

133



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MEXICO

FACULTAD DE CIENCIAS

ECOLOGIA E HISTORIA NATURAL DE Neoscona oaxacensis (Araneae: Araneidae) EN LA RESERVA ECOLOGICA DEL PEDREGAL DE SAN ANGEL, MEXICO: SELECCION DE HABITAT Y ANALISIS POBLACIONAL.

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TITULO DE:

B I O L O G A

P R E S E N T A :

CARMINA MARTINEZ JASSO



FACULTAD DE CIENCIAS UNAM MEXICO, D.F.

DIRECTOR DE TESIS: DR. ZENON CANO SANTANA



FACULTAD DE CIENCIAS SECCION ESCOLAR

2002



Universidad Nacional
Autónoma de México



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.



UNIVERSIDAD NACIONAL
AUTÓNOMA DE
MÉXICO

M. EN C. ELENA DE OTEYZA DE OTEYZA
Jefa de la División de Estudios Profesionales de la
Facultad de Ciencias
Presente

Comunicamos a usted que hemos revisado el trabajo escrito: Ecología e Historia Natural de *Neoscona oaxacensis* (Araneae: Araneidae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Angel, México: Selección de Hábitat Y Análisis Poblacional.

realizado por Carmina Martínez Jasso.

con número de cuenta 9232408-0, quién cubrió los créditos de la carrera de Biología

Dicho trabajo cuenta con nuestro voto aprobatorio.

Atentamente

Director de Tesis Propietario Dr. Zenón Cano Santana

Propietario M. en C. Enrique González Soriano

Propietario M. en C. Rosa Gabriela Castaño Meneses

Suplente M. en C. Dulce María Figueroa Castro

Suplente M. en C. Leticia Ríos Casanova

Consejo Departamental de Biología

FACULTAD DE CIENCIAS
U.N.A.M.

Dr. Patricia Ramos Morales



DEPARTAMENTO
DE BIOLOGIA

*En memoria de mi abuela Ma. Luisa Perea de Jasso
A mis padres con cariño
A mis hermanas
A mi misma por todo mi esfuerzo*

**Si persigues tus sueños en todo lo que haces,
seguramente un día se te harán realidad**

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a todas las personas que hicieron posible la realización de este trabajo, espero no olvidar a nadie.

A toda mi familia, porque siempre ha creído y confiado en mí y por considerar que la Biología es algo importante.

A mi abuelo Roberto Jasso que me enseñó a vivir la vida al máximo.

A mis padres David Martínez y Carmina Jasso por construir los cimientos de todo lo que soy. Por su paciencia, sabios consejos, comprensión y apoyo. Gracias por permitirme estudiar Biología (que es lo que más me gusta) y por siempre haber financiado todos mis gastos para que yo saliera adelante.

Al Dr. Zenón Cano Santana, porque gracias a sus consejos, paciencia, amistad y ayuda fue posible la realización de esta tesis.

A mis sinodales Dr. Zenón Cano Santana, M. en C. Enrique González, Soriano, M. en C. Dulce Ma. Figueroa Castro, M. en C. Leticia Ríos Casanova y M. en C. Rosa Gabriela Castaño Meneses, por sus sabios y acertados comentarios para mejorar esta tesis.

Al Dr. William Eberhard y a la Dra. Linden Higgins por sus comentarios para mejorar este trabajo y por toda la ayuda intelectual que me brindaron acerca de las arañas.

Al Biól. César Gabriel Durán Barrón y al Biól. José Luis Casteló Calvillo por la identificación de mis ejemplares.

Al M. en C. Ignacio Vázquez Rojas y al Biól. Rafael Gabiño Rojas por resolver todas mis dudas acerca de las arañas y asesorarme en todo momento.

Al M. en C. Efraín Tovar Sánchez y a la M. en C. Dulce Figueroa Castro por sus sabios consejos y acertados comentarios para el mejoramiento de esta tesis.

A todas las personas que me acompañaron al campo par realizar mis colectas: a la M. en C. Dulce Figueroa Castro, al M. en C. Efraín Tovar Sánchez, al Biól. Carlos Anaya Merchant, al Biól. Iván Castellanos Vargas, al Biól. Oswaldo Núñez, a Ángela Arango Galván, a Víctor López Gómez, a Juan Díaz y a Yobran Zepeda.

Al Biól. Marco A. Romero, al Biol. Oswaldo Núñez, a la M. en C. Dulce Figueroa Castro y a Ángela Arango Galván por su asesoramiento técnico en el laboratorio.

A todos los compañeros del Laboratorio de Ecología por ayudarme en el análisis de mis datos y por compartir conmigo grandes momentos.

A mis hermanas Lorena y Karina por todo su apoyo y comprensión.

A mis amigas Ivonne, Edith, Olga y Rocío por estar en todos los momentos que las necesité, por compartir mis sueños y siempre escucharme.

A Yobran Zepeda Quezada por la gran paciencia que siempre me ha tenido, por ser mi mejor amigo, por el espíritu de responsabilidad que logró fomentar en mí, por su comprensión y apoyo, por compartir mis locuras, por ayudarme en la elaboración de esta tesis y del termino de mi carrera, por escucharme y motivarme siempre a salir adelante, por estar en los momentos mas importantes de mi vida y por tanto amor que me brindó en el transcurso de los años y por compartir y vivir mis sueños y metas.

A los Actuarios Lalo, Juan, Rafa y Erick por toda lo diversión que siempre me brindaron y por estar siempre conmigo.

Índice

I.	Introducción	1
1.1.1.	<i>Morfología y diversidad de especies</i>	1
1.1.2.	<i>Hábitos</i>	2
1.1.3.	<i>Ciclo de vida</i>	3
1.1.4.	<i>Alimentación</i>	6
1.2.	Importancia ecológica de las arañas	7
1.3.	Selección del hábitat	9
1.3.1.	<i>Condiciones microclimáticas</i>	10
1.3.2.	<i>Recursos</i>	11
1.3.3.	<i>Interacciones</i>	11
1.4.	Construcción de la red	12
1.5.	Arquitectura de la red	13
1.6.	Patrón de distribución espacial y territorialidad de las arañas	14
1.7.	La Reserva del Pedregal y <i>Neoscona oaxacensis</i>	16
II.	Objetivos e Hipótesis	18
III.	Sitio de estudio	21
3.1.	Localización	21
3.2.	Suelo y Topografía	23
3.3.	Clima	23
3.4.	Vegetación y Flora	24
IV.	Especie de estudio	26

4.1.	Descripción morfológica	26
4.2.	Distribución geográfica	28
V.	Materiales y Métodos	29
5.1.	Descripción de los sitios de estudio	29
5.2.	Variación espacial y temporal de la comunidad de arañas y de la población de <i>N. oaxacensis</i>	29
5.3.	Variación espacial de la densidad	31
5.4.	Arquitectura de las redes, distribución vertical y proporción sexual de <i>N. oaxacensis</i>	32
5.5.	Patrón de distribución espacial	33
5.6.	Crecimiento, desarrolla y conducta de apareamiento	33
5.7.	Tasa de crecimiento en campo	34
5.8.	Tasa de depredación y composición de la dieta	34
VI.	Resultados	36
6.1.	Estructura de la comunidad de arañas	36
6.2.	Variación temporal de la densidad de <i>N. oaxacensis</i>	42
6.3.	Distribución de tamaños de <i>N. oaxacensis</i>	42
6.3.1.	<i>Tamaño corporal y de las trampas entre sexos</i>	42
6.3.2.	<i>Tamaño corporal en función del hábitat</i>	45
6.4.	Arquitectura de las redes	51
6.5.	Patrón de distribución espacial y proporción sexual	54
6.6.	Biología de <i>N. oaxacensis</i>	54
6.6.1.	<i>Ciclo de vida y tamaño corporal</i>	54
6.6.2.	<i>Desarrollo y Muda</i>	56

6.6.3. <i>Alimentación</i>	56
6.6.4. <i>Reproducción</i>	57
6.6.5. <i>Puesta de ovisacos</i>	57
6.7. Patrón temporal de crecimiento en el campo	58
6.8. Tasa de depredación y composición de la dieta	58
VII. Discusión	63
7.1. Estructura de la comunidad de arañas	63
7.2. Variación temporal de la densidad	64
7.3. Distribución de tamaños de <i>N. oaxacensis</i>	65
7.3.1. <i>Tamaño corporal de adultos en zonas perturbadas del borde</i>	65
7.3.2. <i>Efecto de la heterogeneidad espacial del Pedregal sobre el tamaño corporal</i>	65
7.4. Arquitectura de las redes	67
7.5. Patrón de distribución espacial y proporción sexual	69
7.6. Crecimiento, desarrollo y conducta de apareamiento	70
7.7. Tasa de depredación y composición de la dieta	71
7.8. El papel de <i>N. oaxacensis</i> en la REPSA	72
7.9. Efecto de la heterogeneidad espacial de la REPSA y las arañas	73
7.10. Perspectivas de estudio	74
Literatura Citada	76

Martínez-Jasso, C. 2002. Ecología e Historia Natural de *Neoscona oaxacensis* (Araneae: Araneidae) en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, México: Selección de Hábitat y Análisis Poblacional. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 86 pp.

RESUMEN

Se estudiaron los patrones de crecimiento, desarrollo, apareamiento y comportamiento, así como de construcción de las redes de *Neoscona oaxacensis*. También se realizaron estudios del papel de la topografía y del tipo de vegetación en la selección del hábitat de esta araña, y se estudió el patrón de distribución espacial, la tasa de depredación y la composición de su dieta, así como el patrón diario de forrajeo. Por otra parte, se hicieron estudios de la fenología de la comunidad de arañas, el efecto de la variación espacial en la estructura de la comunidad de arañas y el valor de importancia de esta especie de la Reserva del Pedregal de San Ángel.

La abundancia de las arañas varió de 0.8 ± 0.37 a 6.8 ± 1.16 arañas en 30 golpes de red entre el 1 de agosto y el 8 de noviembre de 1999 y en ninguna fecha hubo diferencias significativas entre sitios abiertos y cerrados. Asimismo, la estructura de la comunidad no difirió entre sitios. Las especies más importantes por su abundancia relativa fueron *N. oaxacensis*, *Misumenops* sp., *Peucetia viridans* y *Tetragnatha orizaba*. Del 1 de agosto al 15 de septiembre los Índices de Similitud de Sørensen variaron entre 0.66 y 0.80. En cinco de siete muestreos quincenales hubo diferencias entre sitios en los Índices de diversidad de Shannon y en tres de esas fechas (1 agosto, 15 de agosto y 14 de septiembre) la abundancia de arañas fue más alta en sitios cerrados. La abundancia de *N. oaxacensis* varió de 1.40 ± 0.49 ind. en 30 golpes a 0.20 ± 0.13 ind. en 30 golpes en 1999 y no hubo diferencias significativas entre sitios abiertos y cerrados. Sin embargo, en 2000 la densidad de esta especie varió de 1.03 ± 0.15 a 0.09 ± 0.05 ind. m² en sitios abiertos y de 0.48 ± 0.12 a 0.15 ± 0.05 ind. m² en sitios cerrados. En tres fechas de ese año se presentaron diferencias significativas entre sitios abiertos y cerrados el 1 de agosto hubo una mayor densidad de arañas en los sitios abiertos, mientras que el 15 de octubre y el 8 de noviembre la densidad fue mayor en los sitios cerrados. Las hembras presentaron el ancho del prosoma, el ancho del opistosoma y la longitud corporal mayor que los machos. Las hembras construyeron redes más grandes y a mayor altura que los machos. El ancho del prosoma, el ancho del opistosoma y la longitud corporal fueron significativamente más altos en las arañas del borde (sitios perturbados dominados por *Pennisetum clandestinum*) que en las del interior (sitios abiertos conservados dominados por *Muhlenbergia robusta*).

El área de la red de las hembras no presentó diferencias entre tipos de sitios (borde vs. abiertos del interior), pero la altura de la red de las hembras fue más alta en el interior que en el borde de la reserva. Las arañas construyeron preferentemente sus redes de manera vertical, aunque pueden construir redes horizontales. El hábitat determina las preferencias de orientación de las redes: las hembras del interior orientan sus trampas hacia el E y el NE, mientras que las hembras del borde orientan sus redes hacia el N y el NW; en ambos casos *N.*

oaxacensis evade la orientación el S y SW. El patrón de distribución espacial del 15 de septiembre al 14 de octubre fue agregada y sólo el 27 de octubre se presentó un patrón de distribución aleatorio. La proporción sexual durante todos los muestreos fue 1:1. La actividad de *N. oaxacensis* ocurre de junio a noviembre, y en septiembre empiezan a madurar los machos. Se alimenta principalmente de cicadélidos y del ortóptero *Sphenarium purpurascens*. Se calcula que la población adulta consume 810 presas $ha^{-1} día^{-1}$ en los sitios abiertos y 2520 presas $ha^{-1} día^{-1}$ en los sitios cerrados del interior de la reserva, lo cual podría representar un consumo de entre 1.2 y 3.6% de los chapulines. Su efecto acumulativo sugiere que esta especie de arañas es una importante reguladora de poblaciones de insectos herbívoros y polinizadores.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Diversidad y biología de las arañas

1.1.1. Morfología y diversidad de especies. Las arañas son artrópodos depredadores con el cuerpo dividido en dos partes: un prosoma y un opistosoma (Marshall y Williams, 1980). En el prosoma se encuentran generalmente ocho ojos simples y seis pares de apéndices. El primer par corresponden a los quelíceros, en los cuales se han desarrollado glándulas productoras de veneno; el segundo par son los pedipalpos y el resto corresponden a los apéndices locomotores. En la parte posterior del opistosoma se presentan apéndices modificados llamados hileras o espineretas, en los que se encuentran las aberturas de las glándulas que elaboran la seda (Marshall y Williams, 1980). Diferentes glándulas producen diferente tipo de seda: las *glándulas ampuláceas* secretan hilos de sostén y el marco de la red; las *glándulas aciniformes* producen la seda para construir la red donde depositan el esperma, la red donde colocan los huevos y la seda envolvente; las *glándulas tubuliformes* producen la seda del huevos; las *glándulas agregadas* producen la seda pegajosa del espiral y las *glándulas flabeliformes* que producen los hilos axiales y el espiral de la red (Foelix, 1982).

Después de los insectos y los ácaros, las arañas constituyen uno de los grupos de invertebrados más diversos del mundo (Jiménez, 1996). Se calcula que en el planeta existen alrededor de 40,000 especies (Trunbull, 1973), las cuales se encuentran agrupadas en 3,450 géneros y 108 familias (Platnick, 2001). De acuerdo al hábito de captura, las arañas se pueden clasificar en dos

grupos: las cazadoras y las tejedoras (Barnes, 1984; Wise, 1994). Entre las arañas cazadoras se encuentran las de las familias Lycosidae, Pisauridae, Thomisidae, Salticidae y Oxyopidae, así como las del infraorden Mygalomorphae (Wise, 1994). Entre las arañas tejedoras se encuentran las de las familias Araneidae, Tetragnathidae y Uloboridae, que construyen su red de forma circular-orbicular; las de la familia Linyphiidae, que construyen redes horizontales; las de la familia Agelenidae, que construyen su red en forma de embudo; y las de las familias Pholcidae y Theridiidae, cuya red es amorfa (Barnes, 1984; Wise, 1994). Sólo el 7% de las especies de arañas conocidas son constructoras de redes orbiculares, siendo la familia Araneidae la de mayor riqueza específica y cuyos miembros presentan el mayor tamaño corporal (Coddington y Levi, 1991; Adams, 2000).

1.1.2. Hábitos. Las arañas están distribuidas en todo el mundo y se encuentran en casi todos los ambientes (Turnbull, 1973; Foelix, 1982). Esto se debe a que presentan una gran tolerancia para resistir condiciones ecológicas adversas, tales como sequías o heladas, por lo que es posible encontrarlas en desiertos muy áridos y cálidos, en montañas muy altas, en cuevas muy profundas, en ambientes subterráneos, en zonas de intermarea, en dunas, e incluso algunas especies han podido colonizar el medio acuático, así como las islas del Ártico (Foelix, 1982); sin embargo, son más abundantes en zonas que presentan un gran desarrollo de la vegetación (Turnbull, 1973). Riechert (1981) y Dean y Sterling (1990) sustentan que las arañas han podido colonizar todos esos ambientes gracias a la habilidad que tienen las arañas jóvenes o las de tamaño

pequeño para desplazarse en el aire a través del uso de sus hilos de seda. Adicionalmente, se ha sugerido que dicho éxito adaptativo también está asociado con el uso variado de la seda y con el empleo del veneno para capturar a sus presas (Jiménez, 1996).

La seda que producen las arañas es usada con diferentes propósitos. Uno de ellos es como material para construir redes para atrapar a sus presas (Venner *et al.*, 2000), las cuales pueden ser más pequeñas o de igual tamaño que las arañas, por lo que se sugiere que pueden consumir el 98% de las especies de presas que caen en su red (Turnbull, 1960; Castillo y Eberhard, 1983; Marc *et al.*, 1999). Debido a esto se les considera como uno de los grupos más importantes de depredadores de artrópodos epífitos (Turnbull, 1973; Foelix, 1982; Jiménez, 1996; Marc *et al.*, 1999; Halaj *et al.*, 2000), siendo los áfidos, los cicadélidos, los dípteros, las hormigas y los coleópteros, sus principales presas (Le Sar y Unzicker, 1978; Culin y Yeorgan, 1982; Foelix, 1982; Jiménez, 1996). Sin embargo, existen algunos grupos de insectos, como las avispas, las polillas y las orugas que usan defensas químicas para evitar ser comidos por las arañas (Foelix, 1982). Asimismo, varias especies de insectos tienen una visión aguda y son muy buenos voladores, por lo que pueden evitar ser atrapados por las redes volando a través de ellas, como es el caso de los lepidópteros de la Familia Sylphidae (Castillo y Eberhard, 1983).

1.1.3. Ciclo de vida. Foelix (1982) detalla el ciclo de vida de las arañas, según se expone a continuación. Las arañas presentan varias etapas de desarrollo: un periodo embriológico, uno preninfal y uno de ninfa-adulto. El periodo

embriológico comprende el desarrollo desde que el huevo es fecundado hasta que se forma la preninfa. El periodo preninfal es el primer estadio que se desarrolla del deutoovo, el cual da origen a la primera ninfa que sale del huevo. Las arañas adquieren ciertas características morfológicas típicas de los adultos, pero todavía se encuentran en un estado incompleto, por lo que son incapaces de alimentarse por sí mismas, obteniendo todos sus nutrimentos de la yema del huevo. En este periodo se pueden llevar a cabo dos o tres mudas antes de la aparición de las primeras ninfas. En el siguiente periodo, de ninfa-adulto ya se encuentran todos los órganos desarrollados, por lo que en esta etapa las arañas ya son autosuficientes en cuanto a búsqueda de comida se refiere. En esta etapa se pueden presentar de cinco a diez estadios ninfales, de modo que las ninfas de distintos estadios difieren en el tamaño corporal. La última muda marca la transición hacia la madurez sexual y es el comienzo de la vida adulta. Durante el crecimiento, el tamaño del prosoma y la longitud corporal sólo se incrementan durante los procesos de mudas, aunque también pueden cambiar las proporciones del cuerpo y algunas características de los órganos sensoriales, tales como el número y el grado de desarrollo de las sedas sensoriales.

