

El Colegio de la Frontera Sur

Gama de presas capturadas por cuatro especies de arañas
tejedoras (Arachnida: Araneae) en un agroecosistema de
cacao

TESIS

presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestro en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
por

Sergio Dorian Moreno Mendoza

2011

DEDICATORIA

A mis padres por darme la oportunidad de vivir y por enseñarme a perseverar.

A mi hermana por ser una gran persona y por recordarme que cada día puedo ser mejor.

A mi novia por ser el origen de mi inspiración, por animarme todo el tiempo y por recordarme que puedo hacer las cosas aunque parezcan difíciles.

A mis amigos Ricardo, Luz, Gerardo, Valentina, Marcela, Ariana, Rodrigo, Franklin, dulce, Mariana y Dina, que me brindaron siempre una gran sonrisa y con quienes compartí momentos muy gratos, a todos ellos los recordaré siempre.

AGRADECIMIENTOS

A todas las personas de ECOSUR que me brindaron su amistad y apoyo, ya que me hicieron disfrutar la estancia en la institución.

Al Dr. Guillermo Ibarra Núñez por brindarme su valioso tiempo, invaluable asesoría, apoyo en campo y paciencia durante la realización de este trabajo.

Al M. en C Eduardo Chamé Vázquez por su asesoría, su apoyo en la identificación del material.

Al M. en C. Javier Valle Mora por la asesoría invaluable en la revisión estadística del documento y por ofrecer una gran disponibilidad de tiempo para cualquier duda.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca para la realización de este trabajo.

Al M. en C. Héctor Montaña Moreno por su gran apoyo en campo, en el laboratorio y fuera de la institución.

A Rosalba Morales Pérez y a la L.I Beatriz Romero Valadez por su gran amabilidad al proporcionarme todo el apoyo logístico y administrativo, desde el proceso de admisión y durante mi estancia.

Al señor Roberto Monterrosas Reyes que nos permitió hacer el trabajo de campo en su rancho y al señor José Angel Utrilla que es el encargado del lugar.

Al Dr. Jorge Toledo por la revisión y opinión del manuscrito.

Al Dr. Jaime Gómez por la revisión y opinión del manuscrito.

ÍNDICE

	Página
Introducción.....	1
Hipótesis.....	5
Objetivos.....	6
General.....	6
Particulares.....	6
Materiales y Métodos.....	7
Zona de estudio.....	7
Selección de las especies de arañas estudiadas.....	8
Delimitación de parcelas de estudio.....	10
Colecta de organismos y registro de datos.....	11
Trampas malaise.....	11
Trampas de restos de presas.....	12
Observación in situ del comportamiento de caza.....	13
Análisis de datos.....	15
Resultados.....	19
Espectro de presas potenciales.....	19
Trampas de restos.....	20
Amplitud de dieta.....	27
Traslape de dieta.....	28
Preferencias alimenticias.....	30
Comportamiento de caza.....	35
Discusión.....	50

Conclusiones..... 56

Literatura citada..... 57

RESUMEN

El cacao es un agroecosistema que presenta algunos problemas de enfermedades y plagas. Dentro de los enemigos naturales de interés para la regulación de poblaciones de insectos fitófagos encontramos a las arañas, las cuales se alimentan principalmente de insectos. El presente trabajo tuvo como objetivo analizar como cuatro especies de arañas tejedoras pertenecientes a dos gremios hacen uso de la gama de presas disponibles en dicho agroecosistema, para ello se determinó la gama de presas disponibles en el ambiente, la gama de presas capturada por las arañas y las estrategias de captura. Se calculó la amplitud de dieta, se evaluó si las arañas están capturando las presas al azar, se usaron los índices de traslape de Sørensen y el índice simplificado de Morisita, se construyeron etogramas para cada especie de araña y se aplicó la prueba estadística G para determinar las diferencias entre los tiempos registrados. Los resultados indican que la composición y frecuencia de las especies capturadas por las cuatro especies de arañas difiere de la composición y frecuencia de las presas potenciales, la prueba G indica que las arañas no están capturando las presas de forma aleatoria, también se observó una mayor similitud en composición de presas entre las arañas del gremio de las tejedoras irregulares que con las especies del otro gremio. Los patrones de comportamiento de las arañas tejedoras orbiculares son más similares entre sí que con las del otro gremio. Se encontraron nueve familias de insectos citados como plagas del cacao que fueron sobre-depredadas por las arañas.

PALABRAS CLAVES

Arañas, gremios, depredación, gama de presas, insectos plaga.

INTRODUCCION

El cacao (*Theobroma cacao* L.) es un cultivo tradicional de las regiones del sureste de México, donde se estima un área cultivada de 72,000 ha, distribuidas en 42,000 para Tabasco y 30,000 para Chiapas (Yañes 1994). El cacao es una especie umbrófila de fácil adaptación, presenta una gran variabilidad genética y adaptación a distintos pisos térmicos, en condiciones variables de suelo y clima. La finalidad de la sombra en el cultivo del cacao es crear un hábitat adecuado para una buena producción, regular las condiciones ambientales dentro del ecosistema, reducir el estrés, contribuir al balance de nutrimentos, mantener una alta humedad y evitar el impacto del viento; además de ayudar en el control de las arvenses y el daño por plagas y enfermedades (Hardy 1961). Los cacaotales de la región del Soconusco, Chiapas, presentan entre su vegetación acompañante, árboles de sombra como frutales, leguminosas y maderables con tendencias al manejo orgánico, aunque existen cultivos con aplicación de insumos químicos para el control de población de insectos considerados plaga (López-Báez et al. 1988). Se ha observado que la diversidad de especies de insectos asociados a plantaciones de cacao, varía en relación a las características estructurales y a la intensidad de dichos químicos (Rice y Greenberg 2000). Aunque a nivel mundial se han registrado cerca de 1,500 insectos que perjudican al cacao, sólo el 2% ocasiona daño económico (Vargas 2010). En México, los principales insectos que dañan al cacao son *Toxoptera aurantii*, *Aphis gossypii* (Hemiptera: Aphididae), *Clastoptera globosa* (Hemiptera: Cercopidae), *Bolbonota pictipennis* (Hemiptera: Membracidae), *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Scolytidae), *Agrotis* sp. (Lepidoptera: Noctuidae), *Atta* spp (Hymenoptera: Formicidae), *Selenothrips rubrocinctus* (Thysanoptera: Thripidae), *Diabrotica* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) (Coto et al. 1995, Vargas 2010). El tipo de

daño causado a los árboles está en función del herbívoro. Por lo tanto, los agentes de control natural pueden jugar un papel importante y ser de interés económico en el cuidado del producto. En este contexto, las arañas representan un papel importante. En las últimas décadas, experimentos en varios cultivos han demostrado la capacidad de las arañas para reducir la población de algunos insectos plagas y consecuentemente el daño que causan (González et al. 2009, Greenstone 1999, Ito et al. 1962, Luczak, 1979, Maloney et al. 2003, Nyffeler et al. 1992, Riechert 1999, Riechert y Lawrence 1997, Wise 1993, Sunderland 1999).

Las arañas (Arachnida: Araneae) se encuentran en todos los ecosistemas terrestres excepto en la Antártida (Coddington y Levi 1991), aunque su diversidad actual alcanza las 42,005 especies descritas (Platnick 2011), se estima que la riqueza de este grupo alcanza las 170,000 especies (Coddington y Levi 1991). Son depredadoras, principalmente de insectos, aunque también pueden consumir otros artrópodos y en algunos casos pequeños vertebrados (Foelix 1996). Por sus hábitos, las arañas se dividen en dos grupos: cazadoras errantes y tejedoras (Foelix 1996). Las arañas tejedoras construyen diversos tipos de redes, de las cuales dependen para sobrevivir y reproducirse (Benjamin y Zschokke 2003). Con base en sus estrategia de captura, Uetz et al. (1999) las clasifican en ocho gremios: errantes de follaje, errantes de suelo, acechadoras, emboscadoras, tejedoras de redes laminares, tejedoras de redes compuestas (laminares y maraña), tejedoras de redes orbiculares y tejedoras de redes irregulares.

De todos los gremios, las tejedoras de redes orbiculares (bidimensionales) y las de redes irregulares (tridimensionales) son las más diversas y las más comunes en muchos hábitats (Foelix 1996). Ambos gremios exhiben diferencias en cuanto al tipo de red que utilizan, en el caso de las primeras, las redes son construidas principalmente de forma vertical, pero en algunas especies están orientadas en un plano horizontal (como en *Uloborus*). Estas redes están hechas esencialmente de tres componentes, a) las líneas radiales, las cuales convergen en el centro, transmiten las vibraciones y son rutas rápidas y directas de acceso al resto de la red; b) las líneas de soporte, que delimitan la red y sirven como sitios de inserción para las líneas radiales; y c) la espiral de captura, la cual está formada por un hilo recubierto de minúsculas gotitas pegajosas, donde quedan adheridas las presas que chocan con la red. Ocasionalmente algunas redes presentan una estructura denominada estabilimento, que consiste en una o más líneas de seda que provienen del centro de la red o forman una espiral (Shear 1986). Además, en algunas especies, las líneas radiales del centro son removidas (como en *Tetragnatha*), o el centro puede estar cubierto por una fina capa de seda, y también puede presentar bandas en forma de zigzag (como en *Argiope*) (Foelix 1996), o tener una línea en el centro formada de desechos de presas (como en *Cyclosa*) (Chou et al 2005). Por otro lado las redes tridimensionales o irregulares son construidas por algunas arañas como en las familias Pholcidae, Theridiidae y Dyctinidae, estas redes están compuestas de líneas que se extienden en todas direcciones sin aparente orden (Shear 1986).

La alimentación de las arañas está integrada básicamente de insectos y otros artrópodos, llegando a matar más presas de las que en realidad consumen (Riechert

1999), ya sea porque las presas quedan atrapadas en la red y mueren en ella o bien, porque son aprovechadas por arañas cleptoparásitas (especies que roban alimento) (Wise 1993). También se sabe que algunas especies de arañas tejedoras tienden a capturar las presas más abundantes disponibles en su hábitat (Nentwig 1980), por lo que pueden contribuir a la reducción de las poblaciones de insectos fitófagos presentes en la mayoría de los ecosistemas (Wise 1993), con un impacto menor sobre los insectos benéficos (Ibarra-Núñez et al 2001), lo que las hace una herramienta útil para el manejo de plagas desde la perspectiva del control biológico (Riechert y Bishop 1990; Robinson y Robinson 1974).

Si bien la clasificación en gremios ayuda a entender la forma en que las arañas aprovechan los recursos, los trabajos etológicos sobre arañas no tejedoras indican que el comportamiento es una parte complementaria para entender la selección de presas (Kaspi 2000) y el control de plagas (Cheli et al 2006). En este contexto, es importante recalcar, que algunas especies de arañas tejedoras orbiculares han sido estudiadas, en particular, la forma en cómo capturan a sus presas, llegando a determinarse que los métodos de captura son más variables que en cualquier otro grupo de arañas (Foelix 1996). El patrón de comportamiento puede ser simple como en *Araneus diadematus* que presenta la siguiente secuencia: 1) localización de la presa, 2) acercamiento rápido a la presa, 3) inmovilización de la presa mediante la mordida o envoltura en seda y 4) transporte de la presa al refugio (Peters 1931, Peters 1933). Sin embargo, el patrón puede variar en función de la presa, por ejemplo, si ésta es muy pequeña, simplemente es tomada con los quelíceros (sin ser envuelta) y transportada al refugio, no así para las presas que pueden liberarse rápidamente (como los lepidópteros), las cuales son

mordidas inmediatamente por varios segundos o minutos; por otro lado, las presas agresivas (como las abejas) son envueltas primero y luego mordidas (Foelix 1996).

Tomando en cuenta el potencial depredador de las arañas y la escasez de estudios sobre su impacto en los insectos herbívoros dentro de los agroecosistemas, este trabajo se enfocó en analizar como las arañas tejedoras, de dos de los gremios más comunes en un cacaotal, seleccionan a sus presas de entre el conjunto de presas potenciales, y como su comportamiento depredador (y en consecuencia su impacto sobre las poblaciones de insectos herbívoros) se ve afectado por el tipo de presa con la que se encuentran.

HIPÓTESIS

- La composición y la frecuencia de las presas capturadas por cada especie de araña difiere de la composición y la frecuencia de las presas potenciales.
- Cada especie de araña captura un conjunto diferente de presas como consecuencia de una diferente utilización de los recursos de un mismo hábitat.
- El conjunto de presas capturadas, las correspondientes frecuencias relativas y las estrategias de ataque de las arañas de un mismo gremio, presentan mayores similitudes entre sí que con las especies de otro gremio.

OBJETIVOS

Objetivo general

Analizar como cuatro especies comunes de arañas tejedoras de redes, representantes de dos gremios distintos hacen uso de la gama de presas disponibles en un agroecosistema de cacao.

Objetivos particulares

- Determinar la gama de presas capturadas por cuatro especies de arañas tejedoras, comunes en follaje de cacao, analizando sus proporciones en la dieta de las arañas como su presencia en el hábitat (presas potenciales).
- Analizar las similitudes y diferencias en cuanto a composición, amplitud, traslape de dieta, preferencias alimenticias y estrategias de captura entre las especies de arañas y los gremios analizados.
- Analizar el impacto de depredación que ejercen las arañas sobre las presas registradas en la literatura como plagas del cacao.

MATERIALES Y METODOS

Zona de estudio

El estudio se llevó a cabo en el periodo de Enero a Junio del 2010 en el Rancho “San Antonio”, en el municipio de Huehuetán, Chiapas, el predio está conformado por una plantación de cacao de 13.6 ha que se encuentra a una altitud de 50 metros sobre el nivel del mar, en las coordenadas 14°59'51.67"N y 92°26'48.30"W (Figura 1).

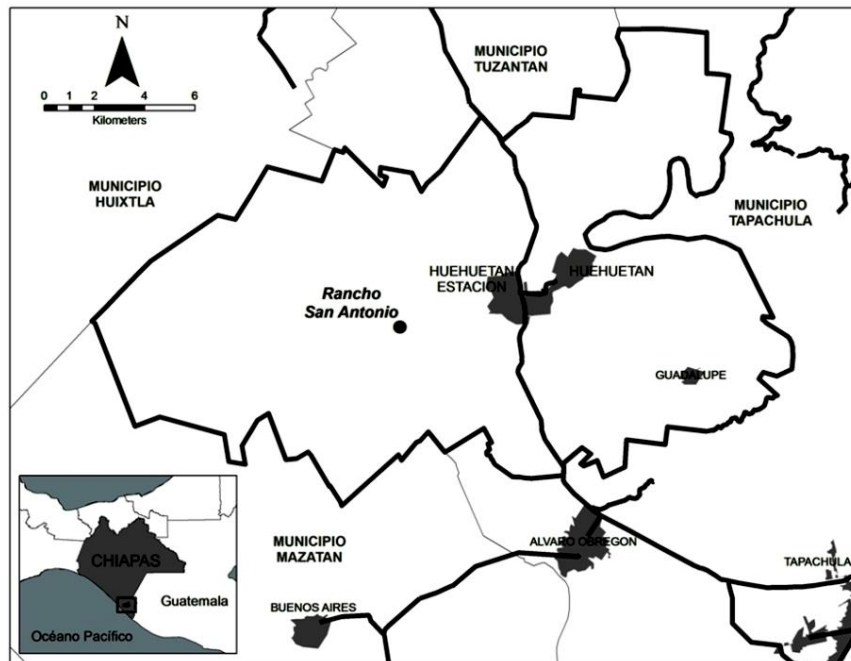


Figura 1. Ubicación del Rancho San Antonio, Municipio de Huehuetán, Chiapas.

El clima en esta región es del tipo Am(w)ig cálido húmedo tropical con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 28.4 °C y una precipitación anual de 2,326 mm. (INEGI 2010). El tipo de suelo es andosol y fluvisol (López-Báez et al. 1988). Aunque hoy en día el área tiene un uso agrícola, la vegetación original que dominó en esta región fue la selva mediana perennifolia (Rzedowski 1985, Miranda 1998). Dentro de la plantación, además de los árboles de cacao se encuentran árboles de sombra como

chicozapote (*Manilkara zapota* L.), mango (*Mangifera indica* L.), mamey (*Pouteria sapota* (Jacq.) H.E. Moore y Stearn) y palma de coco (*Cocos nucifera* L.). Entre las prácticas agrícolas empleadas en este lugar se incluye la aplicación de agroquímicos para control de plagas y enfermedades. Además se aplica cal como nutriente y como agente de desinfección al momento de realizar las podas, las cuales se realizan una o dos veces al año para mantener la altura del cacao a menos de 3 m, con el fin de facilitar la cosecha del fruto. La parcela cuenta con canales para riego rodado.

Selección de las especies de arañas estudiadas.

La selección de las especies de arañas se hizo de acuerdo a su abundancia en el agroecosistema, para lo cual consideramos el trabajo realizado por Ibarra et al (2004). Debido a que eran varias las especies que cumplían con este criterio, se tomó en cuenta que la especie de araña no se moviera constantemente de su microhábitat y permaneciera en el lugar donde construía su red, además de su abundancia durante el periodo de estudio (Enero-Junio) y el tipo de red que esta construía (tejedoras tridimensionales y orbiculares). De esta forma, se llegó a la selección de cuatro especies, que a continuación se describen.

- *Uloborus trilineatus* Keyserling, 1883 (Araneae: Uloboridae): La familia Uloboridae tiene una distribución cosmopolita, pero es más diversa en áreas tropicales, especialmente en la región Neotropical (Grismado 2008). Los integrantes de este grupo corresponden a arañas tejedoras de redes orbiculares, similares a las araneidas y a otras familias relacionadas, con la diferencia que la red es posicionada de manera horizontal (Figura 2C) y la seda adhesiva es del

tipo cribelada (constituida de múltiples fibras microscópicas) (Eberhard et al 2008). Los integrantes de ésta familia son únicos por carecer de glándulas venenosas (Foelix 1996, Kaston 1972). Además se distingue de otras por presentar un mechón de setas en el metatarso I, tener el abdomen de una forma oval con dos protuberancias en la parte dorsal y en reposo colocan el primer par de patas plegadas hacia adelante y las demás patas plegadas al cuerpo, tomando de esta manera una postura críptica (Opell y Eberhard 1984).

- *Cyclosa caroli* (Hentz 1850) (Araneidae): Las redes construidas por este género son orbiculares y posicionadas de forma vertical, usualmente están provistas de un estabilimento vertical en el centro de la red. (Eberhard et al. 2008, Foelix 1996, Kaston 1972) (Figura 2D). La araña se coloca en el centro del estabilimento, probablemente como un dispositivo de camuflaje (Levi 1977).
- *Chryso cambridgei* (Petrunkevitch, 1911) (Theridiidae): Esta especie teje una red irregular, sin embargo presenta un patrón más definido que otras especies de la misma familia. La red de esta araña suele estar ubicada en la vegetación entre la unión de dos hojas debajo de las cuales hace su refugio y la extiende apoyándose de las hojas cercanas (Eberhard et al. 2008) (Figura 2B).
- *Tidarren haemorrhoidale* (Bertkau 1880) (Theridiidae): Esta especie construye su red en un área abierta de la vegetación apoyándose de varias ramas, por lo que se observa un gran número de hilos que se extienden en todas direcciones sin

aparente regularidad, presentando usualmente su refugio formado por hojas secas o partes de insectos en el centro de la red (Eberhard et al. 2008) (Figura 2A).

