

ASPECTOS METABÓLICOS DEL COMPORTAMIENTO DE PREDADOR DE
HEMBRAS Y MACHOS DE LA ARAÑA *Phoneutria boliviensis* F. O. Pickard-
Cambridge, 1897.

Carlos Eduardo Suárez Benítez

UNIVERSIDAD DE IBAGUÉ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
ADMINISTRACIÓN AMBIENTAL
IBAGUÉ, TOLIMA
2019

ASPECTOS METABÓLICOS DEL COMPORTAMIENTO DEPREDADOR DE HEMBRAS Y
MACHOS DE LA ARAÑA *Phoneutria boliviensis*

Carlos Eduardo Suárez Benítez

Trabajo de grado para obtener el título de Administrador del Medio Ambiente y de los Recursos
Naturales

Lida Marcela Franco Pérez
Directora

Juan Carlos Valenzuela Rojas
Codirector

UNIVERSIDAD DE IBAGUÉ
UNIVERSIDAD AUTÓNOMA DE OCCIDENTE
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
ADMINISTRACIÓN AMBIENTAL
IBAGUÉ, TOLIMA
2019

DEDICATORIA

Este trabajo está dedicado a Dios, por ser el inspirador y darme fuerza para continuar con este proceso, por darme la vida y estar siempre conmigo bendiciéndome.

A mis padres y hermana, por su amor y sacrificio en todos estos años, gracias a ustedes he logrado llegar hasta aquí y convertirme en lo que soy.

A todas las personas que nos han apoyado y han hecho que el trabajo se realice con éxito en especial a aquellos que nos abrieron las puertas y compartieron sus conocimientos.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a Dios, a mis padres y hermana por su incondicional apoyo durante toda mi carrera universitaria.

A mi directora de proyecto de grado Doctora Lida Marcela Franco Pérez por la guianza que me ofreció, a mi codirector Magister Juan Carlos Valenzuela Rojas por la ayuda que siempre estuvo dispuesto a brindarme.

A Nicolas y Alison por el apoyo incondicional, A Yensi y Julio por guiarme en el desarrollo de esta investigación.

A la Universidad de Ibagué, por la financiación de esta investigación y al programa de Administración Ambiental y sus docentes, por su tiempo compartido, y por impulsar el desarrollo en nuestra formación profesional.

A todos los cercanos que estuvieron presentes en la realización de este trabajo y en mi desarrollo profesional también les doy las gracias.

Por todo y por todos, infinitos agradecimientos.

CONTENIDO

pág.

RESUMEN.....	9
INTRODUCCIÓN.....	11
2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	15
2.1 DESCRIPCIÓN DEL PROBLEMA.....	15
2.2 FORMULACIÓN DEL PROBLEMA.....	17
3. JUSTIFICACIÓN.....	18
4. OBJETIVOS.....	21
4.1 OBJETIVO GENERAL.....	21
4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	21
5. MARCO DE REFERENCIA.....	22
5.1 ANTECEDENTES.....	22
5.2 MARCO CONCEPTUAL.....	24
5.3 MARCO TEÓRICO.....	26
6. METODOLOGÍA.....	30
6.1 ÁREA DE ESTUDIO.....	30
6.2 DISEÑO EXPERIMENTAL.....	31
6.3 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO.....	38
7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	39
8. CONCLUSIONES.....	48
9. RECOMENDACIONES.....	49
REFERENCIAS.....	50
ANEXOS.....	58

LISTA DE TABLAS

pág.

Tabla 1. Antecedentes de investigaciones realizadas sobre las Tasas Metabólicas Estándar de distintos artrópodos,	22
Tabla 2. Diseño Experimental	37

LISTA DE FIGURAS

pág.

Figura 1. Relación del ciclo de vida y los requerimientos de las arañas.	28
Figura 2. Área de estudio.	30
Figura 3. Ubicación geográfica y división político y administrativa del municipio de Oporapa (Huila, Colombia) con las localidades de recolección de especímenes. .	31
Figura 4. Proceso de captura / recolección de individuos.	32
Figura 5. Acondicionamiento araña <i>Phoneutria boliviensis</i>	33
Figura 6 Acondicionamiento para la medición de tasa metabólica estándar.	33
Figura 7. Proceso para la medición de la TME	34
Figura 8. Sistema de respirometría (FoxBox, Sable systems).	35
Figura 9. Acondicionamiento para la medición de tasa metabólica del comportamiento depredador.	35
Figura 10 . Proceso de medición de la tasa metabólica del comportamiento depredador.	37
Figura 11. Tasa metabólica estándar de hembras y machos de <i>Phoneutria boliviensis</i> . Los datos se muestran con $(\bar{X} \pm EE)$	39
Figura 12 Presas de araña <i>p. boliviensis</i>	40
Figura 13. Depredación de hembras y machos de <i>Phoneutria boliviensis</i> con dos presas <i>Hemidactylus frenatus</i> y <i>Spinoctenus sp.</i>	43