En la mayoría de especies de arañas que construyen redes orbiculares sólo las hembras construyen redes cuando es la época de apareo (Adams, 2000) lo cual se debe a que los machos son más pequeños que las hembras por lo cual viven menos tiempo que éstas (Foelix, 1982). Sin embargo, se ha observado que cuando los machos son más grandes que las hembras, estos se colocan en el centro de la red y se alimentan de las presas que atrapa la hembra (como es el

caso de las arañas del género *Nephila*), en cambio, si los machos son más pequeños que las hembras, éstos se ubican en un extremo de la red y se alimentan de presas pequeñas que son interceptadas en la red (Schneider y Lubin, 1998).

La disponibilidad del alimento puede afectar la duración del intervalo entre mudas, la ganancia en peso y el tiempo en que se alcanza la madurez sexual (Gunnarsson y Johnsson, 1990; Higgins, 1993, 2000; Henschel y Lubin, 1997). Se sabe por ejemplo, que la longitud de las arañas está relacionada directamente con el tamaño de las presas que consumen (Wisnizwska y Prokopy, 1997). Asimismo, las arañas requieren almacenar un peso mínimo necesario para mudar al siguiente estadio (Foelíx, 1982; Higgins, 1993), así como para alcanzar la madurez sexual (Higgins, 2000). Sin embargo, muchas especies de arañas tienen un número flexible de mudas, por lo cual pueden madurar tempranamente obteniendo un tamaño pequeño, o pueden continuar en un mismo estadio ninfal y tener un gran tamaño (Higgins, 2000; Higgins y Rankin, 2001).

En general, los machos maduran antes que las hembras, lo cual incrementa el tiempo que pueden invertir en la búsqueda de hembras y el número de apareamientos (Schneider, 1997). El apareo con hembras vírgenes aumenta el éxito reproductivo de los machos, debido a que el esperma del primer macho tiene prioridad en la fecundación de los óvulos, sin embargo hay veces que las hembras tardías buscan aparearse, encontrando sólo machos infértiles o viejos (Higgins, 2000). Algunas hembras ovipositan 20 días después de su última

muda, haciéndolo en presencia de los machos quienes buscan aparearse de nuevo con ellas (Higgins, 2000).

1.1.4. Alimentación. El éxito de forrajeo de las arañas que construyen redes orbiculares depende de la frecuencia con la que las presas son interceptadas, de la eficiencia de las arañas para construir redes y de la eficiencia que tenga la araña para capturarlas (Chmiel *et al.*, 2000). La selectividad de las arañas depende de la disponibilidad de las presas así como de la relación entre el tamaño de la araña y el de la presa (Toft y Wise, 1999; Watanabe 2000). Asimismo, se ha encontrado que altos niveles de hambre provocan (1) un incremento en la movilidad de las arañas, (2) una reducción en la selectividad de las presas que induce a las arañas a alimentarse de organismos de pequeña talla, (3) la reducción del tiempo de residencia en un hábitat, (4) la reducción del tamaño de las redes y (5) el incremento en la tensión de los radios (Pearson, 1999; Venner *et al.*, 2000; Watanabe, 2000).

Las arañas forrajean en hábitats que les ofrecen: una adecuada cantidad (*i.e.*, densidad) y calidad (*i.e.*, características nutritivas) de presas, un bajo riesgo de depredación, un microclima adecuado y sitios de anclaje para las redes (Blackedge y Wenzel, 1999; Venner *et al.*, 2000).

La cantidad y la calidad del alimento tienen un efecto positivo sobre la fecundidad de las hembras, la edad reproductiva, el número y el tamaño de los huevos, y en la sobrevivencia de las arañas y de las crías (Wise, 1975; Riechert y Tracy 1975; Venner *et al.*, 2000), así como sobre el número de cópulas que

llegan a tener los machos (Elgar y Fahey, 1996; Schneider, 1997; Schneider y Lubin, 1998).

1.2. Importancia ecológica de las arañas

Las arañas son organismos carnívoros importantes en los ecosistemas terrestres, en términos de biomasa, flujo de energía y número de especies (Wise, 1975). La abundancia promedio anual de arañas en ambientes cultivados en Estados Unidos varía de 50 a 150 ind. m⁻², aunque se han llegado a registrar también en cultivos de Estados Unidos hasta 1000 ind. m⁻² (Marc *et al.*, 1999). En la fauna del suelo del bosque tropical de Panamá se ha encontrado una densidad de 65 arañas m⁻² (Gertsch y Riechert 1976), mientras que en pastizales de Inglaterra se encontraron 842 arañas m⁻² y en campos abandonados 500 arañas m⁻² (Turnbull, 1973). Debido a su gran abundancia, las arañas pueden actuar como agentes estabilizadores de las poblaciones de insectos, por lo que pueden ser un factor de regulación en los ecosistemas que habitan (Turnbull, 1973).

Se ha comprobado que las arañas tienen un efecto profundo en las cadenas tróficas, el cual puede propagarse a la red alimenticia y tener efectos directos e indirectos en los niveles tróficos inferiores (Carter y Rypstra, 1995; Marc *et al.*, 1999). Por esto, si se mantiene una densidad de arañas alta de manera constante, las arañas pueden regular la actividad de los insectos herbívoros reduciendo su abundancia e inhibiendo su comportamiento de forrajeo, lo cual tiene un efecto positivo sobre el primer eslabón de la cadena, al

incrementar la productividad primaria (Carter y Rypstra, 1995; Chase, 1996; Schmitz *et al.*, 1997). Se ha encontrado, por ejemplo, que el daño foliar es reducido en áreas donde la densidad de arañas es muy alta (Carter y Rypstra, 1995; Marc *et al.*, 1999).

Se ha sugerido que las arañas constituyen un excelente grupo para limitar la incidencia de plagas de insectos, tanto en cultivos de temporales como en huertos (Mansour *et al.*, 1983; Ibarra y López, 1993), lo que ha permitido reducir el uso de pesticidas y los costos de los cultivos (Trunbull, 1973; Jiménez, 1996). En México, por ejemplo, se ha evaluado la potencialidad de la aracnofauna como agente de control biológico en zonas cafetaleras en Chiapas (Ibarra y López, 1993) y en huertos de cítricos en Nuevo León (Rodríguez y Contreras, 1983), obteniendo una reducción en las poblaciones de insectos considerados como plagas. Sin embargo, aún son pocos los trabajos que se desarrollan en la materia.

Las arañas son muy sensibles a los pesticidas (Marc *et al.*, 1999), por lo que su uso induce el incremento poblacional de algunas especies de plagas, debido al decremento de la diversidad y densidad de arañas (Wisniewska y Prokopy, 1997), lo que conlleva a una reducción en las presiones de depredación, favoreciendo la explosión poblacional de insectos plaga (Trunbull, 1973; Marc *et al.*, 1999). Cuando se efectúan rocíos de insecticida éste se adhiere a la red, por lo que el consumo diario de la seda con la que las arañas construyen su red hace que se acumule en sus tejidos grandes cantidades de sustancias químicas (Marc *et al.*, 1999). Por lo anterior, el mantenimiento de una

densidad y diversidad alta de arañas es importante en la integración del control de plagas, aun más, considerando que las arañas son capaces de incrementar su reproducción y exhibir comportamiento agregacional cuando las plagas aparecen (Marc *et al.*, 1999).

Durante mucho tiempo las arañas han sido temidas por la toxicidad de su veneno, sin embargo son pocas las especies peligrosas para el hombre, pues sólo 38 de 3,450 géneros que existen en el mundo han causado algún tipo de envenenamiento (Turnbull, 1973; Russell, 1987). De éstos, 20 géneros se encuentran en México, siendo la especie *Latrodectus mactans* la más temida, ya que su mordedura es muy dolorosa y el efecto de su veneno en ocasiones es mortal (Jiménez, 1996).

1.3. Selección del hábitat

Las arañas son muy selectivas al escoger un hábitat, en particular, para la construcción de sus redes (Lowrie, 1987; Haskins y Shadoy, 1986; Bargussen *et al.*, 1997), ya que su crecimiento, sobrevivencia y éxito reproductivo dependen del lugar que seleccionan (Riechert y Gillespie, 1986; Leclerc, 1991; Yañez y Floater, 2000), así como del diseño de su red (Olive, 1982; Castillo y Eberhard, 1983).

Para las arañas que construyen redes, la elaboración de las mismas y la selección del sitio constituye un proceso costoso debido a la gran cantidad de energía que es invertida, sobre todo si los individuos tienen que abandonar sus redes y reconstruirlas después (Biere y Uetz, 1981). Por ello, es de vital

importancia para las arañas seleccionar un hábitat apropiado, el cual debe proveerles suficientes presas y darles protección contra sus depredadores (Riechert y Tracy 1975; Wise, 1975, 1979; Janetos, 1980, 1982a, b; Olive, 1980, 1981a,b, 1982; Riechert y Gillespie, 1986; Shear, 1986; Chmiel *et al.*, 2000). Un buen hábitat debe proveer de energía suficiente para la captura de las presas y para producir seda (Adams, 2000). Por lo anterior, se considera una adecuada selección del sitio de red cuando el balance de beneficios y costos es positivo para la araña (Biere y Uetz, 1981).

- En general, los factores que determinan la selección del hábitat para la construcción de la red son: (a) factores intrínsecos, como el tamaño y el estado nutricional de la araña (Krink y Vollrath, 2000); (b) los recursos, como la estructura de la vegetación (altura, diversidad y densidad) y la disponibilidad de presas; (c) las interacciones, como la competencia y la depredación (Riechert y Tracy, 1975; Chacon y Eberhard, 1980; Marc *et al.*, 1999; Wheeler *et al.*, 2000; Krink y Vollrath, 2000; Venner *et al.*, 2000); y (d) las condiciones microclimáticas, como la exposición al viento, la humedad, la temperatura, la intensidad de luz y la radiación solar (Riechert y Tracy, 1975; Biere y Uetz, 1981; Riechert y Gillespie, 1986; Humphreys, 1991; Krink y Vollrath, 2000; Wheeler *et al.*, 2000; Yañez y Floater, 2000).

1.3.1. Condiciones microclimáticas. Tanaka (1991) registró que en hábitats abiertos las arañas reducen sus actividades de forrajeo al mediodía para evitar el estrés por el calor. La topografía del suelo y la hojarasca pueden proveer cierta protección contra los rayos solares, permitiendo así una temperatura corporal

adecuada para la araña (Riechert y Tracy, 1975). Por otro lado, Wise (1975) encontró que la temperatura y la humedad afectan la sobrevivencia y el desarrollo de *Linyphia marginata*. Por su parte, las arañas de la especie *Agelenopsis aperta* eligen los sitios de construcción de la red con base en las propiedades térmicas del sitio (Riechert, 1981). En tanto que Lubin *et al.* (1991, 1993) encontraron que *Latrodectus revivensis* cambia el sitio de construcción de la red en función de su régimen térmico. Bargussen *et al.* (1997), por su parte, encontraron que *Achaearenea tepidariorum* optimiza la construcción de su red en un ambiente térmico favorable, en tanto que Henschel y Lubin (1997) encontraron que la estructura del hábitat, la temperatura y el viento determinan la selección del hábitat de *Seothyra henscheli*.

1.3.2. Recursos. Es importante que el ambiente provea de suficientes sitios donde se adhieran las redes, así como de espacios suficientemente abiertos para su construcción, los cuales deben ser verticales para las redes de tipo orbicular, u horizontales para las redes en forma de "sábanas" (Foelix, 1982).

Morse (1999) encontró que las hembras adultas de *Misumena vatia* seleccionan los sitios de construcción de la red con base en la frecuencia relativa de sus presas. Por su parte, las arañas de las especies *Agelenopsis aperta* (Riechert, 1981), *Neoscona crucifera* (Adams, 2000) y *Seothyra henscheli* (Henschel y Lubin, 1997) eligen los sitios de construcción de la red con base en la disponibilidad de las presas.

1.3.3. Interacciones. Se ha encontrado que si las poblaciones de arañas son grandes y los recursos son limitados, la competencia intra e interespecífica

excluye a las arañas menos competitivas y las fuerza a seleccionar sitios menos apropiados (Riechert y Gillespie, 1986). Debido a esto, las arañas de sitios poco favorables tienden a construir redes pequeñas, por lo que obtienen una masa corporal y una adecuación bajas (Henschel y Lubin, 1997).

Considerando que la abundancia de las arañas es afectada por los depredadores (Spiller, 1984; Wise, 1994), es posible sugerir que un mecanismo por el cual se puede presentar este fenómeno es debido a que las arañas pueden evadir hábitats con alta densidad de depredadores.

1.4. Construcción de la red

Las arañas invierten gran cantidad de energía en la elaboración de sus redes (Biere y Uetz, 1981), ya que para construir el orbículo de la red se requiere de una gran cantidad de recursos (Higgins, 1995). Se ha registrado que los hilos adhesivos son menos costosos que los hilos cribelares (Opell, 1997) y que las arañas de redes orbiculares grandes construyen sus redes sólo una vez al día, ya que esto requiere una gran inversión de energía; en cambio, las arañas pequeñas que construyen redes frágiles, pueden reconstruirlas más de cinco veces durante un periodo del forrajeo (Chmiel *et al.*, 2000).

Las redes proporcionan a las arañas información sobre las presas que son interceptadas en la red debido a las vibraciones que producen al momento del impacto, las cuales dependen de la tensión ejercida en los radios (Watanabe, 2000).

La probabilidad de que una araña de red orbicular cambie su sitio de construcción de la red se incrementa en función de la diferencia del número promedio de presas capturadas en todos los sitios de forrajeo y por el número promedio de presas que requiere la araña por día (Caraco y Gillespie, 1986). Debido a esto, el costo para reubicar sus redes incluye la inversión de seda en un nuevo sitio y el riesgo de que las arañas sean depredadas cuando estén en tránsito (Chmiel *et al.*, 2000).

1.5. Arquitectura de la red

La eficiencia de captura de cierto tipo de presas en una red puede estar determinada por las características que tenga la red, tales como su orientación, su inclinación, su apariencia, su fuerza, su elasticidad, la distancia entre los hilos de captura y el área que ocupe (Chacon y Eberhard, 1980; Opell, 1997; Venner *et al.*, 2000). Por ejemplo, las redes con espirales densas y de gran diámetro pueden atrapar presas saltadoras como los chapulines, mientras que redes de hilos fuertes y pegajosos pueden atrapar insectos alados de escape rápido, como los dípteros (Olive, 1982). De igual forma, los insectos voladores caen más frecuentemente en las redes verticales, en tanto que las redes horizontales permiten la captura de una mayor cantidad de organismos saltadores (Chacon y Eberhard, 1980).

Algunas veces las arañas cambian la estructura de su red, debido a la variación en el nivel energético asociado al costo y al beneficio de construcción de la red y de la satisfacción alimentaria (Olive, 1982; Venner *et al.*, 2000). Estos

cambios pueden ocurrir moviendo el soporte o la dirección de los hilos o moviendo la red a corta distancia de donde se genera algún daño (Chmiel *et al.*, 2000).

Biere y Uetz (1981) encontraron que *Micrathena gracilis* orienta sus redes de manera que pueda regular su temperatura, presentando una orientación preferencial este-oeste que le permite reducir su temperatura durante la estación cálida, en tanto que, en la estación fría, ésta araña orienta sus redes norte-sur para incrementar su temperatura corporal. Por último, Krink y Vollrath (2000) encontraron que *Araneus diadematus* ajustaba la forma de la red en espacios angostos.

1.6. Patrón de distribución espacial y territorialidad de las arañas

Existen tres patrones de distribución espacial: (a) la distribución *aleatoria*, la cual se presenta cuando la probabilidad de que un individuo ocupe cualquier punto del espacio sea la misma; (b) la distribución *regular (uniforme u homogénea)*, que se presenta cuando cada individuo muestra una tendencia a evitar a todos los demás individuos, de modo que los individuos se encuentran más homogéneamente repartidos en el espacio; y por último, (c) la distribución *agregada (contagiosa, agrupada o subdispersa)* que se presenta cuando los individuos tienden a ser atraídos hacia determinadas partes del ambiente, de modo que los individuos se encuentran más juntos entre sí (Begon *et al.*, 1999).

El patrón de distribución espacial de las poblaciones de arañas depende de diversos factores los cuales evitan que sea aleatoria. Estos factores pueden

ser de naturaleza abiótica, como la temperatura, la humedad y la velocidad y dirección del viento, y de naturaleza biótica, como el tipo de vegetación que esté presente en el hábitat de las arañas, además de la competencia y la depredación (Riechert y Gillespie, 1986). Asimismo, el patrón de distribución puede estar determinado por la cantidad de recursos (alimento y sitios de construcción de las redes), por la disponibilidad de refugios contra enemigos, así como por las condiciones climáticas extremas (Shear, 1986; Henschel y Lubin, 1997). En algunas especies, como la tarántula *Brachypelma klaasi*, los individuos se mantienen en áreas que ofrecen una alta abundancia de presas, lo cual promueve un patrón de distribución espacial agregado (Yañez y Floater, 2000). Este patrón es facilitado, además, debido a que ciertas arañas, como las tarántulas, tienen una capacidad de dispersión limitada, de modo que las crías que emergen del mismo ovisaco no se dispersan ampliamente (Yañez y Floater, 2000).

El comportamiento territorial de las arañas puede limitar a sus poblaciones y también puede ser una adaptación como respuesta a la necesidad de energía inmediata (Foelix, 1982). En este sentido, algunos individuos pueden ajustar el tamaño de su territorio de acuerdo a cambios en la disponibilidad de presas y en la densidad de arañas (Riechert, 1981). De esta forma, se considera que las redes son el territorio de las arañas, donde se defienden de los invasores (Foelix, 1982).

1.7. La Reserva del Pedregal y *Neoscona oxacensis*

La Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA), ubicada al SE de la Ciudad de México, se caracteriza por su vegetación de matorral xerófilo (Rzedowski, 1978) y por su heterogeneidad espacial, la cual puede deberse a la tasa de acumulación diferencial del suelo en sitios con diferente topografía (planos y abruptos) (Cano-Santana, 1994a,b). Debido a esto, la vegetación que está presente en los dos tipos de sitio es diferente. Se presenta una vegetación arbórea abierta en sitios planos [donde dominan *Muhlenbergia robusta* (Gramineae) y *Dahlia coccinea* (Compositae)], ya que éstos tienen un suelo somero; en cambio, se presenta una vegetación arbórea cerrada en sitios abruptos [donde domina *Buddleia cordata* (Loganiaceae)], debido a que en estos sitios el suelo es más profundo (Cano-Santana, 1994a,b). En este trabajo a estos tipos de sitio se les denominará sitios *abiertos conservados* y sitios *cerrados conservados*, respectivamente. Otro tipo de sitios que presenta la REPSA, que se denominarán *de borde* o *abiertos perturbados*, se desarrollan en los bordes de los caminos que la cruzan, donde existen sustratos de origen humano asociados a tiraderos abandonados de cascajo y basura (Z. Cano-Santana, com. pers.) en los que se desarrolla una vegetación herbácea dominada por el pasto introducido *Pennisetum clandestinum*.

