



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

**DETERMINACIÓN DEL PAPEL DE LAS SEÑALES QUÍMICAS Y
VISUALES PROVENIENTES DE DEPREDADORES SOBRE LA
CONDUCTA ANTIDEPREDATORIA DE *Lycosa subfusca*
(Araneae; Lycosidae)**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE

MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

NELLY GARCÍA BATALLA

Co-directores de Tesis

Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez
Dr. Yann Licien Hénaut

Miembros del Comité Tutorial

Dr. Carlos Alberto Chávez Zichinelli
Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses
Dr. Rogelio Macías Ordoñez
Dr. Jorge Vázquez Pérez

Tlaxcala, Tlax.

Febrero, 2013



Universidad Autónoma de Tlaxcala
Posgrado del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta



COORDINACIÓN DE LA MAESTRÍA
CENTRO TLAXCALA DE BIOLOGÍA DE LA CONDUCTA
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE TLAXCALA
P R E S E N T E

Los abajo firmantes, miembros del jurado evaluador del Proyecto de tesis que Nelly García Batalla realiza para la obtención del grado de Maestra en Ciencias Biológicas, expresamos que, habiendo revisado la versión final del documento de tesis, damos la aprobación para que ésta sea impresa y defendida en el examen correspondiente. El título que llevará es **“Determinación del papel de las señales químicas y visuales provenientes de depredadores sobre la conducta antidepredatoria de *Lycosa subfusca* (Araneae; Lycosidae)”**.

Sin otro particular, aprovechamos para enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
TLAXCALA, TLAX., FEBRERO 1 DE 2013


DR. YANN LUCIEN HÉNAUT SEGUIN


DR. MARTÍN ALEJANDRO SERRANO MENESES


DR. ROGELIO MACÍAS ORDOÑEZ


DR. CARLOS ALBERTO LARA RODRÍGUEZ


DR. CARLOS ALBERTO CHÁVEZ ZICHINELLI


DR. JORGE VÁZQUEZ PÉREZ



Sistema Institucional de Gestión de la Calidad Certificado Bajo la Norma:
ISO 9001:2000-NMX-CC-9001-IMNC-2000



Km. 1.5 Carretera Tlaxcala-Puebla CP 90070 Tel/Fax: 01(246)462-15-57 e-mail: posgradocbtcat@gmail.com
Tlaxcala, Tlax.

AGRADECIMIENTOS

Al Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta de la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Campus Rectoría.

Al Colegio de la Frontera sur unidad Chetumal, Quintana Roo.

Al laboratorio de Ecología y conservación de la fauna silvestre, ECOSUR.

A los programas de investigación que financiaron este proyecto: CONACyT (beca para estudios de maestría 56159 otorgada a Nelly García Batalla).

A mis directores de Tesis al Dr. Yann Hénaut, jefe del Laboratorio de Ecología y conservación de la fauna silvestre, ECOSUR-Chetumal, por el apoyo teórico, técnico y personal brindado para el desarrollo de este proyecto. Al Dr. Carlos Alberto Lara Rodríguez jefe del Laboratorio de Ecología de la Conducta del Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala.

A mi comité tutorial: Dr. Carlos Alberto Chávez Zichinelli, Dr. Martín Alejandro Serrano Meneses y Dr. Jorge Vázquez Pérez por su interés y compromiso, en especial al Dr. Rogelio Macías Ordoñez por los valiosos comentarios brindados para el desarrollo y mejora de esta Tesis

AGRADECIMIENTOS

Un especial agradecimiento a mi madre, Ángeles Batalla por apoyarme en todo momento. A mis hermanos, Evelyn García Batalla y Adrian García Batalla, que aprendieron de crecer solos siempre estaremos juntos.

A mis compañeros de Chetumal un agradecimiento por cuidarme en momentos de enfermedad y apoyarme en salidas de campo. En especial a Claudia Vilchis por enseñarme el valor de la amistad sin condiciones.

A mi tutor Yann Hénaut y familia por su apoyo y amistad durante casi dos años. Gracias por enseñarme que una buena colecta de arañas se lleva a cabo con un buen trago.

A mi mejor amigo Eduardo por enseñarme el valor del trabajo, a ser metódica, a razonar, a ser más reflexiva, a continuar. Sobre todo por enseñarme a apreciar lo que se tiene y que el valor de la amistad va más allá de un laboratorio de trabajo.

Y finalmente a Botadero, Bacalar y su gente que me brindó la oportunidad de deslindarme de malos ratos, por darme serenidad, una vista impresionante al despertar y lo más importante me dio la oportunidad de estudiar a un organismo muy importante para la región como las Lycosas.

En dedicatoria a la mujer más importante en mi vida, mi madre, que me ha enseñado a crecer y sobre todo a vivir con mis propias reglas y decisiones. Muchas veces tomamos las decisiones no del todo buenas en la vida y sus consecuencias nos derrumban, pero tú siempre has hecho que tu coraje y valentía te levanten. Por ser la madre que siempre he querido, la de suéter rojo y zapatillas negras de tacón, que se levanta por sus hijos y sobre todo que se levanta por querer vivir.

Te amo Pipo no lo olvides

RESUMEN

Las interacciones depredador- presa influyen sobre la ecología, morfología y conducta de los organismos. Ante un depredador, las presas son capaces de establecer el grado de riesgo e incorporar esta información en la toma de decisiones conductuales. Estas decisiones son conocidas también como conductas antidepredatorias y frecuentemente reducen el grado de riesgo. Los organismos como estrategia para reducir el riesgo usan la detección temprana de sus depredadores antes de que estos los detecten primero. Ante esta detección son capaces de obtener información del ambiente a través de señales o atributos que le denoten depredadores potenciales. Los arácnidos detectan y discriminan señales de coespecíficos, presas y depredadores. Arañas de la familia Lycosidae son un excelente modelo para el estudio de la detección de señales provenientes de depredadores. La mayoría de los estudios se han enfocado en el estudio de la alteración de las respuestas conductuales antidepredatorias de hembras de arañas lobo al detectar señales químicas de depredadores y dejan de lado la detección de otras señales como las visuales o el conjunto de señales e incluso si los machos detectan estas señales y alteran su conducta antidepredatoria. Dado lo anterior, en el presente trabajo proponemos que 1) hembras y machos de *L. subfusca* detectan y discriminan señales químicas y visuales provenientes de *Brachypelma vagans*, su depredador potencial, 2) que la detección de estas señales tiene un papel importante en la exhibición de conductas antidepredatorias, y 3) que machos y hembras muestran diferencias en la exhibición de la conducta antidepredatoria al detectar señales químicas y visuales provenientes de su depredador. Para lograr esto, observamos la conducta (Latencia, Distancia media aproximada y Porcentaje de Actividad) de 28 hembras y 25 machos adultos de *L. subfusca*, frente a distintos estímulos de depredación controlados en laboratorio. Ante señales químicas y visuales se observó que machos y hembras mostraron solo la reducción en el porcentaje de actividad del 20 y 40 % con respecto a cuando fueron colocados frente a un ambiente desprovisto de estímulos de depredación. Además, hembras y machos mostraron similitudes en su conducta antidepredatoria frente a señales de depredación. Estos resultados sugieren que ambos sexos detectan y discriminan de manera similar señales químicas y visuales de uno de sus depredadores; señales que en conjunto determinan su conducta antidepredatoria.

INDICE

RESUMEN 1

1. INTRODUCCIÓN 4

1.1 Interacción depredador presa 4

1.2 Conductas antidepredatorias 5

1.3 Detección del riesgo de depredación 8

1.4 Tipos de señales detectadas por presas 10

1.4.1 Señales químicas 11

1.4.2 Señales visuales 12

1.5 Detección de señales en arácnidos 13

1.6 Arañas lobo como modelo de estudio 14

1.6.1 Diferenciación sexual 16

1.6.2 Depredadores potenciales 17

2. ANTECEDENTES 18

2.1 Las Lycosas detectan señales químicas y visuales 18

3. HIPÓTESIS 24

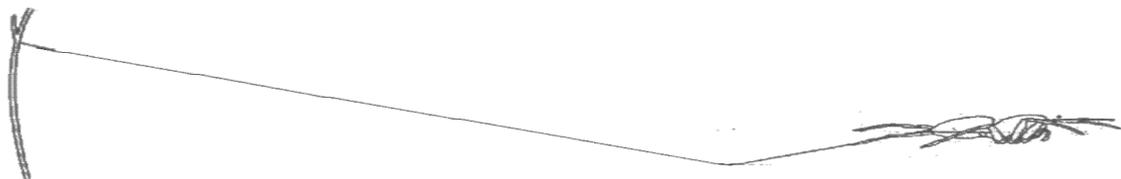
4. OBJETIVOS 25

4.1 General

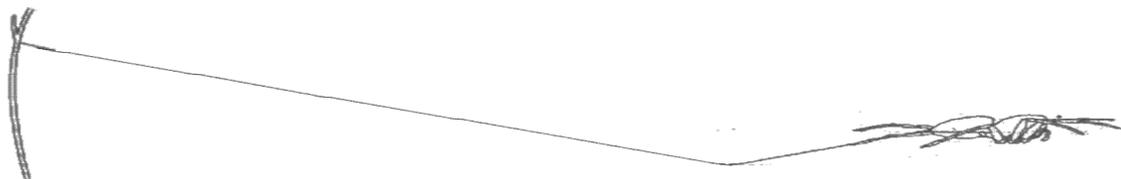
4.2 Particulares

5. METODOLOGÍA 26

5.1 Colecta y mantenimiento de organismos 26



5.1.1	<i>Lycosa subfusca</i>	26
5.1.2	<i>Brachypelma vagans</i>	27
5.2	Diseño experimental	27
5.3	Ensayos conductuales	
5.3.1	Estímulos de prueba	29
5.3.2	Tipos de estímulos	29
5.4	Aparato experimental	30
5.5	Observación conductual	32
5.6	Parámetros conductuales	33
5.7	Análisis estadístico	34
6.	RESULTADOS	35
6.1	Latencia	35
6.2	Distancia aproximada con respecto al estímulo	39
6.3	Actividad locomotora	45
6.4	Conductas antidepredatorias alternas	52
7	DISCUSIÓN	54
7.1	<i>Lycosa subfusca</i> detecta señales químicas y visuales de depredadores	54
7.2	Comparación de la conducta exhibida entre hembras y machos	60
7.3	Conductas antidepredatorias alternas	61
8	CONCLUSIONES	63
9	PERSPECTIVAS	64
10	REFERENCIAS	65



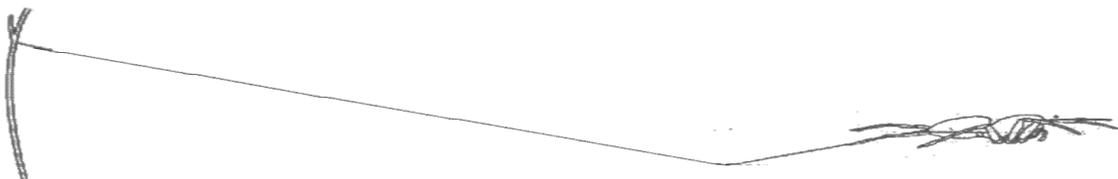
1. INTRODUCCIÓN

1.1 Interacción depredador presa y efecto en la conducta de las presas

Los organismos viven en un conflicto permanente entre las diferentes necesidades biológicas, la optimización de la búsqueda de alimento, la reproducción y al mismo tiempo el evitar ser atacados y consumidos por un depredador.

La depredación ha sido definida ampliamente como el proceso en el cual especies de animales matan y consumen individuos de otras especies de animales (Endler 1978, Marti 1987, Krebs 2000). Es una de las principales fuerzas de selección sobre las especies e involucra procesos coevolutivos sobre la presa en relación con su capacidad para escapar (reducción de la interacción), y en los depredadores para mejorar su eficiencia para cazar (continuar la interacción) (Endler1978, Krebs 2000, Preisser 2005, Blumstein 2006, Ill y Wilkinson 2010). Las interacciones depredador-presa (D-P) pueden influir sobre la ecología (distribución), morfología (estructuras), crecimiento y comportamiento (defensas conductuales ante el riesgo), dando paso al establecimiento de nuevas adaptaciones tanto para el depredador como la presa (Vermeji 1982, Smith 2001, Heithaus 2009).

Ante una interacción de depredación, los organismos son capaces de a) establecer el grado de riesgo bajo el cual se encuentran e b) incorporar esta información en la toma de decisiones conductuales (Lima y Dill 1990, Lima 1998, Kats y Dill 1998). Frecuentemente las decisiones conductuales ante el riesgo pueden incrementar la supervivencia inmediata. Por ejemplo, un organismo críptico puede efectivamente evadir visualmente la orientación de un depredador siempre y cuando se mantenga inmóvil, sin embargo debe cumplir con otras demandas como buscar alimento y pareja. Por ello, el permanecer inmóvil podría asegurarle la supervivencia inmediata pero los costos de no moverse podrían repercutir a largo plazo en el éxito reproductivo y la supervivencia (Lima y Dill 1990, Lima 1998, Martìn 2000, Lind y Cresswell 2005, Gunnarsson 2007, Creel y Christianson 2008, Brown 2010, Creel 2010, Stankowich 2010, Zimmer 2011).



Las decisiones conductuales de las presas frente al riesgo son comúnmente conocidas como respuestas o conductas de defensa, las cuales son efectuadas para evitar todo contacto con los depredadores y mantenerse lejos de estos. La rápida detección y reconocimiento de un depredador permite el desarrollo efectivo de respuestas de defensa (Kats y Dill 1998). Por lo que ante un potencial enemigo, las presas hacen todo lo posible para reducir al mínimo el riesgo de muerte (Kats y Dill 1998, Stankowich 2010).

1.2 Conductas antidepredatorias

Las conductas antidepredatorias (CA) son el resultado de la flexibilidad conductual de la presa en respuesta a un cambio en el riesgo de depredación (toma de decisión ante el riesgo) (Lima 2002). Es decir, los organismos ante la variación en el riesgo pueden estimar y mostrar una gama (diferentes opciones) de conductas dependiendo de los costos y beneficios asociados a este (Lima y Dill 1990, Dill y Fraser 1997, Sih 1997, Krivan 1998, Puttlitz 1999, Chelini y cols. 2009, Coss 2010, Rowe 2010).

Generalmente se ha visto a las interacciones D-P desde el punto de vista fijo, ya sea de la presa o del depredador (Lima 1998). En diversas investigaciones se han enfocado principalmente en el efecto del riesgo y la toma de decisiones de las presas y sus implicaciones sobre las tasas de depredación-mortalidad y su resultado en la dinámica de poblaciones (Figura 1). Sin embargo, se ha dejado de lado la determinación sobre que tanto el depredador como la presa son afectados mutuamente ante la interacción. Es decir, tanto las tasas de depredación como la conducta antidepredatoria están ligadas por retroalimentación (Lima y Dill 1990, Preisser 2005, Creel y Christianson 2008, Heithaus y cols. 2009).

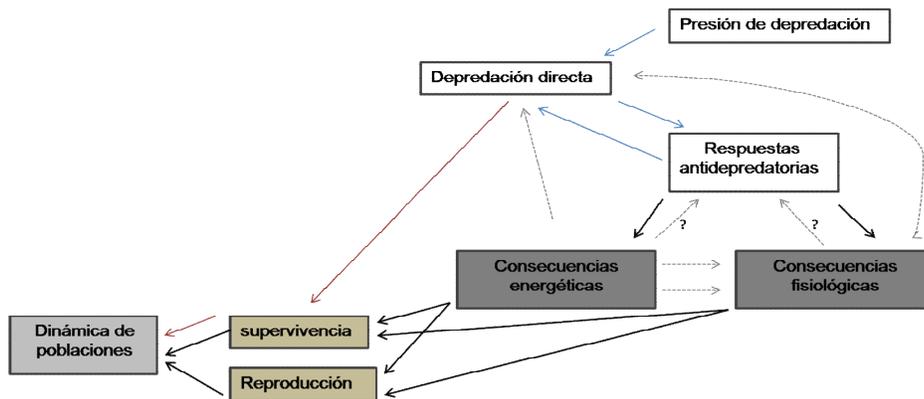


Figura1. Diagrama de efectos de la presión de depredación sobre las respuestas antidepredatorias y sus consecuencias en la dinámica de poblaciones. Tomado de Creel y Christianson, 2008.

Tanto el depredador como la presa exhiben una serie de estados conductuales. Una vez que se ha establecido la interacción, el depredador exhibe una secuencia depredatoria en la que se presentan la búsqueda, encuentro, elección, ataque, captura, consumo y cambio de presas (Abdulla 2004). En cuanto a la presa, ante la presencia de un peligro de depredación siguen una secuencia antidepredatoria donde se examina la detección, reconocimiento, evasión, escape o dilución (Dehn 1990, Endler 1991, Creel 2010, Rowe 2010). Ante la presencia de cualquiera de estas estrategias de la secuencia, las presas pueden interrumpir y mostrar defensas conductuales específicas, las cuales le posibilitan el evitar ser depredadas (Lima y Dill 1990, Lima 1998). Entre las estrategias para reducir el riesgo se incluyen, la variación de las tasas de actividad pre-encuentro en relación con el nivel de riesgo, la limitación de la exposición en tiempos y lugares donde se ubica un depredador, el mantenimiento de altos niveles de vigilancia para detectar depredadores a una mayor distancia, uso de refugios y el escape rápido e incluso la lucha por liberarse de la captura (Krivan 1998, Coss 2010, Rowe 2010, Stankowich 2010).

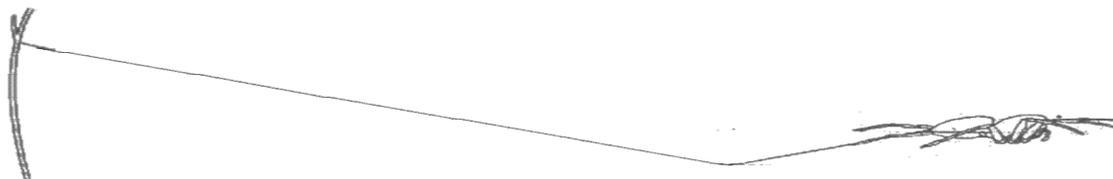
Las respuestas antidepredatorias incrementan la supervivencia de las presas, aunque son generalmente costosas debido a que interfieren con procesos como el forrajeo y la reproducción (Kats y Dill 1998). La rápida detección y reconocimiento del riesgo puede

incrementar la habilidad para evadir eficientemente la depredación, así, cuanto más rápido detecten y reconozcan las presas a sus depredadores más eficiente será la conducta antidepredatoria (Bell y cols. 2006, Coss 2010). Por ejemplo, la toma de decisiones sobre cuando iniciar la huida. Las presas usan el escape como una táctica común antidepredatoria, pero la decisión de cuando y como escapar es crucial, la razón es debido a que cualquier falla en la decisión resultaría en la muerte del individuo. Es por eso que el despliegue efectivo de una conducta antidepredatoria es de vital importancia para la adecuación de las presas (Dehn 1990, Lind y Cresswell 2005, Stankowich 2010).

Las conductas antidepredatorias son un mecanismo eficiente para evadir a los depredadores y se ha observado tienen implicaciones sobre la reproducción (Magnhagn 1991). Tanto hembras como machos se ven afectados por la depredación, sin embargo los costos pueden variar (Lima y Dill 1990, Eubanks y Miller 1993, Walker y cols. 1999). El periodo reproductivo es frecuentemente un tiempo de mayor aumento en la depredación (Roberts y cols. 2006, Fowler-Finn y Hebets 2011). Tanto hembras como machos se enfrentan ante la disyuntiva de la mortalidad y la reproducción. (Magnhagn 1991, Persons y cols. 2004).

En los machos el riesgo experimentado puede incrementar de distintas maneras al intentar reproducirse, ya que al desplegar conductas sexuales y llamados de apareamiento podría no solo ser llamativos para las hembras sino también de los depredadores (Fowler-Finn y Hebets 2011). En el caso de las hembras, la portación de los huevos puede aumentar el riesgo de depredación mediante el incremento de la visibilidad frente a los depredadores o la disminución de la velocidad y la maniobrabilidad (Persons y cols. 2004).

Una de las estrategias de los organismos (tanto en hembras como en machos) es detectar a sus depredadores antes de que estos los detecten y así disminuir el grado de vulnerabilidad a ser depredado.

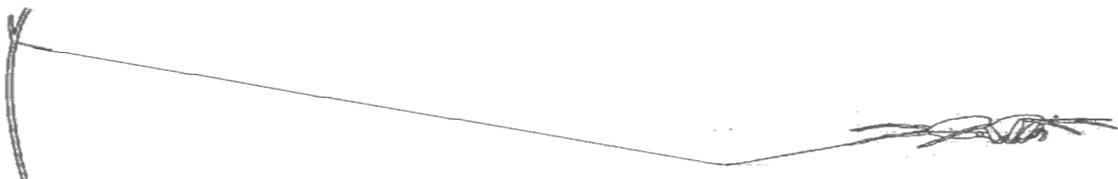


1.3 Detección del riesgo de depredación

Los organismos son capaces de obtener información del ambiente a través de señales o atributos que le denoten parejas disponibles, coespecíficos, rivales o depredadores (Otte 1974, Persons y cols. 1996a, 1996b, Rovner 1996, Boughman 2002, Searcy y Nowicki 2005, Rendall y cols. 2009). La variedad de señales detectadas por los individuos es enorme, y varía desde la coloración brillante, llamados, posturas, formas, feromonas etc. Estas señales frecuentemente sirven en la atracción de parejas o disuadir un rival, para alarmar a coespecíficos de la aproximación de un depredador o alertar a la progenie (Grostal y Dicke 1986, Blackledge 1998, Jhonstone 1999, Dicke y Grostal 2001).

