecho consistente con lo reportado por Ades y Ramires (2002). Este despliegue conductual, favorecido por la longitud de las patas, podría incrementar su éxito de supervivencia reduciendo el riesgo de contra-ataque durante la depredación. La proyección de la sustancia adhesiva es usada para inmovilizar la presa (Gilbert and Rayor 1985), aumentando la probabilidad de éxito de depredación.

La probabilidad de un encuentro agresivo, una situación que resulta en la muerte de una de las arañas, fué solo moderada, ocurriendo en aproximadamente un 60% de las ocasiones, lo cual puede estar relacionado con factores motivacionales del predador o de la

presa. Por ejemplo, un factor evidente podría ser el lapso de tiempo desde la última comida del depredador. Este factor fué parcialmente controlado por el tiempo de aclimatación en el laboratorio, el cual aseguró al menos 2 a 3 semanas sin presas. Tampoco el sexo del depredador o de la presa ni cual especie fuera la residente tuvieron efecto sobre la probabilidad de encuentro agresivo ni de la probabilidad de victoria de *S. globula*. Esta probabilidad fué solo moderadamente alta, 68,4%, lo cual puede ser una consecuencia de que *L. laeta* es una presa grande y rápida (Canals *et al.*, 2008) que excede en promedio un 64% la masa corporal de *S. globula*. El comportamiento agresivo de *L. laeta* ha sido descrito por Canals & Solís quienes reportaron la situación especial que representaba una hembra grande con sus crías cuando era confrontada con *S. globula*. En este estudio documentaron la alta agresividad de la hembra mientras cuidaba su prole y lo atribuyeron a la necesidad de alimentos durante este período, resultando así una presa muy difícil y peligrosa. Esta idea se refuerza por el hecho que las arañas en general son territoriales, especialmente cuando hay baja disponibilidad de presas (Riechert, 1981).

En los encuentros solo se observó un 3,1% de pérdida de patas en *S. globula*. Pero en otros encuentros la pérdida de patas puede llegar al 37,5% (ver más adelante). Se ha reportado en encuentros entre *S. globula* y *L. laeta*, *L. gaucho* y *L. intermedia* un 13,6% de pérdida de patas, valor que se encuentra en situación intermedia entre éstos valores (Ades & Ramires, 2002).

De todos los predictores de encuentro agresivo o victoria de *S. globula*, solo la masa corporal fué un buen predictor de PA y PV. A mayor masa corporal de *S. globula*, mayor PA y PV. La masa corporal de los adultos y sub-adultos de *S. globula* usados en este estudio varió entre 23,8 y 123,7 mg, y entonces la variación de masa representa variación

en el estado de desarrollo. El efecto de la masa corporal en PA y PV probablemente se encuentra relacionado con la experiencia y habilidad del depredador adquirida durante el desarrollo. Todos los individuos de *S. globula* con masa corporal sobre 85 mg tuvieron encuentros agresivos y mataron a *L. laeta* (ver Figura 20).

Así, en resumen, los encuentros individuales indican que *S. globula* es un depredador efectivo de *L. laeta* con un éxito de captura y de éxito de depredación dependiente de la motivación y del tamaño o experiencia del depredador. Efectivamente, puede usar a *L. laeta* como presa, pero eventualmente la situación puede invertirse y ser *S. globula* el alimento de *L. laeta*.

#### **4.2.- Interacciones a escala poblacional**

A pesar de todo el conocimiento eco-epidemiológico, *L. laeta* sigue siendo una especie poco conocida, especialmente las características y tiempos de sus estadios de desarrollo, que aunque descritos en forma taxonómica (Galiano, 1967; Gertsch, 1967; Galiano & Hall, 1973; Gertsch, 1983) contienen pocas proyecciones poblacionales. En este capítulo abordamos estos aspectos con el objetivo de aportar imágenes claras del desarrollo de esta especie y por primera vez de sus características y proyecciones poblacionales y de la relación entre estados maduros e inmaduros, datos útiles para el control y prevención de los accidentes por mordedura. Además estudiamos el efecto de la acción depredadora de *S. globula* sobre el desarrollo de cohortes de *L. laeta*.

#### ***Material y métodos***

Seis hembras adultas de *L. laeta* con sus sacos de huevos fueron capturadas e introducidas separadamente en cajas plásticas de 35x25x20 cm durante el verano. Las cajas

fueron dispuestas a temperatura ambiente en el laboratorio simulando la situación natural de una casa en Santiago. Se registró en forma continua la temperatura y la humedad relativa con un Sicrómetro digital con sensor remoto AZ8723 (AZ Instruments Corp, England).

Las 6 cajas fueron mantenidas con ciclo L:O 12:12 y fueron dispuestas en un estante y eran aleatoriamente rotadas cada 2 semanas para evitar efectos de posición. Estas arañas con sus sacos de huevos fueron mantenidas hasta la emergencia de las crías. Cada una de las 6 arañas con sus crías fueron aleatoriamente asignadas a dos grupos experimentales: Sg(-): un grupo de 3 cohortes que se desarrollaron sin presencia de *S. globula* y Sg(+), un grupo de 3 cohortes en la cual un adulto de *S. globula* se introdujo en el interior de la caja.

Comenzando cuando ocurría la emergencia de las crías (día 0), las crías fueron inspeccionadas y contadas cada 2 semanas, registrando el número de sobrevivientes, los muertos y las exuvias. El día 0 para cada cohorte fué: Sg(-)<sub>1</sub>: Diciembre 20; Sg(-)<sub>2</sub>: Sg(+)<sub>1</sub>, Sg(+)<sub>2</sub>: Enero 1; y Sg(-)<sub>3</sub>, Sg(+)<sub>3</sub>: Febrero 7. Las arañas muertas y las exuvias fueron removidas en cada inspección. Se determinó el estado de desarrollo contando las exuvias y comparando las crías con las características morfológicas descritas por Galiano (1967) y Galiano & Hall (1973).

En cada inspección los individuos fueron fotografiados a 50 cm de distancia con una marca de dimensiones conocidas usada como referencia. En cada ocasión se introducían 10 larvas de *Tenebrio molitor* como alimento. Estas larvas varían en tamaño con el desarrollo por lo que se elegían larvas de tamaño apropiado al tamaño de las crías de *L. laeta* para que pudieran ser manipuladas por éstas (a lo más tres veces el tamaño de las crías). Además en cada inspección se agregaron 10 gotas de agua en un rincón de la caja para aportar humedad. En las cohortes Sg(+) las crías se mantuvieron inicialmente con sus madres hasta

que ésta era muerta por *S. globula*. En las cohortes Sg(-), la madre *L. laeta* fué removida en fecha equivalente a la muerte en una de las cajas Sg(+) con el objetivo de parrear el efecto de la presencia de la madre. En las cohortes Sg(+) cuando el adulto de *S. globula* moría, era reemplazado por otro adulto de esta especie. Se usaron un total de 11 adultos de *S. globula*, 5 hembras y 6 machos. Así, las cohortes Sg(+) siempre tuvieron un predador en el interior de la caja. Durante cada inspección, las crías fueron observadas por 20 min, registrando y fotografiando actividades como depredación y canibalismo.

En cada inspección se registró el número de crías vivas (N). En las fotografías se midió el largo de cada cría cuya posición lo permitía (prosoma + opistosoma). Las medidas fueron realizadas con el software morfométrico ImageJ 1.32 (NIH, U.S.A).

En cada cohorte, el número de crías vivas fué dividido por el número inicial (N/No), y se ajustó un modelo de regresión,  $\ln(100N/No) = b_1t + b_0$ . Esto permitió estimar la tasa de mortalidad ( $\mu = |b_1|$ ). Las curvas generadas entre tratamientos fueron comparadas con ANCOVA para homogeneidad de pendientes, considerando las cohortes como las variables independientes,  $\ln(100N/No)$  como la variable respuesta y el tiempo como la co-variable. Se realizaron comparaciones planeadas para contrastar las cohortes Sg(+) y Sg(-).

Se realizaron regresiones lineales entre el tamaño promedio (mbs) y el tiempo y entre el tamaño máximo (Mbs) y el tiempo. Los modelos fueron  $(*) = \beta_0 + \beta_1 t$ , donde (\*) fué mbs o Mbs, dependiendo de la variable analizada. La progression de estas variables fué comparada con ANCOVA, considerando solo el tiempo experimental en que todas las cohortes tenían crías vivas (171 días).

Se contaron las arañas en cada estado de desarrollo y se determinó la proporción de individuos en cada estado (P) en función del tiempo, determinando el tiempo al cuál el 50% de los individuos cambiaba de estado ( $T_{50}$ ) mediante el modelo de probitos: probito (P) =  $b_0 + b_1t$ , donde probito (P) =  $z_p + 5$  y  $z_p$  es el valor de z en una distribución normal (0,1) para un valor particular P.

Se caracterizó el tamaño de cada estado de desarrollo de cada araña (promedio  $\pm$  desviación estándar). Con la variación en el número de crías durante el desarrollo de las cohortes en conjunto se construyeron las tablas de vida, considerando que las hembras de esta especie tienen una longevidad máxima de 4,5 años, y que una vez alcanzada la adultez (al año) la sobrevivencia ( $p_x$ ) es prácticamente completa ( $\approx 1$ ) durante 2 años, para descender sólo en el último periodo (un año y medio). Se consideraron 18 intervalos etarios con una duración  $t = 0,25$  años. Las fecundidades ( $m_x$ ) fueron consideradas como el valor promedio de crías por saco observado, considerando sólo la fracción hembra de la población y considerando reproducción una vez al año, concentrada sólo en la etapa adulta. En la tabla de vida se siguió metodología previamente establecida (Canals *et al.*, 1991; 1992; 1993; 1994) considerando: la proporción de sobrevivientes a la edad x ( $l_x$ ), la proporción de muertos ( $d_x$ ), la probabilidad de muerte ( $q_x$ ), la sobrevivencia ( $p_x = 1 - q_x$ ) y a partir de estos valores se calculó la tasa reproductiva neta ( $R_0 = \sum_x l_x m_x$ ), el tiempo

generacional ( $G = \frac{\sum_x x l_x m_x}{R_0}$ ), el valor reproductivo a la edad x ( $v_x = \frac{\sum_x l_x m_x}{l_x}$ ), la esperanza

de vida a la edad x ( $e_x = \frac{T_x}{l_x}$ , donde  $T_x = \sum_x L_x$  es el tiempo por vivir y  $L_x = t(l_x + l_{x+1})/2$  es

el tiempo vivido en un intervalo  $t$ ) y la tasa intrínseca de crecimiento poblacional con el

estimador de Laughlin ( $r = \frac{\ln R_0}{G}$ ).

### ***Resultados***

Las condiciones ambientales de los dos grupos experimentales fueron las mismas (Fig. 21). En dos de las cohortes Sg(-), emergieron 79 y 106 crías del saco de huevos. En la tercera cohorte emergió el número excepcionalmente bajo de 12 crías. En las cohortes Sg(+) emergieron 146, 81 y 101 crías.





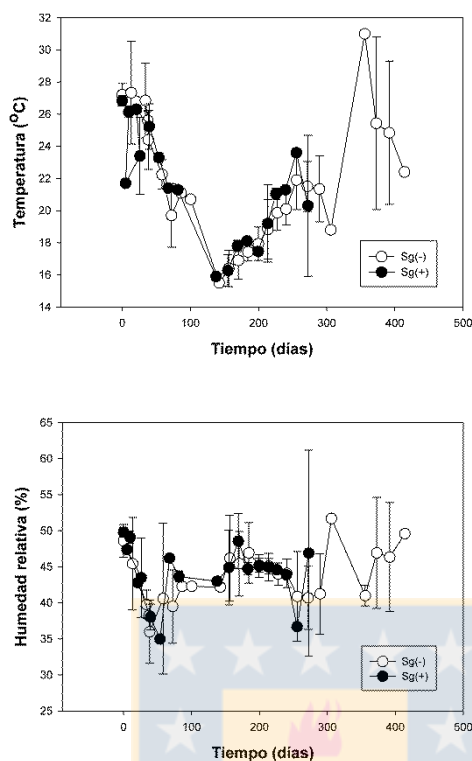


Figura 21.- Variación de temperatura y humedad relativa en el desarrollo de cohortes de *L. laeta*. En ausencia (Sg(-)) y presencia del depredador *Scytodes globula* (Sg(+)).

En las tres cajas Sg(+), se necesitaron 8 individuos adultos de *S. globula* para lograr el establecimiento del depredador. En cinco oportunidades la madre *L. laeta* mató a *S. globula* (3 machos y 2 hembra), mientras en las otras 3 oportunidades, 3 machos de *S. globula* mataron a las hembras de *L. laeta*.

Después de más de 800 días experimentales todas las cohortes Sg(-) tienen adultos vivos. En las cajas Sg(-), las supervivientes han mudado hasta 10 veces. En cambio, en todas las cohortes Sg(+), todas las crías estaban muertas a los 182, 270 y 275 días post introducción del depredador. En éstas cohortes solo se obtuvieron 3 mudas, mientras en las cohortes Sg(-) en el mismo tiempo realizaron hasta 7 mudas (Tablas 13 y 14 y figura 22).



Tabla 14.- Composición porcentual de estadios de desarrollo (I1 a I10) y adultos (A) como función del tiempo *L. laeta* en cohortes con *S. globula* (Sg(+)).

| <b>Intervalo (días)</b> | <b>i1</b> | <b>i2</b> | <b>i3</b> | <b>i4</b> |
|-------------------------|-----------|-----------|-----------|-----------|
| <b>0 0</b>              | 100,0     | 0,0       | 0,0       | 0,0       |
| <b>5 14</b>             | 100,0     | 0,0       | 0,0       | 0,0       |
| <b>21 26</b>            | 93,2      | 6,8       | 0,0       | 0,0       |
| <b>35 42</b>            | 98,1      | 1,9       | 0,0       | 0,0       |
| <b>49 56</b>            | 89,4      | 8,5       | 2,1       | 0,0       |
| <b>63 70</b>            | 85,7      | 12,2      | 2,0       | 0,0       |
| <b>77 84</b>            | 75,0      | 19,2      | 5,8       | 0,0       |
| <b>91 98</b>            | 71,1      | 24,4      | 2,2       | 2,2       |
| <b>105 112</b>          | 65,6      | 25,0      | 9,4       | 0,0       |
| <b>119 126</b>          | 57,1      | 42,9      | 0,0       | 0,0       |
| <b>133 140</b>          | 58,8      | 35,3      | 5,9       | 0,0       |
| <b>154 157</b>          | 46,2      | 30,8      | 23,1      | 0,0       |
| <b>168 171</b>          | 46,2      | 30,8      | 23,1      | 0,0       |
| <b>182 185</b>          | 37,5      | 50,0      | 12,5      | 0,0       |
| <b>196 203</b>          | 0,0       | 40,0      | 60,0      | 0,0       |
| <b>213 214</b>          | 0,0       | 66,7      | 33,3      | 0,0       |
| <b>224 227</b>          | 0,0       | 66,7      | 0,0       | 33,3      |
| <b>238 241</b>          | 0,0       | 0,0       | 66,7      | 33,3      |
| <b>252 259</b>          | 0,0       | 0,0       | 50,0      | 50,0      |

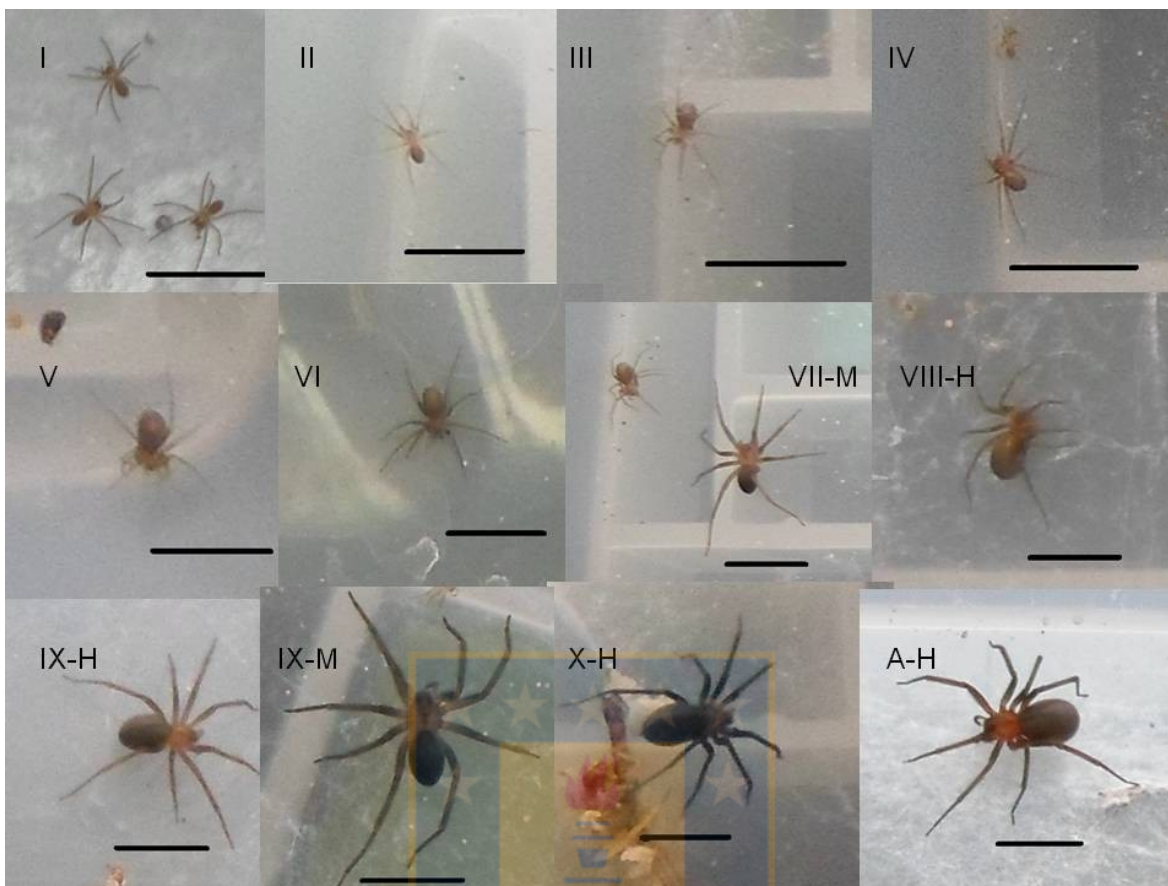


Figura 22.- Estados de desarrollo de *L. laeta*. Fotografías de los diferentes estados de desarrollo de *Loxosceles laeta*. Estados 1 al 10 con números romanos y adulto con la letra A. La clave -H significa hembra y -M, macho.

La relación macho: hembra fue difícil de estimar ya que esta sólo se realizó por observación fotográfica considerando sólo las crías con sexo claramente identificable. Sólo se pudo hacer en las cohortes Sg(-), A los estados 6-7 fué 1: 1.83 (n =17). Actualmente es 1:2.

Los tamaños de los diferentes estadios de desarrollo en las cohortes Sg(-) variaron desde los 2,3 mm al nacimiento hasta los 12,9 mm en la etapa adulta (tabla 15, Figura 23). El cambio de estadio de desarrollo se muestra en la figura 23 y el T<sub>50</sub> para cada estadio en la tabla 16.

