



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA  
DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE CIENCIAS

Tamaño corporal, características de la telaraña,  
éxito reproductivo y abundancia de *Trichonephila  
clavipes* (Araneae: Araneidae) en tres ambientes en  
la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz y  
fragmentos aledaños

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

Bióloga

P R E S E N T A :

Ana Lucía Castrejón Herrera



DIRECTOR DE TESIS:  
Dr. Juan Servando Núñez Farfán

Ciudad Universitaria, CD. MX. 2022



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## AGRADECIMIENTOS ACADÉMICOS

Este trabajo fue realizado gracias al proyecto *Ecología evolutiva de especies simpátricas de Nectandra en una selva húmeda tropical*. Proyecto de *Ciencia Básica*, cofinanciado por la Secretaría de Educación Pública y el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología.

Agradezco al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por otorgarme el apoyo económico de “Ayudante de Investigador Nacional Nivel III o Emérito” para este proyecto de investigación.

Agradezco al responsable del proyecto Dr. Juan Servando Núñez Farfán, coordinador del Laboratorio de Genética Ecológica y Evolución del Departamento de Ecología Evolutiva, también al personal y compañeros académicos que laboran en éste: Rosalinda Tapia López, Laura Judith Giraldo Kalil, Sabina Velázquez Márquez, Iván Mijail De la Cruz Arguello, Brenda Hernández, Javier Daniel Matías Martínez, Estefanía Villanueva, Edna Rodríguez, Franco Liñan Vigo, Paola Itzel Sierra, Rafael Torres y Adriana Pérez. Gracias por su ejemplo y apoyo.

Gracias al laboratorio de Acarología del Departamento de Zoología del Instituto de Biología, UNAM. A Griselda Montiel Parra, Daniela Thalia Candia Ramírez, y Dariana Raquel Guerrero Fuentes por la capacitación brindada sobre anatomía e identificación de *Araneae*.

Agradezco a la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas” del Instituto de Biología, UNAM por todas las facilidades e instalaciones proporcionadas, así como a todos los responsables de su funcionamiento y guías en campo.

Muchas gracias a los sinodales encargados de revisar este trabajo: Dr. Vijendra Dinesh Rao, Dr. Juan Servando Núñez Farfán, Dr. Eduardo Morales Guillaumin, Dr. Alejandro Valdez Mondragón y la M. en C. Dariana Raquel Guerrero Fuentes.

Por último, agradezco a la Universidad Nacional Autónoma de México y a la Facultad de Ciencias por la formación académica y personal que me ha brindado.

## **AGRADECIMIENTOS PERSONALES**

El crecimiento académico que pasé con los años de mi carrera ha sido basto, y diverso, superado únicamente por el crecimiento personal en el mismo periodo, sobre todo en los años del proyecto de investigación para realizar esta tesis donde aprendí a reconocer la persistencia con la que uno debe avanzar.

Agradezco a mi familia por el apoyo y amor incondicional. A mi mamá, que siempre me impulsa. A mis abuelos cuya memoria siempre tuve presente. A Doña Lucy, a Blanca y al Pollo que siempre confían en mí y me hacen reír.

A mis amigos que han sabido ser mi segunda familia, incluso aquellos con los que perdí contacto, pero siempre tuvieron palabras de aliento y llegaron a acompañarme a campo. A los que siguen conmigo y cuya amistad solo se refuerza con el pasar de los años: Rubí, Sofí, Laura, y Tania, gracias por escuchar. A Ever por seguir creyendo en mí en el último tramo de este trabajo.

A Alain Briseño que supo traerme de vuelta y darme apoyo.

A Erli y Erli Jr., mis guías y amigos en campo.

A mi tutor Juan Núñez por su apoyo, guía y amabilidad. A Rosalinda Tapia por el cuidado y atención que siempre nos dio. Gracias a ambos por ser grandes personas.

## CONTENIDO

1. Introducción.....	1
1.1 La pérdida y fragmentación del hábitat.....	1
1.2 Cambio de cobertura y uso de suelo .....	2
1.3 Efecto de fragmentación en arañas .....	2
1.4 Telaraña .....	3
1.5 Tamaño corporal.....	5
1.6 Abundancia de presas .....	5
1.7 Éxito reproductivo .....	6
1.8 Modelo de estudio: <i>Trichonephila clavipes</i> .....	6
2. Pregunta de investigación .....	9
3. Justificación .....	9
4. Hipótesis .....	10
5. Objetivos.....	10
5.1 Objetivo general.....	10
5.2 Objetivos particulares .....	10
6. Área de estudio .....	11
7. Materiales y Método .....	13
7.1 Obtención de datos.....	13
7.2 Abundancia.....	16
7.3 Tamaño .....	16
7.4 Telaraña .....	18
7.5 Éxito reproductivo .....	20
7.6 Análisis de datos .....	21
8. Resultados.....	25
8.1 Caracterización ambiental.....	25
8.2 Abundancia y conteo de presas .....	27
8.3 Análisis de Supervivencia “Kaplan-Meier” .....	29
8.4 Comparaciones entre ambientes .....	29
8.5 Correlaciones .....	36
9. Discusión .....	36
9.1 Ambiente.....	36
9.2 Telaraña .....	39
9.3 Tamaño corporal .....	41
9.4 Abundancia de <i>Trichonephila clavipes</i> .....	42
9.5 Abundancia de presas y alimentación .....	43
9.6 Éxito reproductivo .....	44
9.7 Correlaciones .....	46
10. Conclusiones .....	48
11. Referencias bibliográficas .....	50

## **1. INTRODUCCIÓN**

El impacto de los humanos en el planeta casi siempre ha sido negativo afectando directa o indirectamente la biodiversidad. (Vitousek *et al.*, 1997). Sih *et al.* (2011) han identificado cinco tipos de cambios ambientales grandes inducidos por humanos: (i) la pérdida y fragmentación del hábitat, (ii) la introducción de especies exóticas, (iii) la agricultura, (iv) la contaminación y (v) el cambio climático. La magnitud y velocidad con la que ocurren estos cambios es preocupante ya que los organismos podrían carecer del tiempo evolutivo necesario para responder adaptativamente; (véase Bell y González, 2009; Stockwell *et al.*, 2003).

### **1.1 La pérdida y fragmentación del hábitat**

Con frecuencia los términos pérdida y fragmentación del hábitat pueden parecer sinónimos, sin embargo, los efectos sobre el ambiente varían en magnitud y consecuencias (Fahrig, 2002). Por un lado, la fragmentación ocurre cuando una gran extensión de hábitat es convertida en parches más pequeños del área total. Estos parches están aislados el uno del otro por una matriz de ambientes diferentes al original. Cuando la matriz se vuelve inhóspita para las especies del ambiente original y; la dispersión es baja, los parches pueden ser considerados como verdaderas “islas”, de modo que las comunidades locales estarían “aisladas” tanto geográficamente como genéticamente (Preston, 1962; Wilcove *et al.* 1986).

Un efecto general de la fragmentación en las comunidades naturales es que al disminuir la disponibilidad de superficie del hábitat, provoca una reducción en el tamaño de las poblaciones (Lawton, 1993). Además, si el tamaño del fragmento es muy reducido, se incrementa la permeabilidad de los fragmentos a los efectos de las condiciones externas, lo que tendría una repercusión en las poblaciones sensibles a cambios ambientales (Atmar y Patterson, 1993). Por último, se considera que el aumento en la distancia entre fragmentos provoca el aislamiento entre las poblaciones y reduce el intercambio de individuos (migración) y flujo génico (Hanski, 1998; Young *et al.*, 1996).

La pérdida de hábitat, por otra parte, se refiere directamente a la pérdida cuantitativa del área de un hábitat del que dependen las especies en una región (Faaborg *et al.*, 1993). Es un proceso mediante el cual se modifican las condiciones ambientales de tal manera que la vida de las especies que habitan el lugar no es sostenible y generalmente provoca la extinción local de las poblaciones de especies animales y vegetales (Fahrig, 2001; Montenegro, 2009).

## **1.2 Cambio de cobertura y uso de suelo**

El cambio de cobertura y uso de suelo son conceptos que están fuertemente ligados, sin embargo, existen diferencias entre ambos. Un *cambio de cobertura* según Turner *et al.* (1993) se refiere al reemplazamiento completo de un tipo de cobertura por otro. Por ejemplo, el cambio de bosque tropical por pastizal. Estos tipos de cambios usualmente tienen grandes impactos en la biogeoquímica, el flujo de energía y el agua de la región. La *modificación en la cobertura* son cambios más sutiles que afectan a la cobertura, pero sin cambiar su clasificación (Turner *et al.*, 1993). En contraste, el *uso de suelo* hace referencia a la manera en la que se explota la cobertura como por ejemplo agricultura, minería, pastoreo o, silvicultura. Por lo tanto, el *cambio de uso de suelo* implica una variación en la explotación de la cobertura (Turner *et al.*, 1994).

En la actualidad, la modificación y cambio de cobertura son de naturaleza antropogénica, en lugar de causas naturales, siendo el cambio de cobertura una respuesta inmediata al cambio de uso de suelo (Turner *et al.*, 1993). Además, el cambio de cobertura tiene implicaciones importantes para la biodiversidad y composición de comunidades, reflejándose como un aumento drástico en la tasa de extinción, en las especies de selva por ejemplo, llega a ser de hasta 0.3% por año (Ehrlich y Wilson, 1991). Sin embargo, la magnitud del efecto sobre la biodiversidad dependerá de varios factores, como la perturbación en el hábitat, el área total conservada y fragmentada, etc. (Turner *et al.*, 1993).

## **1.3 Efectos de la fragmentación en Arañas**

Para saber cómo los factores de modificación y cambio de cobertura afectan a las poblaciones existen diversas medidas, dependiendo de los organismos. Se ha visto, por ejemplo, que la pérdida de cobertura, y la fragmentación resultante, afectan negativamente el éxito reproductivo (Kurki *et al.*, 2000), aumentan el riesgo de depredación (Martin y Joron, 2003), tiene efectos tardíos en especies migratorias (Norris, 2005), e incluso el tamaño corporal promedio de los individuos puede llegar a reducirse (Cooch *et al.*, 1991).

Para artrópodos, y más específicamente para las arañas, se ha visto que la perturbación o aprovechamiento de los bosques provoca diversos efectos en sus ensambles. Según la recopilación de Ibarra-Núñez (2014), se reduce la abundancia y riqueza de especies, se incrementa la dominancia, y se modifica la estructura de los gremios. Lo anterior provoca que las arañas errantes se vuelvan más abundantes, y se reduzca la abundancia de arañas tejedoras. Esta sensibilidad a los cambios ambientales, hace a las arañas un grupo ideal para utilizar como bioindicadores (Churchill, 1997; Maelfait y Hendricks, 1997; Jorge *et al.*, 2013; Ibarra Núñez, 2014).

Además de ser bioindicadores debe recalcar la importancia ecológica que tienen las arañas, que es revisada de forma completa en el libro “*Spiders in Ecological Webs*” escrito por Wise (1993) donde se analiza el papel de las arañas como parte de una red compleja de interacciones. Si bien es cierto que las arañas responden a las densidades altas de presas, llegando a equilibrar aquellas que pueden ser consideradas plaga en sistemas agrarios, también deben considerarse las relaciones de competencia que crean, así como la fuente de alimento que significa para otros grupos como el de los reptiles (Pacala y Roughgarden, 1984; Wise, 1993).

### **1.3.1 Arañas tejedoras**

Por sus hábitos ecológicos las arañas se pueden dividir en tejedoras y errantes (Ibarra-Núñez, 2014). Las tejedoras son aquellas que elaboran estructuras de seda para atrapar a sus presas, mientras que las arañas errantes cazan activamente y atrapan a sus presas con sus quelíceros (Foelix., 2011; Ibarra-Núñez, 2014). La familia Araneidae se caracteriza por que sus miembros tejen elaboradas telarañas que son comúnmente visibles, y se han reportado 177 géneros y 3065 especies (WSC, 2021). Sin embargo, en versiones anteriores del catálogo, donde se toma en cuenta la superfamilia Araneoidea, se sumaban más de 4600 especies de arañas tejedoras de tela orbicular (Platnick, 2011). Estas arañas se consideran sedentarias, ya que permanecen en sus redes y muchas son fieles a su sitio, como en el caso de *Nephila pilipes* (Fabricius, 1793) antes *Nephila maculata* (Robinson y Robinson, 1976). En general, las arañas tejedoras son muy susceptibles a la estructura del ambiente ya que requieren soportes para tejer sus redes (Janetos, 1986), e incluso se ha registrado que en lugares con alta densidad de estructuras llega a haber mayores proporciones de estas arañas (Lowrie, 1948; Robinson, 1981). Rypstra (1983) concluye que las densidades de arañas tejedoras están determinadas por un equilibrio entre estructura del hábitat y abundancia de presas.

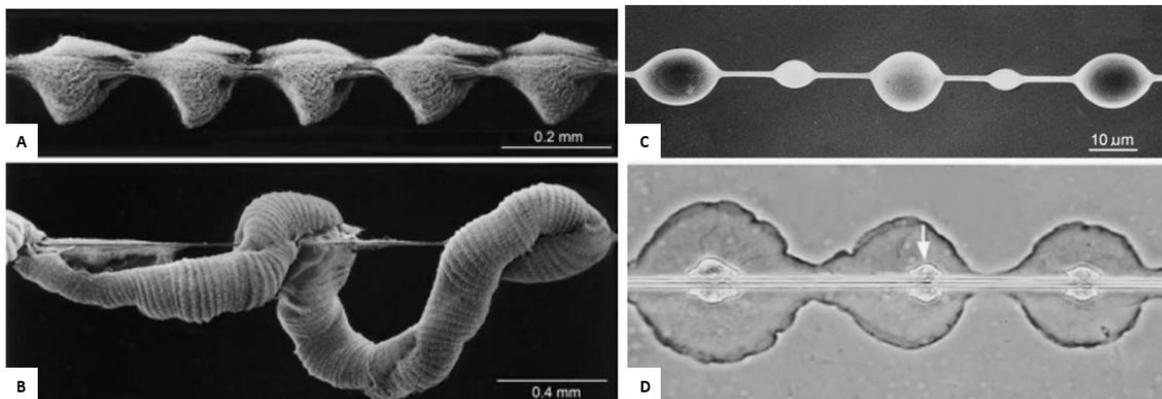
### **1.4 Telaraña**

Las características de la telaraña brindan mucha información sobre el desempeño de una araña, ya que las propiedades y ubicación de la red determinan en gran medida el tipo y tamaño de presas, además del éxito para obtenerlas (Herbersstein y Tso, 2000). Una telaraña mal construida o mal colocada traerá efectos negativos, dependiendo de la especie como por ejemplo, la cantidad de presas capturadas puede afectar la tasa de maduración de la araña, lo que a su vez desencadena una desventaja para la obtención de parejas (Moore, 1977; Higgins, 2000).

Las arañas tienen la capacidad de sintetizar varios tipos diferentes de seda. Aunque relacionadas, estas sedas han demostrado diferir en su composición de aminoácidos y propiedades

físicas (Beckwitt y Arcidiacono, 1994). Debido a esto, las sedas varían en flexibilidad, son resistentes a la temperatura, pueden permitir la conducción eléctrica, y hasta inhibir el crecimiento de bacterias; por ello, el construir una telaraña genera una relación costo-beneficio con respecto al tamaño y densidad de hilos de la red (ancho de malla o *mesh width*) (Swanson *et al.*, 2006; Yang *et al.*, 2005; Steven *et al.*, 2013).

Las telarañas orbiculares, llamadas así por su forma, pueden dividirse en dos categorías que difieren en el tipo de seda usada y en su función. Por un lado, están las espirales viscosas “*viscid spiral*” que poseen fibras flageliformes cubiertas con un tipo de pegamento (Figura 1; C y D), son fáciles de construir pero se deben renovar frecuentemente, en muchos casos una vez al día. Por otro lado, las espirales cribeladas “*cribellate spirals*”, consisten en fibras pseudoflagiliformes cubiertas por hilos cribelares que hacen más resistente a la telaraña pero tardan más en ser construidas (Opell y Schwend, 2009; Blackledge *et al.*, 2011) (Figura 1; A y B)



**Figura 1.** Ejemplificación de los tipos de seda usado en la construcción de telarañas. (A) muestra los hilos cribelares típicos de las arañas *Uloboridae* mientras que en la imagen (B) se puede apreciar la forma que toma el mismo tipo de seda en las arañas del género *Dictyna*. Por otra parte las imágenes (C) y (D) muestran la estructura de las espirales viscosas para *Araneus diadematus* donde se forman gotas de 5-10  $\mu\text{m}$  a lo largo del hilo. La flecha en la imagen (D) muestra un denso núcleo de glicoproteínas dentro de las gotas viscosas. Figura tomada y modificada de Foelix (2011).

Existe una extensa variedad de mediciones para cuantificar el tamaño y forma de la telaraña (Herbstein y Tso, 2000). El área de captura y el ancho de la malla son los principales atributos medibles. El área de captura hace referencia al espacio delimitado por las hileras externas e internas de la telaraña, es aquí donde las presas son atrapadas. Por otro lado, el ancho de malla se cree que está involucrado en la retención de la presa. Una malla densa esta provista de más seda, lo cual permite absorber mayor energía cinética (golpes más fuertes, interpretado como presas más grandes), al

tiempo que contienen más pegamento para retener a la presa (Blackledge *et al.*, 2011; Blackledge y Zevenbergen, 2006).

### **1.5 Tamaño corporal**

Vollrath (1988) puso a prueba la hipótesis de que el tamaño de *Trichonephila clavipes* (Linnaeus, 1767) puede cambiar dependiendo del hábitat donde se encuentra, en función de la disponibilidad de presas y el espacio. Además de las formas que él propone para medir crecimiento (tasa de crecimiento), se han usado medidas como la longitud del cuerpo (longitud del prosoma + opistosoma) o el ancho del prosoma (carapacho o caparazón), el cual tiene una relación positiva significativa con el tamaño de telaraña y el ancho de malla o “*mesh width*” (Murakami, 1983). También se ha usado la longitud de la tibia de la pata I, más la longitud de la patela para varios estudios con *T. clavipes*, en los cuales se proponen y usan fórmulas especiales para determinar su biometría, que relacionan, entre otras cosas, el tamaño de telaraña con el tamaño de la araña (Higgins, 1992b; Higgins y Buskirk, 1992).

### **1.6 Abundancia de Presas**

Existe amplia evidencia que analiza las reacciones que tienen las arañas tejedoras hacia sus presas, ya sea por su abundancia o selección. Algunos estudios indican que el tamaño de la telaraña aumenta en aquellas arañas orbiculares que no tienen la suficiente incidencia de presas (como *T. clavipes*) (Higgins y Burskirk, 1992; Sherman, 1994), aunque esta reacción no es universal (Vollrath y Samu, 1997). Además, se ha visto que al tener una mejor alimentación es más probable que las arañas construyan redes de “barrera” alrededor de su telaraña, para protegerse de depredadores, parásitos, o parasitoides como por ejemplo las avispas *Hymenoepimecis* sp. (Baba y Miyashita, 2006; Higgins 1992a). Existen además estudios que sugieren que en claros de bosques y condiciones de mayor luz los insectos presentan más actividad, permitiendo mayores densidades de arañas tejedoras (Lubin, 1978). La luz, a su vez, puede permitir comportamientos como el de las arañas nocturnas que aprovechan las luces artificiales en ambientes antropizados (Heiling, 1999). Algunas especies también aprovechan las altas densidades de presas y forman agregaciones (Rypstra, 1985), sin embargo, cuando las presas son insuficientes para una dieta adecuada se presentan consecuencias que incluyen el uso de rutas metabólicas más baratas en la construcción de las telarañas, lo que en última instancia afecta la calidad de toda la telaraña (Blackledge *et al.*, 2011), además de afectar el tamaño y éxito reproductivo del individuo.

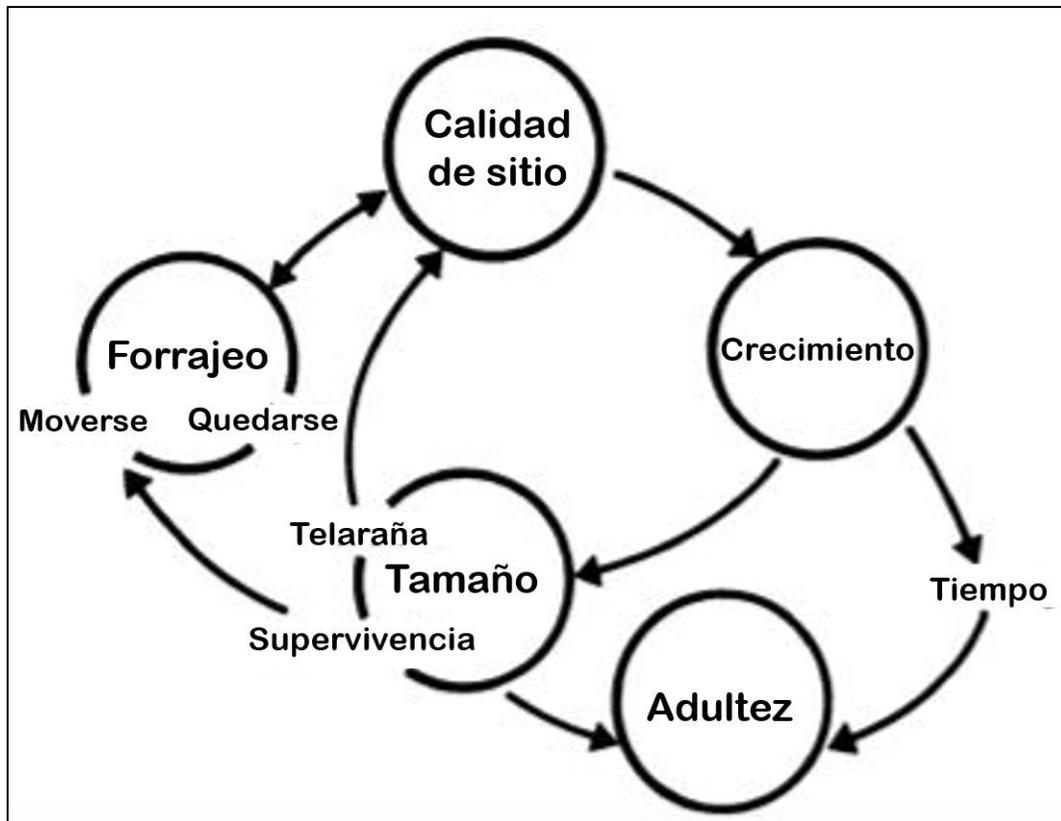
A lo largo de la historia evolutiva de las arañas también se puede hablar de una especialización en presas, sin embargo, esto no ocurre en todos los grupos. Esta especialización se ha estudiado en varias familias de arañas, donde según la revisión de Pekár *et al.* (2011), ocurre más en especies de zonas templadas que aquellas de los trópicos y subtropicos y se pueden dividir en seis categorías de especialización: mirmecofagia, araneofagia, lepidopterofagia, termitofagia, díptero-fagia y crustaceofagia.