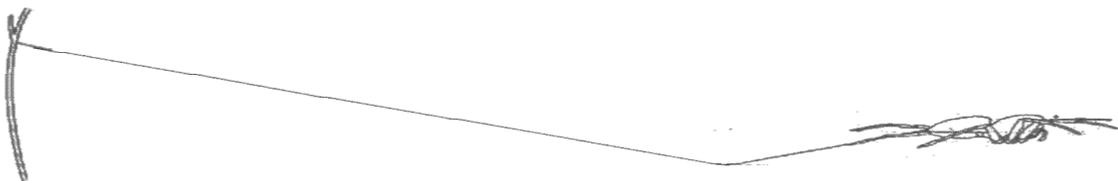
El flujo de información ocurre cuando la acción (o señales) de un organismo se ve influenciada por la conducta de otro. Consecuentemente las propiedades de este otro organismo, el receptor, externalizan presiones de selección fuertes sobre el diseño de la señal. En el traspaso de la información tanto emisores como receptores se ven influenciados (Jhonstone 1999). Para el señalante o emisor, el despliegue de señales puede ser un medio para manipular la respuesta del receptor, pero para el receptor el despliegue de estas señales es un recurso importante de información. La selección, en los emisores, favorece a los individuos que despliegan efectivamente una señal y provocan una respuesta (esperada) benéfica, y en los receptores, favorece a aquellos que responden apropiadamente a la conducta (a una señal dada) de otros individuos. Por ejemplo, en el caso del riesgo de depredación y la detección por las presas.

Cuando las presas no detectan señales o indicios de un depredador cercano, estas exhiben conductas que maximizan el éxito reproductivo, pero en presencia de este, estas conductas podrían incrementar el riesgo a ser depredados (Grostal y Dicke 1986, Roberts y cols. 2006). Por ejemplo, muchas de las conductas aumentan la visibilidad de los depredadores, haciendo a las presas más localizables (despliegues sexuales, vocalizaciones y marcas químicas) y vulnerables (desplazamiento en áreas expuestas a mayor número de forrajeadores).



Una manera efectiva de evitar el riesgo y sus consecuencias es detectando a los depredadores antes que estos detecten primero a las presas. Diversos animales incrementan la probabilidad de detección temprana y reconocimiento de depredadores usando señales del ambiente, como restos metabólicos, señales de alarma que les indiquen la presencia de un potencial riesgo (Kats y Dill 1998, Dicke y Grostal 2001, Lohrey y cols. 2009). Ambos, depredador y presa, usan sistemas sensoriales -visual, mecánico (auditivo, vibración) y químico- (Gardiner 1978, Dicke y Grostal 2001) para detectar la presencia del otro, su captura o evasión. Si una serie particular de condiciones ambientales incrementa la habilidad de caza del depredador, la presa puede percibir estas condiciones como una señal del aumento del riesgo de depredación. De manera similar, las presas son capaces de percibir distintos grados de riesgo dependiendo de cómo estas adaptaciones sensoriales coinciden con cambios en las condiciones ambientales (Lima 1998, Rovner 1996 Hartman y Abrahams 2000, Persons y cols. 2001; Botham y cols. 2006).

Por ejemplo, muchos animales muestran conductas de defensa en presencia de señales visuales y vibratorias producidas por los depredadores. Ante un riesgo de depredación cercano, la visión resulta ser una de las vías más efectivas y directas para la detección rápida del riesgo (Lohrey y cols. 2009). La detección de señales ambientales que determinen la presencia de enemigos es de vital importancia ya que la eficiencia en el reconocimiento y la participación oportuna de las respuestas de defensa, evasión, tiene ventajas sobre la sobrevivencia (Lima y Dill 1990, Dicke y Grosal 2001). Además, una vez que la presa a detectado al depredador, la probabilidad de que este consiga capturar a la presa decrece. Por lo tanto, una vez detectado, el depredador debería incrementar su tendencia a buscar otra presa en vez de perseguir a esa, ya que la presa tomaría ventaja de esta estrategia para informar al depredador que ha sido detectado (Figura 2).



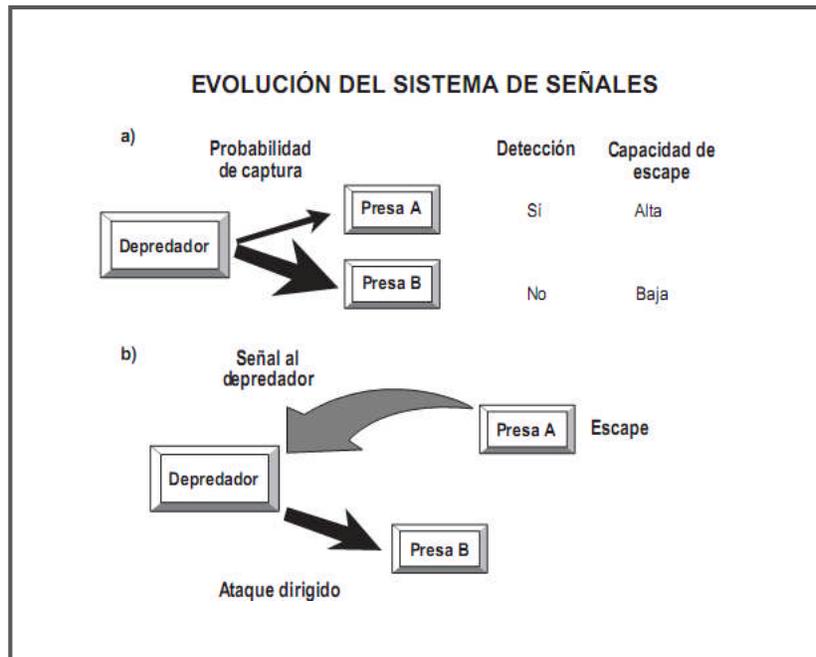


Figura 2. Evolución del sistema de señales entre depredador y presa. a) la probabilidad de captura es menor cuando la presa detecta primero a su depredador. b) Estrategia del depredador, una vez que la presa lo ha detectado.

1.4 Tipos de señales detectadas por las presas

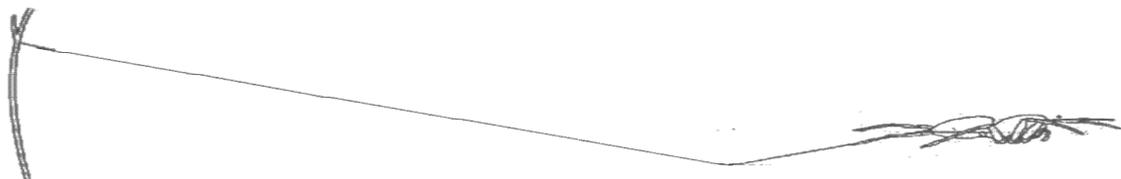
Los organismos detectan señales del ambiente que le denotan un riesgo de depredación. Tanto vertebrados como invertebrados (artrópodos) detectan señales visuales, químicas y vibratorias de sus depredadores (Grostal y Dicke 1986, Persons y Uetz 1996, Barnes y cols. 2001, Persons y cols. 2002, Wilder y Rypstra 2004, Lehman y cols. 2004, Bell y cols. 2005, Eiben y Persons 2007). En el presente trabajo nos enfocaremos en las primeras dos (visuales y químicas).

1.4.1 Señales químicas

La información química puede ser un recurso importante para detectar la presencia de enemigos (Kats y Dill 1998, Dicke y Grostal 2001, Schonewolf 2006). Esta información puede ser adquirida a través de la olfacción, el gusto o la combinación de ambos. Típicamente la olfacción es la detección de señales químicas que se disuelven en medios como el aire y el agua, lejos de su fuente original. Mientras que el gusto es la adquisición de señales que entran en contacto directo con el recurso. La ventaja de la detección de señales químicas es que pueden ser detectadas por periodos relativamente largos después de que fueron depositados o liberados (Dicke y Grostal 2001).

Potencialmente las presas pueden percibir señales químicas que le denotan la presencia de enemigos a partir de recursos directos e indirectos (Grostal y Dicke 1986, Dicke y Grostal 2001). Las señales que provienen de recursos directos consisten en infoquímicos que son producidos por el enemigo y que son reconocidos por las presas (Kairomonas), estas son señales directas contenidas en los desechos, huevos, excretas, feromonas o cualquier otro producto del enemigo (Schonewolf 2006). Las señales provenientes de recursos indirectos no son producidas por el enemigo. Estas señales pueden incluir feromonas de alarma, o de conspecíficos muertos, aleloquímicos de heteroespecíficos (Dicke y Grosal 2001). Las presas responden a señales químicas provenientes de depredadores para estimar el riesgo de depredación exhibiendo conductas antidepredatorias incluso si el depredador no está cerca. (Kats y Dill 1998).

La ventaja de las conductas mediadas químicamente, es que el riesgo puede detectarse de manera efectiva y temprana incluso si el depredador esta a distancia (Persons y Rypstra 2001, Persons y cols. 2001, Barnes y cols. 2002, Persons y Lynam 2004). Por otra parte, estas respuestas en ocasiones resultan particularmente costosas para las presas, debido a que pueden responder incluso en la ausencia de un depredador inmediato y por lo tanto, sobreestimar el riesgo (Kats y Dill 1998). En diversas investigaciones se ha resaltado el papel de la detección de señales químicas directas sobre la distribución en parches de forrajeo, uso de refugios, incremento de la agresividad, conducta de escape, conductas reproductivas, reducción de la

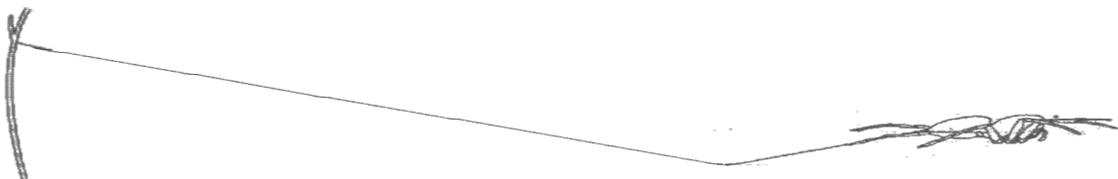


actividad e incluso en la fisiología del individuo (Persons y Uetz 1996a, Persons y Uetz 1996b).

1.4.2 Señales visuales

La visión es la modalidad sensorial que normalmente proporciona una gran sensibilidad sobre la ubicación de los organismos (Cronin 2005, Roberts y Uetz 2008, Rosier y Langkilde 2011, Juricic y cols. 2011). Frecuentemente es el sentido más efectivo para la detección temprana de depredadores y presas, así como para el establecimiento en la toma de decisiones tomadas bajo la detección (Chittka y cols. 2009). Las tareas visuales de depredadores y presas requieren especializaciones muy diferentes, lo que refleja el papel de cada animal en la relación depredador-presa (Cronin 2005). Para las presas son mayores los costos asociados al sobrestimar la presencia del depredador. Los sistemas visuales de la presa tienden a ejemplificar un campo espacial relativamente uniforme, en busca de depredadores prácticamente en cualquier lugar. Los depredadores, en cambio, tienden a concentrarse en pequeños campos visuales, en busca de presas ocultas y en la toma de decisiones acerca de la posibilidad de un ataque exitoso (Cronin 2005).

En la detección de los depredadores, la presa debe (1) establecer un análisis completo del riesgo (situación), (2) toma de decisiones con rapidez, y (3) efectuar la conducta antidepredatoria que le asegure la sobrevivencia. La toma de decisiones rápidas fomenta la evolución de los sistemas eficaces de percepción y el tratamiento de la información percibida (Lima 1998, Cronin 2005). Las presas responden a señales visuales que le denoten la presencia de un objeto nuevo o un rápido movimiento del depredador (Rosier y Langkilde 2011). Algunas de las señales visuales percibidas por las presas para detectar y evaluar a sus depredadores son la talla y su conducta. Estas señales proveen información específica sobre la identidad y la intención del potencial depredador. Por ejemplo, la presa puede ser capaz de identificar visualmente a un depredador basándose en la forma, talla y color, además puede usar la conducta del depredador para determinar el riesgo inmediato que posee. Un depredador



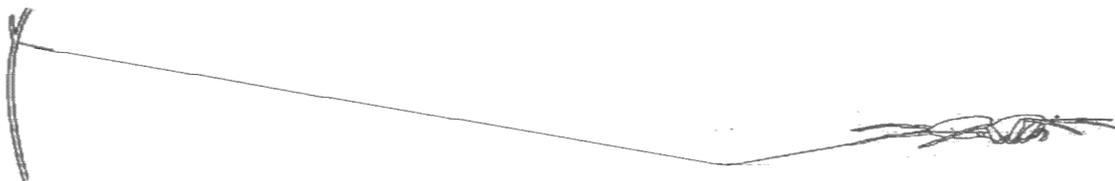
que se encuentra alimentándose o cortejando, por ejemplo podría aparentar menor riesgo que un depredador aproximándose en dirección a su presa.

Las señales visuales son un mecanismo eficiente para detectar a depredadores a distancias relativamente cortas donde el riesgo a ser depredado es mayor (Gunnarsson 2007, Lohrey y cols. 2009). Otra de las desventajas de las señales visuales es que podrían ser menos informativas dependiendo del ambiente, es decir en hábitats con baja visibilidad (intensidad de la luz o turbidez) o en encuentro con depredadores crípticos donde la detección certera sobre el depredador disminuye (Foelix 1982, Abrahams y Kattenfeld 1997, Hartman y Abrahams 2000). Si bien los organismos detectan de manera eficiente tanto señales químicas como visuales de sus enemigos potenciales, se ha visto que la percepción del riesgo usando individualmente cada una de las señales podría incrementar la captura y disminuir la sobrevivencia inmediata de los organismos.

La asociación entre distintas vías de detección puede responder al problema de una detección y evaluación eficiente de los depredadores. Un depredador es detectado visualmente, y se reconoce como un riesgo de depredación alto, siempre y cuando el depredador este cerca. Por otra parte, cuando la presa detecta señales químicas asociadas a un supuesto depredador y no tiene la confirmación visual de éste, cabe la posibilidad de que el depredador pueda o no encontrarse en el área (Lima 2002). Por lo tanto los beneficios de detectar un potencial riesgo de manera directa, eficiente y rápida, podrían ser redituables si distintas vías están involucradas.

1.5 Detección de señales en arácnidos

En los arácnidos, las señales ambientales son detectadas mediante mecanorreceptores, quimiorreceptores y fotorreceptores ubicados sobre la superficie del cuerpo (Gardiner 1978, Foelix 1982). Estos organismos, tienen una porción más densa de estos receptores en patas, regiones bucales, y en la parte anterior del cuerpo, incluso tienen órganos especializados para la recepción de señales químicas como las sensilias tricodeas, sensilias placodeas o placas



porosas, sensilias basicónicas y sensilias celocónicas, aunque también se encuentran pelos sensitivos, tricobotrias y órganos de Haller (Gardiner 1978, Rainer 1996).

Muchos arácnidos poseen hasta ocho ojos, los cuales tienen un arreglo específico dependiendo de la familia a la que pertenecen (Foelix 1982, Clemente y cols. 2010). Usualmente los ojos se colocan en dos filas (algunas veces en tres). De acuerdo al arreglo se pueden diferenciar, ojos anterolaterales (OAL), ojos anteromediales (OAM), ojos posterolaterales (OPL), y ojos posteromediales (OPM). Las arañas lobo (Familia Lycosidae) cuentan con cuatro ojos frontales uniformemente pequeños y ojos posterolaterales y posteromediales más grandes (Figura 3).

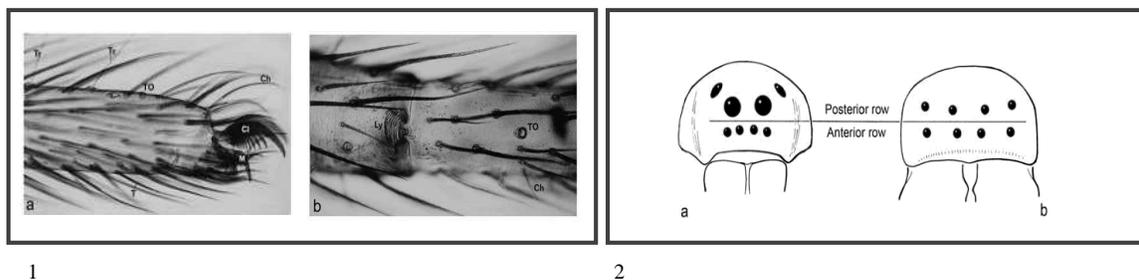
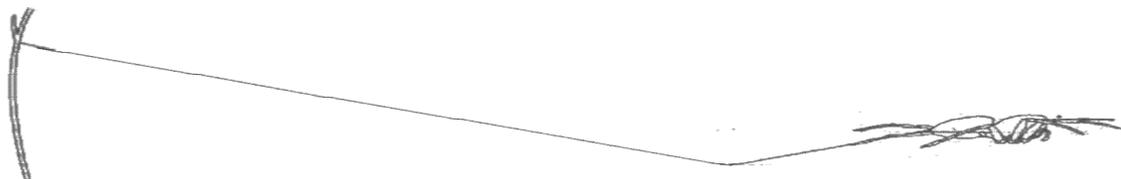


Figura 3. Órganos sensoriales para la recepción química y visual en arácnidos. 1. Receptores de las patas. a) vista lateral de un tarso. b) vista dorsal del tarso-metatarso juntos. 2. Patrón de ojos en a) araña lobo *Lycosa* y b) araña tejedora *Tetragnatha*. La araña lobo cuenta con ojos pequeños uniformes en la fila anterior. Imagen de Foelix, 1982

1.6 Arañas lobo como modelo de estudio

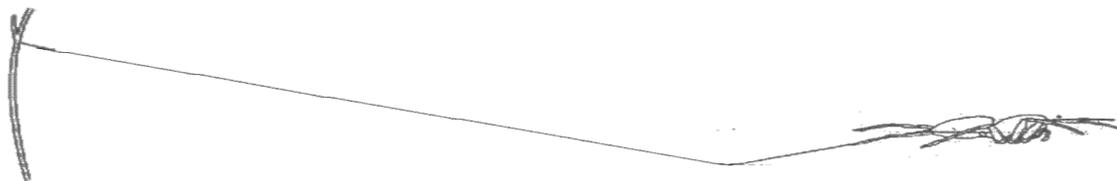
Los miembros de esta familia Lycosidae son clasificados como cazadores de rango abierto, son arañas robustas y ágiles, con vista extremadamente aguda que ayuda en sus hábitos de caza nocturnos. Son organismos de vida solitaria y cazan solos. Algunos son cazadores oportunistas, abalanzándose sobre sus presas al encuentro o a largas persecuciones en distancias cortas. Otras tienden a emboscar a las presas cerca de las madrigueras, por lo que se les puede catalogar como cazadores con estrategias (“sit and wait”) de asecho (Schoener 1969, 1971, Ford 1978, Janetos 1982, Cady 1984, Buddle 2000, Casas y cols. 2008).



Existen diversos géneros de arañas lobo, que varían en tamaño desde 1 cm a 8 cm y coloración. En general las arañas lobo son pardas, con tonos que van desde, marrones, grises y negros, a menudo con patrones en el cefalotórax. Estas arañas tienen ocho ojos dispuestos en dos filas. La fila inferior se compone de cuatro ojos pequeños, la línea superior de los ojos se envuelve alrededor de la parte delantera del animal; que consta de dos ojos muy grandes (que los distinguen de los Pisauridae) en la parte delantera y ojos más pequeños localizados en ambos lados del cefalotórax (Foelix 1982, Clemente y cols. 2010). Estas arañas dependen de su vista para cazar (Fenk y cols. 2010). La visión de las arañas lobo es superior a muchas otras especies de arañas (Escobar-Ortega 2002). El ojo tiene una superficie altamente reflectante que le permite un mejor consumo de luz en las horas más oscuras. Además de esto, son capaces de ver la "luz polarizada" (Uetz y cols. 2011). Su sentido del tacto es también muy agudo. Las arañas lobo no sólo están cubiertas de pelos sensoriales de múltiples longitudes y pueden captar las vibraciones del suelo instantáneamente en presencia de presas o potenciales amenazas. (Gardiner 1978). Por otra parte detectan de manera efectiva feromonas y restos químicos de presas y depredadores (Persons y cols. 2001, Hoefler y cols. 2002).

A diferencia de otras arañas, las Lycosidae no tejen telarañas o nidos con su seda. La seda se utiliza para el revestimiento de una madriguera, la creación de ovisacos o como una línea de pista / arrastre y dispersión aérea en los neonatos (Bonte y cols. 2006, 2007). Las arañas lobo son únicas en llevar sus huevos en un saco de seda (ovisaco) colocado en las hileras localizadas al final del abdomen. Después de que los neonatos eclosionan, permanecen junto a la madre por aproximadamente unas semanas y después se dispersan usando líneas de seda y ráfagas de viento (Bonte 2007). Algunas arañas de esta familia elaboran madrigueras profundas tubulares en las cuales se esconden gran parte del tiempo y algunas otras pueden ser errantes con refugios temporales poco profundos.

En México, la familia Lycosidae se extiende desde los hábitats desérticos (Sonora, Chihuahua, Coahuila) hasta los hábitats selváticos (Península de Yucatán). Se han registrado aproximadamente 8 especies de la familia Lycosidae para la Península de Yucatán, de las cuales se sabe poco sobre su ecología e incluso conducta. *Lycosa subfusca* es una de las



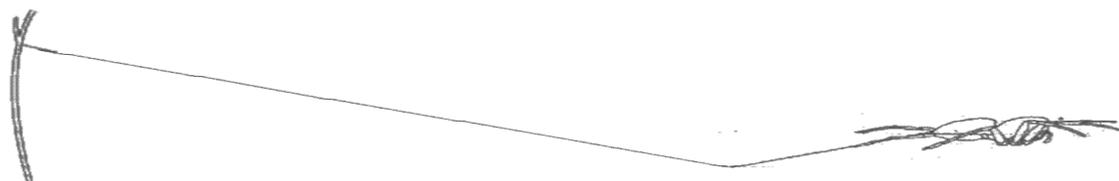
especies de las cuales se ha estudiado su ecología y conducta, aunque los trabajos son escasos y frecuentemente se emplean hembras por su fácil reconocimiento.

1.6.1 Diferenciación sexual

Un macho de araña lobo que es sexualmente maduro cuenta con pedipalpos hinchados (también llamados palpos) los cuales tiene una estructura compleja esclerotizada en la región ventral del palpo. Esta estructura contiene esperma y es usada como medio para transferir esperma a la hembra (Gardiner 1978, Buddle 2000) (Figura 4). Los palpos cumplen muchas funciones en las arañas. Las arañas lobo en particular, no sólo es el palpo la estructura que transfiere el esperma durante el apareamiento, sino también la base del palpo tiene un órgano estridulador que se utiliza para hacer sonidos durante el cortejo (Gardiner 1978, foelix 1982). Los palpos en los machos poseen diversos pelos quimiosensoriales que son útiles detectar las feromonas de la hembra. Los machos poseen abdómenes de longitud menor en comparación de las hembras y patas generalmente más largas. Estas últimas pueden tener estructuras llamadas cepillos, las cuales se usan para el cortejo (Foelix 1982). Generalmente los machos son muy activos debido a la búsqueda de pareja (Walker y Rypstra 2002, Framenau 2005), con periodos de exploración altos en parches de forrajeo (Persons y Uetz 1996, Morse 1997).