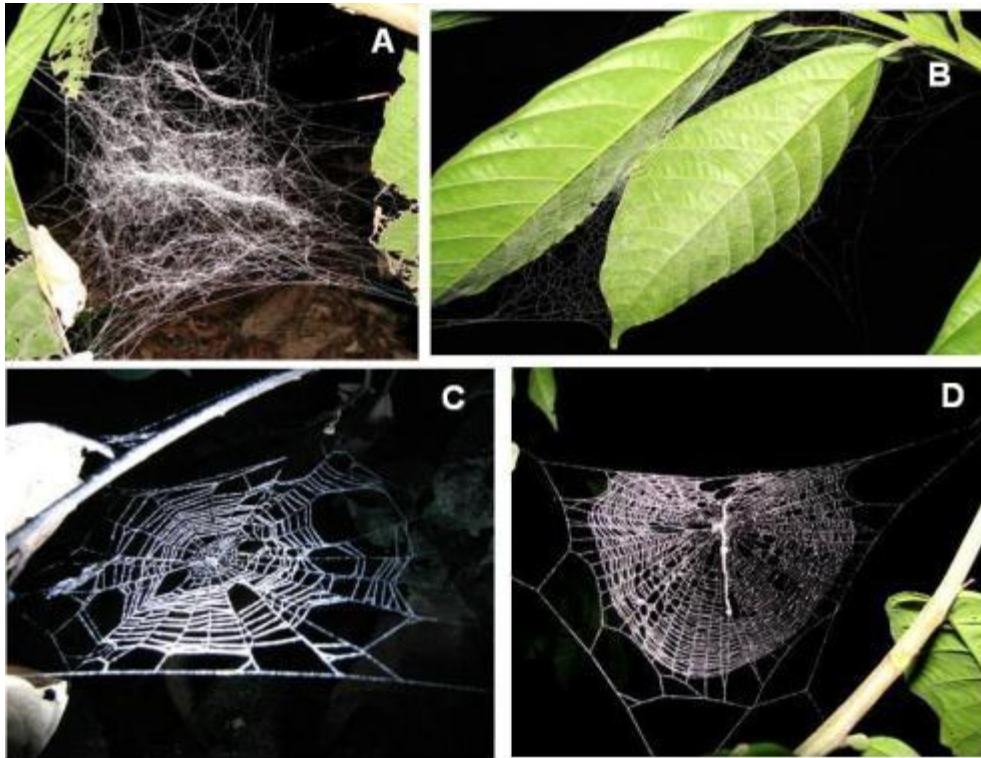


Figura 2. Redes de las especies estudiadas. A, *Tidarren haemorrhoidale*. B, *Chrysso cambridgei*. C, *Uloborus trilineatus*. D, *Cyclosa caroli*. Las redes A y B pertenecen al gremio de las tejedoras tridimensionales y las redes C y D al gremio de las tejedoras orbiculares.

Delimitación de parcelas de estudio.

A fin de obtener datos más precisos sobre la gama de presas que las arañas utilizan, además de las presas potenciales que existen en el agroecosistema, en el sitio de estudio se delimitaron cuatro parcelas de 50 x 50 m (1/4 ha), las cuales estaban

separadas entre sí por una distancia de 100 m. En cada una de las parcelas se realizaron tres tipos de métodos para la colecta de organismos y registro de datos: a) colecta de artrópodos con trampa Malaise, b) trampas de restos de presas, y c) observación in situ del comportamiento de caza. Dado los hábitos que tienen las arañas tejedoras, los muestreos se realizaron desde la parte más baja de la copa del árbol hasta un máximo de tres metros de altura.

Colecta de organismos y registro de datos.

a) Trampas Malaise

Estas trampas se usaron para determinar la gama de artrópodos que deambulan entre el follaje de los árboles y que por lo tanto constituyen las presas potenciales para las distintas especies de arañas. En cada una de las parcelas se colocó una trampa Malaise durante 10 semanas, la cual fue situada entre el follaje del cacao, tratando de ocupar sitios similares a que las araña ocupan para construir sus redes (Figura 3). La trampa fue revisada semanalmente, momento en el cual se renovó el líquido conservador (propilenglicol al 10% y agua jabonosa) del recipiente recolector y todo el material biológico fue depositado en contenedores de plástico con alcohol al 80%, etiquetado y llevado al laboratorio para su posterior separación e identificación a nivel de familia. Se elaboró un registro de los ejemplares recolectados y el material recuperado se depositó en la Colección de Insectos Asociados a Plantas Cultivadas en la Frontera Sur (ECO-TA-E).



Figura 3. Trampa Malaise colocada entre árboles de cacao.

b) Trampas de restos de presas

Este tipo de trampa se utilizó para determinar la gama de presas capturadas y consumidas por las cuatro especies de arañas, además que ayudó a estimar la frecuencia de consumo por cada tipo de presas. La trampa consistió en un recipiente de plástico de 20 cm de diámetro ubicado a 5 cm por debajo de la red de las arañas, la cual fue sujeta con ayuda de cuerdas a las ramas de los árboles. En el fondo del recipiente se colocó un líquido preservador de restos, que consistía en una mezcla de propilenglicol al 10% y agua jabonosa, formando una capa de 1 cm de profundidad (Figura 4). Cada semana se retiró el líquido preservador con los restos de las presas, los cuales se colocaron en un recipiente con alcohol al 80%. En cada servicio se renovó el líquido preservador y, de ser necesario, se reubicaron las trampas, en este último caso, cuando el ejemplar hubiera abandonado su red, por lo que se buscaba a otro ejemplar de la misma especie. En cada parcela se colocaron cinco trampas por especie de araña, haciendo un total de 80 trampas que fueron revisadas cada semana en toda la zona de estudio, durante un periodo de 10 semanas. Las presas recuperadas se

identificaron a nivel de familia, usando claves taxonómicas y mediante la comparación con especímenes depositados en la Colección de Insectos Asociados a Plantas Cultivadas en la Frontera Sur (ECO-TA-E). Finalmente, se elaboró un registro de los ejemplares recuperados con los siguientes datos: especie de araña y número de ejemplar, fecha de recuperación, número de parcela, identidad y cantidad de cada una de las presas asociadas y condición de las presas recuperadas. La condición de la presa se determinó en base al siguiente criterio: íntegra (con poco daño), deteriorada (conservando al menos todas las regiones de su cuerpo), y fragmentos (solo algunas partes sueltas).



Figura 4. Trampa de restos colocada debajo de una red orbicular de *Cyclosa caroli*.

c) Observación *in situ* del comportamiento de caza.

Para estudiar el comportamiento de caza se realizaron videograbaciones *in situ* en un horario entre las 8 de la mañana y las 2 de la tarde. Para registrar la reacción de las arañas frente a una presa, se dejó caer sobre su red distintos tipos de presas (en función del tamaño), determinando la estrategia de captura y la eficacia de captura entre las distintas presas ofrecidas. Para este fin se localizó un ejemplar de araña (de preferencia hembra adulta) de cada una de las especies. Para la selección de presas,

se realizaron muestreos con una manta y red de golpeo sobre el follaje de los árboles de cacao, seleccionando un ejemplar de la especie más común que se obtuvo de dicho muestreo (se seleccionaron, cuando fue posible, especies citadas como plagas de cacao). Se guardaron duplicados de los ejemplares usados como presas, conservándolos en viales con alcohol al 80%, para corroborar su identidad taxonómica.

La grabación de video se inició varios segundos antes de colocar la presa en la red y terminó en 10 minutos (en ocasiones antes, dependiendo del tiempo de la captura de la presa). Los eventos que se analizaron y se registraron durante las videograbaciones fueron:

1. tiempo transcurrido entre el primer contacto de la presa con la red y la primera reacción de la araña (latencia).
2. Tipo de reacción de la araña.
3. Tiempo transcurrido entre la primera reacción de la araña y el primer contacto de la araña con la presa (primer contacto).
4. Tipo de reacción al primer contacto de la araña con la presa.
5. Tiempo transcurrido entre la primera reacción de la araña con la presa y el aseguramiento de la misma (aseguramiento).

Las presas que no fueron aseguradas en los 10 minutos de observación se consideraron como *No capturadas*. Se realizaron 14 grabaciones por cada especie, en los que se efectuaron dos grabaciones por tipo de presa. Las videograbaciones se efectuaron entre el mes de febrero y mayo, realizando un total de 56 grabaciones.

Análisis de datos

De los datos obtenidos con las trampas Malaise y las trampas de restos de presas, se determinaron las frecuencias totales y relativas de las familias registradas en cada una de ellas. Con esta información se calculó la amplitud de dieta de cada especie de araña mediante el Índice de Hulbert (1987, citado en Krebs 1999):

$$B' = 1 / \sum (p_j^2 / a_j)$$

Donde:

B' = Índice de amplitud de Hulbert

p_j = proporción de individuos de cada tipo de presa j capturados por la araña

($\sum p_j = 1.0$)

a_j = proporción de individuos de cada tipo de presa j en las trampas Malaise ($\sum a_j = 1.0$)

Una vez calculada la amplitud de dieta para cada una de las especies de arañas, los resultados fueron estandarizados con la forma propuesta por Hulbert (1987, citado en Krebs 1999).

$$B'_A = \frac{B' - a_{\min}}{1 - a_{\min}}$$

Donde:

B'_A = Índice estandarizado de Amplitud de Hulbert

B' = Índice de amplitud de Hulbert

a_{\min} = proporción más pequeña observada de todos los recursos (a_j mínimo)

Para determinar el grado de traslape de dieta entre las especies de arañas, se usó el Índice de Sørensen para el traslape con respecto a los tipos de presas encontradas (traslape cualitativo) (Magurran 1988) y el Índice simplificado de Morisita para el traslape considerando las frecuencias de cada tipo de presas capturadas (traslape cuantitativo) (Krebs 1999). Las fórmulas respectivas son las siguientes:

$$C_s = \frac{2a}{2a + b + c}$$

Donde:

C_s = Índice de Sørensen

a = número de presas en común entre las dos especies

b = número de presas capturadas por la especie b

c = número de presas capturadas por la especie c

$$Ch = \frac{2 \sum_i^n p_{ij} p_{ik}}{\sum_i^n p_{ij}^2 + \sum_i^n p_{ik}^2}$$

Donde:

Ch = Índice simplificado de Morisita

p_{ij} = proporción del recurso i del total del recurso usado por la especie j

p_{ik} = proporción del recurso i del total del recurso usado por la especie k

n = número total de recurso

A fin de obtener una mejor perspectiva de los resultados obtenidos con el Índice de Sørensen y el Índice de Morisita, se realizó un Análisis de Agrupamiento (Cluster Analysis) usando para ello la técnica de agrupamiento por ligamiento promedio no ponderado (UPGMA).

Para determinar si las arañas seleccionan a sus presas al azar se realizó una prueba G para comparar las proporciones en que las presas son consumidas *versus* las proporciones en que las presas se encuentran disponibles en el cacaotal (datos de las trampas Malaise) (Krebs 1999).

$$X^2 = 2 \sum_{i=1}^n \left[u_i \ln \left(\frac{u_i}{UP_i} \right) \right]$$

Donde:

X^2 = valor de Chi cuadrada con (n-1) grados de libertad (Ho: selección aleatoria)

U_i = número de observaciones usando el recurso i .

UP_i = número total de observaciones del uso = $\sum u_i$

n = número de categorías de recursos

Para determinar el nivel de depredación sobre cada tipo de presa, se calculó la tasa de forrajeo propuesta por Savage (1931, citado en Krebs 1999) y el Índice de selección de Ivlev (1961, citado en Jacobs 1974). La tasa de forrajeo puede ir de 0 a ∞ , con los valores arriba de 1.0 indicando sobre-depredación (con respecto a las proporciones ambientales) y los valores debajo de 1.0 indicando sub-depredación.

$$w_i = o_i / p_i$$

Donde:

w_i = tasa de forrajeo de la especie i

o_i = proporción o porcentaje de la especie i en la dieta

p_i = proporción o porcentaje de la especie i disponible en el ambiente

Por su parte, el Índice de selección de Ivlev varía de -1.0 a +1.0, donde los valores positivos indican sobre-depredación (con respecto a la proporción disponible) y los valores negativos sub-depredación.

$$E = \frac{P_i - P_j}{P_i + P_j}$$

Donde:

E = Índice de selección de Ivlev

P_i = proporción de un tipo de presa en la dieta de la araña

P_j = proporción del mismo tipo de presa en el ambiente

El rango del Índice de Ivlev permite hacer una clasificación de los valores en cinco categorías, las cuales serán útiles para el análisis de los datos obtenidos, y entender el nivel de depredación que ejercen estas especies de arañas. Las categorías designadas fueron las siguientes: valores mayores o iguales a 0.601 indican alta sobre-depredación, valores entre 0.201 y 0.600 indican sobre-depredación media o moderada,

valores entre -0.200 y 0.200 indican nula o poca diferencia con relación a la disponibilidad ambiental, valores entre -0.201 a -0.600 indican sub-depredación media o moderada, y menores o iguales a -0.601 indican alta sub-depredación.

Finalmente, los datos obtenidos en cada una de las secuencias observadas en las videograbaciones, fueron analizadas con la prueba estadística Chi-cuadrada de bondad de ajuste (prueba G), con el fin de determinar si existen diferencias entre los tiempos registrados para cada tipo de presa en una misma especie de araña. Así mismo, se calculó la media de las unidades de comportamiento que no presentaron diferencias significativas para su posterior comparación (por medio de la prueba G) con los resultados obtenidos con el resto de las especies estudiadas, haciendo hincapié en el tipo de presa que se les ofreció. Adicionalmente, a partir de los registros de comportamiento se elaboraron etogramas para cada especie, remarcando en ellas su reacción cuando se le ofrecía diferentes presas.

RESULTADOS

Espectro de presas potenciales

Se registró un total de 5,779 ejemplares correspondientes a 17 órdenes y 140 familias de artrópodos que en su mayoría fueron insectos (incluyendo 17 ejemplares no identificados por encontrarse en estado juvenil), siendo Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera los más representativos, con un 64.09%, 14.44% y 10.24% respectivamente del total de las muestras, en menor grado fueron del orden Psocoptera, Coleoptera y Hemiptera con un 9.38% en conjunto (Figura 5). Las familias más abundantes (> 2%) (Chen y Tso 2004, Toti et al 2000) fueron Chironomidae,

Cecidomyiidae, Ceratopogonidae, Formicidae, Tipulidae, Dolichopodidae, Lepidopsocidae, Vespidae, Sciaridae y Psychodidae las cuales ocuparon el 80.95% del total de presas potenciales (Cuadro 1), dentro de este grupo las familias Chironomidae, Cecidomyiidae, Ceratopogonidae y Formicidae obtuvieron los valores más altos (> 9%). De las familias capturadas, únicamente Aphididae, Cercopidae, Scolytidae, Noctuidae, Formicidae y Chysomelidae tienen especies que son importantes plagas del cacao, destacando Formicidae por su abundancia en los muestreos.

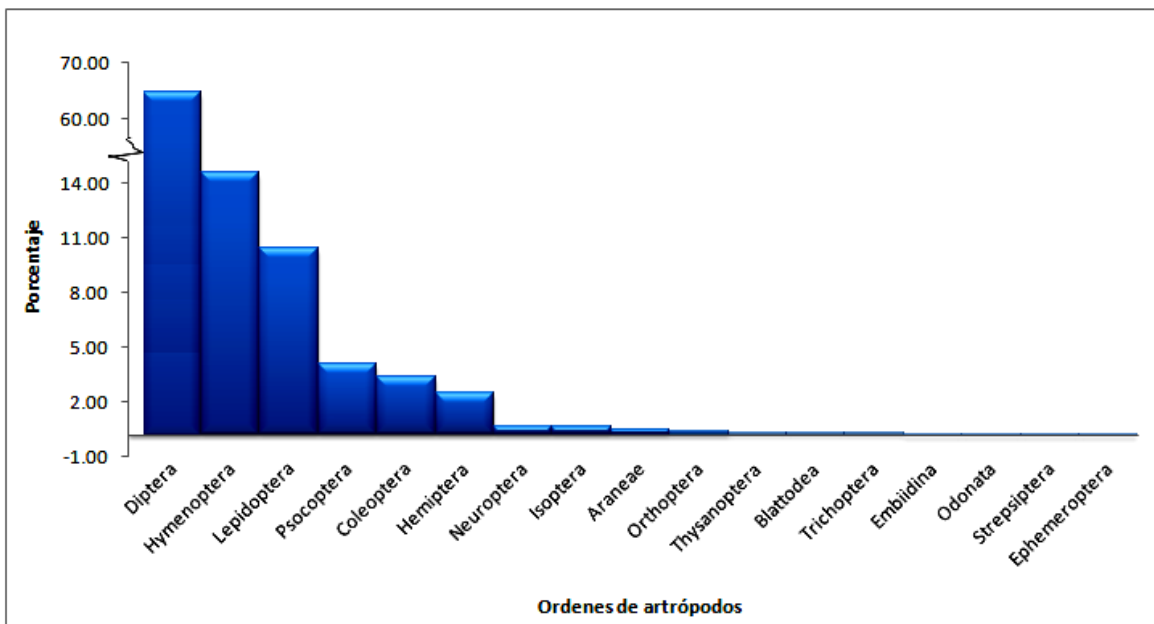


Figura 5. Porcentaje de órdenes de artrópodos capturados con trampa Malaise.

Trampas de restos

Se obtuvo un total de 1,330 ejemplares de presas (incluyendo los no determinados por estar muy deteriorados) pertenecientes a 16 órdenes y 71 familias de artrópodos (Sin incluir los no determinados), de los cuales 1129 (84.88%) correspondieron a Hymenoptera (35.7%), Coleoptera (19.1%), Diptera (11.2%), Hemiptera (11.5%),

Psocoptera (2.4%), Isoptera (1.7%), Lepidoptera (1.7%) y Araneae (1.6%). Cabe mencionar que las cuatro especies de arañas presentaron un porcentaje similar de presas con respecto al total de presas recuperadas (*C. caroli* con 26.39%, *T. haemorrhoidale* con 25.71%, *U. trilineatus* con 25.11% y *C. cambridgei* con 22.78%). En cuanto a la condición de las presas, el 84.74% de las presas se encontraron como restos, el 9.32% como deterioradas y solo el 6% de las presas se encontraron de manera completa. La figura 6 muestra la proporción correspondiente a cada especie de araña.

La proporción de familias encontradas como presas varió para cada especie de araña (Cuadro 1), pero cabe destacar que las cuatro especies tuvieron como principal presa a la familia Formicidae (Hymenoptera). También destacan entre las principales presas (> 2%) para *C. cambridgei*, *T. haemorrhoidale* y *U. trilineatus* las familias Elateridae (Coleoptera) y Vespidae (Hymenoptera), para las dos especies de tejedoras irregulares Cicadellidae, Cixidae y Pentatomidae (Hemiptera), para las dos especies de tejedoras orbiculares Scolytidae (Coleoptera) y Tipulidae (Diptera), para *C. caroli* la familia Termitidae (Isoptera), y para *T. haemorrhoidale* las familias Blattidae (Blattodea) y Dolichopodidae (Diptera) (Cuadro 1).