### **1.7 Éxito Reproductivo**

Existen estudios que relacionan el éxito de forrajeo con crecimiento y éxito reproductivo en arañas (Prenter 1999; Briceño, 1987; Fritz y Morse, 1985; Vollrath, 1987). Las decisiones de forrajeo tienen una influencia en el crecimiento y viceversa; a su vez, el crecimiento determina el tamaño corporal y por consecuencia el tamaño de la presa y tamaño de telaraña (Figura 2) (Vollrath, 1987). Una consecuencia importante de la variación en el tamaño corporal afecta también a los machos, ya que un mayor tamaño corporal incrementa las probabilidades de inseminar y fecundar más huevos, así como tener mayor ventaja competitiva (Vollrath, 1980; Christenson y Goist, 1979), aunque en los casos donde se presenta el canibalismo hacia machos por parte de las hembras, se promueve un tamaño pequeño de los mismos (Elgar y Fahey, 1996). Con una maduración temprana, el macho puede encontrar a una hembra inmadura, y así asegurar la primera cópula de ésta una vez alcanzada su madurez. Este comportamiento en arañas aumenta la probabilidad de paternidad de un mayor número de huevos (Robinson y Robinson, 1973; Austad, 1984). Por otro lado, para las hembras es importante madurar temprano para conseguir un mayor número de parejas y poder reproducirse una o más veces antes del término de temporada, considerando que además un mayor tamaño implica un mayor número de huevos (Vollrath, 1987; Bayram, 2000).

### **1.8 Modelo de Estudio: *Trichonephila clavipes***

*Trichonephila clavipes* (Linnaeus, 1767) o comúnmente llamada “Araña de seda dorada”, es una araña perteneciente a la familia Araneidae, del orden Araneae (Kuntner *et al.*, 2019; WSC, 2021). Es una especie tejedora de amplia distribución que abarca desde el sureste de Estados Unidos Americanos hasta el norte de Argentina (Levi, 1980). En México normalmente solo hay una generación al año donde el pico de abundancia de hembras abarca de agosto a septiembre y es este el periodo de reproducción y ovoposición. Sin embargo, se ha reportado que hay algunos juveniles que no entran



**Figura 2.** Diagrama que muestra la interacción entre la calidad del sitio, el forrajeo, crecimiento, tamaño y supervivencia para arañas tejedoras. Figura tomada y modificada de Vollrath (1987).

en quiescencia de invierno (*quiescence*) por lo que estos individuos maduran y se reproducen en mayo, lo que lleva a la especie a catalogarse como bivoltinas facultativas (Higgins, 1992b).

Por lo general, las hembras son más longevas que los machos viviendo hasta un año según reportes en Panamá (Moore, 1977), y acumulan reservas para la puesta de los huevos al final de la temporada. La cópula ocurre cuando la hembra alcanza la madurez a las 6-7 mudas mientras que los machos la alcanzan a las 4 mudas. La rapidez del desarrollo dependerá de la alimentación para las hembras. Después de poner su primer saco de huevos (ovisaco), pueden seguir alimentándose y producir hasta cinco ovisacos (Moore, 1977; Vollrath, 1987). En esta especie se presenta un pronunciado dimorfismo sexual explicado por un gigantismo en las hembras, típico del clado Nephilinae, que consiste en tener más mudas que los machos, incluso después de haber alcanzado la madurez (Kuntner *et al.*, 2012; Kuntner y Coddington, 2009) (Figura 3).



**Figura 3.** Dimorfismo sexual de *Trichonephila clavipes* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz, México donde la hembra presenta un gigantismo con respecto al macho.

Una semana después de eclosionar, las arañas sueltan hilos de seda hasta tocar otro objeto para después caminar por el hilo hacia el otro extremo, este método es intermedio entre un “balloning” y simplemente alejarse caminando (Moore, 1977). La distancia que recorran en este único momento de dispersión dependerá de la apertura de la vegetación y la dirección del viento. Una vez escogido el lugar para construir su telaraña será muy difícil que las arañas hembras lo abandonen, sin embargo, los machos al madurar dejarán su telaraña para encontrar la de una hembra y permanecer ahí hasta el momento de reproducción (Moore, 1977). En caso de existir más de un macho esperando aparearse, éstos combatirán entre sí hasta establecer un dominante. El ganador será el que copule primero y con más frecuencia con la hembra (Christenson y Goist, 1979; Vollrath, 1998).

Todo lo anterior dependerá del desarrollo y tasa de crecimiento que a su vez depende del acceso al alimento. Cada araña crece lo mismo con cada muda, pero la cantidad de comida determina el tiempo entre mudas para *T. clavipes* (Higgins, 1992b; 2000). Además, el periodo de crecimiento de estas arañas en México está determinado por estacionalidad ya que llega a ser muy contrastante (Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2015). Esto es importante debido a que la probabilidad de copular, sobrevivir hasta la primera puesta y el tamaño de puesta se ven reducidos con la maduración tardía (Higgins, 1992b; 2000; Vollrath, 1987).

También es de notar que *T. clavipes* ha sido estudiada anteriormente para observar el efecto que tiene la perturbación del hábitat sobre ella. De estos estudios se concluyó que la especie no se ve afectada negativamente por la perturbación antropogénica, y que incluso parece prosperar en estos ambientes (Ripp *et al.*, 2018; Rodríguez-Rodríguez *et al.*, 2015). Además, a partir de estudios anteriores se ha registrado su abundancia en sitios abiertos o de paso donde haya probabilidad de ser camino para insectos voladores (Robinson y Mirick 1971), llegando a ser clasificada como una especie encontrada frecuentemente en claros y bordes (Lubin, 1978). Sin embargo, estos estudios no han contemplado el efecto que la perturbación ambiental puede tener sobre el éxito reproductivo. Los estudios llevados a cabo sobre este tema han sido comparativos entre sitios latitudinal y longitudinalmente distintos que difieren entre países y/o condiciones tropicales y templadas (Higgins, 1992b; 1990), sin enfocarse como tal en la perturbación local.

## **2. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN**

- ¿De qué manera afecta el ambiente, categorizado por grado de perturbación, a los rasgos corporales, de telaraña y éxito reproductivo de la araña *Trichonephila clavipes* en la región de Los Tuxtlas, Veracruz?

## **3. JUSTIFICACIÓN**

Aunque existen estudios que indican que *Trichonephila clavipes* es resistente a la perturbación y se beneficia de espacios abiertos y áreas habitadas por humanos, no se ha analizado el efecto de estos factores sobre el número de descendientes. Debido a que el éxito reproductivo puede presentar valores diferentes al del crecimiento individual, en este trabajo se evalúan y comparan tanto las características corporales, de telaraña y de puesta entre sí, así como dependientes del ambiente y disponibilidad de presas.

#### **4. HIPÓTESIS**

Si el tamaño corporal, tamaño de telaraña y el éxito reproductivo, varían de manera dependiente al ambiente categorizado conforme a grado de perturbación, se espera que en el ambiente de mayor perturbación se encuentren los individuos de *Trichonephila clavipes* con mejores condiciones, y una abundancia de presas mayor. Además, se espera encontrar una correlación positiva entre las variables estudiadas, donde a mayor tamaño corporal, mejor capacidad para elaborar su telaraña, alimentarse y aumentar las probabilidades de éxito reproductivo.

#### **5. OBJETIVOS**

##### **5.1 Objetivo General**

Estudiar los cambios en la abundancia, telaraña, tamaño corporal, y éxito reproductivo, de la araña *Trichonephila clavipes* L. en tres ambientes con distinto grado de perturbación en la Reserva de la Biósfera Los Tuxtlas, Veracruz y fragmentos aledaños.

##### **5.2 Objetivos Particulares**

1. Cuantificar abundancia de hembras y machos de *T. clavipes*, así como la abundancia de las presas en tres ambientes con distinto grado de perturbación: selva, borde y cerca viva.
2. Analizar el área de captura y el ancho de malla de las telarañas de *T. clavipes* entre los distintos ambientes.
3. Determinar las diferencias de ancho de prosoma y largo total de pata I como medidas de tamaño corporal de las arañas entre ambientes.
4. Evaluar el éxito reproductivo que presentan las hembras grávidas en función de su masa, número de huevos y peso del ovisaco.
5. Conocer la relación entre la abundancia de *T. clavipes*, la abundancia de sus presas, el tamaño corporal de la araña, medidas de telaraña, y el éxito reproductivo.

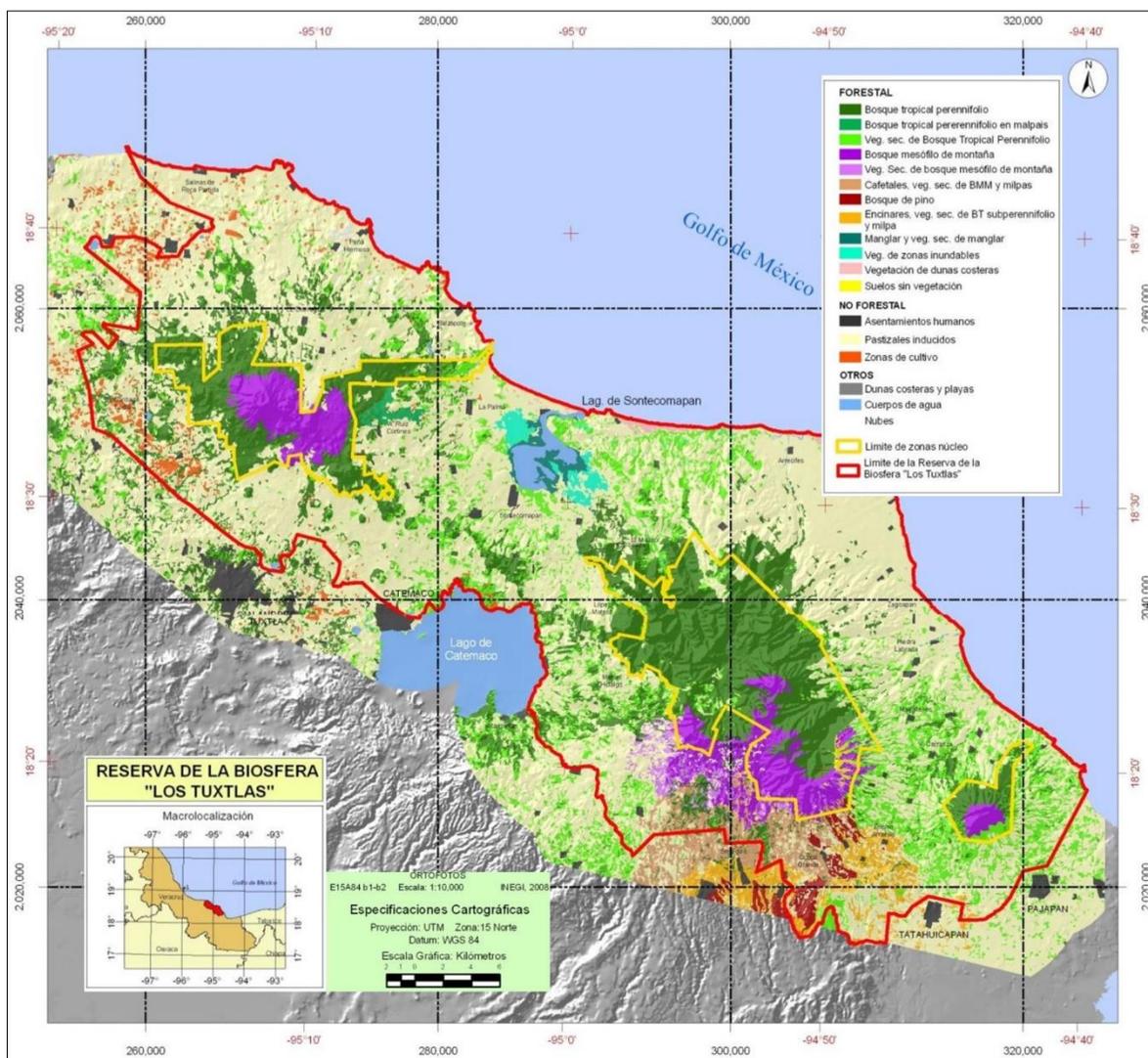
## 6. ÁREA DE ESTUDIO

La zona de estudio se encuentra localizada sobre la planicie costera del Golfo de México, en la parte sureste del estado de Veracruz, dentro del área perteneciente a la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas (RBLT), así como áreas circundantes de la misma eco-región (Figura 4). La RBLT se ubica entre los 18° 05' y 18° 45' de latitud norte y 94° 35' y 95° 30' de longitud oeste (Guevara, 2010). La sierra de Los Tuxtlas comprende un área aproximada de 80 km de largo por 55 km de ancho, abarcando una superficie aproximada de 330 000 ha, que incluye el Área Natural Protegida RBLT con 155 122.46 ha, destacando sus tres zonas núcleo (Volcán San Martín Tuxtla, Sierra Santa Marta y San Martín Pajapan) y la zona de amortiguamiento (Guevara, 2010; CONANP, 2006). La zona de amortiguamiento representa 125 402 ha, es decir el 80% de la superficie total de la Reserva y se estima que sólo el 22% de la reserva sigue conservando selvas, bosques y manglares primarios (CONANP, 2011).

El origen de la sierra de Los Tuxtlas se reconoce como volcánico, por lo cual se han producido principalmente basaltos y basaltinas desde el periodo Terciario hasta la actualidad, propiciando la formación de uno de los suelos más fértiles, los andasoles (Buringh, 1979). La variabilidad geomorfológica de la zona es tal, que se puede dividir en 45 unidades de relieve agrupadas en 10 paisajes geomorfológicos que tienen un intervalo altitudinal que va de los 0 a los 1680 m s.n.m. siendo esta última la altitud la del volcán San Martín Tuxtla (Geissert, 2004; Martín del Pozzo, 1997). Esta diversidad territorial y de inclinación genera un paisaje de alta complejidad que influye directamente en la hidrología, microclima, formación de suelo y la distribución de la flora y fauna permitiendo así el establecimiento de distintas vegetaciones y ecosistemas como selva alta perennifolia, encinares, pinares, manglares, sabana y vegetación costera (Sousa, 1968; Siemens 2004).

El clima de la región esta fuertemente influenciado por su relieve y su cercanía al mar. De acuerdo con la clasificación de Köppen modificada por García (1981), hay 8 subtipos climáticos. Los más extendidos por la región son los tipos Af (Cálido con lluvias todo el año) y Am (Cálido con lluvias de verano) (Soto, 2004; CONANP, 2006). Soto y Gama (1997) y Soto (2004) reportan para la sierra una precipitación media anual superior a los 4000 mm siendo la época más húmeda del año los meses de junio a febrero con una marcada estacionalidad en los meses marzo y mayo que son los más secos y que además la temperatura media en altitudes bajas es de 26 y 24°C mientras que en las partes más altas puede llegar a ser menor a 18°C haciendo posible una alta gama de microclimas dados por cañadas, depresiones, valles, entre otros.

CONANP (2011) reporta que el proceso de deforestación para la RBLT ha sido constante a partir del 1980 obteniendo una tasa de deforestación anual del 1.15% lo que se traduce a una superficie total perdida de 30074 ha en el periodo 1980-2011. Debido a esto el paisaje que podemos apreciar hoy en día es uno compuesto por fragmentos de selva, acahual, cultivos y por extensiones más o menos continuas de potreros, muchos de ellos delimitados por cercas vivas (Guevara, 1995). El arbolado de los potreros y las cercas vivas permiten la conectividad en el paisaje, al hacer posible el intercambio de especies de plantas y animales entre los fragmentos mediante el intercambio de polen y semillas, que promueve el movimiento de animales polinizadores y frugívoros (Guevara, 1995; Guevara, 2004).



**Figura 4.** Límites, uso del suelo y vegetación de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Tomado y modificado de CONANP, 2011.

Se considera que la región de Los Tuxtlas como frontera boreal de la selva húmeda americana ya que permite el desarrollo de especies de origen tropical y boreal únicos de la región (CONANP, 2009; Castillo-Campos y Laborde, 2004). El tipo de vegetación en la RBLT se cataloga como selva alta perennifolia o SAP según Miranda y Hernandez-X (1963), o como bosque tropical perennifolio de acuerdo a Rzedowski (2006), y es considerada como uno de los últimos remanentes de selva húmeda de la costa del Golfo de México (Guevara *et al.*, 2004). Es aquí donde se mantiene un gran registro de grupos taxonómicos llegando a ser descritas 949 especies pertenecientes a 543 géneros y 137 familias tan solo de plantas (Ibarra-Manríquez y Sinaca, 1995), pero otros análisis indican que el número llega a ser de hasta 2383 especies (Ramírez, 1999). En cuanto a fauna, se han registrado 139 especies de mamíferos, 565 de aves, 166 de anfibios y reptiles, 109 de peces, y 1117 especies de insectos y otros grupos (CONANP, 2006). Cabe mencionar que en este último listado no se menciona en específico a las arañas (Orden Araneae) o en general a los arácnidos. Sin embargo, se tienen datos específicos del estado de Veracruz donde se registran 46 familias, 187 géneros y 373 especies de arañas (Araneae) lo que equivale al 17.3% del total de especies a nivel nacional, aunque se estima que el número puede ser mucho más alto ya que este registro proviene tan sólo de una revisión documental (Ibarra Nuñez, 2011). Sumado a esto, recientemente se publicó un inventario de arañas del suborden Araneomorphae para la región de Los Tuxtlas que incluye 237 especies identificadas a partir de 8,655 especímenes que representan el 39% de arañas totales colectadas en este estudio, lo que habla de la gran diversidad y abundancia de este grupo en la región (Álvarez-Padilla *et al.*, 2020).

## **7. MATERIALES Y MÉTODO**

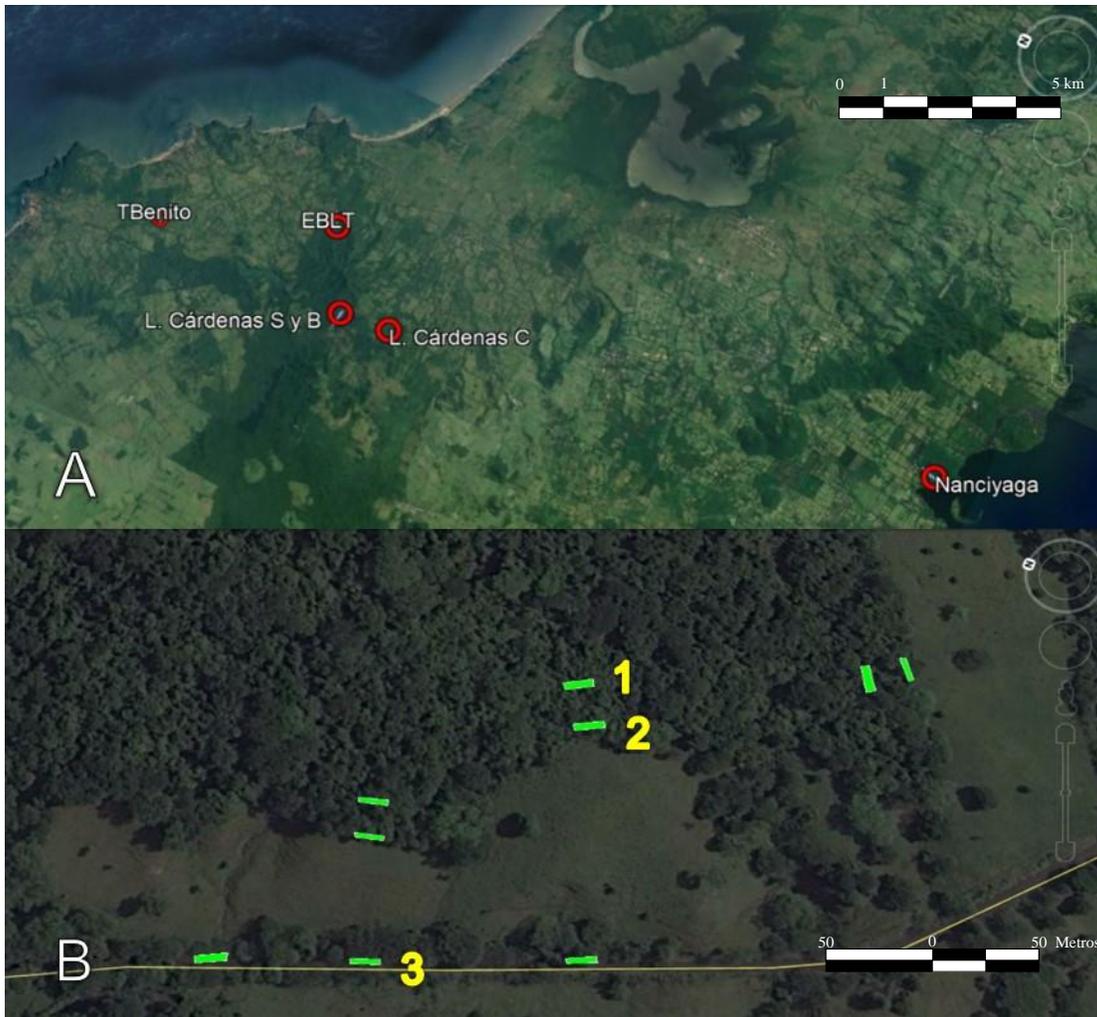
### **7.1 Obtención de datos**

Se eligieron diversos sitios de estudio, pertenecientes a la región de los Tuxtlas, Veracruz dependiendo de la presencia o ausencia de *T. clavipes*. Los sitios se clasificaron en tres distintos ambientes; 1) selva, 2) borde y 3) cercas vivas donde se considera a selva como el menos perturbado presentando poco o ningún cambio de uso de suelo y cerca viva se toma como el ambiente con más perturbación al presentar el cambio de uso de suelo más drástico al hacer frontera con carreteras y potreros (Figura 5). Por cada categoría se muestreó 1 ha de terreno en forma lineal o transecto.