Las hembras maduras se pueden reconocer por la presencia de epiginio en la superficie ventral del abdomen. El epiginio es la parte externa de la estructura que sostiene el esperma y es la región desde la que se depositan los huevos (Gardiner 1978, Foelix 1982, Maloney 2002). Es más difícil ver la epiginio en la hembra que los pedipalpos del macho. Por lo que la diferenciación se hace mediante el reconocimiento de hembras grávidas, que son aquellas que portan ovisaco (Figura 4). Las hembras alcanzan mayores tamaños del abdomen que los machos y sus extremidades son más cortas (en comparación con las de los machos) (Framenau 2005). Por otra parte usan feromonas sexuales producidas a través de seda para poder atraer a los machos (Maloney 2002).

Se ha observado que las hembras son menos activas que los machos, son excelentes cazadoras, más agresivas y muestran preferencia por ambientes favorables en temperatura, humedad y vegetación para establecer madrigueras (Morse 1997, Walker y Rypstra 2002).



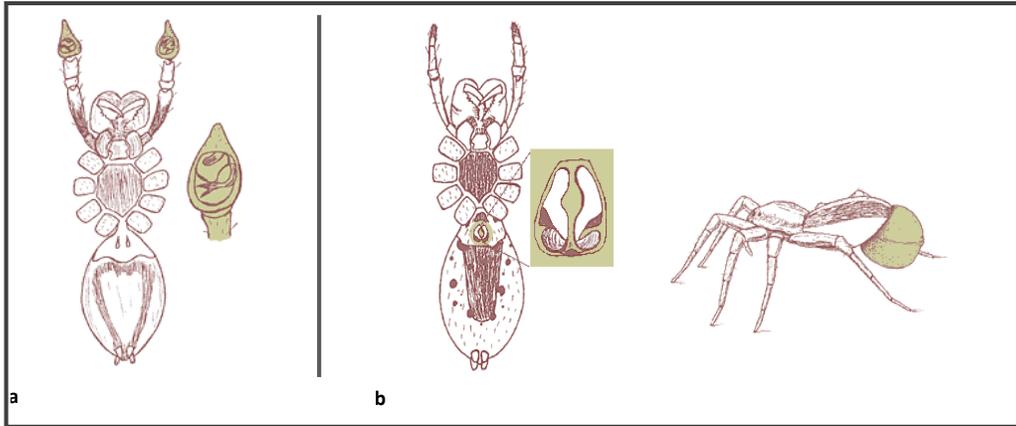
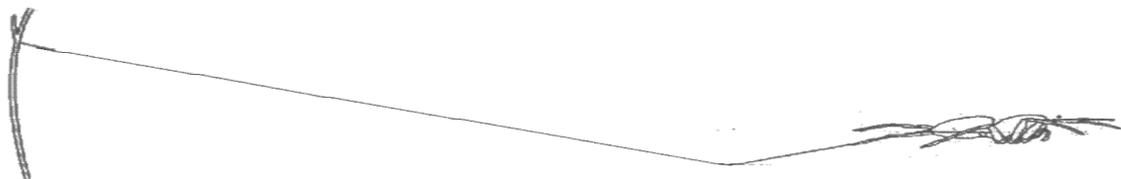


Figura 4. Hembra y Macho de Lycosa. a) Vista ventral de macho y ampliación del pedipalpo. b) vista ventral de hembra, se muestra la ubicación del epiginio y hembra de Lycosa con ovisaco.

1.6.2 Depredadores potenciales

B. vagans es un especie protegida de tarántula presente en el sureste mexicano (Machkour-M'Rabet y cols. 2012). *B. vagans* vive en madrigueras donde se esconde durante el día, cazando en la noche (Machkour-M'Rabet 2005, 2007) Se encuentra comúnmente en áreas abiertas donde viven también las licosas (Dor y cols. 2011). Esta araña puede atacar a congéneres que ubica gracias a olores producidos por su seda (Henaut y Machkour-M'Rabet 2005, Dor y cols. 2008). Es un depredador para varios artrópodos como alacranes (Dor y cols. 2011), arañas (Dor y cols. 2011) e insectos en general (Machkour-M'Rabet y cols. 2007).

Lycosa subfusca y *Brachypelma vagans* son dos arañas comunes en el sureste mexicano. Son simpátricas, ambas especies presentan características ecológicas comunes, son generalistas, nocturnas, depredadores terrestres y presentan depredación intragremial, la cual es fundamental entre las dos especies, ya que se ha observado influye sobre su distribución (Dor y cols. 2011).



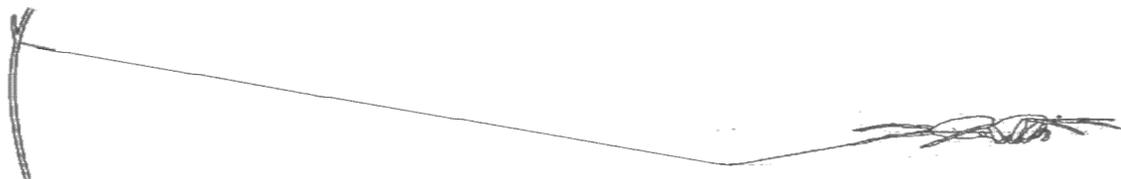
2. ANTECEDENTES

2.1 Las Lycosas detectan señales químicas y visuales

Diversos animales son capaces de usar la información química producida por depredadores y estimar el posible riesgo de depredación (Kats y Dill 1998). Numerosos estudios han documentado las respuestas conductuales de licosas frente a señales de depredadores (Persons y Uetz 1996, Barnes y cols. 2001, Persons y cols. 2002, Wilder y Rypstra 2004, Lehman y cols. 2004, Bell y cols. 2005, Eiben y Persons 2007).

Las arañas lobo son un excelente modelo para el estudio de las interacciones depredador presa mediadas químicamente (Persons y Rypstra 2000, 2001). En investigaciones llevadas a cabo para determinar el uso de las señales químicas provenientes de excretas de depredadores, como Mantoideos y Aracnidos (Persons y cols. 2001, Wilder y cols. 2004), y seda en el caso de depredadores provenientes de la misma familia (Persons y cols. 2001), se ha observado tienen un efecto directo sobre conductas de evasión, reducción de la velocidad de movimiento y aumento de los periodos de inmovilidad y sobrevivencia de estos organismos. La mayoría de los trabajos se han enfocado en el modelo de las hembras de *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae) y como estas detectan y discriminan a sus depredadores a partir de señales químicas como seda y excretas (Persons y cols. 2001, 2002, 2004, 2005, Lehmann 2005).

Se ha observado que las hembras adultas de *Pardosa* muestran reducciones en la actividad y prolongados periodos de inmovilidad en la presencia de seda y excretas producidas por hembras adultas de *Hogna helluo* (Araneae, Lycosidae) (Persons y cols. 2001, 2002). Recientemente se ha mostrado que la conducta antidepredatoria de *Pardosa* en presencia de señales de *Hogna* tiene costos significativos sobre la adecuación (Taylor y Persons 2005, Persons y cols. 2001) En presencia de seda y excretas las hembras de *Pardosa* muestran una reducción en la eficiencia de forrajeo, baja condición corporal, ovisacos más ligeros, y baja producción de huevos (Persons y cols. 2002).

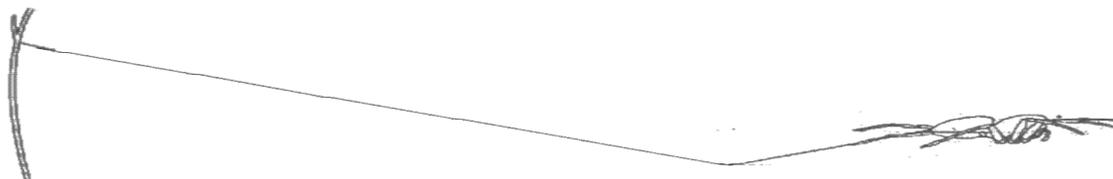


Por otra parte Persons y cols (2001) determinaron que *P. milvina* (Araneae, Lycosidae) es capaz de mitigar estos costos sobre la adecuación adquiriendo información química adicional acerca del riesgo de depredación y entonces combinar el grado de conducta antidepredatoria con el nivel de riesgo percibido. Por ejemplo, hembras adultas de *Pardosa* muestran grandes reducciones en la actividad en presencia de seda y excreta proveniente de hembras adultas de *Hogna* que previamente se alimentaron de *Pardosa*, en contraste con aquellas que se alimentaron de otras presas.

Barnes y cols. (2002) determinaron también que hembras adultas de *Pardosa* muestran disminución de la actividad, incremento en los periodos de inmovilidad y reducción en la velocidad de movimiento en presencia de señales químicas (seda y excretas) frescas recién depositadas por hembras de *Hogna* comparadas con señales que habían sido depositadas una semana antes. Este grado de respuesta antidepredatoria ante diferencias sutiles en la seda y excretas han mostrado tener un efecto directo sobre la probabilidad de depredación en *Pardosa* (Persons y cols. 2001, 2002; Barnes y cols 2002).

Las señales químicas que transmiten información precisa sobre el riesgo (talla del depredador, tiempo desde que estuvo en un área determinada, dieta del depredador, sexo, entre otras) pueden permitir mitigar los costos sobre la adecuación asociados con las conductas de defensa. Persons y cols. (2001) Evaluaron la habilidad de las hembras de *Pardosa* para modificar sus respuestas antidepredatorias ante *Kairomonas* producidas por *Hogna* que variaba en tamaño corporal. La talla (masa corporal) se ha observado es fundamental ya que existe depredación intragremial tamaño dependiente entre estas especies, por lo que se observó que *Pardosa* muestra un grado de conducta antidepredatoria relativa a la calidad de las *Kairomonas* del depredador presente y muestra una discriminación entre las diferentes tallas del depredador.

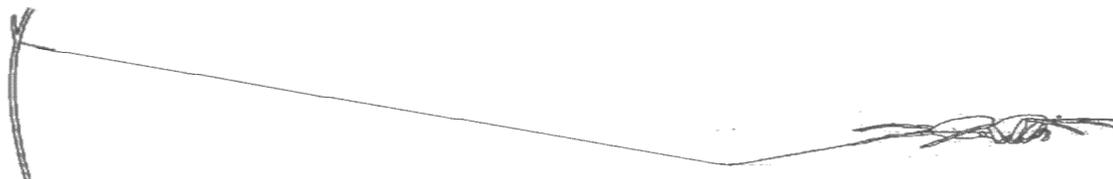
Otro de los trabajos que se ha enfocado en la detección de cambios sutiles en el riesgo de depredación a través de señales químicas han sido Lehmann y cols. (2004), quienes determinaron que la información química proveniente de hembras y machos de *Hogna* (sexo del depredador) reduce significativamente la actividad de *Pardosa* lo cual resulta en un



incremento en la supervivencia. Estos resultados son consecuencia de la medición del riesgo de depredación de *Pardosa* en presencia de machos y hembras de *Hogna*, donde se estableció que las respuestas antidepredatorias y supervivencia de *P. milvina* variaban en presencia o ausencia de señales químicas depositadas previamente por ambos sexos del depredador. Se observó también que en ausencia de señales del depredador (seda y excretas), *Pardosa* sobrevivía significativamente en periodos más largos que cuando estaba frente a señales de machos y hembras de *Hogna*. Además los niveles de actividad en presencia de estas señales disminuía en comparación donde no eran colocadas señales del depredador, si bien la actividad fue menor cuando estaban colocados frente a señales químicas de las hembras de *Hogna* que en machos esta no fue significativa.

La calidad y la cantidad de seda y excretas puede variar con el estado de saciedad del depredador. Por ejemplo, Bell y cols. (2006) analizaron si las señales químicas provenientes de *Hogna helluo* saciada y no saciada afecta los niveles de actividad y supervivencia de las hembras adultas de *Pardosa milvina*. La respuesta de *Pardosa* fue medida frente a diferentes variaciones en la saciedad del depredador, observándose que *P. milvina* reduce significativamente su actividad en presencia de señales químicas de *Hogna*, y presenta menor actividad en presencia de aquellas señales provenientes de depredadores hambrientos (no saciados). Además el tipo de señal y el estado de saciedad del depredador afecta significativamente la supervivencia. Estos estudios demuestran que la información contenida en las señales químicas del depredador pueden influir no solamente en la presencia o ausencia de respuestas antidepredatorias en las presas, sino también en la magnitud de sus respuestas.

La reducción de la actividad es una de las principales respuestas de defensa analizada y observada en *Lycosas*, y se ha visto que ante señales químicas provenientes de un potencial depredador los organismos mitigan el riesgo mediante esta reducción en su actividad. Persons y Uetz (1998) y Persons y cols (2001) han discutido ampliamente que la probabilidad de que las arañas lobo sean atacadas en movimiento es mayor, debido a la estrategia de forrajeo que presentan (Schoener 1971), ya que pasan largos periodos en parches de forrajeo dependiendo de la preferencia y densidad de presas, y variando de un parche a otro. De esta manera, ante periodos de actividad prolongados, estos organismos podrían detectar señales químicas

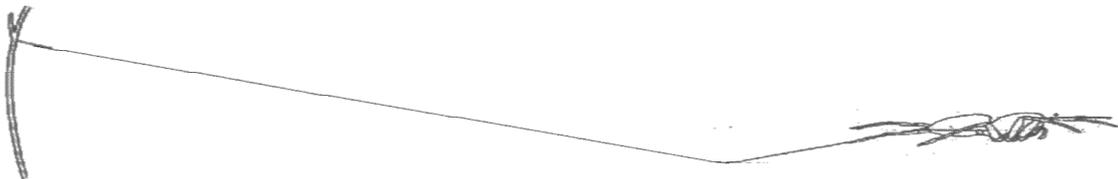


provenientes de depredadores y como consecuencia reducir su actividad como estrategia para mitigar el riesgo.

Existe evidencia de que las arañas lobo pueden discriminar entre sexo, talla, dieta, y estado de saciedad del depredador. Sin embargo, estas arañas no solo detectan estos cambios sutiles en el riesgo, sino que también pueden discriminar entre diferentes tipos de depredadores. Wilder y Rypstra (2004) han discutido ampliamente como *Pardosa* no solo responde ante señales de *Hogna* con incremento en los movimientos verticales y reducción en la actividad, sino que también responde ante señales de otros depredadores como Mantoidea (*Tenodera sinensis*) pero los resultados en la conducta son diferentes ya que ante *T. sinensis* resulta no haber cambio vertical en el movimiento, pero si una reducción de la actividad. Esta diferencia en la conducta frente a diferentes depredadores quizá se deba a la estrategia de depredación.

Las arañas lobo emplean el sistema visual para detectar movimiento, formas o figuras durante la búsqueda de parejas, localizar presas, coespecificos y depredadores (Lyzotte y Rovner 1988, Rovner 1996, Persons y Uetz 1997, Heberts 2004, Roberts y cols. 2006, Rypstra y cols.2009). Las lycosas tienen un sistema visual eficiente para la detección de coespecificos y potenciales parejas, sin embargo es menos complejo que en las arañas de la familia Salticidae. Cuando se encuentran en la estrategia de caza de asecho (“sit and wait”), estas arañas lobo se basan más en la vibración que en la visión (Ford 1978). Sin embargo se ha visto que en la estrategia de desplazamiento a través de parches de forrajeo y emboscada, la visión es uno de los principales sistemas a usar (Ford 1978, Rovner 1989).

Se ha analizado ampliamente el papel de la visión en el reconocimiento de coespecificos y parejas principalmente. Rovner (1996) evaluó la importancia relativa de la visión para mediar interacciones entre coespecificos en *Rabidosa rabida*. Comparó la conducta de arañas cegadas con respecto a la conducta de arañas no cegadas, incluyendo tanto el reconocimiento de machos- machos, hembras- hembras y machos-hembras. Concluyó que la visión provee una orientación aguda sobre la distancia y discriminación del coespecifico y de machos y hembras receptivos. Señalan además, que en los despliegues de cortejo de los

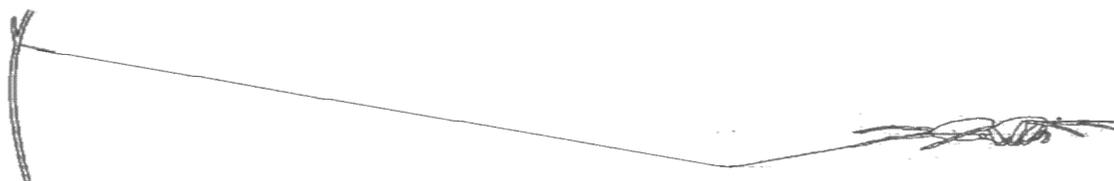


machos, las señales acústicas son de vital importancia ya que provocan la receptividad en las hembras, además la ocurrencia de cortejo y otras conductas durante los periodos de mayor actividad (nocturna) así como en los periodos diurnos la visión podría ser asumida como el sentido más importante usado en las lycosas.

Lizzote y Rovner (1988) examinaron como las arañas lobo, *Lycosa rabida* y *Lycosa punctulata* detectaban señales visuales provenientes de presas como las luciérnagas y concluyeron que la visión es importante como indicador de la orientación de las presas. Si bien la visión puede ser eficiente en la detección de presas, se ha observado que en las lycosas puede intervenir otras señales de manera más eficiente para la rápida detección.

Eiben y Persons (2007) examinaron el efecto de la exposición previa a diferentes señales de depredación (visuales, químicas y vibratorias) sobre la conducta antidepredatoria y sobrevivencia de neonatos de *Rabidosa rabida*. Cada una de las señales fue analizada individualmente y en conjunto. Ante este análisis determinaron que los neonatos de *Rabidosa* responden de manera innata ante señales visuales, químicas y vibratorias. Si bien las señales visuales fueron determinantes en la reducción de la actividad y sobrevivencia, estos organismos ante señales químicas de su depredador (*Pardosa milvina*) muestran una disminución mayor e inmediata en comparación a las otras señales.

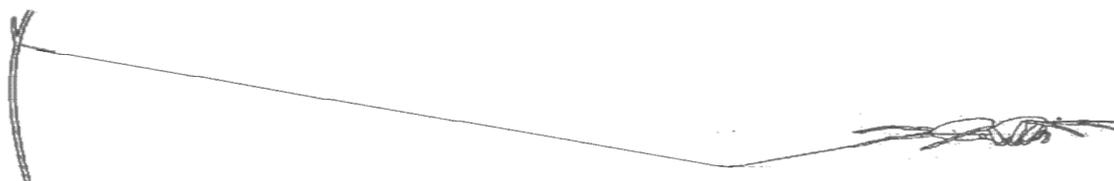
Las respuestas antidepredatorias en los machos de lycosas, han sido evaluadas principalmente ante la disyuntiva de reproducirse o evadir el riesgo de depredación. Machos de *Lycosa* muestran respuestas antidepredatorias efectivas en presencia a señales químicas. Taylor y Persons (2005) mediante observaciones en laboratorio, examinaron la influencia de estas señales sobre el cortejo y la conducta copulatoria de los machos de *P. milvina* (Araneae, Lycosidae). Encontraron que las señales químicas del depredador no afectan significativamente el éxito de apareamiento, intensidad y duración del cortejo. Por otra parte observaron un incremento significativo en la latencia de los organismos (tiempo desde que se introduce hasta que se produce una conducta de apareamiento) y un incremento en las tasas de inserción palpal bajo el riesgo de depredación aunado al aumento de inserciones papales fallidas ante el riesgo con respecto a los individuos que no se encontraban bajo riesgo de



depredación. Estos resultados sugieren que el riesgo de depredación tiene un impacto menor sobre los despliegues de cortejo y el éxito de apareamiento. Sin embargo pueden tener un impacto mayor sobre la búsqueda de pareja, eficiencia en la transferencia del esperma, cortejo y copulación.

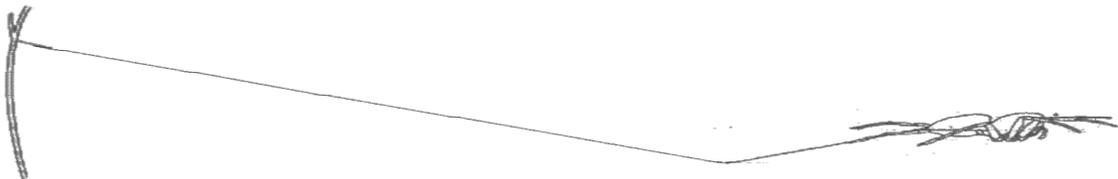
La mayoría de las investigaciones se basan principalmente en la evaluación de cómo las arañas lobo detectan a conspecíficos, presas y potenciales parejas mediante la visión y son escasos aquellos que se basan en como la visión juega un rol importante en la detección y discriminación de depredadores (Eiben y Persons 2007). Además son escasos los estudios que se enfocan sobre como hembras y machos detectan señales químicas y visuales provenientes de depredadores arañas de otra familia (como la Theraphosidae), incluso aquellos que se orientan al papel individual de las señales químicas y visuales o la combinación de ambas señales sobre la conducta antidepredatoria. Además en caso específico se desconoce cómo hembras y machos de *Lycosa subfusca* detectan señales ambientales que le denoten particularmente depredadores. Principalmente los trabajos que se han establecido se enfocan en la historia de vida y ecología de la especie (Dor y cols. 2008).

En la presente tesis, nos preguntamos si hembras y machos de *L. subfusca* detectan señales químicas y visuales de su depredador y si estas tienen un papel fundamental en las conductas antidepredatorias. Asimismo, mediante una aproximación experimental se puso a prueba si en el momento de detectar potenciales depredadores hembras y machos de esta *Lycosa* exhiben conductas antidepredatorias diferentes.



3. HIPÓTESIS

Hembras y Machos de *Lycosa subfusca* detectan y discriminan las señales químicas y visuales provenientes de su depredador y en conjunto, éstas determinan las características de su respuesta conductual antidepredatoria.



4. OBJETIVOS

4.1 General

Determinar el papel de las señales químicas y visuales provenientes de depredadores sobre la conducta antidepredatoria de machos y hembras de *Lycosa subfusca* (Araneae, Lycosidae) mediante estímulos controlados en laboratorio.

