



El Colegio de la Frontera Sur

Estrategias de depredación y tipos de presas de dos especies de
arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae)

Tesis
presentada como requisito parcial para optar al grado de
Maestra en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural
Con orientación en Manejo y Conservación de Recursos Naturales

Por

Gabriela Guadalupe Angulo Ordoñez

2018



CARTA DE LIBERACIÓN DE TESIS

El Colegio de la Frontera Sur

Tapachula, Chiapas, 28 de agosto de 2018.

Las personas abajo firmantes, miembros del jurado examinador de:

Gabriela Guadalupe Angulo Ordoñez

hacen constar que se han hecho las argumentaciones o correcciones al manuscrito de tesis titulado: Estrategias de depredación y tipos de presas de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae).

Por lo cual se autoriza sea empastada la tesis para que la persona pueda optar al grado de:

Maestro/a en Ciencias en Recursos Naturales y Desarrollo Rural.

Nombre

Firma

Sinodal adicional M. en C. Eduardo Rafael Chamé Vázquez

Sinodal adicional Dra. Rebeca González Gómez

Sinodal suplente Dra. Lislie Solís Montero

DEDICATORIAS

A mi mamá y mi papa

Clemencia y Juan Carlos

A mi hermano:

Carlos Angulo

Gracias por todo su cariño, apoyo y paciencia a lo largo de este proyecto.

A Fernando

Gracias por creer en mí y motivarme en seguir adelante siempre.

A mi familia

Por su paciencia, apoyo y cariño.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a CONACyT y a ECOSUR por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de posgrado.

Gracias a mi Director de tesis, el Dr. Guillermo Ibarra Nuñez, por su paciencia y apoyo durante la realización de la tesis. Por su amabilidad en brindarme un espacio para trabajar y aprender de usted.

Gracias a la Dra. Ariane Dor por su apoyo, comentarios y revisiones para la realización de la tesis. Además de su amabilidad y paciencia para concluir este trabajo.

Gracias al M. en C. Franco Campuzano Granados por sus comentarios y consejos durante la realización de la tesis. Por su amistad y compañerismo a lo largo de la maestría.

Gracias al M. en C. Héctor Montaña Moreno por su apoyo durante las colectas en campo. A David Chamé Vázquez por sus consejos en el establecimiento y mantenimiento de la cría de colémbolos y en el mantenimiento de las arañas. A demás agradecer su amistad y compañerismo.

A los sinodales M. en C. Eduardo Rafael Chamé Vázquez, Dra. Rebeca González Gómez y Dra. Lislíe Solís Montero por sus aportaciones en la tesis.

A mis amigos y compañeros con quien compartí gratos momentos en ECOSUR.

Contenido

1	INTRODUCCIÓN	1
2	JUSTIFICACIÓN	4
3	PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	5
4	HIPÓTESIS	6
5	OBJETIVOS	7
	5.1 Objetivo General	7
	5.2 Objetivos Particulares	7
6	MATERIALES Y MÉTODOS	8
	6.1 Especies de estudio	8
	6.2 Colecta de arañas y presas	8
	6.3 Mantenimiento en laboratorio	9
	6.4 Diseño experimental	10
	6.5 Registro de actos	11
	6.6 Análisis de datos	11
7	RESULTADOS	13
	7.1 Comportamiento de depredación de <i>Phonotimpus</i>	13
	7.2 Comportamiento de <i>Phonotimpus</i> frente a <i>Collembola</i> sp.	15
	7.2.1 <i>P. pennimani</i> frente a <i>Collembola</i> sp.	15
	7.2.2 <i>P. talquian</i> frente a <i>Collembola</i> sp.	18
	7.3 Comportamiento de <i>Phonotimpus</i> frente a <i>Delphacidae</i> sp.	20
	7.3.1 <i>P. pennimani</i> frente a <i>Delphacidae</i> sp.	20
	7.3.2 <i>P. talquian</i> frente a <i>Delphacidae</i> sp.	22
	7.4 Comportamiento de <i>Phonotimpus</i> frente a <i>Lygaeidae</i> sp.	24
	7.4.1 <i>P. pennimani</i> frente a <i>Lygaeidae</i> sp.	24

7.4.2	<i>P. talquian</i> frente a Lygaeidae sp.	26
7.5	Comportamiento de <i>Phonotimpus</i> frente a Caeciliidae sp.	28
7.5.1	<i>P. pennimani</i> frente a Caeciliidae sp.	28
7.5.2	<i>P. talquian</i> frente a Caeciliidae sp.	29
7.6	Actos comportamentales.....	31
7.7	Respuesta de <i>Phonotimpus</i> frente los diferentes tipos de presas	32
7.8	Duración de actos comportamentales.....	34
7.9	Tiempo hasta la captura.....	36
8	DISCUSIÓN	38
9	CONCLUSIONES	45
10	LITERATURA CITADA	46
11	ANEXOS	50
	Anexo 1	50

ÍNDICE DE CUADROS

Cuadro 1 Catálogo de actos comportamentales para las especies de <i>Phonotimpus</i> observados durante los encuentros con los diferentes tipos de presas.	13
Cuadro 2 Frecuencia relativa (%) y totales para cada acto comportamental registrado en <i>P. pennimani</i> y <i>P. talquian</i>	15
Cuadro 3 Frecuencia total de actos frente cada tipo de presa y promedio de actos en secuencias con captura y sin captura.	31
Cuadro 4 Número total de ataques, capturas exitosas, totales de fallas y totales de presas que soltaron.	33

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. pennimani</i> frente a <i>Collembola</i> sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.	17
Figura 2 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. talquian</i> frente a <i>Collembola</i> sp.	19
Figura 3 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. pennimani</i> frente a <i>Delphacidae</i> sp.	21
Figura 4 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. talquian</i> frente a <i>Delphacidae</i> sp.	23

Figura 5 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. pennimani</i> frente a Lygaeidae sp..	25
Figura 6 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. talquian</i> frente a Lygaeidae sp. .	27
Figura 7 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. pennimani</i> frente a Caeciliidae sp..	29
Figura 8 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de <i>P. talquian</i> frente a Caeciliidae sp..	30
Figura 9 Promedio y error estándar de actos por tipo de presas.....	32
Figura 10 Promedio de duración y error estándar de inmovilidad.	34
Figura 11 Promedio de duración y error estándar de desplazamiento.	35
Figura 12 Promedio de duración y error estándar de limpieza.	36
Figura 13 Promedio de duración y error estándar hasta la captura de la presa.	37

RESUMEN

Se llevaron a cabo observaciones en laboratorio para determinar las estrategias de depredación y los tipos de presas de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae) que habitan en el área de la Reserva de la Biosfera Volcán Tacaná, Chiapas. A cada especie se le ofrecieron diferentes presas (colémbolos, hemípteros y psocópteros) y se analizó a detalle la respuesta de cada especie frente a cada tipo de presa. Se realizaron comparaciones para detectar diferencias en el repertorio comportamental entre especies y por tipos de presas. Ambas especies atacaron y consumieron en mayor cantidad a los colémbolos, mientras que los hemípteros fueron atacados pero tuvieron menos capturas y los psocópteros solo fueron capturados en una ocasión. El comportamiento de depredación varió de acuerdo al tipo de presa. De manera general el comportamiento de depredación de *Phonotimpus* consistió en: la aproximación, detección y orientación hacia la presa (comienzo de la secuencia comportamental). Usualmente las arañas permanecieron inmóviles un breve tiempo mientras la presa se aproximó. Este comportamiento permitió a las arañas no ser detectadas. Si la presa se encontró inmóvil, las arañas se acercaron (menos de un cuerpo de distancia) para comenzar el ataque. Con un movimiento rápido, las arañas extendieron sus patas delanteras para alcanzar y abrazar a la presa. Las arañas llevaron rápidamente la presa a sus colmillos y extendieron sus patas delanteras. Algunas ocasiones realizaron desplazamientos con la presa capturada pero usualmente la secuencia concluía con la inmovilización prolongada de la presa. Este comportamiento es usual en algunas arañas cazadoras, que esperan inmóviles entre la hojarasca a que su presa se aproxime para después realizar el ataque.

PALABRAS CLAVE

Comportamiento, cazadoras errantes, selección de presas, Volcán Tacaná, colémbolos.

1 INTRODUCCIÓN

Las arañas son artrópodos abundantes que desempeñan un papel importante en los diferentes ecosistemas de los que forman parte debido a que son depredadoras que capturan diferentes organismos, en particular insectos. Las arañas han desarrollado diversas estrategias de depredación dentro de los hábitats que ocupan (Nyffeler et al. 1987; Coddington y Levi 1991; Foelix 2011). Existen especies cuyas estrategias de depredación son similares y que se pueden agrupar en gremios (grupos de especies que aprovechan un mismo tipo de recurso de forma similar). De manera muy general, las arañas pueden separarse en dos grandes grupos: tejedoras de redes y cazadoras errantes, en función de si utilizan o no una estructura de seda para capturar a sus presas (Uetz et al. 1999; Foelix 2011). Estas dos técnicas de depredación representan los extremos de un continuo con numerosas estrategias variadas que permiten a la araña explotar diferentes microhábitats (Uetz 1992). Sin embargo, es posible distinguir gremios más específicos para cada grupo, en función del tipo de red (para las tejedoras), de las estrategias particulares de captura y del micro-hábitat en que se desarrolla esta actividad (Nyffeler 1999; Uetz et al. 1999; Cardoso et al. 2011; Foelix 2011; Nelson y Jackson 2011).

En las cazadoras errantes se han observado diferentes estrategias de depredación. Algunas son emboscadoras que esperan inmóviles a que su presa se acerque, mientras que otras se mueven activamente en busca de presas (Uetz et al. 1999). Algunas arañas, como las de la familia Thomisidae, desarrollaron la capacidad de quedarse inmóviles en un sitio atractivo para los insectos (una flor) o una estructura sobre la que transitan frecuentemente algunos insectos (una rama de árbol), esperando que se aproxime una presa potencial (Cheli et al. 2006). Otra estrategia corresponde a las acechadoras, que perciben a distancia a su presa (a través de la visión) y se acercan sigilosamente para lanzar su ataque cuando ya están cerca de la misma, como los integrantes de la familia Salticidae (Gardner 1965; Foelix 2011). Otras arañas se mueven con rapidez entre o sobre la hojarasca en busca de presas, lo que corresponde al gremio de arañas corredoras de suelo, como la familia Lycosidae. Las estrategias depredadoras que emplean los distintos gremios de arañas se componen de una serie

de comportamientos que le permiten localizar, someter (capturar) e ingerir a sus posibles presas (Walker et al. 1999).

Por otro lado, la captura de un tipo particular de presa por una araña está determinada por diferentes factores, algunos propios de la araña como su tamaño, edad, sexo, hambre e incluso genéticos (Nelson y Jackson 2011), además de factores propios de la presa como su capacidad de defensa o la frecuencia con la que encuentran disponibles en su hábitat (Toft 1999). Esta disponibilidad de las presas en el ambiente es compleja de conocer, por lo que la información acerca de la dieta de las arañas ha adquirido diferentes enfoques que determinan los patrones de depredación entre las especies (Nyffeler 1999). Se ha observado que las arañas capturan con mayor frecuencia a presas de menor tamaño, de exoesqueletos delgados y de mayor movilidad (Nentwig 1983). En mayor medida, las arañas se alimentan de insectos, aunque algunas especies también incluyen arañas en su dieta. En general, los órdenes de artrópodos que constituyen las presas más capturadas por las arañas son: Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera, Coleoptera, Orthoptera, Collembola y Araneae (Nyffeler y Birkhofer 2017). A pesar de que existe similitud entre la selección de sus presas, la diversidad de estrategias de depredación y la variación del uso del hábitat determinarán la proporción en el consumo de dichas presas (Nyffeler 1999).

La familia Phrurolithidae se encuentra dentro del gremio de las arañas cazadoras errantes de suelo, las cuales habitan entre la hojarasca y no fabrican artefactos de seda para la captura de sus presas, aunque sus estrategias de captura pueden cambiar de acuerdo a las características de las presas (Nyffeler et al. 1994). En las faldas del Volcán Tacaná se encontraron dos especies relativamente abundantes de esta familia. En un principio se identificaron como pertenecientes al género *Piabuna* (Ibarra-Núñez et al. 2011; Chamé-Vázquez 2015), pero actualmente se ubican en el género *Phonotimpus* de la misma familia (Chamé-Vázquez et al. 2018).

A pesar de que en la literatura existen antecedentes sobre la captura y tipos de presas por parte de algunas especies de arañas pertenecientes a varias familias, aun no se han hecho estudios sobre el comportamiento de depredación de arañas de la familia Phrurolithidae, incluidas las especies del género *Phonotimpus*. La información que se conoce sobre los hábitos de depredación de las arañas que habitan entre la hojarasca

así como de la mayoría de las arañas cazadoras de suelo es muy escasa (Eggs et al. 2015). Esto se debe en parte a los problemas metodológicos para recopilar datos suficientes que permitan realizar estos análisis (Alderweireldt 1994), sin embargo, el conocimiento sobre los mecanismos de depredación de estas arañas, permitirá realizar estudios comparativos que permitan comprender su impacto potencial como depredadores de los artrópodos del suelo que intervienen en el reciclaje de la materia orgánica (Wise 2004; Liu et al. 2015). Debido al pequeño tamaño de estas especies, el estudio se realizó en condiciones de laboratorio, para permitir su observación, con el objetivo de determinar su comportamiento de depredación y analizar las similitudes y las diferencias en sus estrategias de captura frente a diferentes tipos de presas.

2 JUSTIFICACIÓN

A pesar de que en la literatura existen antecedentes sobre la captura de presas por parte de diferentes especies de arañas, en su mayoría enfocados en arañas tejedoras de red, arañas saltarinas (Salticidae), arañas lobo (Lycosidae) y tarántulas (Theraphosidae) (Dor et al. 2011; Dor y Hénaut 2011; Dor y Henaut 2013), se han hecho pocos estudios sobre el comportamiento de depredación de otras familias de arañas que viven en el suelo y específicamente de esta familia no se encontró ningún estudio previo acerca de su comportamiento de depredación. La elección de las dos especies de *Phonotimpus* como modelos para este estudio es debido a que son relativamente abundantes en sitios con bosque mesófilo de montaña y restringidas al Volcán Tacaná. Como se sabe, existen pocos estudios acerca de la diversidad biológica de esta zona, sobretodo relacionado a la fauna del suelo (Brown et al. 2001). Además que las arañas cazadoras son buenos modelos para los estudios de depredación porque pueden incluir una gran variedad de presas, su distribución específica en suelos con hojarasca servirá de base para explorar su impacto sobre las poblaciones de sus presas y posteriormente comprender su papel en la dinámica que ocurre en el suelo de estos ecosistemas. Por lo consiguiente, con este trabajo se pretende hacer un primer estudio sobre las estrategias de depredación de *Phonotimpus pennimani* y *Phonotimpus Talquian* (Chamé-Vázquez et al. 2018), y analizar la similitud en cuanto a la composición y frecuencia de las presas capturadas, entre las dos especies.

3 PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Varía el comportamiento de depredación de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae) entre las especies y en función del tipo de presa?

La pregunta anterior se puede desglosar en las siguientes preguntas:

¿Cuáles son las estrategias de depredación que emplean dos especies de arañas del género *Phonotimpus*?

¿Las estrategias de depredación de las dos especies de *Phonotimpus* difieren en función de la especie y del tipo de presa?

¿Las dos especies de *Phonotimpus* difieren en la selección de sus presas?

4 HIPÓTESIS

1.- Al tratarse de dos especies diferentes del mismo género, las estrategias de depredación empleadas (en función del tipo de presas) serán similares.

2.- Al tratarse de especies que se encuentran en dos sitios diferentes, es posible que la selección de tipos de presas sea diferente.

5 OBJETIVOS

5.1 Objetivo General

Caracterizar el comportamiento de depredación de *P. pennimani* y *P. talquian* en cuanto a sus estrategias de captura y tipos de presas.

5.2 Objetivos Particulares

- Determinar en laboratorio, las estrategias de depredación de *P. pennimani* y *P. talquian* frente a diferentes tipos de presas recolectadas en su mismo hábitat.
- Determinar si existe diferencia en las estrategias de depredación de *P. pennimani* y *P. talquian* en función de la especie y tipos de presas.
- Analizar si *P. pennimani* y *P. talquian* difieren en la selección de presas ofrecidas en laboratorio.

6 MATERIALES Y MÉTODOS

6.1 Especies de estudio

Phonotimpus pennimani y *P. talquian* son relativamente abundantes en la hojarasca, de tamaño pequeño (*P. pennimani* mide alrededor de 2.0 mm y *P. talquian* alrededor de 2.8 mm) y de coloración marrón-amarillento. La especie *P. talquian* se encontró en un sitio con bosque mesófilo de montaña localizado en el Ejido Talquián perteneciente al Municipio de Unión Juárez (15°05'15'' N, 92°05'56'' O, 2010 m). La especie *P. pennimani* se encontró en un sitio con cafetal de sombra localizado en el Ejido Alpujarras, del Municipio de Cacahoatán (15°04'20.76" N y 92°09'57" O, entre los 922 m y 1069 m de altitud). Hasta el momento, no se tiene información sobre si ambas especies habitan en un mismo sitio (Ibarra-Núñez et al. 2011; Chamé-Vázquez 2015; Chamé-Vázquez et al. 2018).

