

## Exposición a daño mecánico y resistencia en telarañas de *Thaida peculiaris* en un bosque templado del noroeste patagónico

FLORENCIA SOTO, LUCÍA GRAHAM & ALEJANDRO G. FARJI-BRENER✉

Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Argentina.

**RESUMEN.** Las variaciones ambientales pueden generar respuestas plásticas en el comportamiento de los individuos. En este trabajo investigamos si el nivel de exposición al daño mecánico por la caída de material vegetal desde el dosel del bosque afectaba la resistencia de telarañas de *Thaida peculiaris*, y evaluamos algunos de los posibles mecanismos asociados. Las telarañas ubicadas en sitios expuestos fueron más resistentes, sus hilos soportaron más peso y presentaron un entramado menos denso que las ubicadas en sitios protegidos. Estos resultados sugieren que el riesgo de rotura por daño mecánico es una presión selectiva que determina respuestas plásticas en las construcciones de las telarañas. Discutimos la adecuación de reforzar hilos vs. construir un entramado más denso como mecanismos para mejorar la resistencia de la tela, así como los procesos directos e indirectos mediante los cuales la araña evalúa el nivel de protección de un sitio a daños mecánicos. Este trabajo ilustra cómo los organismos pueden responder plásticamente ante variaciones en el ambiente modificando ciertas características de sus construcciones.

[Palabras clave: arañas, fenotipo extendido, flexibilidad comportamental, Patagonia]

**ABSTRACT.** **Exposition to mechanical damage and resistance in spider webs of *Thaida peculiaris* in a temperate forest, NW Patagonia:** Changes in environmental characteristics may generate plastic behavioral responses. We evaluated whether the risk of mechanical damage by the fall of plant material affected the resistance of webs of the spider *Thaida peculiaris*, and explored some of the associated mechanisms. Compared to protected sites, webs in exposed sites were more resistant, their silk lines supported more weight, and their mesh widths were higher. These results suggest that the risk of mechanical damage is a selective pressure that generates plastic behavioral responses in the building of webs. We discussed the adaptive value of investing in more resistant silk or changing mesh width, and the direct and indirect processes used by spiders to evaluate the protection level of a site. This work illustrates how the organisms may plastically respond to variable environments by modifying certain characteristics of their constructions.

[Keywords: behavioral flexibility, extended phenotype, Patagonia, spiders]

### INTRODUCCIÓN

Dado que las condiciones bióticas y abióticas de un hábitat varían en el espacio y el tiempo, los individuos de una misma población sufren diferentes presiones ambientales durante sus vidas. La capacidad de los animales para responder de forma adecuada a estas

variaciones es conocida como plasticidad fenotípica o flexibilidad comportamental (Agrawal 2001). Aunque el estudio de la plasticidad es un aspecto importante para comprender mejor la evolución y la ecología de los organismos (West-Eberhard 2003), aún tenemos un conocimiento limitado sobre cuánta flexibilidad existe, cómo se produce, y cuándo es relevante (Gordon 1991).

---

✉ Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad Nacional del Comahue, Quintral 1250, (8400) Bariloche, Argentina. alearji@yahoo.com

Recibido: 20 de febrero de 2010; Fin de arbitraje: 27 de marzo de 2010; Revisión recibida: 30 de marzo de 2010; Aceptado: 31 de marzo de 2010

Los artrópodos que construyen trampas para capturar presas son un excelente modelo para analizar el efecto de la variación en las condiciones ambientales sobre el comportamiento. Primero, su tamaño corporal relativamente pequeño hace que perciban más las variaciones espaciales que los animales grandes (Kaspari & Weiser 1999). Segundo, las trampas que construyen son consideradas como la extensión de su fenotipo (Dawkins 1982). En consecuencia, modificaciones en las características de sus trampas usualmente reflejan sus respuestas a las variaciones del ambiente (Hansell 2005). Por último, las construcciones de los organismos son generalmente más fáciles de detectar, estudiar y manipular que los propios organismos. Todas estas características hacen que los artrópodos que construyen trampas sean un modelo ideal para estudiar la plasticidad comportamental.