4.2 Particulares

1. Determinar el efecto de las señales químicas provenientes de *B. vagans* sobre la Latencia, Distancia aproximada y Actividad de hembras y machos de *L. subfusca* mediante estímulos controlados en laboratorio.
2. Determinar el efecto de las señales visuales provenientes de *B. vagans* sobre la Latencia, Distancia aproximada y Actividad de hembras y machos de *L. subfusca* mediante estímulos controlados en laboratorio.

5. METODOLOGÍA

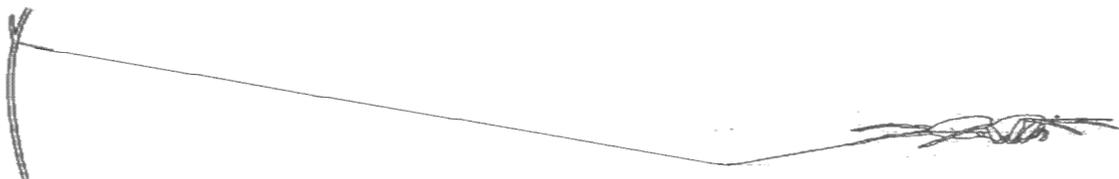
5.1 Colecta y mantenimiento de organismos

5.1.1 *Lycosa subfusca*

Hembras y machos adultos de *Lycosa subfusca* fueron colectados en Noviembre 2011 en un parche de selva conservado situado a la orilla de la laguna de Bacalar, aproximadamente a 25 Km al norte de la ciudad de Chetumal, Quintana Roo. Las arañas lobo fueron colectadas de manera directa durante la noche usando lámparas de cabeza de luz blanca para producir destello ocular. Las hembras fueron frecuentemente encontradas con ovisaco, los machos por otra parte fueron hallados cercanos a cuerpos de agua temporales. Durante la colecta se asignaron a los individuos números secuenciales, esto para después ser usados en la asignación aleatoria a los potenciales tratamientos experimentales.

Posterior a la colecta, las arañas lobo fueron trasladadas al laboratorio de Ecología y Conservación de Fauna Silvestre, ECOSUR, donde fueron mantenidas individualmente en contenedores plásticos opacos (15 cm h X 8 cm θ) provistos de una placa de algodón usada para proveer una superficie de agua-humedad y prevenir la desecación. Todos los organismos colectados fueron mantenidos bajo condiciones ambientales controladas de temperatura (26-27° C) en un ambiente con humedad relativa estable (~ 70%) y un fotoperiodo de 12:12 hrs día: oscuridad (Jackson, 1974). Las hembras que fueron colectadas y contaban con ovisaco, se les fue desprovisto antes de ser colocadas a mantenimiento.

Los individuos de *L. subfusca* tuvieron un régimen alimentario durante tres semanas antes de la participación experimental esto para la aclimatación y eliminación de diferencias en la alimentación; la dieta de los organismos fue provista de larvas y adultos de *Tenebrio molitor* dos veces por semana. Una vez pasadas las tres semanas, las arañas lobo que fueron seleccionadas de manera aleatoria para ser usadas en las pruebas experimentales, pasaron por un régimen alimentario durante cuatro meses, periodo en el cual fueron alimentadas a saciedad una vez por semana y 24 hrs antes de su observación conductual, esto para minimizar los efectos de hambre entre las arañas.



5.1.2 *Brachypelma vagans*

Fueron usadas 30 hembras adultas de *Brachypelma vagans* como depredador potencial, las cuales fueron colectadas anteriormente en diferentes puntos del sur de la península de Yucatán y criadas en el laboratorio de Ecología y Conservación de la Fauna Silvestre, ECOSUR.

Los organismos fueron mantenidos individualmente en contenedores plásticos (25 cm X 10 cm X 15 cm h) traslucidos, mismos que contenían una placa de algodón usada para proveer humedad y agua constante. Todas las tarántulas fueron mantenidas bajo condiciones ambientales de laboratorio idénticas a las de las arañas lobo. La alimentación fue una vez por semana con adultos de *L. subfusca* durante tres semanas antes del periodo experimental. Una vez que fue establecido el periodo de prueba, los organismos fueron alimentados a saciedad cada 2 días y 48 hrs antes de ser usadas en el experimento. La constante alimentación aseguraba la extracción de la seda directamente de las hilas del organismo, para ser usada como estímulo químico en las pruebas experimentales.

5.2 Diseño experimental

Con el objetivo de examinar la conducta antidepredatoria de *L. subfusca* ante señales provenientes de un depredador potencial, se seleccionaron aleatoriamente de los organismos colectados, una muestra representativa de 64 individuos mediante rango de peso, 32 hembras (0.812 ± 0.51 gr) y 32 machos (0.906 ± 0.040 gr). Todos los organismos fueron observados bajo 5 diferentes situaciones que indicaban un estímulo compuesto por una silueta y extracto olfativo, o la ausencia de este (blanco) (Tabla 1).

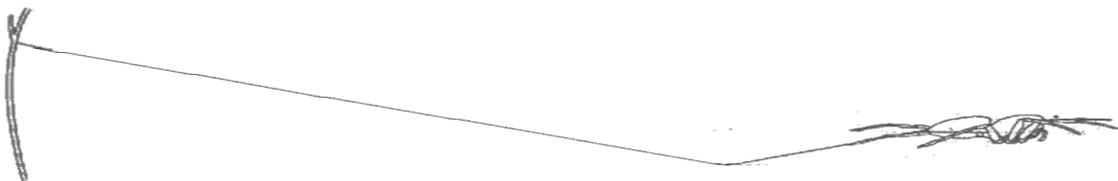


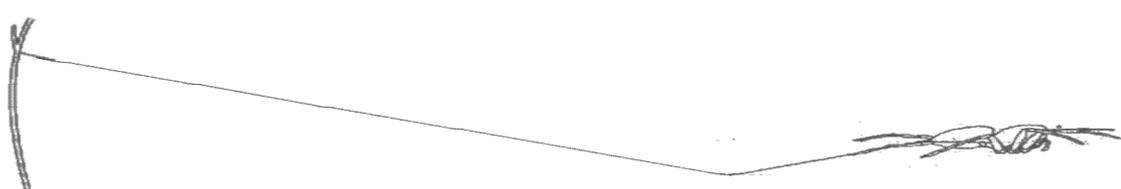
Tabla 1. Tratamiento experimental compuesto por el conjunto de dos estímulos. Figura real (FR), Figura Neutra (FN), Olfativo real (OR), Olfativo Neutro (ON), organismo vivo (OV)

Tratamiento	Estímulos				
	FR	FN	OR	ON	OV
Blanco (sin estímulo)					
Visual (ON+FR)	X			X	
Químico (OR+FN)		X	X		
Visual+Químico (OR+FR)	X		X		
Depredador en vivo (DV)					X

Se usó un diseño bifactorial (tipo de estímulo y sexo) de medidas repetidas donde cada uno de los individuos (macho o hembra) fueron observados bajo todas las situaciones experimentales en orden aleatorio (Tabla 2).

Tabla 2. Diseño de medidas repetidas de dos factores, factor sexo (hembras y machos) y factor, tipo de estímulo de prueba. La flecha indica que cada uno de los organismos pasaron por todas las situaciones experimentales.

SEXO	TIPO DE SEÑAL DEPREDATORIA				
	B	ON+FR	OR+FN	OR+FR	DV
♀ (1...n=32)	→				
♂ (1...n=32)	→				



5.3 Ensayos conductuales

5.3.1 Estímulos de prueba

Para la experimentación se establecieron 5 diferentes tratamientos o situaciones experimentales que representan las señales químicas o visuales provenientes de un depredador. Dichos tratamientos estaban conformados por dos estímulos, tal como se describen a continuación.

5.3.2 Tipos de estímulos

Organismo vivo (OV): este estímulo consistía en el uso de una de las 30 hembras adultas de *B. vagans*, la cual era seleccionada de manera aleatoria para ser usada durante cada día del periodo experimental.

Olfativo Real (OR): El estímulo consistió en el extracto de la seda (200 μ l), diluido en hexano, de una de las hembras adultas de *B. vagans*. La técnica fue descrita anteriormente por Dor, 2008. En resumen se extraía con ayuda de una pipeta pasteur la seda de un organismo seleccionado aleatoriamente, el mismo día de la experimentación.

Olfativo Neutro (ON): Este estímulo consistió en un extracto de vainilla + etanol (200 μ l) al 1.8%, considerando que es muy probable que este aroma no tuviera un efecto similar al de un depredador natural.

Visual Real (VR): El estímulo consta de una figura del depredador elaborada a partir de esperas de polietileno y alambre forrado que simulaban tanto la cabeza-abdomen como las extremidades. Las esferas fueron unidas y coloreadas de manera parecida al color de *B. vagans* con pintura a base de agua (Figura 5)

Visual Neutro (VN): Este estímulo consistió de una figura formada solo por dos esferas de polietileno. Se hizo una forma similar pero excluyendo las extremidades (Figura 5)



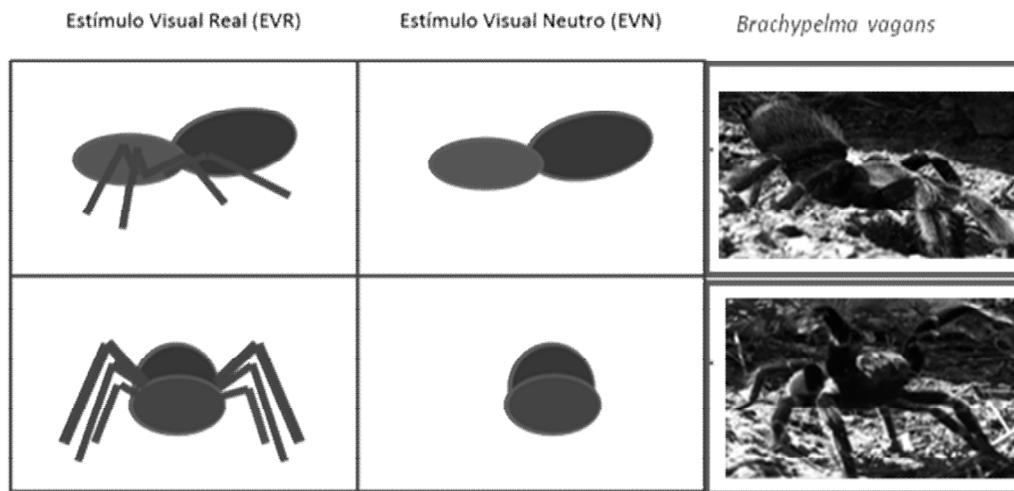
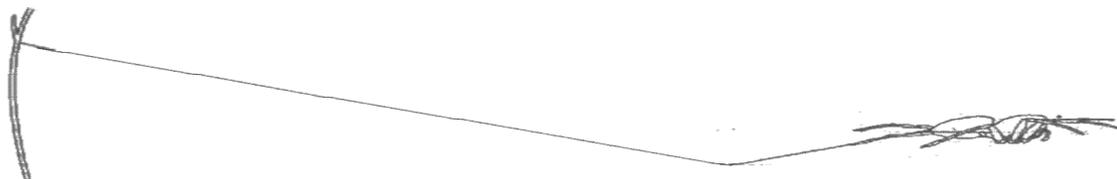


Figura 5. Representación de los estímulos visuales Real y Neutro, usando como base la imagen real de *B. vagans*.

La conjunción de dos estímulos para conformar un tratamiento fue con el objetivo de establecer un gradiente de intensidad en la señal de depredación. Esperando que los organismos expuestos a un estímulo “organismo vivo” presentaran una respuesta más intensa en comparación a los estímulos neutros.

5.4 Aparato Experimental

Se examinó la conducta antidepredatoria de *L. subfusca* ante diferentes señales de prueba en una arena de plástico opaco de forma circular, (114 cm θ X 45 cm h) esta estaba incluida en una estructura de 120cm X 120 cm X 220 cm la cual contaba con paneles blancos que aislaban visualmente del exterior. Por la parte inferior de la estructura se colocaron paneles de polietileno que permitían el aislamiento de vibraciones externas (Figura 6). Este aislamiento visual y vibratorio fue para evitar algún efecto en la conducta por estímulos externos.



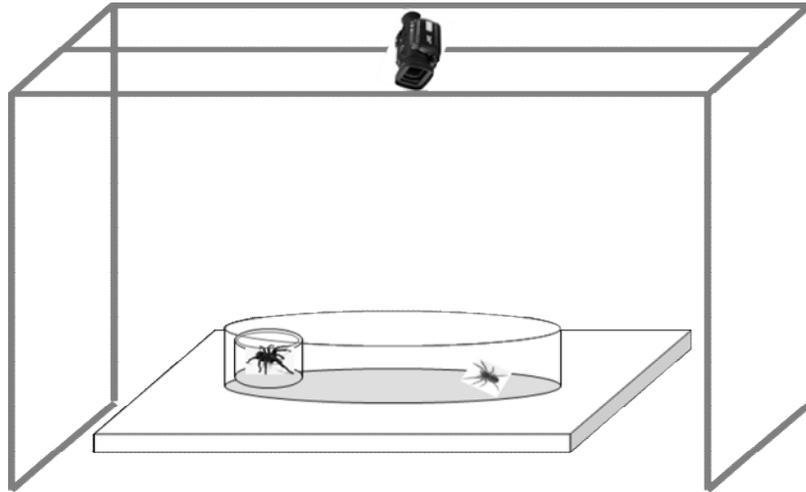
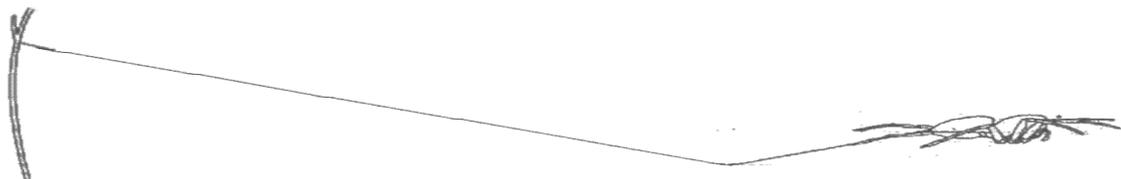
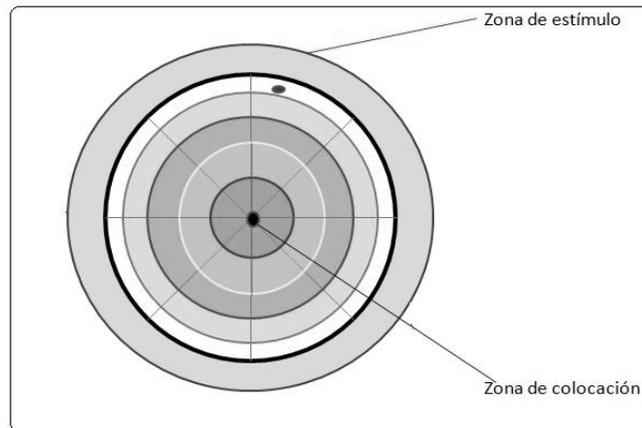


Figura 6. Arena de observación para el registro de la conducta de *L. subfusca*

Con el objetivo de facilitar la colocación de los organismos, la arena estaba dividida virtualmente en 8 secciones (Figura 7). El organismo focal era colocado en la parte central de la arena, mientras que el estímulo era colocado en la zona exterior de la arena y de manera aleatoria en una de las ocho diferentes secciones, esto con la finalidad de evitar sesgo por la posición en la que se encontraba el estímulo.

Figura 7. Zonas de estímulo y de colocación de los organismos focales dentro de la arena de observación. Se muestran las diferentes secciones donde era aleatorizado la posición del estímulo



Para asegurar que el organismo focal tuviera una respuesta directa ante el estímulo, se colocó en la zona central de la arena y en dirección hacia el estímulo. La licosa fue colocada en un recipiente plástico opaco dentro de la arena durante el periodo de aclimatación, posterior a este periodo se dejaba en libertad de movimiento y se registraba su conducta. Los estímulos de prueba correspondientes al día de registro estaban incluidos en un recipiente de malla plástica transparente que permitía la circulación de las sustancias químicas y la percepción de la forma del estímulo.

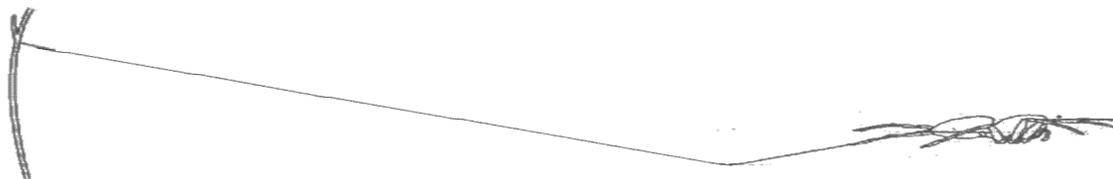
Cabe señalar que las condiciones ambientales dentro de la arena de observación fueron constantes durante todo el periodo experimental (70% HR, 26° C, iluminación de cuarto oscuro de 10 lux).

5.5 Observación conductual

La observación de la respuesta conductual antidepredatoria de *L. subfusca* ante señales químicas y visuales de depredación se hizo con la ayuda de una cámara de videograbación (SONY Hi8 CCDTVR338, 8mm) provista de nighthot, colocada en la parte superior de la arena a 185 cm de altura. La cámara estaba conectada a una computadora para facilitar la grabación y observación de los organismos y evitar sesgo por presencia.

Todos los periodos de prueba se llevaron a cabo entre las 18:00 pm – 6:00 am, donde cada organismo fue evaluado de manera individual.

El periodo de observación de la conducta de las arañas lobo constaba de 5 minutos de aclimatación, durante el cual se restringía al organismo en la zona central de la arena. Una vez terminado este periodo, se procedía a colocar el estímulo y se permitía el libre movimiento del organismo focal. Este periodo entre la colocación del estímulo y el libre movimiento se le denominó periodo de registro, consistía en la observación y grabación de la conducta durante 20 minutos. Entre cada observación, la arena era limpiada con etanol al 95%, asegurando la eliminación de sustancias químicas externas y restos orgánicos adicionales (Ford 1978, Bell y cols. 2006).



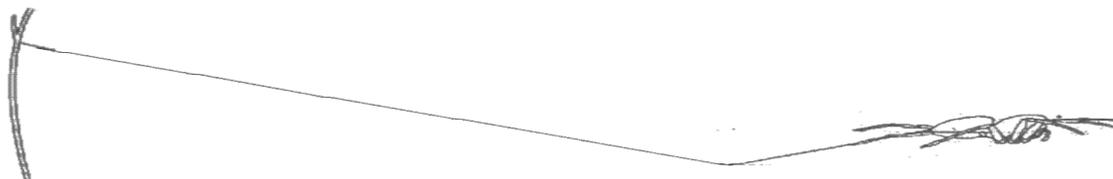
Tanto el estímulo de prueba como los organismos focales (no importando el sexo) fueron aleatorizados para la experimentación. Por día de observación se registraban aproximadamente 16 individuos, de los cuales se sorteaban para ser observados 8 hembras y 8 machos. Ninguno de los organismos focales fue observado a la misma hora durante todo el periodo de pruebas. La preparación de cada estímulo que correspondía al día de experimentación se hacía antes de su colocación en la prueba.

El diseño permitía la observación de los organismos focales ante los 5 tratamientos experimentales, se aleatorizó tanto el día en el que era registrado el organismo así como el tratamiento correspondiente

5.6 Parámetros Conductuales

Para el análisis de la conducta antidepredatoria de *L. subfusca*, se tomó en cuenta la medición de los componentes cinemáticos ya que se ha visto en las licosas la locomoción puede verse modificada fácilmente al detectar enemigos, presas y coespecíficos. Estos fueron tomados como base de las definiciones propuestas por Ford (1978); Bell y cols. (2006), Persons y cols. (2001), Nelson y cols. (2005) y Cody (1983).

1. Latencia: Tiempo que transcurre en minutos entre la colocación del estímulo y el inicio del primer desplazamiento
2. Distancia: distancia aproximada promedio en la que se encuentra la licosa con respecto al estímulo de depredación una vez que ha realizado el primer desplazamiento (posición del organismo en la arena experimental).
3. Actividad locomotora: % de tiempo que invierte el organismo en desplazarse durante el periodo total de observación (% de Tiempo en movimiento durante 30 min de prueba)
4. Conductas antidepredatorias alternas: número de individuos que exhiben conducta de escape al ser colocados frente a depredador vivo.



Para la observación, análisis y conversión de los videos de la conducta registrada de cada individuo se usó el programa AVS Converter y AVS remaker. Para la estimación de la actividad y Latencia fue usado un cronometro digital.

El registro de la posición del organismo en la arena de observación se hizo con la ayuda de un diagrama dibujado en acetato transparente, el cual contaba con una numeración del cuadrante donde era observado el organismo. Entre cuadrante y cuadrante se tenía un centímetro de distancia aproximadamente, el cual representaba 10 cm reales en la arena de observación.

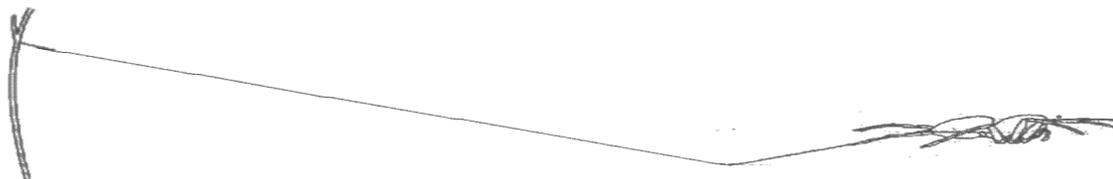
5.7 Análisis estadístico

Para evaluar el efecto de los factores tipo de estímulo y sexo sobre las variables de respuesta latencia y actividad, se usó la Ecuación de Estimación Generalizada (EEG) ya que tiene la bondad de permitir datos con distribución de Poisson y Gamma y medidas repetidas (en este caso, el tipo de estímulo). Se usó la función de enlace Log. Finalmente, se realizaron comparaciones pareadas post-hoc usando el procedimiento de la Menor Diferencia Significativa (MDS).

Para evaluar el efecto de los factores tipo de estímulo y sexo sobre la variable distancia se usó un modelo lineal general ANOVA de medidas repetidas (MR), ya que los datos mostraban una distribución normal.

Se efectuó una prueba de chi-cuadrada (X^2) de grupos independientes para evaluar las diferencias en la conducta de escape, y una X^2 con tablas de contingencia de 2x2 para evaluar si hembras y machos de *L. subfusca* presentaban conductas de escape de manera similar ante la presencia de Depredador vivo.