Tabla 15.- Longitud corporal de los diferentes estados de desarrollo (I1 a adulto) de

*Loxosceles laeta* en ausencia del depredador *S. globula*.

| Estadio       | Tamaño promedio(mm) | Desviación estándar |
|---------------|---------------------|---------------------|
| <b>I1</b>     | 2,31                | 0,27                |
| <b>I2</b>     | 3,10                | 0,19                |
| <b>I3</b>     | 3,72                | 0,19                |
| <b>I4</b>     | 4,36                | 0,28                |
| <b>I5</b>     | 5,25                | 0,18                |
| <b>I6</b>     | 6,44                | 0,45                |
| <b>I7</b>     | 6,76                | 0,41                |
| <b>I8</b>     | 8,04                | 0,47                |
| <b>I9</b>     | 9,53                | 0,20                |
| <b>I10</b>    | 10,36               | 0,89                |
| <b>ADULTO</b> | 12,88               | 0,85                |

Tabla 16.- Edad en la cual el 50% de los individuos alcanza un estado particular ( $T_{50}$ ) en la araña *Loxosceles laeta* y su error estándar (ES), en ausencia del depredador *S. globula*. B0 y B1 representan el intercepto y la pendiente en la regresión con el modelo probito,  $R^2$  el coeficiente de determinación, F el valor del estadígrafo y P el p-valor.

|               | B0     | B1     | $R^2$ | F     | P      | $t_{50}$ | ES    |
|---------------|--------|--------|-------|-------|--------|----------|-------|
| <b>I2</b>     | 2,31   | 0,0183 | 0,65  | 38,84 | 0,0003 | 146,74   | 54,51 |
| <b>I3</b>     | 0,92   | 0,0179 | 0,56  | 22,49 | 0,0002 | 227,68   | 55,78 |
| <b>I4</b>     | 0,85   | 0,0165 | 0,48  | 16,37 | 0,0009 | 251,03   | 60,47 |
| <b>I5</b>     | 1,00   | 0,0145 | 0,57  | 27,32 | 0,0001 | 275,70   | 68,97 |
| <b>I6</b>     | 0,59   | 0,0155 | 0,58  | 26,27 | 0,0001 | 284,21   | 64,53 |
| <b>I7</b>     | 0,11   | 0,0163 | 0,61  | 28,62 | 0,0001 | 298,52   | 61,02 |
| <b>I8</b>     | -2,98  | 0,026  | 0,65  | 24,63 | 0,0003 | 306,56   | 38,37 |
| <b>I9</b>     | -6,53  | 0,036  | 0,67  | 21,15 | 0,0013 | 318,14   | 27,58 |
| <b>I10</b>    | -19,88 | 0,074  | 0,76  | 20,42 | 0,0020 | 338,54   | 13,60 |
| <b>ADULTO</b> | -39,52 | 0,127  | 0,84  | 22,21 | 0,0180 | 351,66   | 7,89  |

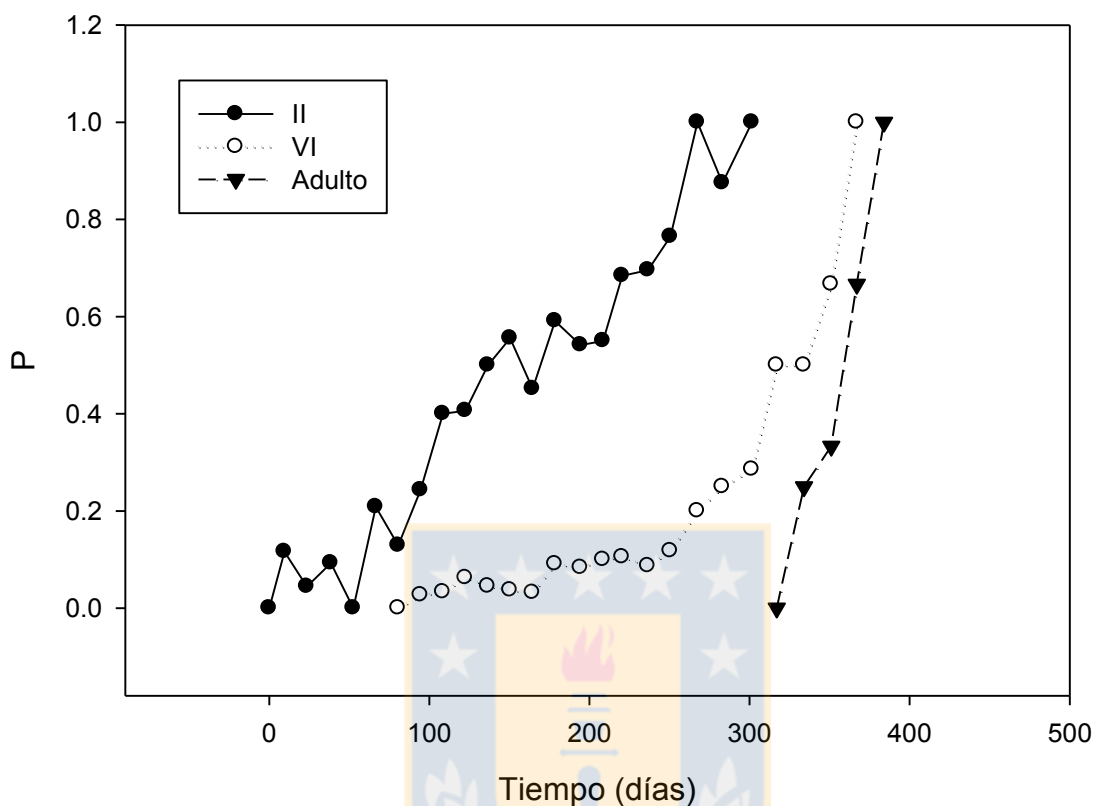


Figura 23.- Progresión del desarrollo de *L. laeta*. Evolución de la proporción de individuos que alcanzan los estados 2 (II), 6 (VI) y adulto en tres cohortes de *L. laeta*.

Durante un periodo equivalente de tiempo, el tamaño corporal medio de las crías fué similar en todas las cohortes, pero el tamaño máximo alcanzado por las crías durante este tiempo fue  $3,92 \pm 0,24$  mm en las cohortes Sg(-) y  $3,17 \pm 0,07$  mm en las cohortes Sg(+) ( $F_{1,66} = 55,32$ ,  $p < 0,001$ ). Además la varianza fué menor en las cohortes Sg(+) (Bartlett test =  $46,2$ ,  $p < 0,001$ ). La pendiente de incremento del tamaño máximo fué diferente entre todas las cohortes ( $F_{5,66} = 3,54$ ,  $p < 0,001$ ), y las comparaciones planeadas muestran diferencias entre Sg(-) y Sg(+) ( $F_{1,74} = 25,84$ ,  $p < 0,001$ ) (Figura 24).

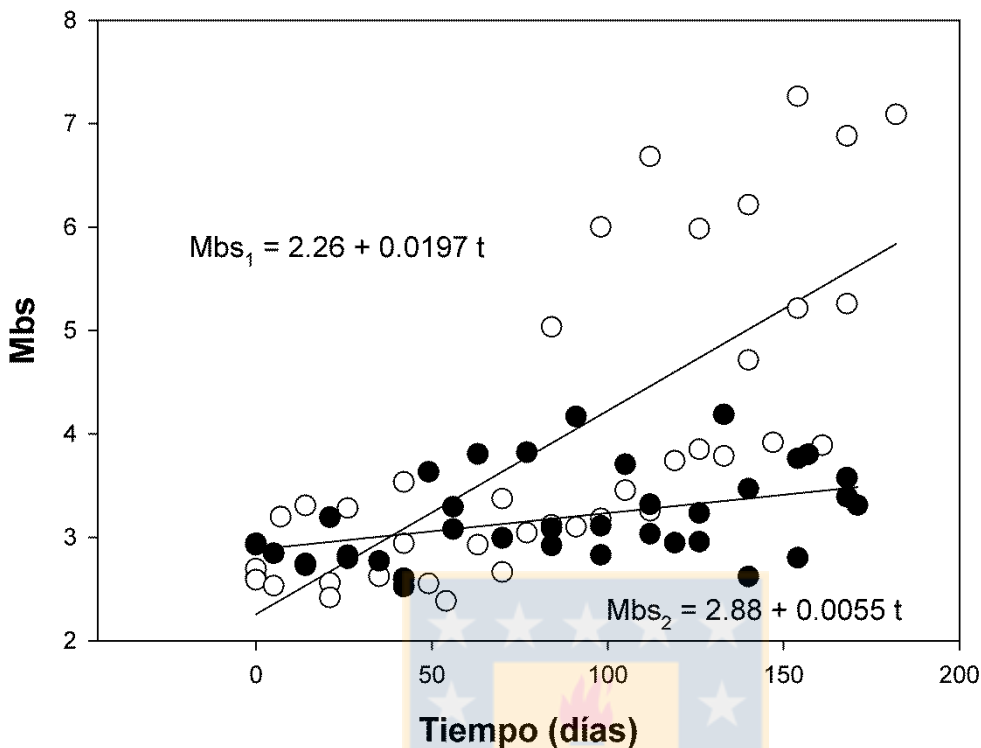


Figura 24.- Progresión del tamaño máximo de *L. laeta* con y sin *S. globula*. Regresiones entre el tamaño máximo (Mbs) de crías de *L. laeta* sin *S. globula* (Sg(-)) ( $Mbs_1$ ) y con *S. globula* (Sg(+)) ( $Mbs_2$ ) en función del tiempo.

Se obtuvo una tasa de mortalidad más alta en las cohortes Sg(+) ( $0.0201 \pm 0.001276$ ) que en las cohortes Sg(-) ( $0.010572 \pm 0.000991$ ) ( $F_{5,86} = 3,017$ ,  $p < 0,001$ ); Las comparaciones planeadas mostraron:  $F_{1,86} = 20176,7$ ,  $p < 0,001$ ) (Fig. 25). Las tasas de mortalidad para cada cohorte fueron: Sg(-)<sub>1</sub>:  $0,012 \pm 0,0006$  ( $R^2 = 0,96$ ,  $p < 0,001$ ), Sg(-)<sub>2</sub>:  $0,011 \pm 0,0013$  ( $R^2 = 0,81$ ,  $p < 0,001$ ), Sg(-)<sub>3</sub>:  $0,006 \pm 0,0004$  ( $R^2 = 0,96$ ,  $p < 0,001$ ), Sg(+)<sub>1</sub>:  $0,024 \pm 0,0027$  ( $R^2 = 0,86$ ,  $p < 0,001$ ), Sg(+)<sub>2</sub>:  $0,018 \pm 0,0027$  ( $R^2 = 0,92$ ,  $p < 0,001$ ), Sg(+)<sub>3</sub>:  $0,022 \pm 0,0016$  ( $R^2 = 0,92$ ,  $p < 0,001$ ) (Tabla 17).

Tabla 17.- Tasas de mortalidad ( $\mu$ ) con sus errores estándar (s.e.) para cada cohorte de *L. laeta* (segunda columna) y mortalidad promedio (sexta columna) para las cohortes Sg(-) y Sg(+).  $R^2$ , F y P corresponden al coeficiente de determinación, prueba F y el p-valor en los modelos de regresión.

|                    | $\mu \pm s.e.$ | $R^2$ | F     | P      | $\mu \pm s.e.$ | $R^2$ | F     | p      |
|--------------------|----------------|-------|-------|--------|----------------|-------|-------|--------|
| Sg(-) <sub>1</sub> | 0,012±0,0006   | 0,96  | 362,8 | <0,001 | 0,011±0,0010   | 0,69  | 113,9 | <0,001 |
| Sg(-) <sub>2</sub> | 0,011±0,0013   | 0,81  | 68,8  | <0,001 |                |       |       |        |
| Sg(-) <sub>3</sub> | 0,006±0,0004   | 0,96  | 360,1 | <0,001 |                |       |       |        |
| Sg(+) <sub>1</sub> | 0,024±0,0027   | 0,86  | 72,5  | <0,001 | 0,020±0,0012   | 0,84  | 249,3 | <0,001 |
| Sg(+) <sub>2</sub> | 0,018±0,0013   | 0,92  | 169,2 | <0,001 |                |       |       |        |
| Sg(+) <sub>3</sub> | 0,022±0,0016   | 0,92  | 194,6 | <0,001 |                |       |       |        |



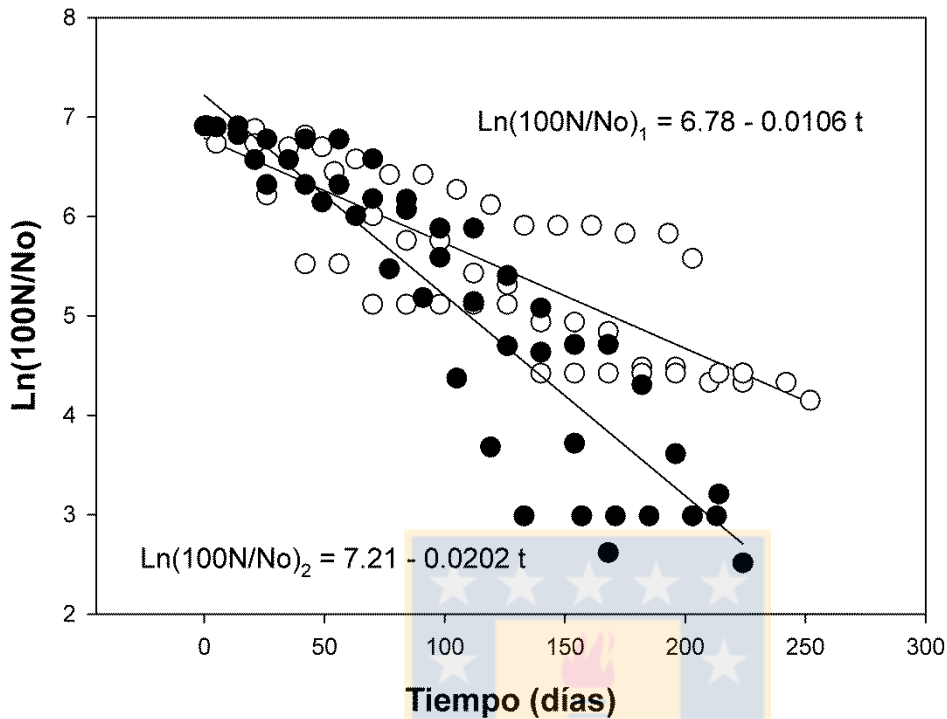


Figura 25. Mortalidad de cohortes de *L. laeta* con y sin *S. globula*. Progresion de la mortalidad em *L. laeta*, expresada como  $(\ln(100N/\text{No}))$  en cohortes sin *S. globula* (Sg(-)) y con *S. globula* (Sg(+)).

Para las cohortes Sg(-) se pudo calcular la tabla de vida (Tabla 18) que permitió estimar  $R_0 = 2,117$ ,  $G = 751,01$  días y  $r = 0,00099$  (días<sup>-1</sup>).

Tabla 18.- Tabla de vida para tres cohortes de *Loxosceles laeta*. En esta tabla X corresponde a la marca de clase del intervalo de edad x, nx es el número de sobrevivientes a la edad x, lx la proporción de sobrevivientes, dx, la proporción de muertos en el intervalo, qx la probabilidad de muerte, px la probabilidad de sobrevivir en ese intervalo (sobrevivencia), mx la fecundidad, vx el valor reproductivo, Lx el tiempo vivido en el intervalo x, Tx el tiempo por vivir y ex la esperanza de vida a la edad x.

| X     | Nx  | lx    | mx | dx   | qx   | px   | lxmx | Vx    | Lx    | Tx    | ex    |
|-------|-----|-------|----|------|------|------|------|-------|-------|-------|-------|
| 91,25 | 197 | 1     | 0  | 0,76 | 0,76 | 0,24 | 0    | 2,11  | 56,51 | 93,33 | 93,33 |
| 182,5 | 47  | 0,239 | 0  | 0,14 | 0,60 | 0,40 | 0    | 8,87  | 15,29 | 36,82 | 154,3 |
| 273,8 | 19  | 0,096 | 0  | 0,08 | 0,84 | 0,16 | 0    | 21,95 | 5,095 | 21,54 | 223,3 |
| 365   | 3   | 0,015 | 45 | 0    | 0    | 1    | 0,69 | 139   | 1,39  | 16,44 | 1080  |
| 456,3 | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 94    | 1,39  | 15,05 | 988,5 |
| 547,5 | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 94    | 1,39  | 13,66 | 897,3 |
| 638,8 | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 94    | 1,39  | 12,27 | 806   |
| 730   | 3   | 0,015 | 45 | 0    | 0    | 1    | 0,69 | 94    | 1,39  | 10,89 | 714,8 |
| 821,3 | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 49    | 1,39  | 9,50  | 623,5 |
| 912,5 | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 49    | 1,39  | 8,11  | 532,3 |
| 1004  | 3   | 0,015 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 49    | 1,39  | 6,72  | 441   |
| 1095  | 3   | 0,015 | 45 | 0,01 | 0,33 | 0,67 | 0,69 | 49    | 1,158 | 5,33  | 349,8 |
| 1186  | 2   | 0,01  | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 6     | 0,926 | 4,17  | 410,6 |
| 1278  | 2   | 0,01  | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 6     | 0,926 | 3,24  | 319,4 |
| 1369  | 2   | 0,01  | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 6     | 0,926 | 2,32  | 228,1 |
| 1460  | 2   | 0,01  | 6  | 0,01 | 0,50 | 0,50 | 0,06 | 6     | 0,695 | 1,39  | 136,9 |
| 1551  | 1   | 0,005 | 0  | 0    | 0    | 1    | 0    | 0     | 0,463 | 0,70  | 136,9 |
| 1643  | 1   | 0,005 | 0  | 0,01 | 1    | 0    | 0    | 0     | 0,232 | 0,23  | 45,63 |

### Discusión

Los capullos de cinco de las 6 hembras analizadas dieron origen a un promedio de  $102,6 \pm 27,02$  crías por capullo, lo que es consistente con lo reportado por Galiano (1967): 88,4 con un rango entre 22 y 138 arañuelas. También es consistente con lo reportado para otras especies del género. Por ejemplo 50 (0-91) para *L. reclusa* (Fisher & Marquez da

Silva, 2001), 30 para *L. intermedia* (30-50) (Fisher & Marquez da Silva, 2001), 61,3 para *L. gaucho* (25-117) (Rinaldi *et al.*, 1997) y 33,7 para *L. hirsuta* (Rinaldi *et al.*, 1997). El capullo de una de nuestras hembras dio origen a sólo 12 crías, lo que es excepcionalmente bajo, lo que podría ser explicado por ejemplo por tratarse de una hembra envejecida. En las cohortes Sg(-) las arañas de primer estado medían alrededor de 2,3 mm y se mantuvieron en este estado por largo tiempo, mudando al siguiente estado el 50% de ellas recién a los  $147 \pm 54$  días, es decir entre 3 y 6 meses. El tiempo promedio de desarrollo para llegar al estado adulto de  $351,7 \pm 7,9$  días en hembras y el hecho que el único macho superviviente ta los 390 días aún no completaba su desarrollo es consistente con lo reportado por Galiano (1967): 316 días para hembras 406,5 días para machos, y por Galiano & Hall (1973): 328,5 días para hembras y 454,7 días para machos, trabajando con arañas en Argentina. Este resultado es absolutamente diferente del reportado por Lowrie (1987) trabajando con arañas en Los Angeles a temperaturas entre 15 y 20°C: 819 y 930 días para hembras y machos respectivamente. Esta diferencia puede ser explicada por diferencias poblacionales y por las condiciones ambientales de temperatura, humedad, frecuencia de presas y especialmente de la temperatura que en nuestro estudio varió entre 15,7 y 31°C. La relación macho: hembra fue difícil de evaluar sólo por fotografías y por la alta mortalidad diferencial en los primeros estadíos por lo que solo se tiene el número estimativo 1: 2,81 al estado 6. Sin embargo al estado adulto, aunque sólo sobreviven 3 individuos, esta relación es 1:2. Estos resultados son consistentes con lo reportado para otras especies de *Loxosceles*. Por ejemplo se han reportado índices de 1:1,2 en promedio en *L. gaucho* pero con variaciones entre cohortes desde 1:7 hasta 1,2:1 (Rinaldi *et al.*, 1997). En Chile al estado adulto se ha reportado una relación 1:8 (Schenone *et al.*, 1970), lo que según la evolución de nuestras cohortes podría ser explicado por mortalidad diferencial, ya que los machos sobreviven

menos que las hembras. El tamaño final de las arañas es consistente con lo reportado en la literatura (Parra *et al.*, 2002) y consistente con nuestras propias observaciones donde el tamaño llega a 14 mm, la envergadura puede superar los 4 cm y donde la masa promedio de los machos es de  $105,21 \pm 48,75$  mg y de las hembras  $238,82 \pm 66,14$  mg (Canals, esta tesis).

Todas las cohortes Sg(-) aún después de 800 días tienen arañas vivas y en todas las cohortes Sg(+) las crías fueron muertas alcanzando a lo mas el cuarto estadio de desarrollo, con un tamaño máximo menor que las crías de las cohortes Sg(-) en un período de tiempo equivalente. Además la tasa de mortalidad en las cohortes Sg(+) fué cerca del doble de la mortalidad en las cohortes Sg(-) cohortes. No se observaron actos de depredación por parte de la madre mientras las crías estaban con ella, lo que contrasta con muchos actos de depredación sobre las larvas de *T. molitor*. Este hecho, el tiempo escaso que las crías compartieron con sus madres y que este tiempo fue parecido en los dos grupos experimentales descarta la causa maternal en la mortalidad diferencial de ambos grupos. La tasa de mortalidad en ambos grupos es explicada en parte por causas naturales y por canibalismo, el cual fué observado en dos ocasiones durante la inspección de las cohortes y que ya ha sido descrito para *L. laeta* (Vetter & Rust, 2010). Aunque el monto real de canibalismo no fué registrado porque las cajas se abrían e inspeccionaban cada 2 semanas, el número de eventos de canibalismo debe haber sido similar en las 6 cajas ya que todas tenían similares condiciones experimentales. Es poco probable que la presencia de *S. globula* en las cajas Sg(+) haya inducido mas canibalismo a causa de una menor cantidad de larvas de *T. molitor* disponibles para las crías ya que *S. globula* tiene una marcada preferencia por presas menos quitinosas (Fernandez *et al.*, 2002), y además durante las

inspecciones, cuando se les administraba larvas, las crías inmediatamente las depredaban y se alimentaban sobre ellas.

En las cohortes Sg(+), la predación de crías por parte *S. globula* se agrega a las causas mencionadas de mortalidad, hecho que fue observado en tres ocasiones durante la inspección de las cajas. Así, la diferencia en mortalidad entre los grupos experimentales se atribuye a la predación y representa el máximo efecto potencial *S. globula* sobre la tasa de mortalidad de cohortes de *L. laeta*. La diferencia en tamaño de las crías entre los grupos experimentales y la ausencia de estadios más tardíos en las cohortes Sg(+) se explican por la depredación de los individuos más grandes.