6.2 Colecta de arañas y presas

Los muestreos se realizaron en los dos sitios donde se detectó una mayor abundancia de *P. pennimani* y *P. talquian* en estudios previos (Ibarra-Núñez et al. 2011; Chamé-Vázquez 2015). Para cada sitio se realizaron colectas del mes de enero a agosto de 2017 (con aproximadamente 40 colectas en campo). De enero a abril las colectas se realizaron quincenalmente (alternando entre los dos sitios) y a partir del mes de mayo las colectas se realizaron en los dos sitios cada semana. Esto debido a que se ha observado que la abundancia de ambas especies tiende a ser mayor durante dicho periodo (Chame-Vázquez 2015). En cada colecta se tomaron muestras de hojarasca del suelo las cuales se revisaron en el sitio (mediante búsqueda directa visual, dispersando la hojarasca sobre una manta de color blanco) para extraer manualmente las arañas que ahí se encontraran. La búsqueda de arañas en hojarasca se llevó a cabo de 9:00 a 13:00 horas. También se tomaron de 8-10 muestras de hojarasca (bolsas de plástico de 58 x 38.5 cm) que fueron llevadas al laboratorio para revisarlas y extraer las arañas. En estas mismas muestras de hojarasca, se extrajeron los insectos que ahí se encontraron y que fueron determinados para establecer las presas potenciales para las arañas. Las arañas e insectos colectados se colocaron individualmente en tubos tipo eppendorf y fueron llevados a la Colección de Arácnidos

del Sureste de México en El Colegio de la Frontera Sur (Unidad Tapachula), donde se confirmó su identidad (del género *Phonotimpus*). Los artrópodos empleados como presas potenciales fueron Collembola sp., Delphacidae sp. (Hemiptera), Lygaeidae sp. (Hemiptera) y Caeciliidae sp. (Psocoptera). Estas especies fueron elegidas por ser de talla similar o menor al de la araña, por encontrarse con mayor frecuencia en la hojarasca y en el mismo hábitat de las especies de *Phonotimpus* y por no poseer defensas visibles que pudieran dañar las arañas.

6.3 Mantenimiento en laboratorio

Las arañas y los artrópodos se mantuvieron en laboratorio, en condiciones semicontroladas de temperatura ($26 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$), humedad ($57 \pm 4.3\%$) y con un régimen de alrededor de 12 horas luz y 12 horas de oscuridad. Las arañas se colocaron individualmente en recipientes de plástico con tapa (9 x 9 x 7 cm) donde se colocó un sustrato (2 cm de grosor) de mezcla de yeso con carbón activado, por ser absorbente además que permitió observar si el sustrato se encontraba húmedo (por el cambio de color del yeso) (Scroggins y Taylor 2007; García-Gómez et al. 2014). Para mantener las condiciones de humedad se colocó algodón humedecido que fue rociado cada tres días con agua para que el sustrato estuviera húmedo. A cada araña se le proporcionó una alimentación a base de colémbolos (un colémbolo cada tres días), por ser uno de los artrópodos que habitan en la hojarasca y por tener el tamaño adecuado para poder ser atrapados por las arañas, además de haber sido aceptado como presa en las observaciones preliminares.

Se hizo una cría de colémbolos y se mantuvieron los diferentes tipos de insectos empleados como presas potenciales en recipientes de plástico (27.5 x 18 cm) separados por morfoespecie. Además se mantuvieron muestras de hojarasca cerradas y recién colectadas para el mantenimiento y extracción de los insectos. En el caso de los colémbolos, la cría se mantuvo durante todas las observaciones mientras que los demás insectos se estuvieron extrayendo de las muestras de hojarasca. A los recipientes se les colocó el mismo sustrato que las arañas además de hojarasca del suelo de donde se extrajeron. Estos fueron rociados con agua una vez a la semana

para mantener la humedad del sustrato y para el caso de Collembola fueron alimentados con hojuelas para peces.

6.4 Diseño experimental

Las arañas que se emplearon fueron hembras adultas o subadultas, ya que, en general los machos adultos tienden a concentrarse más en la búsqueda de parejas, que en la búsqueda de presas (Armendano y Gonzales 2011). De cada tipo de presa y para cada especie de araña se realizaron un mínimo de 30 observaciones. Las observaciones consistieron en realizar el registro del comportamiento de una araña a la que se le proporcionaba una presa potencial. Esto se hizo en condiciones de laboratorio para controlar las variables que pudieran afectar el comportamiento de las arañas y poder registrar en videograbaciones los actos de comportamiento de las arañas.

Como preparación para cada una de las observaciones, a cada araña se le retiró el alimento por un periodo de cuatro días a partir de su última captura. Esto para estandarizar el nivel de hambre y motivar su impulso de caza. Una vez concluida esta etapa, se comenzaron los encuentros con los diferentes tipos de presas.

Las observaciones se llevaron a cabo por las tardes (17:00-21:00 horas) porque en observaciones preliminares con las presas de mantenimiento (colémbolos) no se observó que el horario influyera en su comportamiento. Se empleó como arena de encuentros un recipiente de plástico rectangular (10 x 7.5 cm) con una tapa de acrílico transparente, las paredes de este recipiente fueron recubiertas de FLUON (PTFE) para crear una superficie resbaladiza y evitar que la araña y la presa treparan por las paredes y escaparan durante el encuentro. En el fondo de la arena se colocó un papel absorbente ligeramente humedecido con el fin de simular, en algún grado, la textura de la hojarasca del hábitat de las arañas. Después de cada encuentro, el recipiente se reemplazó por otro limpio y con un papel nuevo.

Los encuentros con las presas se registraron en video (formato mp4) con una cámara Sony (SLT-A37) para observar y registrar con detalle las secuencias de actos conductuales de la araña y de la presa. La cámara se colocó a unos 35 cm por arriba de la arena, para facilitar las observaciones y evitar manipulaciones que pudieran afectar los encuentros. La arena de encuentros se iluminó con luz roja, ya que, por una

parte, al ser artrópodos de la hojarasca, viven en condiciones de poca luz, y por otra parte se conoce que arañas e insectos normalmente tienen muy baja o nula sensibilidad a la luz en el espectro de los 645 a 700 nm, que corresponde a la luz roja (Foelix 2011). En cada encuentro se seleccionó una araña y una presa de manera aleatoria respetando los días sin alimento para cada especie de araña. La araña a observar se introducía primero en la arena, dejándola por 10 minutos para permitir que se habituara y reducir el posible estrés por manipulación. Transcurrido ese tiempo se introdujo, por el lado contrario a la araña, uno de los diferentes tipos de presas, de forma sutil para no perturbar a la araña. A partir de ese momento se comenzó el registro de datos hasta la captura de la presa, o hasta un máximo de 12 minutos, debido a que en observaciones previas con la presa de mantenimiento, el promedio de captura fue menor a 12 minutos. En los casos en que no se observó actividad durante este tiempo, se dio por terminada la observación. Las arañas que se mantuvieron vivas después las observaciones, fueron empleadas en más de un encuentro.

6.5 Registro de actos

Las grabaciones de cada encuentro usándose analizaron con el programa editor de video (Wondershare Filmora) para observar los movimientos en cámara lenta o incluso cuadro por cuadro (0.01 seg.), que permitió registrar el momento en que se produjo cada comportamiento y la duración correspondiente de estos. La observación de actos fue continua y se registraron todos los actos tanto de la araña como de la presa. Además, para cada especie de *Phonotimpus* se registró: el tiempo hasta la captura de la presa en cada encuentro, el número de capturas realizadas por tipo de presa, la frecuencia de las presas consumidas por araña, así como el número de intentos fallidos en la captura por tipo de presa.

6.6 Análisis de datos

Para describir las estrategias de depredación, primero se estudió el comportamiento frente a la presa de mantenimiento (colémbolos), para elaborar un etograma o catálogo de los actos que las arañas exhiben durante los encuentros (con sus descripciones). Se determinaron las secuencias de los actos conductuales, construyendo tablas de contingencia de primer orden de Markov con las frecuencias de cada transición en una

matriz. Esto se usó como referencia para analizar las variaciones con respecto a las otras presas ofrecidas.

Con esta información se elaboraron diagramas con los porcentajes de los actos conductuales para las dos especies frente a cada tipo de presa y que integraron la información de las secuencias: a) número de actos diferentes, b) número total de actos por secuencia, c) frecuencia en porcentaje de cada tipo de acto, d) porcentaje de ocurrencia en la transición entre dos actos, d) número de transiciones diferentes entre dos actos y e) frecuencia de las transiciones. Para determinar las diferencias en las estrategias de depredación se analizó la variabilidad del comportamiento de cada especie de araña frente a cada tipo de presa. Se utilizó un análisis no paramétrico Kruskal-Wallis para determinar si el total de actos podrían indicar un efecto significativo entre especies y tipo de presa.

Para analizar la respuesta de *Phonotimpus* frente a las diferentes presas ofrecidas para cada especie de araña se registró: a) la frecuencia total y el porcentaje de ataques por tipo de presa, b) total y porcentaje de capturas exitosas (capturas que concluyeron hasta que la presa fue consumida), c) total de intentos hasta la captura de la presa, d) total y porcentaje de fallas en la captura de la presa, e) total y porcentaje de las presas que fueron soltadas después de ser capturadas y f) promedio de duración hasta la captura de la presa. Con respecto a la frecuencia total de ataques y capturas exitosas se aplicó una prueba de Chi-cuadrada con la premisa de que las frecuencias serán producto de las diferencias entre las especies y tipos de presas (Krebs 1989).

Se registraron tres actos comportamentales con una duración prolongada: inmovilidad, desplazamiento y limpieza. Para cada especie y frente a los tipos de presa se utilizaron pruebas no paramétricas de U de Mann Whitney y Kruskal-Wallis para determinar si el tiempo de duración de cada acto podría tener un efecto significativo entre especies y tipo de presa.

7 RESULTADOS

7.1 Comportamiento de depredación de *Phonotimpus*

Se realizaron un total de 380 encuentros (videograbaciones), de las cuales 130 fueron excluidos del análisis por las siguientes razones la araña o presa escaparon durante el encuentro, por no cumplir el tiempo establecido de cada encuentro, o por la baja la calidad de la grabación. De las 250 videograbaciones analizadas (en adelante, secuencias), 125 fueron para *P. pennimani* y 125 para *P. talquian*. Por cada tipo de presa y para ambas especies de *Phonotimpus* se registraron un total de 30 secuencias para Collembola sp., 34 para Delphacidae sp., 30 para Lygaeidae sp. y 31 para Caeciliidae sp.

Se registraron un total de 16 actos comportamentales diferentes para ambas especies de *Phonotimpus*: inmovilidad, desplazamiento, abanicar, limpieza, aproximación, detección, orientación, expectativa, acercamiento, ataque, captura, transporte, consume, evadir, falla y soltar (Cuadro 1). Los actos de mayor frecuencia fueron Inmovilidad (23.5 % para *P. pennimani* y 25.3 % para *P. talquian*), Desplazamiento (13.5 % para *P. pennimani* y 13.9 % para *P. talquian*) y Limpieza (7.7 % para *P. pennimani* y 8.3 % para *P. talquian*). El acto con menor frecuencia fue Soltar (0.6 % para *P. pennimani* y 0.4 % *P. talquian*).

Cuadro 1 Catálogo de actos comportamentales para las especies de *Phonotimpus* observados durante los encuentros con los diferentes tipos de presas.

Acto	Código	Descripción del acto
1.-Inmovilidad	INM	La araña no realiza movimientos y se mantiene en una posición.
2.-Desplazamiento	DES	La araña se desplaza por la arena de encuentro.
3.-Abanica	ABA	Mientras se mantiene en una posición, la araña levanta una de sus patas delanteras y la mueve de un lado a otro.

4.-Limpieza	LIM	Mientras permanece sin desplazarse, la araña pasa sus apéndices uno por uno por sus quelíceros para realizar limpieza.
5.-Aproximación	APR	La araña que está en desplazamiento, pasa cerca de la presa, a dos cuerpos o menos de distancia (tomando como referencia el cuerpo de la araña).
6.-Detección	DET	La araña realiza un movimiento repentino cuando la presa se mueve cerca o tienen contacto directo.
7.-Orientación	OR	La araña gira su cuerpo (en dirección aproximada hacia la presa), después de abanicar, o en respuesta a un movimiento de la presa.
8.- Expectativa	EXP	Después de la detección de la presa, la araña permanece inmóvil.
9.-Acercamiento	ACE	Desplazamiento o movimiento corto (a menos de un cuerpo de distancia) de la araña para acercarse a la presa.
10.-Ataque	ATA	La araña extiende los dos pares de patas delanteras para alcanzar y abrazar a la presa y llevarla a sus colmillos.
11.-Captura	CAP	Después del ataque, la araña extiende sus patas delanteras mientras sujeta a la presa con los colmillos.
12.-Transporte	TRA	La araña se desplaza con la presa capturada.
13.-Consumo	CON	La araña permanece inmóvil con la presa sujeta en los colmillos.
14.-Evadir	EVA	La araña se aleja de la presa.
15.-Falla	FALLA	La araña no logra capturar a la presa después del ataque.
16.-Soltar	SOL	La araña libera a la presa capturada.

7.2 Comportamiento de *Phonotimpus* frente a *Collembola* sp.

Para *P. pennimani*, los actos con mayor frecuencia fueron Inmovilidad (14 %), Ataque (9.8 %), Captura y Consumo (9.3 % cada uno). El acto de menor frecuencia fue Soltar (0.4 %). Para *P. talquian*, los actos con mayor frecuencia fueron Inmovilidad (18.1 %), Desplazamiento (10.2 %) y Detección (9.8 %). Los actos con menor frecuencia fueron Soltar (1.2 %) y Falla (0.6 %) (Cuadro 2).

Cuadro 2 Frecuencia relativa (%) y totales para cada acto comportamental registrado en *P. pennimani* y *P. talquian*.

Acto	<i>P. pennimani</i>								<i>P. talquian</i>							
	Collembola		Delphacidae		Lygaeidae		Caeciliidae		Collembola		Delphacidae		Lygaeidae		Caeciliidae	
	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%	Total	%
INM	30	14	34	25.4	30	27	31	42.5	30	18.1	34	24.6	30	27.3	31	38.2
LIM	7	3.2	10	7.5	10	9.0	14	19.2	7	4.2	12	8.7	11	10.0	11	13.5
DES	19	8.8	21	15.7	19	17.1	13	17.8	17	10.2	25	18.1	12	10.9	15	18.5
AB	6	2.8	4	3.0	3	2.7	4	5.5	3	1.8	3	2.2	1	0.9	2	2.4
DET	14	6.5	11	8.2	8	7.2	2	2.7	16	9.8	9	6.5	10	9.1	5	6.1
OR	17	7.9	5	3.7	4	3.6	2	2.7	8	4.8	6	4.3	6	5.5	2	2.5
EVA	-	-	2	1.5	5	4.5	1	1.4	4	2.4	7	5.1	7	6.4	2	2.5
AT	21	9.8	8	6.0	5	4.5	2	2.7	14	8.4	8	5.8	8	7.3	2	2.5
CON	20	9.3	6	4.5	3	2.7	1	1.4	12	7.2	5	3.6	3	2.7	1	1.2
CAP	20	9.3	6	4.5	4	3.6	1	1.4	14	8.4	6	4.3	3	2.7	1	1.2
FALLA	5	2.3	4	3.0	1	0.9	1	1.4	1	0.6	6	4.3	4	3.6	1	1.2
EXP	16	7.5	7	5.2	7	6.3	1	1.4	11	6.6	4	2.9	5	4.5	-	-
TRA	14	6.5	3	2.2	1	0.9	-	-	13	7.8	4	2.9	3	2.7	1	1.2
ACE	13	6.1	4	3.0	5	4.5	-	-	6	3.6	6	4.3	1	0.9	-	-
APR	11	5.1	8	6.0	5	4.5	-	-	8	4.8	3	2.2	6	5.5	7	8.6
SOL	1	0.4	1	0.7	1	0.9	-	-	2	1.2	-	-	-	-	-	-
TOTAL	214		134		111		73		166		138		110		81	

7.2.1 *P. pennimani* frente a *Collembola* sp.

Se analizaron 19 secuencias comportamentales que concluyeron con el consumo de la presa y 11 secuencias que terminaron en el tiempo establecido por cada encuentro (ocho secuencias con la inmovilidad de la araña y tres secuencias con limpieza). Se

registraron un total de 15 actos comportamentales diferentes en 51 transiciones. Las transiciones de mayor frecuencia fueron Desplazamiento-Inmovilidad (15.4 %), Inmovilidad-Desplazamiento (13.8 %) y Ataque-Captura (5.5 %). Inmovilidad fue el acto con más transiciones (14.0 %) y, después de Consumo (63.3 %), el segundo acto donde concluyeron la mayoría de las secuencias (26.6 %). La Limpieza y Abanicar ocurrieron mayormente antes de comenzar a desplazarse (Figura 1).

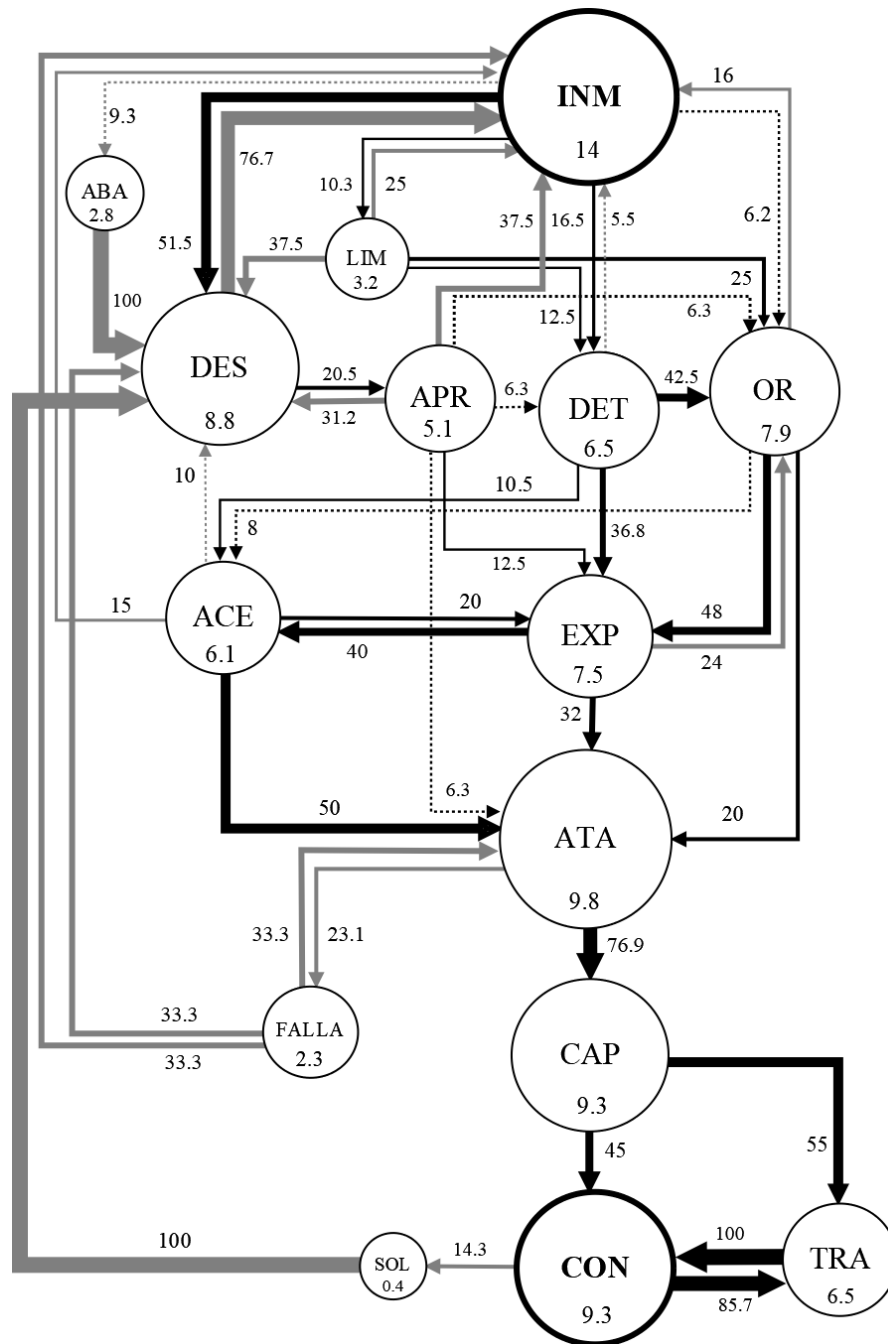


Figura 1 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. pennimani* frente a *Collembola* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas

punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.2.2 *P. talquian* frente a *Collembola* sp.