Neoscona oxacensis (Keyserling) es un araneido que construye redes de tipo orbicular y que en la temporada de lluvias presenta una densidad poblacional elevada en la REPSA (Ibarra, 1979; Ríos-Casanova, 1993), por lo que puede ser considerada como un elemento regulador de las poblaciones de

insectos. Uno de los principales recursos alimenticios que tienen estas arañas lo constituye el ortóptero *Sphenarium purpurascens* (Cano-Santana, 1994a), cuya población constituye más de 95% de la biomasa de artrópodos epífitos de la REPSA (Ríos-Casanova, 1993).

Es necesario realizar investigaciones acerca de la influencia que pueden ejercer las arañas sobre las poblaciones de insectos de una comunidad, ya que son muy importantes en la regulación de los ecosistemas. Por lo anterior, es de interés conocer la biología de *N. oaxacensis* para conocer su ciclo de vida, cómo es su crecimiento, de qué se alimenta, cómo se alimenta, cómo selecciona su hábitat, cuál es su conducta de apareo, así como la importancia que tiene al interior de la comunidad de arañas y el impacto que tiene en la regulación del ortóptero *S. purpurascens* y de otros insectos de la REPSA. Todo esto con el fin de establecer a mediano plazo un trabajo experimental sobre el efecto que tiene esta especie sobre las poblaciones de insectos y la vegetación, así como sobre el flujo de la energía que ocurre a través de esta población de arañas.

II. OBJETIVOS E HIPÓTESIS

El objetivo general de este trabajo es conocer algunos de los aspectos más importantes de la ecología e historia natural de la araña *Neoscona oaxacensis* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA); en particular, sobre su descripción poblacional y los factores que determinan la selección de su hábitat.

Por otro lado, los objetivos particulares de este trabajo son los siguientes:

1. Conocer los patrones de crecimiento, desarrollo, comportamiento y de apareamiento de *N. oaxacensis*.
2. Conocer el efecto del hábitat sobre el patrón de construcción de las redes de *N. oaxacensis*.
3. Determinar el efecto de la variación espacial en la topografía y en el tipo de vegetación sobre la densidad de *N. oaxacensis*.
4. Conocer el patrón de distribución espacial de esta especie.
5. Conocer las tasas de depredación y la composición de la dieta, así como el patrón diurno de forrajeo de *N. oaxacensis*.
6. Conocer como varía el tamaño corporal de *N. oaxacensis* en función del hábitat.
7. Corroborar el valor de importancia de esta especie al interior de la comunidad de arañas de la REPSA.
8. Conocer la fenología de la comunidad de arañas de la REPSA en la temporada de lluvias.
9. Determinar el efecto de la variación espacial en la estructura de la comunidad de arañas de la REPSA.

Las hipótesis propuestas para este trabajo son las siguientes:

1. Se espera encontrar mayor densidad de arañas en sitios abiertos, debido a que en éste posiblemente hay una mayor cantidad de presas (Rios-Casanova, 1993).
2. La presa principal de *N. oaxacensis* es el ortóptero *Sphenarium purpurascens*, debido a que es uno de los artrópodos epífitos más abundantes en la REPSA (Rios-Casanova, 1993).
3. El patrón de distribución espacial de las arañas de esta especie se espera que sea agregado debido a la probable distribución en parches de los hábitats adecuados, tal como se ha encontrado en otros artrópodos, como el chapulín *Sphenarium purpurascens* (Castellanos-Vargas, 2001) y la tarántula *Brachypelma klaasi* (Yañez y Floater, 2000).
4. La estructura de la comunidad de arañas cambiará entre sitios (abiertos y cerrados) debido a la variación de las condiciones microclimáticas que se presentan en cada uno de ellos (ver Martínez, 2001).
5. El pasto *P. clandestinum* es muy nutritivo (ver referencias en Castellanos-Vargas, 2001) por lo que la cantidad de presas que puede haber en estos sitios será mayor que en los sitios planos conservados del interior de la REPSA, donde dominan *M. robusta* y *D. coccinea*. Debido a esto, se espera que *N. oaxacensis* presente un tamaño corporal mayor en sitios de borde con *P. clandestinum* que en los sitios planos del interior.

6. Se espera que *N. oaxacensis* se alimente principalmente del chapulín *S. purpuranscens*. Debido a esto, se espera que *N. oaxacensis* construya redes predominantemente horizontales (Chacon y Eberhard, 1980).

III. SITIO DE ESTUDIO

3.1. Localización

El Pedregal de San Ángel se encuentra ubicado al SW del Valle de México (Fig. 3.1.). Por el sur colinda con el cerro del Ajusco, en su límite oeste se encuentra la Sierra de las Cruces y en sus bordes NE se encuentran zonas urbanas. Sus límites altitudinales corresponden a los 2250 m en la parte inferior y 3100 m en la parte superior (Alvarez *et al.*, 1982). Se caracteriza por presentar una capa de lava gruesa, producto de la erupción del volcán Xitle y conos adyacentes ocurrida hace aproximadamente 2000 años (Lenz, 1996; Cano-Santana y Meave, 1996). Se encuentra ubicada en la mitad meridional de la República Mexicana, entre los 19°20'33" y 19°13'45" N y 99°08'26" y 99°14'37" W (Barrera, 1991), donde confluyen dos zonas biogeográficas, la Neártica y la Neotropical (Alvarez *et al.*, 1982). El derrame volcánico original ocupaba 80 km², el cual abarcaba desde las faldas del cerro del Ajusco, donde se establecieron asociaciones de bosque de pino y encino, hasta matorrales de *Senecio praecox* que llegaban hasta la hoy avenida Miguel Ángel de Quevedo, pero el crecimiento de la población humana provocó que actualmente permanezcan sólo pequeños fragmentos de vegetación natural (Rojo, 1994). En 1983 se publicó un acuerdo de creación de la zona ecológica, conocida como Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA), dentro del perímetro de la Universidad Nacional Autónoma de México quedando protegidas 124 ha, bajo la responsabilidad de la Coordinación de la Investigación Científica (Rojo, 1994). En 1990 se incrementó a 146.8 ha y se publicó un acuerdo para definir los nuevos límites de la REPSA (Rojo, 1994;

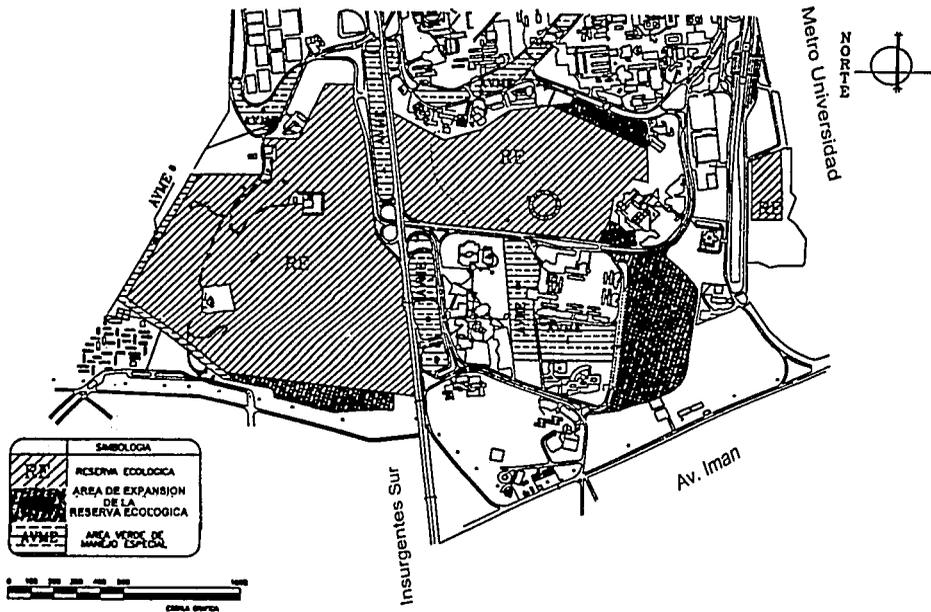


Figura 3.1 Mapa de la Reserva Ecológica "El Pedregal de San Ángel" (Modificado de UNAM, 1997).

Carrillo, 1995). El último cambio del área de la REPSA se realizó en diciembre de 1996, cuando se reordenó e incrementó esta área 176 ha (UNAM, 1997).

3.2. Suelo y Topografía

El sustrato del Pedregal de San Ángel es espacialmente heterogéneo, el origen de esta variabilidad proviene de la topografía del sustrato (Cano-Santana, 1994a,b). Las lavas del Xitle formaron grietas de diferentes profundidades y en algunos sitios promontorios rocosos. La lava formó hondonadas poco profundas y zonas planas de roca dura; por lo que la acumulación de suelo es desigual en todos los sitios. Se sugiere que la tasa de acumulación del suelo es más rápida en las grietas y hoyos, ya que ahí se acumulan las partículas de polvo y arena (Cano-Santana, 1994a,b). La acumulación del suelo es un factor que determina la velocidad de sucesión de la vegetación, por lo que las grietas y hoyos son los que suelen presentar un estrato arbóreo bien desarrollado (Cano-Santana, 1994a,b). La textura del suelo es arenosa-limosa, el suelo es moderadamente ácido, con una cantidad de materia orgánica elevada; abunda el potasio y el calcio, y en menor proporción el nitrógeno y el fósforo (Schmitter, 1994).

3.3. Clima

El área de la REPSA presenta un clima templado, sin una estación fría pronunciada propia de las planicies altas de las regiones tropicales y subtropicales. La temperatura máxima corresponde al mes de mayo (33°C) y la mínima a enero (-6.9°C) (Rzedowski, 1954), la temperatura media anual es de

15.5°C con variaciones extremas que van desde -6°C hasta 34.6°C (Valiente-Banuet y De Luna, 1990).

La distribución de la precipitación es muy desigual, por lo que presenta una estación seca de noviembre a mayo y una estación de lluvias de junio a octubre (Rzedowski, 1954). En general, se considera que la humedad absoluta del aire es baja, mientras que la humedad relativa presenta variaciones diurnas que dependen de la temperatura (Rzedowski, 1954). La fuerte radiación y la escasa humedad del aire originan una alta transpiración de las plantas y una rápida evaporación del agua. Los vientos dominantes son del NNW, aunque los más fuertes provienen del NE (Rzedowski, 1954).

3.4. Vegetación y Flora

La topografía tan heterogénea del Pedregal de San Ángel permite la existencia de diversos mesoambientes, los cuales han sido ideales para el establecimiento de una gran cantidad de especies vegetales con diferentes requerimientos ambientales por lo que conforman una flora muy variada (Alvarez *et al.*, 1994).

La REPSA está ubicada en una comunidad cuyo tipo de vegetación es un matorral xerófilo y ha sido considerada como una zona de riqueza florística alta, la cual está constituida predominantemente por un estrato herbáceo bien desarrollado integrado principalmente por *Muhlenbergia robusta* y *Dahlia coccinea*, uno arbustivo ligeramente menos importante en el que la especie que predomina es *Verbesina virgata* y pocos elementos arbóreos, como *Buddleia cordata* (Rzedowski, 1978; Cano-Santana, 1994b).

Rzedowski (1954) afirma que la REPSA posiblemente se encuentra ocupando una etapa sucesional intermedia entre comunidades pioneras de helechos xerofíticos y posibles comunidades dominadas por *Schinus mole* o *Quercus rugosa*, entre otras. Subraya que este punto en la etapa sucesional se demuestra por especies características de primeras etapas sucesionales como *Wigandia urens*, *Dodonaea viscosa* y *Phytolacca iccosandra*, entre otras.

IV. ESPECIE DE ESTUDIO

4.1. Descripción morfológica

La diagnosis de *Neoscona oaxacensis* se encuentra en Ibarra (1979), según se expone a continuación. Presenta un caparazón amarillo con tres franjas pardo canelas longitudinales. Su esternón es negro con una línea longitudinal amarilla; el labio, los enditos y los quelíceros son de color pardo canela oscuro, y los márgenes distales del labio e internos de los enditos son amarillos; la parte basal de la cara anterior de los quelíceros es más clara que el resto; los pedipalpos son amarillos con un anillo negro en el extremo distal de las patelas, las tibia y los tarsos presentan puntos negros en la base de las espinas más grandes; las coxas, los trocánteres y los fémures de sus patas son de color pardo canela, con puntos negros en la base de las espinas más grandes; los artejos restantes son amarillos, con un anillo de color negro en cada extremo (proximal y distal) y otro medio en el metatarso, con puntos negros en la base de las espinas más grandes. El dorso del opistosoma tiene el área cardíaca amarilla, con algunas líneas delgadas transversas y longitudinales negras. Esta área está flanqueada por una serie de manchas blancas, de las cuales la media es alargada. Las hileras son negras. El opistosoma es oval y alargado, con una altura máxima cerca de su extremo anterior. El epiginio presenta un escapo en forma de lengua y dirigido hacia atrás, esclerosado y fusionado en su base (Fig. 4.1).

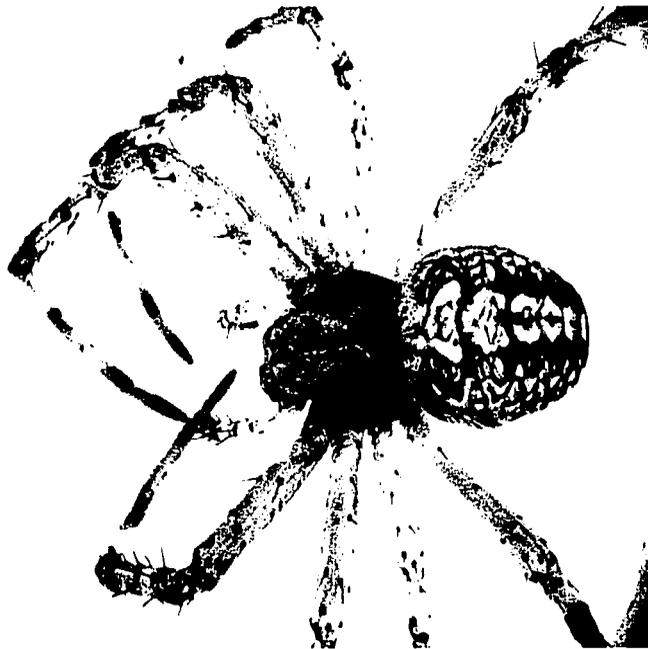


Figura 4.1. Viza dorsal de una ninfa de *Neoscona oaxacensis*

4.2. Distribución Geográfica

Neoscona oaxacensis se distribuye desde Estados Unidos a Perú, incluyendo Hawaii y las Islas Galápagos (Berman y Levi, 1971). En México se distribuye en Baja California, Chiapas, Chihuahua, Coahuila, Colima, Distrito Federal, Durango, Guanajuato, Guerrero, Hidalgo, Jalisco, Estado de México, Michoacán, Morelos, Nayarit, Nuevo León, Oaxaca, Puebla, San Luis Potosí, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, Tlaxcala, Veracruz y Yucatán (Ibarra, 1979).

V. MATERIALES Y METODOS

5.1. Descripción de los sitios de estudio

El presente estudio se llevó a cabo en tres tipos de ambientes de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA): sitios abiertos conservados, sitios cerrados conservados y sitios abiertos perturbados (ver Cap. 1.7). Los sitios abiertos y cerrados conservados se encuentran en el interior de la REPSA, lejos de los caminos. Los sitios abiertos conservados se desarrollan en lugares de topografía plana, donde no se presentan muchos elementos arbóreos. Los sitios cerrados conservados, por su parte, presentan una topografía accidentada con promontorios rocosos, hoyos y grietas profundas, y altas densidades de árboles de más de 2.5 m de altura, los cuales crean un ambiente sombreado. Finalmente, los sitios abiertos perturbados se desarrollan en los bordes de los caminos y tienen una topografía plana.

5.2. Variación espacial y temporal de la comunidad de arañas y de la población de *N. oaxacensis*

Para (a) determinar la variación espacial en la estructura de la comunidad de arañas, (b) conocer la fenología de la comunidad de arañas en la temporada de lluvias, (c) corroborar el valor de importancia de *N. oaxacensis* al interior de la comunidad de arañas de la REPSA, y (d) determinar el efecto de la variación espacial sobre la abundancia de *N. oaxacensis* en función de la heterogeneidad ambiental, se seleccionaron cinco sitios cerrados y cinco sitios abiertos de 300 m² aproximadamente en el interior de la REPSA, en los cuales se ubicaron seis

puntos de observación permanentes separados entre sí por al menos 10 m. Se realizaron siete muestreos quincenales del 1 de julio al 8 de noviembre de 1999. En cada uno de los puntos de observación permanentes se seleccionó una dirección al azar y hacia esta dirección se dieron cinco golpes de red a la vegetación, uno cada metro. Las arañas capturadas en la red se contaban, se identificaban y se liberaban, a menos de que un ejemplar fuera de una morfoespecie nueva, en cuyo caso, los ejemplares eran fijados en alcohol al 70%, para su posterior identificación. sin embargo, las ninfas no fueron identificadas.

Se comparó la abundancia total de arañas entre sitios mediante una prueba de t corrigiendo los datos como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1999). Para corroborar la estructura de la comunidad en ambos sitios se aplicó una prueba de χ^2 calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de siete (grupos taxonómicos) \times dos (tipos de sitio) (Zar, 1999). Para conocer la similitud existente entre las especies de arañas en los dos tipos de sitios se calcularon los índices de similitud de Sørensen (IS_S) y de Czekanowski (IS_C) en cada fecha (Southwood, 1978), de acuerdo con las siguientes ecuaciones

$$IS_S = 2C/A+B$$

donde C es el número de especie compartidas entre cada uno de los sitio, A es el número de especies en un sitio y B es el número de especies en el otro sitio.

$$IS_C = (2m_i) / \sum(a_i + b_i)$$

donde m_i es el valor mínimo del número de individuos de las especie compartida más abundante en ambos sitios, a_i es el número total de individuos en un sitio, y b_i es el número total de individuos en el otro sitio.

Asimismo, en cada fecha de muestreo se calculó el índice de diversidad de Shannon por sitio, usando la siguiente ecuación:

$$H' = -\sum_{i=1}^s p_i \log p_i,$$

donde s es la riqueza específica y p_i es la proporción de la abundancia de la especie i respecto a la abundancia de todas las especies. Se compararon los valores de H' entre sitios con una prueba de t modificada por Hutcheson (Zar, 1999).