En Chile, *S. globula* se encuentra en el interior de las habitaciones, sola o co-existiendo con *L. laeta*, (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solis, 2013). También como en otros lugares, *S. globula* puede estar fuera de las casas como una araña peridomiciliaria (Fischer & Vasconcellos-Neto, 2005b). Las arañas del género *Loxosceles* frecuentemente son encontradas habitando cercanas a arañas de otras familias como Pholcidae, Theridiidae, Salticidae y Selenopidae, pero las interacciones con los miembros de estas familias han sido poco estudiadas (Sandidge, 2004; Fischer *et al.*, 2006). En Chile, solo *S. globula* ha sido reportada como depredador de *L. laeta* (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013), pero en otras latitudes como en Brasil, se han estudiado las interacciones entre *L. intermedia* y *Pholcus phalangioides* (Fuesslin). Las especies de *Loxosceles* fueron frecuentemente encontradas en telas de *P. phalangioides*, pero sin claros efectos poblacionales (Fisher & Krechmer, 2007). Estos autores reportaron que *P. phalangioides* depredaba sobre adultos y crías de *L. gaucho*, *L. laeta* y *L. hirsuta* Mello-Leitao. Sandidge (2004) reporto la depredación de *L. reclusa* por tres arañas cosmopolitas sinantrópicas: *P. phalangioides*

(Pholcidae), *Achaearanea tepidariorum* (Koch) (Theridiidae) y *Steatoda triangulosa* Walckenaer (Theridiidae), señalando que sólo las dos últimas tenían una correlación poblacional negativa pero no significativa con *L. reclusa*. Sandidge (2004) no encontró individuos de *L. reclusa* en telas de *P. phalangioides*, proponiendo que esta era explicado por la diferente distribución especial de estas especies, *L. reclusa* a ras del suelo y *P. phalangioides* en rincones altos. Sin embargo Fisher & Krechemer (2007) señalaron que este hecho puede ser explicado por la conducta de remover y reconstruir su tela de *P. phalangioides*.

La disponibilidad de alimentos puede ser un factor importante para explicar los resultados de Fisher & Krechemer (2007) y de Sandidge (2004), porque las arañas estudiadas por estos autores son oportunistas que usualmente se alimentan de insectos. En contraste, *S. globula* aunque se alimenta también de Diptera, Lepidoptera y Mantodea, es principalmente araneofágica depredando a especies de *Loxosceles* y otras arañas como Salticidae y arañas del género *Drassodes* (Jackson *et al.*, 1998; Ades & Ramires, 2002; Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013).

En Chile, *S. globula* comparte el hábitat y los microambientes preferidos con *L. laeta* en el ambiente habitacional, depredando naturalmente a *L. laeta* (Fernandez *et al.*, 2002; Canals & Solís, 2013). Tanto los aspectos de la biología térmica e hídrica como el ritmo de actividad sugieren que ambas especies comparten gran parte de su micro-ambiente (Alfaro *et al.*, 2013; Canals *et al.*, 2013). Hemos visto además que cuando ocurre un encuentro este tiene como resultado más probable la muerte de *L. laeta* aunque en ocasiones *L. laeta* depreda sobre *S. globula*. Estos resultados demuestran además que bajo las condiciones usadas en este experimento, *S. globula* depreda crías de *L. laeta* con un

claro efecto sobre la mortalidad de las cohortes. Sin embargo, hay reportes de la coexistencia de adultos y crías de ambas arañas en áreas menores a  $1 \text{ m}^2$  (Canals & Solís, 2013). Estos hallazgos sugieren que *S. globula* se encuentra naturalmente interactuando con la población de *L. laeta* en Chile central pudiendo hacer variar los parámetros poblacionales de las tablas de vida de ésta especie.

En las tablas de vida de las cohortes Sg(-) se consideró la sobrevivencia constante a partir del primer año para decaer en el último año de vida, lo cual es consistente una variación de menos del 10% en la sobrevivencia de adultos reportados para esta especie (Lowrie, 1987), lo que le da realidad al modelo. La curva de sobrevivencia fué de tipo III, con alta mortalidad en juveniles (Fuentes, 1989). La sobrevivencia constante de adultos puede ser explicada por el hecho que estando en sus microambientes preferentes, con presas como pequeñas moscas, grillos etc accesibles en los rincones sin acceso a aseo, y sin predadores, la probabilidad de morir es baja. Las fecundidades consideradas al primer, segundo y tercer año corresponden a la mitad de los huevos de un capullo promedio en esta especie. Esto se realizó porque sólo se considera la fracción hembra de la población y se supuso una relación macho: hembra = 1:1. Este supuesto puede ser considerado algo irreal ya que por ejemplo en adultos se han reportado relaciones 1:8 (Schenone *et al.*, 1970). Sin embargo es posible que la relación de sexos asimétrica se vaya estableciendo por mortalidad diferencial de los machos a lo largo del desarrollo. La relación 1:1 supuesta es consistente con la encontrada, 1:1,2, para *L. gaucho* (Rinaldi *et al.*, 2001) por lo que aunque conservadora, no es irreal. Como era de esperar el valor reproductivo de una hembra, que representa el valor relativo de una hembra de cierta edad en cuanto a sus posibilidades de contribución poblacional con su progenie, llega a un máximo al año cuando la hembra es

adulta y con elevadas probabilidades de sobrevivencia y reproducción, se mantiene relativamente alto el segundo y tercer año, decayendo en el último período de vida. La esperanza de vida al nacer es baja, sólo de tres meses, lo que es explicado por la alta mortalidad inicial, lo que es característico de especies r-estrategas: elevado número de crías, con escaso o nulo cuidado parental (Fuentes, 1989). Posteriormente la esperanza de vida se eleva en la medida que se superan las barreras de mortalidad. Hasta alcanzar su máximo al año. La tasa reproductiva neta fue sólo moderada, 2,12, aunque superior a lo reportado para otras arañas, por ejemplo 1,4 para *Diguetia mojavea* (Boulton & Polis 1999) y superior a algunos insectos K-estrategas como la vinchuca *Triatoma infestans*: 1,36 (Canals *et al.* 1992; 1993). Esto conduce a una tasa de incremento también moderada a baja ( $r = 0.00099 \text{ días}^{-1}$ ). El tiempo generacional fue estimado en un valor razonable de alrededor de 2 años (751.01 días), superior a otras arañas (Boulton & Polis 1999).

Estos valores son sólo referenciales ya que el modelo usado no supone conflictos de espacio, ni supone competencia o denso dependencia. Sin embargo los estudios realizados en terreno dan cuenta de una gran infestación domiciliaria, por ejemplo una 40,6 de las casas urbanas y un 24,4% de las casas rurales reportadas en 1970 (Schenone *et al.*, 1970). Aunque estos datos son antiguos y no se han realizado nuevos estudios para ver posibles cambios, una prevalencia razonable de infestación es 1 de cada 3 casas, lo que es consistente con lo reportado por Schenone (1970), en promedio 29%. Una infestación tan grande se puede obtener por permanencia de estados adultos y dispersión de las formas inmaduras. Por otra parte que en una casa haya decenas o cientos de arañas también es consistente con el promedio de 3,9 arañas por casa en áreas urbanas y 11,9 en áreas rurales, con un máximo de  $163 \pm 56$  arañas/casa en las 5 casas más infestadas (Schenone *et al.*, 1970). Se puede argumentar que estos datos son antiguos, sin embargo datos actuales para



Kansas en casas urbanas en 2004 reportan un promedio de  $83,5 \pm 114,9$  arañas/casa de *L. reclusa* (Sandidge, 2004).

La regulación de la población de *L. laeta* por predación podría ser muy importante por la alta tasa reproductiva básica ( $R_0 = 2,1$ ) que tiene esta especie y por la alta capacidad de dispersión (Canals & Solís, 2014). La presencia de *S. globula* junto con otras medidas de control como la higiene en las habitaciones humanas puede ayudar a disminuir la incidencia de Loxoscelismo.



## Capítulo 5.- Proyecciones poblacionales

### 5.1.- Estimación del efecto de *S. globula* sobre la dinámica poblacional de *L. laeta* mediante matrices de proyección.

En los capítulos previos se ha se ha mostrado que *L. laeta* en ausencia de *S. globula* tiene un gran potencial reproductivo y se ha demostrado que *S. globula* depreda sobre *L. laeta* ocasionalmente y que en situaciones experimentales de desarrollo de cohortes en presencia constante de *S. globula*, ésta última produce un aumento al doble en la mortalidad de las crías.

Sin embargo en los capítulos anteriores se supone un crecimiento poblacional no limitado (exponencial) de *L. laeta* y las situaciones experimentales suponen la presencia permanente de *S. globula*. Queda entonces sin responder la pregunta de cuál es el efecto poblacional sobre *L. laeta* que puede tener *S. globula* en una situación más natural, con crecimiento limitado y con encuentro ocasional con el depredador.

El objetivo de éste capítulo es estudiar el posible efecto poblacional de *S. globula* sobre la dinámica poblacional de *L. laeta* mediante simulación con matrices de proyección, incluyendo la fluctuación estacional de la fertilidad, la aleatoriedad del encuentro con el depredador y la limitación de recursos.

#### **Material y métodos**

##### *Modelo*

Se realizaron simulaciones de la dinámica poblacional de *L. laeta* en ausencia y presencia del depredador *S. globula*. Para el caso de la dinámica poblacional de *L. laeta* en ausencia de *S. globula* se consideró un crecimiento de tipo logístico con una capacidad de

carga (K) determinada por el número máximo promedio de arañas capturadas en casas de Santiago. El modelo utilizado consistió en una matriz de Leslie con densodependencia instantánea y retardada que representan respectivamente el efecto producido por la población actual y por la población presente al salir del capullo. Se consideraron cuatro clases de edades de tres meses cada una. La última clase de edad representa las arañas con sexo claramente reconocible, mayores que el VI estado de desarrollo y contiene a las arañas adultas. El modelo fue el siguiente:

$N_{t+1} = L \cdot Q_t^{-1} \cdot N_t$ , donde  $N$  corresponde al vector etario,  $L$ , la matriz de Leslie y  $Q$  la matriz de densodependencia (Canals *et al.*, 1991). Esta matriz contiene elementos  $q_{it} = 1 + aN_{t-i-1} + bN_t$ , donde  $a$  y  $b$  corresponden a los parámetros de densodependencia retardada e instantánea respectivamente. Estos parámetros cumplen con  $K = (\lambda_1 - 1)/(a + b)$  donde  $\lambda_1$  es el valor propio dominante de  $L$  (Pielou, 1969; 1977).

El modelo desarrollado quedó finalmente:

$$\begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{bmatrix}_{t+1} = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & \frac{F(a_1(t)) \cdot \theta(t)}{c} \\ p_1(a_2(t)) & 0 & 0 & 0 \\ 0 & p_2(a_3(t)) & 0 & 0 \\ 0 & 0 & p_2(a_4(t)) & \phi(t) \end{bmatrix} \cdot Q_t^{-1} \cdot \begin{bmatrix} n_1 \\ n_2 \\ n_3 \\ n_4 \end{bmatrix}, \text{ donde } F$$

corresponde a la fecundidad concentrada en la última clase de edad,  $c$  es una constante que proviene de que los individuos de la clase 4 no son todos hembras y que en esta clase no todos son individuos adultos;  $p_1$ ,  $p_2$  y  $p_3$  las probabilidades de supervivencia a las clases de edades 1, 2 y 3 respectivamente,  $\theta(t)$  es una función periódica que varía entre 0 y 1, que representa las fluctuaciones estacionales de la fecundidad:  $\theta(t) = \frac{1 + \text{sen}(\pi t / 2)}{2}$ ,  $t = 1, 2,$

3....., y  $a_i(t)$  corresponden a funciones que introducen fluctuaciones aleatorias de los parámetros. La función  $\phi(t)$  satisface:

$$n_4\phi(t) = \sum_1^E a_5(t)\alpha_i n_{4(t-i)},$$

y corresponde a los adultos que sobreviven la cuarta clase de edad, ya que una hembra de *L. laeta* puede vivir algo más de 4 años ( $E = 16$ ) (Galiano & Hall, 1973; Schenone & Letonja, 1975). Los coeficientes  $\alpha$  fueron escogidos considerando  $\alpha_1 = 1$  y  $\alpha_{16} = 0$ , decreciendo linealmente. El número aleatorio  $a_5(t)$  determina las fluctuaciones aleatorias y el efecto máximo que puede producir *S. globula* en la supervivencia de los adultos.

#### Parámetros

El número máximo promedio de arañas de estados de desarrollo avanzado reportado en Chile es  $162,8 \pm 56,0$  arañas /casa (Schenone *et al.*, 1970). Considerando que se ha reportado que las arañas adultas pueden constituir entre el 10 y 20% de la población de arañas (Canals & Solís, 2014), se utilizó una capacidad de carga  $K = 1000$  para la población total de arañas en la simulación inicial. Para la fertilidad de *L. laeta* se utilizó  $F = 87,5 \pm 44,2$  (promedio  $\pm$  desviación estándar) y la fluctuación aleatoria fue determinada por los límites del intervalo de confianza  $IC_{0.95} = [52,1; 122,9]$  (Canals *et al.*, 2015). La proporción de machos por hembra se ha estimado entre 1:2 (66,7% hembras) (Canals & Solís., 2014) y 1:8 (88,8% hembras) (Schenone *et al.*, 1970), pero  $n_4$  incluye individuos sobre 9 meses de edad lo que corresponde a individuos mayores o iguales al VI estado de desarrollo (Canals & Solís, 2014) por lo que se estimó que en la cuarta clase de edad hay aproximadamente sólo un 50% de hembras reproductivas ( $c = 2$ ).

Para la estimación de las supervivencias ( $p_i$ ) se utilizaron las relaciones:

$\text{Ln}(1000N/N_0) = 6,78 - (0,0106 \pm 0,00099)t$ , donde Ln es el logaritmo natural,  $l_x = N/N_0$  es la proporción de sobrevivientes y  $t$  es el tiempo (días) para *L. laeta* en ausencia de *S. globula*;

y  $\text{Ln}(1000N/N_0) = 7,21 - (0,0202 \pm 0,00128)t$  para *L. laeta* en presencia de *S. globula*.

La variación corresponde a  $\pm 1.96$  errores estándar (Canals *et al.*, 2015). Esto

permitió el cálculo de los  $l_x$  para cada clase de edad  $x$ , y también  $q_x = \frac{l_x - l_{x+1}}{l_x}$  y  $p_x = 1 - q_x$

con sus límites de confianza (Tabla 1).

Tabla 19.- Parámetros de la población de *L. laeta* utilizados en las tres simulaciones: 1) Sin *S. globula*, 2) Con encuentro aleatorio con *S. globula* (\*) y 3) Con encuentro permanente con *S. globula*. Los parámetros  $F$  y  $p_i$  corresponden a la fertilidad y supervivencias y  $li$  y  $ls$  corresponden a los límites de confianza inferior y superior respectivamente.

| Parámetros | SIN <i>S. globula</i> |       | CON <i>S. globula</i> * |       | CON <i>S. globula</i> |       |
|------------|-----------------------|-------|-------------------------|-------|-----------------------|-------|
|            | li                    | ls    | Li                      | ls    | li                    | ls    |
| $F$        | 52                    | 123   | 52                      | 123   | 52                    | 123   |
| $p_1$      | 0,284                 | 0,405 | 0,196                   | 0,405 | 0,196                 | 0,277 |
| $p_2$      | 0,322                 | 0,460 | 0,145                   | 0,460 | 0,145                 | 0,204 |
| $p_3$      | 0,268                 | 0,461 | 0,014                   | 0,461 | 0,014                 | 0,212 |

### *Análisis de perturbaciones*

Se estudiaron las elasticidades de los parámetros de interés ( $\Omega$ ):  $\frac{x\partial\Omega}{\Omega\partial x} = \frac{\partial\Omega/\Omega}{\partial x/x}$  con

respecto a cada parámetro ( $x$ ) de la matriz  $L$ . Como parámetros de interés se consideraron

el tamaño máximo promedio de la población ( $N_{max}$ ), la fluctuación poblacional en

equilibrio ( $\Delta N = N_{max} - N_{min}$ ) y la mediana de la proporción de individuos en el cuarto estado

etario ( $\pi_4$ ) en equilibrio. Estos parámetros se calcularon basados en las últimas 10

iteraciones, que corresponden a situación de equilibrio. Se midió el efecto de una variación del 5% ( $\delta x/x = 0.05$ ) en  $F$ ,  $p_1$ ,  $p_2$ ,  $p_3$  y  $\phi(t)$  sobre éstos tres parámetros.

### *Simulaciones*

Se simularon tres escenarios de crecimiento poblacional de *L. laeta*, con 50 iteraciones (12,5 años) repetidas 30 veces cada una: 1) en ausencia de *S. globula*, 2) en presencia de *S. globula* considerando que el encuentro con *L. laeta* es aleatorio y de resultado incierto y 3) en presencia permanente de *S. globula*. Los parámetros del primer y tercer escenario fueron estimados a partir de las relaciones mencionadas provenientes del trabajo de Canals *et al.* (2015). Para el tercer escenario se consideró que se ha reportado que la probabilidad de encuentro agresivo es  $PA = 0,594$  y que la probabilidad de victoria de *S. globula* es  $PV = 0,684$ , por lo que la probabilidad conjunta es  $P = 0,406$  (Canals *et al.* 2015). Es decir, en presencia permanente de *S. globula* como en el experimento de Canals *et al.* (2015) el efecto máximo sobre los adultos es de un 40% por lo que se consideró un factor 0,6 sobre los componentes  $\alpha_i$  en el factor de supervivencia de los adultos ( $\phi(t)$ ). En el segundo escenario se consideró que cuando se encuentran ambas especies no siempre ocurre un encuentro agresivo y no siempre *S. globula* es la victoriosa de dicho encuentro. Entonces en esta situación la probabilidad de usar los parámetros ( $p_1$ ,  $p_2$ , y  $p_3$ ) propios del desarrollo sin *S. globula* fue 0,6 y la probabilidad de usar los parámetros en presencia de *S. globula* fue 0,4, lo que es equivalente a ampliar los intervalos de confianza permitiendo mediante números aleatorios que el valor del parámetro se encuentre en ambas situaciones con dichas probabilidades. Además se consideró que el efecto máximo de 40% sobre la supervivencia de los adultos ( $\phi(t)$ ), lo que se incluyó en el número aleatorio  $a_5(t)$  que en vez de tener un valor fijo de 0,6 como en la situación 3, podía variar entre 0,6 y 1.

### *Analisis*

Se analizó el comportamiento numérico de iteración de cada dinámica poblacional midiendo los parámetros  $N_{max}$ ,  $\Delta N$  y  $\pi_4$  obteniendo 30 valores para cada escenario. Estos fueron comparados con análisis de la varianza de una vía y pruebas a posteriori de Tukey. Se estudiaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad con pruebas de Levene y Bartlett respectivamente y en los casos de  $N_{max}$  y  $\Delta N$  se realizó transformación logarítmica para cumplir los supuestos.

### **Resultados**

#### *Modelo*

El modelo permitió simular adecuadamente el crecimiento logístico de la población de *L. laeta*. Sin fluctuaciones estacionales ni densodependencia retardada el tamaño poblacional fue  $K = 1000$  individuos, con un valor propio  $\lambda = 1,0$  y una mediana de la proporción de individuos en la cuarta clase de edad  $\pi_4 = 10,23\%$ . Manteniendo todos los parámetros constantes, las fluctuaciones periódicas de la fertilidad inducen ciclos estacionales donde la población puede fluctuar entre 496 y 3938 individuos. La densodependencia retardada (DDR) introduce nuevos ciclos y disminuye la amplitud de las oscilaciones, entre 303 y 2738 individuos (Figura 26). Los ciclos también se manifiestan en la evolución de  $\lambda$  y el  $P_4$ . Este último varía entre 7,1 y 94,9% con fluctuaciones estacionales y entre 5,0 y 88,1% cuando se agrega la DDR. Mientras mayor es el efecto de la DDR mayor comportamiento cíclico se detenta en la dinámica poblacional (Figura 27)

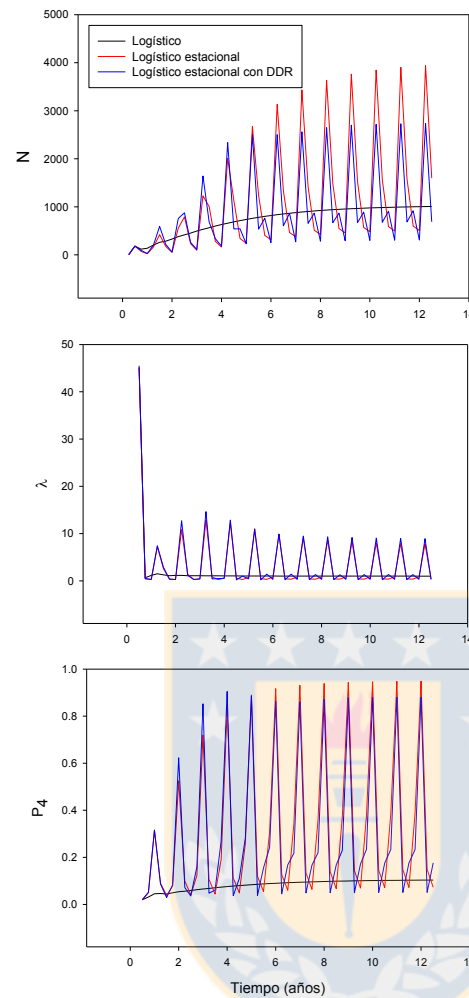


Figura 26.- Simulación de crecimiento logístico, estacional y con densodependencia retardada de *L. laeta*. Simulación del crecimiento poblacional bajo los supuestos de: A) Crecimiento logístico (negro), B) A + variación estacional de la fertilidad, C) B + densodependencia retardada. En este ejemplo para todos los modelos los parámetros fueron:  $F = 90$ ,  $p_1 = 0,239$ ,  $p_2 = 0,404$ ,  $p_3 = 0,158$ ,  $DD = a = 0,0044$  (elegido para una capacidad de carga  $K = 1000$ ). En el caso B) se agregó la fluctuación aleatoria con la función periódica  $\theta(t) = \frac{1 + \text{sen}(\pi / 2)}{2}$ , y en el caso C)  $DD = (a + b)$ , donde  $a = pDD$  (densodependencia instantánea) y  $b = (1-p)DD$  (densodependencia retardada).