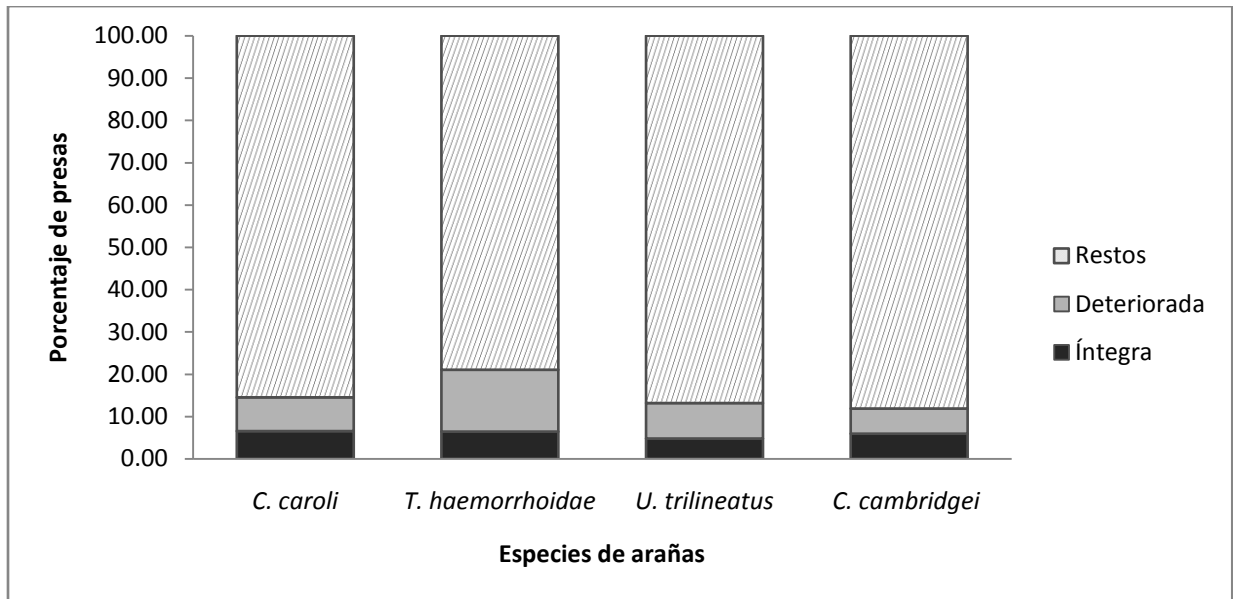


Figura 6. Condición de las presas capturadas para cada especie de araña

El número y frecuencia de familias encontradas como presas varió para cada especie de araña (Cuadro 1), aunque cabe destacar que la familia Formicidae (Hymenoptera) fue la principal presa para las cuatro especies de arañas. Mientras que Elateridae (Coleoptera) y Vespidae (Hymenoptera) fueron las familias más representadas (> 2%) como presas de *C. cambridgei*, *T. haemorrhoidae* y *U. trilineatus*. Para el caso de los gremios, las arañas tejedoras irregulares mostraron buena representatividad en las familias Cicadellidae, Cixidae y Pentatomidae (Hemiptera), mientras que en las especies tejedoras orbiculares, Scolytidae (Coleoptera) y Tipulidae (Diptera) fueron las más sobresalientes (Cuadro 1).

Cuadro 1. Porcentaje registrado de las familias de presas potenciales y de las presas capturadas por las cuatro especies de arañas. ND, no determinados.

ORDEN	FAMILIA	MALAISE	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	<i>Chryso</i>	<i>Tidarren</i>
Diptera	Chironomidae	20.97	1.42	1.80	0.33	0.58
	Cecidomyiidae	13.55	0.28	0.90	0.66	1.46
	Ceratopogonidae	11.07	0.28	0.30	0.33	
Hymenoptera	Formicidae	9.81	13.39	26.35	16.50	37.13
Lepidoptera	ND	6.68	1.99	2.40	0.99	1.46
Diptera	Tipulidae	5.57	2.85	2.10	1.32	1.75
	Dolichopodidae	3.20	0.28	1.50	0.33	2.34
Psocoptera	Lepidopsocidae	2.94	0.57	0.30	0.99	
Hymenoptera	Vespidae	2.47		2.10	3.30	3.80
Diptera	Sciaridae	2.42		0.30	0.33	
	Psychodidae	2.25		0.30	0.33	
	Culicidae	1.47		0.60	0.33	
Hemiptera	Cicadellidae	1.26	1.42	0.30	4.62	2.63
Diptera	Phoridae	1.19	1.14	1.50		
Lepidoptera	Cosmopterigidae	1.00				
Hemiptera	Cixiidae	0.67	0.85		14.19	3.22
Diptera	Mycetophilidae	0.59		0.30		
	Asilidae	0.59				
Lepidoptera	Tineidae	0.55				
Coleoptera	Elateridae	0.54	0.28	2.10	3.30	3.22
	Ptilodactylidae	0.50	0.28	0.30	0.66	
Psocoptera	Epipsocidae	0.43			0.33	0.29
Hymenoptera	Rhopalosomatidae	0.43				
Lepidoptera	Gelechiidae	0.42				
Coleoptera	Chrysomelidae	0.40	0.28		0.99	0.88
Neuroptera	Hemerobiidae	0.40			0.33	0.58
Hymenoptera	Apidae	0.35			0.33	
Diptera	Scatopsidae	0.31				
Coleoptera	Lampyridae	0.29			0.33	
	Coccinellidae	0.29		0.60		
Lepidoptera	Thyrididae	0.29				
Coleoptera	Cerambycidae	0.26	0.28			0.29
Hymenoptera	Ichneumonidae	0.24				0.58
Isoptera	Kalotermitidae	0.22				
	Termitidae	0.21	3.13			0.29

Cuadro 1. Continuación. Porcentaje registrado de las familias de presas potenciales y de las presas capturadas por las cuatro especies de arañas.

ORDEN	FAMILIA	MALAISE	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	<i>Chryso</i>	<i>Tidarren</i>
Coleoptera	Curculionidae	0.19		0.30	0.66	0.88
Hymenoptera	Bethylidae	0.19		0.30	0.33	0.29
Diptera	Stratiomyidae	0.19		0.30		0.29
Hymenoptera	Sphecidae	0.19				
Lepidoptera	Gracillariidae	0.19				
Psocoptera	Pachytroctidae	0.19				
Lepidoptera	Heliozelidae	0.17				
	Peleopodidae	0.17				
	Tortricidae	0.17				
Coleoptera	Scarabaeidae	0.16			0.33	
Diptera	Simuliidae	0.16				
Hymenoptera	Ceraphronidae	0.16				
Orthoptera	Gryllidae	0.16				
Coleoptera	Staphylinidae	0.14	1.14	0.30	0.66	0.29
Hymenoptera	Braconidae	0.14		1.20		0.29
Lepidoptera	Pyralidae	0.14				
Psocoptera	Psyllipsocidae	0.12	0.57			
Diptera	Muscidae	0.10		0.60		
Thysanoptera	Phlaeothripidae	0.10	0.28	0.30		
Lepidoptera	Hepialidae	0.10				
	Pterophoridae	0.10				
Araneae	Salticidae	0.09		0.30	0.66	0.58
Hemiptera	Membracidae	0.09			0.33	0.58
Hymenoptera	Chalcididae	0.09			0.66	
Blattodea	Blattellidae	0.09				
Araneae	ND	0.07		1.20	1.65	1.17
Coleoptera	Mordellidae	0.07	0.28		0.33	0.58
Psocoptera	Hemipsocidae	0.07		0.30		0.29
Neuroptera	Chrysopidae	0.07			0.33	
Coleoptera	Carabidae	0.07				
	Cleridae	0.07				
Hymenoptera	Eupelmidae	0.07				
Lepidoptera	Oecophoridae	0.07				
Araneae	Anyphaenidae	0.05				
Coleoptera	Alleculidae	0.05				
Diptera	Chloropidae	0.05				
	Piophilidae	0.05				

Cuadro 1. Continuación. Porcentaje registrado de las familias de presas potenciales y de las presas capturadas por las cuatro especies de arañas.

ORDEN	FAMILIA	MALAISE	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	<i>Chryso</i>	<i>Tidarren</i>
Embiidina	Oligotomidae	0.05				
Hymenoptera	Mymaridae	0.05				
Trichoptera	Hydropsychidae	0.05				
Hemiptera	Pentatomidae	0.03	0.28	0.90	2.97	2.05
	Flatidae	0.03		0.30	0.33	0.29
Neuroptera	Myrmeleontidae	0.03		0.30		0.29
Psocoptera	Archipsocidae	0.03	0.28		0.66	
	Psocidae	0.03			0.33	
Diptera	Pipunculidae	0.03		0.30		
Hymenoptera	Evanidae	0.03	0.28			
Araneae	Corinnidae	0.03				
	Gnaphosidae	0.03				
Coleoptera	Tenebrionidae	0.03				
Diptera	Anisopodidae	0.03				
	Curtonotidae	0.03				
	Otitidae	0.03				
	Ptychopteridae	0.03				
	Sciomyzidae	0.03				
	Tephritidae	0.03				
	Trioxscelididae	0.03				
Hemiptera	Cercopidae	0.03				
	Coreidae	0.03				
	Margarodidae	0.03				
	Psyllidae	0.03				
Hymenoptera	Scelionidae	0.03				
	Xiphydriidae	0.03				
Lepidoptera	Arctiidae	0.03				
	Noctuidae	0.03				
	Nymphalidae	0.03				
	Sesiidae	0.03				
Psocoptera	Pseudocaeciliidae	0.03				
	Ptiloneuridae	0.03				
Blattodea	Blattidae	0.02	0.57	1.20	0.66	2.05
Hemiptera	Aphididae	0.02	1.71	0.30	0.66	1.17
Psocoptera	ND	0.02	1.14	1.50	1.32	0.88
Coleoptera	Scolytidae	0.02	12.25	6.89	0.99	0.58
Isoptera	Hodotermitidae	0.02				0.29

Cuadro 1. Continuación. Porcentaje registrado de las familias de presas potenciales y de las presas capturadas por las cuatro especies de arañas.

ORDEN	FAMILIA	MALAISE	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	<i>Chryso</i>	<i>Tidarren</i>
Orthoptera	Acrididae	0.02		0.30		
Hymenoptera	Stephanidae	0.02	0.28			
Araneae	Sparassidae	0.02				
Coleoptera	Anthribidae	0.02				
	Brentidae	0.02				
	Bruchidae	0.02				
	Cantharidae	0.02				
	Corylophidae	0.02				
	Orsodacnidae	0.02				
Diptera	Diopsidae	0.02				
	Rhagionidae	0.02				
	Syrphidae	0.02				
	Tachinidae	0.02				
	Therevidae	0.02				
Ephemeroptera	Caenidae	0.02				
Hemiptera	Cicadidae	0.02				
	Reduviidae	0.02				
Hymenoptera	Encyrtidae	0.02				
	Leucospidae	0.02				
	Perilampidae	0.02				
	Proctotrupidae	0.02				
	Tetracampidae	0.02				
	Tiphiidae	0.02				
	Trichogrammatidae	0.02				
Isoptera	Rhinotermitidae	0.02				
Lepidoptera	Lyoniidae	0.02				
	Micropterygidae	0.02				
Odonata	Coenagrionidae	0.02				
Orthoptera	Tridactylidae	0.02				
Strepsiptera	Halictophagidae	0.02				
Trichoptera	Hydroptilidae	0.02				
Coleoptera	ND		6.84	7.49	10.56	10.23
ND	ND		15.67	13.77	9.57	4.68
Hymenoptera	ND		16.81	7.49	7.26	2.63
Hemiptera	ND		1.71	0.30	2.97	2.63
Diptera	ND		5.13	7.49	1.65	2.34
Orthoptera	ND		0.28		0.33	0.58

Cuadro 1. Continuación. Porcentaje registrado de las familias de presas potenciales y de las presas capturadas por las cuatro especies de arañas.

ORDEN	FAMILIA	MALAISE	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	<i>Chryso</i>	<i>Tidarren</i>
Blattodea	ND					0.58
Hymenoptera	Pompilidae					0.58
Pseudoscorpiones	ND					0.58
Araneae	Theridiidae			0.30	0.33	0.29
Coleoptera	Bostrichidae				0.33	0.29
Thysanoptera	Heterothripidae		1.14	1.20		0.29
Embiidina	ND					0.29
Hemiptera	Hidrometridae					0.29
Psocoptera	Prionoglaridae					0.29
Araneae	Selenopidae				0.33	
Coleoptera	Cicindelidae				0.33	
Diptera	Chaoboridae				0.33	
Hemiptera	Hydrometridae				0.33	
	Lygaeidae				0.33	
Hymenoptera	Megaspilidae				0.33	
Mantodea	Mantidae				0.33	
Ephemeroptera	ND		0.28	0.30		
Diptera	Keroplastidae			0.30		
Orthoptera	Tettigoniidae			0.30		
Isoptera	ND		2.85			
Thysanoptera	ND		0.85			
Hymenoptera	Aphelinidae		0.28			
Pseudoescorpiones	ND		0.28			

Amplitud de dieta

Para el cálculo de amplitud de dieta no se incluyeron los ejemplares que no pudieron ser determinados a familia (ND) a fin de no incrementar artificialmente el valor de este indicador, ya que posiblemente esos ejemplares pertenecen a alguna de las familias que sí se determinaron, pero no fue posible precisar a cuales. Tampoco se incluyeron las familias que se encontraron dentro de las muestras de restos de presas de alguna

de las cuatro especies de arañas y que no se encontraron en las trampas malaise (presas potenciales).

El número de familias registradas como presas para cada especie de araña fue distinto: 45 para *C. cambridgei*, 37 para *T. haemorrhoidale*, 38 para *U. trilineatus*, y 28 para *C. caroli*. La amplitud de dieta calculada y estandarizada para *T. haemorrhoidale* fue mayor ($B'_A=0.146$) que la amplitud obtenida para *C. cambridgei* ($B'_A= 0.129$), *U. trilineatus* ($B'_A= 0.033$) y *C. caroli* ($B'_A= 0.011$). De 138 (100%) familias encontradas en malaise, *C. cambridgei* capturó el 25.36% de esas familias, *U. trilineatus* el 23.91%, *T. haemorrhoidale* el 21.01% y *C. caroli* el 18.11%, sin incluir a las familias capturadas por las arañas y que no fueron colectadas con malaise.

Traslape de dieta

Los ejemplares no determinados a familia no fueron incluidos en el cálculo de los valores para el traslape de dieta (Cuadro 2). Los resultados obtenidos del índice de Sørensen y el análisis de agrupamiento (Figura 7a) indicaron que el mayor traslape en composición de grupos de presas se observó entre las especies del gremio de las tejedoras irregulares *T. haemorrhoidale* y *C. cambridgei*, por otro lado, no ocurrió algo similar entre las especies del otro gremio. Para el traslape de dieta cuantitativo y su análisis de agrupamiento (Figura 7b) los valores más altos fueron el de *U. trilineatus* con *T. haemorrhoidale* y el de *U. trilineatus* con *C. caroli*. (Cuadro 2). Dos especies, *C. cambridgei* y *C. caroli*, tuvieron su mayor traslape de dieta con la otra especie de su mismo gremio, pero las otras dos especies, *T. haemorrhoidale* y *U. trilineatus*

(perteneciendo a gremios diferentes) tuvieron su mayor traslape entre sí, aunque en segundo lugar con la otra especie de su mismo gremio.

Cuadro 2. Traslape de dieta cualitativo (índice de Sørensen, parte superior derecha de la diagonal) y cuantitativo (índice simplificado de Morisita, parte inferior izquierda de la diagonal) entre cada par de especies de arañas.

	<i>C. cambridgei</i>	<i>T. haemorrhoidale</i>	<i>C. caroli</i>	<i>U. trilineatus</i>
<i>C. cambridgei</i>		0.634	0.521	0.578
<i>T. haemorrhoidale</i>	0.7575		0.554	0.613
<i>C. caroli</i>	0.5928	0.7047		0.545
<i>U. trilineatus</i>	0.7022	0.9563	0.8474	

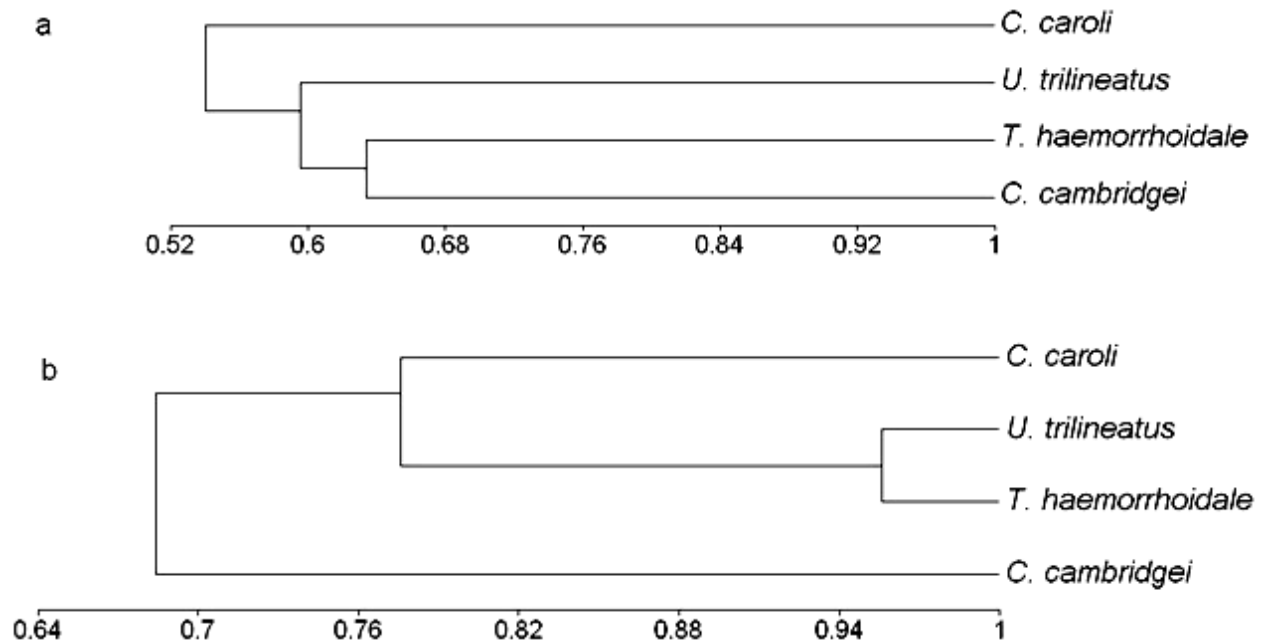


Figura 7. Análisis de agrupamiento de los datos obtenidos mediante el índice de Sørensen (a) para determinar el traslape de dietas y el índice simplificado de Morisita (b) para determinar el traslape de dietas.

Preferencias alimenticias

Los ejemplares no determinados a nivel de familia no fueron incluidos en los cálculos de preferencias alimenticias; así mismo, las familias que solo se registraron en las trampas de restos de presas y que no se encontraron en Malaise fueron excluidas de los análisis. Los valores obtenidos de la prueba G fueron altamente significativos para las cuatro especies de arañas (*C. cambridgei*, $G = 1160.676$, $gl = 35$, $P = 4.39E-221$; *T. haemorrhoidale* $G = 1571.399$, $gl = 29$, $P = 0.00$; *C. caroli* $G = 997.91$, $gl = 27$, $P = 6.457E-193$; *U. trilineatus* $G = 1296.859$, $gl = 33$, $P = 1.86E-251$), indicando que las presas no están siendo capturadas de manera proporcional a su abundancia ambiental (malaise).