5.3. Variación espacial de la densidad

Para estimar el papel que tiene la heterogeneidad espacial sobre la selección del hábitat y corroborar el efecto de la variación espacial sobre la densidad de *N. oaxacensis* en 2000 se seleccionaron tres sitios, de los que se mencionaron en 5.1 y a partir de los puntos de observación permanente ahí marcados, se localizaron tres cuadros al azar de 1 m² donde se colectaron las arañas con una red de golpeo, para ser contadas. Los cuadros se ubicaron en una dirección y distancia al azar del punto de estudio permanente a una vecindad de 5 m.

Para comparar la abundancia de arañas de la especie *N. oaxacensis* entre sitios en cada fecha de colecta, tanto de 1999 (ver 5.1) como de 2000, se aplicaron pruebas de t para muestras independientes con los datos transformados como $(x + 0.5)^{1/2}$ (Zar, 1999).

5.4. Arquitectura de las redes, distribución vertical y proporción sexual de *N. oaxacensis*

Para conocer (a) las preferencias de inclinación y orientación de construcción de redes, (b) el patrón de distribución vertical de redes, (c) la estructura de tamaños de las redes y de las arañas, y (d) la proporción sexual de la población de *N. oaxacensis*, se realizó un censo de 200 redes de arañas del 20 al 24 de septiembre de 1999, en una zona abierta perturbada cubierta por el pasto *P. clandestinum*. A cada araña que era encontrada sobre su red se le registró: el ancho del prosoma, el ancho del opistosoma, la longitud total del cuerpo y el sexo. Por su parte, a las redes se les midió: la altura del suelo al centro de la red, la inclinación de la misma, el diámetro mayor (d_1) y el diámetro perpendicular a éste (d_2). Para comparar las medidas de tamaño corporal y de las redes entre sexos se realizaron pruebas de t para muestras independientes (Zar, 1999).

Adicionalmente, se realizaron dos censos de arañas del 18 al 20 de octubre de 2000, tanto en la zona perturbada cubierta con *P. clandestinum* ($N=100$), como en sitio abierto conservado dominado por *M. robusta* y *D. coccinea* ($N=60$) registrando los mismos datos que en el censo de 1999, más los registros de orientación de la cara de la red en la que estaba la araña ubicada. En este caso, para comparar los tamaños de las arañas y de las redes entre sexos y entre sitios se realizaron ANdeVA de dos vías y cuando se encontraban efectos significativos se aplicaron pruebas de Tukey (Zar, 1999). Asimismo, se determinaron las diferencias entre sitios en la orientación y en la inclinación de

las redes con pruebas de χ^2 , calculando las frecuencias esperadas con una tabla de contingencia de cuatro (orientaciones) \times dos (tipos de sitio) (Zar, 1999).

El área de las redes (A) se calculó con la siguiente fórmula:

$$A = \pi ((d_1 + d_2) / 4)^2$$

5.5. Patrón de distribución espacial

Para determinar el patrón de distribución espacial de las redes de *N. oaxacensis* y conocer la variación temporal de la densidad de arañas de esta especie, se realizaron cuatro censos quincenales entre el 13 de septiembre y el 8 de noviembre de 1999. En dos sitios permanentes de $10 \times 10 \text{ m}^2$ con alta densidad de redes de arañas adultas en sitios abiertos perturbados dominados por *P. clandestinum*. Las arañas se mapearon en papel y se determinó su densidad en subcuadros de $2 \times 2 \text{ m}^2$. Con estos datos se calculó el cociente varianza/media y se determinó el patrón de distribución espacial de las arañas ajustando una distribución de Poisson (Zar, 1999). Además, se calculó la proporción sexual como No. de machos / No. de hembras y se aplicó para cada fecha una prueba de χ^2 para determinar si ésta variaba significativamente de 1 (Zar, 1999).

5.6. Crecimiento, desarrollo y conducta de apareamiento

Para conocer la tasa de crecimiento y desarrollo de *N. oaxacensis* en julio de 2000 se colectaron ocho arañas juveniles en la REPSA. Cada una de las arañas colectadas se colocó en vitrinas de $40 \times 40 \times 20 \text{ cm}^3$ con algunas ramas de la

vegetación del Pedregal y un algodón con agua y se les alimentó *ad libitum* con chapulines de la especie *S. purpurascens*. Cada siete días se registró el ancho del prosoma, el ancho del opistosoma, la longitud total del cuerpo y la presencia de exuvias. Cuando las arañas maduraron sexualmente se colocó un macho y una hembra en una vitrina para observar la conducta de apareamiento.

5.7. Tasa de crecimiento en campo

Para estimar la tasa de crecimiento de *N. oaxacensis* en el campo se realizaron nueve muestreos quincenales de arañas, del 28 de junio al 15 de noviembre del 2000. Para ello, en cada muestreo se colectaban 30 arañas en la REPSA y a cada una se le medía el ancho del prosoma, el ancho del opistosoma y la longitud total del cuerpo de la araña y, a partir del 5 de septiembre, fecha en la que se diferenciaron los machos, se registró el sexo de las arañas. En cada caso, se llevaban diez arañas al laboratorio en donde se pesaban en fresco, se sacrificaban con acetato de etilo, y se secaban en un horno a 60°C hasta peso constante. Con los datos de cada una de las medidas (peso fresco, ancho del prosoma, ancho del opistosoma y longitud corporal) se realizaron análisis de regresión lineal y logarítmica para predecir el peso seco.

5.8. Tasa de depredación y composición de la dieta

Para conocer la tasa de depredación y la composición de la dieta de *N. oaxacensis*, así como para conocer su patrón diurno de forrajeo, se observaron las presas sujetas a captura en 20 redes en 1999 (23 de septiembre de 1999: de

07:15 a 17:15 h) y en diez redes en 2000 (12 de octubre de 2000: 08:45 a 19:45 h) (en todos los casos, hora solar local). Cada hora se registraron los organismos nuevos que caían en cada red y que eran atacados.

VI. RESULTADOS

6.1. Estructura de la comunidad de arañas

La abundancia de arañas varió de $6.8 \pm e.e. 1.16$ a 0.8 ± 0.37 arañas en 30 golpes de red, entre el 1 de agosto y el 8 de noviembre de 1999 (Fig. 6.1). En general, la abundancia de arañas se fue reduciendo conforme avanzaba la temporada. Asimismo, en ninguna fecha se encontraron diferencias significativas en la abundancia de arañas epífitas entre tipos de sitio (abierto vs. cerrado) (Cuadro 6.1).

El patrón de variación temporal de la riqueza específica de arañas no difirió significativamente entre tipos de sitio ($\chi^2 = 9.384$, $gl = 6$, $P > 0.05$; Fig. 6.2). Los valores de riqueza específica acumulados de ambos tipos de sitio se fueron reduciendo conforme avanzó la temporada, alcanzando un valor máximo de 12 especies el 1 de agosto y un valor mínimo de 5 especies el 8 de noviembre de 1999.

Considerando la composición de especies global anual, la estructura de la comunidad no difirió significativamente entre tipos de sitio ($\chi^2 = 17.027$, $gl = 6$, $P > 0.05$). Las especies más importantes por su abundancia relativa fueron en orden decreciente *N. oaxacensis* (18%), *Misumenops* sp. (17%), *Peucetia viridans* (11%) y *Tetragnatha orizaba* (11%) (Fig. 6.3).

El comportamiento fenológico de la comunidad de arañas se señala en la Fig. 6.4. *Misumenops* sp. fue la especie más abundante entre el 1 y el 15 de agosto (representando el 32% y 30% de los individuos colectados,

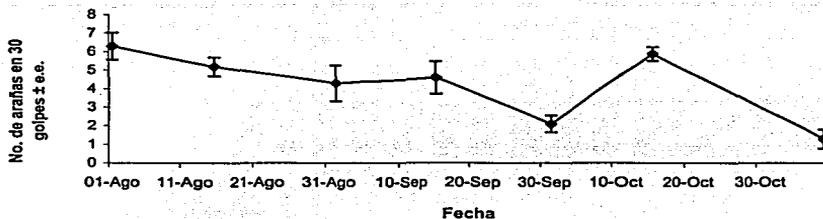


Figura 6.1. Abundancia de arañas epífitas en 10 sitios de estudio permanente en la Reserva del Pedregal de San Ángel (REPSA) a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. Datos acumulados de sitios cerrados y abiertos. No se encontraron diferencias en ninguna fecha entre sitios (Cuadro 6.1).

Cuadro 6.1 Abundancia de arañas epífitas (\pm e.e.) en sitios cerrados y abiertos de la REPSA a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. En todos los casos $gl=106$; n.s. = no significativo con $P>0.05$, $N_{sitios}=5$.

Fecha	Abundancia (No. en 30 golpes)		<i>t</i>	<i>P</i>
	Cerrado	Abierto		
01-Ago	6.8 ± 1.16	5.8 ± 0.97	0.659	n.s.
15-Ago	5.4 ± 1.03	5.0 ± 0.63	0.264	n.s.
01-Sep	3.2 ± 0.86	5.4 ± 1.72	1.021	n.s.
15-Sep	3.2 ± 1.02	6.0 ± 1.22	1.713	n.s.
01-Oct	2.6 ± 0.60	1.6 ± 0.67	1.212	n.s.
15-Oct	5.6 ± 0.68	6.2 ± 0.37	0.789	n.s.
08-Nov	0.8 ± 0.37	1.8 ± 0.37	0.769	n.s.

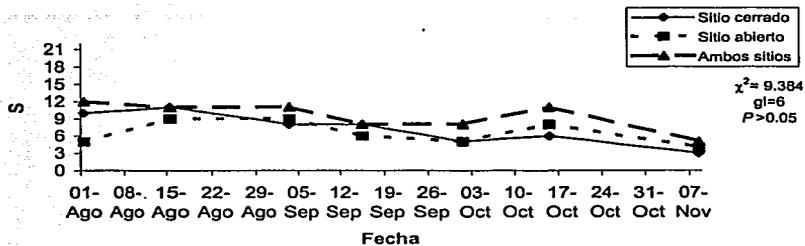


Figura 6.2. Variación temporal de la riqueza específica de arañas epífitas en sitios abiertos y cerrados de la REPSA, a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. Las ninfas fueron excluidas del análisis.

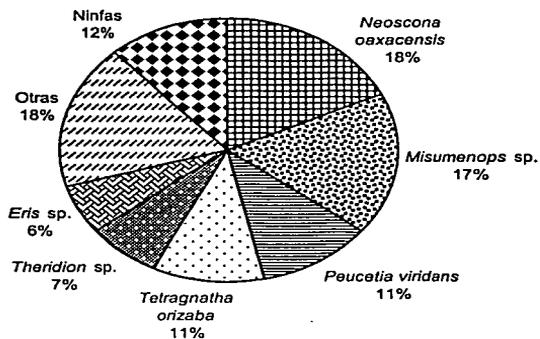


Figura 6.3. Abundancia relativa de la comunidad de arañas epífitas en la REPSA. Datos acumulados de la temporada de lluvias de 1999. $N = 414$.

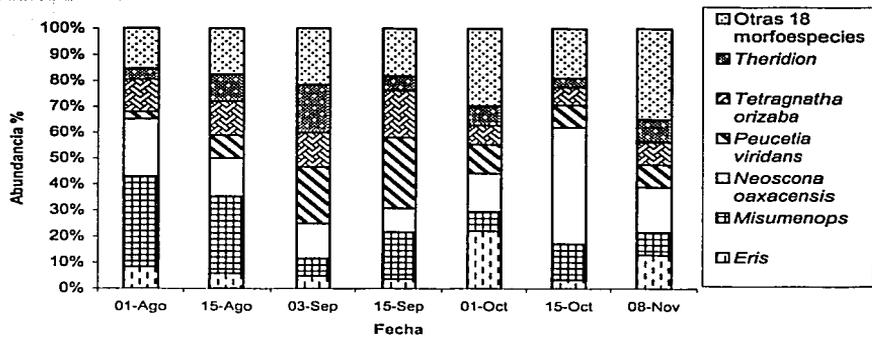


Figura 6.4. Fenología de la comunidad de arañas epífitas de la REPSA, a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. Datos acumulados de sitios abiertos y cerrados.

respectivamente), mientras que *Peuceetia viridans* lo fue del 3 y el 15 de septiembre con 20 y 25% de la abundancia relativa, respectivamente. Por su parte, *N. oaxacensis* fue la especie dominante por su abundancia sólo el 15 de octubre, contribuyendo con el 43% de los individuos colectados esa fecha. El número total de morfoespecies colectadas a lo largo del periodo fueron 24 de las cuales se identificaron solo seis (ver Fig. 6.3).

Los índices de similitud de Sørensen (IS_S) y de Czekanowski (IS_C) variaron temporalmente (Fig. 6.5). Entre el 1 de agosto y el 15 de septiembre los valores del IS_S fueron altos, variando entre 0.66 a 0.80, en tanto que entre el 1 de octubre y el 8 de noviembre, éstos fueron bajos, pues variaron entre 0.40 y 0.44. Considerando la composición en toda la temporada, el IS_S entre los dos tipos de sitio fue de 0.77. Asimismo, entre el 1 de agosto y el 3 de septiembre, los valores del IS_C fueron altos, variando entre 0.72 y 0.61, en tanto que del 15 de septiembre al 8 de noviembre los valores de este parámetro fueron bajos, pues oscilaron entre 0.48 y 0.44.

No se encontraron diferencias significativas entre los valores globales del índice de diversidad de Shannon en los dos tipos de sitio (abierto: 1.20, cerrado: 1.16; $t = 0.307$, $gl = 139$, $P > 0.05$). Sin embargo, se encontraron diferencias significativas entre ambos sitios en cinco fechas (Fig. 6.6). Se encontró que el valor de H' en los sitios cerrados se fue reduciendo conforme avanzó la temporada, en tanto que en los sitios abiertos se presentó un patrón de variación temporal en forma de una tenue campana, alcanzándose el mayor valor de H' el 3 de septiembre (0.81) observándose los valores más bajos de (0.56 y 0.58) el 1 de

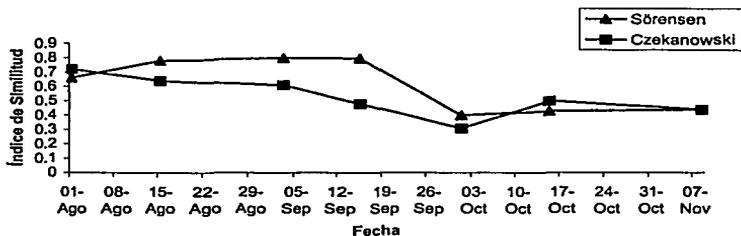


Figura 6.5. Variación temporal de los Índice de Similitud de Sorensen y de Czekanowski entre la comunidad de arañas epifitas de sitios abiertos y cerrados de la REPSA, a lo largo de la temporada de lluvias de 1999.

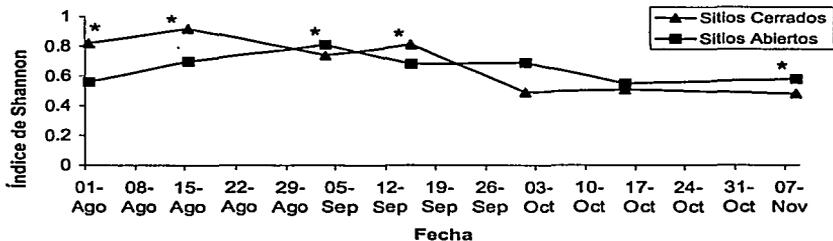


Figura 6.6 Variación del Índice de diversidad de Shannon entre la comunidad de arañas epifitas de sitios abiertos y cerrados de la REPSA, a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. Los asteriscos denotan diferencias significativas entre tipos de sitio (prueba de t; $P < 0.05$).

agosto y el 8 de noviembre. En general, al principio de la temporada H' fue más alta en sitios cerrados y, al final, ésta fue más alta en sitios abiertos (Fig. 6.6).

6.2 Variación temporal de la densidad de *N. oaxacensis*

En 1999 la abundancia de *N. oaxacensis* fue disminuyendo de 1.40 ± 0.50 a 0.20 ± 0.12 ind. en 30 golpes del 1 agosto al 8 de noviembre. Sin embargo, el 15 de octubre se presentó la mayor abundancia, registrándose 2.60 ± 0.26 ind. en 30 golpes (Fig. 6.7). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre tipos de sitios en la densidad de arañas de esta especie en ninguna fecha (Cuadro 6.2).

En 2000 la densidad de *N. oaxacensis* en ambos tipos de sitio se fue reduciendo gradualmente, de 1.04 a 0.09 ind. m^{-2} en sitios abiertos y de 0.48 a 0.15 ind. m^{-2} en sitios cerrados (Fig. 6.8). Se encontraron diferencias significativas en la densidad de *N. oaxacensis*, entre sitios el 28 de junio (abiertos: 1.03 ± 0.15 ind. m^{-2} ; cerrados: 0.48 ± 0.12 ind. m^{-2} ; $t= 3.06$, $gl= 53$, $P<0.01$), el 5 de septiembre (abiertos: 0.02 ± 0.02 ind. m^{-2} ; cerrados: 0.17 ± 0.06 ind. m^{-2} ; $t= 2.40$, $gl= 53$, $P<0.05$) y el 3 de noviembre (abiertos: 0.09 ± 0.05 ind. m^{-2} ; cerrados: 0.15 ± 0.05 ind. m^{-2} ; $t= 2.33$, $gl= 53$, $P<0.05$).

6.3. Distribución de tamaños de *N. oaxacensis*

6.3.1. Tamaño corporal y de las redes. En el muestreo de 1999 en zonas perturbadas dominadas por el pasto *P. clandestinum* se encontraron los siguientes datos. El ancho del prosoma de *N. oaxacensis* varió de 1.58 a 6.14 mm ($3.80 \pm$

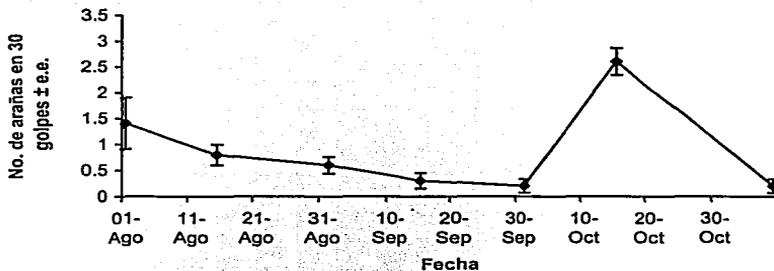


Figura 6.7. Abundancia de *N. oaxacensis* en 10 sitios de observación permanente en la REPSA a lo largo de la temporada de lluvias de 1999. Datos acumulados de sitios abiertos y cerrados, ya que no se encontraron diferencias significativas entre sitios (prueba de *t*; Cuadro 6.2).

Cuadro 6.2. Abundancia de *N. oaxacensis* en sitios cerrados y abiertos de la REPSA, a lo largo de su periodo de actividad de 1999. En todos los casos $gl=106$, n.s.= no significativa con $P<0.05$, $N_{sitios} = 5$.