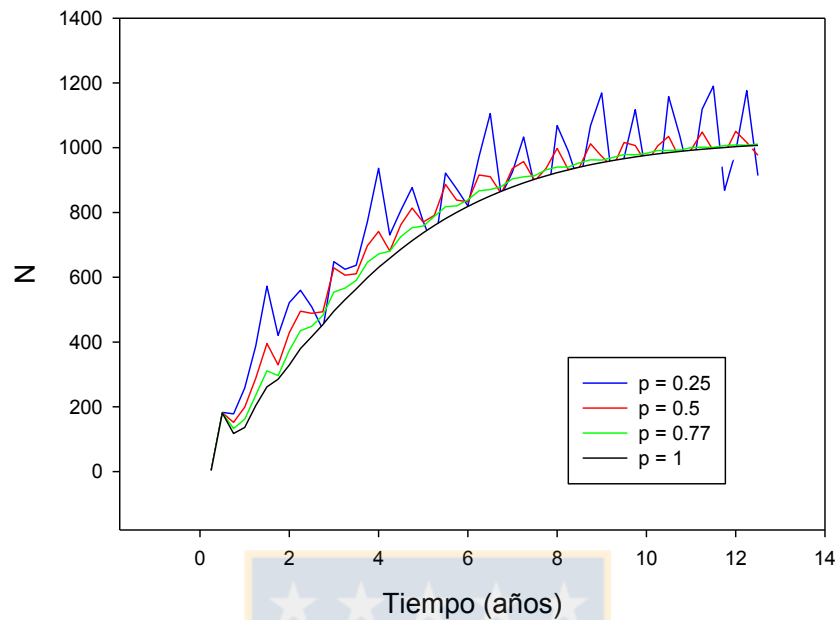


Figura 27.- Efecto de la densodependencia retardada sobre el crecimiento logístico de *L. laeta*. En este ejemplo para todos los modelos los parámetros fueron:  $F = 90$ ,  $p_1 = 0,239$ ,  $p_2 = 0,404$ ,  $p_3 = 0,158$ ,  $DD = a = 0,0044$ .  $DD = (a + b)$ , donde  $a = pDD$  (densodependencia instantánea) y  $b = (1-p)DD$  (densodependencia retardada), con  $p$  entre 0 y 1. Se varió el parámetro  $p$  desde 1 (sin densodependencia retardada) hasta 0,25.

#### *Análisis de perturbaciones*

El análisis de perturbaciones muestra que los parámetros más importantes en determinar  $N_{max}$ ,  $\Delta N$  y  $\pi_4$  son la fertilidad ( $F$ ) y  $\phi(t)$  (Tabla 20). En el caso de  $N_{max}$  y  $\Delta N$  el efecto de  $F$ ,  $p_3$  y  $\phi(t)$  es positivo sobre estos parámetros, es decir a mayor valor, mayor tamaño poblacional y mayores fluctuaciones, en cambio  $p_1$  y  $p_2$  producen el efecto contrario pero de muy baja magnitud. En el caso de  $\pi_4$  el signo de  $F$  se invierte indicando que a mayor fertilidad disminuye la proporción de estados avanzados de desarrollo.

Tabla 20.-Elasticidades (o sensibilidades relativas) de los parámetros: tamaño poblacional máximo promedio ( $N_{max}$ ), fluctuación poblacional ( $\Delta N$ ) y proporción promedio de individuos en el cuarto estado etario ( $\pi_4$ ) con respecto a fluctuaciones de la fertilidad (F), sobrevivencias en cada estado etario ( $p_1$ ,  $p_2$  y  $p_3$ ) y la función de sobrevivencia de los adultos ( $\phi(t)$ ). Los signos + y - representan efectos directos e inversos respectivamente.

|           | $N_{max}$ | $\Delta N$ | $\pi_4$ |
|-----------|-----------|------------|---------|
| F         | +0,463    | +0,583     | -0,544  |
| $p_1$     | -0,055    | -0,079     | -0,196  |
| $p_2$     | -0,002    | -0,003     | -0,0003 |
| $p_3$     | +0,003    | +0,002     | +0,004  |
| $\phi(t)$ | +0,477    | +0,333     | +0,256  |

### Simulaciones

Las simulaciones mostraron claras diferencias de comportamiento poblacional evidenciados en los tres parámetros ( $F_{2,87} = 64,5$ ,  $p \ll 0.001$  para  $\pi_4$ ,  $F_{2,87} = 63,5$ ,  $p \ll 0,001$  para  $\Delta N$ ,  $F_{2,87} = 126,0$ ,  $p \ll 0,001$  para  $N_{max}$ ) (Figura 28). Tanto  $N_{max}$ ,  $\Delta N$  como  $\pi_4$  disminuyen progresivamente desde el escenario 1) sin *S. globula* hasta el escenario 3) donde *S. globula* muestra su efecto máximo (Figuras 28 y 29).

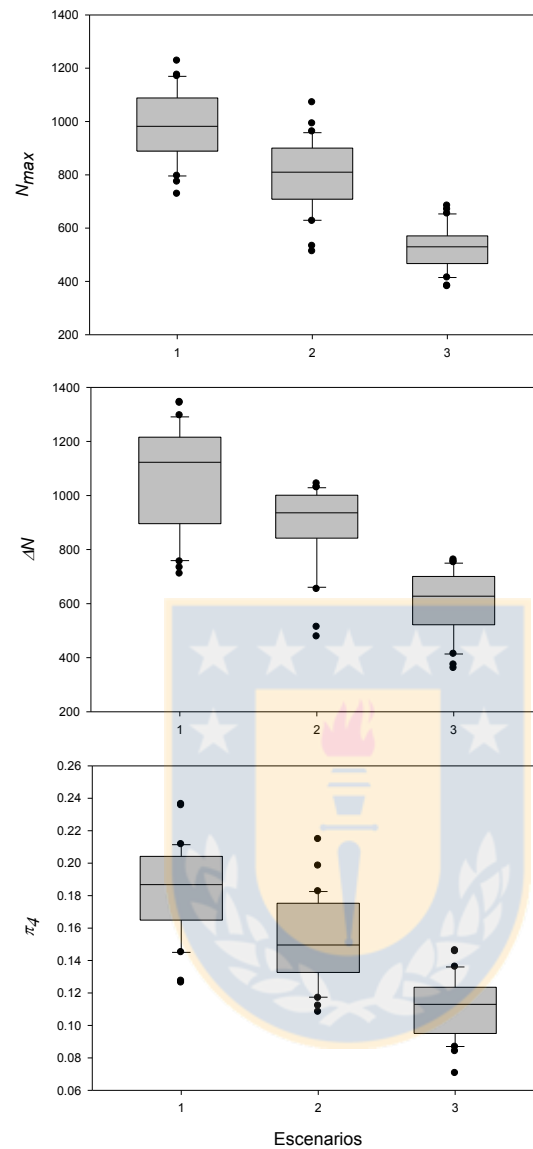


Figura 28.- Efecto de *S. globula* sobre parámetros poblacionales de *L. laeta*. Comparación del tamaño máximo promedio de la población ( $N_{max}$ ), la fluctuación poblacional en equilibrio ( $\Delta N = N_{max} - N_{min}$ ) y la mediana de la proporción de individuos en el cuarto estado etario ( $\pi_4$ ) en equilibrio para los escenarios 1) en ausencia de *S. globula*, 2) en presencia de *S. globula* considerando que el encuentro con *L. laeta* es aleatorio y de resultado incierto y 3) en presencia permanente de *S. globula*.

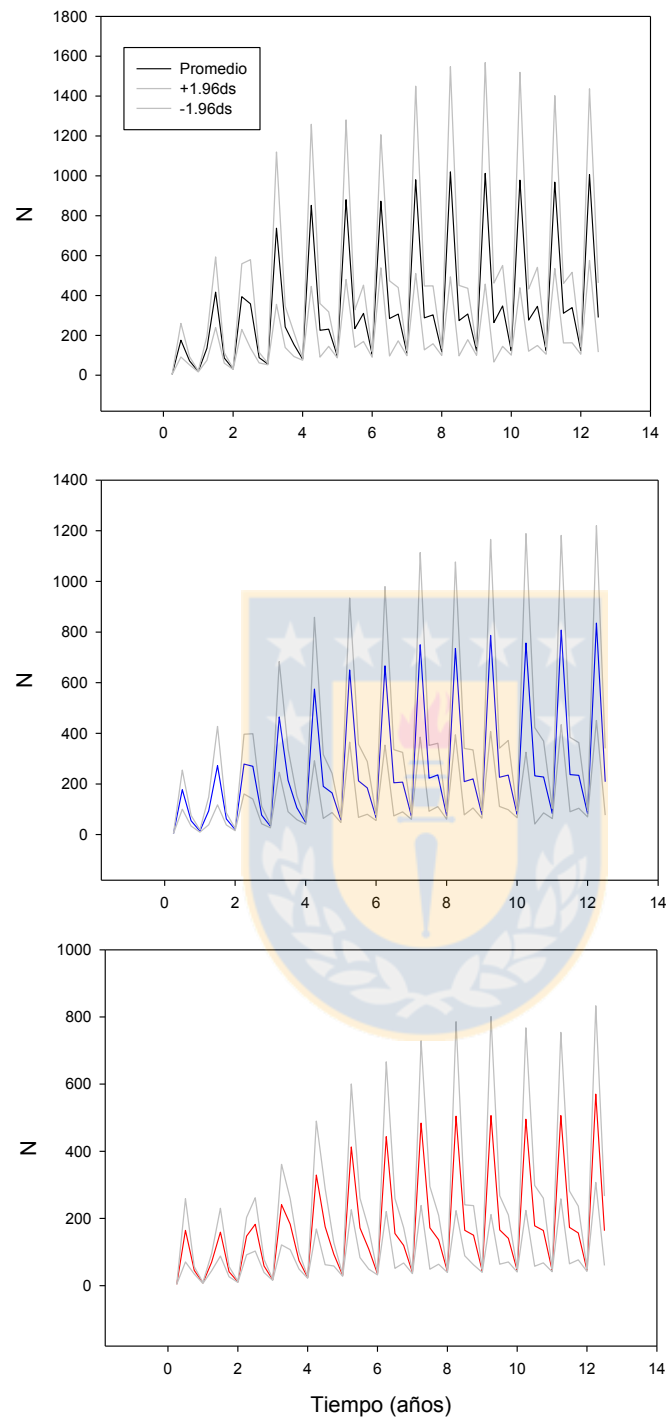


Figura 29.- Simulación de la dinámica poblacional de *L. laeta* con y sin *S. globula*. 1) en ausencia de *S. globula* (negro) 2) en presencia de *S. globula* considerando que el encuentro con *L. laeta* es aleatorio y de resultado incierto (azul) y 3) en presencia permanente de *S. globula* (rojo).

## ***Discusión***

La incorporación de la limitación de recursos a través de la matriz de densodependencia permite aumentar la realidad del modelo incorporando la capacidad de carga. Este método ya ha sido descrito (Pielou, 1969; 1977) y usado con éxito para predecir el comportamiento de poblaciones incluyendo especies de importancia médica (Canals *et al.*, 1991). En este modelo el parámetro de densodependencia (DD) se encuentra compuesto por dos componentes: Por una parte se encuentra la denso dependencia instantánea ( $a = pDD$ ) que da cuenta del efecto que tiene la interferencia entre individuos de la misma especie y que en el caso de *L. laeta* puede asociarse a efectos directos como competencia intraespecífica por espacio o presas. Este puede ocurrir por disminución en el número de presas resultados de la depredación o por interferencia cuando se alimentan de presas muertas, lo que ocurre ocasionalmente (Sandidge, 2003; Cramer, 2008; Vetter, 2011) a igual que en otras especies araneomorfas, siendo esto la expresión de un comportamiento predador oportunista flexible (Vetter, 2011). También puede ocurrir un efecto directo por canibalismo como ha sido reportado para especies de este género (Vetter, 2013; Souza-Silva & Ferreira, 2014). Por otra parte la denso dependencia retardada ( $b = (1-p)DD$ ) da cuenta del efecto que tienen sobre la población actual los efectos directos o indirectos ocurridos durante el períodos de desarrollo. Este es muy importante en *L. laeta* ya que emergen del capullo aproximadamente 100 crías que se mantienen en un espacio reducido hasta la dispersión (Canals *et al.*, 2015; Galiano, 1967). En este período ocurre una fuerte mortalidad con curvas de sobrevivencia de tipo III, caracterizada por alta mortalidad en juveniles (Fuentes, 1989; Canals & Solís, 2014). En esta etapa se ha descrito canibalismo y alimentación sobre presas muertas (Vetter, 2008; Canals *et al.*, 2015). El período reproductivo de *L. laeta* ocurre durante primavera-verano (Canals *et al.*, 2015), lo que la

fluctuación periódica de la fertilidad reproduce adecuadamente. La densodependencia retardada cuando es incorporada en el modelo logístico induce fluctuaciones (ver figura 29) hecho que es consistente con lo descrito en éstos modelos (Pielou, 1969). Cuando se incluye la densodependencia retardada sobre el modelo con fluctuación estacional de la fertilidad se inducen ciclos secundarios cuya importancia relativa es mucho menor (ver figura 28).

El análisis de sensibilidad del modelo reveló que los parámetros más importantes son la fertilidad y la función de supervivencia de los adultos. Este es un resultado esperado ya son éstos últimos quienes tienen capacidad reproductiva. En esta especie el valor reproductivo se eleva a los 9 meses llegando al máximo al año (Canals & Solís, 2014). Así es explicable que las elasticidades de la supervivencia del cuarto estado etario ( $p_3$ ) como la supervivencia de los adultos ( $\phi(t)$ ) tengan signo positivo indicando una relación directa entre tamaño máximo poblacional, fluctuaciones y proporción de arañas en el cuarto estado etario es de tipo directo. Es decir a mayor  $p_3$  y  $\phi(t)$ , mayores  $N_{max}$ ,  $\Delta N$  y  $\pi_4$ . El efecto de pequeñas variaciones de la supervivencia en los estados etarios menores tiene muy poco efecto sobre la población final. La fertilidad también tiene un efecto positivo sobre  $N_{max}$ , y  $\Delta N$  pero un efecto negativo sobre la proporción de individuos en el cuarto estado ya que al aumentar la fertilidad aumenta fuertemente la cantidad de individuos en el primer estado etario con la consiguiente disminución de la proporción de individuos en el cuarto estado etario ya que esta es una medida relativa al total de la población. Esto también explica el signo y el alto valor de  $p_1$  en la elasticidad de  $\pi_4$ .

En las simulaciones es posible observar que *S. globula* afecta decreciendo significativamente  $N_{max}$ ,  $\Delta N$  y  $\pi_4$ , lo que es consistente con el análisis de elasticidad, ya que

la acción de depredación afecta negativamente la función de supervivencia de los adultos y por tanto su capacidad reproductiva. En ausencia de *S. globula* la proporción de individuos de *L. laeta* mayores al VI estado de desarrollo tiene un promedio aproximado de un 18,5%, lo que es consistente con estimaciones previas (Canals & Solís, 2014). Sin embargo esta proporción tiene grandes fluctuaciones estacionales pudiendo llegar a valores muy bajos en la época reproductiva donde pueden emerger del capullo alrededor de 100 crías por cada hembra. En 1970 Schenone y colaboradores encontraron un 79.6 % de adultas y el 20.4% restante de inmaduras. Este dato no parece muy razonable pues implicaría una pirámide poblacional invertida, contraria al alto número de arañuelas por capullo, y puede explicarse fácilmente por la dificultad que ofrece encontrar e identificar las arañuelas más pequeñas.

El tamaño poblacional de *L. laeta* puede ser afectado disminuyendo aproximadamente a un 80% en el escenario 2) con interacción estocástica y aproximadamente a un 53% en el tercer escenario. Sin embargo éste último escenario es altamente irreal pues supone presencia permanente del depredador como lo ocurrido en la situación experimental reportada por Canals *et al.* (2015). En este experimento las crías estaban siempre enfrentadas a *S. globula* y no tenían capacidad de dispersión. Aunque se ha reportado que ambas especies se pueden encontrar en espacios reducidos de alrededor de 1 m<sup>2</sup> (Canals & Solís, 2013), tanto adultos como crías conservan su capacidad de dispersión. El efecto más probable de *S. globula* sobre la dinámica de *L. laeta* se encuentra representado por el segundo escenario. En este último, el tamaño poblacional total de *L. laeta* puede caer en un 20%, lo que incide en esta proporción en la cantidad de arañas adultas o subadultas. Schenone *et al.* (1970) reportaron un promedio de 4 estas arañas en áreas urbanas y 12 arañas por casa en áreas rurales, por lo que en este caso la acción de *S.*

*globula* podría significar la disminución de aproximadamente una de estas arañas por casa en area urbana y de 2 arañas en area rural. Esto puede ser una acción menor o a lo sumo similar a la acción del hombre en una casa en area urbana.

Estos resultados indican que aunque *S. globula* es un depredador de *L. laeta* y aunque existe un efecto a nivel del desarrollo de cohortes y se puede proyectar un efecto sobre la dinámica poblacional, este es insuficiente como para considerar a esta especie como control biológico coincidiendo con los resultados de Sandige (2004) con otras especies de arañas sobre *L. reclusa*. Sin embargo la acción de *S. globula* no es despreciable, ya que así como puede reducir la población aproximadamente en un 20%, puede reducir también la probabilidad de encuentro con el hombre y por tanto la incidencia de loxoscelismo en una proporción similar. Rios *et al.* (2007) reportaron 287 casos el año 2005, de los cuales 21 correspondieron a loxoscelismo cutáneo visceral, suponiendo una coexistencia entre *S. globula* y *L. laeta* de 1/3 ya que esta es aproximadamente la relación entre las frecuencias de colonización de viviendas de estas especies (Fernández *et al.*, 2002), en ausencia de *S. globula* los casos de loxoscelismo serían 191, con 14 casos de loxoscelismo cutáneo visceral. Entonces, la introducción de *S. globula* en casas donde no está, podría reducirlos a 153 y 11 en un año, respectivamente. Esta acción es probablemente menor que medidas epidemiológicas mas habituales como la higiene doméstica y la acción de insecticidas y es probablemente similar a la acción directa del hombre cuando elimina una o dos arañas adultas en un año en su casa.



### Parte III.- Consideraciones finales y anexos

#### Capítulo 6.- Relación de resultados con hipótesis propuestas.

##### 6.1.- Nicho

*Hipotesis* “1.- Nicho: 1.1.- El eje de temperaturas extrapolado a partir de análisis experimental en laboratorio (nicho mecanicista) será consistente con la modelación de nicho a partir de variables ambientales (nicho Grinnelliano) siendo este eje un factor fundamental en determinar la distribución geográfica de las especies estudiadas ya que la temperatura es un eje fundamental del nicho ecológico de las especies, interviniendo en prácticamente todos los aspectos fisiológicos, reproductivos y poblacionales de las especies.

1.2.- La huella humana será un factor importante en explicar la distribución de éstas especies, ya que ambas son consideradas sinantrópicas y que al menos en *L. laeta* el hombre participa en su dispersión.

1.3.- Los ambientes preferenciales, tolerancias térmicas y de desecación y ritmos de actividad estudiados en laboratorio serán similares y consistentes con la distribución potencial de *L. laeta* y *S. globula* (amplia sobreposición de nicho).

1.4.- *S. globula* restringirá los ejes ambientales del nicho, dada su acción como depredador de *L. laeta* .”

### *Resultados esperados*

i) Nicho mecanicista: Se espera encontrar una sobreposición importante en los rangos de tolerancias térmicas de éstas especies, aunque no necesariamente una coincidencia en éstos ni en las temperaturas preferenciales. Se espera encontrar también un ritmo de actividad similar. Se espera encontrar que la distribución potencial generada a partir del nicho térmico estimado en laboratorio sea consistente con la distribución reportada de éstas especies; ii) Nicho Grinnelliano: Se espera encontrar una adecuada consistencia entre la modelación de nicho a partir de variables ambientales y la distribución empírica de estas especies. Estas distribuciones deberían también mostrar amplia sobreposición. Dado que estas especies son sinantrópicas en Chile, también podría ocurrir que gran parte de su distribución empírica estuviera asociada a la presencia humana.