Muchos artrópodos cazadores se ajustan a cambios en el medio adonde viven modificando características de sus trampas. Las larvas de neurópteros construyen huecos cónicos en el suelo para atrapar artrópodos caminadores, trampas cuyo diámetro y profundidad cambian en función del tipo de suelo, de la temperatura y de la disponibilidad de presas (Farji-Brener 2003). Sin embargo, las arañas son uno de los ejemplos más emblemáticos de plasticidad fenotípica en artrópodos que construyen trampas de captura, por su alta capacidad de modificar el diseño de su telaraña (Eberhard 1990). Las telarañas pueden, entonces, considerarse como una extensión del comportamiento de la araña ante variaciones en las condiciones ambientales.

La función más conocida e importante de las telarañas es capturar presas. En consecuencia, el diseño, tamaño, ubicación y otras características generalmente responde a las variaciones en cantidad y calidad de presas en el ambiente. Sin embargo, existen otras presiones selectivas que pueden influir sobre las características de una telaraña, como el riesgo de rotura. Por ejemplo, algunas telarañas poseen un conjunto de hilos llamados estabilimentos que son especialmente visibles dentro del espiral pegajoso. Se ha propuesto que los estabilimentos, cuyo diseño puede

variarse en forma y tamaño, funcionan como una señal visual para reducir el riesgo de que pájaros en vuelo derriben accidentalmente la telaraña (Jaffé et al. 2006). No obstante, existen otras circunstancias en las cuales la tela posee un alto riesgo de ser dañada.

El daño mecánico que ocasiona la caída de material vegetal es una presión de selección importante para los organismos que viven en el sotobosque (Clark & Clark 1989). En el caso de las arañas que construyen telas, la caída de ramas, hojas y frutos puede ocasionar roturas importantes en la telaraña, bloquear áreas pegajosas y hacer más visible la tela a sus potenciales presas, todas características que reducen notablemente la eficacia de la telaraña como trampa de captura. Las arañas pueden minimizar este efecto ubicando sus telarañas en sitios del bosque menos expuestos a daños mecánicos, o modificando características de sus telarañas para hacerlas menos propensas a las roturas.

La caída de material vegetal es una característica común de los bosques templados del NO de la Patagonia. Por lo general, el sotobosque de este tipo de ambiente se encuentra cubierto de hojarasca, pequeñas ramas y frutos provenientes de los árboles del dosel. En este tipo de hábitat es común encontrar telarañas de *Thaida peculiaris* Karsch, 1880 (Austrochilidae). Sin embargo, estas telas pueden ubicarse en sitios en el bosque que varían en su nivel de protección contra las caídas de material vegetal. Mientras algunas telarañas se ubican debajo de troncos caídos o dentro de huecos en troncos de árboles vivos, otras se encuentran asociadas a arbustos o en el suelo, más expuestas a daños mecánicos. Si, tal como fuera discutido anteriormente, las telas reflejan la adecuación comportamental de las arañas, las telarañas que se encuentran en sitios del bosque más expuestos a daños mecánicos deberían presentar características que reduzcan este efecto negativo. En particular, determinaremos si la resistencia de las telas de *T. peculiares* varía en función de su nivel de exposición a daños mecánicos y, de ser así, exploraremos dos posibles mecanismos no excluyentes que expliquen esa variación: cambios en la densidad de entramado de la tela o cambios en la resistencia de los hilos que

componen la telaraña.