Fecha 1999	Abundancia (No. ind. en 30 golpes)		<i>t</i>	<i>P</i>
	Cerrado	Abierto		
01-Ago	0.8 ± 0.5	2.0 ± 0.8	1.263	n.s.
15-Ago	1.0 ± 0.3	0.6 ± 0.2	0.929	n.s.
01-Sep	0.6 ± 0.2	0.6 ± 0.2	0	n.s.
15-Sep	0.2 ± 0.2	0.4 ± 0.2	0.631	n.s.
01-Oct	0.2 ± 0.2	0.2 ± 0.2	0	n.s.
15-Oct	2.2 ± 0.4	3.0 ± 0.3	1.611	n.s.
08-Nov	0 ± 0.0	0.4 ± 0.4	0	n.s.

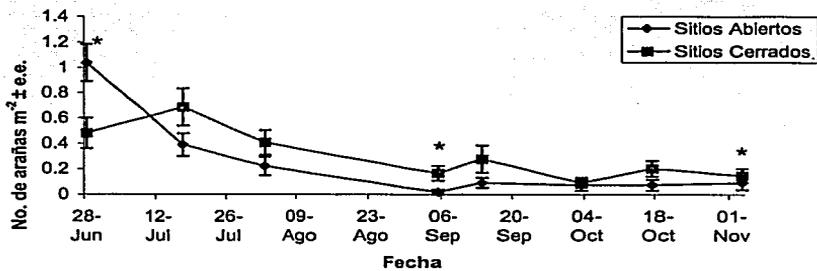


Figura 6.8. Densidad de *Neoscona oaxacensis* en dos sitios contrastantes de la REPSA a lo largo de la temporada de crecimiento de 2000. Los asteriscos denotan diferencias significativas (prueba de t ; $P < 0.05$). $N = 5$.

e.e. 0.11 mm) en los machos y de 1.33 a 6.11 mm (4.03 ± 0.09 mm) en las hembras (Fig. 6.9a). En este parámetro no se encontraron diferencias significativas entre sexos (Cuadro 6.3). Por otro lado, el ancho del opistosoma varió de 2.74 a 6.79 mm (4.93 ± 0.10) en los machos y de 3.72 a 9.62 mm (6.14 ± 0.11 mm) en las hembras (Fig. 6.9b). La longitud del cuerpo, por su parte, varió de 8.29 a 14.44 mm (11.02 ± 0.14 mm) en los machos, en tanto que en las hembras osciló entre 9.07 y 17.42 mm (12.47 ± 0.17 mm) (Fig. 6.9c). Los valores del ancho del opistosoma y de la longitud total del cuerpo fueron significativamente mayores en hembras que en machos (opistosoma: $t= 7.563$, $gl= 198$, $P < 0.001$; longitud total: $t= 6.187$, $gl= 198$, $P < 0.001$; Cuadro 6.3).

El área de las redes de *N. oaxacensis* varió de 1.65 a 25.51 dm² (8.42 ± 0.70 dm²) en machos y de 1.88 a 35.78 dm² en hembras (11.84 ± 0.68 dm²) (Fig. 6.10). El área de las redes construidas por las hembras fue significativamente mayor que el de las de los machos ($t= 3.387$, $gl= 198$, $P < 0.01$; Cuadro 6.3).

La altura de las redes de *N. oaxacensis* varió de 34.6 a 184.0 cm (Fig. 6.11). No se encontraron diferencias significativas entre sexos en la altura de las redes ($t= 0.81$, $gl= 198$, $P > 0.05$, Cuadro 6.3), las cuales se encontraron a una altura de 49.04 ± 1.72 cm en los machos y 53.65 ± 3.11 cm en las hembras.

6.3.2. Tamaño corporal en función del hábitat. En 2000 se encontró un efecto significativo del hábitat ($F= 19.86$, $gl= 1,156$, $P < 0.001$), pero no del sexo ($F= 0.357$, $gl= 1,156$, $P > 0.05$) ni de la interacción sexo \times hábitat ($F= 0.872$, $gl= 1,156$, $P > 0.05$) sobre el ancho del prosoma de *N. oaxacensis*. Las arañas del borde (i.e., ambiente abierto perturbado) presentaron un ancho del prosoma

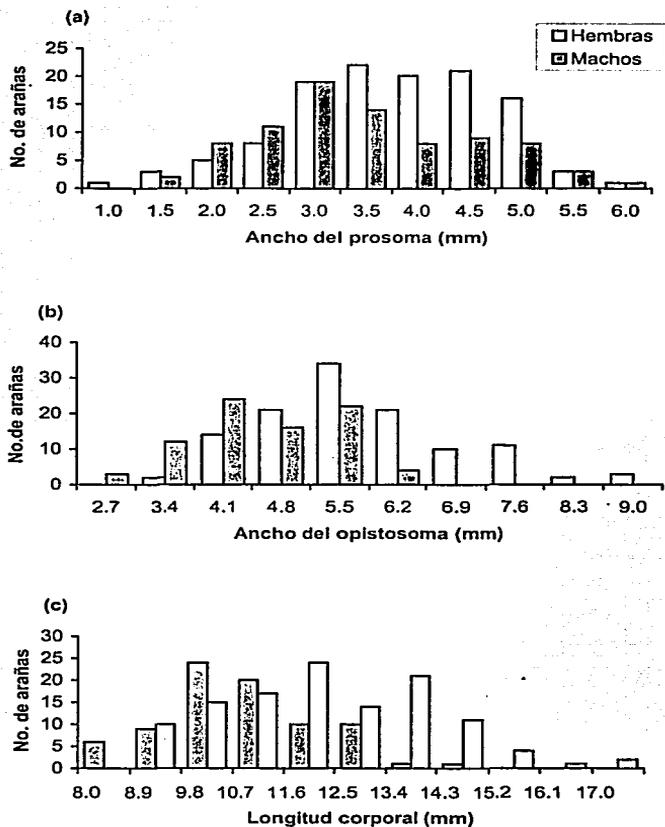


Figura 6.9. Distribución de frecuencias de (a) ancho del prosoma, (b) ancho del opistosoma, y (c) longitud del cuerpo de *N. oaxacensis* en ambientes perturbados dominados por el pasto *P. clandestinum* en la REPSA durante el periodo del 20 al 24 de septiembre de 1999. En el eje de las abscisas se señala el limite inferior de la clase. $N_{\text{hembras}} = 119$, $N_{\text{machos}} = 81$.

Cuadro 6.3. Comparación de varios parámetros corporales y de las trampas de arañas de ambos sexos de *N. oaxacensis* en ambientes perturbados dominados por *P. clandestinum* en la REPSA durante el periodo del 20 al 24 de septiembre de 1999. En todos los casos $gl=198$; n.s.= no significativo con $P<0.05$. $N_{\text{hembras}} = 119$, $N_{\text{machos}} = 81$.

Parámetros	Sexo		<i>t</i>	<i>P</i>
	Hembras	Machos		
Ancho del prosoma (mm)	4.03 ± 0.09	3.80 ± 0.11	1.715	n.s.
Ancho del opistosoma (mm)	6.14 ± 0.11	4.93 ± 0.10	7.563	<0.001
Longitud corporal (mm)	12.47 ± 0.17	11.02 ± 0.14	6.187	<0.001
Área de la red (dm ²)	11.84 ± 0.68	8.42 ± 0.70	3.387	<0.01
Altura de la red (cm)	53.65 ± 3.11	49.04 ± 1.72	0.814	n.s.

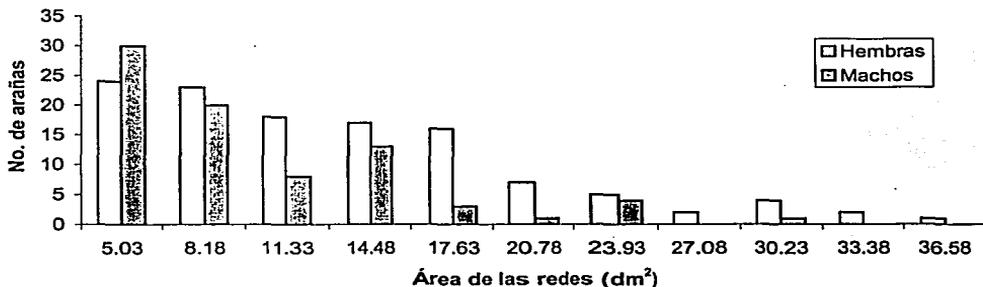


Figura 6.10. Distribución de frecuencias del área de las redes (dm²) de *N. oaxacensis* en ambientes perturbados dominados por el pasto *P. clandestinum* en la REPSA: Datos de individuos colectados del 20 al 24 de septiembre de 1999. En el eje de las abscisas se señala el límite inferior de la clase. $N_{\text{hembras}} = 119$, $N_{\text{machos}} = 81$.

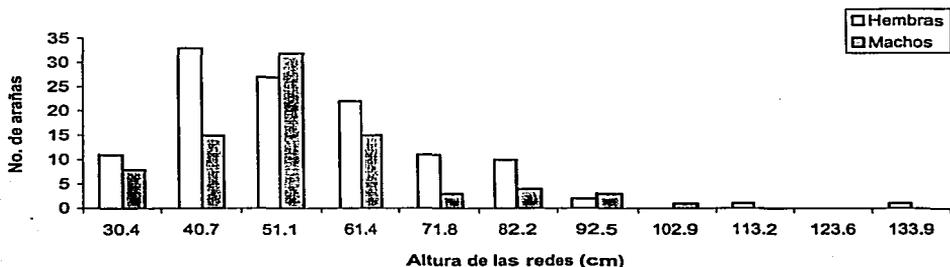


Figura 6.11. Distribución de frecuencias de la altura de las redes (cm) de *N. oaxacensis* en ambientes perturbados dominados por el pasto *P. clandestinum* en la REPSA. Datos de individuos colectados del 20 al 24 de septiembre de 1999. En el eje de las abscisas se señala el límite inferior de la clase. $N_{\text{hembras}} = 119$, $N_{\text{machos}} = 81$.

significativamente más grande que las arañas del interior (*i.e.*, ambiente abierto conservado) (borde: 5.13 ± 0.06 mm; interior: 4.56 ± 0.08 mm; Fig. 6.12a).

Por otro lado, se encontró un efecto significativo del hábitat ($F= 12.366$, $gl= 1,156$, $P<0.001$) y del sexo ($F= 578.494$, $gl= 1,156$, $P<0.001$), pero no de la interacción sexo \times hábitat ($F= 1.700$, $gl= 1,156$, $P>0.05$) sobre el ancho del opistosoma de *N. oaxacensis*. Las hembras del borde presentaron un ancho del opistosoma significativamente mayor que las del interior (borde: 9.56 ± 0.15 mm; interior: 8.46 ± 0.21 mm; prueba de Tukey, $P<0.001$). No obstante, no se encontraron diferencias significativas entre hábitats en el ancho del opistosoma de los machos (prueba de Tukey, $P>0.05$), que midió en promedio 3.66 ± 0.08 mm (Fig. 6.12b).

Finalmente, se observó un efecto significativo del hábitat ($F= 145.824$, $gl= 1,156$, $P<0.001$) y del sexo ($F= 15.615$, $gl= 1,156$, $P<0.001$) pero no de la interacción sexo \times hábitat ($F= 1.336$, $gl= 1,156$, $P>0.05$) sobre la longitud corporal de esta especie de arañas. Las hembras del borde presentaron una longitud corporal significativamente mayor que las hembras del interior (borde: 16.18 ± 0.19 mm; interior: 14.56 ± 0.27 mm; prueba de Tukey, $P<0.001$). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre hábitats en la longitud corporal de los machos (prueba de Tukey, $P>0.05$), la cual midió en promedio 11.73 ± 0.23 mm (Fig. 6.12c).

El área de las redes de hembras de *N. oaxacensis* muestreadas entre el 18 y el 20 de octubre de 2000 varió de 0.82 a 37.12 dm² (12.29 ± 0.57 dm²) (Fig. 6.13) y no se encontraron diferencias significativas entre tipos de sitio en este

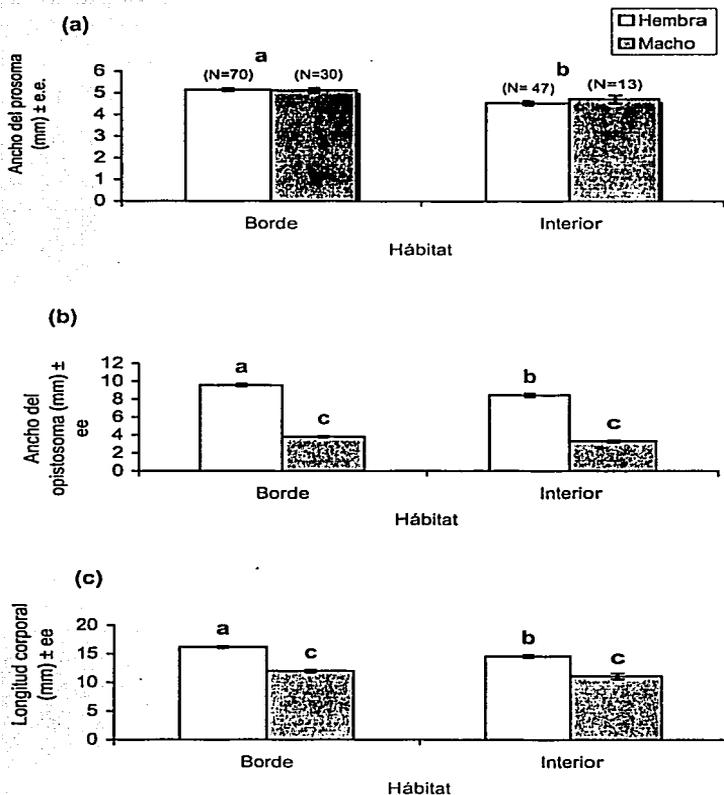


Figura 6.12. Medidas de tamaño corporal (mm) de *N. oaxacensis* de machos y hembras en dos tipos de sitio (borde: ambiente abierto dominado por el pasto *P. clandestinum*; interior: ambiente abierto conservado dominado por *M. robusta* y *D. coccinea*) en la REPSA. Datos del 18 al 20 de octubre de 2000. Letras diferentes denotan diferencias significativas con $P < 0.05$. (ANdeVA o prueba de Tukey). (a) ancho del prosoma, (b) ancho del opistosoma, (c) longitud corporal. Los tamaños de muestra se señalan entre paréntesis en la Fig. a.

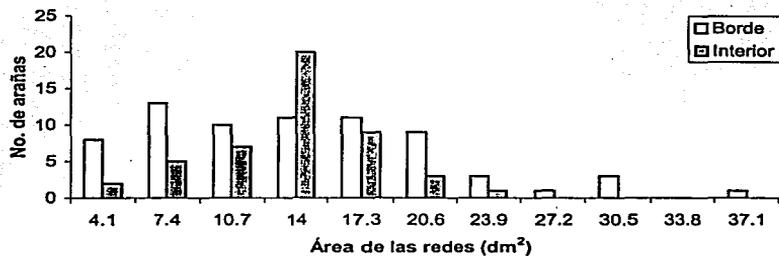


Figura 6.13. Distribución de frecuencias del área de las redes (dm²) de *N. oaxacensis* en dos sitios (borde: abierto perturbado dominado por el pasto *P. clandestinum*; interior: ambiente abierto conservado dominado por *M. robusta*) de la REPSA. Datos obtenidos del 18 al 20 de octubre de 2000. En el eje de las abscisas se señala el límite inferior de la clase. $N_{\text{borde}} = 70$, $N_{\text{interior}} = 49$.

parámetro ($t = 0.09$, $gl = 115$; $P > 0.05$; Cuadro 6.4). Por otra parte, la altura de las redes varió de 34.6 a 126.5 cm (71.9 ± 2.4 cm) en el borde y de 49.0 a 184.0 cm (97.4 ± 4.4 cm) en el interior (Fig. 6.14), encontrándose diferencias significativas entre sitios ($t = 5.49$, $gl = 115$, $P < 0.001$; Cuadro 6.4).

6.4. Arquitectura de las redes

Las hembras que habitan en el interior de la reserva mostraron una preferencia hacia el este en la orientación de sus redes (46 a 135°); asimismo, se encontró que éstas evitan orientar sus redes hacia el sur (136 a 225°) ($\chi^2 = 26.28$, $gl = 3$, $P < 0.05$; Fig. 6.15a). Reprocesando estos datos, se encontró que éstas también pueden tener una preferencia por orientar sus redes hacia el NE (1 a 90°), evadiendo orientarse al SO (181 a 270°) ($\chi^2 = 11.34$, $gl = 3$, $P < 0.05$; Fig. 6.15b).

Por su parte, las hembras del borde, ubicaron sus redes preferentemente hacia el norte (316 a 45°) evadiendo la orientación sur (136 a 225°) ($\chi^2 = 56.88$, $gl = 3$, $P < 0.05$; Fig. 6.15c). Reprocesando estos datos, se encontró que pueden tener también una preferencia de orientación hacia el NW (91 a 180°) y una evasión por orientarse al SW (181 a 270°) ($\chi^2 = 61.84$, $gl = 3$, $P < 0.05$; Fig. 6.15d). Al determinar el efecto del sitio (interior vs. borde) sobre la orientación de las redes de las hembras se encontraron diferencias significativas tanto al comparar las distribuciones de frecuencias de las Figs. 6.15a vs. 6.15c ($\chi^2 = 26.28$, $gl = 3$, $P < 0.05$), como al comparar aquéllas de las Figs. 6.15b vs. 6.15d ($\chi^2 = 12.68$, $gl = 3$, $P < 0.05$), lo que indica que las preferencias de orientación dependen del hábitat.

Cuadro 6.4. Comparación del tamaño y la altura de las trampas de *N. oaxacensis* en dos tipos de sitios de la REPSA. Datos obtenidos del 18 al 20 de octubre de 2000. En todos los casos $gl=115$. n.s.= no significativo con $P < 0.05$ $N_{\text{borde}}=70$, $N_{\text{interior}}=49$.

Parámetro	Sitios		t	P
	Borde ¹	Interior ²		
Área (dm ²)	12.34 ± 0.88	12.23 ± 0.58	0.089	n.s.
Altura (cm)	71.91 ± 2.37	97.41 ± 4.42	5.496	<0.001

¹ ambiente perturbado abierto con dominancia de *Pennisetum clandestinum*

² ambiente conservado abierto con dominancia de *Muhlenbergia robusta* y *Dahlia coccinea*

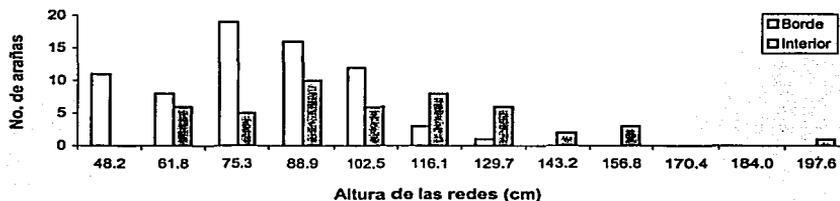


Figura 6.14. Distribución de frecuencias de la altura de las redes (cm) de *Neoscona oaxacensis* en dos sitios (borde: abierto perturbado dominado por el pasto *P. clandestinum*; interior: ambiente abierto conservado dominado por *M. robusta*) de la REPSA.