Los análisis de EEG y ANOVA (MR), X^2 de grupos independientes y con tablas de contingencia se llevaron a cabo con el programa SPSS Statistics 17.0



6. RESULTADOS

6.1 Latencia

Con respecto a la latencia medida como el tiempo que transcurre entre la colocación del estímulo y el primer desplazamiento del organismos, se hicieron análisis individuales por sexo (hembras y machos) y el análisis de la comparación entre estos (hembras vs machos).

Se realizaron modelos lineales generalizados (EEG) para medidas repetidas dado que cada uno de los organismos fueron colocados a los diferentes tipos de estímulo, además los datos mostraban una distribución gamma. Para el análisis fueron usados 53 individuos, de los cuales, 28 eran hembras y 25 machos.

Latencia en hembras

El tiempo que transcurre entre la colocación del estímulo y el primer desplazamiento de las hembras no se vio afectado por la presencia del tipo de estímulo de prueba (X^2 Wald $_4= 7.149$, $p=0.128$, $n=28$) (Figura 8). Se observó una tendencia mínima al aumento en los valores de latencia de las hembras al ser colocadas frente a cada uno de los estímulos de prueba, sin embargo esta no es significativa.

No hubo diferencias significativas en la latencia de las hembras frente a los diferentes estímulos de prueba.



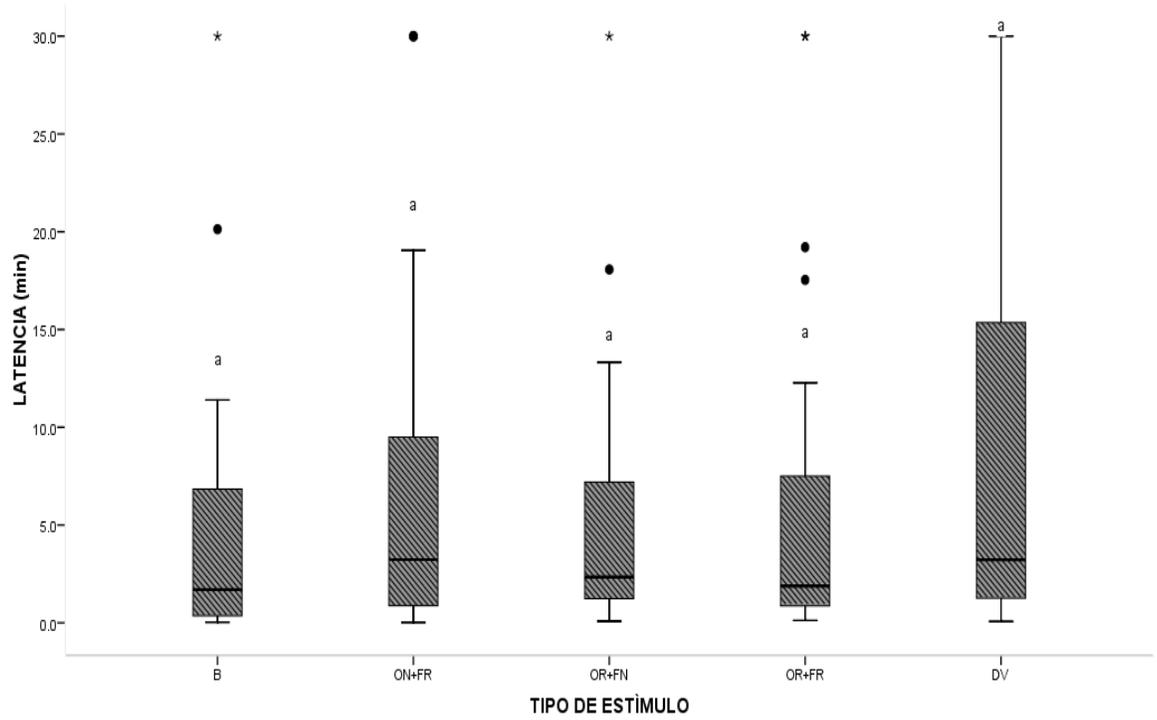


Figura 8. Latencia (min) de hembras de *L. subfusca* colocadas frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95%. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.128$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

Latencia en machos

En el caso de la latencia de los machos, no se observan diferencias significativas por efecto de la presencia del tipo de estímulo de prueba (X^2 Wald $4= 9.097$, $p=0.059$) (Figura 9).

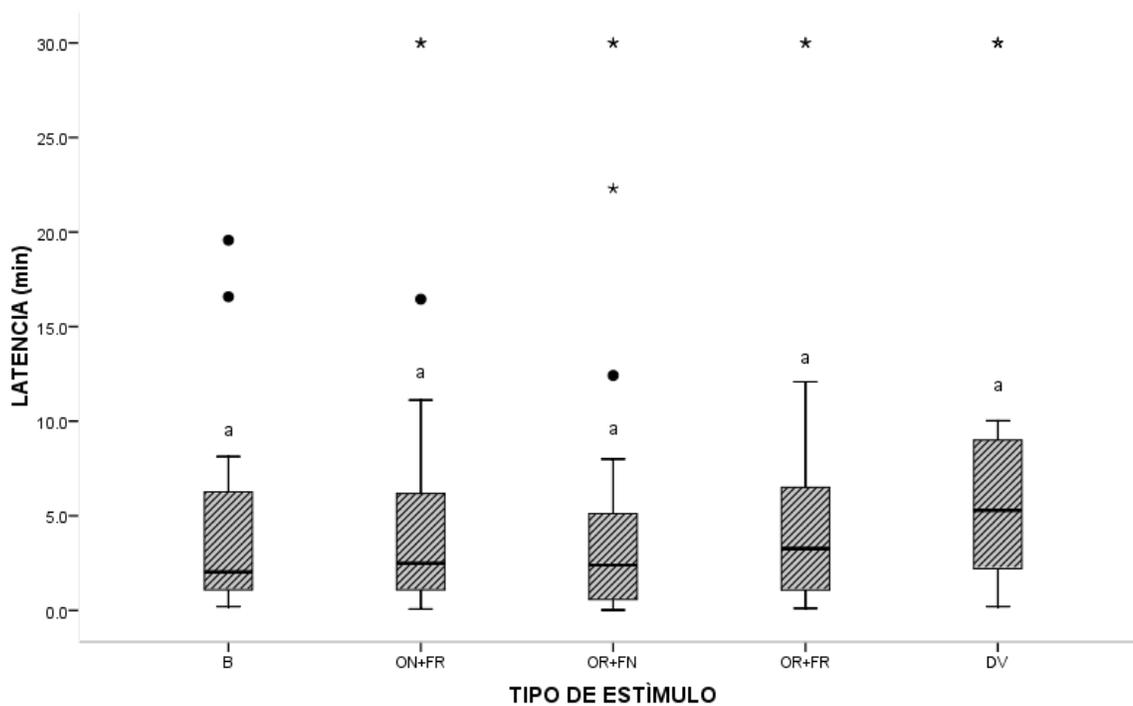


Figura 9. Latencia (min) de machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95%. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.059$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

Latencia entre hembras y machos

Al comparar el efecto de la interacción entre los factores sexo y tipo de estímulo no se muestran diferencias significativas. Hembras y machos muestran valores de la mediana de latencia similares cuando son colocados frente a cada uno de los estímulos de prueba (Tipo de estímulo*Sexo X^2 Wald $_4=1.433$, $p=0.838$; Tipo de estímulo X^2 Wald $_4= 8.627$, $p=0.071$; Sexo X^2 Wald $_1=0.255$, $p=0.614$) (Figura 10).

Por lo tanto, no se observan diferencias significativas en la latencia entre machos y hembras frente a los diferentes estímulos de prueba.

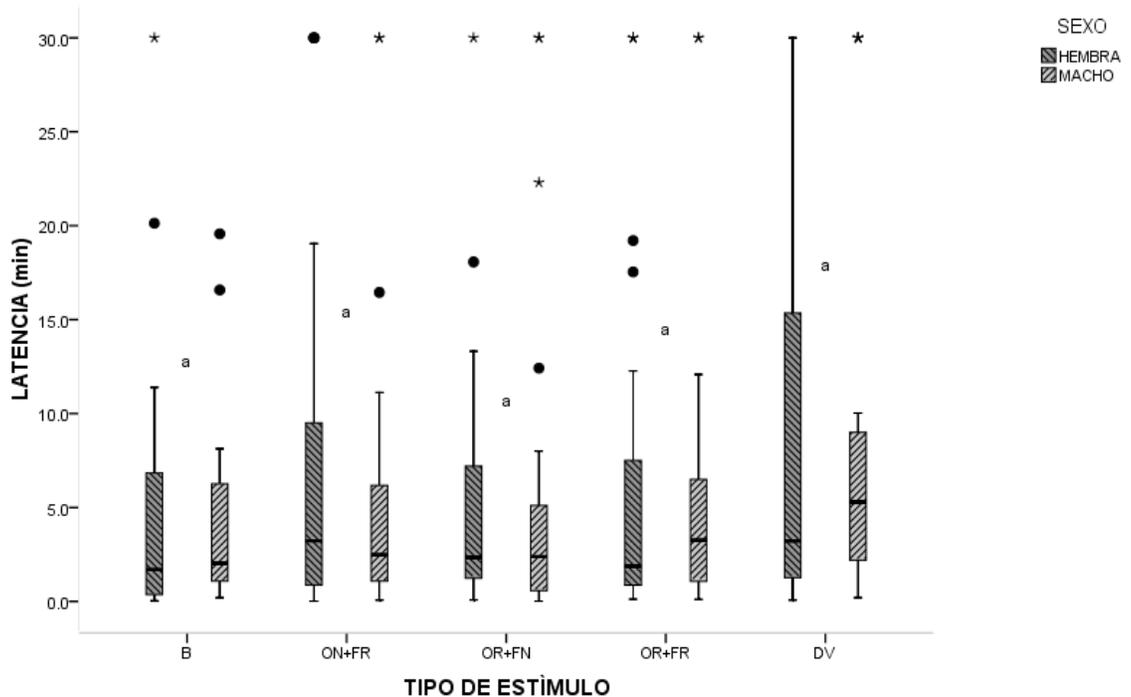


Figura 10. Comparación de la Latencia (min) entre hembras y machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95%. Letras denotan diferencias significativas. $p=0.614$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro). OR+FR (Olfativo real + Visual real) v DV (Depredador)

6.2 Distancia aproximada con respecto al estímulo

Para el análisis de la distancia aproximada promedio con respecto al estímulo se hicieron análisis para hembras y machos, así como la comparación entre ambos sexos.

Se realizaron modelos lineales generales ANOVA de medidas repetidas dado que cada uno de los organismos fueron colocados a los diferentes tipos de estímulo, además los datos mostraban una distribución normal. Para el análisis fueron usados 36 individuos, de los cuales, 18 eran hembras y 18 machos. El número de individuos analizados fue acertado debido a que muchos organismos pasaban 30 minutos en la zona de colocación y no presentaban el primer desplazamiento.

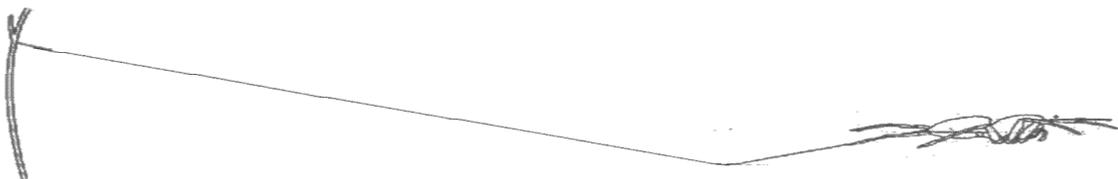
Cabe mencionar que la distancia aproximada promedio es la posición que toma el organismo dentro de la arena de observación. La arena estaba dividida en 11 sectores. 1- 4 representan la zona más cercana al estímulo de prueba, 5 zona central, 6 a 11 representan la zona más alejada al estímulo de prueba.

Distancia aproximada en hembras

Con respecto a la distancia aproximada de las hembras, no se muestran diferencias significativas cuando estas son colocadas a cada estímulo de prueba ($F= 5.76$, $df= 4$, $p=0.681$, $n=18$) (Figura 11).

La distancia aproximada de las hembras colocadas frente a B (5.5 ± 0.65) y DV (5.5 ± 0.55) muestran valores promedio similares y menores a los valores promedio de la distancia mostrados por las hembras colocadas a los estímulos ON+FR (6.1 ± 0.52), OR+FN (6.1 ± 0.58) Y OR+FR (6.42 ± 0.51).

La distancia aproximada promedio a la cual se encontraban las hembras en la arena de observación cuando se les colocaba frente a B y DV representa una distancia de 50 cm. Los valores promedio de la distancia de las hembras colocadas frente a los demás estímulos representan una distancia aproximada de 60 y 65 cm. Cabe mencionar que el diámetro total de la arena era de 110 cm.



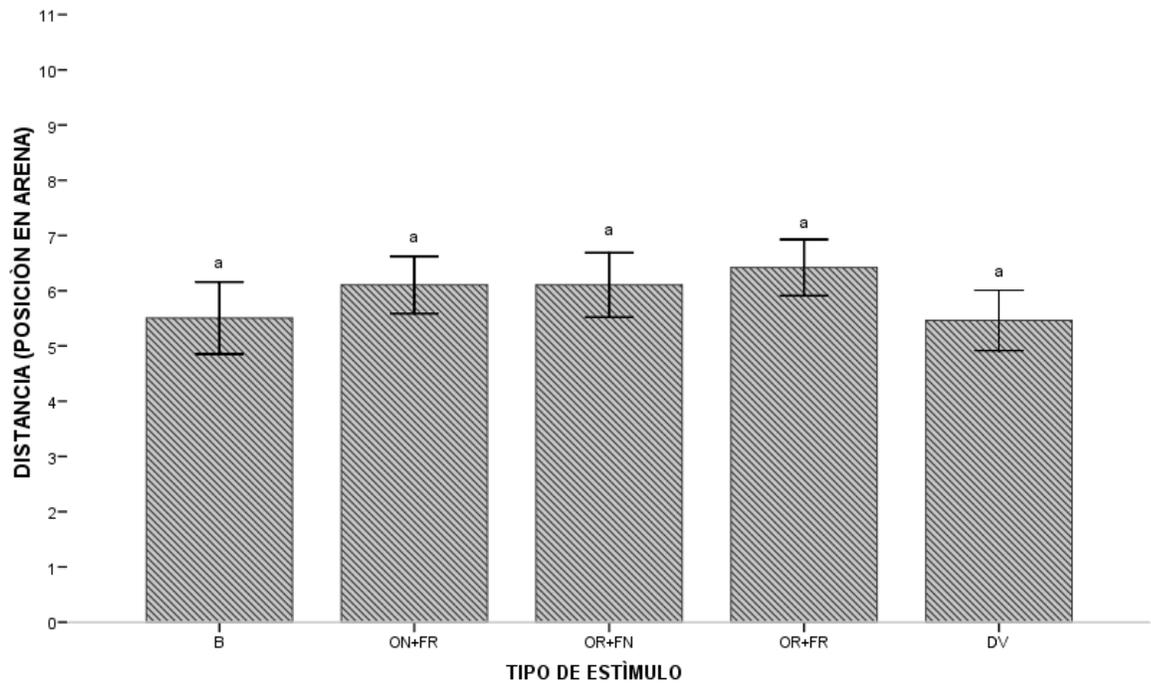


Figura 11. Distancia aproximada de hembras de *L. subfusca* colocadas frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra media \pm ee. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.681$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

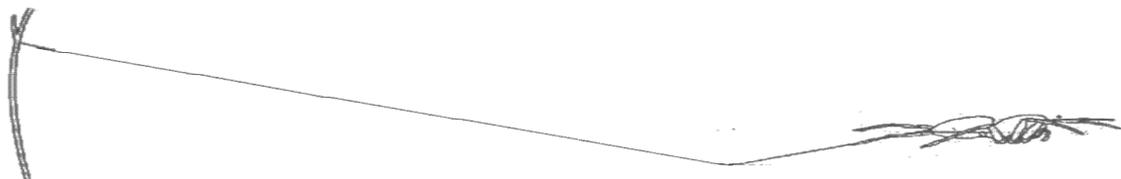
Distancia aproximada en machos

En el caso de los machos se observan diferencias significativas en la distancia aproximada promedio con respecto al estímulo de prueba ($F= 2.617$, $df=4$, $p=0.043$, $n= 18$) (Figura 12).

La distancia aproximada de los machos frente a B (4.6 ± 2.58) y OR+FR (5.2 ± 1.23) muestra valores promedio similares entre ellos.

La distancia de los machos cuando son colocados frente a ON+FR (5.7 ± 2.20) y DV (5.6 ± 2.46) muestran valores promedio similares a los que se muestran cuando son colocados frente a los estímulos B, OR+FN y OR+FR

Los valores promedio de la distancia de los machos cuando se colocaban frente a OR+FN fueron de 6.9 ± 2.40 , valores que representan una distancia aproximada de 70 cm con respecto a la zona de colocación del estímulo. Esta distancia aproximada fue mayor significativamente con respecto a la distancia de los machos cuando eran colocados frente a los estímulos B y OR+FR. Sin embargo no fueron significativos al compararlos con ON+FR y DV.



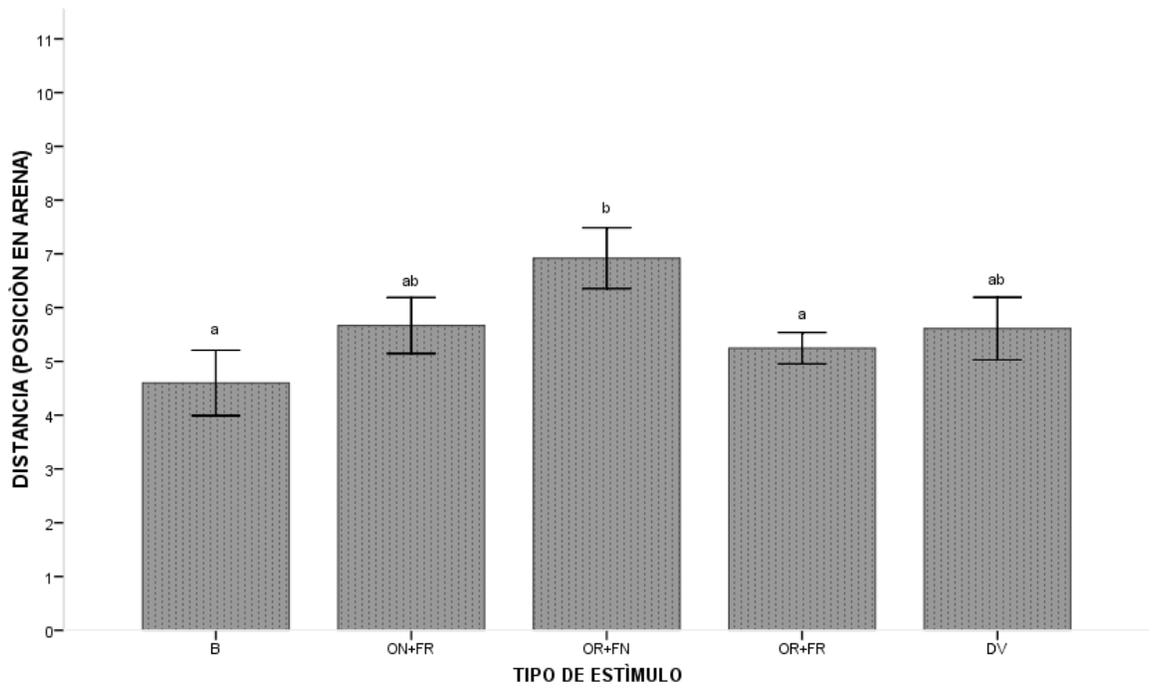


Figura 12. Distancia aproximada de machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra media \pm ee. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.043$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real +

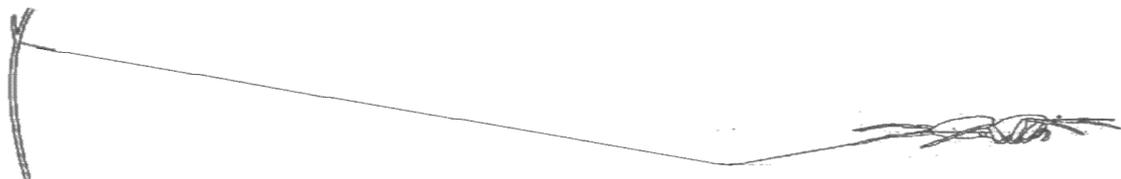
Distancia aproximada entre hembras y machos

Al comparar la interacción Tipo de estímulo y sexo, no se muestran diferencias significativas (Tipo de estímulo*sexo $F=1.121$, $df= 4$, $p=0.349$, $n=36$) (Figura 13). Hembras y machos presentan distancias aproximadas promedio similares cuando son colocados frente a los diferentes estímulos de prueba.

Se puede observar que las hembras presentan distancias aproximadas mayores que los machos cuando son colocados frente a los diferentes estímulos de prueba. Esta tendencia es más marcada aunque no significativa cuando son colocadas frente a B, ON+FR y OR+FR. La distancia de los machos y hembras colocados frente a OR+FN presentan distancias aproximadas promedio similares.

En el caso de la distancia entre hembras y machos colocados frente a DV se observa que los machos presentan una distancia mayor no significativa con respecto a la distancia de las hembras.

Las distancias mostradas en ambos sexos representan valores aproximados entre 40 y 70 cm.