## MATERIALES Y MÉTODOS

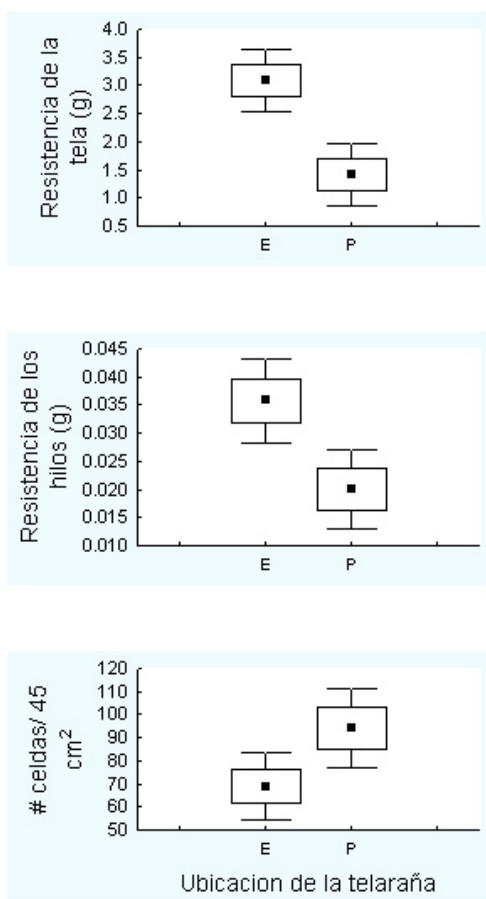
Realizamos este estudio en el parque municipal Llao-Llao, ubicado 27 km al Oeste de San Carlos de Bariloche, Argentina (41° S, 72° W), durante el mes de octubre (primavera) de 2009. Este ambiente es un bosque templado, con precipitaciones de alrededor de 1500 mm/año, temperatura promedio anual de 8° C, con un estrato arbustivo dominado por *Chusquea culeou*, *Aristotelia chilensis*, *Maytenus boaria*, y uno arbóreo dominado en su mayoría por *Nothofagus dombeyi*, y en menor medida por *Austrocedrus chilensis*. Por lo general, el sotobosque se encuentra cubierto por hojarasca, ramas y restos vegetales, y la caída de material vegetal desde el dosel arbóreo y arbustivo es frecuente durante todo el año. En este bosque es muy común encontrar telarañas de *Thaïda peculiaris*. Esta araña de hábito nocturno construye una tela de dos dimensiones, con longitudes entre 30 y 80 cm, compuesta de celdas trapezoidales adherentes poco uniformes y un túnel que le sirve como refugio. Su tela es horizontal o ligeramente inclinada, de lámina permanente, con hilos que la soportan verticalmente (tensores no adherentes) cerca del tubo. En general, *T. peculiaris* se encuentra en el túnel durante el día, y al ponerse el sol comienza a realizar sus actividades, como la limpieza de la tela, reparación de áreas dañadas, recolección de presas, alimentación, expansión de la lámina, y/o agregado de hilos adherentes (Lopardo et al. 2004).

Para determinar si el riesgo de daño mecánico afectaba las características de las telarañas, seleccionamos un total de 30 telas activas de *T. peculiaris*: 19 en sitios expuestos y 11 en sitios protegidos. La categorización de los sitios como protegidos o expuestos fue realizada de forma independiente de las características de la telaraña. Sitios expuestos fueron aquellos en los cuales las telarañas no poseían resguardo natural contra la caída de hojarasca, ramas o frutos desde el dosel (i.e., sitios abiertos). Por el contrario, los sitios protegidos presentaban refugios naturales contra la caída de material

vegetal (i.e., debajo de troncos caídos o huecos en troncos de árboles vivos). Para determinar la resistencia de las telarañas utilizamos un frasco de vidrio con una boca de 45 cm<sup>2</sup> cubierta de cinta adhesiva. El frasco era colocado con cuidado debajo de la telaraña, cerca de su porción central, y retirado lentamente hacia arriba. De esta forma, retirábamos 45 cm<sup>2</sup> de telaraña intacta. Estas porciones de la tela no presentaban evidencias visibles de haber sido reparadas recientemente. Sacamos una fotografía digital de la sección de telaraña muestreada para contabilizar el número de celdas. Utilizamos el número de celdas en los 45 cm<sup>2</sup> de telaraña como un estimador de la densidad de entramado (mayor a mayor número de celdas). Para estimar la resistencia de la tela, en la sección muestreada colocamos clips metálicos (0.47 g cada uno) de manera horizontal hasta que se rompía la tela. Expresamos la resistencia como el peso (en g) que resistió la tela hasta su rotura. Al mismo tiempo, en cada telaraña extrajimos con una pinza una sección de 2 cm de un hilo elegido al azar de la trama pegajosa. Para determinar la resistencia del hilo, colocamos sobre él pequeños trozos de papel doblados, de 0.005 g cada uno. Expresamos la resistencia de los hilos como el peso que soportaban (en g) hasta su rotura. Todos los muestreos fueron realizados durante el día. Comparamos la resistencia de la tela, la resistencia del hilo y la densidad de celdas en telas protegidas y expuestas utilizando pruebas *t* de Student. Además, para evaluar si la resistencia de las telas dependían más de la resistencia de los hilos o de la densidad del entramado realizamos una regresión múltiple.