Cada transecto tuvo 10 m de ancho, mientras que la longitud, al igual que la ubicación, fue determinada dependiendo de la presencia de individuos de *T. clavipes*, del terreno y de la accesibilidad. Los transectos en la selva se localizaron dentro de la selva o fragmento por lo menos

30 m adentro a partir del borde; los transectos de borde se hicieron sobre el borde de la selva y por último los transectos de cerca viva, sobre la misma.

Se decidió este tamaño y distancia al borde basado en los reportes sobre la distancia de dispersión de un metro para arañas del género *Nephila* y porque se ha observado que las arañas pueden permanecer en el mismo lugar por semanas (González-Tokman y Martínez-Garza, 2015; Ceballos-Meraz y Hénaut, 2012; Robinson y Robinson, 1976).



**Figura 5.** Sitios de estudio. A: sitios elegidos, B: Transectos en color verde en 1) selva, 2) Borde de selva, y 3) Cerca viva. Tomado y modificado de Google 2018.

Los sitios en selva fueron caracterizados como hábitat natural dominado por especies nativas, cobertura cerrada, humedad alta y abundante sombra. Por otro lado, los transectos en borde se caracterizaron por ser frontera entre dos ambientes distintos (p. ej. selva-potrero, selva-camino) donde la incidencia de luz es mayor pero con sombra total o parcial, humedad también reducida, y densidad

de la cobertura menor siendo menos cerrada y con espacios abiertos (Figura 6). Los transectos de cercas vivas se definieron por abarcar tramos de cercas vivas que delimitaban potreros cercanos. En este caso la incidencia de luz fue la más alta dado que la cobertura se limitó a los árboles de las cercas, por lo cual la apertura fue la más amplia refiriéndose tan sólo al espacio entre árbol y árbol sobre la cerca, debido a esto la humedad también disminuyó. Para corroborar estas clasificaciones se midió la luz (en luxes), humedad (% humedad relativa) y temperatura (°C) a distintas horas del día; en la mañana (9:00-12:30), tarde (1:00-17:30) y noche (18:00-19:30) durante al menos tres días no consecutivos. La luz se midió con un Luxómetro Stern HER-410, mientras que la humedad y temperatura fueron obtenidas a partir de un reloj electrónico con probador de temperatura y humedad.



**Figura 6.** Ambientes elegidos para los transectos. A) Selva B) Borde de selva y C) Cercas vivas.

Se evaluaron los ambientes con el sistema de puntaje diseñado por Coops y Catling, 1997, para medir la complejidad del ambiente. Con este sistema se le asignó un puntaje de 0-3 en números ordinales a cada una de las cinco características del ambiente (1. Cobertura de dosel, 2. Cobertura arbustiva, 3. Cobertura de vegetación del suelo, 4. Cantidad de hojarasca, troncos caídos y rocas, y 5. Humedad), siendo el puntaje total más alto de 15, indicando la mayor complejidad de hábitat para este sistema. Es así como se puede hablar de tres categorías generales de complejidad; si la suma total de los puntajes es 5 o menor, denota un ambiente con baja complejidad, de 6-8 complejidad media y por último un puntaje total igual o mayor a 9 indica un ambiente de alta complejidad (Coops y Catling, 1997). Este tipo de método ha sido usado en otros estudios para determinar la complejidad del ambiente y cómo esto afecta al ensamblaje de otros artrópodos, pequeños mamíferos, así como al tamaño y éxito reproductivo en arañas (Lowe *et al.*, 2014; Lassau *et al.*, 2005; Lassau y Hochuli, 2004; Catling y Burt, 1995).

Una vez delimitados los transectos, se procedió a realizar un barrido por el área delimitada buscando individuos femeninos y masculinos de *T. clavipes*. Se tomaron en consideración registros de hembras y machos adultos, encontrados en los meses de julio a septiembre, ya que la época

reproductiva y de mayor abundancia reportada por Higgins (1992) parece haberse recorrido unos meses antes (obs. pers.). Los muestreos realizados comenzaron en septiembre (2018) y tras el periodo de lluvias se volvió a muestrear a partir de julio 2019 buscando encontrar patrones de presencia/ausencia, así como de crecimiento de las arañas para obtener un mejor muestreo de adultos en los meses de julio-septiembre 2019. Los individuos registrados en ambos años fueron tomados en cuenta para este estudio.

## **7.2 Abundancia**

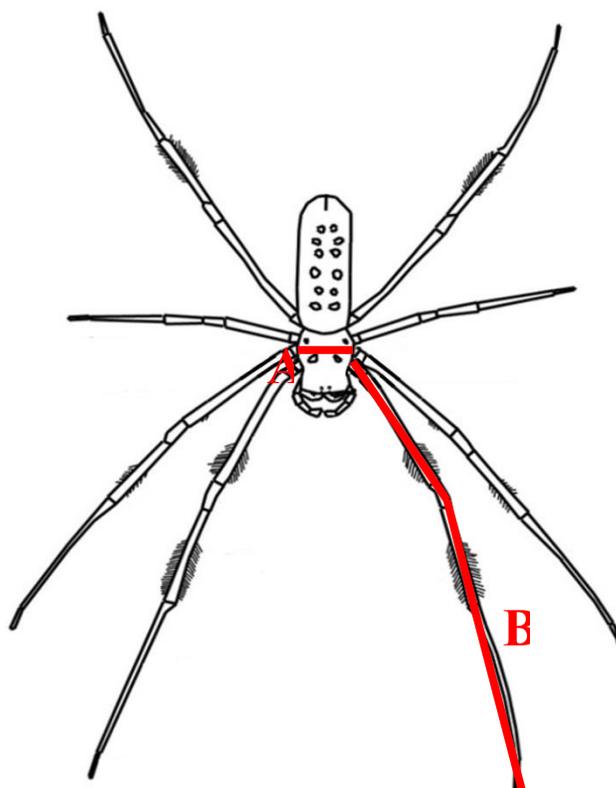
Se contaron las arañas hembras y machos de *T. clavipes* encontradas en una hectárea compuesta para cada tipo de ambiente. El área muestreada en la selva siempre fue localizada 30 metros dentro a partir del transecto del borde (Figura 5).

*Abundancia de presas:* Se contaron todas las presas encontradas en las telarañas, incluyendo los excedentes observados (Champion *et al.*, 2001) sin identificarlas o categorizarlas. Cada conteo de presas se realizó una vez por día y por la misma persona en todos los sitios. El conteo se dividió en cuatro tiempos, uno cada 20 minutos donde se contaban el número de presas por telaraña. Los conteos se llevaron a cabo durante al menos tres días distintos en horario diurno (8-18 hr) ya que es en este lapso donde más presas se registran (Higgins y Buskirk, 1992). Los días para estas observaciones no fueron consecutivos debido a la lejanía entre los sitios y la necesidad de revisar a las demás arañas, por lo tanto, la revisión para una araña en particular era por lo menos cada tercer día. La identificación de las presas no se llevó a cabo, ya que la gran mayoría de las que se podían observar no eran identificables debido al avanzado grado de degradación por acción del veneno de *T. clavipes* y posiblemente las condiciones de temperatura y humedad de la región (obs. pers.). Hacerlo habría supuesto trabajo de identificación en laboratorio que por el tiempo y cantidad de arañas observadas resultaría en una gran extensión de este trabajo.

## **7.3 Tamaño**

Las arañas adultas encontradas fueron marcadas y georreferenciadas con un GPS (Garmin Oregon 550), por número de telaraña (araña hembra) con lo que después se les tomaron fotografías con un fondo negro y/o blanco en caso de que el individuo fuera difícil de diferenciar del fondo natural. Además, al lado se colocó una escala milimétrica para posterior análisis fotográfico con el programa *ImageJ 1.49*. Se verificaba que las arañas fueran adultas al revisar que el epigino estuviera esclerotizado con surcos paralelos transversales para reducir lo más posible la variabilidad de tamaño por edad.

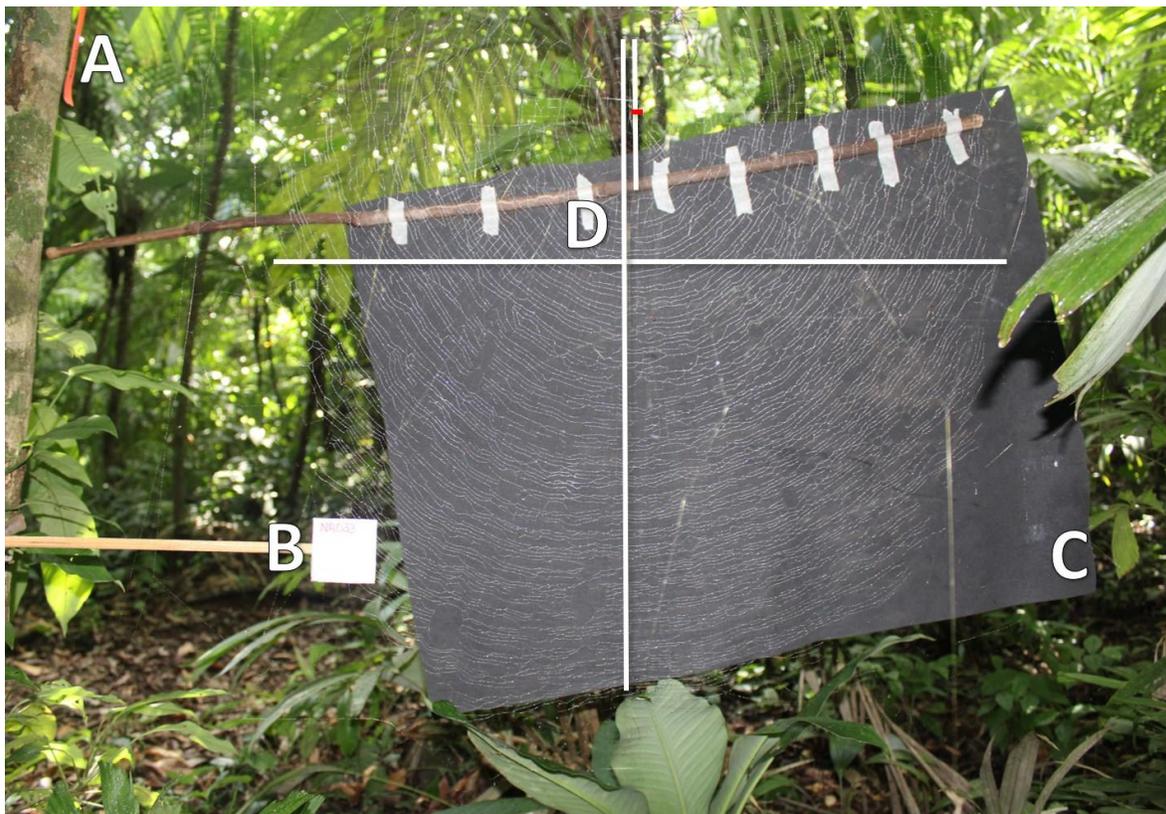
Las variables de tamaño fueron medidas con el programa de análisis fotográfico *ImageJ* y fueron de dos tipos: 1) Ancho de prosoma (carapacho): además de ser una medida que varía muy poco con respecto a otros factores como el estado reproductivo de la araña, se ha demostrado que esta medida tiene una correlación positiva significativa con respecto al tamaño del área de captura de la telaraña para otras especies de arañas (Heiling y Herberstein, 1998). 2) Longitud de la pata I: Es una medida de componentes duros del cuerpo que proveen aproximaciones más reales sobre el tamaño y estado del individuo (Ripp *et al.*, 2018; González-Tokman y Martínez-Garza, 2015; Heiling y Herberstein, 1998; Jakob *et al.*, 1996) (Figura 7). Debido a que el ángulo de reposo de la pata de los individuos al momento de tomar la fotografía podía variar en gran medida, se decidió segmentarla en tres y sumar las longitudes, siempre tomando la fotografía por la parte dorsal como en el esquema mostrado a continuación (Figura 7). El primer segmento se midió de la coxa hasta la patela, el segundo solo la tibia, mientras que el tercero incluía el metatarso y el tarso.



**Figura 7.** Forma utilizada para medir el ancho de prosoma y largo total de la pata I (coxa-tarso) para las arañas en el estudio. A) Ancho de prosoma, y B) largo de la pata medido por artejo que al final se sumaron. Figura tomada y modificada de Rieser, (2007).

## 7.4 Telaraña

Una vez tomada la foto de la araña, se procedió a rociar la telaraña con agua para después fotografiarla en fondo negro con una escala al lado. Se tuvo cuidado de que la foto abarcara toda la telaraña y para resaltar aún más la telaraña se hizo uso del flash (Figura 8).



**Figura 8.** Ejemplo de toma de imagen para el análisis fotográfico de la telaraña. A) Marcaje con registro numérico de la araña y telaraña. B) Escala milimétrica usada de 50x50 mm. C) Fondo negro usado para resaltar telaraña. D) Líneas aproximadas usadas para ilustrar longitudes medidas (ver figura 9).

Se midieron diferentes variables con el fin de obtener el área de captura, y el ancho de malla (mesh width) siguiendo la caracterización y fórmulas de Blackledge *et al.*, (2011).

Para calcular el área de captura se siguió la siguiente fórmula

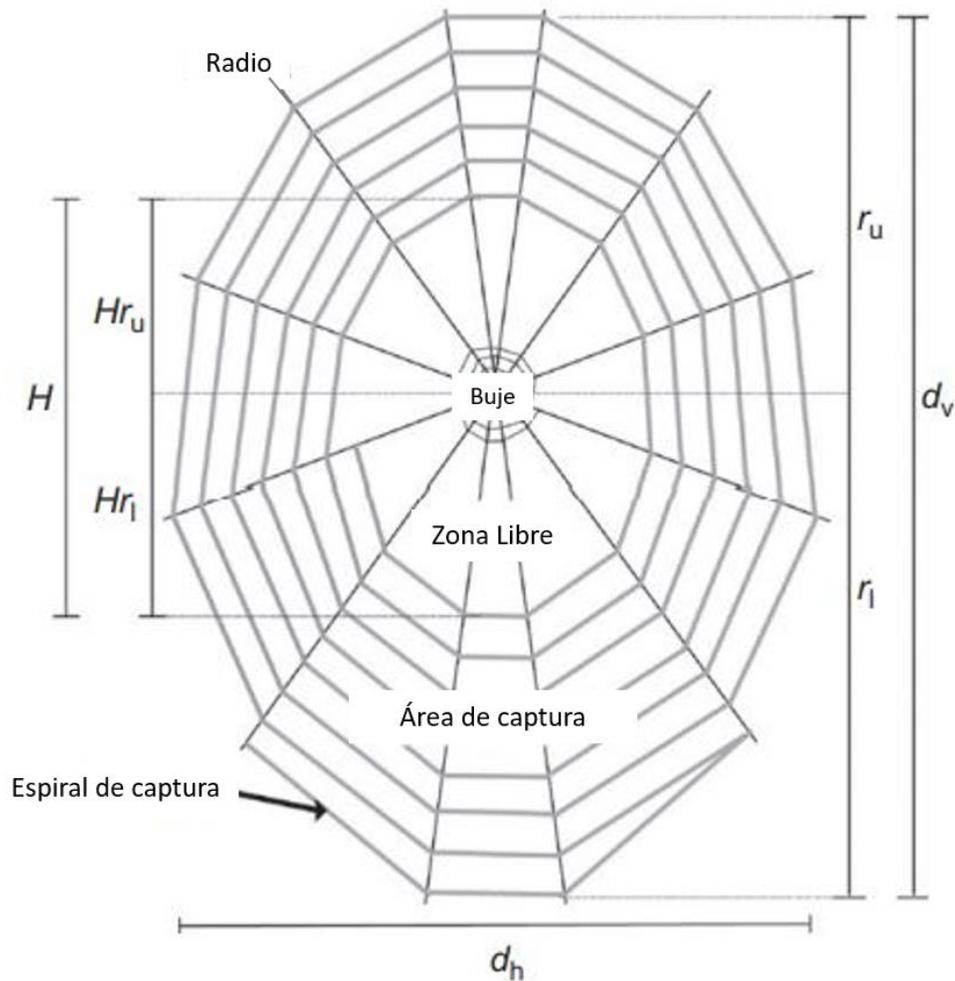
$$\text{Área de captura} = \left(\frac{d_v}{2}\right)\left(\frac{d_h}{2}\right)\pi - \left(\frac{H}{2}\right)^2 \pi,$$

Donde  $d_v$  es el diámetro vertical,  $d_h$  es el diámetro horizontal y  $H$  es el diámetro del “buje” (Hub) o centro de posición de la araña.

Para obtener el ancho de malla, que refleja la cantidad de seda que se invierte, se aplicó la fórmula siguiente

$$\text{Ancho de malla} = \frac{1}{2} \left( \frac{r_u - Hr_u}{S_u - 1} + \frac{r_l - Hr_l}{S_l - 1} \right),$$

Donde  $r_u$  es el largo del radio superior,  $Hr_u$  es la distancia entre el buje y la primera espiral interna (Figura 9),  $S_u$  es el número de hileras de captura en la mitad superior de la telaraña,  $r_l$  es el largo del radio inferior y por último  $S_l$  es el número de hileras en la mitad inferior de la telaraña.



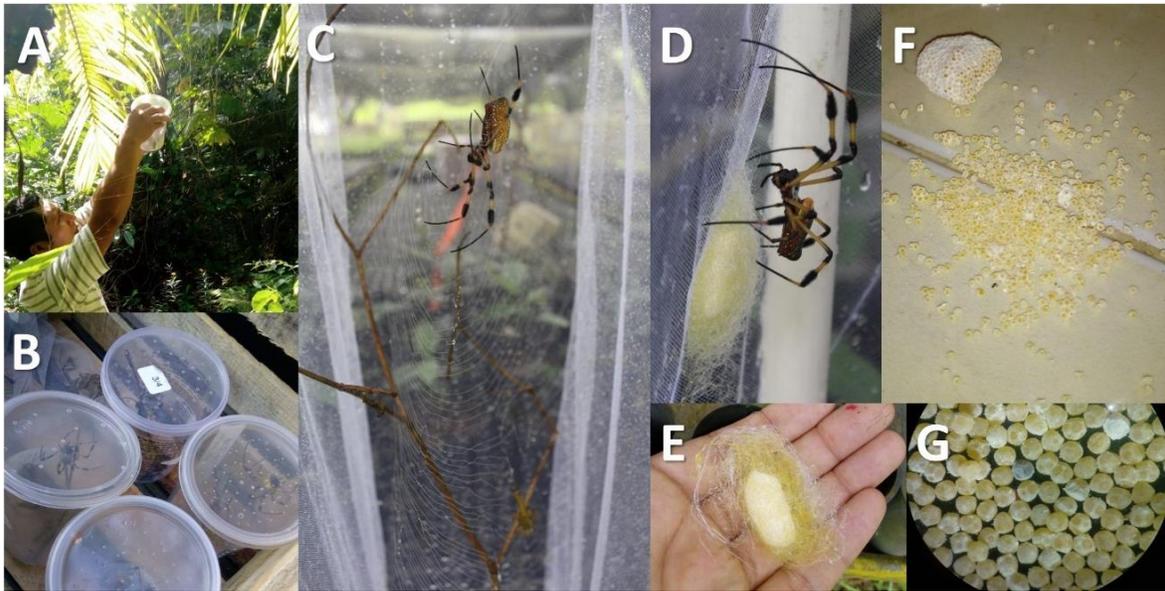
**Figura 9.** Estructura y caracterización de telarañas tomada y modificada de Blackledge *et al.* (2011). En la figura,  $d_v$  es el diámetro vertical,  $d_h$ : diámetro horizontal,  $H$ : diámetro del buje,  $r_u$ : largo del radio superior,  $Hr_u$ : distancia entre el buje y la primera espiral interna,  $S_u$ : número de hileras de captura en la mitad superior de la telaraña,  $r_l$ : largo del radio inferior y por último  $S_l$  es el número de hileras en la mitad inferior de la telaraña.

## 7.5 Éxito reproductivo

Las hembras grávidas de este muestreo fueron reconocidas por extensión abdominal e inversión reducida en la elaboración de sus telarañas (Higgins, 1990; 1992a). El éxito reproductivo se midió determinando el peso de la hembra antes de la puesta del ovisaco, la colecta del mismo, su peso, y el conteo de los huevos (Figura 10). Para esto se capturaron las hembras grávidas (Higgins, 1990) y se mantuvieron en condiciones de cautiverio dentro de cajas hechas de tubos PVC con medidas de 70 x 15 x 30 cm o “huacales” forrados con tela que fueron colocados en el invernadero de la Estación Biológica Los Tuxtlas, UNAM.

Una vez capturadas e instaladas se les alimentaba con presas recolectadas en la misma región hasta el momento de puesta. Las presas fueron capturadas con una red de mariposas, y en su mayoría fueron recolectadas de ambientes de cercas vivas o en las cercanías de la Estación Biológica, espacios que permitían la manipulación de la red. Las presas que se les proporcionaban de esta manera incluían mariposas, grillos, polillas entre otros, en estado de libertad se observaron algunas presas distintas como mosquitos, hemipteros e incluso avispas, pero estas no resultaban viables para capturar, manipular y ofrecer como alimento.

El mismo día de captura y tras haber puesto el ovisaco las hembras fueron pesadas con una balanza (OHAUS Pioneer). Después de tomar este último peso fueron liberadas en la telaraña de la cual fueron colectadas. Cuatro días después de haber sido puestos, los sacos fueron pesados y posteriormente abiertos para pesar y contar el total de huevos y diferenciar los viables e inviables. Sólo se tomaron como viables, los de coloración amarilla, y los que presentaron coloración gris o negra se asumieron muertos o inviables, de acuerdo con Higgins (1992) (Figura 10 G).