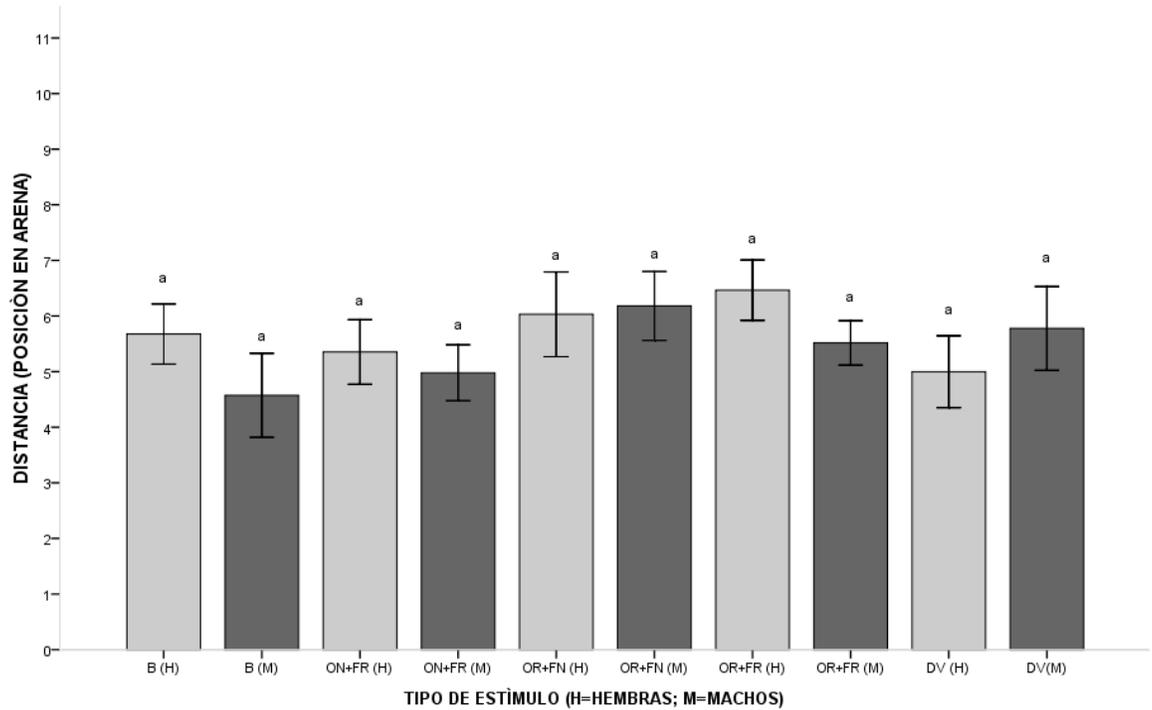


Figura 13. Comparación en la Distancia aproximada entre hembras y machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra media \pm ee. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.349$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR

6.3 Actividad locomotora

Con respecto a la actividad de los organismos medida como el % de tiempo que invierten en movimiento durante los 30 minutos de registro, Se hicieron análisis para hembras y machos así como la comparación entre ambos sexos (hembras vs machos).

Se realizaron modelos lineales generalizados usando la Ecuación de estimación generalizada (EEG) debido a las medidas repetidas y a que los datos mostraban una distribución de poisson. Para el análisis de la actividad, se eliminaron aquellos individuos que no mostraron movimiento alguno. Se tomaron en cuenta aquellos organismos que presentaban el menor porcentaje de actividad. En total se analizaron 53 individuos, 28 hembras y 25 machos.

Actividad locomotora en hembras

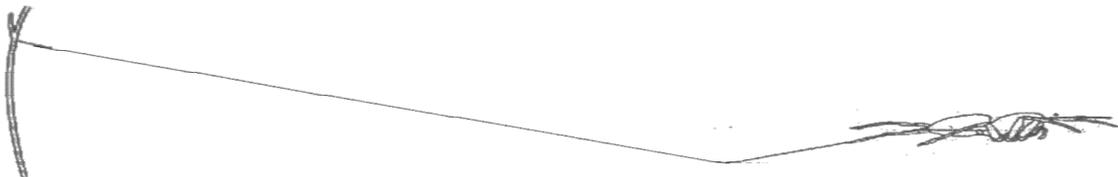
Con respecto a la actividad de las hembras, colocadas a los diferentes estímulos de prueba, se observan diferencias significativas (X^2 Wald $_4 = 10.144$, $p = 0.038$) (Figura 14).

Cuando las hembras fueron colocadas frente a B mostraron un porcentaje del 35% de actividad, porcentaje mayor en comparación la actividad mostrada cuando eran colocadas frente a los demás estímulos de prueba.

Se observó una disminución no significativa en el porcentaje de actividad de las hembras colocadas frente a ON+FR con respecto a B. Por otra parte este porcentaje de actividad del 27% es mayor pero no significativamente al valor de la actividad registrada por las hembras colocadas frente los estímulos OR+FN, OR+FR y DV.

Las hembras colocadas frente a OR+FN y OR+FR muestran porcentajes de actividad similares del 25%. Este valor representa el 28% menos con respecto a la actividad de las hembras cuando fueron colocadas a B.

Cuando las hembras fueron colocadas ante estos estímulos (OR+FN y OR+FR) presentan porcentajes de actividad mayores no significativos a los registrados cuando estas fueron colocadas frente a DV, mostrando un porcentaje de 21% de actividad.



El porcentaje de actividad de las hembras colocadas frente a DV representa una disminución del 40% con respecto a la actividad que presentan las hembras cuando son colocadas frente a B (Figura 14).

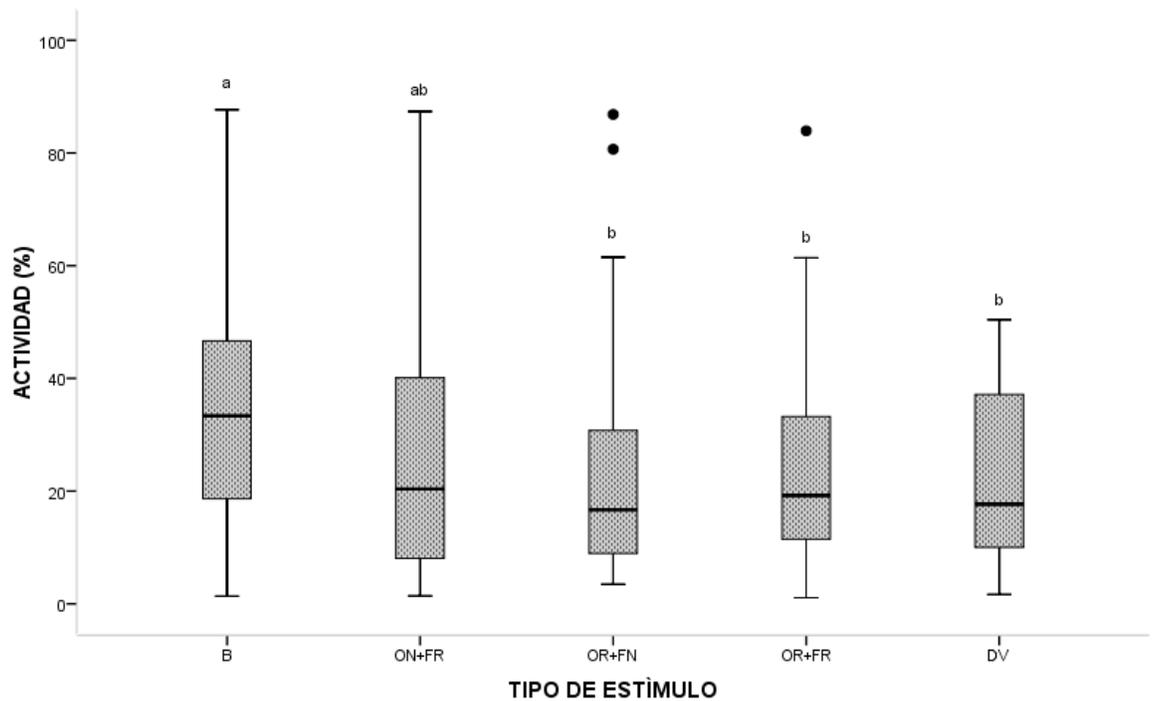


Figura 14. Porcentaje de actividad (%) de hembras de *L. subfusca* colocadas frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95 %. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.038$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

Actividad locomotora en machos

El porcentaje de actividad de los machos colocados frente a los diferentes estímulos de prueba presenta diferencias significativas (X^2 Wald $_{4} = 25.751$, $p = 0.000$) (Figura 15).

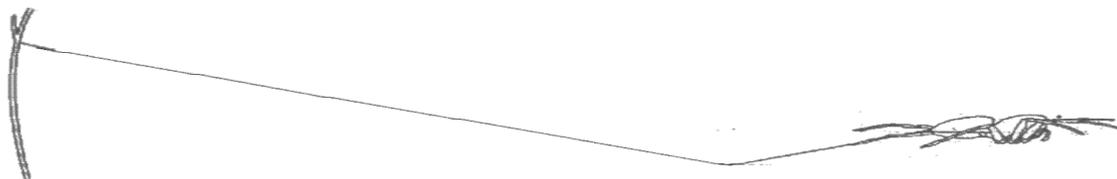
Cuando los machos fueron colocados frente a B presentaron un porcentaje de actividad del 44% lo que indica que los organismos pasaron 13.19 ± 1.27 minutos en movimiento con respecto al tiempo total de observación. Este porcentaje fue mayor significativamente en comparación a la actividad mostrada cuando eran colocados frente a los demás estímulos de prueba.

Los machos que fueron colocados frente a ON+FR presentaron un porcentaje de actividad del 35% (10.65 ± 0.98 min). Este porcentaje representa una disminución de la actividad del 20% con respecto al presentado en B. Por otra parte este porcentaje es mayor pero no significativo con respecto a OR+FN y OR+FR y significativo con respecto a DV.

El porcentaje de actividad de los machos que fueron colocados frente a OR+FN y OR+FR muestran valores similares (29 y 30 %). Estos valores representan a periodos de movimiento de 8.99 ± 1.32 y 8.73 ± 1.34 minutos respectivamente. En contraste con los porcentajes mostrados en B, la actividad disminuyó en un 31 y 34%.

Además, OR+FN y OR+FR muestran valores de actividad mayores pero no significativos a los registrados cuando los machos fueron colocadas frente a DV.

Cuando los machos fueron colocados frente a DV mostraron un porcentaje de actividad del 19%, valor que representa una disminución significativa en la actividad del 57% con respecto a la actividad presentada frente a B (Figura 15).



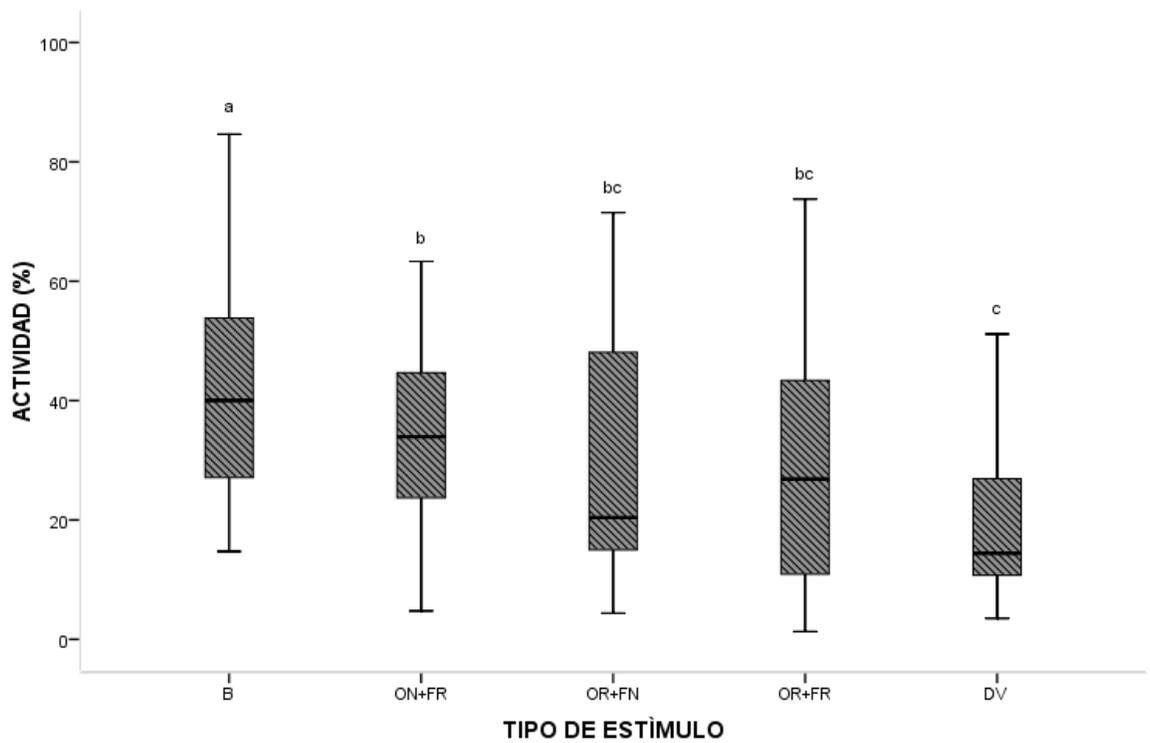


Figura 15. Porcentaje de actividad (%) de machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95 %. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.000$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

Actividad locomotora entre hembras y machos

Al comparar el porcentaje de actividad entre machos y hembras (Tipo de estímulo y sexo) no presentaba diferencias significativas (Tipo de estímulo*sexo X^2 Wald₄ = 1.562, $p=0.816$), (Figura 16). Por lo tanto hembras y machos presentan porcentajes de actividad similares cuando son colocados frente a los diferentes estímulos de prueba.

Se observó que los machos presentan una mayor actividad aunque no significativa al ser contrastados con las hembras. Tanto hembras como machos presentan similitudes en la disminución de la actividad con respecto al tipo de estímulo de prueba.

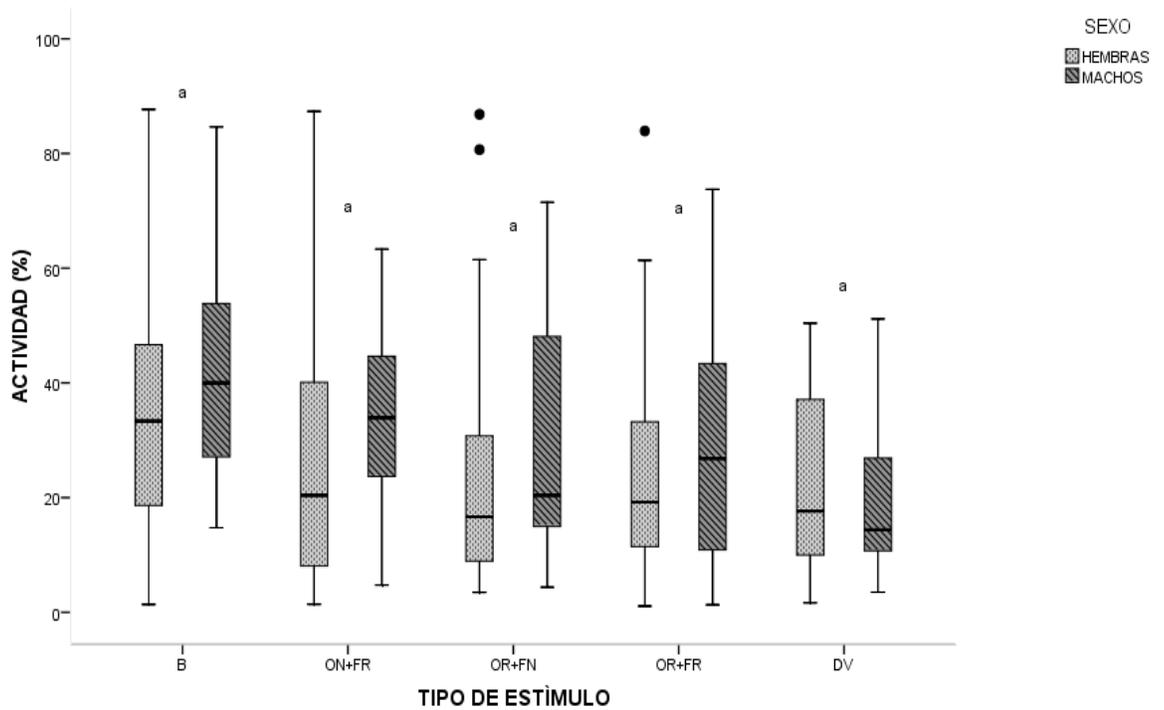


Figura 16. Comparación del Porcentaje de actividad (%) entre hembras y machos de *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95 %. Letras denotan diferencias significativas. $p=0.816$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

Al comparar el porcentaje de actividad entre hembras y machos, se observó que ambos se comportaban de manera similar, no encontrando diferencias significativas. Sin embargo ambos sexos muestran diferencias significativas cuando son colocados a los diferentes estímulos de prueba (X^2 Wald₄ = 30.94, p=0.000) (Figura 17).

Se observó que el porcentaje de actividad de los organismos (hembras y machos) disminuye con respecto al tipo de estímulo de prueba.

Cuando hembras y machos fueron colocados frente a un ambiente desprovisto de estímulo de prueba (B) muestran un porcentaje del 39%, el cual representa una actividad mayor significativamente con respecto a los demás estímulos

Tanto machos como hembras cuando fueron colocados frente a ON+ FR mostraron un porcentaje de actividad del 31%, porcentaje mayor no significativo con respecto a OR+FN donde los organismos mostraron un porcentaje de actividad del 28%. Por otra parte cuando los organismos fueron colocados frente a OR+FR mostraron un porcentaje de actividad del 27%, siendo este menor con respecto a ON+FR y OR+FN, sin embargo no son significativos.

Hembras y machos colocados frente a DV mostraron porcentajes de actividad del 20%, valor menor no significativo en comparación a cuando eran colocados frente a OR+FR. Por otra parte estos valores fueron significativamente menores con respecto a la actividad mostrada frente a los demás estímulos de prueba (B, ON+FR y OR+FN).

El porcentaje de actividad cuando los organismos fueron colocados frente a DV representa una disminución del 51% con respecto a la actividad mostrada a cuando se colocaron frente a B.

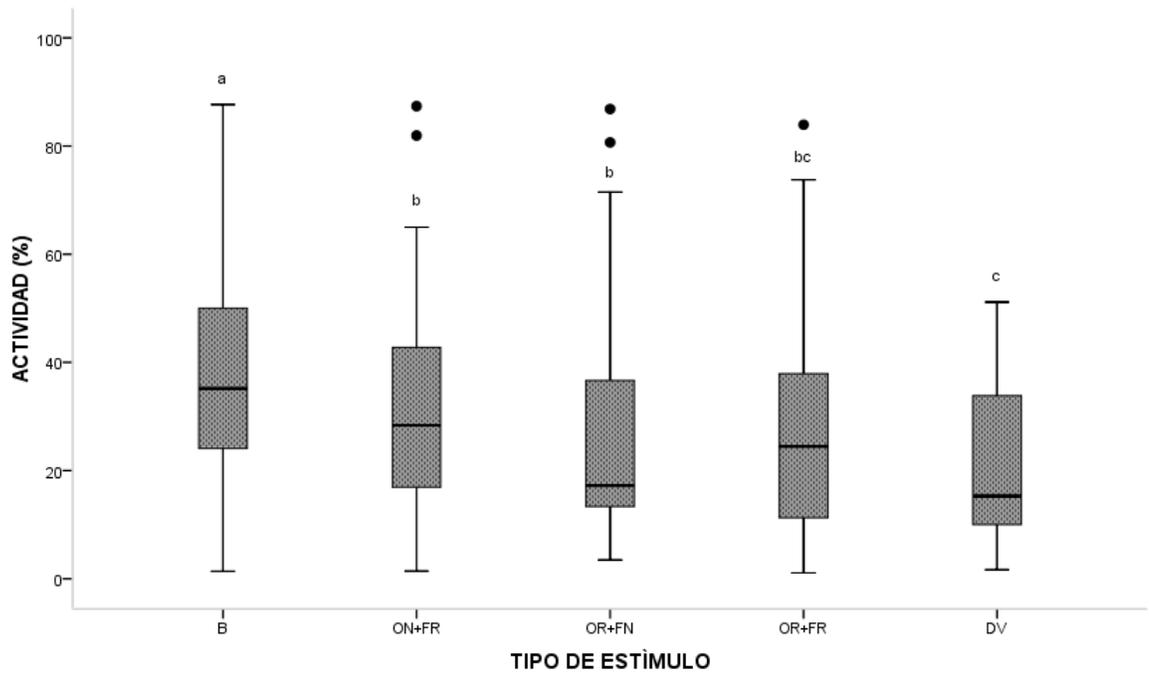


Figura 17. Porcentaje de actividad locomotora (%) mostrada al comparar machos y hembras *L. subfusca* colocados frente a diferentes estímulos de prueba. Se muestra mediana e IC del 95 %. Letras denotan diferencias significativas. $p = 0.000$. B (sin estímulo), ON+FR (Olfativo neutro + Visual real), OR+FN (Olfativo real + Visual neutro), OR+FR (Olfativo real + Visual real) y DV (Depredador vivo)

6.4 Conductas antidepredatorias alternas

Cabe mencionar que se observaron conductas de escape en los organismos colocados frente al estímulo Depredador vivo (DV). Tales conductas no se observan en los individuos cuando son colocados a los demás estímulos de prueba por lo que se realizó una chi cuadrada (X^2) de grupos independientes para determinar si los organismos efectuaban una conducta de escape frente a DV. Además se realizó una X^2 mediante una tabla de contingencia de 2x2 para determinar si hembras y machos mostraban de igual manera conductas de escape (Figura 18).

El 67% de los organismos efectúan una conducta de escape (detección, giro, desplazamiento largo, inmovilidad) la cual es significativa con respecto a los individuos que no mostraron conductas de escape ($X^2 \infty 0.05$, $1= 6.811$, $p= 0.009$). Por otra parte en la comparación de la presencia o ausencia de la conducta de escape entre hembras y machos no se observan diferencias significativas ($X^2 \infty 0.05$, $1= 0.361$, $p= 0.548$), indicando que ambos sexos se comportan de manera similar frente a su depredador.

Por otra parte se observó que el 32 % de los organismos no muestran conductas de escape una vez que han sido colocados frente a DV. El 35 % de hembras y el 28 % de machos no presentan conductas de escape. Además, las hembras tienden a no mostrar conductas de escape de mayor forma, aunque no significativa, que los machos (Figura 18).