El Índice de Savage y el Índice de Ivlev indicaron que a nivel de orden, *T. haemorrhoidale* sobre-depreda 10 órdenes, mientras que *C. caroli* a 8 y *C. cambridgei* junto con *U. trilineatus* sobre-depreda a 7 órdenes. Los órdenes de presas preferidos por las cuatro especies de arañas son Blattodea, Hymenoptera, Coleoptera y Orthoptera. Además, las tejedoras irregulares coinciden en la sobre-depredación del orden Neuroptera, mientras que las tejedoras orbiculares coinciden en sobre-depredar el orden Ephemeroptera (Cuadro 3).

Cuadro 3. Nivel de depredación obtenido mediante el Índice de Savage y el Índice de Ivlev para los órdenes de presas capturados (* Ordenes sobre-depredados).

Orden	Tejedoras irregulares				Tejedoras orbiculares			
	<i>Chrysso</i> Wi	<i>Chrysso</i> E Ivlev	<i>Tidarren</i> Wi	<i>Tidarren</i> E Ivlev	<i>Cyclosa</i> Wi	<i>Cyclosa</i> E Ivlev	<i>Uloborus</i> Wi	<i>Uloborus</i> E Ivlev
Araneae	10.10*	0.82*	6.96*	0.75*	0.00	-1.00	6.11*	0.72*
Blattodea	6.36*	0.73*	25.35*	0.92*	5.49*	0.69*	11.53*	0.84*
Coleoptera	6.12*	0.72*	5.42*	0.69*	6.80*	0.74*	5.64*	0.70*
Diptera	0.09	-0.83	0.14	-0.76	0.18	-0.70	0.29	-0.55
Embiidina	0.00	-1.00	5.63*	0.70*	0.00	-1.00	0.00	-1.00
Ephemeroptera	0.00	-1.00	0.00	-1.00	16.46*	0.89*	17.30*	0.89*
Hemiptera	11.70*	0.84*	5.63*	0.70*	2.62*	0.45*	0.92	-0.04
Hymenoptera	1.99*	0.33*	3.14*	0.52*	2.15*	0.37*	2.59*	0.44*
Isoptera	0.00	-1.00	1.25*	0.11	12.81*	0.86*	0.00	-1.00
Lepidoptera	0.10	-0.82	0.14	-0.75	0.19	-0.67	0.23	-0.62
Neuroptera	1.32*	0.14	1.75*	0.27*	0.00	-1.00	0.60	-0.25
Odonata	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00
Orthoptera	1.73*	0.27*	3.07*	0.51*	1.50*	0.20	3.15*	0.52*
Psocoptera	0.93	-0.04	0.45	-0.38	0.66	-0.21	0.54	-0.30
Strepsiptera	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00
Thysanoptera	0.00	-1.00	2.82*	0.48*	21.95*	0.91*	14.42*	0.87*
Trichoptera	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00	0.00	-1.00

Se encontró que las cuatro especies de arañas ejercen una sobre-depredación (moderada y/o alta) sobre las familias Scolytidae, Pentatomidae, Curculionidae, Staphylinidae, Blattidae y Aphididae que son consideradas de importancia económica para el cacao. A nivel de los gremios, *C. cambridgei* y *T. haemorrhoidale* (arañas tejedoras irregulares) tuvieron una alta y media sobre-depredación sobre Cixiidae, Membracidae, Cicadellidae y Chrysomelidae, lo cual no sucedió con las arañas del otro gremio. Para el caso particular de *C. cambridgei*, esta presentó alta y moderada sobre-depredación hacia las familias Chalcididae, Chrysopidae, Psocidae, y Scarabaeidae,

mientras que *T. haemorrhoidale* mostró este comportamiento sobre Hodotermitidae, Ichneumonidae y Vespidae. El gremio de arañas tejedoras orbiculares (*C. caroli* y *U. trilineatus*) solo compartió una moderada sobre-depredación con la familia Phlaeothripidae; de manera exclusiva *C. caroli* presentó una alta sobre-depredación por las familias Stephanidae, Termitidae, Evanidae y Psillipsocidae, mientras que *U. trilineatus* mostró una sobre-depredación (moderada y/o alta) hacia las familias Acrididae, Pipunculidae, Muscidae, Coccinellidae y Stratiomyidae (Cuadro 4).

Cuadro 4. Familias de presas capturadas por las cuatro especies de arañas y su nivel de depredación de acuerdo al Índice de Savage y el Índice de Ivlev. ‡, sobre-depredación alta; +, sobre-depredación media; ≈, depredación no muy diferente de la disponibilidad ambiental; -, sub-depredación media; <, sub-depredación alta.

Orden	Familia	<i>C. cambridgei</i>		<i>T. haemorrhoidale</i>		<i>C. caroli</i>		<i>U. trilineatus</i>	
		Wi Savage	E Ivlev/nivel	Wi Savage	E Ivlev/nivel	Wi Savage	E Ivlev/nivel	Wi Savage	E Ivlev/nivel
Araneae	Salticidae	7.63	0.768 ‡	6.76	0.742 ‡			3.46	0.552 +
Blattodea	Blattidae	38.15	0.949 ‡	118.28	0.983 ‡	32.93	0.941 ‡	69.21	0.972 ‡
Coleoptera	Cerambycidae			1.13	0.059 ≈	1.10	0.047 ≈		
	Chrysomelidae	2.49	0.427 +	2.20	0.376 +	0.72	-0.166 ≈		
	Coccinellidae							2.04	0.341 +
	Curculionidae	3.47	0.552 +	4.61	0.643 ‡			1.57	0.223 +
	Elateridae	6.15	0.720 ‡	6.00	0.714 ‡	0.53	-0.306 -	3.91	0.592 +
	Lampyridae	1.12	0.057 ≈						
	Mordellidae	4.77	0.653 ‡	8.45	0.788 ‡	4.12	0.609 ‡		
	Ptilodactylidae	1.32	0.136 ≈			0.57	-0.276 -	0.60	-0.253 -
	Scarabaeidae	2.12	0.359 +						
	Scolytidae	57.22	0.966 ‡	33.80	0.943 ‡	707.97	0.997 ‡	397.96	0.995 ‡
	Staphylinidae	4.77	0.653 ‡	2.11	0.357 +	8.23	0.783 ‡	2.16	0.368 +
Diptera	Cecidomyiidae	0.05	-0.907 <	0.11	-0.805 <	0.02	-0.959 <	0.07	-0.876 <
	Ceratopogonidae	0.03	-0.942 <			0.03	-0.950 <	0.03	-0.947 <
	Chironomidae	0.02	-0.969 <	0.03	-0.946 <	0.07	-0.873 <	0.09	-0.842 <
	Culicidae	0.22	-0.633 <					0.41	-0.421 -
	Dolichopodidae	0.10	-0.813 <	0.73	-0.156 ≈	0.09	-0.837 <	0.47	-0.363 -
	Muscidae							5.77	0.704 ‡
	Mycetophilidae							0.51	-0.325 -
	Phoridae					0.95	-0.023 ≈	1.25	0.113 ≈
	Pipunculidae							8.65	0.793 ‡
	Psychodidae	0.15	-0.744 <					0.13	-0.765 <
	Sciaridae	0.14	-0.760 <					0.12	-0.780 <
	Stratiomyidae							1.57	0.223 +
	Tipulidae	0.24	-0.617 <	0.31	-0.521 -	0.51	-0.323 -	0.38	-0.453 -
Hemiptera	Aphididae	38.15	0.949 ‡	67.59	0.971 ‡	98.79	0.980 ‡	17.30	0.891 ‡
	Cicadellidae	3.66	0.571 +	2.08	0.351 +	1.13	0.060 ≈	0.24	-0.617 <
	Cixiidae	21.03	0.909 ‡	4.77	0.653 ‡	1.27	0.118 ≈		
	Flatidae	9.54	0.810 ‡	8.45	0.788 ‡			8.65	0.793 ‡

Cuadro 4. Continuación. Familias de presas capturadas por las cuatro especies de arañas y su nivel de depredación. ‡, sobre-depredación alta; +, sobre-depredación media; ≈, depredación no muy diferente de la disponibilidad ambiental; -, sub-depredación media; <, sub-depredación alta.

Orden	Familia	<i>C. cambridgei</i>		<i>T. haemorrhoidale</i>		<i>C. caroli</i>		<i>U. trilineatus</i>	
		Wi savage	E lvlev/ nivel	Wi savage	E lvlev/ nivel	Wi savage	E lvlev/ nivel	Wi savage	E lvlev/ nivel
Hemiptera	Membracidae	3.81	0.585 +	6.76	0.742 ‡				
	Pentatomidae	85.83	0.977 ‡	59.14	0.967 ‡	8.23	0.783 ‡	25.95	0.926 ‡
Hymenoptera	Apidae	0.95	-0.024 ≈						
	Bethylidae	1.73	0.268 +	1.54	0.211 +			1.57	0.223 +
	Braconidae			2.11	0.357 +			8.65	0.793 ‡
	Chalcididae	7.63	0.768 ‡						
	Evanidae					8.23	0.783 ‡		
	Formicidae	1.68	0.254 +	3.78	0.582 +	1.36	0.154 ≈	2.69	0.457 +
	Ichneumonidae			2.41	0.414 +				
	Stephanidae					16.46	0.885 ‡		
	Vespidae	1.33	0.143 ≈	1.54	0.211 +			0.85	-0.083 ≈
Isoptera	Hodotermitidae			16.90	0.888 ‡				
	Termitidae			1.41	0.169 ≈	15.09	0.876 ‡		
Neuroptera	Chrysopidae	4.77	0.653 ‡						
	Hemerobiidae	0.83	-0.093 ≈	1.47	0.190 ≈				
	Myrmeleontidae			8.45	0.788 ‡			8.65	0.793 ‡
Orthoptera	Acrididae							17.30	0.891 ‡
Psocoptera	Archipsocidae	19.07	0.900 ‡			8.23	0.783 ‡		
	Epipsocidae	0.76	-0.134 ≈	0.68	-0.193 ≈				
	Hemipsocidae			4.22	0.617 ‡			4.33	0.624 ‡
	Lepidopsocidae	0.34	-0.496 -			0.19	-0.675 <	0.10	-0.815 <
	Psocidae	9.54	0.810 ‡						
	Psyllipsocidae					4.70	0.649 ‡		
Thysanoptera	Phlaeothripidae					2.74	0.466 +	2.88	0.485 +

Comportamiento de caza

Los ejemplares ofrecidos como presas para las arañas pertenecieron a las familias Aphididae, Cixiidae (morfotipo grande de 7mm aproximadamente), Cixiidae (morfotipo pequeño de 3mm aproximadamente) (Hemiptera), Muscidae, Culicidae (Diptera), Vespidae (Hymenoptera) y Scarabaeidae (Coleoptera). No todas las arañas reaccionaron dentro de los 10 minutos de observación, las tejedoras orbiculares reaccionaron proporcionalmente más que las tejedoras irregulares. Las arañas tejedoras de redes irregulares capturaron todas las presas que si les provocaron reacción, a diferencia de las tejedoras orbiculares, que al final no capturaron algunas de las presas que les fueron proporcionadas (Cuadro 5).

Cuadro 5. Porcentaje de reacción y captura presentada por cuatro especies de arañas frente a todas las presas ofrecidas.

	<i>C. caroli</i>	<i>U. trilineatus</i>	<i>T. haemorrhoidale</i>	<i>C. cambridgei</i>
Sin reacción	43	50	71	50
Reacción sin captura	14	7	0	0
Captura de presa	43	43	29	50

Los resultados obtenidos en los tiempos de reacción cuando a la araña se le ofreció un mismo tipo de presas, mostraron una gran variación. Las presas que mayormente fueron capturadas al menos por tres especies de arañas fueron Cixiidae morfotipo grande, Aphididae, Scarabaeidae y Vespidae; mientras que las menos capturadas fue Cixiidae morfotipo pequeño y Muscidae. Ninguna de las especies de arañas capturó a todas las presas proporcionadas y ninguna presa fue capturada por las cuatro especies de arañas (Cuadro 6).

Cuadro 6. Media y rangos de tiempo (cuando hubo diferencia significativa entre las repeticiones) de los comportamientos de las cuatro especies de arañas frente a las presas ofrecidas. * Reacción de solo una de las arañas; - Sin reacción

Familia/reacción	Tejedoras regulares		Tejedoras irregulares	
	<i>Cyclosa caroli</i>	<i>Uloborus trilineatus</i>	<i>Tidarren haemorrhoidale</i>	<i>Chrysso cambridgei</i>
Cixiidae grande				
Primera reacción	3.24	0.32 - 24.02	-	1.52*
Primer contacto	8.9 - 71.13	18.94 - 63.3	-	1.24*
Aseguramiento	8.9 - 71.13	18.94 - 63.3	-	1.24*
Cixiidae pequeño				
Primera reacción	1.36*	0.48*	-	0.16-112
Primer contacto	-	-	-	11.8-345.8
Aseguramiento	-	-	-	11.8-345.8
Aphididae				
Primera reacción	0.64 – 60.04	0.79*	260.26*	-
Primer contacto	2.95*	9.22*	8.88*	-
Aseguramiento	2.95*	9.22*	8.88*	-
Scarabaeidae				
Primera reacción	157*	20.72 – 286.97	14.08*	326.48*
Primer contacto	-	37.72 – 579.28	210.68*	108.23*
Aseguramiento	-	37.72 – 579.28	210.68*	108.23*
Muscidae				
Primera reacción	1.2 – 22.72	144.56*	-	-
Primer contacto	19.04*	38.03*	-	-
Aseguramiento	19.04*	38.03*	-	-
Culicidae				
Primera reacción	0.4 - 14.16	-	-	0.32*
Primer contacto	8.58	-	-	44.08*
Aseguramiento	8.58	-	-	44.08*
Vespidae				
Primera reacción	3.2*	30.59 – 11.56	2.52	0.52
Primer contacto	-	17.2*	7.19	0.75
Aseguramiento	-	17.2*	130.11 - 211.65	153.6 - 313.27

Al comparar los promedios de los comportamientos del cuadro 6 que no presentaron diferencias significativas, o los valores únicos de las observaciones donde solo uno de los dos ejemplares reaccionó, con los valores correspondientes de las mismas familias de presas entre especies de arañas, se observaron diferencias significativas para algunos comportamientos y para otros no (Cuadro 7). Para primera reacción y primer contacto fueron significativamente diferentes cinco de ocho comparaciones y para aseguramiento 3 de 6 comparaciones.

Cuadro 7. Comparación de los promedios de los comportamientos entre pares de arañas con las presas ofrecidas durante las observaciones. gl = 1. - Sin media,* <0.05, ** <0.01, *** <0.001, NS \geq 0.05.

Cixiidae morfotipo grande				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Chryso</i>	Prueba G	P
Primera reacción	3.24	1.52	0.636	0.425 NS
Primer contacto	-	-	-	-
Aseguramiento	-	-	-	-
Cixiidae morfotipo pequeño				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	Prueba G	P
Primera reacción	1.36	0.48	0.438	0.507 NS
Primer contacto	-	-	-	-
Aseguramiento	-	-	-	-
Aphididae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	Prueba G	P
Primera reacción	-	-	-	-
Primer contacto	2.95	9.22	3.391	0.065 NS
Aseguramiento	2.95	9.22	3.391	0.065 NS
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Tidarren</i>	Prueba G	P
Primera reacción	-	-	-	-
Primer contacto	2.95	8.88	3.111	0.077 NS
Aseguramiento	2.95	8.88	3.111	0.077 NS
Comportamiento	<i>Uloborus</i>	<i>Tidarren</i>	Prueba G	P
Primera reacción	0.79	260.26	351.150	2.4E-78 ***
Primer contacto	9.22	8.88	0.006	0.936 NS
Aseguramiento	9.22	8.88	0.006	0.936 NS
Scarabaeidae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Tidarren</i>	Prueba G	P
Primera reacción	157	14.08	139.873	2.8E-32 ***
Primer contacto	-	-	-	-
Aseguramiento	-	-	-	-

Cuadro 7. Continuación. Comparación de los promedios de los comportamientos entre pares de arañas con las presas ofrecidas durante las observaciones. gl = 1. - Sin media,* <0.05, ** <0.01, *** <0.001, NS \geq 0.05.

Scarabaeidae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Chrysso</i>	Prueba G	P
Primera reacción	157	326.48	60.691	6.7E-15 ***
Primer contacto	-	-	-	-
Aseguramiento	-	-	-	-
Comportamiento	<i>Tidarren</i>	<i>Chrysso</i>	Prueba G	P
Primera reacción	14.08	326.48	354.833	3.8E-79 ***
Primer contacto	210.68	108.23	33.501	7.1E-09 ***
Aseguramiento	210.68	108.23	33.501	7.1E-09 ***
Muscidae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Uloborus</i>	Prueba G	P
Primera reacción	-	-	-	-
Primer contacto	19.04	38.03	6.441	0.011 *
Aseguramiento	19.04	38.03	6.441	0.011 *
Culicidae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Chrysso</i>	Prueba G	P
Primera reacción	-	-	-	-
Primer contacto	8.58	44.08	26.187	3.1E-07 ***
Aseguramiento	8.58	44.08	26.187	3.1E-07 ***
Vespidae				
Comportamiento	<i>Cyclosa</i>	<i>Tidarren</i>	Prueba G	P
Primera reacción	3.22	2.52	0.085	0.770 NS
Primer contacto	-	-	-	-
Aseguramiento	-	-	-	-
Comportamiento	<i>Tidarren</i>	<i>Uloborus</i>	Prueba G	P
Primera reacción	-	-	-	-
Primer contacto	17.2	7.19	4.232	0.040 *
Aseguramiento	-	-	-	-
Comportamiento	<i>Tidarren</i>	<i>Chrysso</i>	Prueba G	P
Primera reacción	2.52	0.52	1.432	0.231 *
Primer contacto	7.19	0.75	6.040	0.014 *
Aseguramiento	-	-	-	-

Además de los tiempos correspondientes a las diferentes etapas de captura, se registraron los diferentes comportamientos de cada evento, los cuales se agruparon bajo las siguientes categorías:

Inmovilidad: ausencia de movimiento por parte de la araña después de haber realizado alguna acción.

Aproximación: desplazamiento de la araña hacia la presa.

Alejamiento: desplazamiento de la araña en sentido contrario a la ubicación de la presa.

Jaloneo: la araña tensa y relaja los hilos de la red usando las patas delanteras.

Toqueteo: tocar breve y repetidamente a la presa con las patas o los pedipalpos.

Mordida: inserción de los quelíceros en alguna parte del cuerpo de la presa.

Envoltura: la araña teje hilos de seda sobre la presa.

Transporte: traslado de la presa (después de mordida o envuelta) desde el sitio de aseguramiento a otro sitio de la red.

El comportamiento de captura que presentan las arañas con respecto a las presas fue variable, no solo entre ejemplares de la misma especie, sino también entre las diferentes presas y las cuatro especies de arañas. Estas diferencias en la conducta se observan en la distribución de los porcentajes de las presas que se ubican en las diferentes categorías, además de las secuencias en los etogramas para cada especie de araña.

Para el caso de *C. caroli*, las secuencias de comportamiento de caza fueron variables, ya que no hubo reacción para una de las dos presas ofrecidas (Vespidae, Scarabaeidae y Cixiidae morfotipo pequeño). Para las presas que si provocaron una reacción en la araña, su comportamiento fue de latencia, para después ir de jaloneo a aproximación, terminando con la envoltura de la presa. En algunos casos, el comportamiento de caza terminaba con el transporte de la presa hacia el refugio de la araña (Figura 8).