### *Comentarios*

La hipótesis solo fue parcialmente sustentada por los resultados. Aunque efectivamente la temperatura fue un eje fundamental en explicar la distribución de éstas especies, su efecto fue discimil siendo más importante en *L. laeta* que en *S. globula*. La proyección desde el laboratorio a la distribución potencial de *L. laeta* fue relativamente buena, pero no así en el caso de *S. globula*. La huella humana fue efectivamente un factor importante en explicar la distribución de *L. laeta* y en un grado mucho menor en el caso de *S. globula*. Efectivamente en laboratorio existió una amplia sobreposición de los diferentes ejes del nicho que permiten inferir que sus microambientes preferidos son similares, pero esto no se proyecta a la distribución potencial donde la sobreposición es

menor y son otros ejes bioclimáticos y con otra oferta los que permiten explicar su distribución potencial.

## 6.2.- Interacciones

*Hipótesis* “2.- Interacción: *S. globula* tiene el potencial de regular la población de *L. laeta*, dado que existe evidencia experimental que acredita actos de depredación.”

### *Resultados esperados*

Se espera encontrar que la respuesta más frecuente sea el acto de depredación. Sin embargo es probable como se ha señalado en la literatura que exista una proporción de encuentros en que el resultado sea exactamente el contrario, y situaciones en que existan episodios de pérdida de patas por autotomía por parte del depredador. Es probable que exista una dependencia entre el resultado y la relación de tamaños entre depredador y presa (Foelix, 1999; Gonzaga *et al.*, 2007). Esperamos además que las cohortes de *L. laeta* no sean viables, no se establezcan o tengan un menor éxito al ser enfrentadas a *S. globula*.

### *Comentarios*

Esta hipótesis se encuentra adecuadamente sustentada por los resultados. Efectivamente *S. globula* depreda sobre *L. laeta* en encuentros individuales, aunque esto se produce en un porcentaje estimado en un 40% de los encuentros. También se observo que ocasionalmente *L. laeta* puede depredar a *S. globula*. La masa de *S. globula*, probablemente relacionada a la experiencia depredadora es el mejor predictor de un acto agresivo y la depredación de *L. laeta*. En situaciones experimentales la

mortalidad de las crías de *L. laeta* puede aumentar al doble en presencia de *S. globula*. Sin embargo el efecto poblacional que ejerce *S. globula* es sólo moderado, por lo que no se puede considerar como un agente de control biológico.



## ANEXO 1.- Morfología funcional de las extremidades de *Loxosceles laeta*

La araña del rincón, *L. laeta*, es una araña errante, solitaria, asociada al ambiente doméstico, cuyos habitats preferidos son los rincones oscuros dentro de closet, entretechos, estantes entre ropas y toallas, o detrás de cuadros. También puede ser encontrada en los exteriores bajo rocas, troncos, grietas, etc. Construyen pequeñas telas irregulares, donde habitualmente dejan su ooteca. Su descripción original se debe a Nicolet (1849), sin embargo llama la atención que en la descripción original de Nicolet la fórmula de patas de *L. laeta* es 4-1-2-3 y para *L. rufipes* es 4-2-1-3, mientras que para Lucas (1834) *L. rufipes* tiene fórmula 4-1-2-3. Posteriormente Simon (1907) revisó el material de *Loxosceles* sudamericanas consideró sinónimos *L. laeta*, *L. rufipes* y *L. nigella*, sin hacer caso a la diferencia de patas, conservando sólo el nombre de *L. laeta*. Gertsch en 1958 redescubrió a *L. laeta* con la fórmula 4-2-1-3. Esto dió origen en la década de 1960 a la objeción de Bucherl quien sugirió que Gertsch (1958) describió *L. laeta* sobre la base de ejemplares de *L. rufipes* y así la *L. laeta* de Gertsch (1958) sería en realidad la *L. rufipes* de Lucas (1834). Bucherl revisó un gran número de individuos de Chile, atribuyéndolos todos a *L. rufipes* y ninguno a *L. laeta*. Gertsch (1967), Gertsch & Ennik (1983) y Platnick (2004) no concuerdan con Bucherl. Aunque hay buenos argumentos para ambos lados, el caso en favor de *rufipes* fue desechado por datos originales descriptivos insuficientes y la pérdida del espécimen original de Guatemala en el que fue basada la descripción original. El caso a favor de *laeta* es mejor ya que Simon (1907) contó con el material de Nicolet al asignar el nombre *laeta*, hecho que aceptan la mayoría de los aracnólogos hoy (Platnick, 2004). Hasta ahora fuera de la descripción de *L. coquimbo* (Gertsch, 1967) y el hallazgo reciente de *L. surca* en el Norte de Chile, todos los ejemplares son atribuidos a *L. laeta*

(Galiano, 1967; Canals *et al.*, 2004; Platnick, 2004; Taucare-Ríos, 2011). Esta araña se caracteriza por tener 6 ojos dispuestos en tres díadas fuertemente recurvadas. La hembra tiene el clipeo de 0,75 mm de largo, igual a tres veces el diámetro de los ojos medianos, que están separados por 1,3 diámetros de los ojos laterales. El epiginio tiene los receptáculos angostos en su base, cada uno con un lóbulo erecto con un ensanchamiento apical. En el macho el clipeo es de 0,5 mm, 2,3 veces el diámetro del ojo mediano. La fórmula de patas es igual y en el palpo el émbolo es curvo levemente más largo que el ancho del bulbo. Se distribuye en Chile, Perú, Ecuador, Argentina, Brasil y otras partes del oeste de Sudamérica. Introducida en Estados Unidos, Canadá, Australia y Finlandia (Gertsch & Ennik, 1983). Su color es pardo claro u oscuro, dependiendo del estado de desarrollo y del sexo. Los estados inmaduros y los machos son más claros. La hembra adulta mide alrededor de 1 a 1,5 cm en su cuerpo, pudiendo llegar a 4,5 cm con las patas extendidas (Schenone, 2003).

En *L. laeta* existe variabilidad individual y dimorfismo sexual, por ejemplo la fórmula de patas en la descripción original de Nicolet es 4-1-2-3 pero ocasionalmente, se ha reportado que las hembras tienen las dos primeras patas de igual magnitud (Gertsch, 1967) y algunos machos tienen la segunda pata mayor que la cuarta dando la fórmula 2-4-1-3 (Gertsch, 1967; Gertsch & Ennik, 1983).

Desde el punto de vista de la anatomía funcional el dimorfismo sexual no solo se debe a diferencias en masas sino que también a diferencias en el tamaño relativo de las diferentes partes del cuerpo de un organismo (Thompson, 1961). Las relaciones alométricas entre rasgos morfológicos aportan evidencia de las fuerzas evolutivas como selección

sexual, que actúan sobre un rasgo particular (Darwin, 1871; Anderson, 1994; Stern & Emlen, 1999; Emlen, 2008).

En arañas hay evidencia que la selección que favorece la fecundidad se asocia a un tamaño corporal mayor con el consiguiente menor tamaño relativo de las patas (Head, 1995; Foellmer & Moya-Larriano, 2007; Santos, 2007). Otras hipótesis proponen la selección de tamaños corporales pequeños en machos asociada a relajación de la selección por tamaños grandes en bajas densidades poblacionales (hipótesis de Ghiselin–Reiss) (Ghiselin, 1974; Reiss, 1989); o también asociada a evitar el canibalismo; o a una mayor velocidad para acceder a la hembra (Elgar & Fahey, 1996); o a una maduración precoz de los machos (Vollrath & Parker, 1992).

Una gran diferencia en tamaño corporal y en la longitud de las patas ha sido reportada en arañas de telas orbitales que viven al interior vegetación, con machos pequeños con largas patas (Foellmer & Moya-Larriano, 2007), generando la hipótesis de gravedad que propone que arañas macho de pequeño tamaño tienen mayor velocidad para alcanzar a las hembras “escalando” contra la gravedad (ver objeciones de Prenter *et al.* 2010a,b; Morse, 2014), incrementando la probabilidad de apareamiento (Darwin, 1871; Andersson, 1994; Fairbairn, 1997; 2013; Eberhard *et al.*, 2000). Esto podría ser mediado por selección natural o sexual por tamaño grande de la hembra, tamaño pequeño del macho o ambas (Ghiselin, 1974; Vollrath & Parker, 1992; Eberhard, 2004; Kruger, 2005; Sánchez-Quiróz *et al.*, 2012). Se ha propuesto que las diferencias sexuales en las estructuras locomotoras están asociadas a la conducta más activa de los machos (Thornhill & Alcock, 1983; Gasnier *et al.*, 2002). Sin embargo otros autores proponen que la elongación de las patas puede no estar asociada solamente con locomoción (Elgar *et al.*, 1990; Peters & Campbell, 1991; Eberhard & Marin, 1996; Tseng & Rowe, 1999; Ohtsuka & Huys, 2001;

Malmgren & Thollessen, 2001; Framenau, 2005). Recientemente Grossi & Canals (2015) revisaron el rol de la energía en el dimorfismo sexual de las arañas incluyendo aquellas arañas que no necesariamente viven en lo alto del follaje, proponiendo que el tamaño corporal pequeño y las patas largas corresponden a un diseño de bajo costo energético (Grossi & Canals, 2015) con un incremento en la eficiencia locomotora.

Las arañas que viven a ras de suelo son menos dimórficas que las que construyen telas, lo que ha sido atribuido a sus diferentes estrategias reproductivas y de forrajeo (Enders, 1976; Prenter *et al.*, 1997; 1998; 1999). A pesar de esto hay evidencias de dimorfismo sexual en las estructuras locomotoras en estas arañas (e.g., Gasnier *et al.*, 2002; Framenau, 2005). Montgomery (1910) reportó que los machos tienen patas relativamente mayores que las hembras, sugiriendo que es el resultado de un comportamiento nómada de los machos cuando alcanzan la madurez sexual. Esta idea es soportada por estudios de la actividad locomotora de las arañas lobo (Lycosidae), en las cuales los machos son el sexo más activo (Hallander, 1967; Richter *et al.*, 1971; Cady 1984; Framenau *et al.*, 1996; Framenau, 2005). También en arañas migalomorfas se ha reportado dimorfismo sexual con machos más pequeños pero con patas más largas (Calderon *et al.*, 1990; Foelix, 2011; Santos, 2007) y recientemente en un estudio alométrico se ha propuesto que en la gran araña *Grammostola rosea* las largas extremidades en machos con respecto a la masa conducen a una optimización de los costos de locomoción (Grossi *et al.*, 2015).

Aunque se ha reportado el dimorfismo sexual de *L. laeta*, no existen estudios alométricos de los órganos locomotores en esta especie. El objetivo de este estudio es



caracterizar la variabilidad de las dimensiones de las extremidades en esta especie y comparar las relaciones alométricas de las extremidades locomotoras entre ambos sexos.

### **Material y métodos**

Se examinó el material de *L. laeta* del territorio continental de Chile del Museo Nacional de Historia Natural, del Museo de Zoología de la Universidad de Concepción y del Museo de Zoología de la Universidad de La Serena. Los datos fueron filtrados de acuerdo a los siguientes criterios: (i) los datos debían tener información con la identificación del ejemplar y la localidad, ii) se incluyeron después del examen de los ejemplares minimizando errores, iii) los datos debían estar asociados al nombre del zoólogo que determinó la especie para controlar problemas taxonómicos e iv) el ejemplar debía ser un adulto y estar completo. Se agregaron además 5 individuos capturados en La Pintana. Después de filtrar los datos se obtuvieron 42 individuos, 27 hembras y 15 machos.

Todos los individuos fueron examinados con lupa observando los caracteres taxonómicos propios de la especie. Sólo se realizaron disecciones en los individuos de La Pintana. Se fotografiaron con cámara digital (NIKON D70, Japón) los individuos junto a una referencia de dimensión conocida que podía ser una reglilla graduada (10/7mm) o una aguja medida con caliper electrónico de Vernier. A cada individuo se le tomó un número variable de fotografías, suficiente para mostrar cada artejo de cada una de las patas. Las fotografías fueron analizadas con software morfométrico (ImageJ 1.47b software®). Se midieron individualmente todos los artejos: tarso, metatarso, tibia, patela y fémur de cada pata y la longitud del cefalotórax. Se consideró la longitud de cada pata como la suma de las longitudes de cada artejo (Gertsch & Ennik, 1983). En cada artejo la medida se realizó desde el punto medio del extremo proximal hasta el punto medio del extremo distal.

Los datos fueron analizados con el software estadístico STATA 11.0. Se realizó primero estadística descriptiva de los datos. Se compararon las dimensiones de las patas con análisis de la covarianza de dos vías, considerando la longitud de las patas ( $P_i$ ) como variable respuesta, el sexo (H o M) y el tipo de pata (1-4) como variables independientes y la longitud del cefalotórax (CT) como covariable. El nivel de significación fue  $\alpha = 0.05$ . Se realizaron regresiones potenciales ( $P_i = aCT^\beta$  o equivalentemente  $\log(P_i) = \log(a) + \beta \log(CT)$ ) para cada pata y sexo y un análisis de covarianza para estudiar la homogeneidad de las pendientes.

Además se consideraron las medidas relativas de cada pata ( $Pr_1$ - $Pr_4$ ), donde  $Pr_i = P_i/CT$  y se realizó un análisis de componentes principales determinando las raíces que explican la variabilidad de los datos, análisis multivariado de la varianza entre los sexos (MANOVA) y un análisis discriminante determinando las variables locomotoras que explican el dimorfismo en esta especie.

## Resultados

Todos los ejemplares revisados se ajustaron adecuadamente a las descripciones a las de *L. laeta* realizadas por Gertsch (1967) y Gertsch & Ennik (1983) (Figuras 30 a 33). La relación entre el ancho y largo de la tibia del palpo de los machos fue  $0,345 \pm 0,029$ .



Figura 30.- Visión dorsal del Cefalotórax de hembra de *L. laeta*.



Figura 31.- Visión dorsal del cefalotórax del macho de *L. laeta*.

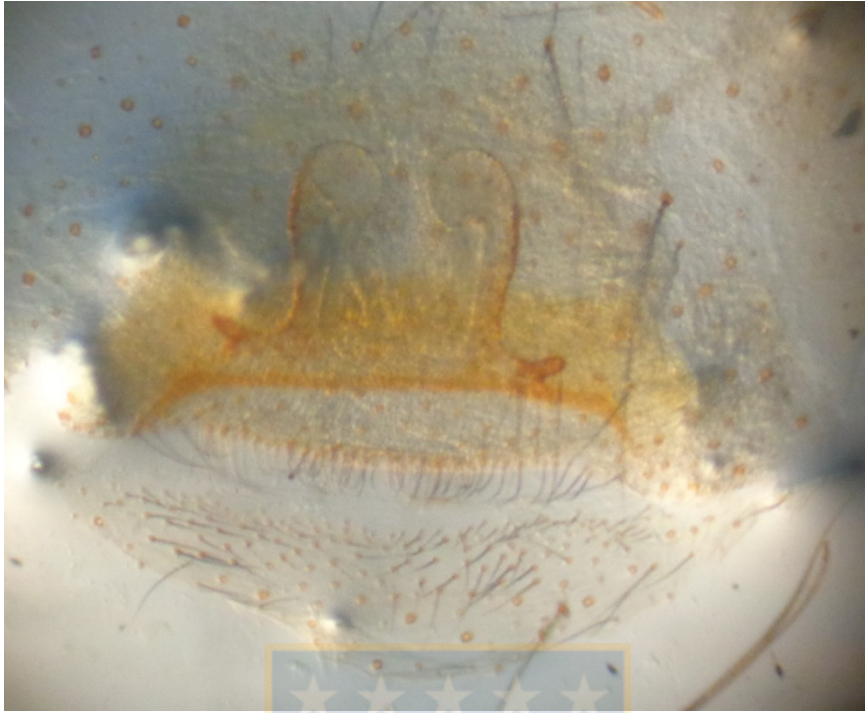


Figura 32.- Epiginio de *L. laeta*.

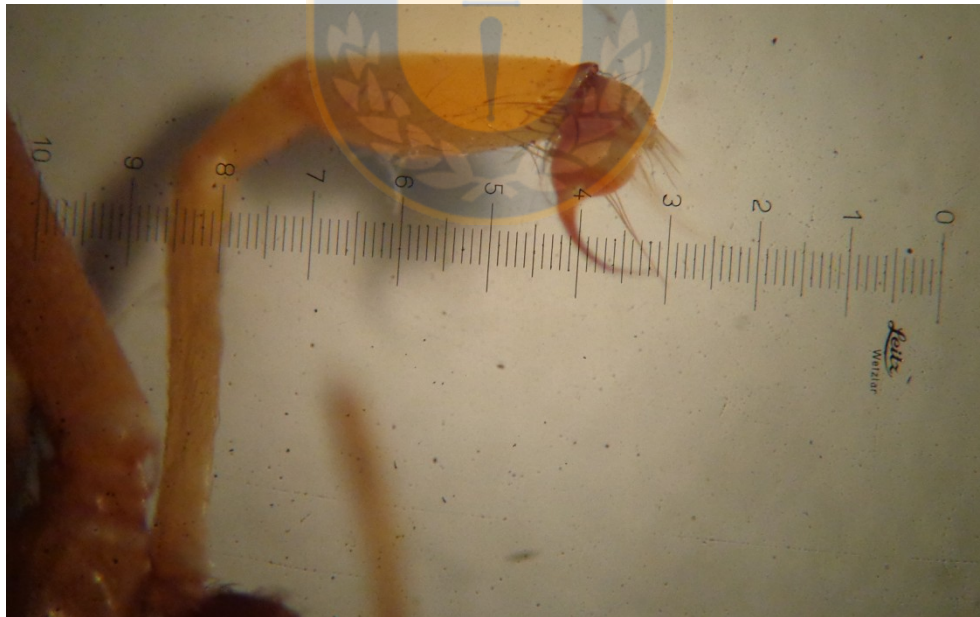


Figura 33.- Palpo del macho de *L. laeta*.

Los machos mostraron mayores longitudes de patas que las hembras ( $F_{1,159} = 86,52$ ,  $p \ll 0,001$ ) y existieron diferencias en las longitudes entre las patas ( $F_{3,159} = 18,06$ ,  $p \ll 0,001$ ), sin interacción entre el tamaño de las patas y el sexo (Tabla 21). Las comparaciones múltiples muestran que las patas 1 y 3 no son diferentes ( $p = 0,33$ ), pero el resto de las patas difieren entre sí ( $p < 0,05$ ) (Figura 34). La fórmula de patas es igual en ambos sexos: 4-2-1-3.

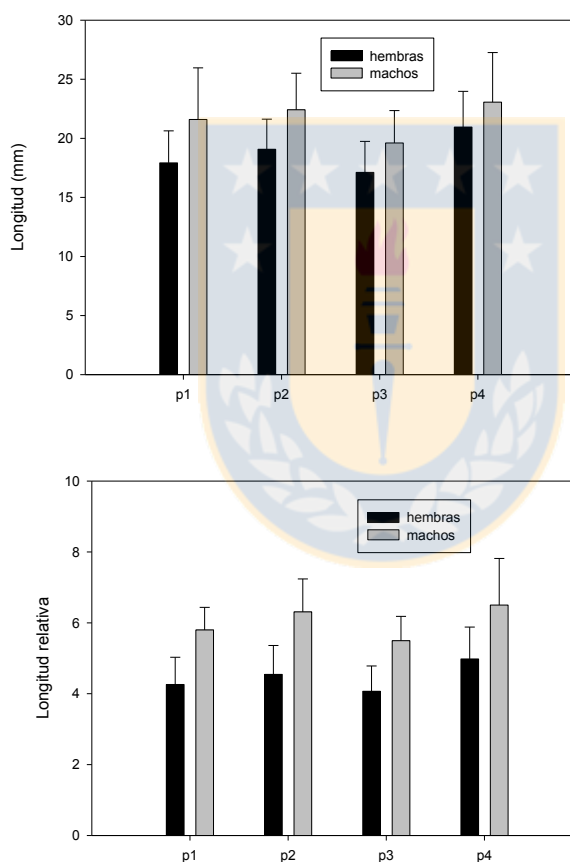


Figura 34.- Dimensiones de las extremidades de *L. laeta*. Dimensiones absolutas (arriba) y relativas (abajo) de las extremidades locomotoras de hembras y machos de *L. laeta*.