Datos obtenidos del 18 al 20 de octubre de 2000. En el eje de las abscisas se señala el límite inferior de la clase. $N_{\text{borde}} = 70$, $N_{\text{interior}} = 49$.

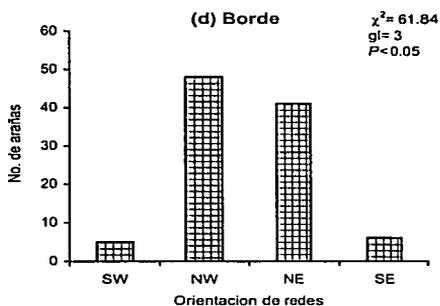
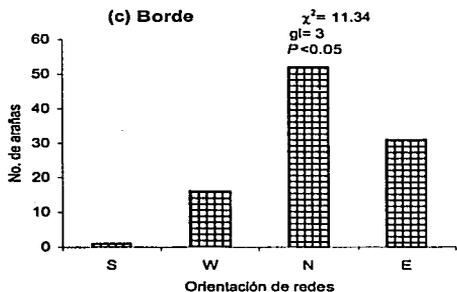
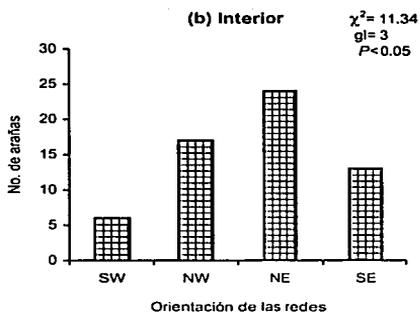
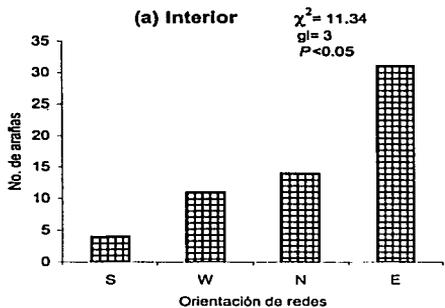


Figura 6.15. Patrón de orientación de la cara de las trampas donde se ubica *N. oaxacensis* en (a,b) ambiente abierto conservado dominado por *M. robusta* y *D. coccinea* y (c,d) ambiente abierto perturbado dominado por *P. clandestinum* de la REPSA. Datos del 18 al 20 de octubre de 2000. Los datos de (a) y (b) son los mismos, así como los datos de (c) y (d). $N_{interior} = 60$, $N_{borde} = 100$.

Se encontró que tanto las hembras como los machos prefieren colocar sus redes verticalmente, entre 80 y 90° (hembras: $\chi^2= 228.04$, $gl= 3$, $P<0.05$; machos: $\chi^2= 125.37$, $gl= 3$, $P<0.05$), aunque se registraron tres redes con una inclinación completamente horizontal (Fig. 6.16). Por otro lado, no se encontraron diferencias significativas entre sexos en la inclinación de las redes ($\chi^2= 3.28$, $gl= 3$, $P>0.05$).

6.5. Patrón de distribución espacial y proporción sexual

En tres fechas (15 y 28 de septiembre, así como el 14 de octubre) de 1999 el patrón de distribución espacial que presentaron las redes de *N. oaxacensis* fue agregado y sólo el 27 de octubre se presentó un patrón aleatorio en los dos sitios de borde seleccionados (Cuadro 6.5). Por otro lado, la proporción sexual de las arañas no difirió significativamente de 1:1 en todas las fechas y en ambos sitios (Cuadro 6.6).

6.6. Biología de *N. oaxacensis*

6.6.1. Ciclo de vida y tamaño corporal. De acuerdo con los datos recabados de las observaciones de laboratorio y de campo se encontró lo siguiente. *Neoscona oaxacensis* presentó un ciclo de vida de junio a noviembre. Las ninfas aparecieron a finales de junio presentando un ancho del prosoma de 0.86 ± 0.04 mm, un ancho del opistosoma de 1.16 ± 1.05 mm y una longitud corporal de 1.93 ± 0.13 mm. En septiembre se empezaron a diferenciar los machos presentando un ensanchamiento en sus pedipalpos. En general, las hembras de *N. oaxacensis*

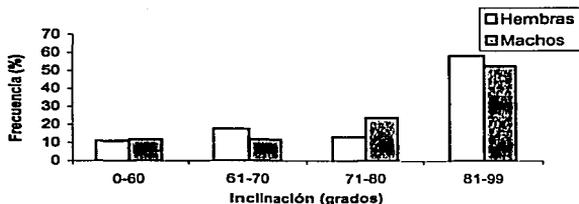


Figura 6.16. Patrón de inclinación de las trampas de *N. axacensis* en un ambiente abierto perturbado dominado por *P. clandestinum* de la REPSA durante el período del 20 al 24 de de septiembre de 1999. $N_{\text{hembras}} = 91$, $N_{\text{machos}} = 59$.

Cuadro 6.5. Patrón de distribución espacial de *N. oaxacensis* en dos ambientes abiertos perturbados dominados por el pasto *P. clandestinum* en la REPSA. Datos de cuatro muestreos de 1999.

Fecha	Sitio 1		Sitio 2	
	s^2/x	Distribución ¹	s^2/x	Distribución ¹
15-Sep	2.22	Agregada	1.79	Agregada
28-Sep	1.99	Agregada	2.00	Agregada
14-Oct	1.98	Agregada	1.49	Agregada
27-Oct	1.16	Al azar	0.78	Al azar

¹prueba de ji-cuadrada sobre la distribución Poisson ($P < 0.05$)

Cuadro 6.6. Proporción sexual de *N. oaxacensis* en dos ambientes abiertos perturbados dominados por el pasto *P. clandestinum* en la REPSA. Datos de tres muestreos de 1999. En todos los casos $g=1$, ns= no significativo con $P > 0.05$.

Fecha	Sitio 1			Sitio 2		
	Hembras	Machos	χ^2	Hembras	Machos	χ^2
28-Sep	55	53	0.037 ^{ns}	47	44	0.11 ^{ns}
14-Oct	54	43	1.250 ^{ns}	26	21	0.532 ^{ns}
27-Oct	7	5	0.333 ^{ns}	9	8	0.058 ^{ns}

alcanzan un tamaño máximo del ancho del prosoma de 7.06 mm, un ancho del opistosoma de 10.78 mm, y una longitud total de 17.44 mm.

6.6.2. Desarrollo y Muda. Durante el período de cría en laboratorio las arañas presentaron diez estadios ninfales. Al mudar las arañas de esta especie se colocan en la parte superior de la red. Su cutícula empieza a romperse poco a poco de la parte frontal y lateral a lo largo del prosoma y la cutícula se levanta como una tapa. Estos desgarres ocurren a lo largo de ambos lados del prosoma y se extienden hacia el extremo posterior del opistosoma. La cutícula vieja se arruga y la araña presenta contracciones ondulantes de la musculatura del opistosoma, causando la separación de la cutícula vieja. El opistosoma sale poco a poco y al mismo tiempo que éste empieza a liberarse, van saliendo las patas, primero la I y IV de un lado y después la II y III del otro. Tan pronto como la primera pata está completamente libre, ésta ayuda a empujar hacia afuera de la exuvia a las patas restantes. La nueva cutícula es suave y suficientemente flexible para facilitar el movimiento y permitir la liberación de la cutícula vieja. Este proceso dura entre de 10 y 15 min. Al finalizar la muda algunas arañas empiezan a acicalarse y empujan todas sus extremidades hacia los quelíceros y partes bucales.

6.6.3. Alimentación. Las arañas construyen una red orbicular en la que los hilos pegajosos son los del espiral, con los cuales van a atrapar a las presas. Las arañas se sitúan en el centro de la red con el prosoma dirigido hacia abajo esperando a que llegue una presa. Las vibraciones de lucha de los insectos hacen que la araña se precipite sobre la presa. La araña muerde a la presa, inyectándole su veneno, e inmediatamente después manipula a la presa con el primer y segundo par de patas y la va envolviendo con seda hasta inmovilizarla; después,

la araña muerde nuevamente a la presa. Después de varios segundos, la araña succiona los tejidos predigeridos de la presa.

6.6.4. Reproducción. En la segunda semana de octubre los machos se dedican a buscar a las hembras para aparearse. Cuando un macho ha localizado a una hembra se sitúa sobre la trampa de ésta y se le acerca poco a poco. Cuando la hembra se da cuenta de la presencia del macho se dirige hacia éste y lo persigue para que se retire de la trampa, pero el macho se rehúsa y hace varios intentos por acercársele. Cuando la hembra permite que se le acerque el macho, éste le empieza a tocar el opistosoma con el primer par de patas y, si la hembra no es receptiva, se entabla una persecución. Pero si la hembra permite que el macho le siga tocando el opistosoma entonces éste se aproxima más a la hembra y le toca todo el cuerpo con movimientos rápidos de sus patas. Así, mientras la hembra permanece muy quieta, el macho da un pequeño salto y se coloca sobre el opistosoma de la hembra. Con uno de sus quelíceros, el macho sostiene el epiginio de la hembra y el pedipalpo del macho le inyecta el esperma. Así permanecen durante ca. 30 min. Después de esto, la hembra se mueve ligeramente, el macho se deja caer inmediatamente al suelo y la hembra se limpia el epiginio y se dirige hacia el centro de la red.

6.6.5. Puesta de ovisacos. A finales de octubre, cuando la hembra está lista para depositar los huevos, ya no construye redes. La hembra construye y se ubica en una pequeña red triangular donde espera el momento apropiado para colocar sus huevos. En esta etapa la araña presenta un comportamiento muy agresivo.

6.7. Patrón temporal de crecimiento en el campo

Las medidas corporales de las arañas de esta especie presentaron sus valores más bajos el 28 de junio (1.25 ± 0.07 mm en el ancho del prosoma, 1.90 ± 0.10 mm en el ancho del opistosoma y 3.19 ± 0.15 mm en la longitud corporal), mientras que el 2 de noviembre alcanzaron sus valores más altos (5.13 ± 0.24 mm en el ancho del prosoma; 7.55 ± 0.42 mm en el ancho del opistosoma y 14.03 ± 0.96 mm en la longitud corporal) (Fig. 6.17). En general, las medidas corporales se fueron incrementando conforme avanzó la temporada.

El mejor estimador para calcular el peso seco (P_s) de las arañas fue el logaritmo de la longitud corporal (LC), obteniendo la ecuación:

$$P_s = e^{-5.05 LC^{3.6064}} \quad (r^2 = 0.904; \text{Cuadro 6.7}).$$

El peso fresco y el peso seco se incrementaron conforme avanzó la temporada (peso fresco inicial: 0.0063 ± 0.0022 mg; peso seco inicial: 0.0014 ± 0.0006 mg), obteniéndose el peso máximo el 17 de octubre de 2000 (peso fresco: 0.59 ± 0.10 mg; peso seco: 0.19 ± 0.03 mg), observándose una disminución de ambos el 2 de noviembre (peso fresco: 0.38 ± 0.06 mg; peso seco: 0.11 ± 0.02 mg; Fig. 6.18).

6.8. Tasa de depredación y composición de la dieta

El 23 de septiembre de 1999 se encontró que el consumo de presas de *N. oaxacensis* en el borde de la REPSA se concentró entre las 13:15 y las 15:15 h (aquí y en lo sucesivo, hora solar local) (Fig. 6.19), siendo los cicadélidos sus presas más frecuentes (Fig. 6.19c). En ese día los chapulines de la especie *S.*

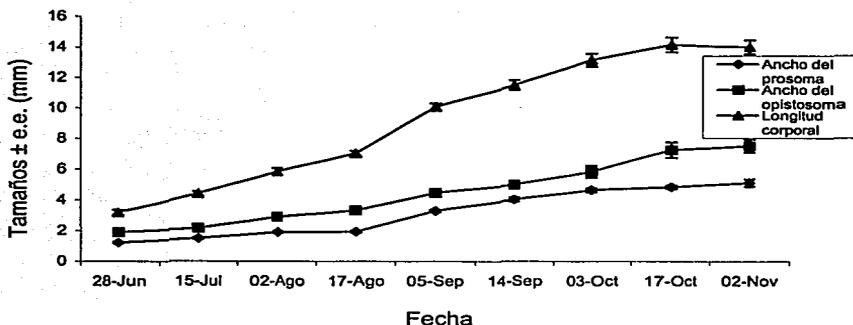


Figura 6.17. Variación temporal del ancho del prosoma, del ancho del opisthosoma y de la longitud corporal de *N. oaxacensis* a lo largo de su período de actividad de 2000 en ambientes perturbados dominados por *P. clandestinum* en la REPSA. $N=30$ en cada fecha.

Cuadro 6.7. Ecuaciones para determinar el peso seco (P_s) de *N. oaxacensis* partir del ancho del prosoma (AP), del ancho del opisthosoma (AO), de la longitud corporal (LC) y del peso fresco (PF) a lo largo de su período de actividad 2000 en ambientes de borde dominados por *P. clandestinum* en la REPSA.

Ecuación	r^2	P	$F_{1,75}$
$P_s = -0.064 + 0.039(AP)$	0.509	<0.001	77.73
$P_s = -0.0672 + 0.0276(AO)$	0.861	<0.001	464.81
$P_s = -0.0984 + 0.0168(LC)$	0.718	<0.001	190.98
$P_s = -0.0023 + 0.2980(PF)$	0.917	<0.001	2.36
$P_s = e^{-3.248} (AP)^{3.3490}$	0.799	<0.001	33.83
$P_s = e^{-3.606} (AO)^{3.1419}$	0.802	<0.001	38.81
$P_s = e^{-5.050} (LC)^{3.8064}$	0.904	<0.001	78.21
$P_s = e^{-0.472} (PF)^{1.1416}$	0.828	<0.001	2.49

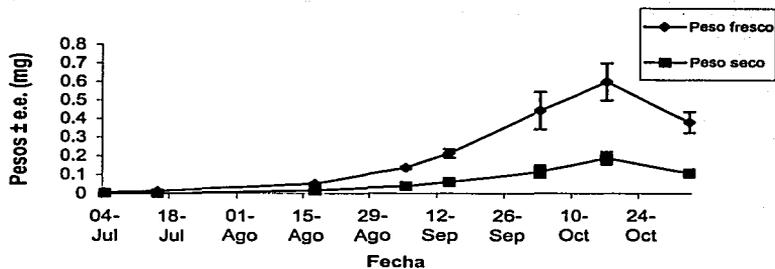
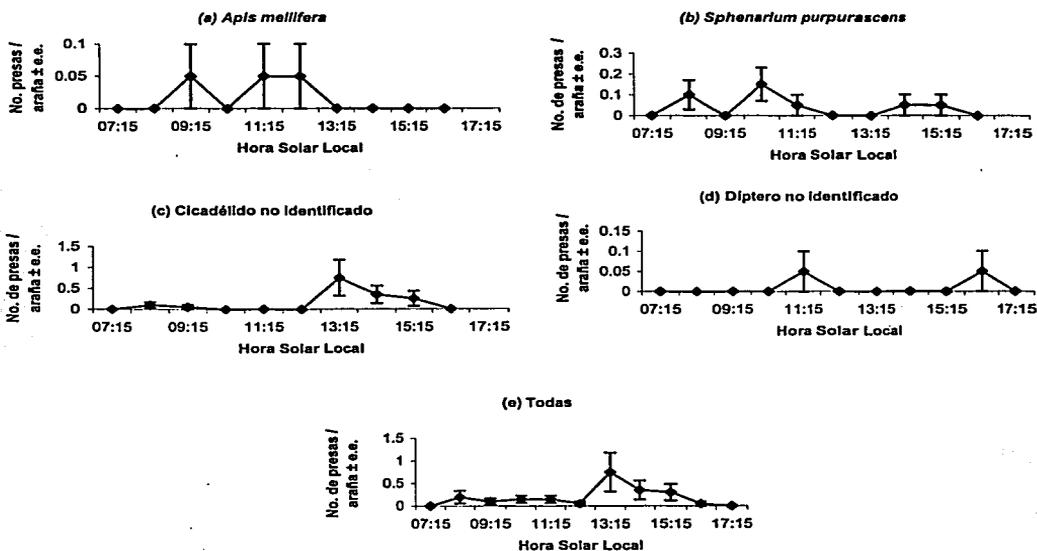


Figura 6.18. Variación del peso fresco y del peso seco de *N. oaxacensis* a lo largo de su periodo de actividad de 2000 en ambientes abiertos perturbados dominados por *P. clandestinum* en la REPSA. $N=10$ en cada fecha.

Borde: 23 de septiembre de 1999 (N= 20)



Interior: 12 octubre de 2000 (N= 10)

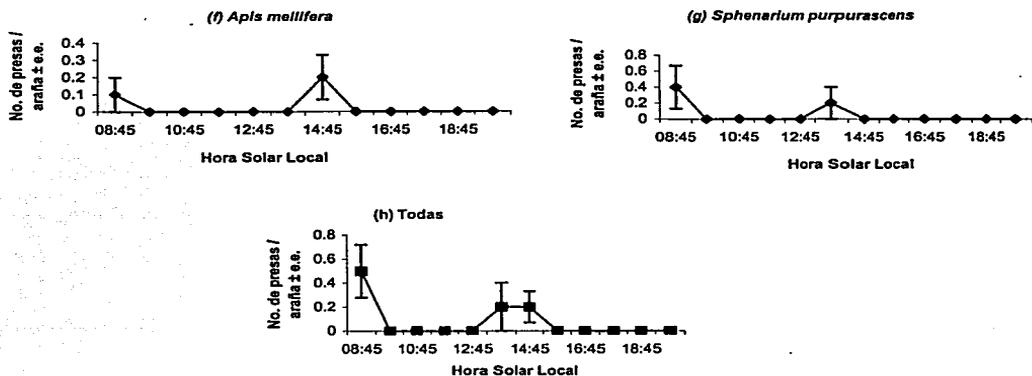


Figura. 6.19. Variación diurna de alimentación de *N. oaxacensis* en dos tipos de sitios (a,b,c, d y e) ambientes de borde dominados por *P. clandestinum* el 23 de septiembre de 1999 y (f,g y h) ambientes conservados dominados por *M. robusta* el 12 de octubre de 2000 en la REPSA.

purpurascens (Orthoptera: Pyrgomorphidae) fueron más frecuentemente capturados en las redes de las arañas entre las 8:15 y las 15:15 h, aunque su captura fue más intensa a las 10:15 h (Fig. 6.19b). En general, se nota que el consumo fue muy reducido a las 12:15 h. En este caso, la composición de la dieta fue primordialmente de cicadélidos de una especie no identificada (72%), seguido por *S. purpurascens* (15%) y en menor cantidad *Apis mellifera* y dípteros, cuyos porcentajes fueron de 8 y 5%, respectivamente.