Se analizaron 12 secuencias comportamentales que concluyeron con el consumo de la presa y 18 secuencias que terminaron hasta el tiempo establecido por cada encuentro (14 secuencias con la inmovilidad de la araña, dos secuencias en limpieza y dos secuencias en desplazamiento). Se registraron 16 actos comportamentales en 50 transiciones diferentes. Las transiciones de mayor frecuencia fueron Desplazamiento-Inmovilidad (29.5 %), Transporte-Consumo (7.5 %) e Inmovilidad-Detección (6.2 %). Inmovilidad fue el acto de más transiciones (20 %) y donde concluyeron la mayoría de las secuencias (46.6 %) (Figura 2).

punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.3 Comportamiento de *Phonotimpus* frente a *Delphacidae* sp.

Se analizaron un total de 34 secuencias comportamentales para cada especie de *Phonotimpus* frente a *Delphacidae* sp. Los actos de mayor frecuencia fueron Inmovilidad (25.4 % para *P. pennimani* y 24.6 % para *P. talquian*) y Desplazamiento (15.7 % para *P. pennimani* y 18.1 % para *P. talquian*). El acto de menor frecuencia para *P. pennimani* fue Soltar (0.5 %) y para *P. talquian* fue Aproximación y Soltar (2.2 %) (Cuadro 2).

7.3.1 *P. pennimani* frente a *Delphacidae* sp.

Se analizaron cinco secuencias comportamentales que concluyeron con el consumo de la presa y 29 secuencias que terminaron en el tiempo establecido de cada encuentro (23 secuencias con la inmovilidad de la araña, tres con desplazamiento y tres con limpieza). Se registraron 16 actos comportamentales diferentes en 53 transiciones. Las transiciones con mayor frecuencia fueron Inmovilidad-Desplazamiento (19.9 %), Desplazamiento-Inmovilidad (19.9 %) e Inmovilidad-Limpieza (5.9 %). Inmovilidad fue el acto con más transiciones (20.7 %) y donde concluyeron la mayoría de las secuencias (67.6 %). Después del ataque las arañas capturaron a la presa (56.3 %) o fallaron el ataque (43.7 %). Algunas arañas soltaron a la presa durante el transporte por lo que se realizó un segundo ataque (33.3 %) (Figura 3).

punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.3.2 *P. talquian* frente a *Delphacidae* sp.

Se analizaron cinco secuencias comportamentales que concluyeron con el consumo de la presa y 29 secuencias que terminaron en el tiempo establecido de cada encuentro (24 secuencias concluyeron en inmovilidad, cuatro secuencias con limpieza y una secuencia con desplazamiento). Se registraron 14 actos comportamentales diferentes y 52 transiciones. Las transiciones con mayor frecuencia fueron: Desplazamiento-Inmovilidad (18.9 %), Inmovilidad-Desplazamiento (16.9 %) e Inmovilidad-Limpieza (7.8 %). Inmovilidad fue el acto de más transiciones (21.1 %) y donde concluyeron la mayoría de las secuencias (70.5 %). La transición de Ataque-Falla fue más frecuente (76.9 %) que Ataque-Captura (23.1 %). Después de Fallar, la mayoría de las arañas permanecieron inmóviles, aunque algunas arañas pudieron realizar un segundo ataque (25 %). Después de capturar a la presa, la araña transportaba o consumía a la presa (Figura 4).

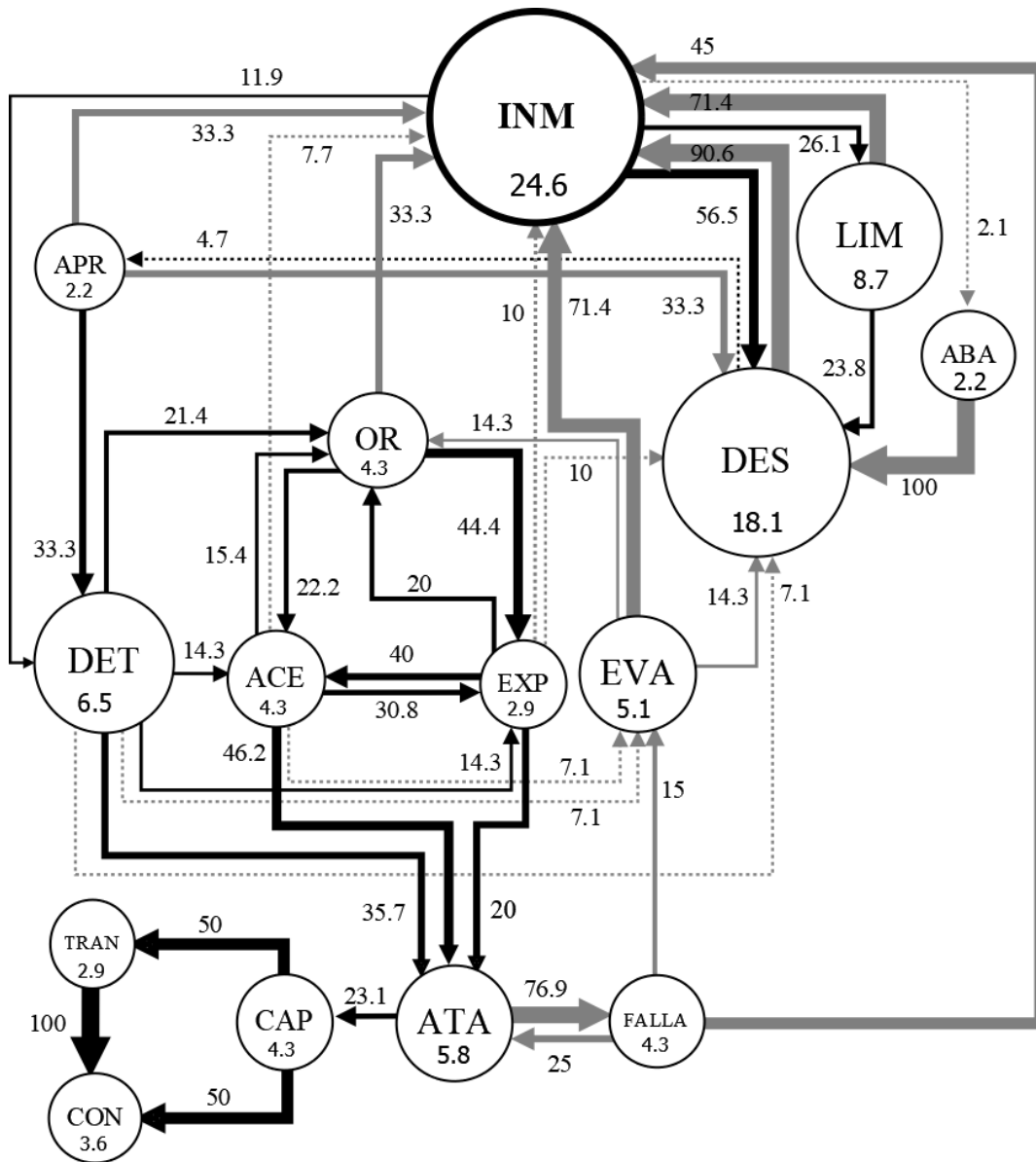


Figura 4 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. talquian* frente a *Delphacidae* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.4 Comportamiento de *Phonotimpus* frente a *Lygaeidae* sp.

Se analizaron un total de 30 secuencias comportamentales para cada especie de *Phonotimpus* frente a *Lygaeidae* sp. Los actos de mayor frecuencia fueron Inmovilidad (27.0 % para *P. pennimani* y 27.3 % para *P. talquian*) y Desplazamiento (17.1 % para *P. pennimani* y 10.9 % *P. talquian*). El acto con menor frecuencia para *P. pennimani* fue Falla, Soltar y Transporte (0.9 %) mientras que para *P. talquian* fueron Acercamiento y Abanicar (0.9 %) (Cuadro 2).

7.4.1 *P. pennimani* frente a *Lygaeidae* sp.

Se analizaron tres secuencias comportamentales que concluyeron con el consumo de la presa y 27 secuencias que terminaron en el tiempo establecido por encuentro (24 secuencias concluyeron con inmovilidad, dos secuencias con desplazamiento y una en limpieza). Se registraron 16 actos comportamentales diferentes en 46 transiciones. Las transiciones con mayor frecuencia fueron Desplazamiento-Inmovilidad (24.4 %), Inmovilidad-Desplazamiento (21.9 %) e Inmovilidad-Limpieza (5.8 %). Inmovilidad fue el acto con más transiciones (23.9 %) y donde concluyeron la mayoría de las secuencias (80 %).

En base al porcentaje de transiciones se obtuvo la siguiente secuencia comportamental hasta el consumo de la presa: Inmovilidad, desplazamiento, aproximación, detección, orientación, expectativa, ataque, captura, y consumo (Figura 5). Las arañas detectaron a la presa cuando estaban inmóviles (12.5 %) o cuando se aproximaban a la presa (11.1 %). Después de la detección, algunas arañas se orientaron hacia la presa o atacaron directamente (23.1 %). Algunas arañas se mantuvieron a la expectativa antes de realizar el ataque (50 %).

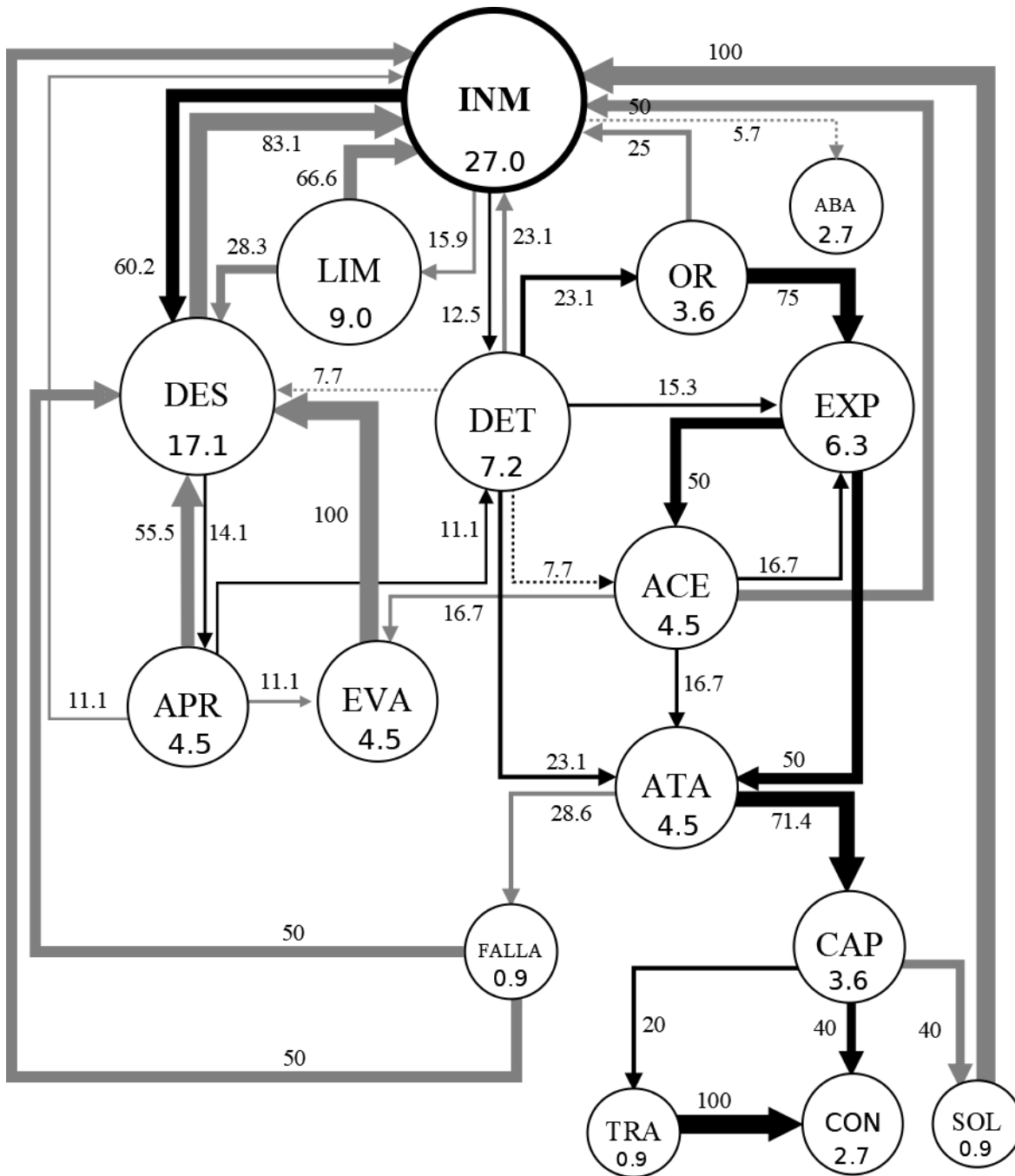


Figura 5 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. pennimani* frente a *Lygaeidae* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas

punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.4.2 *P. talquian* frente a *Lygaeidae* sp.

Se analizaron tres secuencias comportamentales que concluyeron en el consumo de la presa y 27 secuencias que terminaron en el tiempo establecido de cada encuentro (18 secuencias concluyeron en inmovilidad, ocho en limpieza y una en desplazamiento). Para *P. talquian* se registraron 15 actos comportamentales diferentes en 44 transiciones. Las transiciones con mayor frecuencia fueron Desplazamiento-Inmovilidad (21.1 %), Inmovilidad-Desplazamiento (20.7 %) e Inmovilidad-Limpieza (8.6 %). Inmovilidad y Expectativa fueron los actos con más transiciones (23.5 % y 18.2 % respectivamente). Inmovilidad y Limpieza fueron los actos donde concluyeron la mayoría de las secuencias (60 % y 26.6 %). Ataque-Falla tuvo mayor ocurrencia que Ataque-Captura (50 % y 37.5 %). Después de fallar, la mayoría de las arañas permanecieron inmóviles (50 %) (Figura 6).

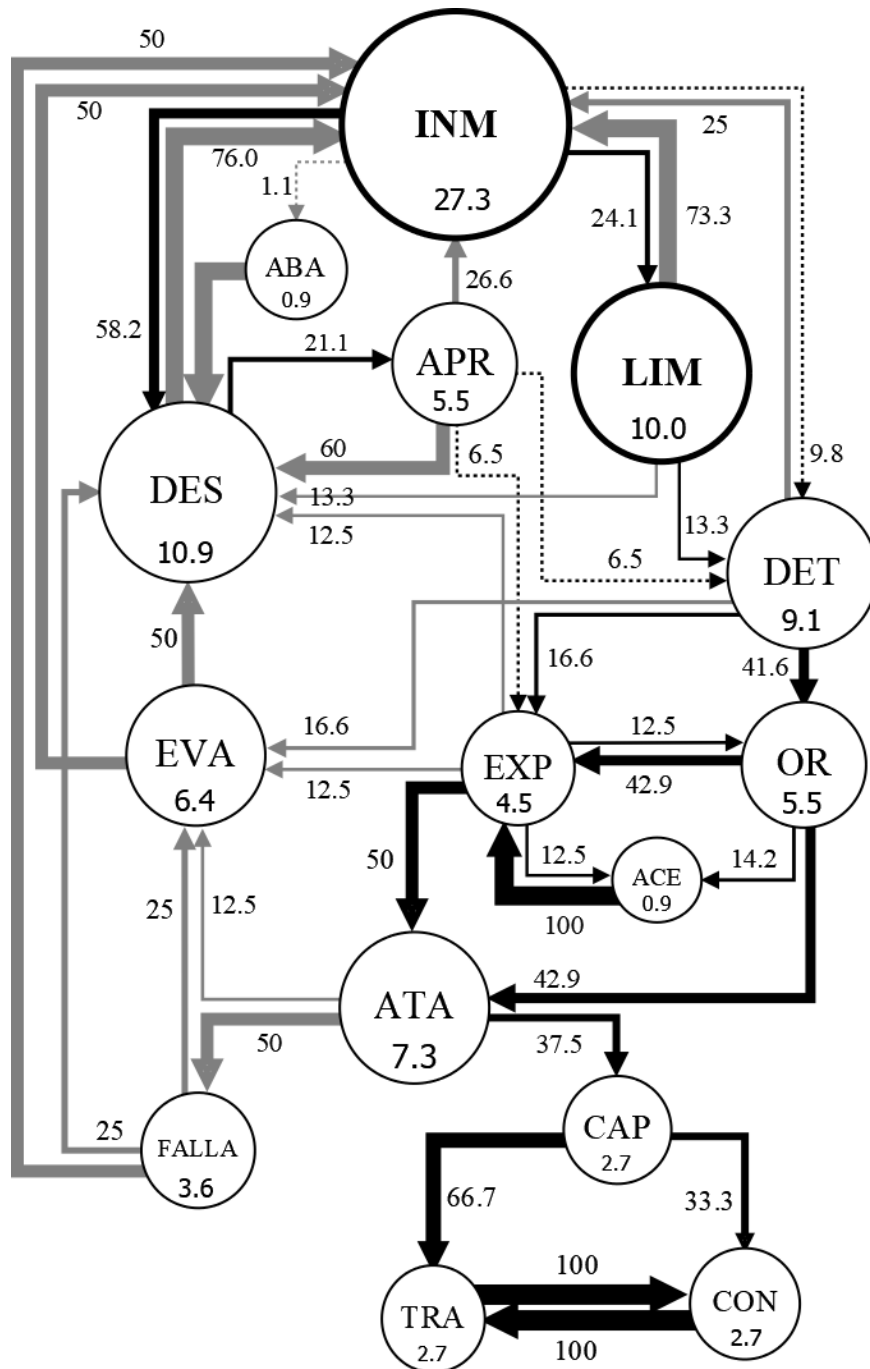


Figura 6 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. talquian* frente a *Lygaeidae* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas

punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.5 Comportamiento de *Phonotimpus* frente a *Caeciliidae* sp.