Tabla 21.- Dimensiones de las extremidades locomotoras de *L. laeta*. T = tarso, MTT = metatarso, TB = tibia, PT = patela, F = femur. Los números indican el orden de la extremidad.

| SEXO               | Hembras             |                    | Machos              |                    |
|--------------------|---------------------|--------------------|---------------------|--------------------|
|                    | Absoluta (mm)       | Relativa           | Absoluta (mm)       | Relativa           |
| T1                 | 1,65 ± 0,26         | 0,40 ± 0,10        | 1,88 ± 0,35         | 0,53 ± 0,09        |
| MTT1               | 4,83 ± 0,90         | 1,15 ± 0,25        | 6,13 ± 0,75         | 1,70 ± 0,14        |
| TB1                | 5,23 ± 0,86         | 1,25 ± 0,25        | 6,31 ± 0,78         | 1,79 ± 0,19        |
| PT1                | 1,21 ± 0,22         | 0,29 ± 0,06        | 1,19 ± 0,17         | 0,32 ± 0,05        |
| F1                 | 5,00 ± 0,98         | 1,18 ± 0,22        | 5,66 ± 0,67         | 1,58 ± 0,11        |
| <b>PATA 1</b>      | <b>17,92 ± 2,71</b> | <b>4,26 ± 0,77</b> | <b>21,15 ± 2,01</b> | <b>5,93 ± 0,32</b> |
| T2                 | 1,70 ± 0,32         | 0,40 ± 0,08        | 1,86 ± 0,31         | 0,52 ± 0,09        |
| MTT2               | 5,18 ± 0,85         | 1,23 ± 0,25        | 6,93 ± 1,02         | 1,97 ± 0,31        |
| TB2                | 5,44 ± 0,85         | 1,30 ± 0,27        | 6,72 ± 0,89         | 1,94 ± 0,21        |
| PT2                | 1,20 ± 0,22         | 0,29 ± 0,06        | 1,20 ± 0,13         | 0,33 ± 0,04        |
| F2                 | 5,55 ± 0,95         | 1,32 ± 0,26        | 6,19 ± 0,61         | 1,74 ± 0,15        |
| <b>PATA 2</b>      | <b>19,07 ± 2,55</b> | <b>4,55 ± 0,81</b> | <b>22,90 ± 2,50</b> | <b>6,50 ± 0,69</b> |
| T3                 | 1,55 ± 0,33         | 0,38 ± 0,10        | 1,58 ± 0,18         | 0,44 ± 0,05        |
| MTT3               | 4,73 ± 1,12         | 1,12 ± 0,28        | 6,12 ± 1,12         | 1,77 ± 0,26        |
| TB3                | 4,57 ± 0,80         | 1,08 ± 0,19        | 5,30 ± 0,67         | 1,53 ± 0,12        |
| PT3                | 1,21 ± 0,24         | 0,29 ± 0,05        | 1,15 ± 0,17         | 0,32 ± 0,05        |
| F3                 | 5,11 ± 0,88         | 1,21 ± 0,21        | 5,65 ± 0,75         | 1,60 ± 0,09        |
| <b>PATA 3</b>      | <b>17,12 ± 2,62</b> | <b>4,07 ± 0,71</b> | <b>19,82 ± 2,35</b> | <b>5,65 ± 0,45</b> |
| T4                 | 1,77 ± 0,26         | 0,43 ± 0,07        | 1,96 ± 0,29         | 0,51 ± 0,11        |
| MTT4               | 6,16 ± 1,34         | 1,47 ± 0,38        | 7,83 ± 1,31         | 2,19 ± 0,46        |
| TB4                | 5,75 ± 0,88         | 1,37 ± 0,25        | 6,71 ± 0,91         | 1,88 ± 0,27        |
| PT4                | 1,33 ± 0,29         | 0,32 ± 0,06        | 1,21 ± 0,14         | 0,33 ± 0,05        |
| F4                 | 6,01 ± 1,17         | 1,42 ± 0,26        | 6,54 ± 0,55         | 1,75 ± 0,43        |
| <b>PATA 4</b>      | <b>20,95 ± 3,02</b> | <b>4,98 ± 0,90</b> | <b>24,24 ± 2,60</b> | <b>6,66 ± 1,20</b> |
| <b>CEFALOTORAX</b> | <b>4,30 ± 0,81</b>  |                    | <b>3,78 ± 0,87</b>  |                    |
| T                  | 1,36 ± 0,20         | 0,41 ± 0,08        | 1,71 ± 0,19         | 0,47 ± 0,05        |
| Tb                 | 0,96 ± 0,25         | 0,29 ± 0,09        | 2,17 ± 0,14         | 0,64 ± 0,04        |
| P                  | 0,54 ± 0,14         | 0,16 ± 0,05        | 0,98 ± 0,09         | 0,30 ± 0,02        |
| F                  | 1,30 ± 0,37         | 0,39 ± 0,13        | 3,41 ± 0,42         | 1,04 ± 0,07        |
| <b>PALPO</b>       | <b>4,16 ± 0,87</b>  | <b>1,25 ± 0,33</b> | <b>8,28 ± 0,71</b>  | <b>2,44 ± 1,21</b> |

Existió una clara relación entre la longitud de las patas y la longitud del cefalotórax ( $F_{1,152} = 26,62$ ,  $p \ll 0,001$ ), sin diferencias entre las pendientes entre sexos ( $F_{1,152} = 0,42$ ,  $p = 0,52$ ) (Figura 35) ni entre patas ( $F_{3,152} = 0,36$ ,  $p = 0,78$ ).

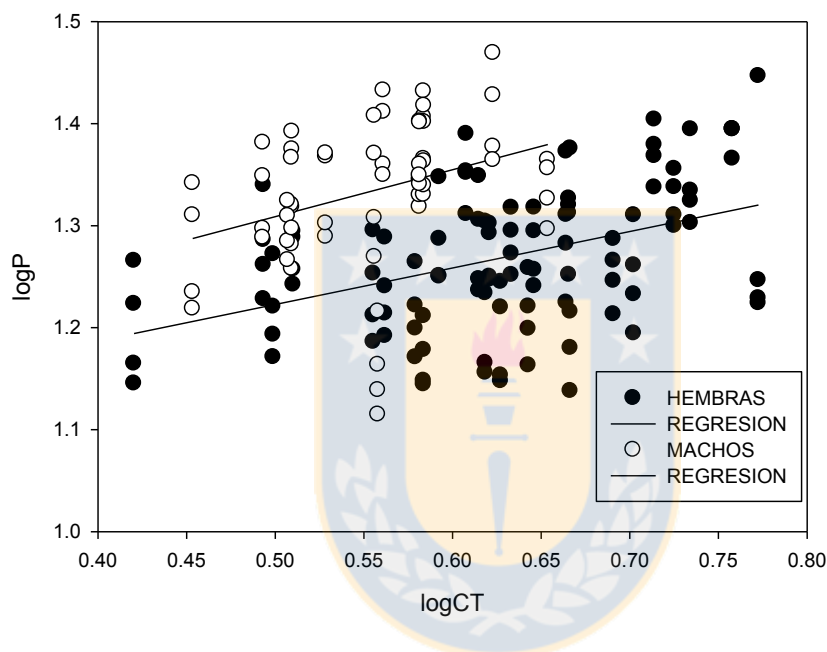


Figura 35.- Alometría de las patas de *L. laeta*. Regresiones lineales entre el logaritmo de la longitud de las patas (logP) y el logaritmo de la longitud del cefalotórax (log CT) para hembras y machos de *L. laeta*. Para hembras  $\log P = 1,04 + 0,36\log CT$  ( $R^2 = 0,18$ ;  $F_{1,106} = 24,1$ ;  $p \ll 0,001$ ) y para machos  $\log P = 1,08 + 0,46\log CT$  ( $R^2 = 0,11$ ;  $F_{1,58} = 7,4$ ;  $p \ll 0,001$ )

El análisis multivariado confirmó las diferencias en la dimensión de las patas entre machos y hembras ( $\lambda$ -Wilk = 0,47,  $p < 0,001$ ). Todas las patas fueron relevantes en la ordenación mediante componentes principales con sólo un componente relevante ( $\lambda = 3,7$ )

que explica por sí sólo el 92,2% de la variabilidad y con factores de carga entre 0,90 y 0,95 (Figura 36).

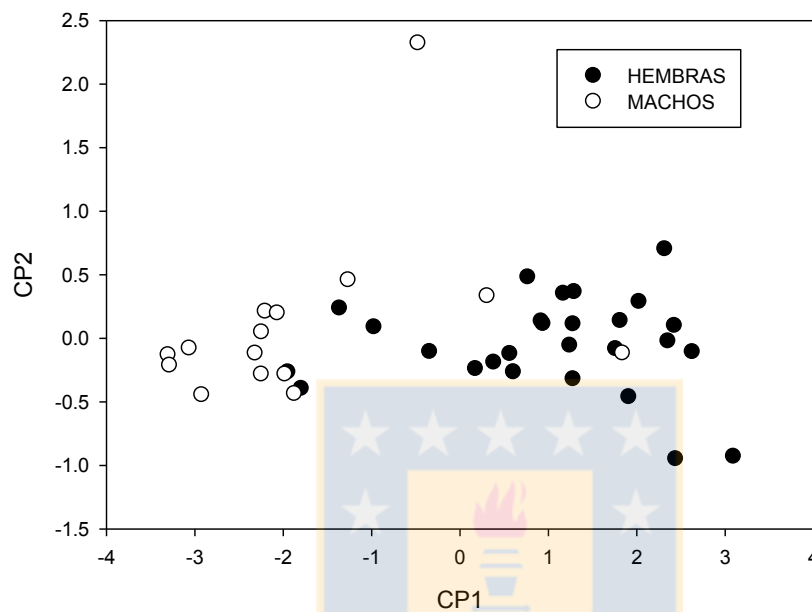


Figura 36.- Ordenación con componentes principales de hembras y machos de *L. laeta*. CP1 y CP2 de hembras y machos de *L. laeta*, basados en las longitudes de las patas locomotoras. El primer componente explica el 92,2% y el segundo sólo el 6,2% de la variabilidad total.

El análisis discriminante mostro diferencias en los grupos con centroides -1.38 y 0.77 para machos y hembras respectivamente, mostrando un mayor peso de P1 y P2 en la discriminación de los grupos ( $FLD = -0,72P1 - 0,49P2 + 0,09P3 + 0,13P4$ ), con una probabilidad de buena clasificación de un 85,7% (Figura 37).



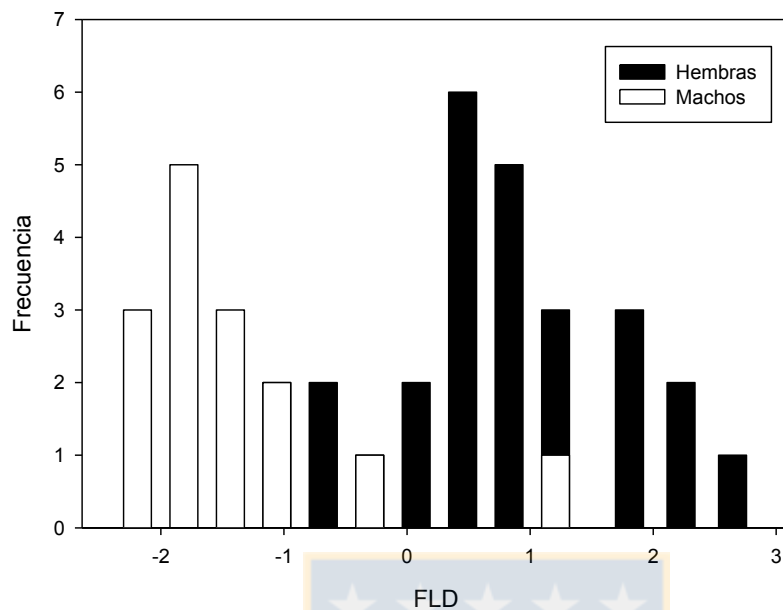


Figura 37.- Discriminación de hembras y machos de *L. laeta*. Función lineal discriminante calculada (FLD)

### Discusión

Todos los ejemplares observados se ajustan a las descripciones de *L. laeta* realizadas por Gertsch (1967) y gertsch & Ennik (1983). El clipeo de hembras y machos corresponde a 3 veces el diámetro mayor de los ojos medianos en las hembras (ver figura 32) y en los machos más corto, aproximadamente 2,3 veces el diámetro. El epiginio de las hembras que se disecaron ( $n = 2$ ) correspondió con las descripciones previas con un lóbulo tubular con un bulbo ensanchado en el ápex. La separación entre los ojos medianos y los laterales fue levemente mayor a un diámetro en las hembras y levemente menor que un diámetro en los machos. La razón entre el ancho y largo de la tibia del palpo de los machos fue 0,34 y es consistente con la relación 1/3 propuesta para esta especie (Gertsch 1967, 1983). La fórmula de patas en machos y hembras fue 4213 lo que también es consistente

con las descripciones previas, aunque desde el punto de vista estadístico en este estudio las diferencias de tamaño entre la pata 1 y 3 no alcanzaron significación.

El dimorfismo sexual es común en arañas (Moya-Laraño *et al.* 2002; Brandt & Andrade, 2007<sup>a</sup>; Moya-Laraño *et al.*, 2009; Foelix 2011). En *L. laeta* el dimorfismo sexual de las extremidades locomotoras fue claro, pero no extremo como en algunas arañas de telas orbitales de la familia Theridiidae los machos tienen el 1% de la masa de la hembra. Este resultado es consistente con lo reportado para otras arañas del suelo (Enders, 1976; Prenter *et al.*, 1999; Gasnier *et al.*, 2002; Framenau, 2005), pero menor que lo reportado para arañas tejedoras de telas (Hormiga *et al.*, 1995; 2000).

Tanto machos como hembras mostraron una alometría negativa de las extremidades, es decir las arañas con tamaño mayor de cefalotórax tienen patas proporcionalmente más cortas que aquellas con cefalotórax más cortos, lo cual puede ser explicado por causas biomecánicas ya que la masa incrementa con el cubo de la longitud y la resistencia con el cuadrado de ésta (McMahon, 1983). Por otra parte la alometría positiva se encuentra asociada a los órganos que se encuentran bajo selección sexual (Eberhard, 2000), lo que no es evidente en las extremidades locomotoras.

Las diferencias en los órganos locomotores entre los sexos puede ser favorecido por selección de la conducta de búsqueda del macho o por selección sobre los movimientos de la hembra durante la oviposición o el forrajeo (Framenau & Hebets, 2007). Sin embargo estas diferencias pueden no estar relacionadas con ventajas en la locomoción. Por ejemplo, las patas largas de los machos han sido atribuidas a competencia directa entre machos en *Gigantometra gigas* (Tseng & Rowe, 1999) y escarabajos megalopodinos (Eberhard &

Marin, 1996), al despliegue durante el cortejo en arañas lobo (Lycosidae) (Kronstedt, 1990; Framenau & Hebets, 2007) y a la reducción del riesgo de canibalismo sexual en algunas arañas de tela (Elgar *et al.*, 1990).

Sin embargo el patrón de dimorfismo sexual que encontramos ha sido reportado en otras arañas errantes del suelo, incluyendo Migalomorfas (Calderon *et al.*, 1990; Gasnier, 2002; Framenau, 2005; Grossi *et al.*, 2015). Por ejemplo, Gasnier (2002) reportó que los machos tienen mayor área que las hembras ya que tienen patas proporcionalmente mayores que las hembras en *Phoneutria* spp. y *Ctenus* spp. (Ctenidae), y Framenau (2005) reportó que en la araña lobo *Venatrix lapidosa* que tiene hembras sedentarias, los machos tienen patas comparativamente más largas que las hembras, mientras que en *Artoria* sp. cuyas hembras son errantes, las patas de las hembras y machos son proporcionalmente iguales, sugiriendo que la longitud de las patas está efectivamente asociada a la actividad locomotora, proporcionando fuerte evidencia que la elongación de las patas en los machos se encuentra asociada a la competencia indirecta de los machos por apareamiento.

Desde un punto de vista energético los machos con patas largas pueden incrementar su eficiencia locomotora (Ghiseling, 1974; Grossi & Canals, 2015). Las patas largas están relacionadas con mayor velocidad, lo cual puede ser determinante en las oportunidades de copular. Como una consecuencia de una baja interacción macho-macho en las arañas errantes con baja densidad poblacional, una alta velocidad, con bajo costo energético y costo de transporte puede ser favorecido por la selección natural. La mecánica del péndulo muestra las ventajas de las patas largas en arañas y su relación con la velocidad, especialmente en arañas que trepan o que cuelgan de telas (Foelmer & Moya-Larriño, 2007). El tamaño corporal pequeño está relacionado con bajo costo de transporte (Grossi &

Canals, 2015) por lo que compensado por patas largas debería ser la morfología esperada para los machos más activos y móviles, lo que es consistente con los resultados encontrados en *L. laeta*.



## Anexo 2.- Publicaciones relacionadas con la tesis

### Trabajo previo

**Canals M**, Casanueva ME, Aguilera M. **2004**. Cuales son las especies de arañas peligrosas en Chile?. Revista Medica de Chile 132: 773-776. (ISI).

**Canals M**, Solís R. **2013**. Es la araña tigre *Scytodes globula* una predatora efectiva de la araña del rincón *Loxosceles laeta*?. Rev Méd Chile 141:805-807. (ISI).

Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R, **Canals M**. **2013**. Thermal niche overlap of the brown recluse spider *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the spitting spider *Scytodes globula* (Scytodidae). J Therm Biol 38:502-507. (ISI).

**Canals M**, Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R. **2013**. Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*. Revista Ibero-Latinoamericana de Parasitología 72(1): 52-60.(SCIELO).

Taucare-Ríos A, Brescovit A, **Canals M**. **2013**. Synanthropic spiders (Arachnida: Araneae) from Chile, the most common spiders in anthropogenic habitats. Revista Iberica de Aracnología 23:49-56.(SCIELO).

### Publicaciones generadas durante la tesis

**Canals M**, Solís R. **2014**. Desarrollo de cohortes y parámetros poblacionales de la araña del rincón *Loxosceles laeta*. Rev Chil Infectol 31(4): 547-554. (ISI)

**Canals M**, Arriagada N, Solís R. **2015**. Interactions between the Chilean recluse spider and an araneophagic spitting spider. J Med Entomol 52(2):109-116 (ISI)

**Canals M**, Canals MJ, Taucare-Ríos A. **2015**. Estimation of the potential distribution of the Chilean recluse spider *Loxosceles laeta* and the spitting spider *Scytodes globula* from preferred temperatures in the laboratory. Parasitol. Latinoam. 64(1):22-29 (SCIELO).

**Canals M**, Veloso C, Moreno L, Solís R. **2015**. Low metabolic rates in primitive hunters and weaver spiders. Physiological Entomology 40:232-238. (ISI).

**Canals M**, Veloso C, Solís R. **2015**. Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. Frontiers in Physiology 6: 222 (ISI ).

### Publicaciones futuras

**Canals M**, Moreno L, Solís R. Ritmo de actividad de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula*.

**Canals M**, Peña-Gomez F, Bizama G, Taucare-Ríos A, Bustamante R, Moreno L. Estimación del nicho de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula*.

**Canals M**, Moreno L, Solís R. Estimación del efecto de *Scytodes globula* sobre la dinámica poblacional de *Loxosceles laeta* mediante matrices de proyección.

**Canals M**, Taucare- Ríos A, Moreno L. Morfometría funcional de *Loxosceles laeta*.



## Referencias

- Ades C, Ramires ER. 2002. Asymmetry of leg use during prey handling in the spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Insect Behav.* 15: 563-570.
- Aguilera MA, Casanueva ME. 2005. Araneomorphae chilenas. Estado actual del conocimiento y confección de claves para familias más comunes. *Gayana* 69(2): 201-224.
- Aguilera MA, D'Elia G, Casanueva ME. 2009. Revalidation of *Latrodectus thoracicus* Nicolet, 1849 (Araneae: Theridiidae): Biological and phylogenetic antecedents. *Gayana* 73(2): 161 – 171.
- Alfaro C, Figueroa DP, Torres-Contreras H, Veloso C, Venegas F, Canals M. 2012. Effect of thermal acclimation on preferred temperatures in two mygalomorph spiders inhabiting contrasting habitats. *Physiol Entomol.* 38: 20–25.
- Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R, Canals M. 2013. Thermal niche overlap of the spider of the nook *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the tiger spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Therm Biol.* 38:502-507.
- Anderson JF. 1970. Metabolic rates of spiders. *Comp Biochem Physiol.* 33: 51-72.
- Anderson JF. 1974. Responses to starvation in the spiders *Lycosa lenta* (Hentz) and *Filistata hibernalis* (Hentz). *Ecology* 55: 576-585.
- Anderson JF. 1994. Comparative energetics of comb-footed spiders (Araneae: theridiidae). *Comp Biochem Physiol A: Comp Physiol.* 109: 181–189.
- Anderson M. 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Anderson JF & Prestwich KN. 1982. Respiratory gas exchange in spiders. *Physiol Zool.* 55(1): 72-90.
- Andrewarta HG & Birch LC. 1954. Distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago.
- Angilletta MJ. 2009. Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis. Oxford University Press, Oxford.
- Angilletta MJ, Niewiarowski PH, Navas CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *J Therm Biol.* 27: 249–268.
- Araujo D, Rheims A, Brescovit D, Cella D. 2008. Extreme degree of chromosome number variability in species of the spider genus *Scytodes* (Araneae, Haplogynae, Scytodidae). *J Zool Syst Evol Res.* 1008; 46: 89–95.