## RESULTADOS

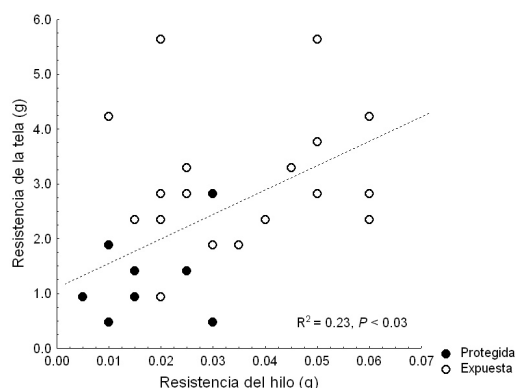
Las telarañas ubicadas en sitios expuestos tuvieron una mayor resistencia, sus hilos fueron más resistentes, y presentaron un menor entramado (Figura 1). Las telas ubicadas en sitios expuestos soportaron, en promedio ( $\pm$ ES) 3.1 $\pm$ 0.3 g antes de romperse, mientras que las ubicadas en sitios protegidos solo soportaron 1.4 $\pm$ 0.3 g ( $t=3.97$ ,  $P < 0.001$ ). Los hilos individuales de telas expuestas también presentaron más resistencia. Sus hilos



**Figura 1.** Resistencia de la telaraña, de los hilos y densidad de entramado en telarañas de *T. peculiaris* en sitios expuestos (E) y protegidos (P) a daños mecánicos por caída de material vegetal desde el dosel. La resistencia de la telaraña e hilos fueron estimadas como el peso (g) que soportan ambas estructuras hasta romperse. Todas las diferencias son estadísticamente significativas ( $P < 0.05$ ).

**Figure 1.** Resistant of the spider web, silk lines and mash width of *T. peculiaris* in sites exposed (E) and protected (P) to mechanical damage generated by the fall of vegetable material from the canopy. The resistance of the web and silk lines was estimated as the weight that both structures hold before they broken (in g). All differences are statistically significant ( $P < 0.05$ ).

soportaron, en promedio,  $0.036 \pm 0.003$  g antes de romperse, mientras que los hilos de las telarañas en sitios protegidos solo  $0.020 \pm 0.003$  g ( $t = 2.76$ ,  $P < 0.01$ ). Por último, el entramado de telas expuestas resultó ser, en promedio, un poco menos denso (i.e., con menor número de celdas por unidad de área) que el entramado



**Figura 2.** Relación entre la resistencia de la telaraña de *T. peculiaris* y de sus hilos. Los símbolos representan si la tela se ubicada en sitios protegidos (círculo negro) o expuestos (círculo blanco) del bosque a caídas de material vegetal desde el dosel.

**Figure 2.** Relationship between the resistance of *T. peculiaris* web and their skills. The symbols represent whether the webs were located in protected (black circles) or exposed (white circles) sites of the forest to the fall of vegetable material from the canopy.

de las telas protegidas ( $70 \pm 9$  celdas vs.  $94 \pm 9$  celdas/45  $\text{cm}^2$ , respectivamente,  $t = 2.1$ ,  $P = 0.04$ ). La variación en la resistencia de la tela no dependió de la densidad del entramado ( $P = 0.57$ ), sino sólo de la resistencia de los hilos ( $F_{2,26} = 3.62$ ,  $P = 0.04$ ). Los cambios en la resistencia de los hilos explicaron el 23% de la variación en la resistencia de las telas ( $b = 0.40$ ,  $t = 2.6$ ,  $P = 0.01$ , Figura 2).

## DISCUSIÓN

Las telarañas de *T. peculiaris* en sitios expuestos presentaron el doble de resistencia que las ubicadas en sitios protegidos, sus hilos soportaron 80% más peso y presentaron un entramado 35% menos denso. Estos resultados revelan que las telarañas ubicadas en sitios expuestos son más resistentes a daños mecánicos que aquellas ubicadas en sitios del bosque protegidos a caídas de material vegetal. Algunos trabajos han demostrado que las variaciones en las características de las telarañas pueden ser el resultado de adaptaciones para capturar diferentes tipos

de presas, reducir depredación, evadir parasitismo, y adecuarse a las restricciones del hábitat (Helling & Herberstein 2000; Blackledge et al. 2003; Eberhard et al. 2008). Nuestros resultados sugieren que el riesgo de recibir caídas de material vegetal también es una presión selectiva que puede determinar respuestas plásticas en el diseño de las telarañas, y que una de esas respuestas es la modificación de la resistencia mecánica de las telas. Como fuera discutido antes, la caída de material vegetal desde el dosel puede ocasionar roturas, reducir el área pegajosa y hacer más visible la telaraña, todos efectos negativos sobre la tasa de captura. De hecho, *T. peculiaris* con frecuencia repara partes rotas de su telaraña (Lopardo et al. 2004). Este trabajo revela que en sitios del sotobosque expuestos, en donde las caídas de material vegetal desde el dosel es más frecuente, las arañas fabrican telas más resistentes.