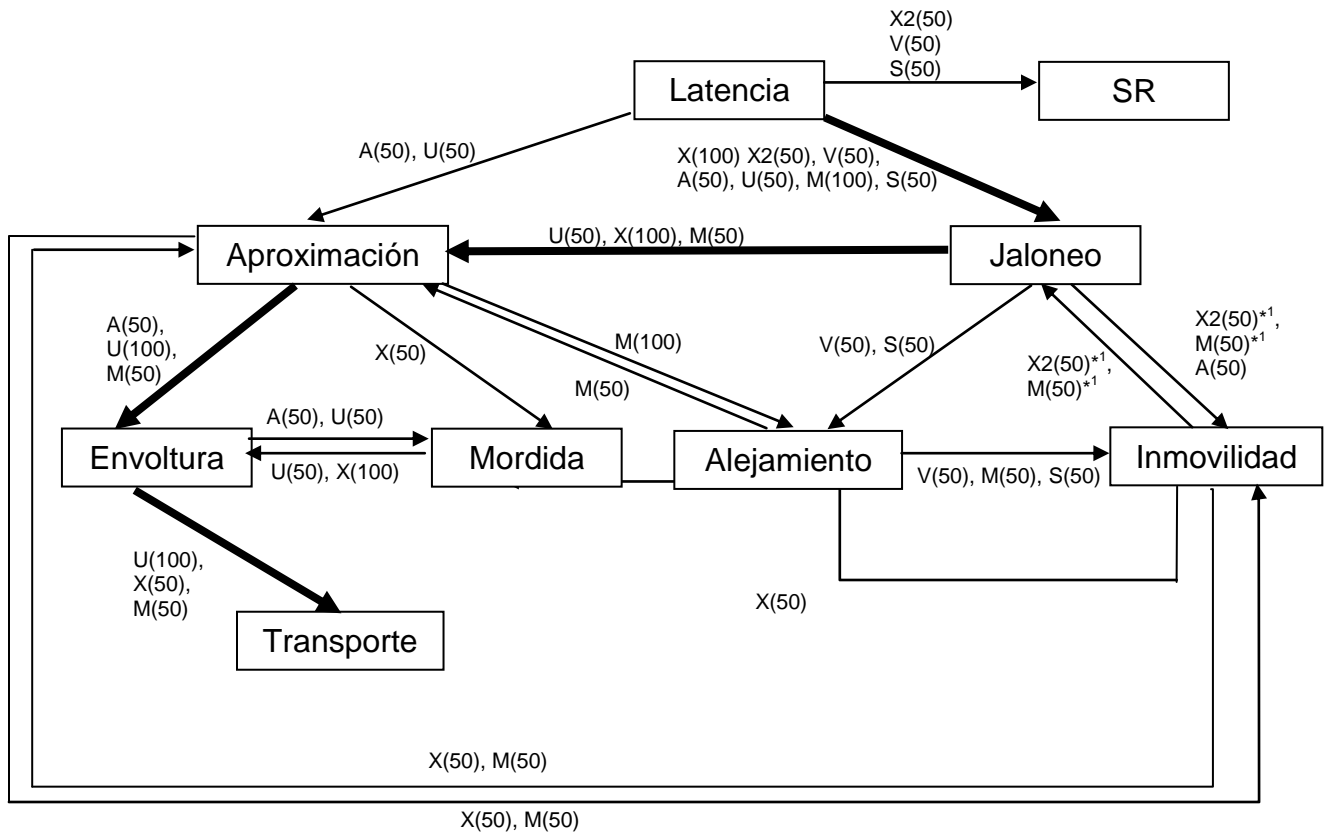


Figura 8. Diagrama de frecuencias de comportamiento de *C. caroli* frente a Cixiidae morfortipo grande (X), Cixiidae morfortipo pequeño (X2), Vespidae (V), Aphididae (A), Culicidae (U), Muscidae (M) y Scarabaeidae (S). Las líneas resaltadas indican la secuencia de comportamiento observadas con mayor frecuencia entre todas las presas. SR = Sin respuesta durante todo el registro. * Evento repetido por el número de veces indicado en el superíndice.

Por otra parte, la secuencia de comportamiento observada para *U. trilineatus* de manera general fue de latencia a jaloneo, luego aproximación, después envoltura y en algunos casos finalizaba con el transporte de la presa. En ninguna de las grabaciones se observó que la araña mordiera a la presa; sin embargo, se observó que la araña palpaba a la presa antes de la envoltura. Cabe mencionar que no hubo reacción alguna para las presas Culicidae y para una de las presas Aphididae, Muscidae y Cixiidae morfotipo pequeño (Figura 9).

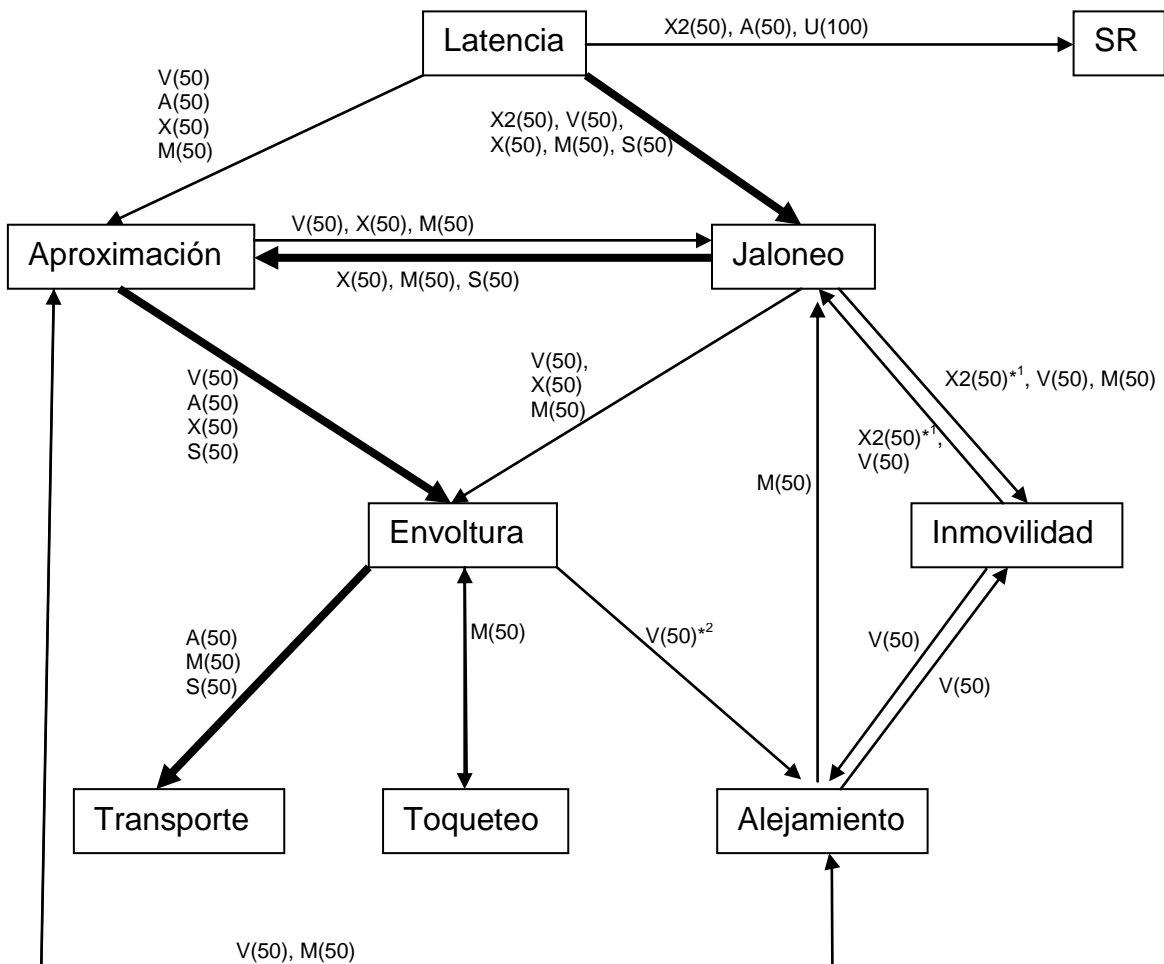


Figura 9. Diagrama de frecuencias de captura de *U. trilineatus* frente a Cixiidae morfotipo grande (X), Cixiidae morfotipo pequeño (X2), Vespidae (V), Aphididae (A), Culicidae (U), Muscidae (M) y Scarabaeidae (S). Las líneas resaltadas indican la secuencia de comportamiento observadas con mayor frecuencia entre todas las presas. SR = Sin respuesta durante todo el registro. * Evento repetido por el número de veces indicado en el superíndice.

El comportamiento de *T. haemorrhoidale* fue muy variable entre presas. La secuencia de manera general fue de la latencia a la aproximación, luego hacia la envoltura de la presa, posteriormente al proceso de mordida y en algunos casos al transporte de la presa. En ninguna de las grabaciones se observó la acción de jaloneo y no se presentó reacción por parte de la araña para las presas de Culicidae, Cixiidae morfotipo grande, Cixiidae morfotipo pequeño Muscidae y para una de las dos presas de Aphididae y Scarabaeidae (Figura 10).

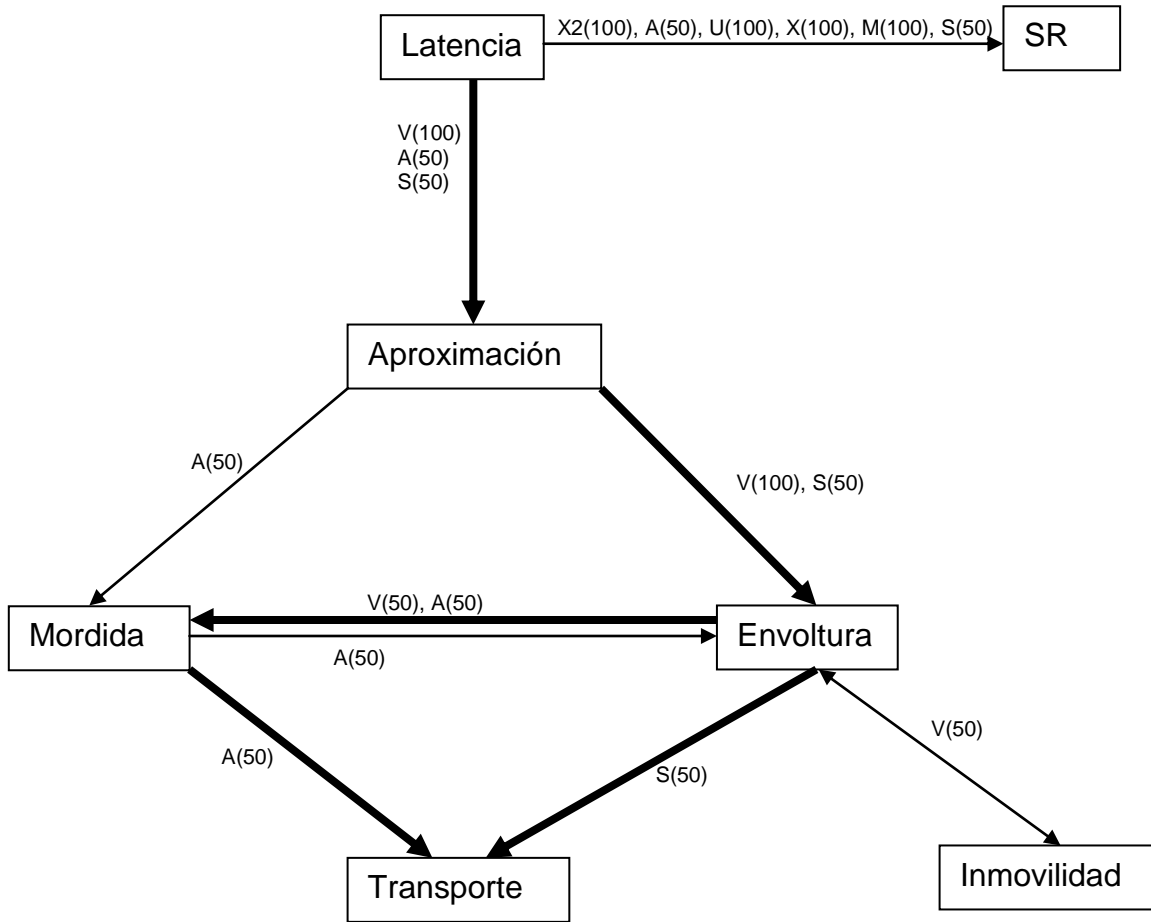


Figura 10. Diagrama de frecuencias de captura de *T. haemorrhoidale* frente a Cixiidae morfotipo grande (X), Cixiidae morfotipo pequeño (X2), Vespidae (V), Aphididae (A), Culicidae (U), Muscidae (M) y Scarabaeidae (S). Las líneas resaltadas indican la secuencia de comportamiento observadas con mayor frecuencia entre todas las presas. SR = Sin respuesta durante todo el registro. * Evento repetido por el número de veces indicado en el superíndice.

La secuencia de comportamiento observada para *C. cambridgei* también fue muy variable, de manera general la secuencia de su comportamiento fue de latencia a aproximación, luego a envoltura o inmovilidad y posteriormente a transporte de la presa hacia el refugio de la araña. En ninguno de los videos se observó la acción de jaloneo. No se presentó reacción por parte de la araña para las presas de Aphididae, Muscidae y para una de las dos presas de Culicidae, Scarabaeidae y Cixiidae (Figura 11).

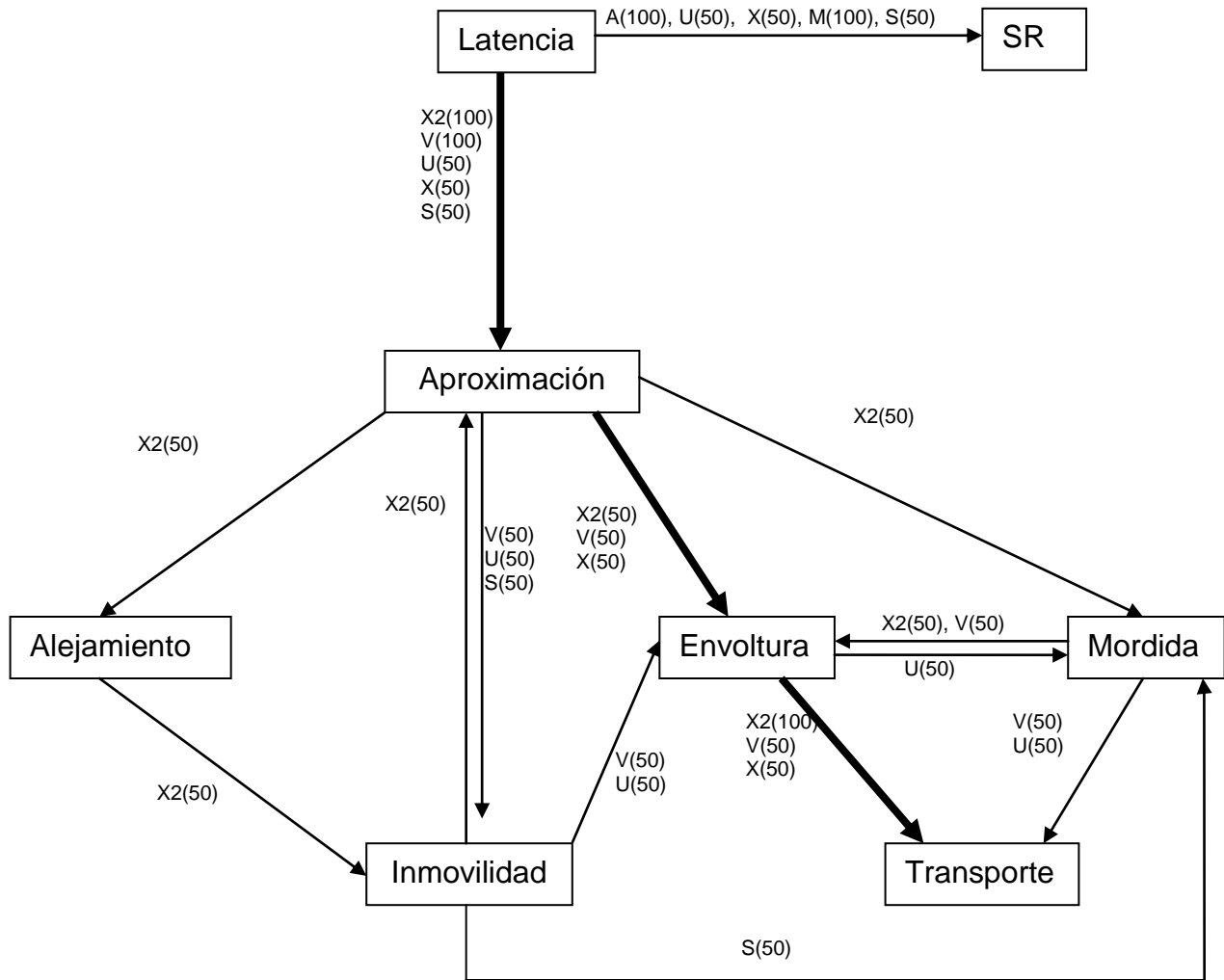


Figura 11. Diagrama de frecuencias de captura de *C. cambridgei* frente a Cixiidae morfotipo grande (X), Cixiidae morfotipo pequeño (X2), Vespidae (V), Aphididae (A), Culicidae (U), Muscidae (M) y Scarabaeidae (S). Las líneas resaltadas indican la secuencia de comportamiento observadas con mayor frecuencia entre todas las presas.

Finalmente, al comparar las unidades de comportamiento y las secuencias se observó una aparente diferencia entre gremios. El patrón de comportamiento de *T. haemorrhoidale* y *C. cambridgei* fueron similares de forma general, pasando de la latencia a la aproximación y de esta a la envoltura, mientras que el patrón de *C. caroli* y *U. trilineatus* pasó de latencia a jaloneo antes de la aproximación y de ahí a la envoltura (Figura 12).

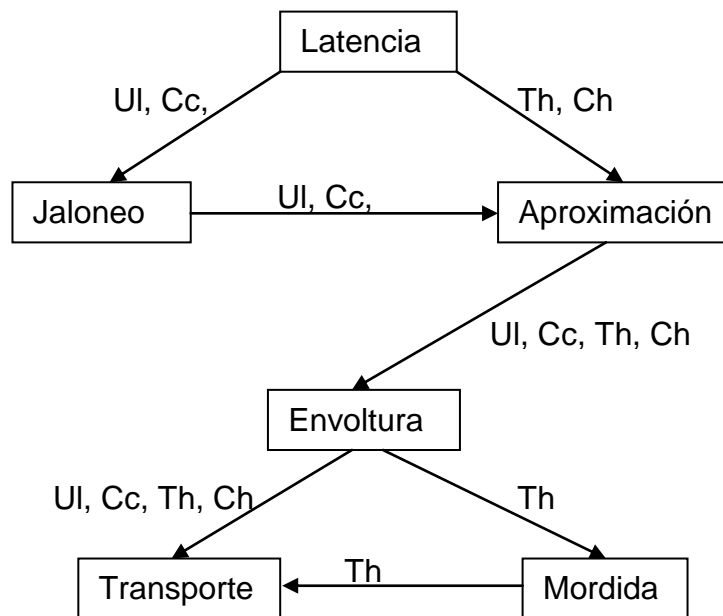


Figura 12. Secuencia general de comportamiento de casa de *T. haemorrhoidale* (Th), *C. cambridgei* (Ch), *U. trilineatus* (UI) y *C. caroli* (Cc) incluyendo todas las presas.