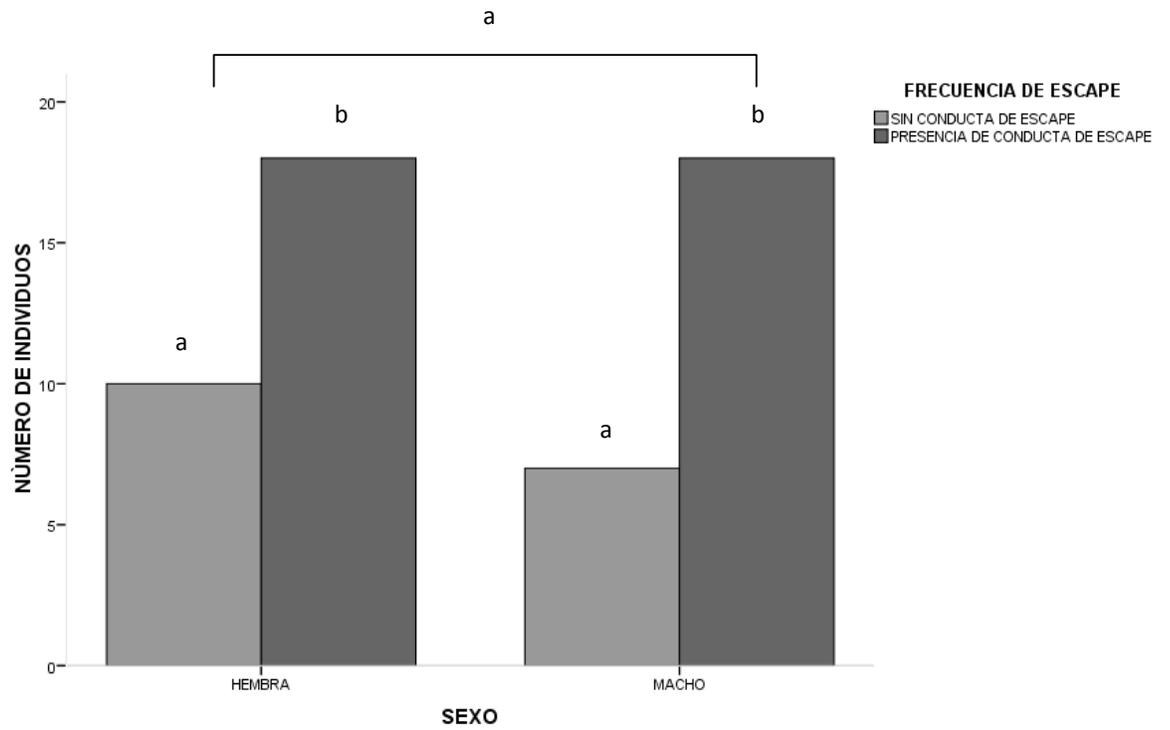


Figura 18. Frecuencia de la conducta de escape entre hembras y machos de *L. subfusca* frente a depredador vivo (DV).

7. DISCUSIÓN

7.1 *Lycosa subfusca* detecta señales químicas y visuales de depredadores

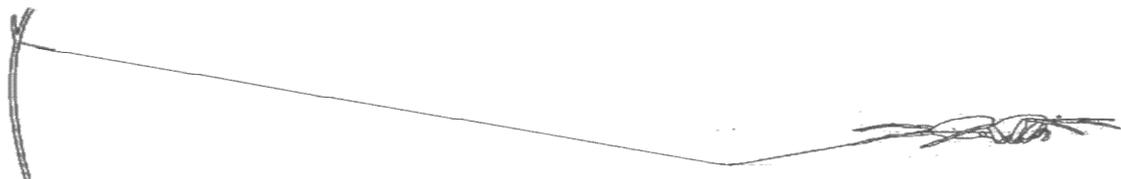
En el presente trabajo se observó que hembras y machos de *Lycosa subfusca* detectan y discriminan señales químicas y visuales provenientes de su depredador potencial y en conjunto determinan las características de su respuesta conductual antidepredatoria.

Observamos que tanto hembras como machos se comportan de manera similar frente a los distintos estímulos de depredación. Conductas como latencia y distancia aproximada no se observaron diferencias significativas, sin embargo en el porcentaje de actividad si se observaron diferencias significativas con respecto a la presencia de los diferentes estímulos de depredación. Estos resultados concuerdan con otros trabajos en los que la actividad locomotora se ha visto modificada de manera significativa frente a señales de depredación (Persons y Rypstra 2001, Persons y cols. 2001, Barnes y cols. 2002, Persons y Lynam 2004).

Latencia

Los resultados obtenidos en la tesis muestran que la latencia tanto de hembras como de machos no se vio afectada por la presencia de los diferentes estímulos de depredación. Frente a cada uno de los estímulos de prueba se observan organismos que permanecieron inmóviles durante todo el tiempo de registro (30 min). Observándose una mayor ocurrencia cuando fueron colocados frente al depredador vivo, a pesar de esto no se observaron diferencias.

La latencia es una conducta que frecuentemente puede indicar la rápida toma de decisiones o respuesta inicial de los organismos frente al peligro o riesgo potencial, frecuentemente puede estar relacionada con la inmovilidad (Chelini y cols 2009, Clark 2000). En el presente trabajo, se esperaba un incremento en la latencia de forma gradual conforme los organismos eran colocados frente a los diferentes estímulos de depredación, sin embargo no se



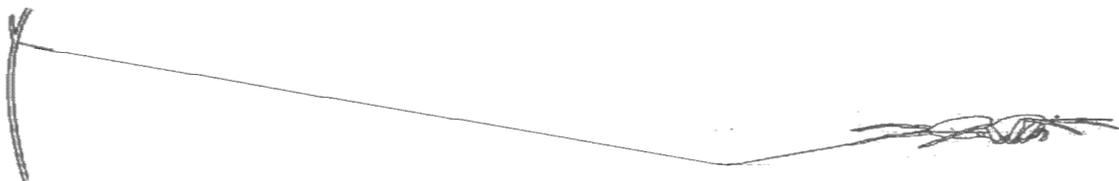
observó la conducta de manera esperada. Este resultado obtenido podría sugerir que la latencia es una conducta que de manera directa se ve poco afectada por señales usadas en el presente trabajo (químicas, visuales), o que esta discrepancia pueda deberse a la inclusión del factor ambiente nuevo, ya que frecuentemente en trabajos enfocados principalmente a la detección de señales químicas de depredadores, el monitoreo de la respuesta de los individuos se realizó después de un largo periodo de aclimatación o bajo las mismas condiciones de mantenimiento.

Distancia media aproximada

La distancia aproximada (posición que toman los organismos en la arena experimental) en hembras con respecto al estímulo de prueba no se vio modificada, de manera similar ocurre al comparar entre hembras y machos. A diferencia de las hembras, los machos de *Lycosa subfusca* discriminan señales químicas provenientes de su depredador mostrando distancias más alejadas como respuesta antidepredatoria frente al riesgo.

En los machos se observó que ante señales químicas, estos se posicionaban a distancias más alejadas. Esto podría sugerirnos que ante la presencia de estas señales, los machos se alejan para disminuir el riesgo a ser depredados. Se ha observado en diversos trabajos que una de las ventajas de las conductas mediadas químicamente, es que el riesgo puede detectarse de manera efectiva y temprana incluso si el depredador esta a distancia (Persons y Rypstra 2001, Persons y cols. 2001, Barnes y cols. 2002, Persons y Lynam 2004). En los machos de *L. subfusca* el mantenerse alejado puede ser de vital importancia, permitiéndole disminuir el grado de riesgo asociado a la distancia mostrada e incluso escapar sin ser visto.

En machos de *L. subfusca* las señales químicas podrían funcionar de manera más efectiva que las señales visuales, logrando que estas arañas muestren distancias mayores que las observadas en presencia de seda proveniente de *B. vagans*. Generalmente las presas detectan señales visuales de su depredador a distancias cortas, debido a que necesitan la comprobación del grado de riesgo (Clark 2000, Persons y cols. 2002, 2004, Lorhey 2007) Esto



podría sugerirnos que los organismos frente a señales visuales, como la forma del depredador, muestren distancias más cercanas debido a la inspección sobre el grado de riesgo.

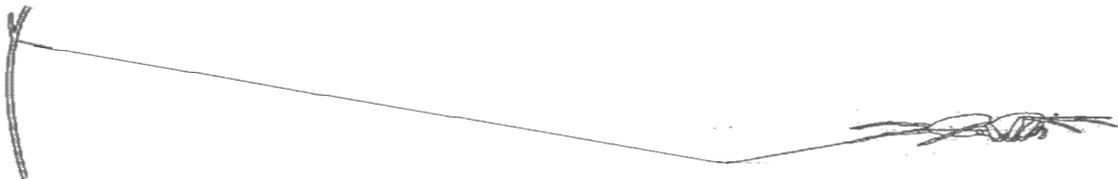
Antecedentes como el de Dor y cols. (2008) donde observaron que señales químicas asociadas a la seda de *B. vagans* atraían coespecíficos hacia madrigueras y propiciaban canibalismo entre hembras, nos sugería que posiblemente estas feromonas atraían de manera similar a sus presas para consumirlas, por lo que se observaría que tanto machos como hembras de *L. subfusca* mostraran distancias más cercanas al estímulo de prueba (químico). Sin embargo no se observó este tipo de conducta, lo que nos sugiere que posiblemente los machos de *L. subfusca* discriminan y reconocen de manera eficiente como riesgo potencial las señales químicas de *B. vagans*.

La respuesta observada en los machos frente a señales químicas parece no conservarse al comparar estos resultados con los mostrados por las hembras de *L. subfusca*, por lo que no se muestran diferencias significativas.

Los resultados de esta tesis muestran que la presencia de señales químicas, visuales y el conjunto de ambas provenientes de *B. vagans* tienen poco impacto sobre conductas antidepredatorias como latencia y distancia aproximada. Aunque no es así para la actividad locomotora de machos y hembras de *L. subfusca*.

Actividad locomotora

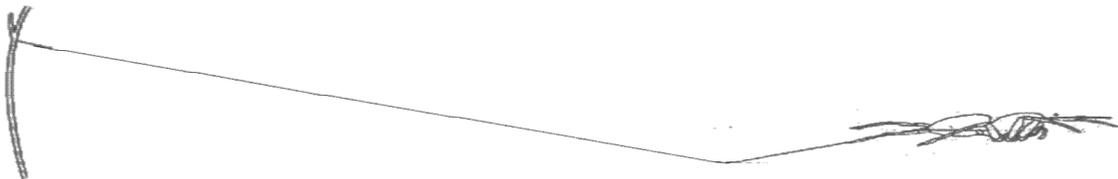
Encontramos diferencias significativas en la actividad locomotora en hembras y machos de *L. subfusca* frente a los diferentes estímulos de depredación, en comparación a cuando fueron colocados en un ambiente sin estos estímulos. Al comparar la actividad entre hembras y machos no se observaron diferencias significativas, pero si se observó que ambos sexos muestran valores de actividad menores frente a señales visuales, químicas, combinación de ambas señales y frente a depredador vivo.



Generalmente se ha visto que la disminución en la actividad en las presas reduce la vulnerabilidad a ser depredado (Stankowich 2010, Zimmer y cols. 2011). En licosas esta es una de las principales conductas antidepredatorias mostradas por lo que se ha estudiado ampliamente (Persons y cols 2001, Persons y Rypstra 2001, Barnes y cols. 2002, Lehmann y cols. 2004, Bell y cols 2006, Eiben y Persons 2007). Además, se ha argumentado que las licosas son cazadoras activas y frente a un riesgo de depredación la reducción de la actividad es la conducta antidepredatoria más frecuente y efectiva para evitar ser depredado.

En los resultados mostrados por las hembras se observa una disminución del porcentaje de actividad frente a señales visuales, químicas, combinación de ambas señales y depredador vivo (la disminución fue mayor frente a estas últimas tres). Las hembras frente a señales visuales muestran porcentajes menores de actividad pero no significativos. En contraste frente a señales químicas y conjunto de señales (visuales + químicas) muestran porcentajes de actividad menores y similares a los observados frente a su depredador potencial (Figura 14). Estos resultados podrían sugerirnos una modulación en la conducta antidepredatoria de las hembras, al presentar diferencias en la actividad frente a estímulos que indiquen un riesgo en comparación a cuando estos estímulos no están presentes. Además que la conjunción de ambas señales (visuales+ químicas) son determinantes para un despliegue eficiente dicha conducta. Esto concuerda con lo sugerido por Eiben y Persons (2007) donde la asociación entre distintas vías de detección puede responder al problema de una detección y evaluación eficiente de los depredadores.

En las hembras la detección de las señales químicas de depredadores es suficiente para discriminar de quien provienen y mostrar una conducta antidepredatoria eficiente para evitar ser depredado. Estos resultados concuerdan con los observados en hembras de *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae), donde mostraron que frente a la calidad de la señal química y por ende el aumento del riesgo (tiempo de colocación de excretas o seda, tamaño, sexo o sociedad del depredador) la reducción de la actividad fue gradual (Persons y cols 2001, Persons y Rypstra 2001, Barnes y cols. 2002, Lehmann y cols. 2004, Wilder y Rypstra 2004). Se ha sugerido con base a los trabajos con *P. milvina* que estas son capaces de mitigar estos costos (modulación de la conducta mediante la reducción de la actividad) sobre la adecuación

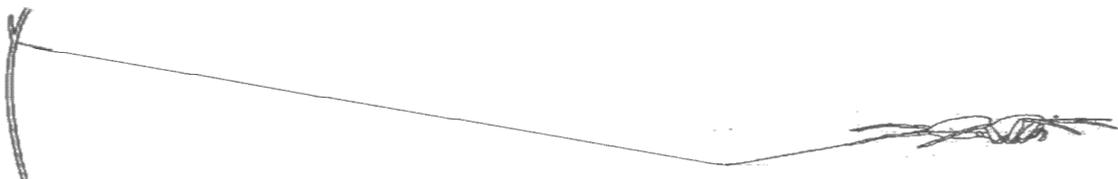


adquiriendo información química adicional acerca del riesgo de depredación y entonces combinar el grado de conducta antidepredatoria con el nivel de riesgo percibido. Esta discriminación sutil de las señales del depredador puede presentarse de manera similar en otras especies de la misma familia como *Lycosa subfusca*.

Por otra parte los machos mostraron, al igual que las hembras que los porcentajes de actividad son menores y significativos frente a señales provenientes de su depredador. Se observaron porcentajes de actividad menores y significativos frente a señales visuales, químicas, conjunto y depredador vivo. Las señales visuales a diferente que las hembras pueden ser determinantes en los machos para reconocer efectivamente a sus depredadores. Se ha reportado que los machos de *Pardosa milvina* detectan y discriminan la silueta (sombra) de su depredador potencial (ave) y reducen su actividad hasta en un 60 % con respecto a donde el riesgo de depredación es nulo. En los machos de *L. subfusca* se observó una disminución de la actividad del 20%. Probablemente en los machos de esta especie, esta disminución en la actividad sea suficiente para mantenerse fuera de peligro frente a *B. vagans*. Ante la presencia de señales químicas y conjunción (visuales+ químicas) se observó una disminución de la actividad, aunque no significativa con respecto a la mostrada frente a señales visuales, es probable que ambas señales sean determinantes en la discriminación total o completa de *B. vagans*. De manera similar al caso de las hembras, los machos podrían modular su conducta frente a señales provenientes del riesgo de depredación.

Estos resultados sugieren que los machos discriminan señales visuales y químicas. La discriminación de estas señales es fundamental para mostrar de manera eficiente la conducta antidepredatoria. Además la presencia de una u otra señal es suficiente en los machos para discriminar a *B. vagans* y modular su conducta.

Evidentemente el decremento en la actividad reduce la probabilidad de ser detectados o encontrados por un depredador, además limita el riesgo de depredación (Lima y Dill 1990, Lima 1998, Zimer y cols. 2011). Bajo altos niveles de depredación, las conductas antidepredatorias como la actividad en orden de reducir el riesgo parecen ser más convenientes para las licosas, aunque esta reducción puede tener costos sobre el forrajeo, reproducción y la

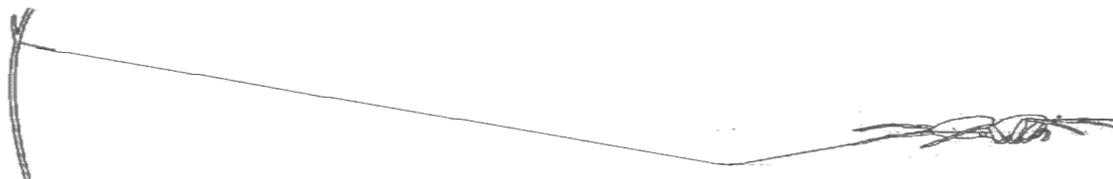


supervivencia a largo plazo (Eubanks y Miller 1993, Lima 1998, Persons y cols 2001, Persons y cols. 2002, Wilder y Rypstra 2004, Folz y cols. 2006, Eiben y Persons 2007, Lohrey y cols 2009).

En cuanto a los costos ante la disminución de la actividad frente a señales de depredación, se han publicado a la fecha algunos estudios. Por ejemplo, Wilder y Rypstra (2004) observaron que los niveles de actividad estaban relacionados con las tasas de forrajeo en *P. milvina*, por lo tanto ante periodos prolongados de inactividad, las tasas de forrajeo eran menores, provocando disminución en la masa corporal de estas arañas. Otros trabajos como el de Lohrey y cols. (2009) sugieren que la reducción de la actividad está relacionada con la exhibición del cortejo entre machos y hembras de *Schizocosa ocreata* (Araneae, Lycosidae). De manera similar Taylor y Persons (2005) sugieren que la reducción en la actividad de *Pardosa milvina* afecta de manera directa a al cortejo, copulas e inserciones palpales, lo que probablemente se traduciría en la disminución de la búsqueda de pareja y eficiencia en la transferencia del esperma. De manera similar Persons y cols (2002) determinaron que conductas antidepredatorias de *P. milvina* están ligadas con la pérdida de peso, baja condición corporal, ovisacos ligeros y escasos de huevos.

Al igual a lo observado en los trabajos mencionados anteriormente, los resultados obtenidos en esta tesis machos y hembras de *L. subfusca* presentan una disminución significativa de la actividad al detectar señales de su depredador. Esta disminución podría tener efectos sobre el forrajeo, reproducción e incluso en la sobrevivencia.

Se ha observado ampliamente que las señales químicas provenientes de depredadores reducen la actividad de hembras de *Pardosa milvina*, *Rabidosa rabida*, *Schizocosa ocreata* y *Hogna helluo* (todas licosas). Son pocos los que se han enfocado a la respuesta de machos o ambos sexos frente a señales visuales o la conjunción de químicas y visuales, por lo que el presente trabajo podría ser de referencia en trabajos posteriores.



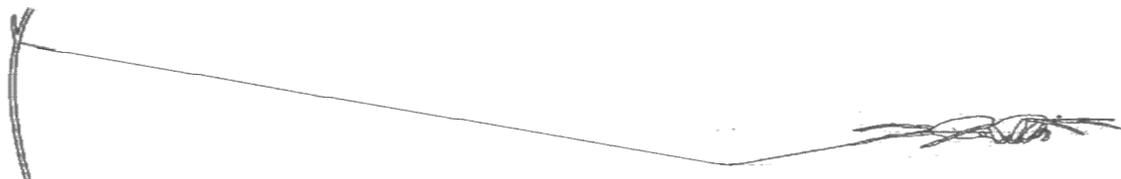
7.2 Comparación de la conducta exhibida entre hembras y machos

Al comparar los porcentajes de actividad entre hembras y machos de *L. subfusca*, no se observan diferencias significativas. Ambos sexos muestran similitudes en su conducta al detectar señales visuales y químicas. Los resultados muestran que ambos sexos detectan y discriminan señales visuales y químicas provenientes de su depredador, además muestran una modulación de la conducta frente al grado de riesgo presentado. Ante la presencia combinada de señales químicas y visuales, estas arañas muestran una reducción mayor aunque no significativa con respecto a las individuales. Por otra parte esta reducción es similar al observado frente a su depredador potencial. Por lo que la detección de la asociación entre estas señales es determinante en la discriminación y reconocimiento del riesgo.

La similitud en la conducta entre hembras y machos podría sugerirnos que probablemente las diferencias marcadas entre sexos se dé en función de las necesidades biológicas, es decir que ante la disyuntiva de búsqueda de hembras o reproducirse, los machos podrían mostrar conductas antidepredatorias diferentes a las que exhiben las hembras (Lima y Dill 1990, Sweger 2010), lo mismo ocurriría con las hembras grávidas. Por lo que la diferencia en la exhibición de conducta antidepredatoria entre hembras y machos probablemente no depende del sexo sino de la función que se ejerce en diferentes etapas de vida.

Por ejemplo, se ha visto que ante señales químicas provenientes de depredadores, como arañas de la misma familia, los machos de *P. milvina* muestran una reducción de la actividad y disminución en la búsqueda de hembras (Taylor y Persons 2005). Walker y Rypstra (2002) observaron que los machos son más activos que las hembras y frecuentemente lo son en búsqueda de hembras receptivas con las cuales copular. Por otra parte las hembras al estar grávidas son menos activas debido al grado de vulnerabilidad (Morse 1997), por lo que la diferencia en la exhibición de la conducta antidepredatoria entre hembras y machos sería notoria (Magnhagn 1991).

En el presente trabajo estas diferencias no se observan, probablemente sea debido a que usamos hembras que no están en un momento crítico de su reproducción, ni machos que están



frente a hembras con las cuales pueden copular, por lo que no tiene una disyuntiva a la cual responder de forma diferente. Además la respuesta observada probablemente se deba a lo estandarizado que están los organismos a responder únicamente frente a señales de depredación.

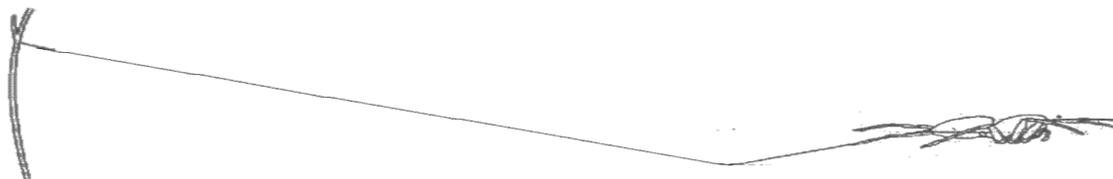
7.3 Conductas antidepredatorias alternas

En el presente trabajo se observaron conductas antidepredatorias alternas como el escape frente al depredador vivo, estas conductas no fueron exhibidas por las arañas frente a otros estímulos como los químicos, visuales e incluso frente a la combinación de ambos, que es el estímulo más cercano al depredador vivo.

Estas arañas lobo mostraron discriminación frente a señales químicas y visuales, mostrando disminución en los porcentajes de actividad, incluso se observó que en la combinación de señales químicas y visuales el porcentaje de actividad era menor de tal manera que alcanzaba valores similares a los mostrados por depredador vivo. Sin embargo, la presencia de conductas de escape podrían sugerirnos que la discriminación final que hace *L. subfusca* frente a depredador vivo en comparación a los demás estímulos es más compleja.