Nosotros encontramos evidencias comparativas y correlativas consistentes con la hipótesis que postula que *T. peculiaris* modifica las características de sus telas para reducir los daños mecánicos que produce la caída de material vegetal. Sin embargo, serían necesarios otros experimentos para verificar esta idea. Telarañas con hilos que soporten más peso en sitios expuestos podrían ser también una respuesta a una mayor disponibilidad de insectos grandes en hábitats abiertos, los cuales serían mejor atrapados en telas más resistentes. Sin embargo, no existen evidencias de que las presas capturadas en telas expuestas y protegidas de *T. peculiaris* varíen en tamaño. Sin embargo, es común observar más restos vegetales en telas (y sus alrededores) ubicadas en sitios expuestos que en sitios protegidos (Farji-Brener, observación personal). En consecuencia, la hipótesis más plausible para explicar la mayor resistencia de telas en sitios expuestos es que representa una respuesta plástica de la araña para reducir la probabilidad de daño mecánico.

La mayor resistencia de telarañas en sitios expuestos del bosque se debió más a la resistencia de sus hilos individuales que a una mayor densidad de entramado. De hecho, las telas en sitios expuestos presentaron una densidad de malla levemente menor que las telas ubicadas en sitios protegidos. Esto

sugiere que la araña, ante situaciones de riesgo de daño mecánico para su tela, opta por hacer hilos más fuertes reduciendo el entramado. Las características de las telarañas son muchas veces una solución de compromiso entre sus funciones de intercepción y retención de presas (Sandoval 1994; Schneider & Vollrath 1998; Blackledge & Zevenbergen 2006). Un entramado más denso incrementa el área pegajosa, lo cual mejora la retención de presas grandes. Pero para una dada cantidad de hilo, incrementar la densidad de trama resulta en un tamaño menor de tela y reduce la probabilidad de intercepción (Herberstein & Heiling 1998; Blackledge & Eliason 2007). Este estudio sugiere que las situaciones de riesgo de roturas por caída de material vegetal también plantean una solución de compromiso para la araña: asignar material para producir hilos más resistentes o para incrementar la densidad de entramado. Las arañas *T. peculiaris* optan por hacer más resistentes sus hilos. Quizás un incremento de densidad de malla incrementaría la resistencia de la tela, pero también aumentaría la probabilidad de que el material vegetal caído quede retenido en la red pegajosa. Por otra parte, es probable que pequeños fragmentos de material vegetal pasen entre las celdas sin dañar la tela cuando el entramado es más abierto. Por último, algunos trabajos demuestran que la probabilidad de captura no varía con diferentes densidades de malla (Blackledge & Eliason 2007), lo cual hace que, en términos energéticos, los entramados relativamente menos densos sean más eficientes (Chacón & Eberhard 1980).

Este trabajo supone que la araña posee la capacidad de evaluar, de alguna manera, la probabilidad de caída de material vegetal que posee un sitio dado. Esto puede ocurrir por experiencia directa (i.e., depender de la historia reciente de roturas mecánicas que sufre una tela), o por evidencias indirectas del sitio (i.e., la distancia y la ubicación de los puntos de anclaje de su tela al sustrato más próximo, ya que distancias menores, en especial en puntos de anclaje superiores, por lo general implican sitios más protegidos). Si la fabricación de hilos (y telas) que soportan más peso depende de su experiencia, las telas recién construidas en sitios con diferente grado de exposición no deberían diferir en



sus niveles de resistencia. Además, se pueden generar daños mecánicos experimentales a telas construidas en sitios protegidos y proteger a telas en sitios expuestos para luego medir la resistencia de estas telas a mediano plazo. Por otra parte, si el comportamiento de construir telas más resistentes se basa en las características del sitio más que en la experiencia previa, telas recién construidas en sitios con diferentes niveles de exposición deberían diferir en sus niveles de resistencia. Futuros estudios podrían evaluar cuál de estos mecanismos es más frecuentemente utilizado por la araña.