DISCUSION

El número de familias (71 familias) capturadas por las cuatro especies de arañas fue aproximadamente de 50% de las familias (140 familias) capturadas por las trampas de presas potenciales, revelando ya sea una limitada capacidad de las arañas para capturar las presas disponibles, o una selectividad en cuanto a los tipos de presas aceptados, o una combinación de ambos factores. Sin embargo, las arañas capturaron a 16 familias que no fueron capturadas por las trampas, debido probablemente a que algunos insectos pueden visualizar y evadir la trampa malaise, o escapar de ella, a diferencia de su interacción con la red de las arañas, donde se evidenció su presencia como parte del conjunto de presas potenciales y reales.

Los valores de amplitud de dieta para las cuatro especies de arañas indicaron que ninguna especie de araña presentó una composición y frecuencia de presas capturadas similar a la frecuencia y composición de las presas potenciales. Además, de acuerdo con la prueba G, las presas no fueron capturadas de manera aleatoria, evidenciando una depredación selectiva del conjunto disponible. También se observó que las especies del mismo gremio presentaron valores de amplitud de dieta más similar entre sí que con las especies del otro gremio, siendo el gremio de las arañas tejedoras irregulares el que presentó los valores más altos y por lo tanto presentaron una mayor gama de presas dentro de la dieta, por otro lado, los valores obtenidos por las tejedoras orbiculares pueden indicar que las especies de este gremio son más selectivas.

Los resultados coinciden con lo obtenido por Ibarra-Núñez et al. (2001) quienes reportaron que la amplitud de dieta de tres especies de tejedoras orbiculares (*Cyclosa*

caroli, *Gasteracantha cancriformis* y *Leucauge mariana/venusta*) y tres de tejedoras irregulares (*Anelosimus jucundus*, *Achaearanea tessellata* y un Liniphiidae no determinado) en una plantación de café en Chiapas, aunque la metodología utilizada para la toma de datos y los índices utilizados no fueron los mismos. Las especies en cada gremio presentaron mayor similitud en amplitud de dieta entre sí que entre gremios y que las tejedoras irregulares tienden a presentar valores de amplitud de dieta mayores que las del otro gremio. De las especies estudiadas, es importante mencionar que *C. caroli* fue la que capturó el mayor número de presas del total de las cuatro especies de arañas; sin embargo, presentó los valores más bajos en total de familias capturadas, en amplitud de dieta y en porcentaje de familias capturadas con respecto a las colectadas con las trampas malaise. Dichos resultados pueden estar relacionados con los hábitos de esta especie, ya que la araña coloca algunos restos de sus presas en el establecimiento de su red, lo que pudo afectar el muestreo mediante las trampas de restos de presas, por lo que los resultados relativos a esta especie se deben considerar con cautela.

Los principales órdenes de insectos capturados por las arañas de este estudio (Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Hemiptera) coinciden con los mencionados por Nyffeler (1999) en varios agroecosistemas (soya, algodón, cacahuate, alfalfa, trigo, avena, maíz y verduras, en Estados Unidos, Europa y África) por arañas depredadoras de las familias Araneidae, Theridiidae, Tetragnathidae, Linyphidae y Dyctinidae; así mismo, coinciden también con los obtenidos por Pérez-de La Cruz et al. (2007) para el agroecosistema de cacao en Tabasco, donde las presas fueron encontradas en redes de arañas pertenecientes a las familias Araneidae, Theridiidae, Tetragnathidae,

Uloboridae, Pholcidae, Dyctinidae y Linyphiidae; además, coinciden también con los observados por Ibarra-Núñez et al. (2001). Estos resultados confirman que esos órdenes de insectos constituyen las principales presas independientemente del clima (templado o tropical) y del tipo de cultivo (temporal o perenne).

Los resultados obtenidos de los índices de Sørensen y el índice de Morisita no reflejan la misma relación entre gremios. El análisis del traslape de dieta cualitativo (índice de Sørensen) y el análisis de agrupamiento correspondiente para las cuatro especies de arañas indican una similitud entre las especies del gremio de las tejedoras irregulares, no así para las del otro gremio; por otro lado, al analizar los resultados obtenidos por el índice de Morisita para el traslape de dieta cuantitativo y su respectivo análisis de agrupamiento, se observa que no hay una relación definida entre gremios, aunque una especie de cada gremio (*C. cambridgei* y *C. caroli*) tiene su mayor traslape con la otra especie de su propio gremio, este hecho indicó que el mayor traslape fue inter-gremio (*T. haemorrhoidale* con *U. trilineatus*).

Al considerar el número de familias sobre-depredadas por especie de araña, parece haber una relación con los resultados de amplitud de dieta, donde a mayores valores de amplitud corresponde mayor número de familias sobre-depredadas. Así *T. haemorrhoidale* que obtuvo el mayor valor de amplitud de dieta, tiene un valor alto de familias sobre-depredadas, en cambio *C. caroli* con el valor más bajo de amplitud de dieta, tiene el menor número de familias sobre-depredadas. De manera adicional, a nivel de familia, los resultados encontrados por Ibarra et al. (2001) coinciden en que la familia Formicidae estuvo entre las principales presas para cada especie de araña, y

también en que *C. caroli* sobre-depredó a la familia Aphididae y algunas de las tejedoras irregulares de ese trabajo realizado sobre-depredaron a Cicadellidae y a Cixiidae. También se observó que cada especie sobre-depredó grupos particulares que no fueron sobre-depredadas por las demás especies y que presentan algún tipo de importancia, En el caso de *C. cambridgei* sobre-depredó la familia Scarabaeidae (de importancia agrícola); *T. haemorrhoidale* hacia Ichneumonidae y Vespidae (parásitos y depredadoras de otros invertebrados); *C. caroli* hacia Stephanidae y Evanidae (Parasitoides y depredadores de otros insectos) y *U. trilineatus* hacia Pipunculidae (parasitoide de algunos homópteros) y Coccinellidae (depredadores de áfidos).

Los resultados sobre los patrones de comportamiento de las arañas frente a distintos tipos de presas indicaron que hay una gran variación en las secuencias de comportamientos. Las elevadas tasas de ausencia de reacción y la variación de comportamiento por parte de las arañas frente a las presas ofrecidas pueden estar regida por diversos factores. Por un lado, la poca o nula movilidad que tuvieron las presas al contacto con la red, pudo haber propiciado este tipo de comportamiento, ya que las arañas tejedoras dependen de las vibraciones que provocan las presas al tratar de escapar de la red, lo que provocó un retraso en el ataque de las arañas hacia sus presas. Otro de los factores que tuvo algún efecto fue un posible disturbio provocado, involuntariamente, al realizar los preparativos para las videograbaciones, ya que en ocasiones se tocaba directamente a la red y/o las ramas que soportan la red. Así mismo, desde el punto de vista fisiológico, el proceso de muda hace que la ingesta de alimentos se vea reducida, o bien, que las arañas se vuelvan más selectivas respecto a

las presas que atacan cuando salen de dicho proceso (Foelix 1996, Riechert y Luczak 1982).

Los resultados de los tiempos de reacción y aseguramiento de las presas, no nos permiten identificar patrones que caractericen a los gremios o las especies de arañas, o que sean comunes a determinados tipos de presas, sin embargo, los etogramas presentan de forma general una secuencia similar entre las cuatro especies de arañas y con la secuencia que describe Peters (1931) para *Araneus diadematus*. A nivel de gremio, la secuencia de comportamiento en cuanto al patrón general, es la misma entre las especies del gremio de las tejedoras orbiculares, no así para las especies del otro gremio, ya que presenta mayor variación en la secuencias. Las diferencias puntuales se observan en *U. trilineatus* y *C. cambridgei*, la primera no registró el comportamiento de mordida, esto se debe a que es la única especie que no presenta glándulas de veneno y la segunda difiere de las demás por no presentar el comportamiento de jaloneo.

Con relación al impacto de las arañas sobre las familias de importancia agrícola, las tasas de sobre-depredación fueron más altas para las tejedoras irregulares (20.0 y 21.6%; 9 familias de 45 y 8 de 37 para *C. cambridgei* y para *T. haemorrhoidale* respectivamente), que para las tejedoras orbiculares (10.5 y 14.3%; 4 de 38 para *U. trilineatus* y 4 de 28 para *C. caroli*, respectivamente).

A nivel de especie se identificó al áphido *Aphis gossypii* Glover (citado como plaga del cacao) dentro del consumo de las cuatro especies de arañas. Aunque la familia Formicidae fue sobre-depredada por las cuatro especies de arañas y la abundancia de

esta familia es alta en el ambiente, ninguna de las presas se identificó como alguna especie del género *Atta* la cual es citada como defoliadora. Por otro lado, la Familia Ceratopogonidae considerada importante para la polinización del cacao, presentó una abundancia alta en el ambiente pero no fue altamente sub-depredada por todas las arañas, evidenciando de esta forma el bajo impacto sobre una especie benéfica para el cacao.

CONCLUSIONES

- Las arañas no capturaron presas de manera aleatoria y presentan una selección de presas del conjunto disponible.
- El conjunto de presas capturadas difirió entre las cuatro especies de arañas, sin embargo, los principales órdenes de insectos capturados por las cuatro especies de arañas en este estudio fueron Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Hemiptera. Las familias de insectos con importancia para el cacao que fueron sobre-depredadas en este trabajo son: Scolytidae, Chrysomelidae, Scarabaeidae, Pentatomidae, Aphididae, Cixiidae, Cicadellidae, Membracidae y Formicidae. El áphido *Aphis gossypii* fue sobre-depredado por las cuatro especies de arañas.
- La composición y frecuencia de presas fue más cercanas entre las arañas del gremio de las tejedoras irregulares es más cercana que con las especies del gremio de las orbiculares.
- Los patrones de comportamiento entre las cuatro especies de arañas frente a los mismos tipos de presas y frente a diferentes tipos de presas fueron distintos, sin embargo, los patrones de comportamiento de las arañas tejedoras orbiculares fueron más similares entre sí que con las del otro gremio.
- No se detectaron patrones de comportamiento de caza determinados para cada tipo de presas.

LITERATURA CITADA

Benjamin S, Zschokke S. 2003. Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*. 78: 293–305.

Cardoso MD. 1979. El clima de Chiapas y Tabasco. México, UNAM. 99 pp.

Chen KC, Tso IM. 2004. Spider diversity on Orchid Island, Taiwan: a comparison between habitats receiving different degrees of human disturbance. *Zoological Studies* 43: 598-611.

Cheli G, Armendano A, González A. 2006. Preferencia alimentaria de arañas de *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) sobre potenciales insectos presas de cultivos de Alfalfa. *Revista de Biología Tropical*. 55: 505-513

Chou IC, Wang PH, Shen PS, Tso IM. 2005. A test of prey-attracting and predator defence functions of prey carcass decorations built by *Cyclosa* spiders. *Animal Behavior*. 69: 1055-1061.

Coddington JA, Levi HW. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22: 565-592

Coto D, Saunders JL, Vargas CLS, King ABS. 1995. Plagas invertebradas de cultivos tropicales con énfasis en América Central. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Costa Rica. 66 p.

Eberhard WG, Agnarsson I, Levi HW. 2008. Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae: Theridiidae): chaos from order. *Systematics and Biodiversity* 6:1-61

Foelix R. 1996. *Biology of spiders*. 2^a Ed. Oxford University Press, New York. 330 pp.

González A, Liljeström G, Castro D del C, Armendano A. 2009. Development and recruitment of *Misumenops pallidus* (Keyserling) (Araneae: Thomisidae), and its synchronicity with three potential prey species in soybean cultures from Argentina. *Entomological News*. 120: 41-52

Greenstone MH. 1999. Spider predation: How and why we study it. *Journal of Arachnology*. 27: 333-342.

Grismado CJ. 2008. Uloboridae. En: Claps LE, Debandi G y Roig S. (eds.). *Biodiversidad de Artrópodos Argentinos*. Argentina. 2: 97-103.

Hardy F. 1961. *Manual de cacao*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas Turrialba, Costa Rica. 439 p.

Ibarra-Núñez G, García JA, López JA, Lachaud JP. 2001. Prey analysis in the diet of some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae) and web-building spiders (Araneae) in coffee plantation in Chiapas, Mexico. *Sociobiology*. 37: 723-755.

Ibarra-Núñez G, Moreno-Molina EB, Ruiz-Colmenares A, Trujillo-Olivera M, García-Ballinas JA. 2004. Las Arañas tejedoras (Araneidae, Tetragnathidae, Theridiidae y Uloboridae) de una plantación de cacao en Chiapas, México. pp. 38-41. En: A. Morales Moreno, M. Ibarra González, A. P. Rivera González, S. Stanford Camargo (Compiladores) *Entomología Mexicana Vol. 3*. Texcoco, Colegio de Postgraduados.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2011. Información Nacional por entidad federativa y municipios. Huehuetán, Chiapas. En línea: <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?ent=07>

Ito Y, Miyashita K, Sekiguchi K. 1962. Studies on the predators of the rice crops insect pests using the insecticidal check method. *Japan Journal Ecology*. 12: 1-11.

Jacobs J. 1974. Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecología*. 14: 413-417.

Kaspi R. 2000. Attraction of the female *Chiracanthium mildei* (Araneae: Clubionidae) to olfactory cues from male Mediterranean fruit fly *Ceratitidis capitata* (Diptera: Tephritidae). *BioControl*. 45: 463-468.

Kaston BJ. 1972. How to know the spiders. 2a edición. Edit. The pictured key nature series. California. EUA. 290 p.

Krebs CJ. 1999. Ecological Methodology. 2a. Edición. Edit. Adison Wesley Logman. California. EUA. 620 p.

Levi HW. 1977. The American orb-weaver genera *Cyclosa*, *Metazygia* and *Eustala* north of México (Araneae, Araneidae). Bulletin of the Museum of Comparative Zoology. 148(3): 61-127

López-Báez O, Sandoval GA, Soto RJ. 1988. Sistemas de producción de cacao (*Theobroma cacao* L.) en la región del Soconusco, Chiapas, México. Folleto de Investigación. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México. 73 p.

Luczak J. 1979. Spiders in agrocoenoses. Polish Ecology Studies. 5:151-200

Magurran AE. 1988. Measuring Biological biodiversity. Ediciones Blackwell publishing. Barcelona. 256 p.

Maloney D, Drummond FA, Alford R. 2003. Spider predation in agroecosystems: can spiders effectively control pest population? Maine Agricultural and Experiment Station. Technical Bulletin, EUA. 190: 1-32.

Miranda F (1998). La vegetación de Chiapas. 3ª. Edición. Gobierno del Estado de Chiapas. México. 596 pp.

Nentwig W. 1980. The selective prey of Linyphiid-like spiders and of their space webs. *Oecología*. 45:236-243.

Nyffeler M, Sterling WL, Dean DA. 1992. Impact of the striped lynx spider (Araneae: Oxyopidae) in other natural enemies on the cotton fleahopper (Hemiptera: Miridae) in Texas cotton. *Environmental Entomology*. 21(5):1178-1188

Nyffeler M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology*. 27:317-324.

Opell BD, Eberhard WG. 1984. Resting postures of orb-weaving uloborid spiders (Araneae: Uloboridae). *Journal of Arachnology*. 11: 369-376.

Pérez-de la Cruz M, Sánchez-Soto S, Ortiz-García CF, Zapata-Mata R, de la Cruz-Pérez A. 2007. Diversidad de insectos capturados por arañas tejedoras (Arachnida: Araneae) en el agroecosistema de cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology*. 36: 90-101.

Peters HM. 1931. Die fanghandlung der kreuzspinne (*Epeira diademata* L.). *Experimentelle Analysen des Verhaltens. Z. Vergl. Physiologie*. 15: 693-742.

Peters HM. 1933. Weitere untersuchungen über die fanghandlung der kreuzspinne (*Epeira diademata* Cl.). Z. Vergl. Physiologie. 19: 74-67.

Platnick NI. 2011. The world spider catalog, version 11.5. American Museum of Natural History, En línea: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>

Rice RA, Greenberg R. 2000. Cacao cultivation and the conservation of biological diversity. *Ambio A Journal of the Human Environment*. 29: 167-173.

Riechert SE. 1999. The hows and whys of successful pest suppression by spiders: Insights from case studies. *Journal of Arachnology*. 27: 387-396.

Riechert SE, Bishop L. 1990. Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems. *Ecology*. 71: 1441–1450.

Riechert SE, Lawrence K. 1997. Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: Spiders and insect prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 4: 147-155

Riechert SE, Luczak J. 1982. Spider foraging: behavioral responses to prey, p. 353-385. En: Witt PN, Rovner JS (eds.). *Spider communication. Mechanisms and ecological significance*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey. 441 p.

Robinson MH, Robinson B. 1974. A census of web-building spider in a coffee plantation at Wau, New Guinea, and an assessment of their insecticidal effect. *Tropical Ecology*. 15: 95-107.

Rzedowski J. 1985. *Vegetación de México*. Ed. Limusa 3ª. Edición. 432 p.

Shear WA. 1986. The evolution of web-building behavior in spiders: A third generation of hypotheses. Pp. 364-400. En: Williams A.S. (Eds). *Spiders web, behavior and evolution*. California.

Sunderland K. 1999. Mechanisms underlying the effects of spiders on pest population. *Journal of Arachnology*. 27: 308-316

Toti DS, Coyle FA, Miller J. 2000. A structured inventory of Appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *Journal of Arachnology* 28: 329-345.

Uetz GW, Halaj J, Caddy AB. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*. 27: 270-280

Vargas GEI. 2010. *Cacao (Theobroma cacao) aspectos técnicos*. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Costa Rica. 18 p.

Wise DH. 1993. Spider in ecological webs. Cambridge University Press. Cambridge. 321p.

Yañes GM. 1994. El cacao: origen, cultivo e industrialización en Tabasco. Centro de Investigaciones Agropecuarias, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, México. 31 p.

GAMA DE PRESAS CAPTURADAS POR CUATRO ESPECIES DE ARAÑAS TEJEDORAS
(ARACHNIDA: ARANEAE) EN UN AGROECOSISTEMA DE CACAO EN CHIAPAS,
MÉXICO

[RANGE OF PREY ITEMS CAPTURED BY FOUR SPECIES OF WEB-WEAVER SPIDERS
(ARACHNIDA: ARANEAE) IN A COCOA AGROECOSYSTEM IN CHIAPAS, MEXICO]

S. D. Moreno-Mendoza, G. Ibarra-Núñez*, E. R. Chamé-Vázquez y F. J. Valle-Mora

El colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula, Carretera Antigua Aeropuerto km 2.5.
Tapachula, Chiapas, C. P. 30700, México

*Corresponding author. Email: gibarra@ecosur.mx

RESUMEN

Las arañas pueden contribuir al control de los insectos plagas. En muchos agroecosistemas son comunes las arañas que tejen redes para capturar a sus presas, y que siendo sedentarias, son ideales para este tipo de estudios. En este trabajo se estudió la selección de presas por cuatro especies de arañas, dos tejedoras orbiculares (TO) y dos tejedoras irregulares (TI), y se analizaron las diferencias en las dietas, entre las especies y entre los gremios. El trabajo se realizó en una plantación de cacao en Chiapas, México, donde se muestrearon las presas potenciales y las presas efectivamente capturadas por cada araña. La composición y la proporción de las familias capturadas por las arañas difieren de las de las presas potenciales, evidenciando una depredación sesgada con respecto a la disponibilidad ambiental. Las arañas difieren en la composición y amplitud de sus dietas. Las TO mostraron dietas más especializadas que las TI, sin embargo los análisis revelaron un mayor similitud en la composición de las dietas entre las TI, lo que indica que las TO se especializan en conjuntos diferentes de presas. Las cuatro especies sobre-depredaron a varias familias de insectos plagas, pero las TI sobre-depredaron una mayor proporción de estas.