Estos resultados probablemente nos sugieren que las licosas necesitan la información completa del depredador, no solo señales visuales y químicas, para responder de manera eficiente al mostrar conductas de escape que le aseguren el no ser consumido. Se ha observado en otros trabajos como el de Nelson y cols. (2005) que la alta velocidad de escape y distancia largas de vuelo en *Hogna carolinensis* (Araneae, Lycosidae) son de vital importancia para evitar ser consumidos por su depredador. Incluso se han observado conductas específicas como el escalar en licosas frente a seda y excretas de su depredador.

L. subfusca frente a su depredador muestra un grado de anti-depredación dependiente del estímulo y complejidad, este mecanismo podría ser una ventaja ya que ante seda depositada por su depredador, estas mostrarían un grado de conducta no tan marcado como

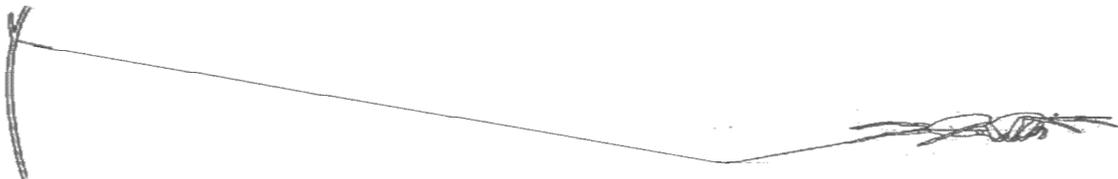


cuando se encuentran de frente a su depredador. La variación o modulación en la conducta reducirá el costo energético al mostrar conductas no apropiadas al riesgo disponible (Lima y Dill 1990, Persons y cols 2001).

En resumen, los resultados presentados muestran que las señales químicas y visuales tienen un papel importante en la detección y discriminación de *Brachypelma vagans*, al mostrar cambios significativos en conductas antidepredatorias como el porcentaje de actividad.

8. CONCLUSIONES

- Hembras y machos de *Lycosa subfusca* detectan y discrimina señales químicas y visuales provenientes de *B. vagans* y en conjunto determinan su conducta antidepredatoria.
- El porcentaje de actividad en estas licosas fue la conducta antidepredatoria en la que se observaron diferencias significativas al detectar señales químicas y visuales provenientes de *B. vagans*. Conductas como la latencia y distancia aproximada no se vieron afectadas.
- Las señales químicas tienen un papel importante en la exhibición efectiva de la conducta antidepredatoria en hembras y machos de *L. subfusca*.
- Las señales visuales tienen un papel importante en la exhibición efectiva de la conducta antidepredatoria en hembras y machos de *L. subfusca*.
- Estos resultados determinan que tanto hembras como machos de *L. subfusca* responden de manera similar, lo que nos indica que ambos sexos detectan y discriminan de igual forma señales químicas y visuales de su depredador.



9. PERSPECTIVAS

Los resultados de este trabajo muestran que hembras y machos se comportan de manera similar al detectar señales químicas y visuales de su depredador. Estas similitudes probablemente se deban al grado de estandarización de los organismos y a que estos no se encuentran bajo una disyuntiva que les denote mostrar conductas de acuerdo a su estado reproductivo o necesidades biológicas dependientes del sexo. Por ello, resulta necesario realizar observaciones conductuales de estas licosas frente a una disyuntiva como el cortejo, el forrajeo e incluso la supervivencia para determinar si existen diferencias en la exhibición de las conductas antidepredatorias en función del sexo.

De esta manera se podría observar si las hembras dependiendo de su estado reproductivo modulan de mayor o menor manera las conductas antidepredatorias que los machos o vice versa. Así como determinar cómo se presenta esta modulación y como afecta a los diferentes sexos. Por otra parte a nivel de señales, determinar cómo se daría esta modulación de la conducta ante señales que vienen de presas + depredadores y determinar si hay cambios en la respuesta en función de términos de forrajeo y reproducción.

De igual manera se podría estudiar de manera fina como estas arañas en ciertas etapas de reproducción actúan con variación frente a los diferentes grados de riesgo.

Estas aproximaciones podrían contribuir al entendimiento de la detección del riesgo e implicaciones en el forrajeo, reproducción y supervivencia de hembras y machos de *Lycosa subfusca*.

10. REFERENCIAS

Abdullah B. 1995. Diurnal activity of *Alopecosa pulverulenta* (Clerck 1757) (Lycosidae, Araneae). *Commun. Fac. Sci. Univ. Ank. Series C* 13, 13–20.

Abrahams MV y Kattenfeld MG. 1997. The role of turbidity as a constraint on predator-prey interactions in aquatic environments. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40(3), 169–174.

Barnes MC, Persons MH y Rypstra AL. 2002. The effect of predator chemical cue age on antipredator behavior in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *J. Insect Behav.* 15(2), 269–281.

Bell RD, Rypstra AL y Persons MH. 2006. The effect of predator hunger on chemically mediated antipredator responses and survival in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Ethology* 112(9), 903–910.

Blackledge TA. 1998. Signal conflict in spider webs driven by predators and prey. *The royal society*, 265, 1991-1996.

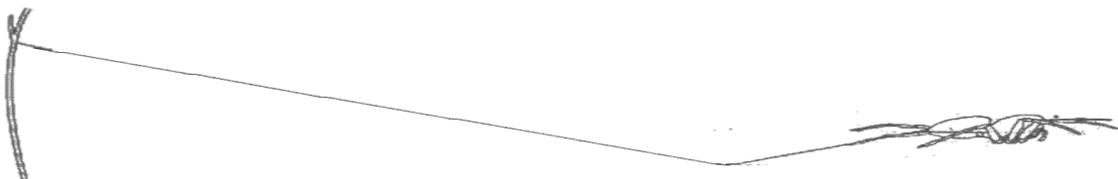
Blumstein DT. 2006. The multipredator hypothesis and the evolutionary persistence of antipredator behavior. *Ethology*, 112(3), 209–217.

Bonte D, Vanden Belle S y Maelfait J-P. 2006. Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour*, 72(3), 655–662.

Bonte D, Vanden Belle S y Maelfait J-P. 2007. Maternal care and reproductive state-dependent mobility determine natal dispersal in a wolf spider. *Animal Behaviour*, 74(1), 63–69.

Boughman JW. 2002. How sensory drive can promote speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(12), 571–577.

Brown JS. 2010. *Ecology of Fear*. Elsevier 581–587.



Cady AB. 1984. Microhabitat selection and locomotor activity of *Schizocosa ocreata* (Walckenaer) (Uetz 1975). *J. Arachnol* 11: 297-307.

Casas J, Steinmann T y Dangles O. 2008. The aerodynamic signature of running spiders. *PloS one*, 3(5), e2116.

Chelini M-C, Willemart RH y Hebets E. 2009. Costs and benefits of freezing behaviour in the harvestman *Eumesosoma roeweri* (Arachnida, Opiliones). *Behavioural processes*, 82(2), 153–9.

Clemente C J, McMaster KA, Fox E, Meldrum L, Stewart T y York B. 2010. The visual system of the Australian wolf spider *Lycosa leuckartii* (Araneae: Lycosidae): visual acuity and the functional role of the eyes. *J. Arachnol* 38: 398–406.

Coss RG. 2010. *Predator Avoidance: Mechanisms*. Elsevier 757–764.

Creel S y Christianson D. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in ecology & evolution* 23(4), 194–201.

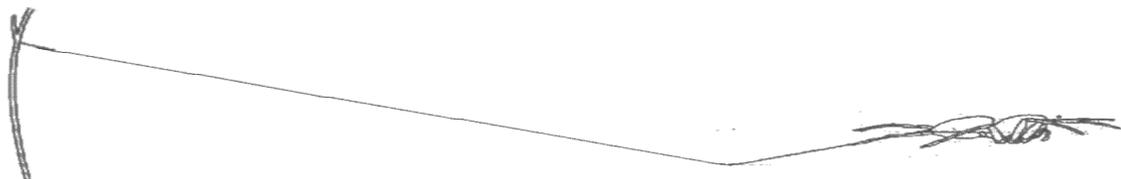
Creel S. 2010. *Predator's Perspective on Predator – Prey Interactions*. Elsevier 774–777.

Dehn MM. 1990. Vigilance for predators: detection and dilution effects *Behav Ecol Sociobiol* 337–342.

Dicke M y Grostal P. 2008. Chemical Detection of Natural Enemies by Arthropods: An Ecological Perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* . 32:1-23

Dor A y Hénaut Y. 2011. Are cannibalism and tarantula predation structuring factors of the spatial distribution of the wolf spider *Lycosa subfusca* (Araneae, Lycosidae)? *Ethology Ecology and Evolution*. 23: 375–387,

Dor A, Calmé S y Hénaut Y. 2011. Predatory interactions between *Centruroides* scorpions and the tarantula *Brachypelma vagans*. *J. Arachnol*. 39, 201-204.



Dor A, Machkour-M'Rabet S, Legal L, Williams T y Hénaut Y. 2008. Chemically mediated burrow recognition in the Mexican tarantula *Brachypelma vagans* female. *Naturwissenschaften*, 95: 1189-1193.

Dor A. y Hénaut Y. 2011. Are cannibalism and tarantula predation structuring factors of the spatial distribution of the wolf spider *Lycosa subfusca* (Araneae, Lycosidae)? *Ethology Ecology and Evolution* 23: 375–387.

Eiben B y Persons MH. 2007. The effect of prior exposure to predator cues on chemically-mediated defensive behavior and survival in the wolf spider *Rabidosa rabida* (Araneae: Lycosidae). *Behaviour* 144(8), 889–906

Escobar-Ortega J. 2002. Evidence that the wolf spider *Lycosa tarantula* (Araneae, Lycosidae) needs visual input for. *Journal of Arachnology* 30 481–486.

Eubanks MD y Miller GL. 1993. Sexual Differences in Behavioral Response to Conspecifics and Predators in the Wolf Spider *Gladicosa pulchra* (Aranea□: Lycosidae), 6(5), 641–648.

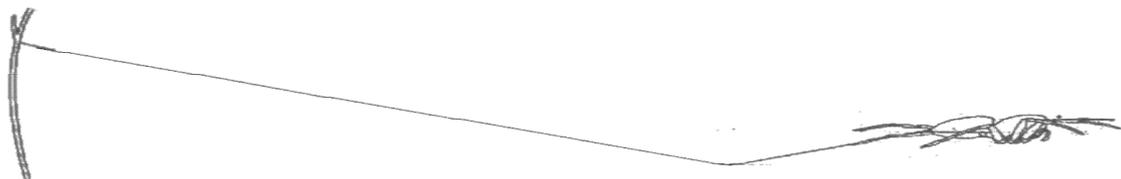
Fenk LM, Hoinkes T y Schmid A. 2010. Vision as a third sensory modality to elicit attack behavior in a nocturnal spider. *J Comp Physiol. A* 196(12), 957–61.

Folz HC, Wilder SM, Persons MH y Rypstra AL. 2006. Effects of predation risk on vertical habitat use and foraging of *Pardosa milvina*. *Ethology* 112(12), 1152–1158.

Ford MJ. 1978. Locomotory activity and the predatorion strategy of the wolf spider *Pardosa amentata* (Clerck) (Lycosidae). *Anim. Behav.* 26: 31-35.

Fowler-Finn KD y Hebets EA. 2011. The degree of response to increased predation risk corresponds to male secondary sexual traits. *Behavioral Ecology* 22(2), 268–275.

Framenau VW. 2005. Gender specific differences in activity and home range reflect morphological dimorphism in wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology* 33(2), 334–346.



Grostal P y Dicke M. 1986. Direct and indirect cues of predation risk influence behavior and reproduction of prey: a case for acarine interactions 10(4), 422–427.

Gunnarsson B. 2007. Bird predation on Spiders: Ecological mechanisms and Evolutionary Consequences, 35(3), 509–529.

Hartman EJ y Abrahams MV. 2000. Sensory compensation and the detection of predators: the interaction between chemical and visual information. The Royal Society, 267(1443), 571–575.

Heithaus MR, Wirsing AJ, Burkholder D, Thomson J y Dill LM. 2009. Towards a predictive framework for predator risk effects: the interaction of landscape features and prey escape tactics. The Journal of animal ecology, 78(3), 556–62.

Hénaut Y y Machkour M'Rabet S. 2005. Cannibalism and cleptobiosis in *Brachypelma vagans*. Entomología Mexicana 2005. pp. 30-31.

Hoefler CD, Taylor M y Jakob EM. 2002. Chemosensory response to prey in *Phidippus audax* (Araneae , Salticidae) and *Pardosa milvina*. American Arachnological Society 30(1), 155–158.

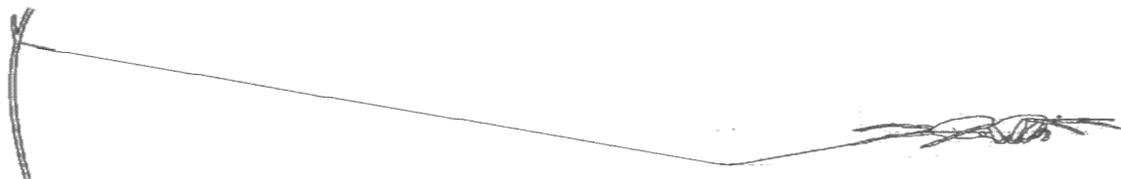
Ill ED y Wilkinson A. 2010. Co-evolution of predators and prey. The American Naturalist, 167: 287–295.

Jackson RR. 1974. Rearing methods for spiders. J. Arachnol. 2:53-56.

Janetos C. 1982. Active foragers vs. sit-and-wait a Simple Model Predators. J. theor. Biol. 95: 381–385.

Johnstone RA. 1999. Evolution of animal signals. En: Behavioural Ecology: An evolutionary approach. En: Krebs JR y Davis NB (eds). Editorial Blackwell science Ltd.UK pp 155-178.

Kats LB y Dill LM. 1998. The scent of death chemosensory assessment on predation risk by prey. Ecoscience, 5(3), 361–394.



Krivan V. 1998. Effects of optimal antipredator behavior of prey on predator-prey dynamics: the role of refuges. *Theoretical population biology*, 53(2), 131–142. doi:10.1006/tpbi.1998.1351

Lehmann LM, Walker SE y Persons MH. 2004. The influence of predator sex on chemically mediated antipredator response in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *Ethology*, 17, 1–17.

Lima SL y Dill LM. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Can. J. Zool*, 68, 619–640.

Lima SL. 1998. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions. *BioScience*, 48(1), 25–34.

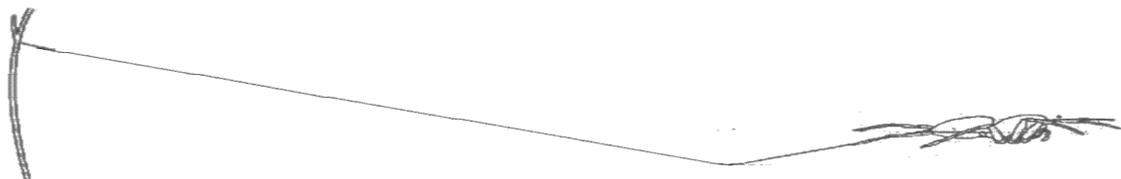
Lind J. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology*, 16(5), 945–956.

Lizotte RS y Rovner JS. 1988. Nocturnal capture of fireflies by lycosid spiders: visual versus vibratory stimuli. *Anim. Behav.* 36:1809-1815.

Lohrey AK, Clark DL, Gordon SD y Uetz GW. 2009. Antipredator responses of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) to sensory cues representing an avian predator. *Animal Behaviour*, 77(4), 813–821.

Machkour-M'Rabet S, Hénaut Y, Calmé S y Legal L. 2012. When landscape modification is advantageous for protected species. The case of a synanthropic tarantula, *Brachypelma vagans*. *Journal of Insect Conservation*. 16 : 479-488.

Machkour-M'Rabet S, Hénaut Y , Rojo R y Calmé S. 2005. A not so natural history of the tarantula *Brachypelma vagans*: interaction with human activity. *J. Natural History*, 39 (27): 2515-2523.



Machkour-M'Rabet S, Hénaut Y, Sepulveda A, Rojo R, Calmé S, Geissen V. 2007 Soil preference and burrow structure of an endangered tarantula *Brachypelma vagans* (Mygalomorphae: Theraphosidae). *J. Natural History* 41:1025-1033.

Maloney D. 2002. The ecology of wolf spiders (Lycosidae) in lowbush blueberry (*Vaccinium angustifolium*) agroecosystems. Thesis Master of Science in Ecology and environmental Sciences. pp 182

Marti CD. (1987). Predator-prey interactions: a selective review of North American research results. *Revista Chilena de Historia Natural* 60: 203-219.

Martín J. y López, P. 2000. Costs of refuge use affect escape decisions of iberian-rock lizards, *Lacerta monticola*. *Ethology* 106:483-492.

Nakata K. 2008. Spiders use airborne cues to respond to flying insect predators by building Orb-web with fewer silk thread and larger silk decorations. *Ethology*, 114(7), 686–692.

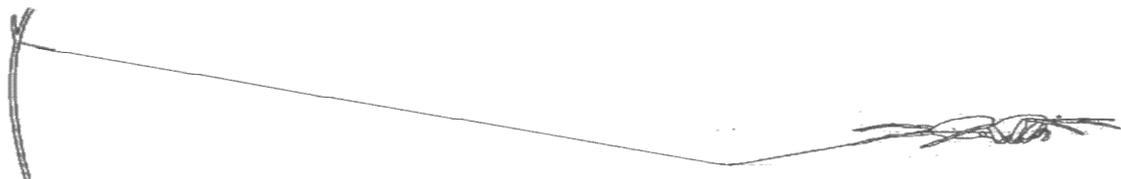
Nelson MK y Formanowicz D R. 2005. Relationship Between Escape Speed and Flight Distance in a Wolf Spider, *Hogna Carolinensis* (Walckenaer 1805). *Journal of Arachnology*, 33(1), 153–158.

Otte D. 1974. Effects and functions in the evolution of signaling systems. *Annual*

Persons M H y Uetz WG. 1997b. The Effect of prey movement on attack behavior and patch residence decision rules of wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Journal of Insect Behavior*, 10(5).

Persons MH 1999. Hunger effects on foraging responses to perceptual cues in immature and adult wolf spiders (Lycosidae). *Animal behaviour*, 57(1), 81–88.

Persons MH y Rypstra AL. 2001. Wolf spiders show graded antipredator behavior in the presence of chemical cues from different sized predators. *Journal of chemical ecology*, 27(12), 2493–504.



Persons MH y Uetz WG. 1996a. The influence of sensory information on patch residence time in wolf spiders (Araneae: Lycosidae). *Animal Behaviour*, 51, 1285–1293.

Persons MH y Uetz WG. 1996b. Wolf spideres vary patch residence time in the presence of chemical cues from prey (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 24, 76–79.

Persons MH y Uetz WG. 1997. Foraging patch residence time decisions in wolfspiders: Is preceiving prey as important as eating prey? *Ecoscience*, 4(1), 1–5.

Persons MH, Walker SE y Rypstra AL. 2001. Fitness costs and benefits of antipredator behavior mediated by chemotactile cues in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae), 13(3), 386–392.

Persons MH, Walker SE, Rypstra AL y Marshall SD. 2001. Wolf spider predator avoidance tactics and survival in the presence of diet-associated predator cues (Araneae: Lycosidae). *Animal behaviour*, 61(1), 43–51.

Preisser EL, Bolinick DI y Benard M . 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator- prey . *Ecology* 86(2), 501–509.

Rendall D, Owren MJ yRyan MJ. 2009. What do animal signals mean? *Animal Behaviour*, 78(2), 233–240.

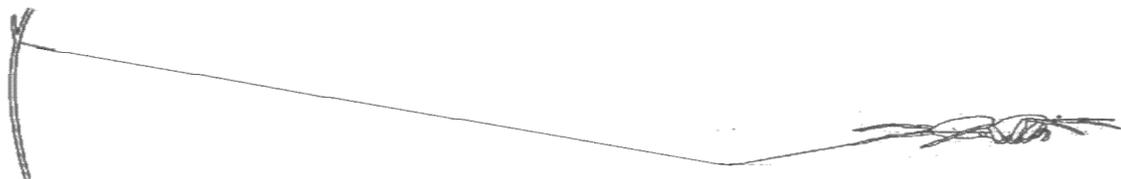
Roberts J A, Taylor PW y Uetz GW. 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology*, 18(1), 236–240.

Rovner JS 1989. Wolf spiders lack mirror-image responsiveness seen in jumping spiders. *Anim. Behav.* 38: 526–533.

Rovner JS. 1996. Conespecific interactions in the lycosid spider *Rabidosia rabida*: The roles of different senses. *J.Arachnol.* 24: 16-23.

Rowe C. 2010. *Defense Against Predation*. Elsevier 106–111.

Schonewolf KW, Bell R, Rypstra AL y Persons, M.H. 2006. Field evidence of an airborne enemy-avoidance kairomone in wolf spiders. *Journal of chemical ecology*, 32(7), 1565–76.



Stankowich T. 2010. Risk-Taking in Self-Defense. Elsevier 79–86.

Sweger AL, Marr M, Satteson A, Rypstra AL y Persons MH. 2010. The effects of predation risk on female silk deposition and male response to predator-cued conspecifics in the wolf spider, *Pardosa milvina* (Araneae: Lycosidae). *J. Arachnol.* 38(3), 393–397.

Taylor AR y Persons MH. 2005. The effect of perceived predation risk on male courtship and copulatory behavior in the wolf spider *Pardosa milvina* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* 33, 76–81.

Walker S, Marshall S, Rypstra AL y Taylor D. 1999. The effects of hunger on locomotory behaviour in two species of wolf spider (Araneae, Lycosidae). *Anim. Behav.* 58(3), 515–520.

Wilder SM y Rypstra AL. 2004. Chemical Cues from an Introduced Predator (Mantodea, Mantidae) Reduce the Movement and Foraging of a Native Wolf Spider (Araneae, Lycosidae) in the Laboratory. *Environmental Entomology*, 33(4), 1032–1036.

Zimmer C, Boos M, Bertrand F, Robin J.-P y Petit O. 2011. Behavioural adjustment in response to increased predation risk: a study in three duck species. *PlosOne* 6(4):e18977.