**Figura 10.** Proceso de captura de hembras grávidas y obtención de ovisacos. A-B) hembras grávidas capturadas en botes de plásticos con suficiente ventilación y llevadas a la Estación Biológica Los Tuxtles, UNAM. C-E) Posteriormente fueron puestas en las cajas elaboradas hasta la puesta del ovisaco y F-G) cuatro días después se contaron y pesaron los huevos viables e inviables.

## 7.6 Análisis de datos

Al ser variables biológicas se supone su normalidad, aunque esto se probó mediante la prueba de normalidad Shapiro-Wilk para todas las variables utilizadas en este trabajo, resultando en la transformación logarítmica de la única variable que no se ajustaba a una distribución de campana que fue la abundancia ponderada de presas. Esta variable hace referencia al total de presas contadas por araña observada y ponderado entre el total de observaciones por individuo.

Con el fin de poner a prueba y conocer si las categorías ambientales selva, borde y cerca se distinguían claramente o se parecían en alguna medida en cuanto a temperatura, humedad y luz, se realizó un análisis discriminante múltiple excluyendo aquellos datos tomados en la mañana ya que en las mañanas era frecuente la presencia de lluvia, haciendo difícil el uso y cuidado del equipo, por lo cual se consiguieron menos mediciones. En total se tomaron en cuenta 181 puntos y aunado al análisis discriminante múltiple se corrió el análisis de la varianza (ANOVA) por cada factor ambiental y pruebas Tukey para ver las agrupaciones posibles que podía haber de acuerdo a cada variable.

Con los datos de registro y las observaciones posteriores que se hicieron para el conteo de presas se pudo determinar la presencia y ausencia de *T. clavipes* a lo largo de los días y hacer una curva de supervivencia (Kaplan – Meier) por ambientes, seguido de una prueba Log-Rank (Peto y Peto, 1972) para probar diferencias.

Para su estudio comparativo, las mediciones que se tomaron de las arañas se agruparon según la información biológica que aportaban, resultando en cinco grupos 1) Medidas de telaraña; área de captura y ancho de malla, 2) Medidas de tamaño corporal de hembras; largo total de la pata I y ancho de prosoma, 3) Medidas de tamaño corporal de machos; largo total de la pata I del macho y ancho de prosoma del macho, 4) Medidas de éxito reproductivo; peso inicial de la araña y peso de huevos; finalmente, 5) Abundancia de presas (Logaritmo del total ponderado de presas). Las fotos a partir de las cuales se tomaron las mediciones de cuerpo y telaraña con el programa *Image J* fueron seleccionadas y filtradas con el fin de utilizar imágenes de calidad y ángulo correcto, por lo tanto, las fotos donde no se apreciara claramente el individuo o la telaraña no fueron incluidas en los análisis. Es por esta razón y otras de naturaleza intrínseca de las variables (como el número de ovisacos obtenidos en el estudio), el tamaño muestral fue distinto entre ambientes (ver tabla 3).

Con estas agrupaciones se realizaron cuatro análisis multivariantes de la varianza (MANOVA), uno por grupo (señaladas antes), a excepción de la abundancia de presas por ser solo una variable. El primer MANOVA analiza si existen diferencias en las dimensiones de la telaraña entre ambientes, el segundo y tercero para comparar los tamaños tanto de hembras como machos respectivamente, y por último el cuarto fue destinado para las variables indicativas del éxito reproductivo. En el caso del éxito reproductivo se realizaron los mismos análisis, pero sólo incluye a las arañas que además de haber sido fotografiadas y medidas, lograron poner su ovisaco exitosamente, resultando en un tamaño muestral mucho más pequeño.

Una vez analizadas las variables por grupo, se ejecutaron ANOVAs y pruebas de Tukey HSD (Honesty Significant Difference) para cada variable, incluyendo la abundancia de presas, para determinar cuáles eran las que diferían entre ambientes y sus agrupaciones. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con un  $\alpha$  de 0.05 predeterminado por el programa *JMP 10.0.0* (SAS Institute, 1989).

Por último, se llevaron a cabo análisis de regresión con el objetivo de conocer si existe relación entre las variables y la dirección de ésta, además se complementó haciendo el análisis de correlación Pairwise que nos indican la magnitud de la relación lineal entre las variables.

#### **7.6.1 Análisis Discriminante Múltiple (MDA)**

El análisis discriminante múltiple se utiliza cuando hay más de dos variables dependientes nominales, en este estudio son las clasificaciones ambientales supuestas (selva, borde y cerca), y además se tienen variables independientes métricas (luz, temperatura y humedad) con las cuales se pretende entender

las diferencias grupales y predecir la probabilidad de encontrar una entidad en cierto grupo. Este es el método estadístico apropiado para probar la hipótesis de que las medias grupales de un conjunto de variables independientes para dos o más grupos son iguales. Para esto, el análisis discriminante involucra una combinación lineal de dos o más variables independientes que discriminarán entre grupos definidos *a priori*. Se obtiene la media grupal llamada centroide que indican el lugar más típico para encontrar una entidad en un grupo en particular y la comparación entre los centroides grupales muestra que tan separados están los grupos o categorías a lo largo de las dimensiones usadas (Hair *et al.*, 1998).

Para realizar esta prueba deben cumplirse ciertos supuestos:

- Normalidad multivariante para las variables independientes.
- Ausencia de multicolinealidad, es decir independencia entre variables.
- Homocedasticidad o igualdad de matrices de covarianzas en los grupos.
- Elevado tamaño muestral recomendado.

En cuanto a la igualdad de matrices de covarianzas, ésta suele relacionarse con el supuesto de normalidad ya que cuando el supuesto de normalidad multivariante se satisface, las relaciones entre las variables son homocedásticas según Tabachnick y Fidell, (1989). Además, la desigualdad en las matrices ocurre cuando algunas variables son asimétricas y otras no, y en las variables independientes las respuestas se concentran en un número limitado de valores, para esto último se recomienda que se tenga un mayor número de observaciones que el de las clasificaciones propuestas (Cea, 2016; Hair *et al.*, 1998).

### **7.6.2 Curva de supervivencia (“Kaplan – Meier”)**

La prueba de Kaplan-Meier (Kaplan y Meier, 1958) es un tipo de análisis estadístico no paramétrico que tiene en cuenta datos censados a lo largo del tiempo para que un evento ocurra. Con evento se refiere a la muerte, desaparición, incidencia de enfermedad, recuperación etc. Los datos censados hacen referencia al hecho de no tener el tiempo exacto de supervivencia o lapso hasta que el evento de interés suceda y puede darse generalmente por tres razones; 1) el individuo no experimenta el evento antes de que concluya el estudio, 2) al individuo se le pierde seguimiento, 3) el individuo sale del estudio por causa de muerte (cuando la muerte no es el evento de interés). Se obtiene una función de supervivencia que da la probabilidad de que un individuo sobreviva en un tiempo especificado, sin embargo, en la práctica se obtiene una curva de supervivencia estimada que son funciones escalonadas en lugar de curvas suaves (Bewick *et al.*, 2004; Kleinbaum y Klein, 2005).

Cuando se quieren comparar estas curvas de supervivencia Kaplan-Meier (KM) se puede realizar la prueba Log-Rank (Peto y Peto, 1972) para probar diferencias. Esta prueba es una Chi-cuadrada de muestra amplia que compara las curvas KM en general y su hipótesis nula supone que el riesgo es el mismo en todos los tratamientos. En el caso de este estudio se usó para comparar la “desaparición” de las arañas monitoreadas dependiendo del ambiente, suponiendo que la desaparición era dada por condiciones insuficientes o inadecuadas para mantenerlas o que murieron en el transcurso del estudio dependiendo del ambiente.

### **7.6.3 ANOVA, MANOVA y Tukey HSD**

El análisis de varianza o ANOVA es una técnica estadística usada para determinar si las muestras de dos o más grupos categóricos provienen de poblaciones con medias iguales. Este análisis emplea una medida dependiente mientras que el análisis multivariante de varianza o MANOVA compara muestras utilizando dos o más variables dependientes. Como sus nombres los describen los análisis se basan en comparar dos estimados independientes de la varianza para la variable dependiente (numérica) a comparar, uno refleja la variabilidad general de las variables respuesta dentro de los grupos y otra representa las diferencias entre grupos atribuibles al efecto del tratamiento. La diferencia principal entre ambos análisis radica en el número de variables que se comparan ya que en el MANOVA se comparan 2 o más variables en forma de vectores, mientras que el ANOVA compara cada una de las variables. Se puede decir que la hipótesis nula para un ANOVA es probar la equidad de las medias de las variables dependientes a través de los grupos. Por otro lado, en un MANOVA la hipótesis nula probada es la equidad de los vectores de las medias en múltiples variables dependientes a través de los grupos (Hair *et al.*, 1998).

Para realizar estos análisis se tienen que cumplir los siguientes supuestos:

- Las observaciones deben ser independientes.
- Homogeneidad de varianzas.
- Distribución normal en las variables.

La prueba de Tukey (HSD) permite conocer dónde radican las diferencias entre las categorías cuando hay más de dos. Se basa en la construcción de intervalos de confianza de las diferencias por pares. Usa la “Diferencia Significativa Honesta” (Honesty Significant Difference), una cifra que representa la distancia entre grupos para comparar cada media con las demás (Abdi y Williams, 2010).

La otra prueba que se realiza, en este caso posterior al MANOVA, es Wilk's Lambda que indica como contribuye al modelo cada nivel de variable independiente, es decir, Wilk's Lambda evalúa si las diferencias encontradas entre categorías en realidad son debidas al modelo de las categorías propuestas y no por otras causas. Al resultado estadístico de este análisis se le hace una prueba  $F$  y aquellos resultados mayores al valor crítico se les considera que van acorde con el modelo (Hair *et al.*, 1998; Glen, 2015).

#### **7.6.4 Correlaciones**

Los análisis de correlación, describen la fuerza de relación entre dos variables y permite saber si las variables cambian en forma asociada, representándolo con su coeficiente de correlación ( $r$ ) donde:

- Si  $r = -1$  existe una perfecta relación linear negativa entre  $x$  y  $y$
- Si  $r = 1$  existe una perfecta relación linear positiva entre  $x$  y  $y$
- Si  $r = 0$  no existe una relación linear entre  $x$  y  $y$

Sin embargo, para analizar los datos por medio de estas pruebas se deben cumplir con los mismos supuestos mencionados para los análisis de ANOVA y MANOVA (Hair *et al.*, 1998).

## **8.0 RESULTADOS**

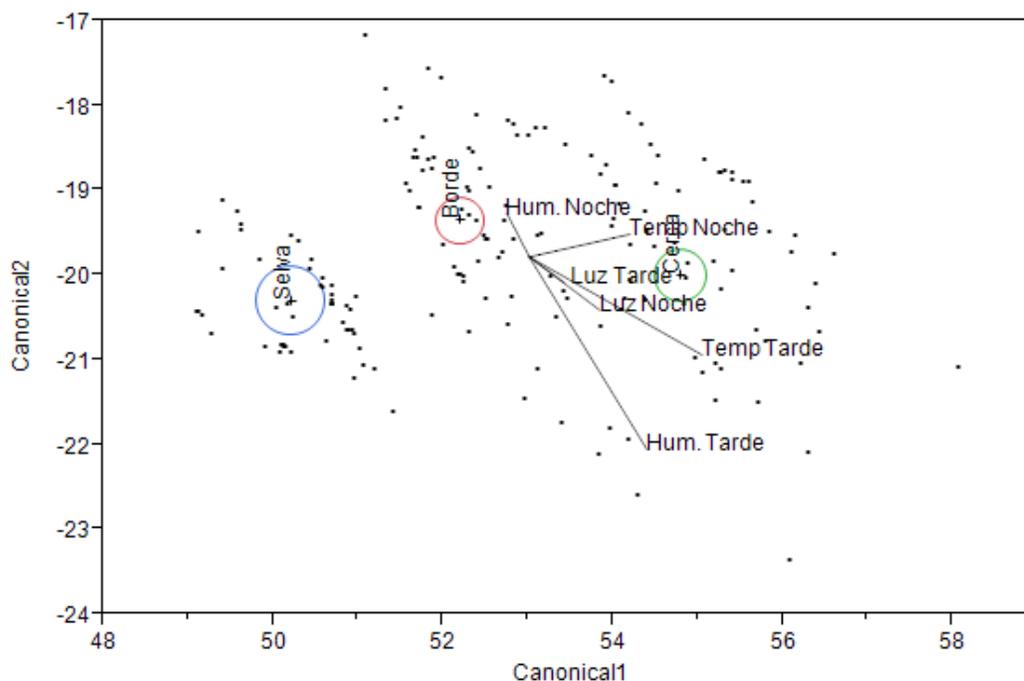
### **8.1 Caracterización ambiental**

#### **8.1.1 Análisis discriminante para categorías ambientales**

De los 181 puntos a los que se les midió la temperatura, humedad y luz, 37 fueron de sitios supuestos como ambiente de selva, 78 como borde y 66 como cerca. A partir de estos datos se obtuvieron 29 desclasificaciones, es decir que 29 puntos medidos corresponden a clasificaciones distintas a las que se supuso en un principio, y en conjunto consistieron en el 16.02 % del total de mediciones (Figura 11).

En la figura 11 podemos ver claramente una diferencia entre el ambiente de selva y los demás. Entre borde y cerca el análisis no los diferencia con gran claridad al haber traslape en los valores de las variables. Sin embargo, en los resultados estadísticos de la prueba, aparecen diferencias

significativas con un resultado de la prueba Log-Rank  $P= 0.0107$ , que además se puede notar gráficamente por el tamaño y distancia de los centroides.



**Figura 11.** Análisis discriminante de variables canónicas donde se muestra la separación en la clasificación de ambientes. Círculo azul representa el centroide asociado al ambiente de selva, el círculo rojo a borde y el verde a cerca.

Al ver los valores de la media y los resultados del análisis ANOVA, ésta diferencia es mejor observada (Tabla 1). Por ejemplo, para la temperatura y luz en la tarde la selva tiene el valor más bajo con 26.5 °C y 689.50 lx respectivamente, mientras que borde tiene 28.68°C y 5076.96 lx y por último cerca 29.70 °C y 13123.61lx. Con esos datos vemos que la temperatura y luz aumentan en los sitios de cerca, mientras que lo contrario pasa con la humedad. La humedad en selva es mayor que en los otros ambientes con 87.96%, mientras que borde tuvo 76.36% y por último cerca con la menor humedad siendo de 74.52%, tendencias que se mantienen en las medidas tomadas durante la noche.

Los resultados del ANOVA para todos los factores ambientales medidos aparecen como significativos pero agrupados en diferentes categorías según la prueba de Tukey (Tabla 1), sin embargo, se puede decir que el factor que se diferencia claramente a través de los ambientes es la temperatura. En el caso del ambiente borde, éste es agrupado con el ambiente de cerca en cuanto a

humedad, pero para el factor luz es agrupado con selva, aunque en esta comparativa se debe tomar en cuenta los valores de las desviaciones estándar, los cuales se ven demasiado elevados por las medias tan altas que se obtienen para el ambiente cerca indicando la gran diferencia de luz disponible en este ambiente.

**Tabla 1.** Análisis de la varianza para cada factor ambiental y tiempo del día en el que fue medido (Promedio  $\pm$  Desviación estándar). Las letras (A, B y C) indican las categorías estadísticamente determinadas por la prueba Tukey HSD ( $P < 0.05$ ).

	Selva	Borde	Cerca	Suma de cuadrados	Valor F	Valor P
<b>Temperatura (°C)</b>						
Tarde	26.50 ( $\pm 0.21$ ) C	28.68 ( $\pm 0.15$ ) B	29.70 ( $\pm 0.17$ ) A	319.6191	71.5776	<.0001*
Noche	25.86 ( $\pm 0.18$ ) C	27.24 ( $\pm 0.12$ ) B	28.39 ( $\pm 0.13$ ) A	154.2424	74.4229	<.0001*
<b>Humedad (%)</b>						
Tarde	87.96 ( $\pm 0.94$ ) A	76.36 ( $\pm 0.67$ ) B	74.52 ( $\pm 0.73$ ) B	6193.1482	70.7993	<.0001*
Noche	90.16 ( $\pm 0.81$ ) A	85.31 ( $\pm 0.56$ ) B	81.26 ( $\pm 0.60$ ) C	1912.0789	39.61	<.0001*
<b>Luz (lx)</b>						
Tarde	689.50 ( $\pm 2051.04$ ) B	5076.96 ( $\pm 1465.03$ ) B	13123.61 ( $\pm 1611.45$ ) A	5390637018	12.8142	<.0001*
Noche	53.54 ( $\pm 55.58$ ) B	164.81 ( $\pm 38.28$ ) B	643.20 ( $\pm 41.62$ ) A	11397528	49.8573	<.0001*

### 8.1.2 Evaluación de la estructura ambiental por medio del sistema de puntaje de Coops y Catling.

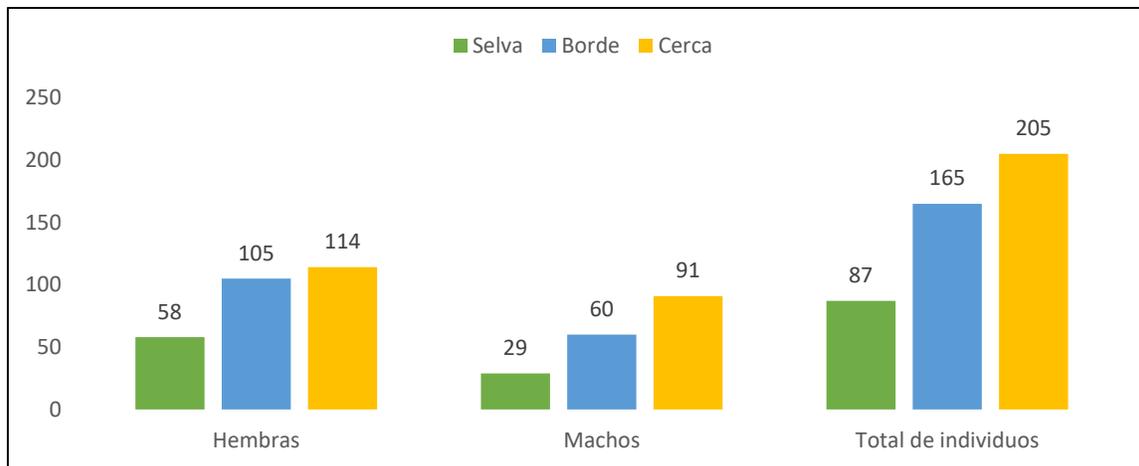
De acuerdo a Coops y Catling; (1997), un puntaje de 5 o menor se puede interpretar como baja complejidad mientras que uno igual o mayor a 10 podría considerarse como alta complejidad. En los resultados obtenidos, el promedio para cerca es de  $5.75 \pm 2.11$  (desviación estándar), para borde fue  $8.75 \pm 1.81$  y por último para selva  $11.18 \pm 1.37$ . Con esto se puede decir que el puntaje de cerca se encuentra solo por décimas arriba del puntaje que se consideraría de baja complejidad, el puntaje para borde caería en la categoría intermedia, y el puntaje de selva al sobrepasar los 10 puntos se registra claramente como el de mayor complejidad al compararlo con los demás.

### 8.2 Abundancia de arañas y conteo de presas

En total se hizo un conteo de 457 arañas, de las cuales 87 corresponden a selva, 165 a borde y 205 a cerca (Figura 12), recordando que por ambiente se recorrió una hectárea y en este conteo se tomaron en cuenta incluso las encontradas en el dosel, sin posibilidad de tomar fotografías para medirlas,

debido a esto las arañas consideradas para los otros análisis cambian en cantidad. Estandarizado por metros cuadrados para tener una mejor idea, se puede decir que en selva por cada 100 m<sup>2</sup> recorridos se encontraban 0.87 arañas, en borde 1.65 y en cerca 2.05.

En la figura 12 se representa gráficamente la abundancia de arañas tanto por ambiente como por sexo y total y vemos que para todos los casos el número de individuos siempre es mayor en cerca y menor en selva.



**Figura 12.** Abundancias de individuos de *T. clavipes* dividido por ambiente, sexo y total.

En cuanto al conteo de presas, éste se reporta en la siguiente tabla (2), haciendo notar que la N reportada en la tabla 3 corresponde al número de individuos de *T. clavipes* que fueron observados por ambiente a la hora de cazar y/o alimentarse, por eso es mejor comparar los promedios directos de presas por ambiente que se reportan aquí. El promedio reportado es aquel que resulta de la suma total de presas observadas por araña a lo largo de tres días de observación entre el número de arañas de cada categoría ambiental. Tanto con los promedios como con las sumas se hace evidente que la cantidad de presas en cerca es superior casi por el doble a la captura en los demás ambientes.

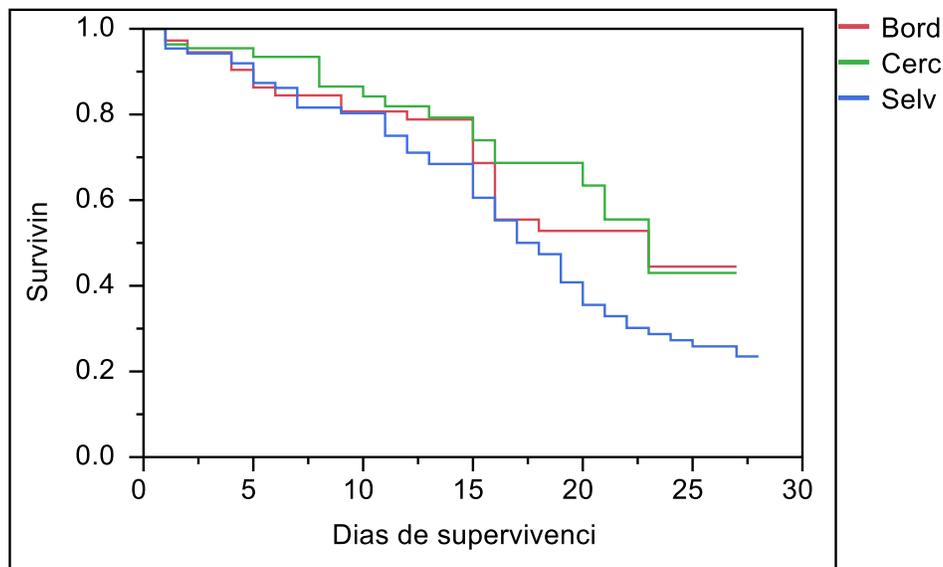
Cabe mencionar que a pesar de no haberse identificado o clasificado las presas debido al grado de descomposición en la que normalmente se hallaban, se pudo apreciar que era más difícil de encontrar insectos voladores fáciles de atrapar. De las presas que fueron observadas en estos sitios cabe destacar el caso de algunas avispas y hemípteros. Por otro lado, en las cercas vivas era más común encontrar distintas especies de lepidópteros y ortópteros de los que se capturaron varios para las hembras bajo cuidado en los experimentos de éxito reproductivo.