- Artaza O, Fuentes J, Schindler R. 1982. Latrosectismo: evaluación clínico-terapéutica de 89 casos. *Rev Med Chile*. 110: 1101-1105.
- Ashby PD. 1997. Conservation of mass-specific metabolic rate among high- and low-elevation populations of the acridid grasshopper *Xanthippus corallipes*. *Physiol Biochem Zool*. 70: 701-711.
- Atkins JA, Wingo CW, Sodeman WA. 1957. Probable cause of necrotic spider bites in the Midwest. *Science* 126: 73.
- Bacigalupo A, Torres-Pérez F, Segovia V, Garcia A, Correa JP, Moreno L, Arroyo P, Cattán PE. 2010. Sylvatic foci of the Chagas disease vector *Triatoma infestans* in Chile: description of a new focus and challenges for control programs. *Mem Inst Oswaldo Cruz* 105:633-641.
- Baldwin RA. 2009. Use of Maximum Entropy Modeling in Wildlife Research. *Entropy* 11: 854-866.
- Bell JR, Bohan DA, Shaw DM, Weyman GS. 2005. Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bull Ent Res*. 95: 69–114.
- Bhatt S, Gething PW, Brady OJ, Messina JP, Farlow AW, Moyes CL. 2013. The global distribution and burden of dengue. *Nature* 456:504-507.
- Blackledge TA, Coddington JA, Agnarsson I. 2009. Fecundity increase supports adaptive radiation hypothesis in spider web evolution. *Comm Int Biol*. 2: 459-463.
- Boher F, Godoy-Herrera R, Bozinovic F. 2010. The interplay between thermal tolerance and life-history is associated with the biogeography of *Drosophila* species. *Evol Ecol Res*. 13: 973–986.
- Boulton AM, Polis GA. 1999. Phenology and life history of the desert spider, *Diguetia mojavea* (Araneae, Diguetidae). *J Arachnol*. 27:513-521.
- Bowden K. 1991. The evolution of sociality in the spitting spider *Scytodes fusca* (Araneae, Scytodidae) evidence from observations of intraspecific interactions. *J Zool*. 223: 161–172.
- Bradley RA. 2013. *Common Spiders of North America*, University of California Press, Berkeley.
- Brady J. 1981. Behavioral rhythms in invertebrates. In: Aschoff J. (Ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol. 4: *Biological Rhythms*. Plenum, New York.
- Braitberg GG. 2009. Spider bites. Assessment and management. *Australian Family Physician* 30: 862-867.



- Brandt Y, Andrade MCB. 2007a. Testing the gravity hypothesis of sexual size dimorphism: are small males faster climbers? *Funct Ecol* 21: 379–385.
- Bruvo-Madaric B, Huber BA, Steinacher A, Pass G. 2005. Phylogeny of pholcid spiders (Araneae: Pholcidae): combined analysis using morphology and molecules. *Mol Phyl Evol.* 37: 661-673.
- Bucherl W. 1962. *Loxosceles* y *loxoscelismo* en América del Sur: Nicolet en 1849 redescubrió la *Loxosceles rufipes* Lucas 1834 y estableció que esta especie se encuentra en Chile. *Bol Chil Parasitol.* 17: 66-71.
- Burgis H. 1980. Eine spinne die spuckt. *Mikrokosmos* 69: 342.
- Burgis H. 1990. Die speispinne *Scytodes thoracica* (Araneae, Sicariidae) Ein Beitrag zur morphologie und biologie. *Mitt Pollichia* 77: 289.
- Calderon R, Garrido M, Pinto C. 1990. Etapas del crecimiento de *Acanthognathus franckii* Karsch, 1880 (Araneae: Nemesidae). *Rev Chil Entomol* 18: 19-24.
- Canals L, Figueroa DP, Torres-Contreras H, Veloso C, Canals M. 2012. Are mealworm (*Tenebrio molitor*) diets in concordance with energetic requirements of small mygalomorph spiders (*Paraphysa* sp.)? *Journal of Exotic Pet Medicine* 21: 203-206.
- Canals M. 1998. Thermal ecology of small animals. *Biol Res* 31: 367-374.
- Canals M. 2011. Biología e historia natural de la araña del rincón *Loxosceles laeta*. *Parasitología al Día* 1: 4–5.
- Canals M, Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R. 2013. Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*. *Rev Ibero-Latinoam Parasitol.* 72: 60–74.
- Canals M, Arriagada N, Solís R. 2015. Interactions between the Chilean recluse spider and an araneophagic spitting spider. *J Med Entomol.* 52:109-116.
- Canals M, Casanueva ME, Aguilera M. 2004. Cuales son las especies de arañas peligrosas en Chile? *Rev Med Chile* 132: 773–776.
- Canals M, Casanueva ME, Aguilera M. Arañas y escorpiones. 2008. In: Canals M, Cattán PE, editores. *Zoología Médica II. Invertebrados*. Editorial Universitaria, Santiago.
- Canals M, Cattán PE, Ehrenfeld M. 1993. Algunas estimaciones numéricas de la importancia epidemiológica de los vectores de la enfermedad de Chagas en Chile. *Parasitol al Día* 17: 79-86.

- Canals M, Cattan PE, Ehrenfeld M. 1994. Sobrevivencia de *Triatoma spinolai* en ambiente habitacional. *Parasitol al Día* 18:82-87.
- Canals M, Cattan PE, Ehrenfeld M, Torres P. 1992. Poblaciones experimentales de *Triatoma infestans*: Efectos de condiciones ambientales variables. *Parasitol al Día* 16:72-77.
- Canals M, Cattan PE, Valderas J, Solís R. 1991. Efectos poblacionales de fluctuaciones de mortalidad y fecundidad en *Triatoma infestans*: Simulación mediante matrices de Leslie. *Rev Med Chile* 119: 1239-1242.
- Canals M, Figueroa D, Alfaro C, Kawamoto T, Torres-Contreras H, Sabat P, Veloso C. 2011. Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *J Insect Physiol.* 57: 1489-1494.
- Canals L, Figueroa DP, Torres-Contreras H, Veloso C, Canals M. 2012. Mealworm (*Tenebrio molitor*) diets relative to the energetic requirements of small mygalomorph spiders (*Paraphysa* sp.). *J Ex Pet Med.* 21: 203–206.
- Canals M, Salazar MJ, Durán C, Figueroa D, Veloso C. 2007. Respiratory refinements in the mygalomorph spider *Grammostola rosea* Walckenaer 1837 (Araneae, Theraphosidae). *J Arachnol.* 35: 481–486.
- Canals M, Solís R. 2013. Is the tiger spider *Scytodes globula* an effective predator of the brown recluse spider *Loxosceles laeta*? *Rev Med Chile* 141: 805–807.
- Canals, M, Solís R. 2014. Desarrollo de cohortes y parámetros poblacionales de la araña del rincón *Loxosceles laeta*. *Rev Chil Infectol.* 31: 547-554.
- Canals M, Solís R, Valderas J, Ehrenfeld M, Cattan PE. 1997. Preliminary studies on temperature selection and activity cycle of Chilean vectors of the Chagas disease. *J Med Entomol.* 34: 11–17.
- Casanueva ME. 1980. Los licosidos de Chile. Estudio biológico y taxonómica por los métodos de sistemática alfa y taxonomía numérica (*Araneae: Lycosidae*). *Gayana* 42: 5-76.
- Carrel JE, Heathcote RD. 1976. Heart rate in spiders: influence of body size and foraging energetic. *Science* 193: 148-150.
- Chase JM, Leibold MA. 2002. *Ecological Niches: Linking Classical and Contemporary Approaches*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Cloudsley-Thompson JL. 1961. Adaptive functions of circadian rhythms. *Cold Spring Harb Symp Quant Biol.* 25: 345-355.

- Cloudsley-Thompson JL. 2000. Biological rhythms in Arachnida (excluding Acari). *Mem Soc Ent Ital* 78: 251-273.
- Coddington JA, Levi HW. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Ann Rev Ecol Syst.* 22: 443–447.
- Colwell RK, Rangel TF. 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *PNAS* 106: 19651–19658.
- Cramer KL. 2008. Are brown recluse spiders, *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae) scavengers? The influence of predator satiation, prey size, and prey quality. *J Arachnol.* 36:140–144.
- Cramer KL, Maywright AV. 2008. Cold temperature tolerance and distribution of the brown recluse spider *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae) in Illinois. *J Arachnol.* 36: 136-139.
- Dabelow S. 1958. Sur biologie der leimschleuderspinne *Scytodes thoracica*. *Zoologische Jahrbucher, Abteilung fur Systematik, Okologie und Geographie der Tiere* 86: 85-126.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex*. John Murray, London.
- Davis ALV, Chown SL, Scholtz CH. 1999. Discontinuous gas exchange cycles in *Scarabelus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): mass-scaling and temperature dependence. *Physiol Biochem Zool.* 72: 555-565.
- Delgado, A. 1966. Investigacion ecológica sobre *Loxosceles rufipes* (Lucas, 1834), en la región costera del Perú. *Mem Inst Butantan* 3:683–688.
- Della Pietra S, Della Pietra V, Lafferty J. 1997. Inducing Features of Random Fields. *IEEE Trans Pat An Mach Int* 19: 1-12.
- Donoso-Barros R. 1949. Consideraciones sobre aracnoidismo cutáneo en Chile. *Arch Ur Med Cir Esp.* 32: 184-206.
- Eberhard WG, Marin MC. 1996. Sexual behavior and the enlarged hind legs of male *Megalopus armatus* (Coleoptera, Chrysomelidae). *J Kansas Ent Soc* 69: 1–8.
- Eberhard WR. 2004. Male-Female conflict and genitalia: failure to confirm predictions in insects and spiders. *Biol Rev* 79: 121-186.
- Eberhard WG, García-CJM, Lobo J. 2000. Size-specific defense structures in a horned weevil confirm a classic battle plan: avoid fights with larger opponent. *Proc Roy Soc London B* 267: 1129-1134.
- Elgar MA, Ghaffar N, Read AF. 1990. Sexual dimorphism in leg length among orb-weaving spiders: a possible role for sexual cannibalism. *J Zool, London* 222:455–470.

- Elgar MA, Fahey BF. 1996. Sexual cannibalism, competition, and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes* Latreille (Araneae: Araneoidea). *Behav Ecol* 7: 195–198.
- Elliot P, Wakefield J, Best N, Briggs D. 2005. *Spatial epidemiology. Methods and applications*. Oxford University Press, Oxford.
- Elton CS. 1927. *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, London.
- Emlen D J. 2008. The evolution of animal weapons. *Ann Rev Ecol Evol Syst* 39: 387-413.
- Enders F. 1976. Clutch size related to hunting manner of spider species. *Ann Ent Soc Amer* 69:991–998.
- Fairbairn D J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Ann Rev Ecol Syst* 28: 659-687.
- Fairbairn D.J. 2013. *Odd Couples. Extraordinary Differences between the Sexes in the Animal Kingdom*. Princeton University Press, Princeton and Oxford.
- Faúndez EI. 2009. Arañas (Arachnida: Araneae) peligrosas de la región de Magallanes. *An Inst Patagon* 37: 127-31.
- Foellmer MW, & Fairbairn DJ. 2005. Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia* 142: 653–662.
- Foellmer MW, Moya-Larriño J. 2007. Sexual size dimorphism in spiders: pattern and processes. In *Sex, Size and Gender roles: Evolutionary studies of sexual size dimorphism* (Fairbairn DJ, Blanckenhorn WU, Székely T Eds). pp 71-81. Oxford.
- Fernandez D, Ruz L, Toro H. 2002. Aspectos de la biología de *Scytodes globula* Nicolet, 1949 (Araneae: Scytodidae), un activo depredador de Chile Central. *Acta Entomol Chil*. 26: 17–25.
- Figueroa DP, Sabat P, Torres-Contreras H, Veloso C, Canals M. 2010. Participation of book lungs in evaporative water loss in *Paraphysa parvula*, a migalomorph spider from Chilean Andes. *J Insect Physiol*. 56: 731-735.
- Fisher ML, Krechmer F. 2007. Interacoes predatórias entre *Pholcus phalangioides* (Fuesslin) (Araneae, Pholcidae) e *Loxosceles intermedia* Mello-Leitao (Araneae, Sicariidae). *Rev Bras Zool*. 24: 474-481.
- Fisher ML, Marquez Da Silva E. 2001. Comportamiento sexual de *L. hirsuta* Melo Leitao 1934 (Araneae, Sicariidae). *Rev Etol*. 2: 31-42.
- Fisher ML, Vasconcellos-Neto J. 2005a. Development and life tables of *Loxosceles intermedia* Mello-Leitao 1934 (Araneae, Sicariidae). *J Arachnol*. 33: 758-766.

- Fisher ML, Vasconcellos-Neto J. 2005b. Microhabitats occupied by *Loxosceles intermedia* and *Loxosceles laeta* (Araneae, Sicariidae) in Curitiba, Paraná, Brazil. *J Med Entomol.* 42: 756-765.
- Fisher ML, Vasconcellos-Neto J. 2013. Determination of the maximum and minimal lethal temperatures (LT50) for *Loxosceles intermedia* Mello-Leitão 1934 and *L. laeta* Nicolet 1849 (Araneae, Sicariidae). *J Therm Biol.* 28: 563–570.
- Fisher ML, Vasconcellos-Neto J, Gonzaga L. 2006. The prey and predators of *Loxosceles intermedia* Mello-Leitao 1934 (Araneae, Sicariidae). *J Arachnol.* 34:485-488.
- Foelix RE. 1996. *Biology of Spiders.* Oxford University Press, Oxford.
- Foelix RF. 2011. *Biology of Spiders.* Oxford University Press, New York.
- Framenau VW. 2005. Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *J Arachnol* 33:334–346.
- Framenau V, Reich M, Plachter H. 1996. Zum Wanderverhalten und zur Nahrungsoökologie von *Arctosa cinerea* (Fabricius, 1777) (Araneae: Lycosidae) in einer alpinen Wildflusslandschaft. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie* 26: 369–376.
- Framenau VW, Hebets EA. 2007. A review of leg ornamentation in male wolf spiders, with the description of a new species from Australia, *Artoria schizocoides* (Araneae, Lycosidae). *J Arachnol* 35:89–101.
- Fuentes E. 1989. *Ecología: Introducción a la teoría de poblaciones y comunidades.* Ediciones Universidad Católica de Chile. Santiago.
- Galiano ME. 1967. Ciclo biológico e desarrollo de *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849). *Acta Zool Lill.* 23: 431–464.
- Galiano ME, Hall M. 1973. Datos adicionales sobre el ciclo vital de *Loxosceles laeta* (Nicolet) (Araneae). *Physis* 32: 277–288.
- Gasnier T.R., de Azevedo CS, Torres-Sanchez MP, Hofer H. 2002. Adult size of eight hunting spider species in central Amazonia: temporal variations and sexual dimorphism. *J Arachnol* 30:146–154.
- Gertsch WJ. 1958. The spider family Plectreuridae. *Am Mus Nov.* 1920: 1-53.
- Gertsch WJ. 1967. The spider genus *Loxosceles* in South America (Araneae, Scytodidae) *Bull Amer Mus Nat Hist.* 136: 117-174.
- Gertsch WJ, Ennik F. 1983. The spider genus *Loxosceles* in North America, Central America and the West Indies (Araneae, Loxoscelidae). *Bull Amer Mus Nat Hist.* 175: 264-360.

- Gertsch WJ, Mulaik S. 1940. The spiders of Texas. I. Bull Amer Mus Nat Hist. 77: 307-340.
- Ghiselin MT. 1974. The economy of nature and the evolution of sex. University of California Press, Berkeley.
- Gilbert C, Rayor LS. 1985. Predatory behavior of spitting spiders (Araneae, Scytodidae) and the evolution of prey wrapping. J Arachnol. 13: 231-241.
- Gonçalves-de-Andrade RM, Tambourgi DV. 2003. First record on *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) (Araneae, Sicariidae) in the West Zone of Sao Paulo City, São Paulo, Brazil and considerations regarding its geographic distribution. Rev Soc Bras Med Trop. 36: 425–426.
- Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassu HF. 2007. Ecologia e comportamento de aranhas. Editora Interciencia. Sao Paulo.
- Greenstone, M.H. & Bennett, A.F. (1980) Foraging strategy and metabolic rate in spiders. *Ecology*, **61**, 1255–1259.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. Auk 34:427–433.
- Grossi B, Canals M. 2015. Energetics, scaling and sexual size dimorphism of spiders. Acta Biotheor 63: 71-81.
- Grossi B, Veloso C, Taucare-Rios A, Canals M. 2015. Allometry of locomotor organs and sexual size dimorphism in the mygalomorph spider *Grammostola rosea* (Walckenaer, 1837) (Araneae, Theraphosidae). J. Arachnol. (submitted).
- Hallander H. 1967. Range and movements of the wolf spiders *Pardosa chelata* (O. F. Muller) and *P. pullata* (Clerck). Oikos 18:360–364.
- Harte J. 2011. Maximum entropy and ecology. A theory of abundance, distribution and energetic. Oxford University Press, Oxford.
- Harte J, Newman EA. 2014. Maximum information entropy: a foundation for ecological theory. Trends Ecol Evol. 29: 384-389.
- Hartigan JA, Hartigan PM. 1985. The Dip Test of Unimodality. Ann Statist. 13: 70-84.
- Hazell SP, Groutides C, Neve BP, Blackburn TM, Bale JS. 2010. A comparison of low temperature tolerance traits between closely related aphids from the tropics, temperate zone, and arctic. J Insect Physiol. 56: 115–122.
- Head G. 1995. Selection on fecundity and variation in the degree of sexual size dimorphism among spider species (class Araneae). Evolution 49: 776-781.



- Hertz P, Huey R, Stevenson R. 1993. Evaluating temperature regulation by field active ectotherms: the fallacy of the inappropriate questions. *Am Nat.* 142: 796-818.
- Hirzel AH, Le Lay G. 2008. Habitat suitability modelling and niche theory. *J Appl Ecol.* 45: 1372–1381.
- Hirzel AH, Le Laya G, Helfera V, Randina C, Guisana A. 2006. Evaluating the ability of habitat suitability models to predict species presencesecological modelling 199: 142–152.
- Hormiga G, Eberhard WG, Coddington JA. 1995. Web-construction behavior in Australian *Phonognatha* and the phylogeny of nephiline and tetragnathid spiders (Araneae: Tetragnathidae). *Austr J Zool* 43: 313-364.
- Hormiga G, Scharff N, Coddington JA. 2000. The phylogentic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae: Orbiculariae). *Syst Biol* 49(3): 435-462.
- Horn E. 1969. 24-hour cycles of locomotor and food activity of *Tetragnatha montana* Simon (Araneae, Tetragnathidae) and *Dolomedes, fimbriatus* (Clerck) (Araneae, Pisauridae). *Ekol Pol.* 17: 533- 549.
- Hubbell SP. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Humphreys WF. 1987. Behavioral temperature regulation. In: *Ecophysiology of spiders*. (W. Nentwig, ed.) Springer Verlag, Berlin.
- Hutchinson VH. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp Quant Biol.* 22: 415–427.
- Hutchinson VH. 1976. Factors influencing thermal tolerance of individual organisms. In: Esch GW, McFarlane RW, eds. *Thermal Ecology*. Springfield: II US National Technical Information Service.
- Isbister GK, Gray MR, Balit CB, Raven RJ, Stokes BJ, Porges K, Tankel AS, Turner E, White J, Fisher M McD. 2005. Funnel-web spider bite: a systematic review of recorded clinical cases. *Med Jour Australia* 182: 407-411.
- Ito, Y. 1964. Preliminary studies on the respiratory energy loss of a spider, *Lycosa pseudoannulata*. *Res Pop Ecol.* 6: 13–21.
- Jackson RR, Li D, Fijn N, Barrion A. 1998. Predator-prey interactions between aggressive-mimic jumping spiders (Salticidae) and araneophagic spitting spiders (Scytodidae) from Philippines. *J Insect Behav.* 11: 319-342.
- Jaksic F, Marone L. 2007. *Ecología de comunidades*. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

- Johnson IA, Bennett AF. 1996. *Animals and temperature*. Cambridge: Society for Experimental Biology Seminar Series, Cambridge University Press, Cambridge.
- Jones T, Akiury T, Hauser C, Moore D. 2011. Evidence of circadian rhythm in antipredator behavior in the orb-weaving spider *Larinioides cornutus*. *Anim Behav.* 82 (1): 549-555.
- Kawamoto TH, Machado F de A, Kaneto GE, Japyassú HF. 2011. Resting metabolic rates of two orbweb spiders: a first approach to evolutionary success of eccribellate spiders. *J Insect Physiol.* 57: 427-532.
- Kearney M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modeling? *Oikos* 115: 186–191.
- Kearney M. 2012. Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Funct Ecol.* 26: 186–191.
- Kearney M, Porter WP. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecol Lett.* 12: 334–350.
- Kearney M, Simpson SJ, Raubenheimer D, Helmuth B. 2010. Modelling the ecological niche from functional traits. *Phil Trans R Soc B.* 365: 3469–3483.
- Kotiaho JS. 1998. Sexual differences in metabolic rates of spiders. *J Arachnol.* 26: 401-404.
- Kovoor J, Zilberger L. 1972. Histologie et infrastructure de la glande chelicérienne de *Scytodes delicatula* Sim (Araneae, Scytodidae). *Ann Sci Nat-Zool Biol Anim* 14: 333.
- Kronstedt T. 1990. Separation of two species standing as *Alopecosa aculeata* (Clerck) by morphological, behavioural and ecological characters, with remarks on related species in the *pulverulenta* group. *Zool Script* 19:203–225.
- Kruger O. 2005. The evolution of reversed sexual size dimorphism in hawks, falcons and owls: a comparative study. *Evol Ecol* 19: 467–486.
- Levi HW, Spielman A. 1964. The biology and control of the South American brown spider *Loxosceles laeta* (Nicolet) in a North American focus. *Am J Trop Med Hyg.* 1964; 13: 132–136.
- Lighton JRB, Brownell PH, Joos B, Turner RJ. 2001. Low metabolic rate in scorpions: implications for population biomass and cannibalism. *J Exp Biol.* 204: 607–613.
- Linzen B, Gaallowitz P. 1975. Enzyme activity patterns of muscles of the lycosid spider *Cupiennius saliei*. *J Comp Physiol.* 96: 101-109.
- Lomborg JP, Toft S. 2009. Nutritional enrichment increases courtship intensity and improves mating success in male spiders. *Behav Ecol.* 20: 700-708.