PALABRAS CLAVE: arañas tejedoras, gremios, depredación, insectos plaga.

SUMMARY

Spiders can contribute to control of pest insects. Web-weaver spiders are common in many agroecosystems and, being sedentary, they are adequate for this type of studies. This paper deals with prey selection by four species of spiders, two orb-weavers (OW) and two cob-weavers (CW) and differences in diets, among species and among guilds, were analyzed. Field work was done in a cocoa plantation in Chiapas, Mexico, where the potential and actual preys for each spider species were sampled. Composition and proportion of captured prey differ from that of potential prey, showing a biased predation from their environmental availability. Spider showed differences in diet composition and amplitude. OW had more specialized diets than the CW, but overlap analyses shown higher similitude among CW, revealing that OW specialize on different assemblages of prey. The four spider species over-predated several families of pest insects, but CW over-predated a higher proportion of these.

KEY WORDS: weaver spiders, guilds, predation, insect pests.

INTRODUCCIÓN

El cacao es un cultivo tradicional del sureste de México, donde hay unas 72,000 ha distribuidas entre los estados de Tabasco y Chiapas (Yanes García, 1994). Es una especie umbrófila, por lo

que en la región del Soconusco, Chiapas, las plantaciones tienen como vegetación acompañante a árboles maderables, frutales y leguminosas, con una tendencia a un manejo orgánico (Salgado-Mora *et al.*, 2007) aunque, como en otras regiones, algunas plantaciones utilizan insumos químicos para combatir diversas enfermedades y plagas (Hardy, 1961; López-Báez *et al.*, 1988). A nivel mundial se han registrado cerca de 1,500 especies de insectos que perjudican al cacao, pero sólo el 2% de estos ocasiona daño económico (Vargas, 2010). En México, los principales insectos que dañan al cacao son *Toxoptera aurantii*, *Aphis Gossypii* (Hemiptera: Aphididae), *Clastoptera globosa* (Hemiptera: Cercopidae), *Bolbonota pictipennis* (Hemiptera: Membracidae), *Xyleborus ferrugineus* (Coleoptera: Scolytidae), *Agrotis* sp. (Lepidoptera: Noctuidae), *Atta* spp (Hymenoptera: Formicidae), *Selenothrips rubrocinctus* (Thysanoptera: Thripidae) y *Diabrotica* sp. (Coleoptera: Chrysomelidae) (Coto *et al.*, 1995; Vargas, 2010). Las arañas (Arachnida: Araneae) juegan un papel importante como reguladores de poblaciones de insectos, debido a que se encuentran en abundancia en todos los ecosistemas terrestres salvo los polos (Coddington y Levi 1991) y a que su alimentación está integrada básicamente de insectos y otros artrópodos, llegando incluso a matar más presas de las que consumen (Foelix, 1996; Riechert, 1999). En las últimas décadas, experimentos en diversos cultivos han demostrado la capacidad de las arañas para reducir las poblaciones de algunos insectos plagas y consecuentemente el daño que estos causan (González *et al.*, 2009; Greenstone, 1999; Ito *et al.*, 1962; Luczak, 1979; Maloney *et al.*, 2003; Nyffeler *et al.*, 1992; Riechert, 1999; Riechert y Lawrence, 1997; Sunderland, 1999; Wise 1993). Por sus hábitos, las arañas se dividen en dos grandes grupos: cazadoras errantes y tejedoras de redes (Foelix, 1996), cada uno integrado por varios gremios. Entre las tejedoras de redes destacan los gremios de las tejedoras de redes orbiculares y las de redes irregulares por ser las más diversas y abundantes en muchos hábitats, incluidos los agroecosistemas (Young y Edwards, 1990; Uetz *et al.*, 1999). Tomando en cuenta el potencial depredador de las arañas y la escasez de estudios sobre su impacto en los insectos herbívoros de los agroecosistemas perennes como el cacao, este trabajo se enfocó en analizar la gama de presas capturadas por cuatro especies de arañas tejedoras, de dos de los gremios más comunes, con relación al conjunto de presas potenciales, así como las similitudes (en composición y frecuencia de las presas capturadas) entre las cuatro especies y entre los dos gremios.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó de Febrero a Mayo de 2010 en una plantación de cacao de 13.6 ha localizada en el Municipio de Huehuetán, Chiapas (14°59'51.67"N y 92°26'48.30"W; alt. 50 m snm). El clima en esta región es del tipo Am(w)ig cálido húmedo tropical con lluvias en verano, con una temperatura media anual de 28.4 °C y una precipitación anual de 2,326 mm. (INEGI 2011). Además de los árboles de cacao, la plantación tiene árboles de sombra como chicozapote (*Manilkara zapota*), mango (*Mangifera indica*), mamey (*Pouteria sapota*) y palma de coco (*Cocos nucifera*), y cuenta con canales para riego rodado. Las prácticas agrícolas empleadas en este lugar incluyen la aplicación de agroquímicos para control de plagas y enfermedades; también se aplica cal como nutriente y como agente de desinfección al momento de realizar las podas, las cuales se llevan a cabo una o dos veces al año para mantener la altura del cacao a no más de 3 m, con el fin de facilitar la cosecha del fruto. Las especies de arañas estudiadas en el presente trabajo fueron *Uloborus trilineatus*, *Cyclosa caroli* (tejedoras de redes orbiculares), *Chryso cambridgei* y *Tidarren haemorrhoidale* (tejedoras de redes irregulares), y se seleccionaron de entre las especies que se han detectado como las más abundantes en ese agroecosistema (Ibarra-Núñez *et al.*, 2004), por su presencia como adultos en la época que se realizó este estudio, así como por su permanencia en el lugar de construcción de su red.

En el sitio de estudio se delimitaron cuatro parcelas de 50 x 50 m (1/4 ha) separadas entre sí por una distancia mínima de 100 m. En cada parcela se colocó una trampa malaise en ubicaciones similares a las de las redes de las arañas, con objeto de determinar la gama de artrópodos presentes en este agroecosistema. Asimismo se colocaron en cada parcela, y para cada especie de araña, cinco trampas para recuperar los restos de las presas. Estas trampas consistieron en recipientes cilíndricos de plástico transparente de 20 cm de ancho por 8 cm de alto (sin tapa y conteniendo unos 100 ml de propilenglicol al 10% como líquido preservador de las presas) que se colocaron unos 5 cm por debajo de las redes de las arañas. Cada semana se cambió el líquido de las trampas y se recuperó el contenido, el cual fue guardado en frascos con alcohol al 80%, etiquetado y llevado al laboratorio para su posterior separación e identificación a nivel de familia.

A partir de los registros de los datos se determinaron las frecuencias totales y relativas de cada tipo de presa capturada por cada una de las especies de arañas y por las trampas malaise. Con esa información se calculó la amplitud de dieta de cada especie de araña, mediante el índice de Hulbert estandarizado (Krebs, 1999) para analizar el grado relativo de especialización de dieta. Para analizar si las arañas están capturando las presas al azar, es decir en proporciones similares a su disponibilidad ambiental, se aplicó una prueba G (Krebs, 1999). Para determinar el grado de traslape de dieta entre cada par de especies de arañas, se usaron los índices de similitud de Sørensen (Magurran, 2004) y el simplificado de Morisita (Krebs, 1999), y los resultados de cada índice fueron sometidos a un Análisis de Agrupamiento por Ligamiento Promedio no Ponderado (UPGMA) para revelar los grupos de similitud cualitativa (Sorensen) y cuantitativa (Morisita) de las dietas. Finalmente, para cada especie de araña, se calculó la tasa de forrajeo sobre cada tipo de presa, mediante el índice de Savage (Krebs, 1999) y el índice de selección de Ivlev (Jacobs, 1974). El índice de Savage varía entre 0 e infinito, con los valores superiores a 1 indicando sobre-depredación y los valores inferiores a 1 sub-depredación con respecto a la disponibilidad ambiental. El índice de Ivlev varía entre -1 y +1, con los valores superiores a 0 indicando sobre-depredación y los valores inferiores a 0 sub-depredación.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En las trampas malaise se recuperó un total de 5,779 ejemplares correspondientes a 17 órdenes y 140 familias de artrópodos, siendo Diptera, Hymenoptera y Lepidoptera los órdenes más abundantes, con un 64.09%, 14.44% y 10.24% respectivamente. Por otro lado, se obtuvo un total de 1,330 ejemplares de presas pertenecientes a 16 órdenes y 71 familias, de los cuales 1,033 (77.67%) correspondieron a los órdenes más abundantes: Hymenoptera (35.79%), Coleoptera (19.10%), Hemiptera (11.50%) y Diptera (11.28%). Estos resultados coinciden con los registrados en otros estudios sobre depredación por arañas (Nyffeler, 1999; Ibarra-Núñez *et al.*, 2001; Pérez de la Cruz, *et al.*, 2007), confirmando que estos órdenes constituyen las principales presas de las arañas tejedoras independientemente del clima y del tipo de cultivo. Sin embargo, comparada con su disponibilidad ambiental (ver Anexo), resalta la reducida depredación de dípteros y lepidópteros, y la sobre-depredación de himenópteros y hemípteros. Estos resultados coinciden con los de otros autores que han documentado, para otras arañas tejedoras, una depredación sesgada con respecto a su abundancia en el hábitat, donde algunas presas fueron sobre-depredadas, mientras que otras son sub-depredadas (Nentwig, 1980, 1985; Nyffeler *et al.*, 1989). Del total de presas se registraron 351 ejemplares para *C. caroli* (26.39%), 342 (25.71%) para *T. haemorrhoidale*, 334 (25.11%) para *U. trilineatus* y 303 (22.78%) para *C. cambridgei*.

Los valores de la prueba G resultaron altamente significativos para las cuatro especies de arañas (*C. cambridgei*, $G = 1160.68$, $gl = 35$, $P = 4.39E-221$; *T. haemorrhoidale*, $G = 1571.40$, $gl = 29$,

$P = 0.00$; *C. caroli*, $G = 997.91$, $gl = 27$, $P = 6.457E-193$; *U. trilineatus*, $G = 1296.86$, $gl = 33$, $P = 1.86E-251$), confirmando que las presas no fueron capturadas en proporción a su abundancia ambiental. El número de familias capturadas por las cuatro especies de arañas fue cercano al 50% de familias capturadas por las trampas malaise. Estos datos revelan ya sea una limitada capacidad de las arañas para capturar las presas disponibles, o una alta selectividad de las arañas en cuanto a los tipos de presas aceptables como tales, o una combinación de ambos factores. La amplitud de dieta para *T. haemorrhoidale* fue mayor ($B'_A=0.146$) que la amplitud de *C. cambridgei* ($B'_A=0.129$), *U. trilineatus* ($B'_A=0.033$) y *C. caroli* ($B'_A=0.011$), esto evidencia que las especies del gremio de las tejedoras orbiculares presentan dietas más especializadas (valores de amplitud de dieta más bajos) que las especies del gremio de las tejedoras irregulares (valores de amplitud de dieta más altos).

Los resultados del traslape de dieta (Tabla 1 y Figura 1) muestran tendencias diferentes según se considere solo la composición de la dieta (índice de Sorensen), o las frecuencias de cada grupo en la dieta (índice simplificado de Morisita). En el primer caso (traslape cualitativo) los datos indican una mayor similitud entre las dietas de las especies del gremio de las tejedoras irregulares (0.634), mientras que para las del gremio de las tejedoras orbiculares, una de las especie (*U. trilineatus*) presenta una dieta más similar a las especies del otro gremio. En el segundo caso (traslape cuantitativo), los resultados son menos definidos, en cada gremio una de las especies (*C. cambridgei* y *C. caroli*) tiene su mayor traslape con la otra especie de su propio gremio, pero el mayor valor de traslape para las otras dos especies fue inter-gremio (*T. haemorrhoidale* con *U. trilineatus*). Estos resultados muestran que el gremio de las tejedoras irregulares, con menor especialización, son las que muestran la mayor similitud cualitativa en sus dietas, aunque esto no se sostiene al considerar la frecuencia de cada grupo de presas capturadas. Por otra parte, las diferencias (menor similitud en traslape cualitativo) entre las dos tejedoras orbiculares (que son las que tienen las dietas relativamente más especializadas) parecen indicar que cada una de estas especies se especializa en diferentes conjuntos de presas.

Tabla 1. Traslape de dieta cualitativo (índice de Sorensen, parte superior derecha de la diagonal) y cuantitativo (índice de Morisita, parte inferior izquierda de la diagonal) entre cada par de especies de arañas.

	<i>C. cambridgei</i>	<i>T. haemorrhoidale</i>	<i>C. caroli</i>	<i>U. trilineatus</i>
<i>C. cambridgei</i>	X	0.634	0.521	0.578
<i>T. haemorrhoidale</i>	0.7575	X	0.554	0.613
<i>C. caroli</i>	0.5928	0.7047	X	0.545
<i>U. trilineatus</i>	0.7022	0.9563	0.8474	X

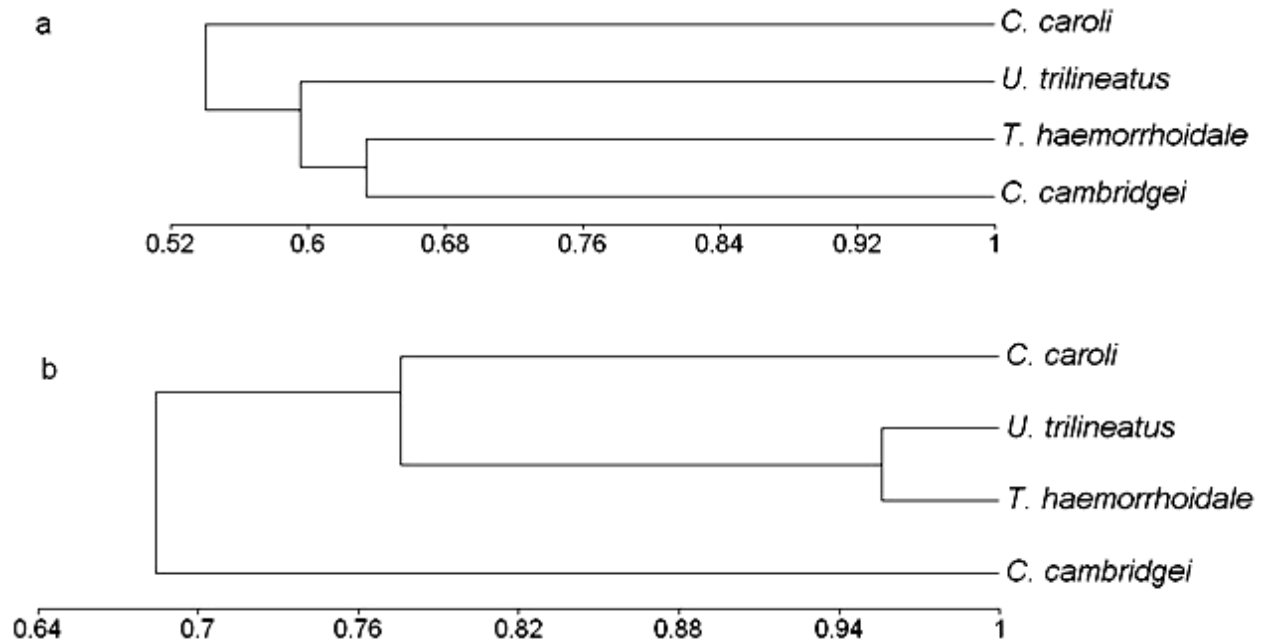


Figura 1. Análisis de agrupamiento de los valores de traslape de dietas entre las cuatro especies de arañas; a) traslape cualitativo (índice de Sorensen), b) traslape cuantitativo (índice simplificado de Morisita).

Los órdenes de presas que fueron sobre-depredados por las cuatro especies de arañas son Blattodea, Coleoptera, Hymenoptera y Orthoptera. A nivel de familia las cuatro especies de arañas sobre-depredaron a Aphididae, Blattidae, Pentatomidae, Scolytidae y Staphilinidae. *U. trilineatus* junto con las tejedoras irregulares sobre-depredaron a Salticidae, Curculionidae, Elateridae, Flatidae, Bethylidae y Formicidae, en tanto que *C. caroli* solo coincide con las tejedoras irregulares en sobre-depredar a Mordellidae. Adicionalmente las tejedoras irregulares coinciden en sobre-depredar a cuatro familias (Chrysomelidae, Cicadellidae, Cixiidae y Membracidae) que son sub-depredadas o solo marginalmente sobre-depredadas (con valores del índice de Ivlev no superiores a 0.200) por las tejedoras orbiculares. En contraste, estas últimas solo coinciden en sobre-depredar a la familia Phlaeothripidae (Tabla 2). Estos datos revelan que la dieta de *U. trilineatus* tiene mayores coincidencias con las de las tejedoras irregulares que con la otra especie de su propio gremio, por lo que en los análisis del traslape de dietas, esta especie resulta más afín a dicho gremio que a la otra especie de su propio gremio.

Al considerar el número de familias sobre-depredadas por especie de araña, parece haber una relación con los resultados de amplitud de dieta, donde a mayores valores de amplitud corresponde mayor número de familias sobre-depredadas (Tabla 2). Así *T. haemorrhoidale* que obtuvo el mayor valor de amplitud de dieta, tiene un valor alto de familias sobre-depredadas (25), en cambio *C. caroli* con el valor más bajo de amplitud de dieta, tiene el menor número de familias sobre-depredadas (16).

Tabla 2. Valores de los índices de selección (Savage = Wi; Ivlev = E) para las familias de presas capturadas por las cuatro especies de arañas. * Familias de presas claramente sobre-depredadas (con valor del índice de Ivlev superior a 0.200).