Se analizaron un total de 31 secuencias comportamentales para ambas especies de *Phonotimpus* frente a *Caeciliidae* sp. Los actos con mayor frecuencia para *P. pennimani* fueron Inmovilidad (42.5 %) y Limpieza (19.2 %). Para *P. talquian* los actos de mayor frecuencia fue Inmovilidad (38.2 %) y Desplazamiento (18.5 %). Los actos de menor frecuencia para ambas especies fueron Captura, Consume y Falla (1.4 % para *P. pennimani* y 1.2 % para *P. talquian*) (Cuadro 2).

7.5.1 *P. pennimani* frente a *Caeciliidae* sp.

Se analizó una secuencia que concluyó en el consumo de la presa y 30 secuencias que terminaron en el tiempo establecido de cada encuentro (25 secuencias concluyeron en inmovilidad, tres en limpieza y dos en con desplazamiento). Se registraron un total de 12 actos comportamentales diferentes en 18 transiciones. Las transiciones con mayor frecuencia fueron Desplazamiento-Inmovilidad (21.1 %) e Inmovilidad-Limpieza (20 %). Los actos con más transiciones fueron Inmovilidad (33.3 %) y Desplazamiento (27.7 %). Las secuencias concluyeron un 80.6 % en inmovilidad y 9.6 % en limpieza (Figura 7).

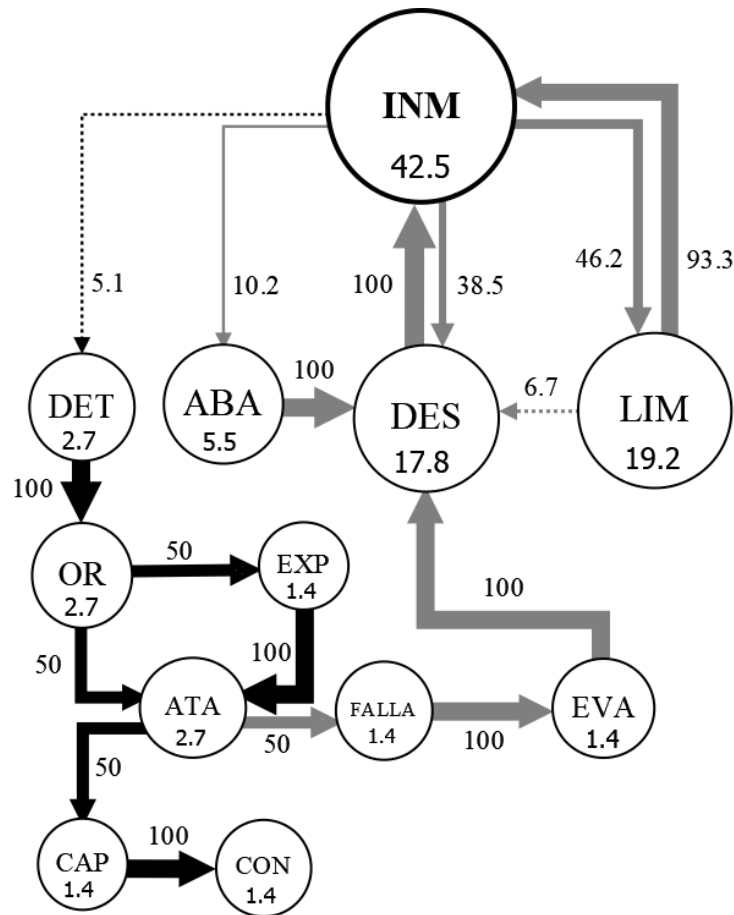


Figura 7 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. pennimani* frente a *Caeciliidae* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.5.2 *P. talquian* frente a *Caeciliidae* sp.

Se registró una secuencia que concluyó hasta el consumo de la presa y 30 secuencias que terminaron en el tiempo establecido para cada encuentro (21 secuencias concluyeron en la inmovilidad, cinco en limpieza y cuatro en desplazamiento) Se registraron un total de 13 actos comportamentales en 28 transiciones. Las transiciones

con mayor frecuencia fueron: Desplazamiento-Inmovilidad (30.8 %), Inmovilidad-Desplazamiento (28.7 %) e Inmovilidad-Limpieza (7.1 %). Los actos con más transiciones fueron Desplazamiento (28.5 %) e Inmovilidad (21.4 %). La mayoría de las secuencias concluyeron en inmovilidad (67.7 %) y Limpieza (16.1 %) (Figura 8).

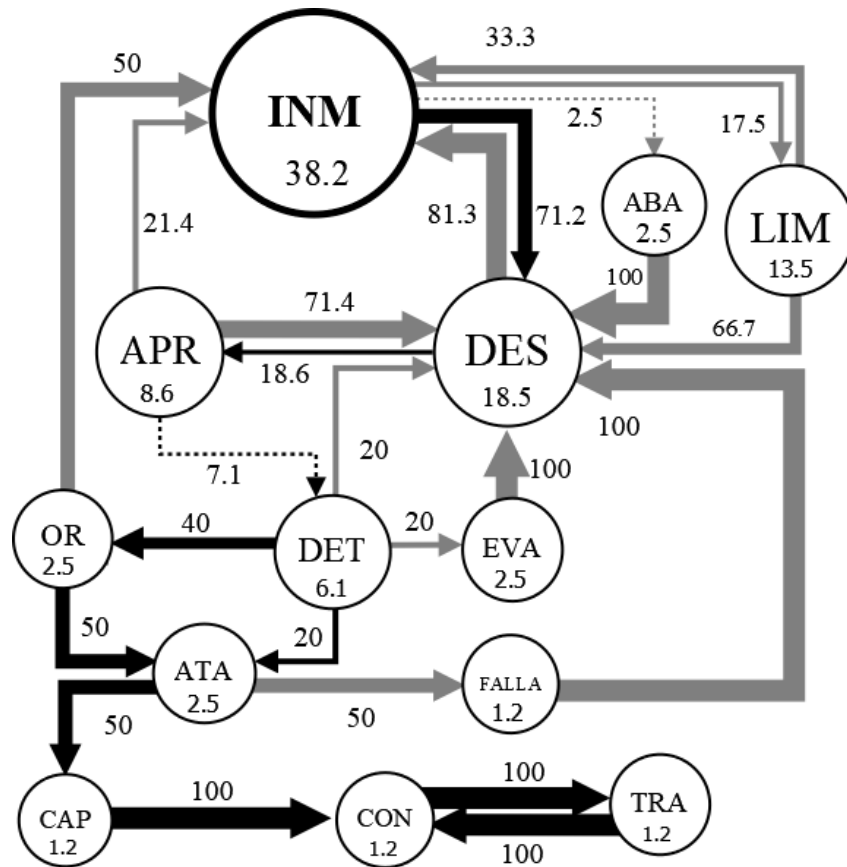


Figura 8 Diagrama de flujo de los actos comportamentales de *P. talquian* frente a *Caeciliidae* sp. El ancho de la flecha representa el porcentaje de transiciones entre dos actos. El tamaño y el número de cada círculo corresponden a la frecuencia en porcentaje de cada acto. Las líneas negras son las transiciones que llegan a la captura de la presa. Las líneas grises son las transiciones que no llegan a la captura. Círculos marcados en negro, actos donde concluyeron mayormente las secuencias. Líneas punteadas, transiciones menores a 10 %. Las transiciones menores al 5 % fueron omitidas.

7.6 Actos comportamentales

La frecuencia total de actos conductuales fue mayor para *P. pennimani* (532 actos) que para *P. talquian* (495 actos). Se obtuvieron diferencias significativas entre el número total de actos de *P. pennimani* ($X^2= 80.045$, g. l.= 3, $p= 2.2e-16$) y *P. talquian* ($X^2=32.362$, g. l.= 3, $p= 4.391e-07$) frente a los diferentes tipos de presas, con un mayor número de actos frente a Collembola sp., que frente a Caeciliidae sp. (214/73 para *P. pennimani* y 166/81 para *P. talquian*) (Cuadro 3). Entre las dos especies y por tipo de presa no se registraron diferencias significativas en el número de actos ($X^2= 5.2159$, g. l. = 3, $p= 0.1567$).

Ambas especies de *Phonotimpus* tuvieron un mínimo de un acto (Inmovilidad) y un máximo de 13 actos diferentes por secuencia. A partir del total de actos por secuencia, se registró que las secuencias que concluyeron con la captura de la presa registraron un mayor promedio de actos que las secuencias que no concluyeron con la captura (8.9 ± 0.39 contra 2.9 ± 0.23 actos para *P. pennimani* y 8.7 ± 0.41 contra 3.1 ± 0.22 actos para *P. talquian*). Para *P. pennimani*, el mayor promedio de actos en las secuencias con captura fue para Collembola sp., mientras que para *P. talquian* fue frente a Delphacidae sp. (Cuadro 3).

Cuadro 3 Frecuencia total de actos frente cada tipo de presa y promedio de actos en secuencias con captura y sin captura.

	<i>P. pennimani</i>				<i>P. talquian</i>			
	Collembola	Delphacidae	Lygaeidae	Caeciliidae	Collembola	Delphacidae	Lygaeidae	Caeciliidae
Frecuencia total de actos	214	134	111	73	166	138	110	81
Promedio de actos en secuencias con captura	9.3 ± 0.50 (n=19)	8.0 ± 0.81 (n=5)	8.6 ± 0.66 (n=3)	7 (n=1)	8.6 ± 0.49 (n=12)	9.8 ± 1.06 (n=5)	8.0 ± 0.5 (n=3)	7 (n=1)
Promedio de actos en secuencias sin captura	3.4 ± 0.93	3.4 ± 0.50	3.1 ± 0.41	2.2 ± 0.27	3.7 ± 0.71	3.06 ± 0.41	3.1 ± 0.43	2.6 ± 0.30

El promedio de actos por tipo de presa para cada especie de *Phonotimpus* fue mayor para los Collembola sp. (7.2 y 5.5 actos) con un valor significativo diferente entre las dos especies ($X^2= 6.3018$, g. l. = 1, $p= 0.01206$). El de menor promedio fue para Caeciliidae sp., con valores similares para las dos arañas (2.4 y 2.6 actos). Para los hemípteros los valores fueron intermedios y similares para Delphacidae sp. y Lygaeidae sp.) (Figura 9).

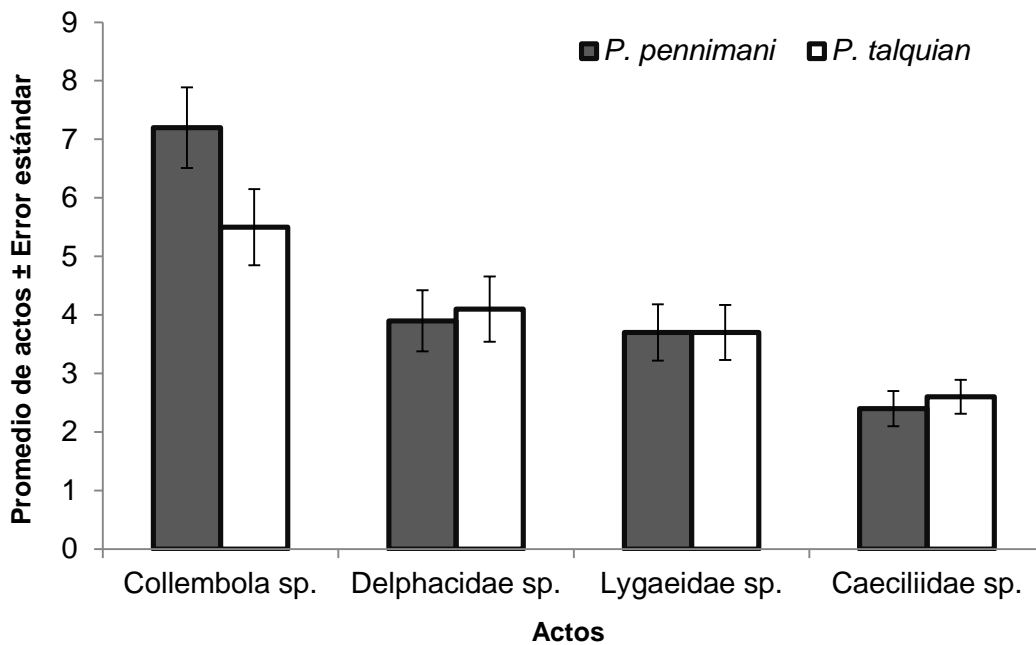


Figura 9 Promedio y error estándar de actos por tipo de presas.

7.7 Respuesta de *Phonotimpus* frente los diferentes tipos de presas

Se registraron 36 ataques de *P. pennimani* y 32 ataques de *P. talquian* (Cuadro 4). Entre ambas especies y por tipos de presa, no se registraron diferencias significativas en el total de ataques ($X^2= 1.8635$; g. l. =3; $p= 0.6012$). Para cada araña, se registraron diferencias significativas entre las presas ($X^2= 23.33$; g. l. =3; $p= 3.441e-05$ para *P. pennimani* y $X^2= 9$; g. l. =3; $p= 0.02929$ para *P. talquian*). Se registró que Collembola sp. tuvo mayor número de ataques por ambas especies de arañas (Cuadro 4). Delphacidae sp. tuvo un número intermedio de ataques de parte de cada araña,

seguido de Lygaeidae sp. La presa con menor ataques para ambas especies fue Caeciliidae sp. (Cuadro 4).

Para las capturas exitosas, no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies y por tipos de presas ($X^2= 0.59274$; g. l. =3; $p= 0.8981$). Sin embargo, se registraron diferencias significativas entre los tipos de presas para *P. pennimani* ($X^2= 28.571$; g. l. =3; $p= 2.755e-06$) y para *P. talquian* ($X^2= 13.095$; g. l. =3; $p= 0.0044$). Collembola sp. fue la presa con mayor número de capturas para ambas especies, mientras que Delphacidae sp. y Lygaeidae sp., fueron capturadas en un menor número y Caeciliidae sp., fueron las presas menos capturadas (Cuadro 4). Lygaeidae sp. y Caeciliidae sp., registraron todas sus capturas en el primer intento para ambas especies de arañas, mientras que las presas con mayor número de intentos de captura en un encuentro, fueron para Delphacidae sp., (ocho intentos para *P. pennimani* y 13 intentos para *P. talquian*).

Cuadro 4 Número total de ataques, capturas exitosas, totales de fallas y totales de presas que soltaron.

	<i>P. pennimani</i>				<i>P. talquian</i>			
	Collembola	Delphacidae	Lygaeidae	Caeciliidae	Collembola	Delphacidae	Lygaeidae	Caeciliidae
Encuentros	30	34	30	31	30	34	30	31
Total de Ataques	21 (70 %)	8 (23.5 %)	5 (16.6 %)	2 (6.4 %)	14 (46.6 %)	8 (23.5 %)	8 (26.6 %)	2 (6.4 %)
Capturas exitosas	19 (63.3 %)	5 (14.7 %)	3 (10 %)	1 (3.2 %)	12 (40 %)	5 (14.7 %)	3 (10 %)	1 (3.2 %)
Capturó (1er intento)	16 (53.3 %)	4 (11.7 %)	3 (13.3 %)	1 (3.2 %)	13 (43.3 %)	2 (5.8 %)	3 (10 %)	1 (3.2 %)
Capturó (2o intento)	3 (10 %)	1 (2.9 %)	1 (3.3 %)-	-	1 (3.3 %)	3 (8.8 %)	-	-
Capturó (3er intento)	1 (3.3 %)	-	-	-	-	-	-	-
Capturó (más de 3 intentos)	-	1 (2.9 %)	-	-	-	1 (2.9 %)	-	-
Fallas	5 (16.6 %)	4 (11.7 %)	1 (3.3 %)	1 (3.2 %)	1 (3.3 %)	6 (17.6 %)	4 (13.3 %)	1 (3.2 %)
Soltaron	1 (3.3 %)	1 (2.9 %)	1 (3.3 %)	-	2 (6.6 %)	-	-	-

7.8 Duración de actos comportamentales

Se obtuvieron tres actos comportamentales con una duración prolongada dentro del comportamiento de *Phonotimpus* (Inmovilidad, Desplazamiento y Limpieza). Para la duración de la inmovilidad, no se registraron diferencias significativas entre ambas especies (Mann-Whitney $U= 7431$, g. l.= 1, $p= 0.505$) con 520.60 ± 19.58 s para *P. talquian* y 500.69 ± 20.56 s para *P. pennimani*. Para *P. pennimani*, se registraron diferencias significativas entre el tiempo de duración de inmovilidad por tipo de presa (Kruskal-Wallis $X^2 = 14.202$, g. l. = 3, $p= 0.002643$), siendo Lygaeidae sp. la presa que frente a la que *Phonotimpus* registró el mayor promedio de inmovilidad y Collembola sp., el menor promedio. En el caso de *P. talquian*, no se registraron diferencias significativas entre el tiempo de duración de inmovilidad por tipo de presa (Kruskal-Wallis $X^2=4.1248$, g. l. = 3, $p= 0.2483$) (Figura 10).