**Tabla 2.** Promedios  $\pm$  desviación estándar de presas encontradas por araña y suma total de presas observadas por ambiente.

	Selva	Borde	Cerca
Promedios	1.31 $\pm$ 1.35	1.70 $\pm$ 1.50	3.21 $\pm$ 4.91
Suma total de presas	85	126	327

### 8.3 Análisis de supervivencia (estimación “Kaplan-Meier”)

En lo que corresponde a la supervivencia de las arañas, se graficó la tasa de supervivencia conforme pasaban los días. En la figura 13 se muestra que conforme pasan los días es menor la supervivencia en el ambiente de selva, mientras que en el ambiente borde y cerca el comportamiento es similar, y la tasa no baja tanto como para la selva. La prueba de Log-Rank resultó significativa para diferencia entre ambientes con un valor de  $P=0.0107$ .



**Figura 13.** Curvas de supervivencia para cada tipo ambiental. En azul selva, en rojo borde y en verde cerca. Prueba de Log-Rank ( $P=0.0107$ ).

### 8.4 Comparaciones entre ambientes

#### 8.4.1 Resumen de variables

En la tabla 3 se muestran todas las variables usadas en este estudio, así como sus tamaños muestrales por ambiente y totales, el promedio general, su desviación estándar y los valores mínimos y máximos obtenidos. Esta estadística descriptiva considera todos los datos obtenidos por variable, sin diferenciar

por categoría ambiental. Con esta primera aproximación a los datos se hace evidente que el Área de Captura es una de las medidas que más varía, opuesto a lo que pasa con el Ancho de malla.

**Tabla 3.** Estadística descriptiva de las variables consideradas a lo largo de los ambientes con el tamaño muestral por ambiente y total, promedio total general, desviación estándar, así como los datos mínimos y máximos.

Variable	N			N total	Promedio	D. Estándar	Min	Max
	Selva	Borde	Cerca					
<i>Medidas de telaraña</i>								
Área de captura (cm <sup>2</sup> )	62	60	60	182	1664.318	859.191	67.679	4053.95
Ancho de malla (cm)	62	60	60	182	0.195	0.078	0.022	0.548
<i>Medidas de tamaño corporal de hembras</i>								
Ancho de prosoma (mm)	85	82	105	272	6.529	1.423	1.332	9.908
Largo total de pata I (tarso-coxa) (mm)	85	82	105	272	46.436	9.487	7.506	66.952
<i>Medidas de tamaño corporal de machos</i>								
M. Ancho de prosoma (mm)	36	43	64	143	2.17	0.455	0.926	3.283
M. Largo total de pata I (tarso-coxa) (mm)	36	43	64	143	19.342	4.87	5.308	33.285
<i>Medidas de éxito reproductivo</i>								
Peso inicial de araña (g)	14	19	25	58	2.652	0.613	1.199	4.65
Peso de huevos (g)	15	18	27	60	1.086	0.315	0.463	2.176
<i>Abundancia de presa atrapada</i>								
Log del total ponderado de presas	45	53	74	172	-1.334	0.727	-2.485	0.882

#### 8.4.2 Comparación de telaraña entre ambientes

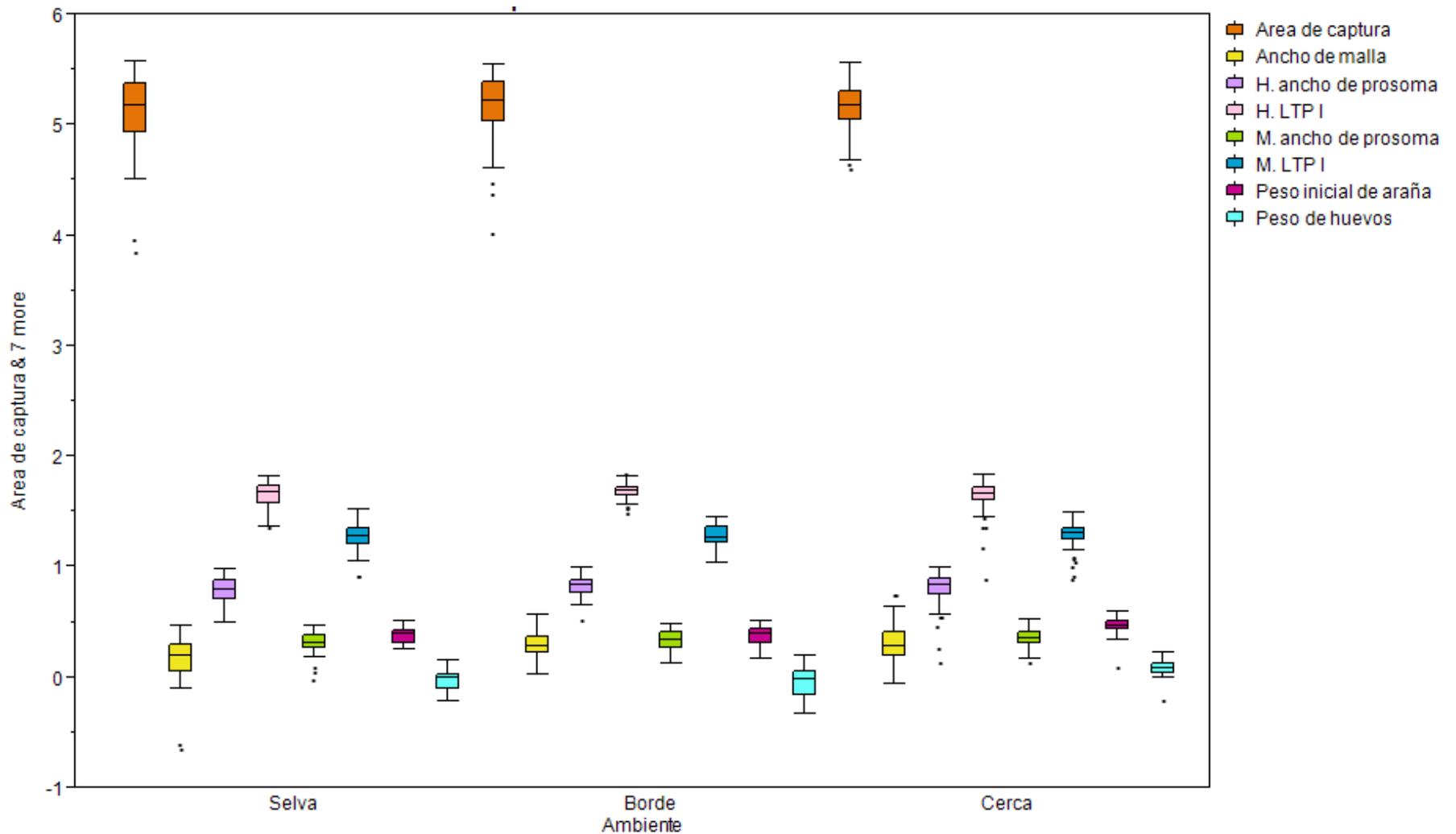
Se realizaron MANOVAS utilizando la variable categórica “ambiente” y las variables continuas ya antes resumidas por agrupaciones. De estos cuatro MANOVAS (Tabla 4 y Figura 14) y ANOVAS de cada variable (Tabla 5) se presentan los resultados y más adelante discusión por rubros; 1) Medidas de telaraña, 2) Medidas de tamaño corporal de hembras, 3) Medidas de tamaño corporal de machos; 4) Medidas de éxito reproductivo y 5) Abundancia de presas.

En el rubro de “Medidas de telaraña” se tomó en cuenta una N poblacional de 182 telarañas (Tabla 3) a partir de un total de 272 individuos hembra fotografiados ya que se utilizaron sólo las imágenes con mejor calidad de imagen y ángulo para no afectar las proporciones medidas.

**Tabla 4.** Pruebas MANOVA para medidas de telaraña, medidas de tamaño corporal de hembras, medidas de tamaño corporal de machos, y medidas de éxito reproductivo entre ambientes considerando la N total de cada variable.

Prueba	Valor	Aprox. F	G.L. Parámetros	Grados de libertad	Valor p
<i>Medidas de telaraña</i>					
F Test	8.2572944	734.8992	2	178	<.0001*
Wilks' Lambda	0.8937723	5.1405	4	356	0.0005*
<i>Medidas de tamaño corporal de hembras</i>					
F Test	25.54531	3423.0715	2	268	<.0001*
Wilks' Lambda	0.9346791	4.6033	4	536	0.0012*
<i>Medidas de tamaño corporal de machos</i>					
F Test	22.500912	1563.8134	2	139	<.0001*
Wilks' Lambda	0.9628672	1.3274	4	278	0.2599
<i>Medidas de éxito reproductivo</i>					
F Test	22.327944	580.5266	2	52	<.0001*
Wilks' Lambda	0.711946	4.8141	4	104	0.0013*

El resultado del análisis MANOVA indica que hay diferencias significativas para telaraña entre los grupos ambientales con un valor *F* significativo menor al 0.0001 y un valor de Wilks' Lambda de 0.89 con un valor *p* asociado de 0.0005, sin embargo, posteriores pruebas ANOVA nos detallan que no existen diferencias significativas entre ambientes para la variable de área de captura, pero sí para el ancho de malla (Tabla 5). Mientras que las medias del área de captura oscilan entre los 67.68 y



**Figura 14.** Representación del análisis MANOVA en graficas de caja con escala logarítmica para ser visibles en el gráfico. Las cajas representan los cuartiles 25% -75% y la mediana es mostrada con una línea horizontal mientras que los valores máximos y mínimos son mostrados por las líneas horizontales. Abreviaciones: H, hembra; M, macho; LTP I, Largo total de pata I.

4053.95 centímetros cuadrados sin aparente diferencia entre ambientes, el ancho de malla logra diferenciarse entre dos grupos donde cerca y borde quedan juntos y selva separada con medias de 0.22 cm, 0.21 cm y 0.16 cm, respectivamente (Tabla 5). En la figura correspondiente al MANOVA (Figura 14), la caja correspondiente a ancho de malla parece verse como la que e diferencia más. En estas medidas debe tomarse en cuenta que se modificaron las escalas a logarítmicas para que estuvieran en los mismos términos.

### **8.4.3 Comparación de tamaño corporal entre ambientes**

#### ***Hembras***

Los resultados del MANOVA para hembras (Tabla 4) fue muy similar a los obtenidos en el MANOVA de la telaraña, para las hembras el valor de *F-test* ( $P = <0.0001$ ) y el valor de Wilks' Lambda (0.93;  $P = 0.0012$ ) son significativos. Además, los ANOVAs confirman que las dos variables de tamaño corporal, Ancho de prosoma, y Largo total de la pata I difieren por ambiente y en ambos casos al ambiente borde se agrupa como distinto (Tabla 5). El ancho de prosoma parece tener como intermedio al ambiente de cerca viva con un promedio de 6.6 mm, por otro lado, para el largo de la pata I, el ambiente que la prueba de Tukey señala como intermedio corresponde a la selva (Tabla 5).

#### ***Machos***

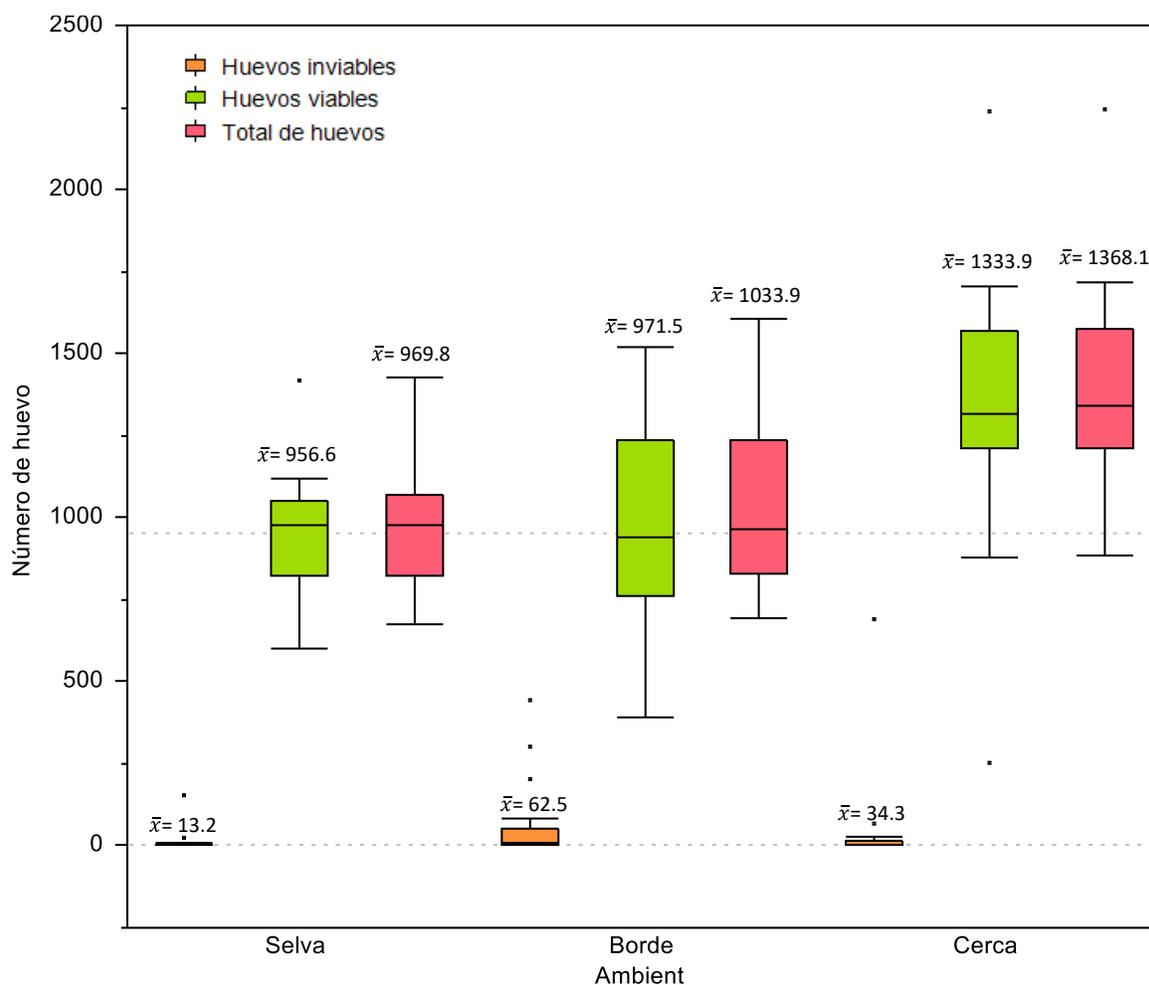
Para los machos, aunque el análisis MANOVA arroja diferencias significativas (Tabla 4 y Figura 14), el valor Wilk's Lambda es de 0.96 con una probabilidad de 0.2599, resultando no ser significativo. El que los resultados de la prueba Wilk's sea alto indica que la variabilidad no se explica adecuadamente por el modelo propuesto que es conforme a los diferentes de ambientes, por lo tanto, las pruebas ANOVA que se exploraron ya no fueron incluidas en la tabla 5 ya que llegan al mismo resultado; es decir, la variabilidad en el tamaño corporal de los machos no responde al ambiente. Más adelante en la discusión se ofrecen posibles explicaciones del porqué para los machos el cambio de ambiente podría no ser de la causa principal que determina su tamaño.

### **8.4.4 Comparación de éxito reproductivo entre ambientes**

Para medir el éxito reproductivo se realizó una gráfica con los promedios del número de huevos total, número de huevos viables y huevos inviables (Figura 15). Aquí se aprecian las diferencias en el conteo, donde en el ambiente de cerca se encuentra el promedio más alto de huevos, seguido del ambiente de borde y por último el de selva. A pesar de esta tendencia, llama la atención que el

ambiente con mayor número de huevos inviables parece ser el borde con un promedio de 62.5 huevos, el doble o más que para los otros ambientes.

En el caso de esta variable la N total fue de 62 individuos, de los cuales se tomaron en cuenta para el análisis MANOVA 56 hembras; 13 de selva, 18 de borde y 25 de cerca. Los resultados fueron significativos tanto en la prueba *F* y en Wilk's Lambda (Tabla 4). Con el análisis ANOVA las dos variables tomadas en cuenta para el éxito reproductivo resultaron significativamente distintas entre ambientes y además agrupadas de la misma manera por la prueba de Tukey. Se puede decir con estos resultados que, en cuanto a éxito reproductivo, hay una clara diferencia entre los del ambiente de cerca viva y los demás, siendo éste el de más alto éxito, lo cual es visto también en el conteo de huevos (Tabla 5 y Figura 15).



**Figura 15.** Gráfico de caja para la distribución del número de huevos por ambiente con promedios. En naranja se aprecian los huevos inviables, en verde los viables y en rojo el total.

**Tabla 5.** Resumen de variables medidas en los distintos ambientes (Promedio  $\pm$  Desviación estándar) con los respectivos resultados del análisis ANOVA. Las letras (A y B) indican las categorías estadísticamente determinadas por la prueba Tukey HSD ( $P < 0.05$ ).

	Selva	Borde	Cerca	Suma de cuadrados	Valor F	Valor P
<i>Medidas de telaraña (N=182)</i>						
Área de captura (cm <sup>2</sup> )	1673.51 ( $\pm 109.69$ ) A	1683.80 ( $\pm 111.51$ ) A	1635.33 ( $\pm 111.51$ ) A	78437.34	0.0526	0.9488
Ancho de malla (cm)	0.16 ( $\pm 0.01$ ) B	0.21 ( $\pm 0.01$ ) A	0.22 ( $\pm 0.01$ ) A	0.103984	9.2591	0.0001*
<i>Medidas de tamaño corporal de hembras (N=272)</i>						
Ancho de prosoma (carapacho) (mm)	6.23 ( $\pm 0.15$ ) B	6.76 ( $\pm 0.16$ ) A	6.60 ( $\pm 0.14$ ) AB	12.599491	3.1611	0.044*
Largo total de pata I (tarso-coxa) (mm)	45.59 ( $\pm 1.02$ ) AB	48.71 ( $\pm 1.04$ ) A	45.34 ( $\pm 0.92$ ) B	609.62721	3.4482	0.0332*
<i>Medidas de éxito reproductivo (N=58)</i>						
Peso inicial de araña	2.42 ( $\pm 0.15$ ) B	2.43 ( $\pm 0.13$ ) B	2.97 ( $\pm 0.11$ ) A	4.2768917	7.115	0.0018*
Peso de huevos	0.95 ( $\pm 0.07$ ) B	0.92 ( $\pm 0.6$ ) B	1.26 ( $\pm 0.05$ ) A	1.6450114	11.2104	<.0001*
<i>Abundancia de presas (N=172)</i>						
Log del total ponderado de presas	-1.39 ( $\pm 0.11$ ) AB	-1.50 ( $\pm 0.10$ ) B	-1.18 ( $\pm 0.08$ ) A	3.445805	3.3414	0.0377*

#### **8.4.5 Comparación de abundancia de presas entre ambientes**

El ANOVA confirma las diferencias con una agrupación dada por la prueba de Tukey donde en cercas vivas hay mayores avistamientos de presas (A), seguido en un intermedio por el ambiente selva (AB) y por último el borde (B), donde hay menor cantidad de presas observadas (Tabla 5).