		<i>Chrysso cambridgei</i>		<i>Tidarren haemorrhoidale</i>		<i>Cyclosa caroli</i>		<i>Uloborus trilineatus</i>	
Orden	Familia	Wi	E	Wi	E	Wi	E	Wi	E
Araneae	Salticidae	7.63	0.768*	6.76	0.742*			3.46	0.552*
Blattodea	Blattidae	38.15	0.949*	118.28	0.983*	32.93	0.941*	69.21	0.972*
Coleoptera	Cerambycidae			1.13	0.059	1.10	0.047		
	Chrysomelidae	2.49	0.427*	2.20	0.376*	0.72	-0.166		
	Coccinellidae							2.04	0.341*
	Curculionidae	3.47	0.552*	4.61	0.643*			1.57	0.223*
	Elateridae	6.15	0.720*	6.00	0.714*	0.53	-0.306	3.91	0.592*
	Lampyridae	1.12	0.057						
	Mordellidae	4.77	0.653*	8.45	0.788*	4.12	0.609*		
	Ptilodactylidae	1.32	0.136			0.57	-0.276	0.60	-0.253
	Scarabaeidae	2.12	0.359*						
	Scolytidae	57.22	0.966*	33.80	0.943*	707.97	0.997*	397.96	0.995*
	Staphylinidae	4.77	0.653*	2.11	0.357*	8.23	0.783*	2.16	0.368*
Diptera	Cecidomyiidae	0.05	-0.907	0.11	-0.805	0.02	-0.959	0.07	-0.876
	Ceratopogonidae	0.03	-0.942			0.03	-0.950	0.03	-0.947
	Chironomidae	0.02	-0.969	0.03	-0.946	0.07	-0.873	0.09	-0.842
	Culicidae	0.22	-0.633					0.41	-0.421
	Dolichopodidae	0.10	-0.813	0.73	-0.156	0.09	-0.837	0.47	-0.363
	Muscidae							5.77	0.704*
	Mycetophilidae							0.51	-0.325
	Phoridae					0.95	-0.023	1.25	0.113
	Pipunculidae							8.65	0.793*
	Psychodidae	0.15	-0.744					0.13	-0.765
	Sciaridae	0.14	-0.760					0.12	-0.780
	Stratiomyidae							1.57	0.223*
	Tipulidae	0.24	-0.617	0.31	-0.521	0.51	-0.323	0.38	-0.453
Hemiptera	Aphididae	38.15	0.949*	67.59	0.971*	98.79	0.980*	17.30	0.891*
	Cicadellidae	3.66	0.571*	2.08	0.351*	1.13	0.060	0.24	-0.617
	Cixiidae	21.03	0.909*	4.77	0.653*	1.27	0.118		
	Flatidae	9.54	0.810*	8.45	0.788*			8.65	0.793*
	Membracidae	3.81	0.585*	6.76	0.742*				
	Pentatomidae	85.83	0.977*	59.14	0.967*	8.23	0.783*	25.95	0.926*
Hymenoptera	Apidae	0.95	-0.024						
	Bethylidae	1.73	0.268*	1.54	0.211*			1.57	0.223*
	Braconidae			2.11	0.357*			8.65	0.793*
	Chalcididae	7.63	0.768*						

	Evanidae					8.23	0.783*		
	Formicidae	1.68	0.254*	3.78	0.582*	1.36	0.154	2.69	0.457*
	Ichneumonidae			2.41	0.414*				
	Stephanidae					16.46	0.885*		
	Vespidae	1.33	0.143	1.54	0.211*			0.85	-0.083
Isoptera	Hodotermitidae			16.9	0.888*				
	Termitidae			1.41	0.169	15.09	0.876*		
Neuroptera	Chrysopidae	4.77	0.653*						
	Hemerobiidae	0.83	-0.093	1.47	0.190				
	Myrmeleontidae			8.45	0.788*			8.65	0.793*
Orthoptera	Acrididae							17.30	0.891*
Psocoptera	Archipsocidae	19.07	0.900*			8.23	0.783*		
	Epipsocidae	0.76	-0.134	0.68	-0.193				
	Hemipsocidae			4.22	0.617*			4.33	0.624*
	Lepidopsocidae	0.34	-0.496			0.19	-0.675	0.10	-0.815
	Psocidae	9.54	0.810*						
	Psyllipsocidae					4.70	0.649*		
Thysanoptera	Phlaeothripidae					2.74	0.466*	2.88	0.485*

Cabe destacar que *C. caroli* capturó el mayor porcentaje de presas del total de las cuatro especies de arañas (Anexo), sin embargo presentó los valores más bajos en total de familias capturadas, amplitud de dieta y porcentaje de familias capturadas con respecto a las colectadas con las trampas malaise. Estos resultados muy probablemente están relacionados con los hábitos de esta especie que integra los restos de algunas de sus presas en el establecimiento de su red (Levi, 1999), lo que impidió su detección a través de las trampas de restos, y en consecuencia pudo afectar los análisis derivados de estos datos, por lo cual los resultados relativos a esta especie se deben considerar con cautela.

Con relación al total de familias capturadas por cada especie de araña, las proporciones de familias capturadas consideradas plagas del cacao, fueron más altas para las tejedoras irregulares con 20.0% y 21.6 % de familias citadas como plagas (9 de 45 en total para *C. cambridgei* y 8 de 37 para *T. haemorrhoidale*), que para las tejedoras orbiculares con 10.5% y 14.3% (4 de 38 para *U. trilineatus*, y 4 de 28 para *C. caroli*).

Entre las familias señaladas con importancia agrícola para el cacao, tres fueron sobre-depredadas por las cuatro especies de arañas, Aphididae, Pentatomidae y Scolytidae. De la primera familia se detectó a *Aphis gossypii* Glover, citada como plaga de cacao, en la dieta de las cuatro especies de arañas. Aunque la familia Formicidae fue sobre-depredada por las cuatro especies de arañas y la abundancia de esta familia es alta en el ambiente, ninguna de las presas se identificó como alguna especie del género *Atta*, la cual es citada como defoliadora del cacao. Adicionalmente las especies tejedoras irregulares sobre-depredaron a las familias Chrysomelidae, Cixiidae, Cicadellidae, Membracidae y Scarabaeidae. Por otro lado, la Familia Ceratopogonidae considerada importante para la polinización del cacao, presentó una elevada abundancia en el ambiente, y a pesar de eso fue marcadamente sub-depredada por todas las arañas, evidenciando de esta forma un bajo impacto sobre una especie benéfica para el cacao.

Así se puede concluir que las arañas estudiadas capturan solo una parte de los tipos de artrópodos presentes en el cacaotal, y que cada especie captura un conjunto diferente. Las tejedoras orbiculares presentaron las dietas más especializadas, y sin embargo las tejedoras irregulares (que capturaron un rango más amplio de presas) presentaron la mayor similitud en la composición de sus dietas. Las arañas en conjunto (pero más acentuadamente las tejedoras irregulares) capturan a varios grupos de insectos considerados plagas del cacao, en proporciones superiores a su abundancia ambiental, sin afectar, al mismo tiempo, a algunas especies benéficas como los polinizadores de este cultivo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al M. en C. Héctor Montaña Moreno (ECOSUR) su valioso apoyo en el trabajo de campo y en el laboratorio. Al Sr. Roberto Monterrosas Reyes por las facilidades brindadas para trabajar en su predio. Sergio Dorian Moreno Mendoza reconoce el apoyo del CONACYT por la beca recibida como estudiante de la Maestría de ECOSUR.

REFERENCIAS

Coto, D., Saunders, J.L., Vargas, C.L.S. y King, A.B.S. 1995. Plagas invertebradas de cultivos tropicales con énfasis en América Central. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Costa Rica. 66 p.

Coddington, J.A. y Levi, H.W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22:565-592

Foelix, R. 1996. *Biology of spiders*. 2ª Ed. Oxford University Press, New York. 330 p.

González, A., Liljesthrom, G., Castro, D. del C. y Armendano, A. 2009. Development and recruitment of *Misumenops pallidus* (Keyserling) (Araneae: Thomisidae), and its synchronicity with three potential prey species in soybean cultures from Argentina. *Entomological News*. 120:41-52

Greenstone, M.H. 1999. Spider predation: How and why we study it. *Journal of Arachnology*. 27:333-342.

Hardy, F. 1961. *Manual de cacao*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba, Costa Rica. 439 p.

Ibarra-Núñez, G., García, J.A., López, J.A., Lachaud, J.P. 2001. Prey analysis in the diet of some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae) and web-building spiders (Araneae) in coffee plantations in Chiapas, Mexico. *Sociobiology*. 37:723-755.

Ibarra-Núñez, G., Moreno-Molina, E.B., Ruiz-Colmenares, A., Trujillo-Olivera, M. y García-Ballinas, J.A. 2004. Las Arañas tejedoras (Araneidae, Tetragnathidae, Theridiidae y Uloboridae) de una plantación de cacao en Chiapas, México. En: Morales Moreno A., Ibarra González, M., Rivera González, A. P. y Stanford Camargo, S. (Compiladores). *Entomología Mexicana* vol.3. Texcoco, Colegio de Postgraduados. México. pp. 38-41.

Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (INEGI). 2011. Información Nacional por entidad federativa y municipios. Huehuetán, Chiapas. <http://www.inegi.org.mx/sistemas/mexicocifras/default.aspx?ent=07>. Consultada: marzo de 2011.

- Ito, Y., Miyashita, K. y Sekiguchi, K. 1962. Studies on the predators of the rice crop insect pests, using the insecticidal check method. *Japanese Journal of Ecology*. 12:1-11
- Jacobs, J. 1974. Quantitative Measurement of Food Selection. A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecología*. 14:413-417.
- Krebs, C.J. 1999. *Ecological Methodology*. 2a. Edición. Adison Wesley Logman. California, U.S.A. 620 p.
- Levi, H.W. 1999. The Neotropical and Mexican Orb Weavers of the genera *Cyclosa* and *Allocyclosa* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*. 155:299-379.
- López-Báez, O., Sandoval, G.A., Soto R.J. 1988. Sistemas de producción de cacao (*Theobroma cacao* L.) en la región del Soconusco, Chiapas, México. Folleto de Investigación. Secretaría de Agricultura y Recursos Hidráulicos. México. 73 p.
- Luczak, J. 1979. Spiders in Agrocoenoses. *Polish Ecology Studies*. 5:151-200
- Magurran, A.E. 2004. *Measuring Biological Diversity*. Blackwell, UK. 256 p.
- Maloney, D., Drummond, F.A. y Alford, R. 2003. Spider predation in agroecosystems: can spiders effectively control pest population? *Maine Agricultural and Experiment Station. Technical Bulletin*. 190:1-32.
- Nentwig, W. 1980. The selective prey of Linyphiid-like spiders and of their space webs. *Oecología*. 45:236-243.
- Nentwig W. 1985. Prey analysis of four species of tropical orb-weaving spiders (Araneae: Araneidae) and a comparison with araneids of the temperate zone. *Oecologia* 66:580-594.
- Nyffeler, M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *Journal of Arachnology*. 27:317-324.
- Nyffeler, M., Dean, D.A., Sterling, W.L. 1989. Prey selection and predatory importance of orb-weaving spiders (Aranea: Araneidae, Uloboridae) in Texas cotton. *Environmental Entomology*. 18:373-380.
- Nyffeler, M., Sterling, W.L. y Dean, D.A. 1992. Impact of the striped lynx spider (Araneae: Oxyopidae) and other natural enemies on the cotton fleahopper *Pseudatomoscelis seriatus* (Hemiptera: Miridae) in Texas cotton. *Environmental Entomology*. 21(5):1178-1188.
- Pérez-de la Cruz, M., Sánchez-Soto, S., Ortíz-García, C.F., Zapata-Mata, R., de la Cruz-Pérez, A. 2007. Diversidad de insectos capturados por arañas tejedoras (Arachnida: Araneae) en el agroecosistema cacao en Tabasco, México. *Neotropical Entomology*. 36:90-101.
- Riechert, S.E. 1999. The hows and whys of successful pest suppression by spiders: insights from case studies. *Journal of Arachnology*. 27:387-396.
- Riechert, S.E. y Lawrence, K. 1997. Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: Spiders and insect prey. *Entomologia Experimentalis et Applicata*. 4:147-155.
- Salgado-Mora, M.G., Ibarra-Núñez G., Macías-Sámano, J.E. y López-Báez, O. 2007. Diversidad arbórea en cacaotales del Soconusco, Chiapas, México. *Interciencia*. 11:763-768.

Sunderland, K. 1999. Mechanisms underlying the effects of spiders on pest populations. *Journal of Arachnology*. 27:308-316.

Uetz, G.W., Halaj, J. y Caddy, A.B. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*. 27:270-280.

Vargas, G.E.I. 2010. Cacao (*Theobroma cacao*) Aspectos técnicos. Ministerio de Agricultura y Ganadería. Costa Rica. 18 p.

Wise, D.H. 1993. Spiders in ecological webs. Cambridge University Press. Cambridge, U.S.A. 321 p.

Yanes García, M. 1994. El cacao: origen, cultivo e industrialización en Tabasco. Centro de Investigaciones Agropecuarias, Universidad Juárez Autónoma de Tabasco, México. 31 p

Young, O.P. and Edwards G.B. 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. *Journal of Arachnology*. 18:1-27.

ANEXO. Totales de órdenes, familias, número de ejemplares y proporción de ejemplares de cada familia de artrópodos colectados mediante las trampas malaise y recuperados de las trampas de restos de cada una de las especies de arañas estudiadas.

ORDEN	FAMILIA	malaise	<i>Cyclosa caroli</i>	<i>Uloborus trilineatus</i>	<i>Chrysso cambridgei</i>	<i>Tidarren haemorrhoidale</i>	
19 Órdenes	152 Familias	5779	351	334	303	342	
Araneae	Anyphaenidae	0.05					
	Corinnidae	0.03					
	Gnaphosidae	0.03					
	ND	0.07		1.20	1.65	1.17	
	Salticidae	0.09		0.30	0.66	0.58	
	Selenopidae				0.33		
	Sparassidae	0.02					
	Theridiidae			0.30	0.33	0.29	
	Blattodea	Blattellidae	0.09				
		Blattidae	0.02	0.57	1.20	0.66	2.05
ND						0.58	
Coleoptera	Alleculidae	0.05					
	Anthribidae	0.02					
	Bostrichidae				0.33	0.29	
	Brentidae	0.02					
	Bruchidae	0.02					
	Cantharidae	0.02					
	Carabidae	0.07					
	Cerambycidae	0.26	0.28			0.29	
	Cicindelidae				0.33		
	Cleridae	0.07					
	Coccinellidae	0.29		0.60			
	Corylophidae	0.02					
	Curculionidae	0.19		0.30	0.66	0.88	
	Chrysomelidae	0.40	0.28		0.99	0.88	
	Elateridae	0.54	0.28	2.10	3.30	3.22	
	Lampyridae	0.29			0.33		
	Mordellidae	0.07	0.28		0.33	0.58	
	ND			6.84	7.49	10.56	10.23
	Orsodacnidae	0.02					
	Ptilodactylidae	0.50	0.28	0.30	0.66		
	Scarabaeidae	0.16			0.33		
	Scolytidae	0.02	12.25	6.89	0.99	0.58	
	Staphylinidae	0.14	1.14	0.30	0.66	0.29	
Tenebrionidae	0.03						
Diptera	Anisopodidae	0.03					
	Asilidae	0.59					

	Cecidomyiidae	13.55	0.28	0.90	0.66	1.46
	Ceratopogonidae	11.07	0.28	0.30	0.33	
	Culicidae	1.47		0.60	0.33	
	Curtonotidae	0.03				
	Chaoboridae				0.33	
	Chironomidae	20.97	1.42	1.80	0.33	0.58
	Chloropidae	0.05				
	Diopsidae	0.02				
	Dolichopodidae	3.20	0.28	1.50	0.33	2.34
	Keroplastidae			0.30		
	Muscidae	0.10		0.60		
	Mycetophilidae	0.59		0.30		
	ND		5.13	7.49	1.65	2.34
	Otitidae	0.03				
	Phoridae	1.19	1.14	1.50		
	Piophilidae	0.05				
	Pipunculidae	0.03		0.30		
	Psychodidae	2.25		0.30	0.33	
	Ptychopteridae	0.03				
	Rhagionidae	0.02				
	Scatopsidae	0.31				
	Sciaridae	2.42		0.30	0.33	
	Sciomyzidae	0.03				
	Simuliidae	0.16				
	Stratiomyidae	0.19		0.30		0.29
	Syrphidae	0.02				
	Tachinidae	0.02				
	Tephritidae	0.03				
	Therevidae	0.02				
	Tipulidae	5.57	2.85	2.10	1.32	1.75
	Trixoscelididae	0.03				
Embiidina	ND					0.29
	Oligotomidae	0.05				
Ephemeroptera	Caenidae	0.02				
	ND		0.28	0.30		
Hemiptera	Aphididae	0.02	1.71	0.30	0.66	1.17
	Cercopidae	0.03				
	Cicadellidae	1.26	1.42	0.30	4.62	2.63
	Cicadidae	0.02				
	Cixiidae	0.67	0.85		14.19	3.22
	Coreidae	0.03				

	Flatidae	0.03		0.30	0.33	0.29
	Hydrometridae				0.33	0.29
	Lygaeidae				0.33	
	Margarodidae	0.03				
	Membracidae	0.09			0.33	0.58
	ND		1.71	0.30	2.97	2.63
	Pentatomidae	0.03	0.28	0.90	2.97	2.05
	Psylliidae	0.03				
	Reduviidae	0.02				
Hymenoptera	Aphelinidae		0.28			
	Apidae	0.35			0.33	
	Bethylidae	0.19		0.30	0.33	0.29
	Braconidae	0.14		1.20		0.29
	Ceraphronidae	0.16				
	Chalcididae	0.09			0.66	
	Encyrtidae	0.02				
	Eupelmidae	0.07				
	Evanidae	0.03	0.28			
	Formicidae	9.81	13.39	26.35	16.50	37.13
	Ichneumonidae	0.24				0.58
	Leucospidae	0.02				
	Megaspilidae				0.33	
	Mymaridae	0.05				
	ND		16.81	7.49	7.26	2.63
	Perilampidae	0.02				
	Pompilidae					0.58
	Proctotrupidae	0.02				
	Rhopalosomatidae	0.43				
	Scelionidae	0.03				
	Sphecidae	0.19				
	Stephanidae	0.02	0.28			
	Tetracampidae	0.02				
	Tiphiidae	0.02				
	Trichogrammatidae	0.02				
	Vespidae	2.47		2.10	3.30	3.80
	Xiphydriidae	0.03				
Isoptera	Hodotermitidae	0.02				0.29
	Kalotermitidae	0.22				
	ND		2.85			
	Rhinotermitidae	0.02				
	Termitidae	0.21	3.13			0.29

Lepidoptera	Arctiidae	0.03				
	Cosmopterigidae	1.00				
	Gelechiidae	0.42				
	Gracillariidae	0.19				
	Heliozelidae	0.17				
	Hepialidae	0.10				
	Lyoniidae	0.02				
	Micropterygidae	0.02				
	ND	6.68	1.99	2.40	0.99	1.46
	Noctuidae	0.03				
	Nymphalidae	0.03				
	Oecophoridae	0.07				
	Peleopodidae	0.17				
	Pterophoridae	0.10				
	Pyralidae	0.14				
	Sesiidae	0.03				
	Thyrididae	0.29				
	Tineidae	0.55				
	Tortricidae	0.17				
Mantodea	Mantidae				0.33	
ND	ND		15.67	13.77	9.57	4.68
Neuroptera	Chrysopidae	0.07			0.33	
	Hemerobiidae	0.40			0.33	0.58
	Myrmeleontidae	0.03		0.30		0.29
Odonata	Coenagrionidae	0.02				
Orthoptera	Acrididae	0.02		0.30		
	Gryllidae	0.16				
	ND		0.28		0.33	0.58
	Tettigoniidae			0.30		
	Tridactylidae	0.02				
Pseudoscorpiones	ND		0.28			0.58
Psocoptera	Archipsocidae	0.03	0.28		0.66	
	Epipsocidae	0.43			0.33	0.29
	Hemipsocidae	0.07		0.30		0.29
	Lepidopsocidae	2.94	0.57	0.30	0.99	
	ND	0.02	1.14	1.50	1.32	0.88
	Pachytroctidae	0.19				
	Prionoglaridae					0.29
	Pseudocaeciliidae	0.03				
	Psocidae	0.03			0.33	
	Psyllipsocidae	0.12	0.57			

	Ptiloneuridae	0.03				
Strepsiptera	Halictophagidae	0.02				
Thysanoptera	Heterothripidae		1.14	1.20		0.29
	ND		0.85			
	Phlaeothripidae	0.10	0.28	0.30		
Trichoptera	Hydropsychidae	0.05				
	Hydroptilidae	0.02				