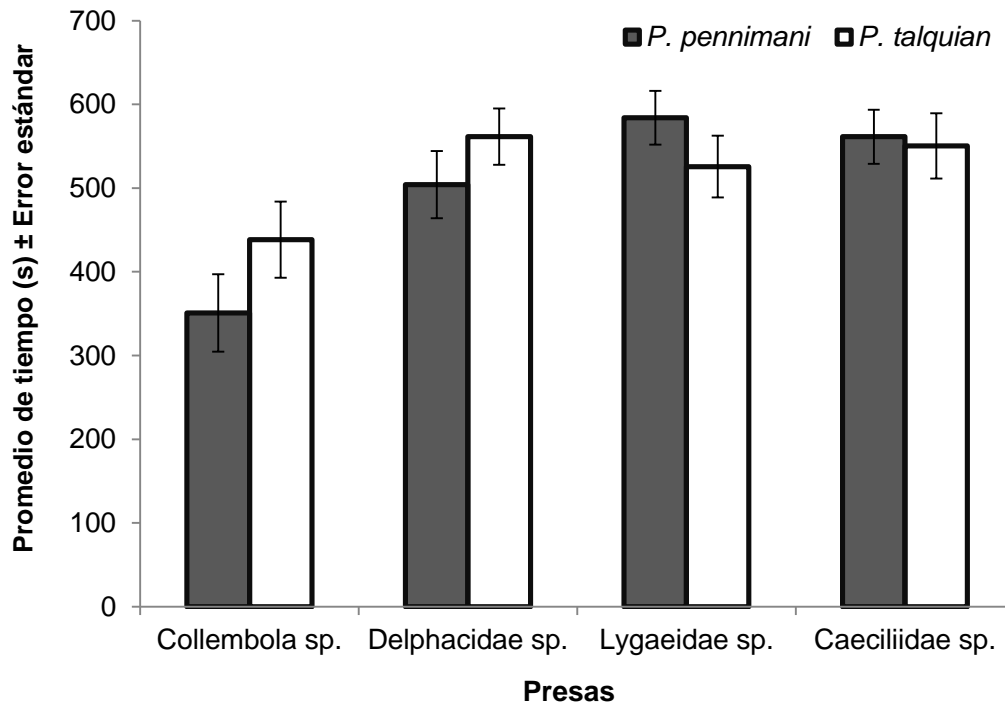


Figura 10 Promedio de duración y error estándar de inmovilidad.

Con respecto al Desplazamiento, no se registraron diferencias significativas en la duración de esta conducta entre las dos especies (Mann-Whitney $U = 2396$, g. l. = 1, $p = 0.7182$): 71.5 s ± 10.86 para *P. talquian* y 62.73 s ± 9.06 para *P. pennimani*. Sin

embargo, frente a Caeciliidae sp., hubo un mayor promedio de *P. talquian*, que para *P. pennimani*. Para *P. pennimani*, no se registraron diferencias en el tiempo de duración de desplazamiento frente a las diferentes presas (Kruskal-Wallis $X^2 = 1.774$, g. l. = 3, $p = 0.6199$), ni para *P. talquian* (Kruskal-Wallis $X^2 = 8.7175$, g. l. = 3, $p = 0.1649$), a pesar de las variaciones en los promedios de desplazamientos de cada araña frente a cada una de las presas (Figura 11).

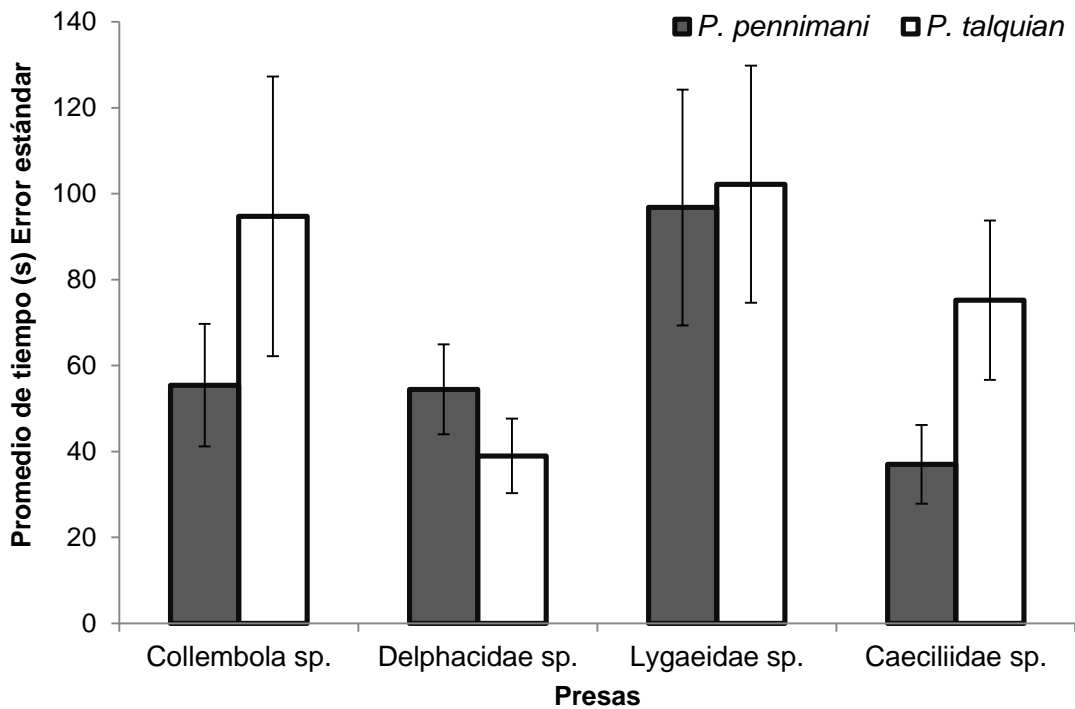


Figura 11 Promedio de duración y error estándar de desplazamiento.

Para limpieza, no se registraron diferencias significativas en el tiempo de duración de limpieza (Mann-Whitney $U = 770.5$, g. l. = 1, $p = 0.5192$), con 190.13 ± 28.3 s para *P. pennimani* y 214.52 ± 27.6 s para *P. talquian*. Sin embargo, se registraron diferencias significativas entre las dos especies frente a Lygaeidae sp., (Mann-Whitney $U = 5.077$, g. l. = 1, $p = 0.0242$) con un mayor promedio de limpieza de *P. talquian* que para *P. pennimani* (Figura 12). Para *P. pennimani*, no se registraron diferencias de promedio frente a los diferentes tipos de presas (Kruskal-Wallis $X^2 = 3.1997$, g. l. = 3, $p = 0.3618$) ni para *P. talquian* (Kruskal-Wallis $X^2 = 4.339$, g. l. = 3, $p = 0.2271$) (Figura 12).

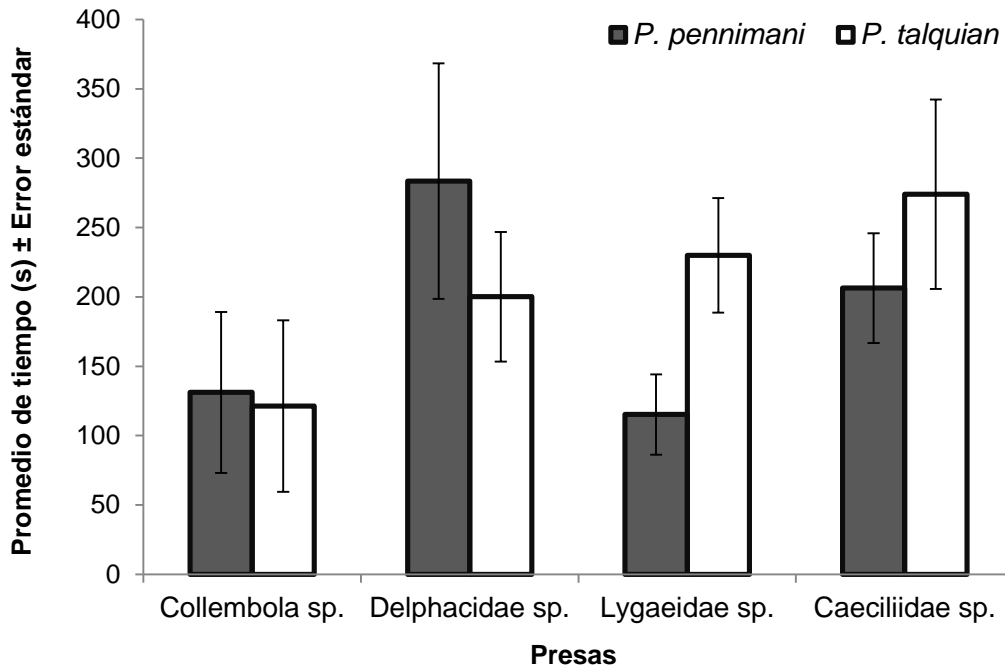


Figura 12 Promedio de duración y error estándar de limpieza.

7.9 Tiempo hasta la captura

El tiempo hasta la captura no registró diferencias entre las dos especies (Mann-Whitney $U = 1.494$, g. l. = 1, $p = 0.2216$), con 229.03 ± 28.03 s para *P. pennimani* y 295.4 ± 39.56 s para *P. talquian*. *P. pennimani* tardó intervalos de tiempos similares para capturar los tres tipos de presas: Collembola sp., Delphacidae sp., y Lygaeidae sp. (Kruskal-Wallis $X^2 = 0.1274$, g. l. = 2, $p = 0.9383$), solo se obtuvo una captura de Caeciliidae sp., con un tiempo de 29 s. Para *P. talquian*, los intervalos de tiempos fueron más variables para capturar las presas, sin embargo, no se registraron diferencias (Kruskal-Wallis $X^2 = 0.89116$, g. l. = 2, $p = 0.6405$), solo se registró una captura de Caeciliidae sp., con un tiempo de 17 s (Figura 13).

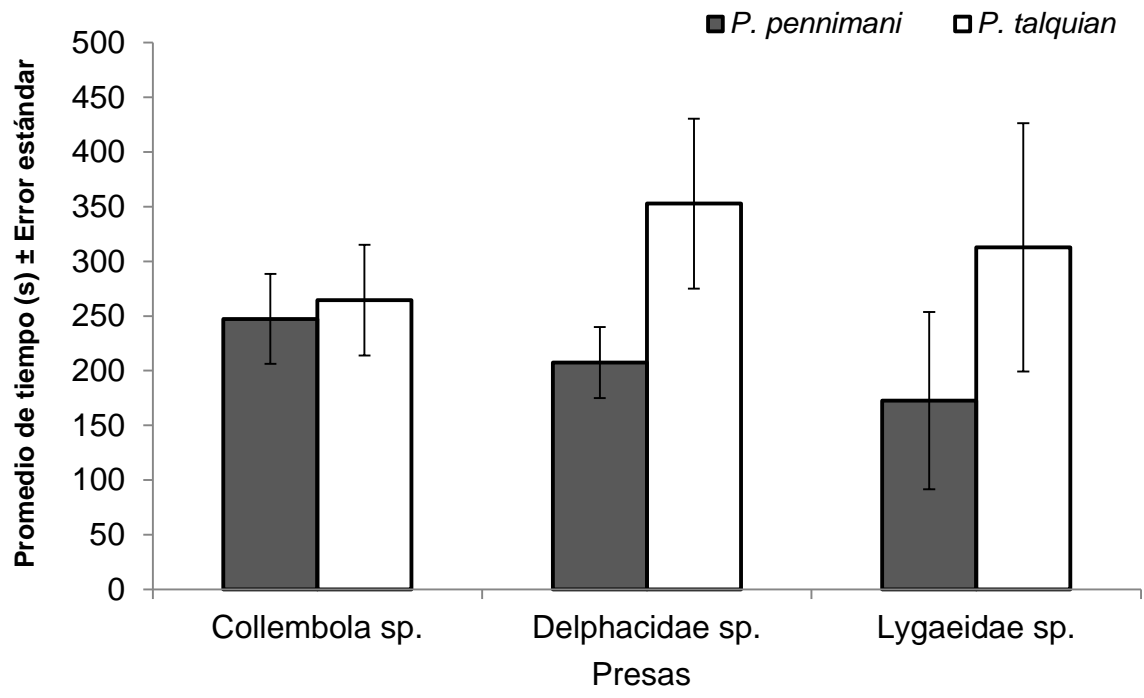


Figura 13 Promedio de duración y error estándar hasta la captura de la presa.

8 DISCUSIÓN

De manera general se puede distinguir que ambas especies de *Phonotimpus* tuvieron un comportamiento representado por una inmovilidad prolongada. Este comportamiento es recurrente en arañas cazadoras de tipo emboscadoras, cuya estrategia consiste en permanecer inmóviles y sensibles a los movimientos de la presa que se aproxima, muy manera similar al comportamiento de otras arañas cazadoras como Oxyopidae y Thomisidae que esperan inmóviles a que su presa se aproxime y solo se desplazan ocasionalmente (Nyffeler et al. 1994). Frente a los cuatro tipos de presas y entre especies de arañas se registró un mayor tiempo inmóvil que en desplazamiento (entre cuatro y cinco minutos de inmovilidad para ambas arañas contra alrededor de un minuto en desplazamiento). Esto sustenta que el comportamiento de *Phonotimpus* consiste en mantenerse mayormente inmóvil.

Se pueden reconocer los siguientes actos que conforman el comportamiento de depredación de *Phonotimpus*: [inmovilidad], [aproximación], detección, orientación, acercamiento, [expectativa], ataque, captura, [transporte] y consumo (los actos entre corchetes no se presentan siempre). Este repertorio es similar a lo que señalan Eggs et al. (2015) en su descripción de las secuencias de captura por algunas arañas cazadoras errantes de la superfamilia licozoidea (Ctenidae, Lycosidae, Pisauridae y Zoropsidae): “recognition, orientation, approach, grasp, envenomation, prey paralysis, digestión”.

Para *Phonotimpus*, los actos previos a la captura comenzaron con la aproximación o la detección de la presa, mientras que los actos siguientes variaron de acuerdo a la presa y la especie. Después de detectar y orientarse hacia la presa, fue común para la araña permanecer inmóvil y cerca (expectativa) para no ser detectada y poder aproximarse a la presa. *Phonotimpus* se acercó a la presa realizando desplazamientos cortos. Pekár (2004) menciona que arañas de la familia Zodariidae, después de orientarse hacia la presa, también se mantienen inmóviles (acecho) mientras la presa se acerca. Para *Scytodes* (Scytodidae), el comportamiento de inmovilidad es antes del ataque, al igual que *Phonotimpus*, para mantenerse alerta y, después de detectar de alguna forma a la

presa. En este tipo de estrategias, la visión no parece jugar un papel importante en la localización de la presa (Gilbert y Rayor 1985).

El ataque por parte de *Phonotimpus* fue a una distancia muy corta (un cuerpo o menos de distancia tomando como referencia el cuerpo de la araña). Las arañas realizaron un movimiento rápido levantando sus patas delanteras hacia la presa para abrazarla y sujetarla. Algunas cazadoras errantes, como la familia Zodariidae, realizan esta embestida de manera rápida. Se ha observado que, para presas con mayores defensas como los hemípteros o las hormigas, las arañas pueden tener comportamientos de captura más elaborados, como realizar más de una mordedura para inmovilizar a la presa y que no logre escaparse (Pekár 2004). Varias especies de la superfamilia Lycosoidea, después de capturar a su presa, también la aseguran con sus quelíceros, sujetándola con los tarsos y colocándose con el dorso hacia el suelo, de manera que la presa queda en el aire.

Este movimiento rápido de inmovilización permite restringir los movimientos de la presa y colocarla en contacto con los quelíceros para el envenenamiento (Eggs et al. 2015). En las *Phonotimpus* una vez sujeta la presa con los quelíceros, la araña extendió sus patas delanteras, separándola del suelo, lo que se puede interpretar como una forma de restringir los movimientos de la presa. Ocasionalmente, la araña transportó a la presa, pero la alimentación generalmente ocurrió en el sitio de captura. Se ha registrado que el transporte de la presa está asociado a la búsqueda de un sitio de resguardo (Pekár 2004; García 2012). Algunas arañas, como Scytodidae, no realizan este transporte y finalizan la depredación con un comportamiento prolongado de inmovilidad (Gilbert y Rayor 1985) que corresponde al proceso de digestión extracorpórea de las arañas. Los restos de las presas de las *Phonotimpus* se encontraron como una cascara vacía en el recipiente.

Dentro del comportamiento de *Phonotimpus* también se observaron otros actos como los de limpieza y abaniquo. Estos movimientos estuvieron mayormente asociados a un tiempo prolongado de inmovilidad. Viera y Costa (1988) mencionan que el acicalamiento (limpieza de los apéndices) está vinculado con una fase de detección e inmovilización. Para *Phonotimpus*, la limpieza parece un acto mayormente asociado a la inmovilidad y debido a que no se registraron transiciones en las que la araña haya

realizado limpieza después de un ataque, este acto no parece estar asociado a algún ataque defensivo de la presa. *Phonotimpus* también realizó un movimiento que consistió en levantar y agitar el primer par de patas (abanicar). En diversas especies de arañas cazadoras como las familias Zodariidae y Scytodidae, este movimiento les permitió detectar una posible presa o posibles depredadores y en caso de haber detectado una presa por señales vibratorias les permitió realizar una búsqueda levantando sus patas delanteras y agitándolas hacia la presa (Gilbert y Rayor 1985, Pekár 2004). Eggs et al. (2015) mencionan que la posición de una araña emboscadora con sus patas extendidas y ligeramente levantadas optimiza las señales vibratorias permitiéndole a la araña distinguir diferentes tipos de presas debido a patrones específicos vibratorios. Solo para *P. pennimani* frente a Delphacidae, con un bajo porcentaje de ocurrencia (8.3 %), el abanico ocurrió después de su detección, mientras que para las demás presas y para *P. talquian* este acto lo realizaron antes de comenzar a desplazarse. Esto pudo ocurrir porque la presa se mantuvo desplazándose cerca de la araña y este movimiento pudo permitirle buscarla y detectarla.