El 10 de octubre de 2000 en un sitio conservado abierto del interior de la reserva, *N. oaxacensis* consumió a *S. purpurascens* a las 08:45 y a las 13:45 h (Fig. 6.19g), concentrándose sobre todo en la primera hora, en tanto que *A. mellifera* fue consumida a las 08:45 y a las 14:45 h (Fig. 6.19f). En general, la hora pico a la cual se alimentó esta araña fue entre las 13:45 y las 14:45 h. En este caso, *N. oaxacensis* se alimentó en un 67% de *S. purpurascens* y un 33% de *A. mellifera*.

La cantidad de presas ingeridas fue mayor en los sitios del borde (2.1 presas por araña) que en los sitios del interior (0.9 presas por araña) encontrando que la tasa de depredación en el sitio conservado abierto del interior fue de 810 presas $\text{ha}^{-1} \text{día}^{-1}$ y, suponiendo un consumo similar de presas por araña por día en los sitios conservados cerrados del interior, se calcula una tasa de depredación en estos sitios del orden de 2520 presas $\text{ha}^{-1} \text{día}^{-1}$.

VII. DISCUSIÓN

7.1. Estructura de la comunidad de arañas

En este estudio se encontró que la densidad de arañas fue de 3.12 ind. m⁻², la cual es muy reducida al compararse con lo reportado en estudios con otras especies de arañas (Cuadro 7.1).

Cuadro 7.1. Comparación de densidades de arañas en diferentes ambientes.

Ambiente	Lugar	Densidad (No. m ⁻²)	Autor
Bosque tropical	Panamá	65	Gertsch y Riechert (1976)
Pastizal	Inglaterra	842	Tumbull (1973)
Campos abandonados	Inglaterra	500	Tumbull (1973)
Cultivos	Estados Unidos	50-150	Marc <i>et al.</i> (1999)
Matorral xerófilo	México	3.12	Este estudio

Al parecer, los cultivos, el clima tropical y la sucesión secundaria en los campos abandonados pueden ser factores que estimulan la abundancia de arañas. Esto se debe a que al tratarse de cultivos, la cantidad de plagas que se alimentan de éstos es muy alta, por lo que al haber mayor cantidad de alimento la densidad de arañas que estos ambientes pueden soportar es elevada. El clima que se presenta en las regiones tropicales presenta mayor diversidad de flora y fauna en comparación con ambientes templados del centro de México. Sin embargo, también podría deberse al método empleado en este trabajo, el cual

estuvo dirigido a la colecta de arañas diurnas y epífitas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel REPSA.

El patrón fenológico de la comunidad de arácnidos del Pedregal mostró que existen especies que son abundantes en un determinado periodo de tiempo y que conforme avanza la temporada de lluvias van siendo sustituidas por otras especies (Fig. 6.4). Esto puede deberse a que las arañas muestreadas presentan ciclos de vida distintos, por lo que las fechas de emergencia varían. Esto es lógico, ya que si todas las arañas tuvieran el mismo ciclo de vida entonces la competencia interespecífica sería muy alta, trayendo consecuencias negativas para algunas poblaciones poco competitivas.

Los índices de similitud entre sitios fueron altos al principio de la temporada (agosto y septiembre) pero después presentaron una gran disminución (octubre y noviembre) (Fig. 6.5). Esto puede deberse a que al inicio de la temporada de lluvias algunas especies de arañas emergen, encontrándose en ambos tipos de sitios debido a la gran abundancia de presas, pero conforme avanza la temporada y la vegetación se va modificando, la emergencia de nuevas especies de arañas las presiona a seleccionar distintos hábitats. Esto se corrobora con las diferencias en diversidad de arañas encontrados en ambos sitios (Fig. 6.6).

7.2. Variación temporal de la densidad

La abundancia de *N. oaxacensis* se fue reduciendo conforme avanzaba la temporada de lluvias. Esto puede ser explicado en función de que esta especie presenta una sola generación al año, y conforme se desarrolla la cohorte, las arañas se van muriendo. Las causas de mortalidad puede ser la depredación

durante búsqueda de nuevos sitios para la construcción de sus redes por aves, avispas, lagartijas y otras arañas y la muerte post-cópula de los machos (Foelix, 1982).

El 15 de octubre de 1999 la abundancia de *N. oaxacensis* en la REPSA presentó un pico 2.6 ind. en 30 golpes (Fig. 6.7), el cual puede ser explicado sólo si los sitios seleccionados fuesen lugares de aglutinación de hembras y/o machos. Sin embargo, se requieren más estudios para determinar este comportamiento singular que no se presentó en 2000 (Fig. 6.8) ni en 2001 (R. Cecaíra, datos no publ.).

7.3. Distribución de tamaños de *N. oaxacensis*

7.3.1. Tamaño corporal de adultos en zonas perturbadas del borde. Las hembras presentaron mayor ancho del opistosoma y longitud corporal que los machos (Fig. 6.9). Es sabido que las hembras tienen que almacenar mayor cantidad de recursos que los machos, ya que los requieren para la producción de los huevos y la construcción de redes (Venner *et al.*, 2000); en cambio, los machos al madurar primero que las hembras (Schneider, 1997) se dedican a la búsqueda de hembras con las cuales aparearse y dejan de alimentarse al no construir redes, por lo cual su tamaño es menor al de las hembras (Foelix, 1982).

7.3.2. Efecto de la heterogeneidad espacial del Pedregal sobre el tamaño corporal. Las arañas del borde presentaron un tamaño corporal mayor que el de las del interior (Fig. 6.12). Esto puede ser explicado en función de la cantidad y calidad de las presas que pueden ser interceptadas en cada uno de los sitios. Se ha demostrado que la abundancia de invertebrados, así como el tamaño corporal

son mayores en el borde. y que la riqueza y la composición de especies varían entre el borde y el interior debido al reemplazamiento de las comunidades naturales por especies invasoras (Laurance y Bierregca, 1995).

Otros fenómenos que ocurren en el borde son (a) la desecación por viento, (b) una alta entrada de nutrimentos, (c) una mayor disponibilidad de luz que incrementa la biomasa vegetal (Forman y Godron, 1986). Todo esto puede promover una mayor producción de flores y de frutos que pueden atraer diferentes polinizadores y/o herbívoros (Forman y Godron, 1986).

Se ha encontrado que en sitios de borde donde domina *P. clandestinum*, los huevos de *S. purpurascens* son de mayor tamaño y las ootecas presentan un mayor número de huevos, comparados con huevos y ootecas provenientes de los sitios del interior de la REPSA dominados por *M. robusta* y *D. coccinea* (Castellanos-Vargas, 2001). Esto se puede deber a que *P. clandestinum* es considerado como un pasto muy nutritivo, el cual es usado como alimento para el ganado vacuno (Castellanos-Vargas, 2001). Así, el mejor tamaño corporal de las arañas en los sitios perturbados parece deberse a un efecto ascendente (*i.e.*, "bottom-up") (Begon *et al.*, 1999), donde esta calidad nutricional de *P. clandestinum* tiene un efecto positivo en cascada sobre los herbívoros (*S. purpurascens*) y sobre los depredadores (*N. oaxacensis*). En este sentido, es posible que las arañas del borde obtengan más nutrimentos de presas que se han alimentado en esa zona, lo que les permite alcanzar mayores dimensiones que las arañas del interior.

7.4. Arquitectura de las redes

Las redes construidas por las hembras fueron de mayor área que las de los machos (Fig. 6.10). Esto se puede explicar en función de la gran inversión que se requiere para la construcción de la red, lo cual puede afectar negativamente el crecimiento de las arañas (Higgins, 1995). Los machos construyen orbículos de menor tamaño, de manera que invierten menos recursos y tienen mayor energía disponible la cual es canalizada para su maduración sexual, la producción de esperma y/o la búsqueda de hembras. En contraste, las hembras tienen que invertir mayor cantidad de recursos para obtener un orbículo de mayor tamaño, el cual les puede proporcionar un mayor número de presas y obtener un beneficio nutricional mayor el cual se ve reflejado en su tamaño, en su fecundidad y en el tamaño de su descendencia (Biere y Uetz, 1981; Higgins, 1995).

Sin embargo, el área de las redes no varió entre tipos de sitio (borde vs. interior), a pesar de las diferencias evidentes en la estructura de la vegetación. Es posible que la resistencia física de las redes tenga un límite, lo cual impide que el área de las redes sea mayor, o bien, es posible que este rasgo esté determinado genéticamente. Aunque se espera que las arañas del interior construyan redes más grandes debido a una posible menor calidad de presas, el costo de la construcción de la red puede ser muy alto, considerando los beneficios de la captura de presas y de la obtención de nutrientes (Biere y Uetz, 1981).

Por otra parte, la altura a la cual las arañas de esta especie construyen sus redes fue igual en ambos sexos (Fig. 6.11), lo cual sugiere que la altura óptima para esta función depende de la conducta de las presas y de la estructura de la

vegetación, más que de las diferencias en talla y conducta de ambos sexos de arañas, aunque esto requiere de un cuidadoso trabajo experimental.

Sin embargo, se encontró que la altura de construcción de las redes fue mayor en los sitios del interior que en los del borde (Fig. 6.14). Esto puede deberse a dos causas. Una causa puede ser la diferencia en la altura de la vegetación donde las redes pueden sujetarse. En el interior existen arbustos como *Verbesina virgata* y herbáceas altas como *D. coccinea*, en las que las arañas pueden sujetar sus redes a mayor altura, mientras que en el borde sólo domina *P. clandestinum*, que es un pasto de poca altura. Otra causa de las diferencias entre tipos de sitio en la altura de las redes es que los gremios de presas que pueden ser interceptados por éstas son distintos en cada tipo de sitio. En el borde se puede encontrar una mayor disponibilidad de cicadélidos y dípteros que en el interior. Sin embargo, como los estudios no se realizaron simultáneamente, esta observación debe tomarse con reservas. Sería interesante realizar estudios en los que se determinaran las diferencias en la composición de presas entre redes colocadas a distinta altura.

Se encontró que la mayoría de las redes construidas fueron verticales, las cuales atrapan un gran número de presas saltadoras. Esto demuestra que no siempre ocurre que los insectos voladores caen más frecuentemente en las redes verticales, y que no solamente las redes horizontales permiten la captura de organismos saltadores, tal como lo discuten Chacon y Eberhard (1980).

Se encontró que las hembras del interior de la reserva orientan sus redes hacia el E y el NE, en tanto que las hembras del borde prefirieron orientar sus redes hacia el N y el NW. Esto puede permitirle a las arañas regular la cantidad de

radiación solar que les llega y, por lo tanto, indirectamente pueden controlar su temperatura al no insolarse, permitiéndoles tener la temperatura adecuada para sostener un período de tiempo más largo para cazar. De hecho, se observó que *N. oaxacensis* reduce su periodo de actividad al mediodía. Estudios realizados con *Micrathena gracilis* demuestran que esta araña orienta sus redes hacia el E permitiéndole reducir su temperatura en días cálidos (Biere y Uetz, 1981). La exposición a la luz solar estimula el cambio de orientación de la red de la araña, lo que minimiza su temperatura corporal, ya que el cambio de orientación puede forzar a las arañas a permanecer inactivas durante el período más caluroso del día (Wise, 1994). Sin embargo, *N. oaxacensis* solamente construye sus redes una vez al día, por lo que la orientación de la red se decide cada mañana. Sería interesante realizar estudios de la fisiología de la termorregulación de estas arañas.

La invisibilidad de las redes es un factor importante para la captura de las presas (Opell, 1997). Debido a esto, es posible que las condiciones que los diferentes tipos de vegetación proporcionan a las arañas a lo largo del día sufran variaciones, y que éstas se vean obligadas a elegir diferentes orientaciones para que la invisibilidad de sus redes sea efectiva, además de permitirles regular su temperatura.

7.5. Patrón de distribución espacial y proporción sexual

Del 15 de septiembre al 14 de octubre *N. oaxacensis* presentó un patrón de distribución espacial agregado (Cuadro 6.5), posiblemente debido a que los recursos existentes (sitios de anclaje y/o presas) presentan una distribución en

parches. También es posible que esto sea favorecido porque los adultos de *N. oaxacensis* tienen una dispersión limitada. Yáñez y Floater (2000) también encontraron una distribución agregada de la tarántula *Brachypelma klaasi* en Chamela, México y se lo adjudicaron a que los sitios para la alimentación y el apareamiento se encuentran en forma de parches. El 27 de octubre se presentó un patrón aleatorio lo cual puede deberse a que el número de *N. oaxacensis* se reduce drásticamente.

La proporción sexual no varió significativamente de 1:1 en ningún caso (Fig. 6.16), tal como se ha registrado para muchos organismos en los que la competencia por pareja no es elevada (Ridley, 1996).

7.6. Crecimiento, desarrollo y conducta de apareamiento

Se encontraron diferencias significativas entre las medidas corporales registradas en este estudio y las obtenidas en los estudios de Berman y Levi (1971) Ibarra (1979) (Cuadro 7.2). Es posible que estas diferencias se deban a los tamaños de muestra, ya que Ibarra (1979) midió tan sólo nueve ejemplares, en cambio en el presente estudio se midieron 200. Además, es claro que el tamaño del cuerpo de los machos y las hembras depende de la fecha del muestreo (Cuadro 7.2). Además, hay que considerar que el registro del tamaño de las arañas en este estudio se llevó a cabo en sitios donde domina el pasto *P. clandestinum*, el cual es muy nutritivo para *S. purpurascens*, (Castellanos-Vargas, 2001) por lo que *N. oaxacensis* se podría beneficiar al alimentarse en estos sitios alcanzando un tamaño mayor.

Cuadro 7.2. Comparación de medidas corporales (mm) de adultos de *Neoscona oaxacensis* obtenidos en este estudio y en trabajos previos. n.d.: no hay datos.

Medida corporal (mm)	Ibarra (1979)		Berman y Levi (1971)		Este estudio	
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras
Longitud total	9.3-11.5	11.0-13.1	6.3-12.7	8.9-18.0	n.d.	n.d.
Ancho del prosoma	n. d.	n. d.	2.9-5.0	3.3-5.5	1.6-6.1	1.3-6.2
Longitud corporal	5.0-5.9	4.6-4.8	3.5-6.3	3.8-7.7	8.8-14.4	7.1-18.9
Ancho del opistosoma	n. d.	n. d.	n. d.	n. d.	2.8-6.2	3.7-8.3

7.7. Tasa de depredación y composición de la dieta

La alimentación de las arañas varió dependiendo del tipo de sitio en el que se encontraban (Fig, 6.19). De esta forma, se observó que en los sitios de borde donde domina el pasto *P. clandestinum*, las arañas consumían cicadélidos en mayor proporción, debido a que en este tipo de pasto son muy abundantes estos insectos, mientras que en los sitios del interior en donde domina *M. robusta* y *D. coccinea* se puede encontrar de manera más abundante a *S. purpurascens* (Rios-Casanova, 1993). Sin embargo, la cantidad de presas ingeridas en los sitios de borde fue mayor (2.1 presas por araña por día) que la de los sitios del interior (0.9 presas por araña por día), lo cual puede deberse a que los cicadélidos, por ser de menor tamaño, determinan que las arañas consuman más presas al requerir mayor cantidad.

7.8. El papel de *N. oaxacensis* en la REPSA

Neoscona oaxacensis es un depredador importante en la REPSA, por su abundancia absoluta y relativa durante la temporada de lluvias, sus redes orbiculares le permiten consumir presas voladoras y saltadoras. Esta araña puede consumir entre 810 y 2520 presas $\text{ha}^{-1} \text{ día}^{-1}$, lo cual les permite tener un papel regulador de al menos cuatro especies de artrópodos de la REPSA, incluyendo al chapulín *S. purpurascens*, que se considera un herbívoro clave en esta reserva, pues constituye el 95% de la biomasa de los artrópodos epífitos de la Reserva (Ríos-Casanova, 1993). Considerando que la densidad de estos chapulines en los sitios abiertos a mediados de septiembre pueden alcanzar los 67000 ind. ha^{-1} (Cano-Santana, 1994b: 192) se calcula un consumo diario del 1.2% de los chapulines por parte de *N. oaxacensis*. Cálculos similares para los sitios cerrados arrojan un consumo de 3.6% de los chapulines consumidos por día por parte de esta especie de araña. De esta manera, *N. oaxacensis* parece tener un efecto indirectamente positivo sobre las plantas de las que se alimenta este herbívoro, tales como *V. virgata*, *D. coccinea* y *B. cordata* (Mendoza y Tovar, 1996). Si las poblaciones de *S. purpurascens* no fueran reguladas por *N. oaxacensis*, entonces las especies de plantas no dominantes se verían muy afectadas. Otro efecto que podría tener su desaparición de la reserva es la reducción de la productividad primaria neta mediante un efecto descendente (*top-down*). Este efecto *top-down* afecta negativamente a los herbívoros y beneficia indirectamente a las plantas por la acción de las arañas (Carter y Rypstra, 1995); sin embargo, estas arañas podrían disminuir la disponibilidad de polinizadores tales como abejas y dípteros (Figuroa-Castro, 1997). En este sentido, Louda (1982) encontró que el número

de flores polinizadas por cabezuela de las compuestas en presencia de la araña *Peucetia viridans* era menor que en su ausencia, a pesar de que el daño que sufrían éstas por insectos herbívoros también se reducía. Esto indica que la presencia de depredadores como las arañas tiene un efecto positivo para las plantas al regular las poblaciones de herbívoros y uno negativo al disminuir a los posibles polinizadores,

7.9. Heterogeneidad espacial de la REPSA y las arañas

La estructura de la comunidad de arañas fue muy semejante entre tipos de sitio (cerrados vs. abiertos). Esto quizás se debe a que en la temporada de lluvias se incrementa la abundancia de presas disponibles en ambos sitios (Rios-Casanova, 1993) debido a un incremento en la biomasa de la vegetación (Martínez, 2001) en ambos tipos de sitio.

Al principio de la temporada de lluvias (agosto y septiembre), en los sitios abiertos, hay pocos lugares de anclaje para *N. oaxacensis* debido a que la vegetación empieza a crecer, en cambio en los sitios cerrados, hay muchos lugares de anclaje para. Al final de la temporada (octubre y noviembre) cuando los niveles de precipitación son menores, en los sitios cerrados hay mayor humedad y mayor abundancia de *S. purpurascens* adultos (Cano-Santana, 1994b), así como muchos lugares de anclaje para *N. oaxacensis*, encontrando mayor densidad de *N. oaxacensis* en estos sitios. Todo lo contrario ocurre en los sitios abiertos.