- Lowrie DC. 1987. Effects of diet on the development of *Loxosceles laeta* (Nicolet) (Araneae, Loxoscelidae). *J Arachnol.* 15: 303-308.
- Lucas H. 1834. Description of *Scytodes rufipes* Lucas. En Guerin-Meneville FE. *Magasin Zoologie Paris* 4: 8, 2.
- Macchiavelo A. 1937. La *Loxosceles laeta*, causa del aracnoidismo cutáneo o mancha gangrenosa en Chile. *Rev Chil Hist Nat.* 41: 11-19.
- McMahon TA. 1983. On size and life. Scientific American Library. New York.
- Montgomery, T.H. 1910. The significance of the courtship and secondary sexual characters of araneads. *Amer Natur* 44:151–177.
- Malmgren JC, Thollesson M. 2001. Sexual size and shape dimorphism in two species of newts, *Triturus cristatus* and *T. vulgaris* (Caudata: Salamandridae). *J Zool, London* 249: 127–136.
- Manriquez JJ, Silva S. 2009. Loxoscelismo cutáneo y cutáneo-visceral. *Rev. Chil. Infect.* 26: 420-432.
- Mateo RG, Felicísimo AM, Muñoz J. 2013. Modelos de distribución de especies: Una revisión sintética. *Rev Chil Hist Nat.* 84: 217-240.
- McGlinn DJ, Xiao X, Kitzes J, White EP. 2015. Exploring the spatially explicit predictions of the maximum entropy theory of ecology. *Global Ecol Biogeogr.* DOI: 10.1111/geb.12295
- Millot J. 1948. Classe des Arachnides (Arachnida). In: *Traité de Zoologie* (Grasse P.P ed.):. Masson et Cie Editeurs, París.
- Mistlberger R, Rusak B. 2005. Biological rhythms and behavior. In: Bolhuis J. Giraldeau L. (Eds). *The behavior of animals: mechanisms, function, and evolution.* Blackwell Publishing. New York.
- Miyashita, K. 1969. Effects of locomotory activity, temperature and hunger on the respiratory rate of *Lycosa T-insignata* Boes et Str (Araneae: Lycosidae). *App Ent Zool.* 4: 105–113.
- Monterosso B. 1928. Su la biologia degli Scitodidi e la ghiandola glutinifera di essi. *Arch Zool Ital.* 12: 63.
- Morse DH. 2014. The relation of size to climbing, line-crossing and running performances of male crab spiders. *Evol Ecol* 28:23–36.
- Moya-Laraño J, Halaj J, Wise DH. 2002. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution* 56: 420–425.

- Moya-Laraño J, Vinkovic D, Allard CM, Foellmer MW. 2009. Optimal climbing speed explains the evolution of extreme sexual size dimorphism in spiders. *J Evol Biol* 22: 954-963.
- Nentwig, W. 2013. Spider Ecpphysiology. Springer Verlag, Berlin Heidelberg.
- Nespolo R, Correa L, Pérez-Apablaza CX, Cortés P, Bartheld JL. 2011. Energy metabolism and the postprandial response of the Chilean tarantulas. *Euathlus truculentus* (Araneae, Theraphosidae). *Comp Biochem Physiol A*. 159: 379- 382.
- Nespolo R, Lardies MA, Bozinovic F. 2003. Intrapopulational variation in the standard metabolic rate of insects: repeatability, thermal dependence and sensitivity ( $Q_{10}$ ) of oxygen consumption in a cricket. *J Exp Biol*. 206: 4309-4315.
- Nicolet H. 1849. Aracnidos. En GAY C. Historia física y política de Chile. *Zoologica* 3: 319-543.
- Ohtsuka S, Huys R. 2001. Sexual dimorfismo in calanoid copepods: morphology and function. *Hydrobiologia* 453:441–466.
- Ostfeld RS, Glass GE, Keesing F. 2005. Spatial epidemiology: an emerging (or re-emerging) discipline. *TRENDS ECOL EVOL*. 20: 328-336.
- Page T. 1981. Neural and endocrine of circadian rhythmicity in invertebrate. In: Aschoff J. (Ed.) *Handbook of Behavioral Neurobiology*. Vol. 4: Biological Rhythms. Plenum, New York.
- Parham PE, Michael E. 2010. Modeling the Effects of Weather and Climate Change on Malaria. *Trans Env Health Persp*. 118: 620-626.
- Parra D, Torres M, Morillas J, Espinoza P. 2002. *Loxosceles laeta*, identificación y una mirada bajo microscopía de barrido. *Parasitol Latinoam*. 57: 75–78.
- Penney, D., Wheeler, C.P. & Selden, P.A. 2003. Resistance of spiders to Cretaceous-Tertiary extinction events. *Evolution* 57: 2599–2607.
- Peterson AT, Soberon J, Pearson RG, Anderson RP, Martinez-Meyer E, Nakamura M. 2011. Ecological niches and geographic distributions. Princeton University Press, Princeton & Oxford.
- Peters WL, Campbell IC. 1991. Ephemeroptera (Mayflies). Pp. 279—293. *In* The Insects of Australia. A Textbook for Students and Research Workers (CSIRO, ed.). Melbourne University Press, Carlton.
- Phillip BN, Shillington C. 2010. The effect of prey availability on metabolism and activity in the tarantula *Phormictopus cancerides*. *Can J Zool*. 88: 90–98.

- Phillips SJ, Anderson RP, Schapire RE. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecol Model.* 190: 231–259.
- Phillips SJ, Dudík M, Schapire RE. 2004. A maximum entropy approach to species distribution modeling. In: *Proceedings of the 21st International Conference on Machine Learning*, ACM Press, New York.
- Pielou EC. 1969. *An introduction to mathematical ecology*. Jhon Wiley & Sons, New York.
- Pielou EC. 1977. *Mathematical ecology*. Jhon Wiley & Sons, New York.
- Platnick NI. 2004. *The world spider catalog*. The American Museum of Natural History, Merrett P & HD Cameron Eds, New York.
- Polis GA. 1981. The evolution and dynamics of intraspecific predation. *Ann Rev Ecol Evol Syst.* 12: 1357-1367.
- Portner HO, Bennett AF, Bozinovic F, Clarke A, Lardies MA, Lenski RE, Lucassen M, Pelster B, Schiemer F, Stillman JH. 2006. Trade-offs in thermal adaptation: in need of a molecular to ecological integration. *Physiol Biochem Zool.* 79: 295–313.
- Prenter J, Elwood RW, Montgomery WI. 1998. No association between sexual size dimorphism and life histories in spiders. *Proc Roy Soc London, B* 265: 57–62.
- Prenter J, Elwood RW, Montgomery WI. 1999. Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution* 53 (6): 1987-1994.
- Prenter J, Montgomery WI, Elwood RW. 1997. Sexual dimorphism in northern temperate spiders: implications for the differential mortality model. *J Zool, London* 243:341– 349.
- Prenter J, Perez-Staples D, Taylor PW. 2010a. Functional relations between locomotor performance traits in spider and implications for evolutionary hypotheses. *BMC Research Notes.* 3: 306-311.
- Prenter J, Perez-Staples D, Taylor PW. 2010b. The effects of morphology and substrate diameter on climbing and locomotor performance in male spiders. *Funct Ecol* 24: 400-408.
- Prestwich KN. 1983a. The roles of aerobic and anaerobic metabolism in active spiders. *Physiol Zool.* 56: 122-132.
- Prestwich KN. 1983b. Anaerobic metabolism in spiders. *Physiol Zool.* 56: 112-121.
- Prestwich KN, Walker TJ. 1981. Energetics of singing in crickets: effect of temperature in three trilling species (Orthoptera: Gryllidae). *Oecologia* 143: 199-212.
- Putman RJ, Wratten SDD. 1984. *Principles of Ecology*. Chapman & Hall, London.

- Ramires EN. 1999. Uma abordagem comparativa ao comportamento defensivo, agonístico e locomotor de três espécies de aranhas do gênero *Loxosceles* (Sicariidae). Doctoral Thesis, Institute of Psychology, University of Sao Paulo, Brazil.
- Ramires EN, Fraguas GM. 2004. Tropical house gecko (*Hemidactylus mabouia*) predation on brown spiders (*Loxosceles intermedia*). *J Venom An Tox Trop Dis*. 10: 185-190.
- Ramirez JD, Montilla M, Cucunubá ZM, Floréz AC, Zambrano P, Guhl F. 2013. Molecular Epidemiology of Human Oral Chagas Disease Outbreaks in Colombia *PLOS Neg. Trp Dis*. DOI: 10.1371/journal.pntd.0002041
- Reiss MJ. 1989. *The Allometry of Growth and Reproduction*. Cambridge University
- Richter CJJ, den Hollander, Vlijm L. 1971. Differences in breeding and motility between *Pardosa pullata* (Clerck) and *Pardosa prativaga* (L. Koch), (Lycosidae, Araneae) in relation to habitat. *Oecologia* 6:318–327.
- Reyes H, Noemi I, Gottlieb B. 1991. Arácnidos y otros artrópodos ponzoñosos, in Atías A, editor. *Parasitología clínica. Mediterraneo, Santiago..*
- Riechert, S.E. 1981. The consequences of being territorial: spiders a case of study. *Amer Natur*. 117: 871-892.
- Riechert SE. 1999. The hows and whys of the successful pest suppression by spiders: insights from case studies. *J Arachnol*. 27: 387-396.
- Rinaldi IMP, Forti LC, Stropa AA. 1997. On the development of the brown spider *Loxosceles gaucho* Gertsch (Araneae, Sicariidae). *Revta Bras Zool*. 14:697-706.
- Rios J, Perez M, Sanchez M, Bettini M, Mieres J, Paris E. 2007. Caracterización clínico-epidemiológica telefónica de la mordedura por araña de rincón en un centro de información toxicológica de Chile, durante el año 2005. *Rev Med Chile* 135: 1160-65.
- Rogowitz GL, Chappell MA. 2000. Energy metabolism of eucalyptus-boring beetles at rest and during locomotion: gender makes a difference. *J Exp Biol*. 203: 1131-1139.
- Rourke, B. 2000. Geographic and altitudinal variation in water balance and metabolic rate in a California grasshopper, *Melanoplus sanguinipes*. *J Exp Biol*. 203: 2699-2712.
- Samu F, Sároszpataki M. 1995. Estimation of populations sizes and home ranges of polyphagous predators in alfalfa using mark-recapture: an exploratory study. *Acta Jutl*. 70: 47-55.
- Sánchez-Quiróz C, Arévalo E, Barrantes G. 2012. Static allometry and sexual size dimorphism in *Centruroides margaritatus* (Scorpiones: Buthidae). *J Arachnol* 40: 338–344.

- Sandidge JS. 2003. Arachnology: Scavenging by brown recluse spiders. *Nature* 426: 30.
- Sandidge J. 2004. Predation by cosmopolitan spiders upon the medically significant pest species *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae): limited possibilities for biological control. *J Econ Entomol.* 97: 230-234.
- Santos AJ. 2007. Evolucao do dimorfismo sexual de tamanho em aranhas. In *Ecologia e Comportamento de Aranhas* (Gonzaga MO, Santos AJ and Japyassú HF eds.) pp 137-165. Editora Interciencia, Rio de Janeiro.
- Sarkar S, Strutz SE, Frank DM, Rivaldi CL, Sissel B. 2010. Chagas disease risk in Texas. *PLOS Negl Trop Dis.* 4(10): e836. doi:10.1371/journal.pntd.0000836
- Saupe EE, Papes M, Selden PA, Vetter RS. 2011. Tracking a medically important spider: climate change, ecological niche modeling, and the brown recluse (*Loxosceles reclusa*). *PLoS ONE* 6(3): e17731. doi:10.1371/journal.pone.0017731.
- Schenone H. 1998. Loxoscelismo cutáneo de predominio edematoso. *Bol Chil Parasitol.* 53: 78–83.
- Schenone H. 2003. Cuadros tóxicos producidos por mordedura de araña en Chile: latroductismo y loxoscelismo. *Rev Med Chile* 131:437-444.
- Schenone H. 2004. A propósito del loxoscelismo en Chile. *Rev Med Chile* 132: 121-122.
- Schenone H, Correa LE. 1985. Algunos conocimientos prácticos sobre la biología de la araña *Latrodectus mactans* y el síndrome del latroductismo en Chile. *Bol Chil Parasitol.* 40: 18-23.
- Schenone H, Letonja T. 1975. Notas sobre la biología y distribución geográfica de las arañas del género *Loxosceles*. *Bol. Chil. Parasitol.* 30: 27-29.
- Schenone H, Reyes H. 1965. Animales ponzoñosos de Chile. *Bol Chil Parasitol.* 20: 104-109.
- Schenone H, Rojas A, Reyes H, Villarroel F, Suarez G. 1970. Prevalence of *Loxosceles laeta* in houses in central Chile. *Am J Trop Med Hyg.* 19: 564–567.
- Schenone H, Rubio S, Saavedra S, Rojas A. 2001. Loxoscelismo en pediatría: región metropolitana. Chile. *Rev Chil Pediatr.* 72: 100–109.
- Schenone H, Saavedra T, Rojas A, Villarroel F. 1989. Loxoscelismo en Chile. Estudios epidemiológicos, clínicos y experimentales. *Rev. Inst. Med. Trop. Sao Paulo* 31: 403–415.
- Schmalhofer VR. 1999. Thermal tolerances and preferences of the crab spiders *Misumenops asperatus* and *Misumenops formosipes* (Araneae, Thomisidae). *J Arachnol.* 27: 470-480.

- Schmitt A, Schuester M, Barth F. 1990. Daily locomotor activity patterns in three species of *Cupiennius* (Araneae, Ctenidae): the males are the wandering spiders. *J Arachnol.* 18: 249-255.
- Schmitz A, Perry SF. 2001. Bimodal breathing in jumping spiders: morphometric partition of the lungs and trachea in *Salticus scenicus* (Arachnida, Araneae, Salticidae). *J Exp Biol.* 204: 4321–4334.
- Secor S. 2009. Specific dynamic action: a review of the postprandial metabolic response. *J Comp Physiol. B.* 179: 1–56.
- Sepulveda R, Taucare-Rios A, Veloso C, Canals M. 2014. Thermal preferences of *Dysdera crocata* Kosh 1938 (Araneae; Dysderidae). *J Arachnol.* 42: 299-302.
- Sevacherian V, Lowrie D. 1972. Preferred temperature of two species of lycosid spiders, *Pardosa sierra* and *P. ramulosa*. *Ann Entomol Soc Am.* 65: 111–114.
- Seyfarth E. 1980. Daily patterns of locomotor activity in wandering spider. *Physiol Entomol.* 5: 199-206.
- Shillington C. 2002. Thermal ecology of male tarantulas (*Aphonopelma anax*) during the mating season. *Can J Zool.* 80: 251–259.
- Shilington C. 2005. Inter-sexual differences in resting metabolic rates in the Texas tarantula, *Aphonopelma anax*. *Comp Biochem Physiol. A* 142: 439 – 445.
- Shochat E, Stefanov WL, Whitehouse MEA, Faeth SH. 2004. Urbanization and spider diversity: influences of human modification of habitat structure and productivity. *Ecol Appl.* 14: 268–280.
- Sibly R, Calow P. 1986. *Physiological ecology of animals*: Blackwell, NY.
- Simon H. 1907. Etude sur les araignees de la soussection des haplogynes. *Ann Soc Ent Belgique* 51: 246-264.
- Souza-Silva M, Ferreira RL. 2014. *Loxosceles* spiders (Araneae: Sicariidae) preying on invertebrates in Brazilian caves. *Speleobiology Notes* 6: 27–32
- Stern DL, Emlen DJ. 1999. The developmental basis for allometry in insects. *Development* 126: 1091-1101.
- Stoltz JA, Hanna R, Andrade MCB. 2010. Longevity costs of remaining unmated under dietary restriction. *Funct Ecol.* 24: 1270-1280.
- Sutter RB & Stratton GE. 2005. *Scytodes* vs. *Schyzocosa*: predatory techniques and their morphological correlates. *J Arachnol* 33: 7-15.



- Sutter RB, Stratton GE. 2009. Spitting performance parameters and their biomechanical implications in the spitting spider *Scytodes thoracica*. *J Insect Sci.* 9: 1-15.
- Tambourgi DV, Gonçalves-de-Andrade RM, Van den Berg CW 2010. Loxoscelism: From basic research to the proposal of new therapies. *Toxicon* 56, 1113-1119.
- Tanaka K, Ito Y. 1982. Decrease in respiratory rate in a wolf spider, *Pardosa astrigera*, under starvation. *Res Pop Ecol.* 24: 360-374.
- Taucare-Ríos A. 2011. *Loxosceles surca* (Gertsch, 1967) (Araneae: Sicariidae) en el norte de Chile. *Bol Biodiv Chile* 5: 45-49.
- Taucare-Ríos A. 2013. El género de arañas *Scytodes* Latreille, 1804 (Araneae: Scytodidae) en Chile: diversidad y distribución. *Rev Chil Hist Nat.* 86: 103-105.
- Taucare-Ríos A, Brescovit AD, Canals M. 2013. Synanthropic spiders (Arachnida: Araneae) from Chile, the most common spiders in anthropogenic habitats. *Rev Iber Aracnol.* 23: 49-56.
- Thompson DW. 1961. On growth and form. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thornhill R, Alcock J. 1983. The Evolution of Insect Mating Systems. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tseng M, Rowe L. 1999. Sexual dimorphism and allometry in the giant water strider *Gigantometra gigas*. *Can J Zool* 77: 923-929.
- Uetz GW, Papke R, Kilinc B. 2002. Influence of feeding regime on body size, body condition and a male secondary sexual character in *Schizocosa ocreata* wolf spiders (Araneae, Lycosidae): condition-dependence in a visual signaling trait. *J Arachnol.* 30: 461-469.
- Van Nuland ME, Whitlow WL. 2014. Temporal effects on biodiversity and composition of arthropod communities along an urban-rural gradient. *Urban Ecosyst* 17: 1047-1060.
- Vetter R. 2008. Spider of the genus *Loxosceles* (Araneae; Sicariidae): a review of biological, medical and physiological aspects regarding envenomations. *J. Arachnol.* 36: 150-163.
- Vetter RS. 2011. Scavenging by spiders (Araneae) and its relationship to pest management of the brown recluse spider. *J Econ Entomol* 104: 986–989.
- Vetter RS. 2013. Scavenging behavior in spitting spiders, *Scytodes* (Araneae: Scytodidae). *J Arachnol.* 41: 392-394.
- Vetter RS, Rust MK. 2010. Periodicity of molting and resumption of post-molt feeding in the brown recluse spider *Loxosceles reclusa* (Araneae, Sicariidae). *J. Kansas Entomol. Soc.* 83: 306-312.

- Villagran C, Hinojosa F. 2005. Esquema biogeográfico de Chile. En Regionalización biogeográfica de Iberoamérica y tópicos afines (Llorente J & Morrone JJ Eds). Ediciones UNAM, Mexico.
- Villarroel F, Schenone H, Rojas A, Sanhueza H. 1971. Distribution by stage of development and sex of *Loxosceles laeta* caught in the central zone of Chile. *Bol Chil Parasitol.* 26: 59-60.
- Vollrath F, Parker GA. 1992. Sexual dimorphism and distorted sex ratios in spiders. *Nature* 360: 156–159.
- Watson PJ, Lighton JRB. 1994. Sexual selection and the energetics of copulatory courtship in the Sierra dome spider, *Linyphia litigiosa*. *Anim Behav.* 48: 615-626.
- Weiner J. 1992. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and 404 mammals: ecological implications. *Trends Ecol. Evol.* 7: 384–388.
- Wiedenmann R. 2000. Introduction to biological control. Institute for biological control, Midwest Institute for Biological Control. Illinois.
- Wiens JJ, Ackerly DD, Allen AP, Anacker BL, Buckley LB, Cornell HV, Damschen, Davies TJ, Grytnes JA, Harrison SP, Hawkins BA, Holt RD, McCain CM, Stephens PM. 2013. Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology. *Ecol Lett.* 13: 1310–1324.
- Wilder SM. 2011. Spider nutrition: an integrative perspective. In *Spider Physiology and Behavior: Physiology* (Simpson, S.J. & Casas, J. Eds). *Adv Insect Physiol.* 40: 87-136.
- Wise D. 1993. Spider in ecological webs. Cambridge University Press, England.
- Withers PC. 1977. Measurements of  $V_{O_2}$ ,  $V_{CO_2}$ , and evaporative water loss with a flow-through mask. *JAppl Physiol.* 42: 120-123.
- Zapfe H. 1963. Arañas tropicales en nuestro país. *Inv Zool Chil* 137-141.
- Zapfe H. 1995. Araneae. En: *Diversidad biológica de Chile* (Simonetti J, Arroyo MTK, Spotorno AE, Losada E (Eds.) CONICYT, Santiago.
- Zavaleta A. 1987. Loxoscelismo, un problema de salud en el Perú. *Bol Of San Panam.* 103: 378-386.
- Agradecimientos:** Los autores agradeces el financiamiento de la investigación al Proyecto Fondecyt 1110058.