Se observó que ambas especies de *Phonotimpus* tienen un comportamiento variado que se refleja en la frecuencia y en el orden de ocurrencia de los actos comportamentales exhibidos frente a las presas. Frente a Collembola y Delphacidae, ambas arañas realizan entre 14 y 16 actos conductuales y entre 50 y 53 transiciones. Frente a Lygaeidae, la estrategia conductual de las dos arañas fue más reducida con 14-16 actos, pero entre 44 a 46 transiciones. Finalmente, las presas Caeciliidae, estrecharon aún más la amplitud de la estrategia conductual de las arañas con 12-13 actos entre 18 a 28 transiciones. Se registró que el total de actos fue mayor para las secuencias que concluyeron en la captura, por lo que los colémbolos fueron las presas de mayor variación comportamental. A diferencia de lo anterior, frente a Caeciliidae se registró solo una captura, por lo que el comportamiento de *Phonotimpus* frente a esa presa fue menos variado. Frente a los hemípteros también presentaron un comportamiento variado a pesar de no tener tantas capturas como los colémbolos. García (2012) sugiere que un repertorio comportamental variado hacia una presa puede deberse a que la presa no es capturada de manera frecuente por lo que su comportamiento podría resultar ser aleatorio. Estos resultados indican que el

comportamiento de depredación de *Phonotimpus* puede depender en función de la presa que confronta (Alderweireldt 1994). Viera y Costa (1988) observaron datos similares para *Metepeira* (Araneidae), que tuvo un comportamiento variado frente a diferentes tipos de presas (con respecto al orden de ocurrencia). García (2012) registró que a pesar del reducido repertorio comportamental de Oecobiidae frente a la presa menos consumida, el comportamiento en comparación a las demás presas fue similar por lo que resalta que las arañas son capaces de variar el orden en que ocurren los comportamientos.

Se ha registrado que, para comprender la selección de presas por parte de las arañas, es importante diferenciar entre las presas que son capturadas y consumidas contra aquellas que no lo fueron (Alderweireldt 1994). Esta diferencia es notable para las arañas tejedoras, las cuales pueden capturar un amplio rango de presas en sus redes y que pueden no ser consumidas. Debido a que las observaciones para *Phonotimpus* se realizaron en laboratorio, la selección de presas se registró en el total de presas consumidas (capturas exitosas) con respecto al total de ataques, de capturas y de encuentros con la presa. Ambas especies de *Phonotimpus* fueron capaces de capturar y consumir los cuatro tipos de presas en diferentes proporciones. El total de capturas exitosas (presas consumidas) fue similar entre ambas especies, sin embargo, se encontraron algunas diferencias entre tipos de presas. Ambas especies mostraron una mayor captura de Collembola, seguido por Delphacidae, Lygaeidae y por último Caeciliidae. Lo anterior coincide con otras arañas como Oxyopidae o Lycosidae, cuya dieta fue similar entre las especies, pero también se vio dominada por una o dos presas (Nyffeler 1999). Para ambas especies de *Phonotimpus* se registró que los colémbolos fueron ampliamente capturados y consumidos. Los delphacidos y lygaeidos (Hemiptera) también fueron atacados, pero sus capturas fueron menos exitosas. Los delphacidos generaron más intentos fallidos que los lygaeidos, además de que requirieron de más de un intento para ser capturados. Resultados similares fueron registrados para especies de la familia Linyphiidae, que mostraron una mayor proporción de áfidos (Hemiptera) capturados pero no consumidos con respecto al de colémbolos capturados y si consumidos (Alderweireldt 1994).

A diferencia de las tejedoras, las arañas cazadoras errantes parecen tener una dieta menos restringida (Nyffeler 1996), aunque pueden incluir en su dieta una variedad de artrópodos, se ha visto que atacan a su presa con relación a la frecuencia de encuentros. Para *Phonotimpus* los encuentros (aproximación) con la presa permitieron que pudiera detectarla y atacarla con mayor frecuencia. El mayor encuentro fue frente a Collembola seguido por Lygaeidae y Delphacidae. Esto puede deberse a que la presa tuviera mayor movilidad lo que propició su aproximación durante los encuentros y que la captura pudiera ocurrir más rápido. Se ha visto que algunas especies de la familia Thomisidae mostraron tener predilección a presas móviles (Cheli et al. 2006). Alderweireldt (1994) menciona que la diferencia en la captura por parte de Linyphiidae entre áfidos y colémbolos es debido al comportamiento de cada presa debido a que los áfidos permanecieron casi inmóviles mientras que los colémbolos lucharon para intentar escapar, lo que permitió que la araña detectara esta presa con facilidad.

A pesar de que *Phonotimpus* tuviera diversas aproximaciones con los hemípteros, se registró un mayor número de evasiones, a diferencia de las otras presas. Lygaeidae fue la presa que tuvo más evasiones para ambas especies. Esto pudo deberse a que estas presas presenten una cutícula resistente (Huseynov 2006) o alguna defensa química contra la araña (Cheli y González 2006; González et al. 2009). Una de las familias de hemípteros ofrecidos a *Phonotimpus*, Lygaeidae es conocida por presentar defensas químicas contra sus depredadores (Burdfield-Steel y Shuker 2014), causando que la araña fallara la mayoría de los sucesivos ataques y tuvieran un mayor número de intentos de captura, o que soltara a la presa después de ser capturada o que la evadiera después de detectarla. En el caso de la otra presa ofrecida, no es conocido hasta hoy, que las especies de la familia Delphacidae presenten defensas químicas, sin embargo se sabe que en el cortejo, los adultos producen vibraciones que transmiten vía substrato y que pueden incrementar al golpear su abdomen contra el sustrato (Bartlett 2014), entonces es posible que estas vibraciones aumentadas, posiblemente producidas al momento del ataque, también puedan servir al insecto como mecanismos de defensa en contra de depredadores que, como las *Phonotimpus*, tienen alta sensibilidad a las vibraciones del sustrato, lo cual podría explicar también el número reducido de capturas de este tipo de presas. Aunque Caeciliidae fue capturado solo en

una ocasión, demuestra que la familia *Phonotimpus* es capaz de capturar otro tipo de presas, sin embargo, los colémbolos representaron gran parte de la dieta de estas dos especies.

Siendo que ambas especies de arañas pertenecen al mismo género y están asociadas a bosque mesófilo de montaña, los resultados muestran que su depredación basada en colémbolos es similar entre las dos especies. En ambos sitios donde se colectó a *Phonotimpus*, los Collembola se encontraron en gran abundancia en la hojarasca. Por su mayor frecuencia en el suelo, los colémbolos representan una fuente importante de presas para las arañas (Agustí et al. 2003; Nyffeler et al. 2017). Se ha observado que las presas potenciales de las arañas son las especies de mayor abundancia de su hábitat (Bardwell y Averill 1997). Las arañas cazadoras pueden reducir la amplitud de su dieta si una presa es mayormente abundante en relación con otras presas (Nyffeler 1996). De acuerdo a la disponibilidad de presas en el medio, las arañas pueden depredar una amplia variedad de organismos (Nentwig, 1985) o depredar las presas que son mas frecuentes en su entorno (Riechert y Lockley 1984). Pompozzi et al. (2013) mencionan que la similitud en la composición de la dieta de *Latrodectus mirabilis* (Theridiidae) de dos sitios diferentes pudo deberse a que en ambos sitios se registraron las mismas presas disponibles. La composición de presas refleja los diferentes estilos de vida y estrategias de depredación exhibidos por las arañas además de la diferencia en la frecuencia de un determinado tipo de presa en el ambiente (Nyffeler et al. 1994). Por lo anterior, se sugiere que *P. pennimani* y *P. talquian* mostraron un comportamiento similar, reflejo de la preferencia en el captura y consumo hacia los colémbolos. Se ha visto que arañas como las de la familia Lycosidae, también consumen en mayor frecuencia a los colembolos, sin embargo presentan una flexibilidad en la composición de su dieta en respuesta de su disponibilidad (Shultz et al. 2006).

Algunas familias con estrategias de captura diferentes pueden consumir tipos de presas similares si estas se encuentran con mayor frecuencia en el mismo hábitat (Nyffeler et al. 1994). A pesar de que la mayoría de los depredadores pueden tener dietas relativamente amplias, la disponibilidad de alimento puede influir en su comportamiento y en la preferencia hacia una presa (González 2009). Por otro lado, se ha visto que, debido a la ocurrencia regular en las interacciones de las arañas con su presa, éstas

quizás hayan logrado desarrollar estrategias (mediante un aprendizaje a corto plazo) que formen un comportamiento específico frente a sus presas. Un ejemplo es como *Nephila clavipes*, tiene la capacidad de distinguir una presa potencialmente peligrosa (hormiga), cambiar su comportamiento y evitar atacarla (Hénaut et al. 2014). A pesar de lo anterior, no podemos concluir si *Phonotimpus* adquirió experiencia frente a las presas de mantenimiento o frente a las presas que pudieron resultarle mayormente peligrosas. Esto debido a que no conocemos la experiencia previa de cada araña, además de no tener la misma experiencia con las presas de mantenimiento debido a su baja sobrevivencia en laboratorio y el tiempo entre cada encuentro. También entre las diferentes presas no hubo el mismo número de encuentros (aproximaciones) por lo que establecer si la evasión hacia Lygaeidae o el alto consumo hacia Collembola es una respuesta de aprendizaje por experiencia resultaría sesgado. Sin embargo, no se descarta que estas observaciones previas sirvan para describir la reacción hacia diferentes presas que pueden resultar potencialmente peligrosas.

A pesar de que este trabajo se llevó bajo condiciones de laboratorio, estos resultados proporcionan un primer registro acerca del comportamiento y tipos de presas de *Phonotimpus*. Los resultados obtenidos para ambas especies sugieren que *Phonotimpus* puede tener una dieta variada de acuerdo a las presas disponibles en su medio, sin embargo, parecen tener mayor capacidad de captura de presas móviles. Greenstone (1999) menciona que la dificultad para describir la selección de presas de una araña en laboratorio es debido al poco conocimiento que se tiene sobre las variables ambientales que intervienen en la interacción depredador-presa. Por lo anterior, se sugiere que una vez comprendiendo el comportamiento de captura de *Phonotimpus* en laboratorio, se realicen observaciones en condiciones de campo que permitan evaluar detalladamente la selección de presas de ambas especies.

9 CONCLUSIONES

- Por su comportamiento de depredación *P. pennimani* y *P. talquian* son consideradas arañas cazadoras errantes mayormente de tipo emboscadoras, cuya estrategia consiste en permanecer inmóviles en la hojarasca hasta que una presa se aproxime.
- Se pueden reconocer los siguientes eventos en el comportamiento de depredación de *Phonotimpus*: aproximación, detección, orientación, acercamiento, expectativa, ataque, captura, transporte y consumo. Este comportamiento fue similar entre ambas especies, con una variación en la frecuencia y en el orden de ocurrencia de los actos comportamentales frente a los diferentes tipos de presas.
- Se considera que *P. pennimani* y *P. talquian* tienen un comportamiento de depredación similar resultado de la mayor captura y consumo hacia los colémbolos.
- Se obtuvo frente a Collembola una mayor variación en los actos comportamentales (número de actos y transiciones) respecto al resto de las presas potenciales analizadas.
- Entre ambas especies no se registraron diferencias en el éxito de captura, sin embargo, si se registraron diferencias entre los tipos de presas para ambas especies. Para *P. pennimani* y *P. talquian* se obtuvo un mayor éxito de captura para Collembola, seguido por Delphacidae, Lygaeidae y Caeciliidae.
- *Phonotimpus* puede tener una dieta más variada de acuerdo a las presas disponibles en su medio, sin embargo, parecen tener mayor capacidad para capturar presas móviles y de menor tamaño.

10 LITERATURA CITADA

- Alderweireldt M. 1994. Prey selection and prey capture strategies of linyphiid spiders in high-input agricultural fields. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 9(9): 300-308.
- Agustí N, Shayler SP, Harwood JD, Vaughan IP, Sunderland KD, Symondson WOC. 2003. Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology*. 12(12): 3467-3475.
- Armendano A, González A. 2011. Efecto de las arañas (Arachnida: Araneae) como depredadoras de insectos plaga en cultivos de alfalfa (*Medicago sativa*) (Fabaceae) en Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 59(4): 1651-1662.
- Bardwell C, Averill A. 1997. Spiders and Their Prey in Massachusetts Cranberry Bogs. *The Journal of Arachnology*. 25(1):31-41.
- Bartlett C. R. 2014. Delphacid planthoppers of North America. <http://ag.udel.edu/enwc/research/delphacid/index.html>. Consultada 13 junio 2018.
- Brown GG, Fragoso C, Barois I, Rojas P, Patrón JC, Bueno J, Bueno, J, Moreno AG, Lavelle P, Ordaz V, Rodríguez C. 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 79-110.
- Burdfield-Steel ER, Shuker DM. 2014. The evolutionary ecology of the Lygaeidae. *Ecology and Evolution*. 4(11): 2278-2301. DOI: 10.1002/ece3.1093.
- Cardoso P, Pekár S, Jocqué R, Coddington JA. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PloS One*. 6(6). e21710.
- Chamé-Vázquez D. 2015. Diversidad de arañas del suelo en cuatro tipos de vegetación del Soconusco, Chiapas, México. Tesis (Maestría). El Colegio de la Frontera Sur.
- Chamé-Vázquez D, Ibarra-Núñez G, Jiménez ML. 2018. Redescription of *Phonotimpus separatus* Gertsch & Davis, 1940 (Araneae: Phrurolithidae) and description of two new species of this genus from Mexico. *Zootaxa*. 4407(2): 213-228.
- Cheli G, Armendano A, González A. 2006. Preferencia alimentaria de arañas *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) sobre potenciales insectos presa de cultivos de alfalfa. *Revista de biología tropical*. 54(2): 505-513.

- Coddington JA, Levi HW. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*. 22: 565-592.
- Dor A, Hénaut Y. 2011. Are cannibalism and tarantula predation factors in the spatial distribution of the wolf spider *Lycosa subfusca* (Araneae Lycosidae)? *Ethology Ecology & Evolution*. 23(4): 375-387.
- Dor A, Calmé S, Hénaut Y. 2011. Predatory interactions between *Centruroides* scorpions and the tarantula *Brachypelma vagans*. *Journal of Arachnology*, 39(1): 201-204.
- Dor A, Hénaut Y. 2013. Importance of body size and hunting strategy during interactions between the Mexican red-rump tarantula (*Brachypelma vagans*) and the wolf spider *Lycosa subfusca*. *Canadian journal of zoology*. 91(8): 545-553.
- Eggs B, Wolff JO, Kuhn-Nentwig L, Gorb SN, Nentwig W. 2015. Hunting without a web: how lycosoid spiders subdue their prey. *Ethology*. 121(12): 1166-1177.
- Foelix RF. 2011. *Biology of Spiders*. 3era Ed. New York (NY): Oxford University Press.
- García LF. 2012. Comportamiento predador en dos arañas del género *Oecobius* (Araneae, Oecobiidae). Tesis de maestría. Facultad de Ciencias. Universidad de la República (Uruguay).
- García-Gómez A, Callejas-Chavero A, Castaño-Meneses G. 2014. Importancia de cultivos para el estudio de colémbolos (Hexapoda: Collembola) de hábitos edáficos. *Dugesiana*. 21(2): 103-106.
- Gardner BB. 1965. Observations of three species of *Phidippus* jumping spiders (Araneae: Salticidae). *Psyche: A Journal of Entomology*. 72:133-147.
- Gilbert C, Rayer L. 1985. Predatory Behavior of Spitting Spiders (Araneae: Scytodidae) and the Evolution of Prey Wrapping. *The Journal of Arachnology*. 13(2): 231-241.
- González A, Liljeström G, Minervino E, Castro D, González S, Armendano A. 2009. Predation by *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) on insect pests of soybean cultures in Buenos Aires Province, Argentina. *Journal of Arachnology*. 37(3): 282-286.
- Greenstone MH. 1999. Spider predation: How and Why We Study It. *Journal of Arachnology*. 27(1):333-342.

- Hénaut Y, Machkour-MRS, Lachaud JP. 2014. The role of learning in risk-avoidance strategies during spider–ant interactions. *Animal cognition*. 17(2): 185-195.
- Huseynov EF. 2006. The Prey of the Lynx Spider *Oxyopes globifer* (Araneae, Oxyopidae) Associated with a Semidesert Dwarf Shrub in Azerbaijan. *The Journal of Arachnology*. 34(2): 422-426.
- Ibarra-Núñez G, Maya-Morales J, Chamé-Vázquez D. 2011. Las arañas del Bosque Mesófilo de montaña de la Reserva Volcán Tacaná, Chiapas, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82(4): 1183-1193.
- Krebs CJ. 1989. *Ecological methodology*. New York: Harper & Row.
- Liu S, Chen J, Gan W, Schaefer D, Gan J, Yang X. 2015. Spider foraging strategy affects trophic cascades under natural and drought conditions. *Scientific Reports*, 5: article 12396. DOI: 10.1038/srep12396.
- Nelson XJ, Jackson RR. 2011. Flexibility in the foraging strategies of spiders. En: Herberstein ME. *Spider Behaviour: Flexibility and Versatility*. Cambridge University Press: 31-56.
- Nentwig W. 1983. The prey of web-building spiders compared with feeding experiments (Araneae: Araneidae, Linyphiidae, Pholcidae, Agelenidae). *Oecologia*. 56(1): 132-139.
- Nentwig, W. 1985. Feeding ecology of the tropical spitting spider *Scytodes longipes* (Araneae, Scytodidae). *Oecologia*. 65(2): 284-288.
- Nyffeler M, Dean DA, Sterling WL. 1987. Predation by green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae), inhabiting cotton and woolly croton plants in East Texas. *Environmental Entomology*. 16(2): 355-359.
- Nyffeler M, Sterling WL, Dean DA. 1994. How spiders make a living. *Environmental entomology*. 23(6): 1357-1367.
- Nyffeler M, Sterling WL, Dean DA. 1994. Insectivorous activities of spiders in United States field crops. *Journal of Applied Entomology*. 118(1-5): 113-128.
- Nyfeller M. 1996. Spiders as biological control agents in cotton plantations in Texas.
- Nyffeler M. 1999. Prey selection of spiders in the field. *The Journal of Arachnology*. 27(1): 317-324.