7.10. Perspectivas de estudio

Sabiendo que la proporción sexual es 1:1 en los sitios de borde dominados por *P. clandestinum*, sería interesante conocer si la proporción sexual será la misma en el interior de la Reserva en sitios abiertos dominados por *M. robusta* y *D. coccinea* y en sitios cerrados dominados por *Eupatorium petiolare* y *Buddleia cordata*. Si la proporción sexual en todos los sitios fuese 1:1 entonces se podría probar si sólo se aparean un macho con una hembra o si las hembras tienen preferencias por con cierto tipo de machos o si los machos se pueden aparear con varias hembras o si éstos también tienen preferencias por algunas hembras en particular. Además, es importante conocer qué tanta movilidad presenta *N. oaxacensis*, para saber cuánto se mueve o si presenta una dispersión limitada, de manera que cada individuo permanece en el mismo lugar desde que nace hasta que muere. En el caso de que presentaran movilidad, entonces sería interesante conocer si puede haber intercambio entre las arañas del interior y las del borde y por lo mismo intercambio y variabilidad genética.

Es importante conocer los factores bióticos y abióticos que están afectando indirectamente la mortalidad de *N. oaxacensis*, ya que éstas juegan un papel muy importante en la regulación de las poblaciones de artrópodos, por lo que, si existen factores que también puedan regular a las poblaciones de esta araña, entonces ésta puede ser un buen controlador de plagas en los cultivos, ya que no dañan la vegetación, con lo que se podría limitar el uso de pesticidas.

Existen factores que son importantes para la elección de los sitios de construcción de las redes de las arañas, tales como la temperatura, la humedad, el tipo de vegetación, la radiación solar y la disponibilidad de presas, entre otros,

pero no se conoce cuál de ellos es el más importante o si todos influyen de la misma forma y en la misma intensidad. En este estudio se encontró que la vegetación juega un papel importante en la altura de construcción de la red, pero también la incidencia solar, la temperatura, la velocidad y la dirección del viento pueden afectar la orientación de las redes de *N. oaxacensis* por lo que se deben hacer estudios modificando estos factores y observando que efecto tienen en la selección de los sitios de construcción y en la orientación de las redes.

También sería interesante conocer cuál es la densidad de *N. oaxacensis* en cultivos, pues se esperaría que ésta fuera más alta que en los sitios del Pedregal debido a que la cantidad de alimento que puede obtener es mayor, puesto que en algunos estados como en Puebla y Tlaxcala se presenta un problema profundo por la plaga que constituye *S. purpurascens* (Méndez, 1992). Por lo mismo, también sería importante conocer cuál es su tasa de depredación en función de la edad y, además, saber si tiene alguna preferencia alimenticia, por lo que se podrían hacer experimentos en los que se colocaran distintas presas.

Conociendo cuál es la tasa de crecimiento de la araña se pueden hacer estudios ecosistémicos para conocer cuál es la productividad secundaria de *N. oaxacensis*.

Sin duda, la ecología de las arañas será una disciplina importante para comprender el funcionamiento y los mecanismos de estabilidad de los ecosistemas terrestres.

LITERATURA CITADA

- Adams, M. 2000. Choosing hunting sites: web site preferences of the orb spider, *Neoscona crucifera*, relative to light cues. *Journal of Insect Behavior* 13: 299-305.
- Álvarez, F., J. Carabias., J. Meave., P. Moreno., D. Nava., F. Rodríguez. C. Tovar y A. Valiente-Banuet. 1982. Proyecto para la creación de una Reserva en el Pedregal de San Ángel. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, (1994), México, pp. 343-370.
- Bargussen, L., D. Claussen, M. Anderson y A. Bailer. 1997. The effects of temperature on the web-building behavior of the common house spider, *Achaearanea tepidariorum*. *Functional Ecology* 11: 4-10.
- Barnes, R. 1984. *Zoología de Invertebrados*. Interamericana, México. 1157 pp.
- Barrera, H. L. M. 1991. Variación espacial y temporal de *Aphis gossypii* Glover (Homoptera: Aphididae) y su relación con algunos factores bióticos y abióticos durante la época de floración de *Echeveria gibbiflora* en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. Tesis profesional. Escuela Nacional de Estudios Profesionales Zaragoza, UNAM, México 75 pp.
- Begon, M., J. Harper y C. Townsend. 1999. *Ecología. Individuos, Poblaciones y Comunidades*. Omega, Barcelona. 1148 pp.
- Berman, J. y H. Levi. 1971. The orb weaver genus *Neoscona* in North America (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 141: 465-499.

- Biere, M. y G. Uetz. 1981. Web orientation in the spider *Micrathena gracilis* (Araneae: Araneidae). *Ecology* 62: 336-344.
- Blackledge, T. y J. Wenzel. 1999. Do stabilimenta in orb webs attract prey or defend spider? *Behavioral Ecology* 10: 372-376.
- Cano-Santana, Z. 1994a. La Reserva del Pedregal como ecosistema: estructura trófica. En: Rojo, A. (comp.). *Reserva Ecológica el Pedregal de San Ángel: Ecología, Historia Natural y Manejo*, UNAM, México, pp. 149-158.
- Cano-Santana, Z. 1994b. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral. UACPyP-CCH y Centro de Ecología, UNAM, México. 198 pp.
- Cano-Santana, Z. y J. Meave. 1996. Sucesión primaria en derrames volcánicos: el caso del Xitle. *Ciencias* 41: 58-68.
- Caraco, T. y R. Gillespie. 1986. Risk-sensitivity: foraging mode in an ambush predator. *Ecology* 67: 1180-1185.
- Carrillo, T. C. 1995. *El Pedregal de San Ángel*. UNAM, México. 177 pp.
- Carter, P. y A. Rypstra. 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage. *Oikos* 72: 433-439.
- Castellanos-Vargas. I. 2001. Ecología de la oviposición de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Pygomorphidae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 114 pp.

- Castillo, J. y W. Eberhard. 1983. Use of artificial webs to determine prey available to orb weaving spider. *Ecology* 64 : 1655-1658.
- Coddington, J. y H. Levi. 1991. Systematics and evolution of spider (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 565-592.
- Culin, J. y V. Yeargan. 1982. Feeding behavior and prey of *Neoscona arabesca* (Araneae: Araneidae) and *Tetragnatha laboriosa* (Araneae: Tetragnathidae) in soybean field. *Entomophaga* 27: 417-424
- Chacon, P, y W. Eberhard. 1980. Factors affecting numbers and kind of prey caught in artificial spider web with consideration of how orb webs trap prey. *Bulletin of British Arachnological Society* 5: 29-38.
- Chase, J. 1996. Abiotic controls of trophic cascades in a simple grassland food chain. *Oikos* 77: 495-506.
- Chmiel, K., M. Herberstein y M. Elgar. 2000. Web damage and feeding experience influence web site tenacity in the orb-web spider *Argiope keyserling* (Karsch). *Animal Behaviour* 60: 821-826.
- Dean, D. y W. Sterling. 1990. Seasonal patterns of spiders captures in suction traps in Eastern Texas. *Southwestern Entomologist* 15: 399-412.
- Elgar, M. y B. Fahey. 1996. Sexual cannibalism, competition, and size dimorphism in the orb-weaving spider *Nephila clavipes* Latreille (Araneae: Araneoidea). *Behavior Ecology* 7: 195-198.
- Figuroa-Castro, D. 1997. Análisis comparativo de la biología floral de cinco especies de compuestas del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 95 pp.

- Foelix, R. 1982. *Biology of Spiders*. Harvard University Press, Cambridge. 306 pp.
- Forman, R. y M. Godron. 1986. *Landscape Ecology*. John Wiley and Sons. Nueva York. 569 pp.
- Gertsch, W. y S. Riechert. 1976. The spatial and temporal partitioning of a desert spider community with descriptions of new species. *Novitates (American Musseum)* 2604:1-25.
- Gunnarsson, B. y J. Johnsson. 1990. Protandry and moulting to maturity in the spider *Pityohyphantes phrygianus*. *Oikos* 59: 205-212.
- Halaj, J., D. Ross y A. Moldenken. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir. *Oikos* 90: 139-152.
- Haskins, M. F. y J. H. Shadov. 1986. The ecological effects of burning mowing and plowing on ground-in-habiting spiders (Araneae) in an old field ecosystems. *Journal of Arachnology* 14: 1-13.
- Henschel, J. y Y. Lubin. 1997. A test of habitat selection at two spatial scales in a sit-and-wait predator: A web spider in the Namib Desert dunes. *Journal of Animal Ecology* 66: 373-380.
- Higgins, L. 1993. Constraints and plasticity in the development of juvenile *Nephila clavipes* in Mexico. *Journal of Arachnology* 21: 107-119.
- Higgins, L. 1995. Direct evidence for trade-off between foraging and growth in a juvenile spider. *Journal of Arachnology* 23: 37-43.
- Higgins, L. 2000. The interaction of season length and development time alters size at maturity. *Oecologia* 122: 51-59.

- Higgins, L. y M. Rankin. 2001. Mortality risk of rapid growth in the spider *Nephila clavipes*. *Functional Ecology* 15: 24-28.
- Humpreys, W. 1991. Thermal behavior of a small spider (Araneae: Araneidae: Araneinae) on horizontal webs in semi-arid Western Australia. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28: 47-54.
- Ibarra, G. 1979. Las arañas Labidognatha de la parte norte del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 135 pp.
- Ibarra, G. y J. A. López. 1993. Los artrópodos asociados a cafetos en un cafetal mixto del Soconusco, Chiapas. Variedad y Abundancia. *Folia Entomológica Mexicana* 3: 145-150.
- Janetos, A. C. 1980. Strategies of female mate choice: A theoretical analysis. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 7: 110-114.
- Janetos, A. C. 1982a. Active foragers vs. sit and wait predators: A simple model. *Journal of Theoretical Biology* 95: 381-385.
- Janetos, A. C. 1982b. Foraging tactics of two guilds of web-spinning spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 10: 19-27.
- Jiménez, M. 1996. Araneae. En: Llorente, J. A. García, y E. González (eds.). *Biodiversidad, Taxonomía, Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una Síntesis de su Conocimiento*. UNAM, México, pp. 83-101.
- Krink, T. y F. Vollrath. 2000. Optimal area use in orb webs of the spider *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften* 87: 90-93.
- Laurance, W. y R. Bierregaard. 1997. *Tropical Forest Remnants*. The University of Chicago Press. Chicago. 616 pp.

- Le Sar, C. y J. Unzicker. 1978. Life history, habitats and prey preferences of *Tetragnatha laboriosa* (Araneae: Tetragnathidae). *Environmental Entomology* 7: 879-884.
- Leclerc, J. 1991. Optimal foraging strategy of the sheet-web spider *Lepthyphantes flavipes* under perturbation. *Ecology* 72: 1267-1272.
- Lenz, H. 1996. *San Ángel, Nostalgia de Cosas Idas*. Porrúa, México. 100 pp.
- Louda, S. M. 1982. Inflorescence spider: a cost/benefit análisis for the host plant *Haploppappus venustus*. Blake (Asteraceae). *Oecologia* 55: 185-191.
- Lowrie, D. C. 1987. Preliminar survey of wandering spiders of mixed coniferous forest. *Journal of Arachnology* 13: 97-100.
- Lubin, Y., M. Kotzman y S. Ellner. 1991. Ontogenic and seasonal changes in webs and websites of a desert widow spider. *Journal of Arachnology* 19: 40-48.
- Lubin, Y., S. Ellner y M. Kotzman. 1993. Web relocation and habitat selectio in a desert widow spider. *Ecology* 74: 1915-1928.
- Mansour, F., D. Richman y W. Whitcomb. 1983. Spider management in agroecosystems: Habitat manipulation. *Environmental Management* 7: 43-49.
- Marc, P., A. Canard y F. Ysnel. 1999. Spider (Araneae) useful for pest limitation and bioindication. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 74: 229-273.
- Marshall, A y W. Williams. 1980. *Zoología de Invertebrados*. Reverté, Barcelona. 979 pp.

- Martínez, O. Y. 2001. Efecto del fuego sobre el banco de semillas de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 64 pp.
- Méndez, T. D. 1992. Uso de sustancias y extractos vegetales como una alternativa de control del chapulín *Sphenarium purpurascens* Chapentier (Orthoptera: Acrididae) en maíz (*Zea mays* L.) en Huejotzingo, Puebla. Tesis profesional. Universidad Autonoma de Chapingo. 52 pp.
- Mendoza, P. y E. Tovar. 1996. Ecología de forrajeo de *Sphenarium purpurascens* (Orthoptera: Acrididae) en la Reserva del Pedregal de San Ángel, D.F. México. Tesis profesional, Facultad de Ciencias, UNAM, México. 96 pp.
- Morse, D. 1999. Choice of hunting site as a consequence of experience in late-instar crab spider. *Oecologia* 120: 252-257.
- Nyffeler, M., D. Dean y W. Sterling. 1989. Prey selection and predatory importance of orb-weaving spiders (Araneae: Araneidae, Uloboridae) in Texas cotton. *Environmental Entomology* 18: 373-380.
- Nyffeler, M., W. L. Sterling y D. A. Dean. 1994. Insectivorous activities of spider in United States field crop. *Journal of Applied Entomology* 118: 113-128.
- Olive, C. 1980. Foraging specialization in orb weaving spiders. *Ecology* 61: 1133-1144.
- Olive, C. 1981a. Co-adapted foraging traits in a guild of orb weaving spiders. *Oecologia* 49: 88-91.
- Olive, C. 1981b. Optimal phenology and body size of orb weaving spiders: foraging constraints. *Oecologia* 49: 83-87.

- Olive, C. 1982. Behavioral response of a sit-and-wait predator to spatial variation in foraging gain. *Ecology* 63: 912-920.
- Opell, B. 1997. The material cost and stickiness of capture threads and the evolution of orb-weaving spiders. *Biological Journal of the Linnean Society* 62: 443-458.
- Pearson, M. 1999. Hunger effects on foraging responses to perceptual cues in immature and adult wolf spider (Lycosidae). *Animal Behavior* 57: 81-88.
- Platnick, N. I. 1989. *Advances in spider taxonomy 1981-1987*. Manchester, University Press, Londres. 673 pp.
- Platnick, N. I. 2001. *The World Spider Catalog*. Version 2.0. American Museum of Natural History. (<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/81-87/index.html>).
- Ridley, M. 1996. *Evolution*. Blackwell Science, Inc., Cambridge. 719 pp.
- Riechert, S. 1981. The consequences of being territorial: Spiders, a case study. *American Naturalist* 117: 871-892.
- Riechert, S. y R. Gillespie. 1986. Habitat choice and utilization in web-building spider. En: Shear, W. (eds). *Spiders Webs, Behavior and Evolution*. Stanford University Press, Nueva York, pp. 23-48.
- Riechert, S. y R. Tracy. 1975. Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology* 56: 265-284.
- Ríos-Casanova, L. 1993. Análisis espacial y temporal de la comunidad de artrópodos epífitos del Pedregal de San Ángel, D.F. (México). Tesis profesional. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 73 pp.

- Rodríguez, A. y E. Contreras, 1983. Estratificación vertical de arañas en huertos de cítricos en Allende, Nuevo León, México. *Southwestern Entomologist* 18: 51-56.
- Rojo, A. (comp.). 1994. *Reserva Ecológica El Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo*. UNAM, México. 410 pp.
- Russell, F. E. 1987. Spiders implicated in human envenomations. *Newsletter of American Arachnology Society* 35: 7-10.
- Rzedowski, J. 1954. Vegetación del Pedregal de San Ángel (D.F., México). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas IPN, México* 8: 59-129.
- Rzedowski, J. 1978. *Vegetación de México*. Limusa, México. 432 pp.
- Shear, W. (ed.). 1986. *Spiders Webs, Behavior, and Evolution*. Stanford University Press, Los Angeles. 492 pp.
- Schmitter, E, 1994, Investigación Petrológica en las lavas del Pedregal de San Ángel. En: Rojo A. (comp.). *Reserva Ecológica "El Pedregal de San Angel: Ecología, Historia Natural y Manejo"*. UNAM, México, pp. 107-122.
- Schmitz, O., A. Beckerman y K. O'Brian. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades: effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78: 1388-1399.
- Schneider, J. 1997. Timing of maturation and the mating system of the spider, *Stegodyphus lineatus* (Eresidae): how important is body size? *Biological Journal of The Linnean Society* 60: 517-525.
- Schneider, J. y Y. Lubin. 1998. Intersexual conflict in spiders. *Oikos* 83: 496-506.

- Spiller, D. A. 1984. Competition between two spider species: Experimental field study. *Ecology* 65: 909-919.
- Southwood, T. R. 1978. *Ecological Methods*. Chapman and Hall, Nueva York 524 pp.
- Tanaka, K. 1991. Food consumption and diet composition in the web-building spider *Agelena limbata* in two habitats. *Oecologia* 86: 8-15.
- Toft, S. y D. Wise. 1999. Growth, development, and survival of a generalist predator fed single-and mix-species diets of different quality. *Oecologia* 119: 191-197.
- Turnbull, A. L. 1960. The prey of the spiders *Linyphia triangularis* (Clerck) (Araneae: Linyphiidae). *Canadian Journal of Zoology* 38: 859.
- Turnbull, A. L. 1973. Ecology of true spiders (Araneaeomorphae). *Annual Review of Entomology* 18: 305-348.
- UNAM, Universidad Nacional Autónoma de México. 1997. Acuerdo de restauración de la zona de la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel. *Gaceta UNAM* (enero): 15-17.
- Valiente-Banuet, A. y E. De Luna. 1990. Una lista florística para la Reserva del Pedregal de San Ángel. *Acta Botánica Mexicana* 9: 13-30.
- Venner, S., A. Pasquet y R. Leborgne. 2000. Web-building behaviour in the orb-weaving spider *Zygiella x-notata*: Influence of experience. *Animal Behavior* 59: 603-611.
- Watanabe, T. 2000. Web tuning of an orb-web spider, *Octonoba sybotides*, regulated prey-catching behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London B* 267: 565-569.

- Wheater, P., R. Cullen y J. Bell. 2000. Spider communities as tools in monitoring reclaimed limestone quarry landforms. *Landscape Ecology* 15: 401-406.
- Wise, D. 1975. Food limitation of the spider *Linyphia marginata*: Experimental food studies. *Ecology* 56: 637.
- Wise, D. 1979. Effects of an experimental increase in prey abundance upon the reproductive roles of two orb weaving spiders species (Araneae: Araneidae). *Oecologia* 41: 289-300.
- Wise, D. 1994. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Nueva York. 328 pp.
- Wisniewska, J. y R. Prokopy. 1997. Pesticide effect of faunal composition, abundance, and body length of spiders (Araneae) in Apple orchards. *Environmental Entomology* 26: 763-776.
- Yañez, M. y G. Floater. 2000. Spatial distribution and habitat preference of the endangered tarantula, *Brachypelma klaasi* (Araneae: Theraphosidae) in Mexico. *Biodiversity and Conservation* 9: 795-810.
- Zar, H. J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall, Upper Saddle River. 663 pp.