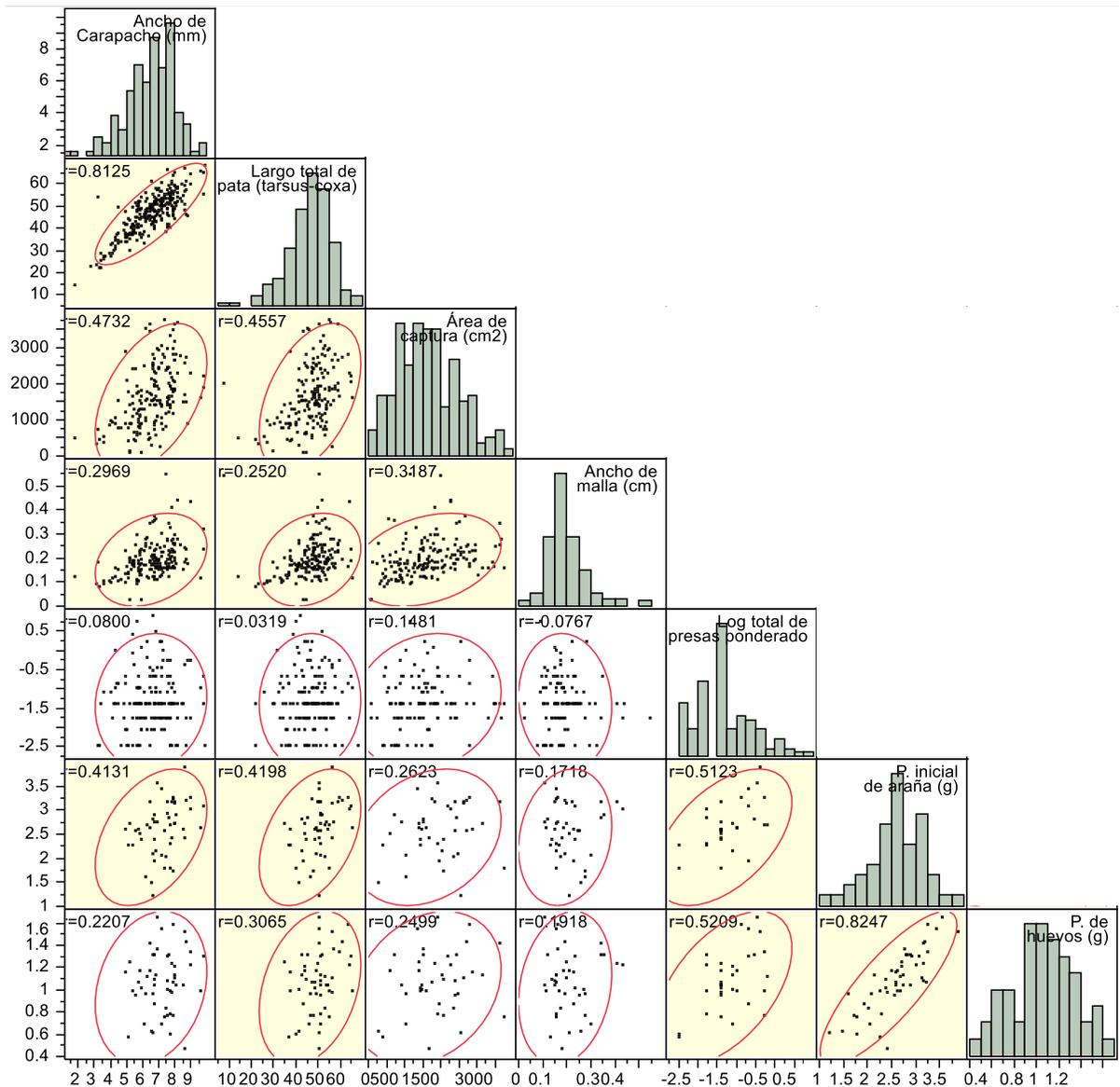
#### **8.5 Correlaciones**

Las variables que resultan relacionarse entre sí significativamente como respuesta al análisis de correlación (valores  $r$ ) están señaladas con fondo amarillo en la figura 16. De estas relaciones cabe destacar que los rubros de tamaño corporal de las hembras en ambas variables se correlacionan significativamente con las variables de tamaño de la telaraña (Por ejemplo: Ancho de Carapacho + Área de captura  $r= 0.4732$ ) (Figura 16). Podemos ver que el tamaño corporal también se relaciona con el éxito reproductivo, sobre todo el peso de la araña. Otra relación significativa de interés es la única que se establece con la abundancia de presas, que es el éxito reproductivo para ambas de sus variables (Ej. Log total de presas ponderado + P. inicial de araña:  $r= 5.123$ ). Curiosamente la relación directa entre la abundancia de presas y tamaño corporal o tamaño de telaraña no se ve reflejada en los resultados de este análisis. Además, parece no haber relación alguna entre el tamaño de la telaraña y el éxito reproductivo (Figura 16).

### **9.0 DISCUSIÓN**

#### **9.1 Ambiente**

La elección del lugar de establecimiento para arañas tejedoras se vuelve de suma importancia en ambientes heterogéneos donde el aporte energético y variables abióticas determinan el crecimiento, éxito reproductivo, y supervivencia del individuo (Vollrath, 1987). Con los resultados obtenidos de los análisis ambientales en este estudio se puede decir que hay diferencias tanto estructurales como de temperatura, humedad y luz, aunque éstas no se comporten de la misma manera a través de los ambientes. Tanto la temperatura como la luz siguen un patrón lineal de menor a mayor donde el ambiente selva es el que menos luz y menor temperatura tiene, contrario al ambiente de cerca viva (Tabla 1). Contrapuesto a esta dirección se encuentra la humedad, que es mayor en selva y menor en cerca, lo mismo que sucede con la complejidad estructural encontrada (Sección 8.1.2).



**Figura 16.** Correlaciones Pairwise de todas las variables, relaciones significativas están mostradas con fondo amarillo.

Como se había mencionado, se ha visto una tendencia general en arañas tejedoras que indica una mayor abundancia conforme aumenta la complejidad estructural al proveer soportes para la construcción de sus redes (Janetos, 1986). Sin embargo, si a los resultados antes mencionados añadimos la abundancia de individuos hallada y la supervivencia por ambiente (Figuras 8 y 9) podemos decir que los individuos de *T. clavipes* sobreviven y abundan más en ambientes de mayor temperatura, luz y menor humedad y complejidad estructural, lo cual indica una tendencia contraria a la encontrada por Janetos (1986) para esta especie.

Por otro lado, hay evidencias dadas por Herberstein y Fleisch (2003) de que la araña *Argiope keyserlingi* (Karsch, 1878) construye telarañas de mayor tamaño en condiciones de baja luz, sin embargo, en este estudio no se muestran diferencias significativas entre las áreas de captura de los distintos ambientes (Tabla 5), donde selva y borde se agrupan siendo los ambientes con menor cantidad de luz (Tabla 1). En cuanto a percepción de la telaraña, existe un estudio interesante realizado por Craig (1988) donde se analiza la visibilidad de la telaraña por parte de los insectos de acuerdo a 3 ambientes de luz y concluye que las propiedades de la seda de la telaraña se ajustan de acuerdo a la luz en el ambiente. Arañas nocturnas o habitantes de espacios con poca luz no son restringidas en el uso de sedas viscosas con propiedades reflectoras y pueden capturar presas que sólo son retenidas con sedas altamente pegajosas. Estas evidencias son interesantes dado que, en efecto, se logran apreciar distintas coloraciones y propiedades en las telarañas observadas durante el trabajo en campo (Figura 17), y al analizar los resultados en el ambiente selva, el ancho de malla, es decir la densidad de seda utilizada, se diferencia claramente al de los demás ambientes, sugiriendo un ajuste de recursos y cantidad usada que será discutida a más profundidad en el rubro de telaraña. Aunado a lo anterior hay que destacar los estudios que demuestran el aprovechamiento de las arañas sobre la mayor abundancia y actividad de insectos en presencia de luz (Heiling, 1999, Eisenbeis y Hänel, 2009, Lubin, 1978), resultado que logra verse cuando analizamos la luz en los ambientes de estudio (Tabla 1) y la abundancia de presas (Tabla 2 y 5) donde las cantidades de presas en cerca son mayores por mucho yendo de 85 presas totales en selva hasta 327 en cerca.

En cuanto temperatura, hay estudios que demuestran la importancia que tiene en el desarrollo de los huevos para *T. clavipes*. Higgins (2000) reporta que las bajas temperaturas al final de la época reproductiva resultan en la muerte temprana de la araña hembra antes de una oviposición exitosa. Otro estudio más reciente llevado a cabo por Rittschof (2012) indica que hembras expuestas a una temperatura de 16 °C que es el promedio registrado para finales de temporada reproductiva en esa localidad, no logran ovipositar y muestran señales de desarrollo lento para los huevos a comparación de las arañas con un tratamiento a mayor temperatura (24 °C). En el presente estudio las temperaturas se diferenciaron claramente por ambiente, registrando como promedio mínimo la temperatura en selva durante las horas de noche, siendo ésta de 25.86°C (Tabla 1), una temperatura muy superior a la usada en el estudio de Rittschof (2012). Sin embargo, cuando se comparan las cantidades de huevos puestos (Figura 15), en cerca, donde se registran las mayores temperaturas (promedio en las horas de tarde = 29.70 °C), el peso de la araña y el de los huevos se diferencia claramente de los ambientes selva y borde (Tabla 5). Teniendo en cuenta estos factores ambientales, se discuten a continuación las variables propias de los individuos y su desempeño medido en este estudio.

## 9.2 Telaraña

La diferencia en las telarañas responde parcialmente a la hipótesis propuesta de que dado el ambiente se esperaba encontrar telarañas mejor elaboradas en los sitios más perturbados (cercas vivas), ya que en una de las dos variables medidas de telaraña es evidente el cambio entre tipos ambientales. Dicho resultado se puede interpretar de la siguiente manera.

El área de captura es una medida que refleja el tamaño de la telaraña y se pensaba que ésta sería más grande en espacios abiertos como en las cercas ya que los factores ambientales tales como temperatura, niveles de luz, humedad y espacio disponible afectan la estructura y el tamaño de la red (Vollrath *et al.* 1997). Sin embargo, en el presente estudio no se lograron ver diferencias que fueran explicadas por el ambiente, lo cual puede deberse a otros factores que determinan el tamaño de la telaraña. En el capítulo *Spider webs: evolution, diversity and plasticity* de Herbarstein y Tso (2011) se explican muchas de las fuerzas que pueden estar actuando sobre el tamaño de la telaraña que en este caso serían de naturaleza biótica. Si bien la respuesta podría ser que el tamaño de la telaraña varía dependiendo del estado de desarrollo de la araña, me inclino a pensar que la variación de la telaraña es una consecuencia al tipo de presa que abunda en los sitios como sucede con la araña *Zygiella x-notata* Clerck, 1757 (Venner y Casas 2005), o el estado de nutrición (que al final depende de la abundancia y tipo de presas), e incluso a la presencia de depredadores como las avispas del género *Hymenoepimecis*, que fueron observadas en campo. De todas las opciones, los tipos y abundancia de presas que capturan, serían lo que podría tener más peso confirmando algunos estudios previos como los de Venner y Casas (2005), Higgins y Buskirk (1992), Sherman (1994) y el de Witt y colaboradores (1968). Incluso por observaciones personales se puede notar diferencias en el color de la telaraña entre sitios del mismo tipo ambiental (Figura 17), reflejando cambios en la composición en los aminoácidos de la seda usada, observación respaldada por varios estudios (Higgins and Rankin, 1999; Putthanasarat *et al.*, 2004; Zax *et al.*, 2004), aunque esto también puede deberse a las propiedades reflejantes de la seda viscosa y cantidades usadas por las arañas al estar expuestas a distintas cantidades de luz (Craig, 1988). Sin embargo, no se pueden descartar evidencias como las que dan Tso y colaboradores (2005), donde se ve la variación en la composición de telarañas en nueve poblaciones de *Nephila pilipes* y se encuentran diferencias significativas en tamaño de telaraña relacionadas a la abundancia por órdenes de insectos disponibles para captura. Contrapuesto a estas posibilidades cabe la opción que nos presenta Higgins (1990) donde encuentra gran variación en cuanto a la inversión que hace la araña al forrajeo dependiendo del momento en el ciclo de mudas y reproducción en el que se encuentre.

Otro punto a tener en cuenta para explicar la variación encontrada en el tamaño de la telaraña es la modificación que se le hizo a la fórmula tomada de Blackledge *et al.* (2011), considerando que las telarañas de *Trichonephila* comúnmente carecen de medida para radio superior ( $r_u$ ) (Ver sección 7.4 y figura 5), por lo cual para todos los individuos  $r_u$  fue considerado como 0. Esta modificación pudo haber alterado la medición real de lo que es el área de captura, pero es lo más apropiado dado la asimetría de la telaraña. Higgins (2006) además explica que la fórmula para área de captura es inapropiada para telarañas de nephilidos debido a la forma y estructura, ya que al final puede no ser una buena medida para conocer la cantidad de material invertido en la telaraña, razón por lo cual no la considera en su estudio.



**Figura 17.** Variación de coloración en telarañas de distintas arañas pertenecientes al ambiente de cerca viva. Foto de telaraña amarilla en la parte superior tomada en el sitio de “Río Máquinas” y foto inferior de telaraña de coloración blanca tomada en camino hacia el poblado “Lázaro Cárdenas”.

El segundo aspecto evaluado para la telaraña fue el ancho de malla o *mesh width* que hace referencia a la absorción de energía cinética que la telaraña pueda tener (Blackledge *et al.*, 2011; Blackledge y Zevenbergen, 2006). Este rasgo, al contrario del área de captura, parece responder a la categoría ambiental, sugiriendo una diferencia entre el ambiente selva y los otros dos (Tabla 5), donde la cerca y borde poseen un ancho de malla mayor. La disponibilidad de espacio es un factor ambiental que podría estar jugando un papel importante para determinar el ancho de la malla ya que espacios con baja apertura promueven una telaraña de menor tamaño, pero con más vueltas de la espiral, dando como resultado un ancho de malla más cerrado como Vollrath y colaboradores (1997) reportan. A

pesar de lo anterior, las diferencias por categoría ambiental también podrían implicar factores biológicos, ya que el hecho de que la selva tenga un ancho de malla más cerrado significa que se provee a la telaraña de más seda por unidad de área, lo cual permite una absorción de energía cinética y una pegajosidad mayor, que podría estar reflejando una estrategia de forrajeo para maximizar el éxito de captura de presas en un sitio donde son escasas (Vollrath *et al.*, 1997; Tso *et al.*, 2005; Herberstein, y Tso, 2011; Blackledge *et al.*, 2011).

Existen muchas explicaciones para los resultados obtenidos en estas dos variables de telaraña, pero se le dará cierto peso a la explicación dada por Higgins (2006), cuyo estudio fue con la misma especie de araña y en la misma región que éste. En dicho estudio se plantea que el cambio en tamaños de telaraña es en realidad una respuesta al cambio en la inversión que *T. clavipes* hace para asegurar tener descendencia en la próxima generación y como consecuencia, invierte menos en forrajeo, para redistribuir sus recursos hacia el crecimiento y reproducción, todo esto debido a la marcada estacionalidad que existe en México

### **9.3 Tamaño corporal**

#### **9.3.1 Hembras**

En las hembras, las medidas corporales señalan diferencias entre ambientes, sin embargo, no es la diferencia que se esperaba al plantearse la investigación, es decir registrar arañas de mayor tamaño en el ambiente de cerca viva que en la selva, y en el borde donde se esperaban encontrar tamaños intermedios. Por el contrario, los resultados demostraron que, en cuanto al tamaño corporal, el borde es el ambiente que se tiende a apartar de los demás y que es el espacio en el que las arañas de *T. clavipes* alcanzan un mayor tamaño. Lo anterior podría estar reafirmando las observaciones de Higgins (2000) en las cuales la calidad del microhábitat y la variación entre años determina el tamaño de las hembras. A pesar de que estos estudios se inclinan más a ver la heterogeneidad del hábitat como la variación en disponibilidad de comida, en el presente estudio la abundancia de presas es mayor en cercas, pero se encuentran arañas de menor tamaño que en borde. Esto parece indicar que si bien la abundancia de presas puede ser una fuerza que influye, tendría más peso alguna otra variable como el tipo de insectos u otras presas disponibles (Higgins & Goodnight, 2010; Higgins & Goodnight, 2011). También podría deberse a la temperatura local, que esta negativamente relacionada a la masa corporal (Krakauer, 1972) y que en los resultados alcanza los valores más elevados en las cercas, siendo el promedio de 29.70 °C en la tarde y 28.39 °C en las noches (Tabla 1), o la densidad poblacional de arañas (Leborgne y Pasquet, 1987).

### 9.3.2 Machos

En el caso de los machos, el tamaño corporal obtiene diferencias significativas ajustadas a los distintos ambientes, sin embargo, el valor de Wilk's lambda indica que las diferencias podrían no ser directamente provocadas por el modelo de ambientes propuesto. En este caso, el resultado es comprensible, ya que el tamaño de los machos ha sido estudiado independientemente por su estrecha relación a la competencia sexual y el dimorfismo sexual que se presenta en el grupo (Kuntner *et al.*, 2012; Kuntner *et al.*, 2008; Kuntner y Coddington, 2009). Además, se ha visto que para arañas que recurren a canibalismo como *Trichonephila plumipes* (Latreille, 1804), antes *Nephila plumipes*, no se presentan variaciones marcadas de tamaño entre poblaciones, ya que la selección sexual es fuerte y fomenta el tamaño pequeño (Elgar y Fahey, 1996). Por otro lado, en las especies como *Trichonephila edulis* (Labillardière, 1799), antes *Nephila edulis*, que no recurren al canibalismo, la variabilidad en tamaño para machos se mantiene debido a que la selección sexual es laxa, favoreciendo el éxito de los tamaños pequeños, al facilitar el acto reproductivo, mientras que la selección natural fomenta los tamaños corporales grandes, al hacer más exitosa la supervivencia a la hora de la dispersión, así como brindar beneficio en caso de competir entre machos para aparearse (Schneider *et al.*, 2000; Uhl y Vollrath, 2000; Elgar y Fahey, 1996; Vollrath, 1980). *T. clavipes* cae en este segundo grupo con *T. edulis* al no recurrir comúnmente a canibalismo (Moore, 1977). Es por esto que en lugar de discutir el tamaño de los machos de acuerdo al ambiente sería mejor discutir su abundancia y relación con el éxito reproductivo.

### 9.4 Abundancia de *Trichonephila clavipes*

Los conteos de arañas en este estudio indican que tanto machos como hembras son más abundantes en las cercas vivas, mientras que el ambiente con menos individuos es el de la selva, lo cual coincide con la abundancia de presas en cercas y la hipótesis inicial planteada. Estos resultados parecen mostrar que en la cerca los sitios son ideales para alimentarse, e incluso permiten agregaciones de arañas (obs. pers.; Rypstra, 1985; Uetz, Kane y Stratton, 1982). La mayor abundancia de *T. clavipes* en cerca podría de igual manera explicar por qué la telaraña de éstas no son las más grandes (área de captura). Al respecto, Leborgne y Pasquet (1987) describen como la araña *Z. x-notata* responde ante la densidad de conespecíficos, haciendo telarañas significativamente más grandes en ausencia de los mismos. Algo parecido podría estar pasando con *T. clavipes* en estos casos. Se esperaría que por buena alimentación y mayor éxito reproductivo las telarañas en cerca fueran las más grandes, sin embargo, la abundancia de arañas también incrementa, posiblemente alterando el tamaño de su telaraña a uno

que no logra diferenciarse de los demás ambientes y que en promedio tienen el área de captura más reducido al verse en sitios con mayor densidad de arañas (Tabla 5).

### **9.5 Abundancia de presas y alimentación**

De acuerdo a los promedios de presas capturadas, la abundancia parece seguir la misma dirección que la abundancia de arañas al encontrarse un conteo, por mucho, superior en el ambiente perturbado de las cercas vivas y menor cantidad en la selva (Tabla 2); sin embargo, los resultados del ANOVA y prueba Tukey lo contradicen (Tabla 5). Aunque es importante tener en cuenta los totales absolutos de las presas observadas, para comparaciones entre ambientes el resultado que se discutirá será el que arroja el análisis ANOVA ya que toma en cuenta el número de presas por araña observada, dando una mejor idea de la medida en la que se alimentan las arañas en los tipos ambientales. Una vez aclarado lo anterior se puede decir que A) en cercas se tiene la mayor cantidad de presas y a las arañas mejor alimentadas; B) en borde hay una cantidad intermedia de presas, pero las arañas en esos sitios son las que menos presas capturan y C) en selvas a pesar de ser donde se observan menos presas que en los demás ambientes, parecen estar mejor alimentadas que en los sitios de borde.

La mayor abundancia de presas en cercas puede deberse a varias razones, una de ellas que ocurren más insectos en lugares con presencia de luz (Heiling, 1999, Eisenbeis y Hänel, 2009, Lubin 1978), e incluso se ha visto que, al alterar el comportamiento de los insectos diurnos, éstos pueden verse atraídos por la luz después (Lewontin, 1959). Otra explicación es dada por la atracción que generan las telarañas de *T. clavipes* al ser más abundantes en ciertos sitios. Henaut y colaboradores (2010) han demostrado que en condiciones naturales las telarañas de esta especie atraen a un mayor número y diversidad de insectos que en sitios sin sus telarañas, aludiendo también a las decoraciones que hacen las arañas con restos de presas, atrayendo de este modo a algunos insectos saprófagos, comportamiento observado en campo. Esta idea podría estar complementando el hecho de no ver telarañas significativamente más grandes en los ambientes de cerca (Tabla 5), ya que al estar atrayendo más presas por la alta densidad de telarañas, la inversión en área de captura podría no ser necesaria.

Por otro lado, el hecho de que en selva se presente la menor cantidad de presas, pero que la alimentación por araña sea mejor que la del ambiente borde, puede deberse a esta diferencia notable en el ancho de malla que se ve para los individuos en selva. Como se había mencionado, un ancho de malla más cerrado significa que se provee a la telaraña de más seda por unidad de área, lo cual permite una mejor absorción de energía cinética y mayor pegajosidad (Vollrath *et al.*, 1997; Tso *et*

*al.*, 2005; Herberstein, y Tso, 2011; Blackledge *et al.*, 2011). Además, concuerda con el estudio de Craig (1988) discutido antes sobre el mayor uso de sedas viscosas en ambientes de poca luz. Esta estrategia de forrajeo en efecto parece incrementar el éxito de captura, sin embargo, se necesitan realizar estudios dirigidos para probar esta hipótesis ya que como se ve en los análisis de correlación (Figura 16) no parece haber relación alguna entre el número de presas por araña y el ancho de la malla.

Un estudio que debe ser discutido en este rubro y podría estar explicando los resultados para los tamaños corporales superiores en borde, que haya una cantidad intermedia de presas, y que se presente una menor cantidad de capturas por araña, es la revisión hecha por Nguyen y Nansen (2018) donde recopilan información que afirma una mayor riqueza y abundancia de insectos en ambientes de borde. Este ambiente es descrito como un sistema transitorio que ofrece factores bióticos y abióticos “atractores”, pero no siempre en el sentido de ser objeto de elección directa por parte de los insectos, sino más bien que ofrece circunstancias donde podría decirse que quedan atrapados, como por ejemplo las corrientes de aire. Aunque estas condiciones podrían implicar una mayor presencia de insectos, no se tiene estudiado el efecto que tendrían sobre arañas tejedoras, por ejemplo, el ser el ambiente que ofrece amortiguación al viento podría implicar dificultades para el mantenimiento de la telaraña y su detección al moverse, incluso podría ser la razón por la cual no se reduzca el ancho de malla como estrategia de forrajeo al igual que en selva (Tabla 5) a pesar de tener las mismas condiciones de luz (Tabla 1).