- Nyffeler M, Birkhofer K. 2017. An estimated 400–800 million tons of prey are annually killed by the global spider community. *The Science of Nature*. 104(3-4): 30.
- Pekár S. 2004. Predatory Behavior of Two European Ant-Eating Spiders (Araneae, Zodariidae). *The Journal of Arachnology*. 32(1):31-41.
- Pompozzi G, Ferretti N, Schwerdt L, Copperi S, Ferrero AA, Simó M. 2013. The diet of the black widow spider *Latrodectus mirabilis* (Theridiidae) in two cereal crops of central Argentina. *Iheringia. Série Zoologia*. 103(4): 388-392.
- Riechert SE, Lockley T. 1984. Spiders as biological control agents. *Annual review of entomology*. 29(1): 299-320.
- Shultz BJ, Lensing JR, Wise DH. 2006. Effects of altered precipitation and wolf spiders on the density and activity of forest-floor Collembola. *Pedobiologia*. 50(1): 43-50.
- Scroggins R. Taylor L. 2007. Biological test method: test for measuring survival and reproduction of springtail exposed to contaminants in soil. *Environmental Protection Series. EPS 3/ HA*. Ontario, Canada.
- Toft S. 1999. Prey choice and spider fitness. *Journal of Arachnology*. 27:301-307.
- Uetz GW. 1992. Foraging strategies of spiders. *Trends in Ecology & Evolution*. 7(5): 155-159.
- Uetz GW, Halaj J, Cady AB. 1999. Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*. 27(1): 270-280.
- Viera C, Costa F. 1988. Análisis del comportamiento de captura de presas por machos adultos de *Metepeira* sp. (Araneae, Araneidae), utilizando telas de juveniles y hembras adultas conspecíficos. *The Journal of Arachnology*. 16(2): 141-152.
- Walker SE, Marshall SD, Rypstra AL, Taylor DH. 1999. The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Animal Behaviour*. 58(3): 515-520.
- Wise DH. 2004. Wandering spiders limit densities of a major microbi-detritivore in the forest-floor food web. *Pedobiologia*. 48(2): 181-188.

11 ANEXOS

Anexo 1

MANUSCRITO AZM17-50

Xalapa de Enríquez, Veracruz, a de 2018

Ref./AZM/033/2018

Dr. Guillermo Ibarra Núñez:

Por este conducto me es grato comunicarle que su manuscrito científico titulado: "Comportamiento depredador de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae)" del cual es usted autor de correspondencia elaborado en conjunto con *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) y enviado a nuestra revista *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie) ha sido registrado el día de hoy.

Su manuscrito será revisado al menos por dos árbitros y un editor asociado del Comité Editorial quienes determinarán lo más pronto posible las recomendaciones pertinentes. Para toda correspondencia futura relacionada con su manuscrito, le rogamos siempre citar el número de registro.

Agradecemos el interés y la distinción de tomar en cuenta nuestra revista para difundir los resultados de su investigación.

Atentamente

Dr. Sergio Ibáñez Bernal

Editor General

Dr. Sergio Ibáñez Bernal

Editor en Jefe

COMPORTAMIENTO DE PREDADOR DE DOS ESPECIES DE ARAÑAS *PHONOTIMPUS*

Comportamiento depredador de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae)

Predatory behavior of two spider species of the genus *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae)

Gabriela Guadalupe Angulo Ordoñez¹, Ariane Dor¹, Emmanuel Franco Campuzano Granados¹, Guillermo Ibarra-Núñez^{1*}

¹El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula, Carr. Antiguo Aeropuerto km. 2.5, Tapachula, Chiapas, C. P. 30700, México,

*Autor de correspondencia: gibarra@ecosur.mx

Angulo Ordoñez, G. G., Dor, A., Campuzano E. F., Ibarra-Núñez G. Comportamiento depredador de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae).

RESUMEN. Se estudió el comportamiento depredador de dos especies de arañas del género *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae) frente a cuatro tipos diferentes de presas potenciales (un Collembola, dos Hemiptera y un Psocoptera). Estas arañas habitan en la hojarasca del suelo de un bosque de niebla y de un cafetal en Chiapas, México. No existen estudios previos sobre el comportamiento de caza de esta familia de arañas. Debido al reducido tamaño de las arañas, el estudio se realizó en laboratorio, mediante videograbaciones de los encuentros con cada tipo de presa. A partir de las grabaciones se elaboró un catálogo de 16 actos de comportamientos que las arañas presentaron durante los encuentros con las presas, entre los que destacan el de “abanicar” y el de “ataque”. Las grabaciones evidenciaron que ambas especies de arañas tuvieron una capacidad significativamente mayor de ataque y captura de los colémbolos que de las otras presas, además de presentar un repertorio más variado de actos frente a los colémbolos y, para una de las especies de arañas, un mayor nivel de actividad durante los encuentros con colémbolos. Así, nuestros resultados son similares a los de un estudio de consumo de presas en laboratorio, por dos especies distintas de Phrurolithidae, indicando que es altamente probable que en su hábitat natural los colémbolos sean parte importante de las presas de las Phrurolithidae. Las grabaciones también mostraron que ambas especies de arañas emplean dos estrategias de caza. Una es la emboscada, donde la araña permanece fija en un sitio por periodos relativamente prolongados, a la espera de la aproximación de una presa potencial, y la otra es la búsqueda activa, en la que la araña recorre activamente su entorno hasta que se topa con una presa potencial. De las dos estrategias, hubo un claro predominio de la emboscada, en cuanto su distribución de tiempos durante los encuentros.

Palabras clave: caza, emboscada, búsqueda activa.

Angulo Ordoñez, G. G., Dor, A., Campuzano E. F., Ibarra-Núñez G. Predatory behavior of two spider species of the genus *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae)

ABSTRACT. We studied the predatory behavior of two spider species of the genus *Phonotimpus* (Araneae: Phrurolithidae) when confronted with four different types of potential prey (one Collembola, two Hemiptera and one Psocoptera). These spiders live in the soil leaf litter of a cloud forest and coffee plantations in Chiapas, Mexico. There are no previous studies of the hunting behavior for this spider's family. Due to the small size of the spiders, the study was conducted in laboratory conditions with video recordings of the encounters with each prey type. From the analyses of the video recordings we established a catalog of 16 behavioral acts that the spiders displayed in the encounters with prey, among these we characterized "waving" and "attack". The recordings show that both spider species had significant higher aptitudes to attack and capture springtails than other prey types, the spiders displayed a richer behavioral repertoire when confronted the springtails and, for one of the spider species, a higher activity level when confronting the springtails. Thus, our results are similar to a laboratory study of prey consumption by two different species of Phrurolithidae, pointing as highly probable that, in its natural habitat, springtails are an important part of the prey of the Phrurolithidae. The recordings also show that the both spider species employ two hunting strategies. One is ambushing, where spider remains fixed in one place for relatively long periods, waiting for the approach of a potential prey, and the other is active searching, where the spider actively traverses its milieu until it encounters a potential prey. Of the two strategies, there was a clear predominance of ambushing, in terms of the distribution of times during encounters.

Key words: hunting, Collembola, ambushing, active searching.

Introducción

Las arañas son artrópodos depredadores muy abundantes en diferentes hábitats terrestres, que capturan diferentes organismos, pero principalmente insectos, por lo que pueden ejercer una influencia importante en los ecosistemas de los que forman parte (Coddington & Levi, 1991; Foelix, 2011). Las arañas han desarrollado diversas estrategias de depredación, que han servido como base para definir gremios (grupos

de especies que aprovechan un mismo tipo de recurso de forma similar) los cuales pueden convivir en un mismo hábitat sin competir entre gremios (Cardoso et al., 2011; Uetz et al., 1999). Se ha estudiado el comportamiento depredador de diferentes especies, con énfasis en las que construyen redes, las que acechan mediante la vista a sus presas, y algunas de las que deambulan sobre la vegetación o sobre el suelo (Barth, 2001; Diaz-Fleischer, 2005; García, 2012; Jackson & Pollard, 1996; Robinson et al., 1969), pero hasta ahora no se conoce el comportamiento depredador de las especies que viven entre la hojarasca del suelo, a pesar de que se ha evidenciado el impacto de algunas de estas especies sobre la dinámica del reciclaje de la materia orgánica (Liu et al., 2015; Wise, 2004). En las faldas del Volcán Tacaná, en Chiapas, se descubrieron recientemente dos especies de arañas del género *Phonotimpus* que habitan en la hojarasca (Chamé-Vázquez et al., 2018) y que pertenecen a la familia Phrurolithidae. Esta familia forma parte del clado de las Dionycha (Ramírez, 2014), el cual agrupa a varias familias de arañas que no utilizan redes para atrapar a sus presas, entre las que están Salticidae, Thomisidae y Lycosidae, cuyas estrategias de caza han sido ampliamente estudiadas, siendo unas acechadoras (localizan a distancia de la presa y se acercan sigilosamente), otras emboscadoras (permanecen estacionarias sobre una posición a la que se aproxima la presa) y otras corredoras de suelo (deambulan por el suelo hasta localizar una presa) (Cardoso et al., 2011; Uetz et al., 1999), sin embargo, a la fecha no existen estudios de ningún tipo sobre el comportamiento de caza de las *Phonotimpus* en particular, ni de algún otro género de Phrurolithidae. Las *Phonotimpus* están entre las especies más comunes de la hojarasca de los sitios donde se colectaron, por lo que resulta importante estudiar su comportamiento depredador para poder comprender su impacto potencial sobre otros habitantes de la hojarasca, y de manera indirecta su posible influencia en la dinámica del reciclaje de nutrientes del suelo. Así, este trabajo tiene por objetivos la caracterización del comportamiento depredador de dos especies de *Phonotimpus* y sus variaciones frente a cuatro diferentes tipos de presas, estudiados en condiciones de laboratorio debido al tamaño de estas especies (2.0 a 2.8 mm).

Materiales y Métodos

Phonotimpus talquian Chamé-Vázquez, Ibarra-Núñez y Jiménez, 2018 y *Phonotimpus pennimani* Chamé-Vázquez, Ibarra-Núñez y Jiménez, 2018 son dos especies de arañas relativamente abundantes en la hojarasca de los lugares donde fueron colectadas. *Phonotimpus talquian* se colectó en un bosque mesófilo de montaña en el Ejido Talquián, Municipio de Unión Juárez, Chiapas (15°05'15" N, 92°05'56" O, 2010 m) y *P. pennimani* se colectó en un cafetal del Ejido Alpujarras, Municipio de Cacahoatán, Chiapas (15°04'20.76" N y 92°09'57" O, entre los 922-1069 m) (Chamé-Vázquez et al., 2018). Mediante la revisión de hojarasca (enero a agosto de 2017) se colectaron ejemplares vivos de ambas especies de arañas y de los insectos que cohabitan en ese sustrato, para llevarse al laboratorio donde se mantuvieron en condiciones controladas de temperatura ($26 \pm 1.4^{\circ}\text{C}$), humedad ($57 \pm 4.3\%$) y con un régimen de alrededor de 12 horas luz, 12 horas de oscuridad. Las arañas (juveniles y adultos) se colocaron individualmente en recipientes de plástico con tapa (9 x 9 x 7 cm), previamente provistos con una base (2 cm) de yeso mezclado con carbón activado para mayor retención de agua (García-Gómez et al., 2014). Cada tres días, el recipiente fue rociado con agua para mantener húmeda la base. Entre los insectos colectados, se logró criar en laboratorio una especie del orden Collembola, (*Collembola* sp.), la cual sirvió como alimento para la cría de arañas. Los demás insectos se mantuvieron en recipientes de plástico, con una base húmeda y hojarasca.

Para los encuentros con las presas, las arañas empleadas fueron hembras adultas o sub-adultas ya que, entre las arañas, los machos adultos tienden a concentrarse en la búsqueda de parejas más que en la búsqueda de presas. Los artrópodos empleados como presas potenciales fueron *Collembola* sp., *Delphacidae* sp. (Hemiptera), *Lygaeidae* sp. (Hemiptera) y *Caeciliidae* sp. (Psocoptera), elegidos por ser de talla similar a las arañas y por encontrarse con frecuencia en la hojarasca de los sitios de colecta de las arañas. De cada tipo de presa y para cada especie de araña se realizaron un mínimo de 30 encuentros. Previo a cada encuentro, a cada araña se le retiró el alimento por un periodo de cuatro días a partir de su última captura, para estandarizar su nivel de hambre y motivar su impulso de caza.

Como arena de encuentros se empleó un recipiente de plástico rectangular (10 x 7.5 cm) tapado con acrílico transparente, las paredes del recipiente se cubrieron con una capa de FLUON (PTFE), creando una superficie resbaladiza para evitar que la araña y la presa treparan por las paredes y escaparan. En el fondo de la arena se colocó un papel absorbente ligeramente humedecido con el fin de simular, en algún grado, la textura de la hojarasca del hábitat de las arañas. Después de cada encuentro, el recipiente fue remplazado por otro previamente limpiado y con un papel nuevo. Cada encuentro fue grabado en video (archivo .mp4) con una cámara Sony (SLT-A37) para registrar con detalle las secuencias de actos conductuales de la araña y de la presa, con la cámara colocada unos 35 cm por arriba de la arena y ésta iluminada con luz roja, ya que los artrópodos de la hojarasca viven en condiciones de poca luz y porque arañas e insectos normalmente tienen muy baja o nula sensibilidad a la luz en el espectro de los 645 a 700 nm, que corresponde a la luz roja (Foelix, 2011).

Para cada encuentro, araña y presa potencial se seleccionaron aleatoriamente, respetando los días sin alimento para cada araña. En la arena se introducía primero la araña, dejándola 10 minutos para permitir que se habituara y reducir el posible estrés por haber sido manipulada. Después se introducía (por el lado contrario a la araña) la presa correspondiente, de forma sutil para no perturbar a la araña. A partir de ese momento se comenzó el registro de datos hasta la captura de la presa, o hasta un máximo de 12 minutos para los casos en que no hubo actividad durante este tiempo. Cada grabación fue analizada usando un programa editor de video (Wondershare Filmora), para poder observar los movimientos en cámara lenta o incluso cuadro por cuadro (0.033 s), de manera que se pudieran registrar el momento en que se producía cada comportamiento y la duración correspondiente de estos.

Al concluir las grabaciones, para cada especie de *Phonotimpus* se registró el número de capturas realizadas por tipo de presa. Mediante la observación detallada de las videograbaciones se elaboró un catálogo de comportamientos (con sus descripciones), como base para analizar las secuencias de actos desplegados por cada especie de *Phonotimpus* frente a los diferentes tipos de presas ofrecidos en los encuentros, distinguiendo dos tipos básicos de comportamientos, eventos (actos de corta duración) y estados (actos con duración relativamente prolongada, como actividades prolongadas o posturas del

cuerpo). Para determinar si las arañas presentaban diferencias en comportamiento frente a los diferentes tipos de presas, de cada encuentro se determinaron y analizaron las posibles diferencias de: a) número de ataques, b) número de presas capturadas, c) número de actos comportamentales diferentes, d) número total de actos por secuencia, e) duración de tres actos (con duración relativamente prolongada) que preceden el ataque (inmovilidad, desplazamiento por la arena y limpieza de apéndices). Asimismo, para analizar las estrategias de captura frente a cada tipo de presa se determinó el tiempo (como porcentaje de la duración total del encuentro) en los estados de desplazamiento (estrategia de búsqueda activa) y en los que las arañas se mantenían fijas en un punto de la arena de encuentros (estrategia de emboscada). Asimismo, se determinó la proporción de casos de ataque que fueron precedidos por desplazamiento de la araña por la arena (estrategia de búsqueda activa) o por la araña en estado inmóvil o en limpieza, (estrategia de emboscada) por al menos 30 segundos antes del ataque. Los datos no cumplían con los supuestos necesarios para aplicar pruebas paramétricas, por lo que se usaron solamente pruebas no paramétricas, que según el caso fueron Chi-cuadrada, Kruskal-Wallis, Mann-Whitney y Wilcoxon.

Resultados

Catálogo de actos. En los encuentros se registraron un total de 16 actos comportamentales diferentes para ambas especies, siendo 11 eventos y 5 estados (Cuadro 1).

Se analizaron un total de 250 encuentros (videgrabaciones), de los cuales 125 correspondieron a *P. pennimani* y 125 a *P. talquian*. Para ambas especies de arañas se registraron un total de 30 encuentros con *Collembola* sp., 34 con *Delphacidae* sp., 30 con *Lygaeidae* sp. y 31 con *Caeciliidae* sp.

Variación del comportamiento en función de las presas. Como resultado de esos encuentros ambas especies de arañas realizaron un mayor número de ataques a los *Collembola* sp., mientras que los *Caeciliidae* sp. fueron la presa menos atacada (Cuadro 2). Estas diferencias en la propensión a los ataques por tipo de presa, se concretaron en diferencias en capturas exitosas, *P. pennimani* capturó 19 *Collembola* sp., 5 *Delphacidae* sp., 3 *Lygaeidae* sp. y 1 *Caeciliidae* sp., mientras que *P. talquian* capturó 12 *Collembola* sp., 5 *Delphacidae* sp., 3 *Lygaeidae* sp. y 1 *Caeciliidae* sp., diferencias que fueron

significativas estadísticamente (Cuadro 2). La discriminación entre las presas se detectó también en el número de actos comportamentales diferentes para ambas especies de arañas, *P. pennimani* exhibió un mayor número de actos diferentes frente a Collembola sp. y menos frente a las otras tres presas, Mientras que *P. talquian* exhibió un mayor número de actos diferentes frente a Collembola sp. y menos frente a Caeciliidae sp., pero no hubo diferencias entre los dos hemípteros, ni de estos con las otras dos presas. (Cuadro 2). Para el número total de actos por secuencia solo se detectaron diferencias significativas frente a los tipos de presas para *P. pennimani*, que presentó el mayor número de actos frente a Collembola sp y Delphacidae sp., y el menor frente a Caeciliidae sp., mientras que no hubo diferencias de Lygaeidae sp. frente a los otros tipos de presas. Con respecto a la duración de los actos INM, DES y LIM, solo se encontraron diferencias significativas para *P. pennimani* en la duración de INM, con menores duraciones de este acto frente a Collembola sp. y mayores duraciones frente a Lygaeidae sp. y Caeciliidae sp., mientras que la duración de este acto frente a Delphacidae sp. no difirió de los otros tipos de presas.