En resumen, en sitios más expuestos, donde la probabilidad de caída de material vegetal es mayor, las telarañas de *T. peculiaris* son más resistentes que aquellas establecidas en sitios protegidos. Esta mayor resistencia depende más de las características de sus hilos que de una variación en la densidad del entramado. El riesgo de recibir caídas de material vegetal puede, entonces, considerarse como una presión selectiva que determina respuestas plásticas en el diseño de las telarañas. Este ejemplo ilustra cómo, modificando ciertas características de sus construcciones, los organismos pueden responder plásticamente ante variaciones en el ambiente.

## AGRADECIMIENTOS

Un revisor anónimo contribuyó a mejorar este trabajo con sus comentarios. M. Ramírez identificó la especie de araña.

## BIBLIOGRAFÍA

- AGRAWAL, AA. 2001 Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**:321-326.
- BLACKLEDGE, TA; JA CODDINGTON & RG GILLESPIE. 2003. Are three-dimensional spider webs defensive adaptations? *Ecol. Lett.*, **6**:13-18.
- BLACKLEDGE, TA & JM ZEVENBERGEN. 2006 Mesh width influences prey retention in spider orb webs. *Ethology*, **112**:1194-1201.
- BLACKLEDGE, TA & C ELIASON. 2007. Functionally independent components of prey capture are architecturally constrained in spider orb webs. *Biology Letters*, **5**:456-458.
- CHACÓN, P & WG EBERHARD. 1980 Factors affecting numbers and kinds of prey caught in artificial spider webs, with considerations of how orb webs trap prey. *Bull. Br. Arachnol. Soc.*, **5**:29-38.
- CLARK, DB & DA CLARK. 1989. The role of physical damage in the seedling mortality regime of a neotropical rain forest. *Oikos*, **55**:225-230.
- DAWKINS, R. 1982. *The Extended Phenotype: The Long Reach of the Gene*. Oxford, UK. Oxford University Press.
- EBERHARD, WG. 1990. Function and phylogeny of spider webs. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, **21**:341-372.
- EBERHARD, WG; I AGNARSSON & HW LEVI. 2008. Web forms and the phylogeny of theridiid spiders (Araneae:Theridiidae): chaos from order. *Syst. Biodiv.*, **6**:415-475.
- FARJI-BRENER, AG. 2003. Microhabitat Selection by Antlion Larvae, *Myrmeleon Crudelis*: Effect of Soil Particle Size on Pit-Trap Design and Prey Capture. *J. Insect Behav.*, **16**:783-796.
- GORDON, DM. 1991. Behavioral flexibility and the foraging ecology of seed-eating ants. *Am. Nat.*, **138**:379-411.
- HEILING, AM & ME HERBERSTEIN. 2000. Interpretations of orbweb variability: a review of past and current ideas. *Ekologia-Bratislava*, **19**:97-106.
- HERBERSTEIN, ME & AM HEILING. 1998 Does mesh height influence prey length in orb-web spiders (Araneae)? *Eur. J. Entomol.*, **95**:367-371.
- HANSELL, M. 2005. *Animal Architecture*. Oxford University Press, 2005.
- JAFFÉ, R; WG EBERHARD; C DE ANGELO; D EUSSE; A GUTIÉRREZ; ET AL. 2006. Caution, webs in the way! Possible functions of silk stabilimenta in *gasteracantha cancriformis* (araneae, araneidae) *J. Arachnology*, **34**:448-455.
- KASPARI, M & D WEISER. 1999. The size-grain hypothesis and interspecific scaling in ants. *Funct. Ecol.*, **13**:530-538.
- LOPARDO, L; M RAMÍREZ; C GRISMADO & L COMPAGNUCCI. 2004. Web building behavior and the phylogeny of Austrochiline spiders. *J. Arachnology*, **32**:42-54.
- SANDOVAL, CP. 1994 Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Funct. Ecol.*, **8**:701-707.
- SCHNEIDER, JM & F VOLLRATH. 1998. The effect of prey type on the geometry of the capture web of *Araneus diadematus*. *Naturwissenschaften*, **85**: 391-394.
- WEST-EBERHARD, MJ. 2003. *Developmental plasticity and evolution*. New York: Oxford University Press.