Otro factor a tomar en cuenta cuando se habla de presas es el papel que pueden llegar a jugar las arañas kleptoparasitas, ya que su actividad y número puede influir a la hora de reducir la cantidad de presas disponibles para consumo (Rypstra, 1981). En este estudio no se realizó un experimento para relacionar las abundancias de las arañas kleptoarasitas en las telarañas de *T. clavipes*, sin embargo, este tipo de arañas fueron observadas durante el estudio y no se descarta la posibilidad de que estén influyendo en el conteo de presas final en el ambiente de borde.

## **9.6 Éxito Reproductivo**

En las medidas comparadas para esta variable todas agrupan al ambiente “cerca” como diferente al ser el que cuenta con el mayor peso de araña y masa de huevos, lo cual concuerda con la hipótesis inicial, sin embargo, tanto selva como borde son agrupadas en la misma categoría.

Si se hace una comparación con el tamaño corporal donde las hembras de borde parecen ser más grandes, parecería indicar que, a pesar de tener un tamaño corporal superior a las hembras de selva, esto no mejora significativamente el éxito reproductivo. Lo anterior podría deberse a un cambio en la cantidad de alimento en algún punto del desarrollo de los huevos. Como sugiere Briceño (1987), la presencia de cierta cantidad de comida dada en un tiempo específico enciende una señal para invertir los nutrientes obtenidos en el esfuerzo reproductivo de crear huevos. El autor argumenta que en caso de que la dieta disminuya una vez encendida la señal de invertir en descendientes, la araña puede recurrir a reabsorber los huevos, respondiendo así ante las restricciones de alimento. Sucede lo contrario si la cantidad y calidad del alimento aumenta, ya que se añaden nuevos huevos a la puesta en proceso de desarrollo. Dada esta evidencia se podría discutir que en las cercas vivas la dieta es ideal y se puede invertir más en el esfuerzo reproductivo para generar una cantidad de huevos por mucho superior a la de los demás ambientes (Ver Figura 15 y Tabla 5). Otra explicación para los tamaños corporales superiores en borde, pero un éxito reproductivo menor que en cercas vivas podría tratarse de una asignación de recursos hacia mayor tamaño corporal que hacia el éxito reproductivo para hacer frente a las corrientes de viento (Nguyen y Nansen, 2018).

Por otro lado, el que el éxito reproductivo para el borde y la selva no se diferencien puede deberse al rubro antes discutido sobre alimentación y esfuerzo de forrajeo. En el borde se mantiene un éxito reproductivo esperado con respecto al ambiente cerca, con el área de captura y ancho de malla iguales que en la cerca, es decir una misma estrategia de forrajeo. Mientras que el éxito reproductivo de las arañas en la selva logra igualar aquel visto en el borde, y coincide con la modificación en el ancho de malla de sus telarañas, teniendo una mejor captura de presas. Complementando esta idea, se puede recurrir a lo que muchos estudios llaman “presas raras y grandes”, las cuales son cruciales para el desempeño a la hora de dejar descendencia (Higgins y Goodnight, 2011; Venner y Casas 2005) y pueden ser el enfoque de captura para las arañas en selva. Además, esta estrategia se vería apoyada por el estudio de Craig (1988) sobre el ajuste que hacen las telarañas en el tipo y cantidad de seda usada de acuerdo a la cantidad de luz a la que son expuestas, siendo posible un mayor uso de seda viscosa en ambientes con poca luz directa.

Además de las explicaciones antes dadas, se debe tomar en cuenta que las diferencias podrían tratarse de un desfase de días o semanas en el tiempo de madurez, el cual pudo influir en que las arañas estuvieran atrasadas o adelantadas en el número de ovisacos puestos; es decir que no se tomaran en todos los casos el primer ovisaco de la temporada para todas las arañas. Sobre este punto hay debate, ya que mientras algunos estudios argumentan que el primer ovisaco es siempre el que

tiene más huevos (Bayram, 2000), otros presentan evidencias donde los ovisacos sucesivos al primero no varían significativamente para arañas tropicales de distintos géneros (Eberhard, 1979). En el caso de *T. clavipes* no se podría comprobar si todos los ovisacos estudiados fueron los primeros, pero dado que fue un muestreo aleatorio de hembras grávidas y se está hablando de una misma región con las mismas condiciones climáticas, se esperaría que los tiempos de madurez reproductiva poblacionales coincidieran. Como complemento a este punto, existe un estudio aun no publicado con evidencias de que se mantiene el número de huevos para ovisacos consecutivos en arañas enteleginas (con placa femenina que se esclerotiza a la madurez) como *T. clavipes* (Valdez-Mondragón A., com. pers.), validando los resultados de éxito reproductivo obtenidos aquí como independientes a la sucesión de puesta del ovisaco.

## 9.7 Correlaciones

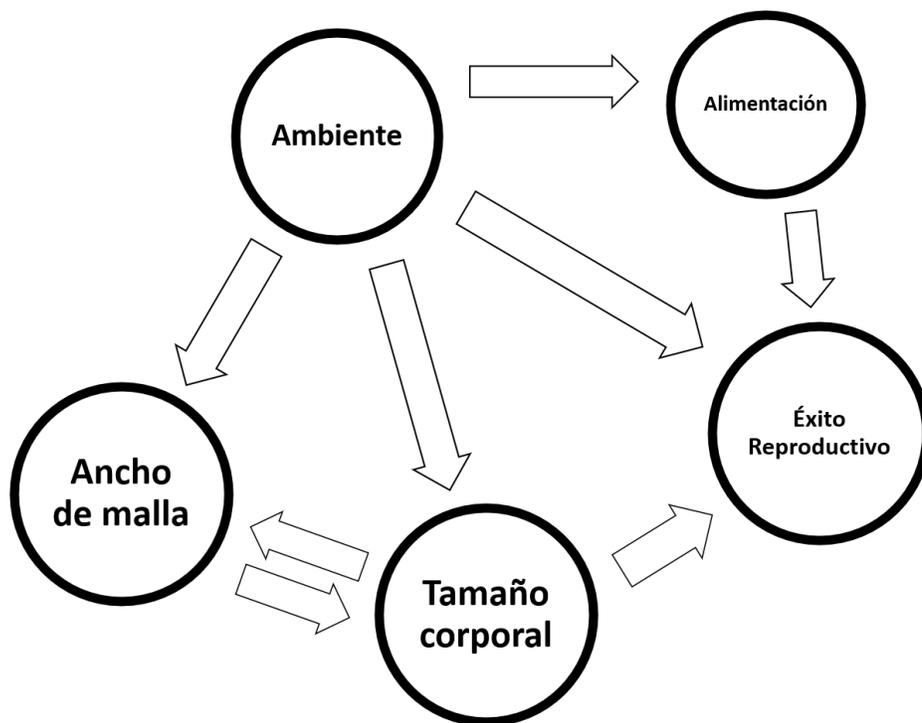
Los resultados de las correlaciones apuntan a que el tamaño de la telaraña se relaciona positivamente con el tamaño del cuerpo. De estas variables, se esperaba que la medida de ancho del prosoma fuera la más relacionada con el área de captura siguiendo los estudios de Heiling y Herberstein (1998), lo cual logra verse en los resultados (Figura 16). Además, con los valores de significancia que arroja el análisis se resalta que la cantidad de presas encontrada por araña no parece tener relación alguna con el tamaño corporal o medidas de telaraña.

Para la ausencia de estas relaciones Higgins y Buskirk (1992) ofrecen una explicación. Ellos encuentran que la tasa de captura de presas no está estrechamente ligada al tamaño de la telaraña ya que las arañas pueden estar invirtiendo menos en forrajeo y dirigir los recursos a crecimiento y desarrollo. Posteriormente Higgins (2006) encontró que en México, los individuos de *T. clavipes* presentan un declive en la inversión relativa hacia el forrajeo cuando las arañas se encuentran en lugares con estacionalidad marcada como en México, a comparación de lugares como Panamá donde las condiciones no varían drásticamente por temporadas. La autora argumenta que las arañas dirigen sus recursos hacia el desarrollo y la reproducción con el fin de sobrevivir y así asegurar la siguiente generación antes de la llegada del invierno y los “Nortes”, que son ráfagas de aire frío combinado con descensos de temperatura y ocasionales lluvias (Acevedo y Díaz, 2006), en lugar de mantener la construcción de telarañas grandes y continuar con un esfuerzo de forrajeo que sería infructuoso dadas las condiciones regionales que se presentan en esta temporada.

Por otro lado, el éxito reproductivo sí parece estar ligado tanto con el tamaño corporal como con la cantidad de presas que una araña captura. Estos resultados coinciden con lo reportado por otros

estudios (Bayram, 2000; Simpson, 1995; Briceño, 1987; Fritz y Morse 1985; Eberhard, 1979). Cabe mencionar que el conteo de huevos por ovisaco fue más elevado que en estudios anteriores donde se reportaban de 600-800 huevos (Higgins, 1992b) mientras que en este estudio el promedio más bajo encontrado por ambiente fue de 956.6 huevos (Selva, figura 15) y como tal el rango obtenido de todos los ovisacos analizados rondó entre los 673 y los 2244 huevos.

Higgins (1992), señaló que las arañas reflejan una interacción compleja entre los límites ambientales, de desarrollo y plasticidad gracias a su habilidad para modular su desarrollo con base en la calidad del sitio; con este estudio se logra esclarecer un poco el papel que juega el ambiente, así como otros factores en el desarrollo de *T. clavipes* y su éxito reproductivo, implicando el estado poblacional de la siguiente generación.



**Figura 18.** Diagrama de flujo simplificando las interacciones de las variables medidas en este estudio para la araña *T. clavipes*.

Con el análisis de los resultados y revisión de bibliografía se plantea el siguiente diagrama de flujo, parecido al de Vollrath (1987) pero enfocado a *T. clavipes* (Figura 18). En el diagrama podemos ver cómo el ambiente afecta tanto a la alimentación que una araña pueda tener, como al ancho de

malla que la telaraña puede alcanzar, el tamaño corporal que el individuo puede presentar y finalmente al éxito reproductivo. Se entiende debido a la estacionalidad que se presenta en México, las medidas de telaraña, así como el tamaño corporal no se relacionan con la cantidad de presas. Sin embargo, el ambiente a nivel local parece influir en algunas diferencias con énfasis en el ancho de malla que para selva significa una diferencia marcada.

Por otra parte, la alimentación y el éxito reproductivo también se ven afectados por el ambiente, y para el éxito reproductivo es tanto un efecto directo como indirecto a través de la alimentación, y el tamaño corporal que en este caso parece mejorar en ambientes de baja complejidad estructural y humedad, así como mayor temperatura y luminosidad. Lo anterior no pretende excluir otras variables no medidas en este estudio como, por ejemplo, el tipo de cobertura vegetal, tamaño y aislamiento de fragmentos, tipo de presas encontradas por ambiente, presencia de parásitos como las avispas *Hymenoepimecis* o cleptoparásitos como las arañas del género *Argyrode* entre otros factores. La incorporación de estos elementos amerita estudios específicos dirigidos, sobre todo cuando se trata de identificación de plantas para hacer la caracterización por cobertura vegetal o la identificación de los insectos presas en cada ambiente. Cabe mencionar que, aunque en este estudio no se logró encontrar una relación directa entre la alimentación y el tamaño corporal, es necesario hacer un análisis mucho más específico referente al tipo de insectos que se encuentran disponibles por ambiente y por sitio, ya que como vimos con la telaraña, se podrían estar reflejando estas diferencias en la composición de su seda, pero también de su tamaño corporal, como se reportó en el estudio realizado por Higgins y Goodnight (2011).

## 10. CONCLUSIONES

La araña *T. clavipes* fue utilizada como modelo para analizar la influencia de los ambientes selva, borde y cercas vivas sobre la abundancia de individuos, el área de la telaraña, el tamaño corporal, el éxito reproductivo y la abundancia de presas disponibles para consumo. Posterior al análisis de resultados, se concluyó que los individuos de *T. clavipes* prefieren condiciones de mayor temperatura y luz, así como menor humedad y complejidad estructural, por lo que son más abundantes y sobreviven mejor en el ambiente de las cercas vivas; en este ambiente además se registró la mayor cantidad de presas y se encontró a las arañas mejor alimentadas. Sin embargo, la variación en el ancho de malla de las telarañas encontradas en la selva se deben a la estrategia de forrajeo implementada, que se piensa es respuesta a la menor cantidad de luz vista en selva. Esto da como resultado una mejor

captura de presas en la selva que en el borde, a pesar de que la abundancia de presas en la selva fue menor.

El área de captura no mostró cambios relacionados con los distintos ambientes, respondiendo posiblemente a la redirección de recursos energéticos provocada por la estacionalidad en México, de tal modo que recursos que pudieron ser invertidos en actividades de forrajeo fueron enfocados en el desarrollo y la reproducción. El ancho de malla más cerrado encontrado en selva da indicios sobre una posible estrategia de forrajeo distinta para maximizar el éxito de captura de presas en este ambiente, y podría atribuirse al tipo y la abundancia de presas accesibles en distintas medidas a través de los ambientes o a las diferentes cantidades de luz. A pesar de esto, no se puede descartar que esté influyendo la elevada complejidad estructural vista en selva sobre la elaboración de telarañas con ancho de malla menor. Para conocer la medida en la que estos factores afectan el ancho de malla y poder afirmar que los cambios se deban a una estrategia de forrajeo o cantidades de luz hacen falta estudios específicos que analicen el tipo y abundancia de presas capturadas además de la influencia de la estructura ambiental.

El tamaño corporal en hembras no muestra una variación clara relacionada con los tipos ambientales establecidos en este estudio, seguramente porque el tamaño se ve afectado por la estacionalidad, la cual provoca variaciones en el tamaño de los individuos que deben invertir más recursos en el crecimiento y el éxito reproductivo. En el caso de los machos, la razón por la cual no hay diferencias que dependan del ambiente puede deberse a que la variabilidad en tamaño se mantiene debido a que la selección sexual es laxa, favoreciendo el éxito de los tamaños pequeños, lo cual facilita el acto reproductivo. De la misma manera, la selección natural fomenta los tamaños corporales grandes, al hacer más exitosa la supervivencia a la hora de la dispersión, además de brindar beneficio en caso de competir entre machos para aparearse.

El éxito reproductivo de las hembras en cercas vivas es definitivamente mejor que en los otros dos ambientes, corroborando la hipótesis planteada al inicio del estudio. Las arañas de la selva logran igualar a las arañas del borde en cuanto a peso del ovisaco y peso de la araña grávida, probablemente a causa de la modificación en el ancho de malla de las telarañas con lo cual los individuos que viven en la selva logran tener una mejor captura de “presas raras y grandes” esenciales para el desarrollo de ovisacos.

## 11.0 REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abdi, H., y Williams, L., (2010) Newman-Keuls Test and Tukey Test. *Encyclopedia of Research Design*. pp 1-11.
- Acevedo Rosas, F. y Díaz Peón, A. L., (2006) Principales fenómenos meteorológicos que afectaron al estado de Veracruz en el año 2005. En: Tejeda Martínez, A. y Welsh Rodríguez, C. (eds.). *Inundaciones 2005 en el estado de Veracruz*. México: Consejo Veracruzano de Ciencia y Tecnología, Universidad Veracruzana, Xalapa, Veracruz. Disponible en: <https://www.uv.mx/eventos/inundaciones2005/>. [Consultado 17-11-2021].
- Álvarez-Padilla, F., Galán-Sánchez, M., y Salgueiro-Sepúlveda, F., (2020). A protocol for documenting spider biodiversity inventories with websites applied to a Mexican Tropical Wet Forest (*Araneae: Araneomorphae*). *Zootaxa*. 4722 (3): 241-269.
- Atmar, W. y Patterson, B. D., (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmental habitat. *Oecologia*. 96, 373–382. <https://doi.org/10.1007/BF00317508>
- Austad S. N., (1984). Evolution of sperm priority patterns in spiders. En: Smith R. L., ed. *Sperm competition and the evolution of animal mating systems*. Academic Press, London New York. pp. 223-247.
- Baba, Y. y Miyashita, T., (2006). Does individual internal state affect the presence of a barrier web in *Argiope bruennichii* (*Araneae: Araneidae*)? *Journal of ethology*. 24(1), 75-78.
- Bayram, A., (2000). A study of egg production in three species of wolf spiders (*Araneae, Lycosidae*), *Pardosa amentata*, *P. palustris*, and *P. pullata* in the field. *Israel Journal of Zoology*. 46(4), 297-303.
- Beckwitt R. y Arcidiacono S., (1994). Sequence conservation in the C-terminal Region of Spider Silk Proteins (Spidroin) from *Nephila clavipes* (*tetragnathidae*) and *Araneus bicentarius* (*Araneidae*). *Journal of Biological Chemistry*. 269(9), 6661-6663.
- Bell, G., y González, A., (2009). Evolutionary rescue can prevent extinction following environmental change. *Ecology letters*. 12(9), 942-948.
- Bewick V., Cheek L., Ball J., (2004). Statistics review 12: Survival análisis. *Critical Care* 8(5), 389-394
- Blackledge T. A. y Zevenbergen J. M., (2006). Mesh width influences prey retention in spider orb webs. *Ethology*. 112(2006) 1194–1201
- Blackledge T. A., Kuntner M., y Agnarsson I., (2011). The Form and Function of Spider Orb Webs: Evolution from Silk to Ecosystems. En: Casas J., ed. *Advances in Insect Physiology Vol. 41: Spider Physiology and Behaviour*. Academic Press. pp 179-184

- Briceño, R. D., (1987). How spiders determine clutch size. *Revista de biología tropical*. 35(1), 25-29.
- Buringh, P., (1979). *Introduction to the study of soils in tropical and subtropical region*. 3rd edition. The Netherlands: PUDOC. Centre for Agricultural Publishing and Documentation Wageningen.
- Castillo-Campos, G. y J. Laborde., (2004). La vegetación. En: Guevara S., Laborde J., Sanchez-Ríos G. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. pp 288.
- Catling P. C., y Burt R. J., (1995) Studies of the Ground-dwelling Mammals of Eucalypt Forests in South-eastern New South Wales: the Effect of Habitat Variables on Distribution and Abundance *Wildl. Res.* 22, 271-288
- Cea D'Ancona, M., (2016) *Cuadernos metodológicos: Análisis discriminante*. Madrid: Centro de Investigaciones Sociológicas.
- Ceballos Meraz L., y Hénaut Y., (2012). Effects of male size and female dispersion on male mate-locating success in *Nephila clavipes*. *Journal of Ethology*. 30, 93–100
- Champion de Crespigny, F. E., Herberstein, M. E., Elgar, M. A., (2001) Food caching in orb-web spiders (Araneae: Araneoidea). *Naturwissenschaften*. 88, 42-45
- Christenson, T. E., y Goist, K. C., (1979). Costs and benefits of male-male competition in the orb weaving spider, *Nephila clavipes*. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 5(1), 87-92.
- Churchchill, T. B., (1997). Spiders as ecological indicators. An overview for Australia. *Memoirs of the Museum of Victoria* 56(2), 331-337
- Comisión Nacional de Áreas Protegidas (CONANP) y Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales (SEMARNAT)., (2006). *Programa de conservación y Manejo de la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas*. 1ª Edición. México: Comisión Nacional de Áreas Protegidas/Secretaría de Medio Ambiente y Recursos Naturales.
- CONANP, (2009). Manejo Integrado de Ecosistemas en 3 Ecoregiones Prioritarias. Reporte Final Integrado. México: CONANP/SEMARNAT.
- CONANP, (2011). Actualización de la tasa de cambio del uso de suelo en la Reserva de la Biosfera Los Tuxtlas. Informe Final. Proyecto Sierra de Santa Marta, A. C.
- Cooch, E. G., Lank, D. B., Rockwell, R. F. y Cooke, F., (1991). Long-term decline in body size in a snow goose population: Evidence of environmental degradation? *Journal of Animal Ecology*. 60, 483-496

- Coops, N. C. y Catling, P. C., (1997). Utilising Airborne Multispectral Videography to Predict Habitat Complexity in Eucalypt Forests for Wildlife Management. *Wildlife Research* 24, 691-703
- Craig C. L., (1988). Insect perception of spider orb webs in three light habitats. *Functional Ecology* 2, 277-282.
- Eberhard, W. G., (1979). Rates of Egg Production by Tropical Spiders in the Field. *Association for Tropical Biology and Conservation y Biotropica*. 11(4), 292-3
- Ehrlich, P. R. y Wilson, E. O., (1991). Biodiversity studies: Science and policy. *Science*. 253, 758-762
- Eisenbeis, G., Hänel, A., (2009) Chapter 15. Light pollution and the impact of artificial night lighting on insects. En: McDonnell, M., Hahs, A., Breuste, J., eds. *Ecology of Cities and Towns*. Cambridge: Cambridge University Press. pp 243-263.
- Elgar, M.A. y Fahey, B.F., (1996). Sexual cannibalism, competition, and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila plumipes* Latreille (Araneae: Araneoidea). *Behavioral Ecology*. 7, 195-198.
- Faaborg, J., Brittingham, M., Donovan, T., y Blake, J., (1993). Habitat fragmentation in the temperate zone: a perspective for managers. En: Finch, Deborah M.; Stangel, Peter W., eds. *Status and management of neotropical migratory birds: September 21-25, 1992, Estes Park, Colorado. Gen. Tech. Rep. RM-229*. Fort Collins, Colo.: Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, US Dept. of Agriculture, Forest Service. pp 331-338.
- Fabricius, J. C., (1793). Entomologiae systematica emendata et aucta, secundum classes, ordines, genera, species adjectis synonymis, locis, observationibus, descriptionibus. Tom. II. *Christian Gottlieb Proft, Hafniae*. 407-428
- Fahrig, L., (2001). How much habitat is enough? *Biological Conservation*. 100(1), 65-74.
- Fahrig, L., (2002). Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: a synthesis. *Ecological Applications*. 12(2), 346-353.
- Foelix, R. F., (2011). Biology of Spiders. 3rd ed. New York: *Oxford University Press*. pp136-187
- Fritz, R. S., y Morse, D. H., (1985). Reproductive success and foraging of the crab spider *Misumena vatia*. *Oecologia*. 65(2), 194-200.
- García, E., (1981). *Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köeppen*. Instituto de Geografía, UNAM, México, D.F.
- Geissert, K. D., (2004). La Geomorfología. En: Guevara S., Laborde J., y Sanchez-Ríos G., eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. pp. 288.