Estrategias de caza. Respecto a la duración proporcional para cada secuencia de las arañas recorriendo la arena de encuentros (DES) y permaneciendo fija en un punto de la arena (INM + LIM), para ambas especies de arañas hubo una diferencia frente a todas las presas, con la duración de INM + LIM siendo significativamente mayor que la duración de DES (Cuadro 3). En cuanto a los comportamientos que precedieron los ataques de las arañas, para *P. pennimani* el 70% o más de los casos de ataque se produjeron cuando la araña estaba estacionada en un sitio (INM o LIM), mientras que la proporción más alta de ataques precedidos por desplazamiento fue solo de 30%; para *P. talquian* el 80% o más de los casos de ataque se produjeron cuando la araña estaba fija en un sitio, mientras que la proporción más alta de ataques precedidos por desplazamiento fue de 20% (Cuadro 3).

Discusión

Entre los comportamientos observados en las dos especies de *Phonotimpus* destaca uno que denominamos “abanicar”, cuya función no es evidente. Este comportamiento es similar a uno que describe Forster (1982) para *Trite planiceps* (Salticidae) con los ojos cubiertos de pintura, donde al introducir la presa

(díptero) al recipiente de la araña, esta eleva una o las dos patas anteriores y las mueve de lado a lado (“waving”), por lo que Forster infirió que ese comportamiento sirve a la detección de las vibraciones del aire que producen las moscas al batir sus alas. Así, es posible que el acto de “abanicar” le permita a las *Phonotimpus* utilizar sus patas anteriores para muestrear el aire en diferentes orientaciones, haciendo que sus tricobótrias (setas sensibles a las vibraciones del aire) puedan detectar vibraciones producidas por algún animal en movimiento en su entorno cercano; esto requerirá de más estudios para confirmar esta hipótesis. Otro comportamiento interesante es la forma en que se realiza el ataque, el cual se desencadena a corta distancia con la extensión de los dos pares de patas anteriores sobre la presa, seguidos de su rápida contracción para acercarse a los quelíceros y la inmediata extensión una vez que la presa es asegurada. Comportamientos similares se han observado en otras arañas cazadoras errantes como Ctenidae y Lycosidae, las cuales poseen cojinetes de setas adhesivas en los tarsos que les sirven para sujetar y manipular a las presas en el ataque (Melchers, 1967; Rovner, 1980). Al igual que las dos familias mencionadas, las *Phonotimpus* poseen un cojinete de setas adhesivas en los tarsos (Chamé-Vázquez et al., 2018), que seguramente contribuyen para sujetar a las presas y atraerlas hacia los quelíceros.

Las diferencias detectadas revelan que las dos especies de arañas son capaces de discriminar entre los tipos de presas ofrecidas, al mostrar diferencias en su comportamiento, como una mayor eficiencia para atacar y capturar a los *Collembola* sp. que a las otras presas, y un mayor despliegue de actos diferentes frente a los *Collembola* sp. que frente a las otras presas, revelando mayor variabilidad en su comportamiento con ese tipo de presa. Sin embargo, esa capacidad de discriminación no es la misma para las dos especies de arañas, ya que las *P. pennimani* presentaron una mayor actividad (un mayor número total de actos y una menor duración de la inmovilidad) frente a los *Collembola* sp. que frente a las otras presas, pero no se detectó esto para *P. talquian*, la cual no mostró diferencias en el nivel de actividad entre todas las presas. Las otras presas (hemípteros y Caeciliidae sp.) solo fueron atacados y capturados en unos pocos casos por ambas especies de arañas, evidenciando una reacción baja hacia los hemípteros y casi nula frente a los Caeciliidae sp., indicando que a pesar de ser comunes en el hábitat natural de ambas arañas, no parecen estar entre las presas habituales de estas especies. Es sabido que algunas arañas

errantes (e. g. Lycosidae, Salticidae y Thomisidae) son capaces de capturar colémbolos, pero estos no están entre sus presas principales (Guseinov, 2006; Guseinov et al., 2004; Hallander, 1970; Huseynov et al., 2005). Sin embargo, en pruebas de consumo en laboratorio *Triaeris stenaspis* (Oonopidae), *Liophrurillus flavitarsis* (Phrurolithidae) y *Phrurolithus festivus* (Phrurolithidae) sí tuvieron a los colémbolos como presas principales, o casi exclusivas (Korenko et al., 2014; Pekár & Jarab, 2011). Así, los resultados de este trabajo parecen indicar que las *Phonotimpus* comparten esta preferencia por los colémbolos, observada en otras Phrurolithidae, sin llegar a ser especialistas de estos como parece ser el caso de *Triaeris stenaspis*.

Respecto a las estrategias de caza, la comparación de las duraciones proporcionales empleadas por las arañas para desplazarse o mantenerse en un sitio durante los encuentros, indica claramente que la estrategia de caza más empleada fue la emboscada, esto se ve confirmado con el dato de que la mayoría de los ataques a las presas se produjeron con la araña estacionada en un punto de la arena de encuentros. Sin embargo, las observaciones también confirman que las *Phonotimpus* pueden emplear la estrategia de búsqueda activa, que detectan una presa al ir recorriendo su entorno para aproximarse rápidamente y atacarlas enseguida. Un patrón similar de distribución de tiempo, entre estacionario y móvil, fue observado en *Pardosa agrestis* en campo (Samu et al., 2003), estas arañas pasaron la mayor parte del tiempo estacionadas (“waiting”) en distintos sitios (90%), alternando con lapsos cortos de desplazamiento a otros sitios donde permanecieron fijas la mayor parte del tiempo. Adicionalmente, en ese estudio solo se observó que los ataques a las presas solo se desencadenaron cuando las arañas estaban estacionadas y una presa se acercaba a pocos centímetros de ella. El predominio de la estrategia de emboscada en *P. pennimani* y *P. talquian* indica que estas arañas dependen en gran medida de la movilidad de sus presas por una parte y por otra, de la localización de sitios atractivos para estas, por lo cual deben mantener un patrón de desplazamientos cada cierto de tiempo, para incrementar las probabilidades de encontrarse con una presa.

En conclusión, podemos decir que *P. pennimani* y *P. talquian* son más eficientes para capturar *Collembola* sp., que las otras presas ofrecidas en este estudio; esa eficiencia pudiera estar relacionada con

factores de defensa de las presas, pero también con posibles adaptaciones de las arañas para capturar a este tipo de presas. Sin embargo, las dos especies de *Phonotimpus* estudiadas fueron capaces de capturar a otras presas, aunque con mucha menor eficiencia. Asimismo, se observó que las dos especies de *Phonotimpus* son capaces de exhibir dos estrategias de depredación, emboscada y búsqueda activa, con un claro predominio de la primera.

Agradecimientos.

A Héctor Montaña Moreno y David Chamé Vázquez (ECOSUR) por su apoyo en las colectas de campo. A David Chamé Vázquez por sus consejos en el establecimiento y mantenimiento de la cría de colémbolos. A Fernando Dorantes Nieto por su apoyo en los análisis estadísticos. Al CONACYT por la beca otorgada a G. G. A. O. durante sus estudios de maestría.

Literatura Citada

- Barth, F. G. (2001). *A spider's world: senses and behavior*. Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag. 394 pp.
- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J. A. (2011). Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE*, 6(6), e21710, 1–10. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>
- Chamé-Vázquez, D., Ibarra-Núñez, G., & Jiménez, M. L. (2018). Redescription of *Phonotimpus separatus* Gertsch & Davis, 1940 (Araneae: Phrurolithidae) and description of two new species of *Phonotimpus* from Mexico. *Zootaxa*, 4407(2), 213–228. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4407.2.3>
- Coddington, J. A., Levi, H. W. (1991). Systematics and Evolution of Spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 565–592.
- Díaz-Fleischer, F. (2005). Predatory behaviour and prey-capture decision-making by the web-weaving spider *Micrathena sagittata*. *Canadian Journal of Zoology*, 83(2), 268–273. <https://doi.org/10.1139/z04-176>
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of spiders* (3rd ed.). New York: Oxford University Press. 419 pp.

- Forster, L. M. (1982). Non-visual prey-capture in *Trite Planiceps*, a jumping spider (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology*, 10(2), 179–183. <https://doi.org/10.2307/3705341>
- García, L. F. (2012). *Comportamiento predador en dos arañas del género Oecobius (Araneae, Oecobiidae)*. Tesis de Maestría. Universidad de la República, Uruguay. 102 pp.
- García-Gómez, A., Callejas-Chavero, A., Castaño-Meneses G. (2014). Importancia de cultivos para el estudio de colémbolos (Hexapoda: Collembola) de hábitos edáficos. *Dugesiana*, 21(2), 103-106.
- Guseinov, E. F. (2006). The prey of a lithophilous crab spider *Xysticus loeffleri* (Araneae, Thomisidae). *Journal of Arachnology*, 34(1), 37–45. <https://doi.org/10.1636/M02-14.1>
- Guseinov, E. F., Cerveira, A. M., & Jackson, R. R. (2004). The predatory strategy, natural diet, and life cycle of *Cyrba algerina*, an araneophagic jumping spider (Salticidae: Spartaeinae) from Azerbaijan. *New Zealand Journal of Zoology*, 31(4), 291–303. <https://doi.org/10.1080/03014223.2004.9518382>
- Hallander, H. (1970). Prey, cannibalism and microhabitat selection in the wolf spiders *Pardosa chelata* O. F. Müller and *P. pullata* Clerck. *Oikos*, 21(2), 337–340. <http://www.jstor.org/stable/354>
- Huseynov, E. F., Cross, F. R., & Jackson, R. R. (2005). Natural diet and prey-choice behaviour of *Aelurillus muganicus* (Araneae: Salticidae), a myrmecophagic jumping spider from Azerbaijan. *Journal of Zoology*, 267(2), 159–165. <https://doi.org/10.1017/S0952836905007363>
- Jackson, R. R., & Pollard, S. D. (1996). Predatory behavior of jumping spiders. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 287–308. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.001443>
- Korenko, S., Hamouzová, K., & Pekár, S. (2014). Trophic niche and predatory behavior of the goblin spider *Triaeris stenaspis* (Oonopidae): a springtail specialist? *Journal of Arachnology*, 42(1), 74–78. <https://doi.org/10.1636/Hi12-90.1>
- Liu, S., Chen, J., Gan, W., Schaefer, D., Gan, J., & Yang, X. (2015). Spider foraging strategy affects trophic cascades under natural and drought conditions. *Scientific Reports*, 5, 1–9. <https://doi.org/10.1038/srep12396>
- Melchers, M. (1967). Der Beutefang von *Cupiennius salei* Keyserling (Ctenidae). *Zeitschrift Für Morphologie Und Ökologie Der Tiere*, 58(3), 321–346. <http://www.jstor.org/stable/43262>

- Pekár, S., & Jarab, M. (2011). Life-history constraints in inaccurate Batesian myrmecomorphic spiders (Araneae: Corinnidae, Gnaphosidae). *European Journal of Entomology*, 108(2), 255–260. <https://doi.org/10.14411/eje.2011.034>
- Ramírez, M. J. (2014). The morphology and phylogeny of Dionychan spiders (Araneae: Araneomorphae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 390, 1–374. <https://doi.org/10.1206/821.1>
- Robinson, M. H., Mirick, H., & Turner, O. (1969). The predatory behavior of some araneid spiders and the origin of immobilization wrapping. *Psyche (New York)*, 76(4), 487-501. <https://doi.org/10.1155/1969/68029>
- Rovner, J. S. (1980). Morphological and ethological adaptations for prey capture in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 8(3), 201–215. <https://doi.org/10.2307/3705002>
- Samu, F., Szirányi, A., & Kiss, B. (2003). Foraging in agricultural fields: local “sit-and-move” strategy scales up to risk-averse habitat use in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 66(5), 939–947. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2265>
- Uetz, G. W., Halaj, J., & Cady, A. B. (1999). Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*, 27(1), 270–280. <https://doi.org/10.2307/3705998>
- Wise, D. H. (2004). Wandering spiders limit densities of a major microbi-detritivore in the forest-floor food web. *Pedobiologia*, 48(2), 181–188. <https://doi.org/10.1016/j.pedobi.2003.12.001>

Cuadro 1. Catálogo de los actos comportamentales de las especies de *Phonotimpus* observados durante los encuentros con los diferentes tipos de presas (+ eventos, # estados).

ACTO	CÓDIGO	DESCRIPCIÓN
1.-Inmovilidad	INM	# Se mantiene en una posición sin mover sus apéndices.
2.-Desplazamiento	DES	# Se desplaza por la arena de encuentro.
3.-Abanica	ABA	+ Mientras se mantiene en una posición, levanta una de sus patas delanteras y la mueve de un lado a otro.
4.-Limpieza	LIM	# Mientras permanece en una posición, limpia sus apéndices, pasando uno cada vez entre sus quelíceros.
5.-Aproximación	APR	+ Al desplazarse, pasa cerca de la presa, a dos cuerpos o menos de distancia (con referencia al cuerpo de la araña).
6.-Detección	DET	+ Realiza un movimiento repentino cuando la presa se mueve cerca o tienen contacto directo.
7.-Orientación	OR	+ Gira su cuerpo (en dirección aproximada hacia la presa), después de abanicar, o en respuesta a un movimiento de la presa.
8.- Expectativa	EXP	+ Después de detectar a la presa, la araña permanece inmóvil brevemente.
9.-Acercamiento	ACE	+ Desplazamiento o movimiento corto (a menos de un cuerpo de distancia) para acercarse a la presa.
10.-Ataque	ATA	+ Extiende las patas delanteras, abraza la presa y la jala hacia sus colmillos.
11.-Captura	CAP	+ Después del ataque, la araña extiende sus patas delanteras mientras sujeta a la presa con los colmillos.
12.-Transporte	TRA	# Se desplaza con la presa capturada sostenida en sus colmillos.
13.-Consumo	CON	# Permanece inmóvil con la presa sujeta en los colmillos.
14.-Evadir	EVA	+ La araña se aleja de la presa.
15.-Falla	FALLA	+ La araña no logra capturar a la presa después del ataque.
16.-Soltar	SOL	+ La araña libera a la presa capturada.

Cuadro 2. Tipos de presas, número de encuentros y análisis de datos realizados para detectar diferencias en el comportamiento en función del tipo de presa. Col = Collembola sp., Del = Delphacidae sp., Lyg = Lygaeidae sp y Cae = Caeciliidae sp. Pp. = *P. pennimani* y Pt. = *P. talquian*. Letras diferentes indican diferencias significativas.

Presa	Col	Del	Lyg	Cae	Estadística
No. de encuentros	30	34	30	31	
Pp. Total de ataques	21	8	5	2	$X^2 = 23.33$, g. l. = 3, P < 0.0001
Pt. Total de ataques	14	8	8	2	$X^2 = 9.0$, g. l. = 3, P < 0.05
Pp. presas capturadas / no capturadas	19 / 11	5 / 29	3 / 27	1 / 30	$X^2 = 39.28$, g. l. = 3, P < 0.0001
Pt. presas capturadas / no capturadas	12 / 18	5 / 29	3 / 27	1 / 30	$X^2 = 16.73$, g. l. = 3, P < 0.001
Pp Actos diferentes por secuencia	a	b	b	b	K-W H = 25.7, g. l. = 3, P < 0.0001
Pt Actos diferentes por secuencia	a	ab	ab	b	K-W H = 9.5, g. l. = 3, P < 0.025
Pp Total de actos por secuencia	a	a	a b	b	K-W H = 21.5, g. l. = 3, P < 0.0001
Pt Total de actos por secuencia					K-W H = 5.99, g. l. = 3, P = 0.1 (N S)
Pp Duración de INM por secuencia	a	a b	b	b	K-W H = 14.2, g. l. = 3, P < 0.005
Pt Duración de INM por secuencia					K-W H = 4.1, g. l. = 3, P = 0.2 (N S)

Cuadro 3. Análisis del comportamiento previo al ataque: A y B. Duración de tiempos de desplazamiento (DES) vs tiempo fijo sobre un sitio (INM + LIM). C y D. Proporción de los encuentros donde se presentó INM o LIM antes del ataque (ATA) en comparación con los encuentros donde se presentó DES antes del ataque. Col = Collembola sp., Del = Delphacidae sp., Lyg = Lygaeidae sp y Cae = Caeciliidae sp. Pp = *P. pennimani* y Pt = *P. talquian*.

	Col	Del	Lyg	Cae
A. Pp Duración (mediana)	418.9 / 7.5	675.5 / 8.5	696.5 / 14.5	715.0 / 0.0
INM + LIM / DES	W=459; z=4.6589; p<0.001	W=595; z=5.0896; p<0.001	W=463; z=4.7429; p<0.001	W=496; z=4.8636; p<0.001
B. Pt Duración (mediana)	563.1 / 4.1	692.5 / 14.0	708.5 / 0.0	715.0 / 0.0
INM + LIM / DES	W=452; z=4.5150; p<0.001	W=595; z=5.0866; p<0.001	W=465; z=4.7867; p<0.001	W=496; z=4.8639; p<0.001
C. Pp % de INM + LIM / DES como acto previo a ATA	72.4 / 27.6	87.5 / 12.5	70 / 30	100 / 0
D. Pt % de INM + LIM / DES como acto previo a ATA	93.7 / 6.3	80 / 20	88.9 / 11.1	100 / 0