- Glen, S., (2015) Wilks' Lambda: Simple Definition [en línea] StatisticsHowTo.com: Elementary Statistics for the rest of us! [Visto 25 de Marzo 2021] Disponible en: <https://www.statisticshowto.com/wilks-lambda/>
- González-Tokman, D., y Martínez-Garza C., (2015). Effect of Ecological Restoration on Body Condition of a Predator. *PLoS ONE*. [En línea]. 10(7), e0133551. doi:10.1371/journal.pone.0133551
- Google. (2018). [Reserva de la biosfera Los Tuxtlas]. Recuperado el 5 de diciembre de 2018 de <https://www.google.com/maps/place/Reserva+de+la+biosfera+Los+Tuxtlas/@18.4839641,-95.0121136,17z/data=!4m5!3m4!1s0x85e9d919af86780b:0xe5d95d1a0ac1d4b2!8m2!3d18.483959!4d-95.0099249>
- Guevara S. (1995). Connectivity: key in maintaining tropical reainforest landscape diversity: A case study in Los Tuxtlas, México. En: Halladay, P y Glimour A., eds. *Conserving biodiversity outside protected áreas. The role of traditional agro-ecosystems*. IUCN: Forest Conservation Programme. pp. 63-94.
- Guevara S. (2004). Introducción. En: Guevara S., Laborde J., Sánchez-Ríos G. eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. pp. 288.
- Guevara, S. (2010). *Los Tuxtlas. Tierra mítica*. Xalapa, Ver.: Comisión Organizadora del Estado de Veracruz de Ignacio de la Llave para la Conmemoración del Bicentenario de la Independencia Nacional y del Centenario de la Revolución Mexicana, Secretaría de Educación-Gobierno del Estado de Veracruz.
- Hair, J., Anderson, R., Tatham, R., y Black, W., (1998). *Multivariate Data Analysis*. 5ta ed. Upper Saddle River, N.J.: Prentice Hall.
- Hanski, I. (1998). Metapopulation dynamics. *Nature*. 396(6706), 41-49. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90061-X](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90061-X)
- Heiling, A., M., (1999). Why do nocturnal orb-web spiders (Araneidae) search for light? *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 46, 43-49.
- Heiling A. M. y Herberstein M. E., (1998). The Web of *Nuctenea sclopetaria* (Araneae, Araneidae): Relationship between Body Size and Web Design. *The Journal of Arachnology*. (26)1, 91-96.
- Hénaut Y., Machkour-M'Rabet S., Winterton P., y Calmé S., (2010). Insect attraction by webs of *Nephila clavipes* (Araneae: Nephilidae). *Journal of Arachnology*. 38(1),135-138.
- Herberstein M. E. y Fleisch F., (2003). Effect of abiotic factors on the foraging strategy of the orb-web spider *Argiope keyserlingi* (Araneae: Araneidae). *Austral Ecology* 28, 622-628.
- Herberstein M. E. y Tso I. M., (2000). Evaluation of formulae to estimate the capture area and mesh height of orb webs (Araneoidea, Araneae). *The Journal of Arachnology*. 28(2): 180-184.

- Herberstein, M. E. y Tso, I. M., (2011). Spider webs: evolution, diversity and plasticity. En: Herberstein, M. E. ed. *Spider Behavior: Flexibility and Versatility*. New York: Cambridge University Press. pp. 57–98.
- Higgins, L. E., (1990). Variation in Foraging Investment During the Intermolt Interval and Before Egg-Laying in the Spider *Nephila clavipes* (Araneae: Araneidae). *Journal of Insect Behavior*. 3(6), 773-783.
- Higgins, L. E., (1992a). Developmental changes in barrier web structure under different levels of predation risk in *Nephila clavipes* (Araneae: Tetragnathidae). *Journal of Insect Behavior*. 5(5), 635-655.
- Higgins, L. E., (1992b). Developmental plasticity and fecundity in the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. *Journal of Arachnology*. 20(2), 94-106.
- Higgins, L. E., (2000). The interaction of season length and development time alters size at maturity. *Oecologia*. 122(1), 51–59. <https://doi.org/10.1007/PL00008835>
- Higgins, L. E., (2006). Quantitative Shifts in Orb-Web Investment During Development in *Nephila clavipes* (Araneae: Nephilidae). *The Journal of Arachnology*. 34(2), 374-386
- Higgins, L. E., y Buskirk, R. E., (1992). A trap-building predator exhibits different tactics for different aspects of foraging behaviour. *Animal Behaviour*. 44, 485-499
- Higgins, L. y Goodnight, C., (2010). *Nephila clavipes* females have accelerating dietary requirements. *Journal of Arachnology*. 38(1), 150-152.
- Higgins, L. y Goodnight, C., (2011). Developmental response to low diets by giant *Nephila clavipes* females (Araneae: Nephilidae). *Journal of Arachnology*. 39(3), 399-408.
- Higgins, L. y Rankin, M. A., (1999). Nutritional requirements for web synthesis in the tetragnathid spider *Nephila clavipes*. *Physiological Entomology*. 24, 263–270
- Ibarra-Manríquez, G., y Sinaca Colín, S., (1995). Lista florística comentada de la Estación de Biología Tropical “Los Tuxtlas”, Veracruz, México. *Revista de Biología Tropical*. 43(1-3), 75-115.
- Ibarra Nuñez G., (2011). Arañas (*Chelicerata: Arachnida: Araneae*). En: Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad ed. *La biodiversidad en Veracruz: Estudio de Estado. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad*. México: Gobierno del Estado de Veracruz, Universidad Veracruzana, Instituto de Ecología, A.C.
- Ibarra Nuñez G., (2014). Arañas como bioindicadores. En: González Zuarth C., Vallarino A., Pérez Jiménez J., y Low Pfeng A. eds. *Bioindicadores: Guardianes de nuestro futuro ambiental*. México: Colegio de la Frontera Sur (Ecosur) Instituto de Ecología y Cambio Climático.
- Jakob E. M., Marsh S. D., y Uetz G. W., (1996). Estimating Fitness: A Comparison of Body Condition Indices. *Oikos*. 7(1), 61-67

- Janetos, A. C., (1986). Web-site selection: are we asking the right questions? En: W. A. Shear, ed. *Spiders webs, behavior and evolution*. Standford, CA: Standford University Press. pp. 9–22.
- Jorge C., Laborda A., y Simó M., (2013). Las arañas en plantaciones de pinus taeda: Su potencial uso como bioindicadores y controladores biológicos En: Balmelli G., Simeto S., Martínez G., y Gómez D., eds. *V Jornada técnica de protección forestal. Avances de investigación en plagas y enfermedades forestales*. Montevideo, Uruguay: Unidad de Comunicación y Transferencia de Tecnología del INIA.
- Kaplan E. y Meier P., (1958). Nonparametric Estimation from Incomplete Observations. *Journal of the American Statistical Association*. 53(282), 457-481.
- Karsch F., (1878). Exotisch-araneologisches. *Zeitschrift für die Gesammten Naturwissenschaften* 51: 322-333, 771-826.
- Kleinbaum D. y Klein M., (2005) *Survival Analysis: A Self-Learning Text*. 2da ed. Nueva York: Springer.
- Krakauer, T., (1972). Thermal response of the orb-weaving spider *Nephila clavipes*. *American Midland Naturalist*. 88(1), 246-250.
- Kuntner, M. y Coddington J.A., (2009). Discovery of the largest orbweaving spider species: The evolution of gigantism in *Nephila*. *PLoS ONE*. 4(10):e7516.
- Kuntner, M., Coddington J.A. y Hormiga G., (2008). Phylogeny of extant nephilid orb-weaving spiders (*Araneae, Nephilidae*): testing morphological and ethological homologies. *Cladistics*. 24(2), 147–217.
- Kuntner M., Hamilton C., Cheng R., Gregoric M., Lupše N., Lokovšek T., Lemmon E. M., Lemmon A. R., Agnarsson I., Coddington J. A. y Bond J. E., (2019). Golden Orbweavers Ignore Biological Rules: Phylogenomic and Comparative Analyses Unravel a Complex Evolution of Sexual Size Dimorphism. *Systematic Biology*. 68(4), 555-572.
- Kuntner M., Zhang S., Gregorič M., y Li, D., (2012). *Nephila* female gigantism attained through post-maturity molting. *Journal of Arachnology*. 40(3), 345-347.
- Kurki S., Nikula A., Helle P., y Lindén H., (2000). Landscape fragmentation and forest composition effects on grouse breeding success in boreal forests. *Ecology*. 81(7), 985-1997.
- Labillardière, J. (1799). Relation du voyage à la recherche de La Pérouse, fait par ordre de l'Assemblée constituante. *Paris* 2, 240-241.
- Lassau, S. A. y Hochuli, D. F., (2004). Effects of habitat complexity on ant assemblages. *Ecography*. 27(2), 157-164.

- Lassau S. A. y Hochuli D. F., Cassis G., Reid C. A. M., (2005). Effects of habitat complexity on forest beetle diversity: do functional groups respond consistently?. *Diversity and Distributions*. 11(1), 73-82.
- Latreille, P. A. (1804). Arachnides. En: *Histoire naturelle générale et particulière des crustacés et des insectes. Tome septième*. Dufart, Paris, pp. 144-305.
- Lawton J. H., (1993). Range, population abundance and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*. 8(11), 409–413. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(93\)90043-O](https://doi.org/10.1016/0169-5347(93)90043-O)
- Leborgne R. y Pasquet A., (1987). Influences of aggregative behaviour on space occupation in the spider *Zygiella x-notata* (Clerck). *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 20, 203-208.
- Levi H. W., (1980). The orb-weaver genus *Mecynogea*, the subfamily *Metinae* and the genera *Pachynatha*, *Glenognatha* and *Azilia* of the subfamily *Tetragnathinae* North of Mexico (*Araneae: Araneidae*). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard Colleg*. 149, 1-75.
- Lewontin R., (1959). On the Anomalous Response of *Drosophila pseudoobscura* to Light. *The American Naturalist*. 93(872), 321-328
- Linnaeus C., (1767). *Systema naturae per regna tria naturae, secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus differentiis, synonymis, locis. Editio duodecima, reformata. Holmiae*. pp 533-1327.
- Lowe E. C., Wilder S. M., y Hochuli D. F., (2014). Urbanisation at Multiple Scales Is Associated with Larger Size and Higher Fecundity of an Orb-Weaving Spider. *PLoS ONE*. 9(8): e105480. doi:10.1371/journal.pone.0105480
- Lowrie D. C., (1948). The ecological succession of spiders of the Chicago área. *Ecology*. 29, 334-351
- Lubin, Y. D., (1978) Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *Journal of Arachnology*. 6, 31-51
- Maelfait J. P. y Hendricks F., (1997). Spiders as bio-indicators of anthropogenic stress in natural and semi-natural habitats in Flanders (Belgium): some recent developments. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology*. pp.293-300.
- Martin J.L., y Joron M., (2003). Nest predation in forest birds: Influence of predator type and predator's hábitat quality. *OIKOS*. 102, 641-653.
- Martin del Pozzo A. L., (1997). Geología. En: Gonzáles-Soriano, Enrique; Dirzo, Rodolfo y Vogt, Richerd D., eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. México: UNAM, CONABIO. pp. 25-31.
- Miranda, Faustino y Hernández-X, E., (1963). Los tipos de vegetación de México y su clasificación. Sociedad Botánica de México, A. C.

- Montenegro, O. L., (2009). La conservación biológica y su perspectiva evolutiva. *Acta Biológica Colombiana*. 14, 255-268.
- Moore, C. W., (1977). The Life Cycle, Habitat and Variation in Selected Web Parameters in the Spider, *Nephila clavipes*. *American Midland Naturalist*. 98(1), 95–108.
- Murakami, Y., (1983). Factors determining the prey size of the orb-web spider, *Argiope amoena* (L. Koch) (*Argiopidae*). *Oecologia*. 57(1-2), 72-77.
- Nguyen H. D. D. y Nansen C., (2018). Edge-biased distributions of insects. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 38, 11
- Norris R., (2005). Carry-over effects and hábitat quality in migratory populations. *OIKOS* 109, 178-186.
- Opell, B. D. y Schwend, H. S., (2009). Adhesive efficiency of spider prey capture threads. *Zoology*. 112, 16–26.
- Pacala, S., Roughgarden, J., (1984). Control of arthropod abundance by Anolis lizards on St. Eustatius (Neth. Antilles). *Oecologia* 64(2), 160–162.
- Palacios-vargas J.G., y Mejía-Recamier B. E., (2017). Artrópodos de la canopia en la selva tropical húmeda de Los Tuxtlas, Veracruz con énfasis en Collembola. *Entomología mexicana*. 4, 90-95
- Pekár, S., Coddington, J., Blackledge, T., (2011) Evolution of stenophagy in spiders (Araneae): Evidence based on the comparative analysis of spider diets. *Evolution* 66(3), 776-806.
- Peto, R., y Peto, J., (1972) Asymptotically efficient rank invariant procedures. *Journal of the Royal Statistical Society*. 135:185-207.
- Platnick, N. I., (2011). The World Spider Catalog, Version 11.5. [En línea]. <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog> (American Museum of Natural History).
- Prenter, J., Elwood, R. W., y Montgomery, W. I., (1999). Sexual size dimorphism and reproductive investment by female spiders: a comparative analysis. *Evolution*. 53(6), 1987-1994.
- Preston F. W., (1962). The Canonical Distribution of Commonness and Rarity: Part II. *Ecological Society of America*. 43(3), 410–432. <https://www.jstor.org/stable/1933371?seq=1>
- Putthanarat, S., Tapadia, P., Zarkoob, S., Miller, L. D., Eby, R. K. y Adams, W. W., (2004). The color of dragline silk produced in captivity by the spider *Nephila clavipes*. *Polymer*. 45(6), 1933–1937.
- Ramírez, R.F., (1999). Flora y Vegetación de la Sierra de Santa Marta, Veracruz. Tesis Licenciatura, Facultad de Ciencias, UNAM. pp. 409.
- Rieser, M. L., (2007). Schematische Zeichnung von der Goldenen Seidenspinne. Creative Commons Attribution-Share Alike 2.0 Germany. En línea: <https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Nephila-clavipes-schematisch.jpg>

- Ripp J., Tonsi Eldakar O., Gallup A. C., y Arena P. T., (2018). The successful exploitation of urban environments by the Golden silk spider, *Nephila clavipes* (Araneae, Nephilidae). *Journal of Urban Ecology* 1-6
- Rittschof C. C., (2012). The effects of temperature on eg development and web site selection in *Nephila clavipes*. *The Journal of Arachnology* 40, 141-145
- Robinson J. V., (1981). The effect of architectural variation in hábitat on a spider community: A field study. *Ecology*. 62(1), 73-80.
- Robinson M. H. y Mirick H., (1971). The predatory behaviour of the golden-web spider *Nephila clavipes* (Aranea: Araneidae). *Psyche* 78(3) 123-139
- Robinson M. H. y Robinson B. C., (1973). The Ecology and behavior of *Nephila maculata* (Fabricius) in New Guinea. *Simthsonian Contributions to Zoology*. 149, 1-76
- Robinson M. H. y Robinson B. C., (1976). The Ecology and behavior of *Nephila maculata*: A Supplement. Simthsonian Institution Press
- Rodríguez-Rodríguez S. E., Solís-Catalán K. P., Valdez-Mondragón A., (2015) Diversity and seasonal abundance of anthropogenic spiders (Arachnida: Araneae) in different urban zones of the city of Chilpancingo, Guerrero, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 86(2015) 962-971
- Rypstra A. L., (1981). The effect of kleptoparasitism on prey consumption and web relocation in a peruvian population of the spider *Nephila clavipes*. *Oikos*. 37(2), 179-182.
- Rypstra A. L., (1983). The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. *Oecologia*. 53, 312-316.
- Rypstra, A. L., (1985). Aggregations of *Nephila clavipes* (L.) (Araneae, Araneidae) in relation to prey availability. *Journal of Arachnology*. 13, 71-78.
- Rzedowsky, J., (2006). *Vegetación de México*. 1ra. Edición digital, Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. México. [En línea] [https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx\\_Cont.pdf](https://www.biodiversidad.gob.mx/publicaciones/librosDig/pdf/VegetacionMx_Cont.pdf)
- SAS Institute. (1989). *JMP*® Versión 10.0.0 [Programa estadístico]. Disponible en: [https://www.jmp.com/es\\_mx/home.html](https://www.jmp.com/es_mx/home.html)
- Schneider J. M., Herberstein M. E., De Crespigny F. C., Ramamurthy S., y Elgar M. A., (2000). Sperm competition and small size advantage for males of the golden orb-web spider *Nephila edulis*. *Journal of Evolutionary Biology*. 13(6), 939-946.
- Siemens Alfred H., (2004). Los Paisajes. En: Guevara S., Laborde J., Sanchez-Ríos G., eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. pp. 41-58.

- Sih A., Ferrari Maud C. O. y Harris D. J., (2011). Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary Applications*. 4(2), 367-387.
- Simpson M. R., (1995). Covariation of Spider Egg and Clutch Size: The Influence of Foraging and Parental Care. *Ecology*. 76(3), 795-800.
- Sherman, P. M., (1994). The orb-web: an energetic and behavioral estimator of a spider's dynamic foraging and reproductive strategies. *Animal Behaviour*. 48(1), 19–34.
- Soto M. y Gama L., (1997). Climas. En: González-Soriano, E.; Dirzo, Rodolfo y Vogt, Richard D., eds. *Historia Natural de los Tuxtlas*. México: UNAM, CONABIO. pp.7-18.
- Soto M., (2004). El Clima. En: Guevara S., Laborde J. y Sanchez-Ríos G. eds. *Los Tuxtlas. El paisaje de la sierra*. Xalapa, Ver.: Instituto de Ecología A.C. y Unión Europea. pp. 288.
- Sousa M., (1968). Ecología de las leguminosas de Los Tuxtlas, Veracruz. *Anales del Instituto de Biología, UNAM*. 39, 121-160
- Steven E., Saleh W. R., Lebedev V., Acquah S. F., Laukhin, V., Alamo, R. G., y Brooks, J. S., (2013). Carbon nanotubes on a spider silk scaffold. *Nature communications*. 4, 2435.
- Stockwell, C. A., Hendry, A. P., y Kinnison, M. T., (2003). Contemporary evolution meets conservation biology. *Trends in Ecology & Evolution*. 18(2), 94-101.
- Swanson, B.O., Blackledge, T.A., Beltrán, J. y Hayashi, C.Y., (2006). Variation in the material properties of spider dragline silk across species. *Applied. Physics A*. 82, 213–218
- Tabachnick, B. G. y Fidell, L. S. (1989). *Using Multivariate Statistics*. Northridge, California: Harper Collins Publishers
- Turner, B. L. II, Moss, R. H. y Skole, D. L., (1993). *Relating Land Use and Global Land Cover Change: A Proposal for an IGBP-HDP Core Project*. IGBP Report 24/HDP Report CIESIN Stockholm: International Geosphere – Biosphere Programme. [En línea] <http://ciesin.org/docs/008-105/008-105.html>.
- Turner B. L. II, Meyer W. B., Skole D. L. (1994) Global Land-Use/Land-Cover Change: Towards an Integrated Study. *Ambio. Royal Swedish Academy of Sciences*. 23(1) 91-95.
- Tso, I. M., Wu, H. C. y Hwang, I. R., (2005). Giant wood spider *Nephila pilipes* alters silk protein in response to prey variation. *The Journal of Experimental Biology*. 208(6) 1053–1061.
- Uetz, G. W.; Kane, T. C.; Stratton, G. E., (1982). Variation in the Social Grouping Tendency of a Communal Web-Building Spider. *Science*. 217(4559), 547–549.
- Uhl, G. y Vollrath, F., (2000). Extreme body size variability in the golden silk spider (*Nephila edulis*) does not extend to genitalia. *Journal of Zoology*. 251, 7-14

- Vitousek P. M., Mooney H. A., Lubchenco J. y Melillo J. M., (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*. 277, 494-499
- Venner S. y Casas J., (2005). Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings of the Royal Society B*. 272, 1587-1592
- Vollrath, F., (1980). Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*. 53(1), 61-78.
- Vollrath F., (1987). Growth, foraging, and reproductive success. En: W. Nentwig, ed. *Ecophysiology of spiders*. Berlin, Germany: Springer-Verlag. pp. 357-370.
- Vollrath, F., (1988). Spider growth as an indicator of habitat quality. *Bulletin of the British Arachnological Society*. 7(7), 217-219.
- Vollrath, F. y Samu, F., (1997). The effect of starvation on web geometry in an orbweaving spider. *Bulletin of the British Arachnological Society*. 10, 295–298.
- Vollrath, F., Downes, M. y Krackow, S., (1997). Design variability in web geometry of an orb-weaving spider. *Physiology and Behavior*. 62, 735–743.
- Vollrath, F., (1998). Dwarf males. *Tree*. 13(4), 159-163
- Wilcove Ds, Mclellan Ch, y Dobson Ap., (1986). Habitat fragmentation in the temperate zone. En: Soul'e ME, ed. *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*. Sunderland: Sinauer Associates Inc.
- Wise, D. H., (1993). *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press.
- Witt, P. N., Reed, C. F. y Peakall, D. B., (1968). *A Spider's Web*. Verlag, Berlin: Springer.
- World Spider Catalog., (2021). World Spider Catalog. Version 21.5. Natural History Museum Bern, [En línea] World Spider Catalog [Revisado 06/05/2021]. Disponible en: <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on doi: 10.24436/2.
- Yang, Y., Chen, X., Shao, Z., Zhou, P., Porter, D., Knight, D. P., y Vollrath, F., (2005). Toughness of spider silk at high and low temperatures. *Advanced Materials*. 17(1), 84-88.
- Young, A., Boyle, T., y Brown, T., (1996). The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution*. 11(10), 413–418. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(96\)10045-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)10045-8)
- Zax D. B., Armanios D. E., Horak S., Malowniak C., y Yang Z., (2004). Variation of Mechanical Properties with Amino Acid Content in the Silk of *Nephila Clavipes*. *Biomacromolecules*. 5(3), 732-738