LISTA DE ANEXOS

	pág.
Anexo 1. Sistema de respirometría (FOXBOX, SABLE SYSTEMS).....	58
Anexo 2. Interior de la Cámara Climática	58
Anexo 3. Balanza Analítica	59
Anexo 4. Cámara Climática	59

RESUMEN

Las arañas (Aranae) se ubican en la séptima posición, como el grupo de organismos más diverso en el planeta, además son un orden principalmente de depredadores terrestres¹. De este modo tienen gran importancia en los ecosistemas donde se encuentran ya que establecen regulación poblacional de otros artrópodos teniendo un efecto de equilibrio ecológico. *Phoneutria boliviensis* es considerada una de las especies de arañas de mayor importancia médica en Colombia², esto se ve reflejado en los estudios realizados acerca de biología y toxicología de esta especie, es por esto que en este trabajo se propone estudiar la tasa metabólica estándar y durante la depredación en *P. boliviensis*. Para lograr este objetivo se utilizaron las presas preferidas encontradas en un trabajo realizado anteriormente por Valenzuela-Rojas³. Las presas seleccionadas para el experimento fueron: *Hemidactylus frenatus* (vertebrado) y *Spinoctenus sp.* (invertebrado). Para determinar la posible diferencia en costos energéticos en el momento de depredación sobre presas de diferente tipo, se realizaron mediciones de metabolismo en tiempo real con el fin de estimar la TME (Tasa Metabólica Estándar) y la tasa metabólica durante la depredación. Los datos fueron analizados mediante un ANCOVA utilizando la herramienta digital InfoStat. Se encontró que la tasa metabólica entre machos y hembras de *Phoneutria boliviensis* no posee diferencias significativas que permita caracterizar un hábito particular de caza dependiente del sexo. Se evidenció en cuanto a la tasa metabólica de depredación un aumento considerable entre las

¹ PEKÁR, Stano y TOLF, Søren. Trophic specialisation in a predatory group: the case of preyspecialised spiders (Araneae), En: Biological Review, [en línea], 2015, vol. 90, p.744-761. [Consultado: 12 de abril del 2019] DOI: 10.1111brv12133

² FLOREZ, DE, ORTIZ, A y MONTOYA, M. Accidentes por mordedura de la araña de las bananeras *Phoneutria boliviensis* (ARANAE: CTENIDAE) EN LA REGION DE URABA, COLOMBIA. En: *Entomólogo Colombia* [en línea], 2003, vol. 31, p. 2-4. [Consultado: 20 de abril del 2019]

³ VALENZUELA-ROJAS, Juan Carlos 2019. Comportamiento Depredador y Caracterización del Veneno de la "Araña bananera" *Phoneutria boliviensis* F. O. Pickard-Cambridge, 1897. Trabajo de grado de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia.

etapas de reposo y activación de los especímenes evaluados. También se encontró que el tamaño de la presa afecta el gasto energético que *P. boliviensis* emplea para el sometimiento mediante la mordida.

Los resultados sugieren que el metabolismo estándar de *P. boliviensis* poseen valores bajos con respecto a otros artrópodos, la TME no difiere entre sexos, sin embargo *P. boliviensis* mostró diferencia en el metabolismo durante el comportamiento depredador sobre diferentes presas, en donde los machos presentaron mayor metabolismo cuando depredaron sobre *Hemidactylus frenatus*.

Palabras clave: Arañas, Metabolismo, *Phoneutria boliviensis*, Depredación.

INTRODUCCIÓN

Los artrópodos, son los organismos ectotermos más abundantes en términos de diversidad y biomasa en el mundo⁴. Por ende, el estudio de los aspectos metabólicos de estos organismos es crucial para entender el flujo de nutrientes y energía en los ecosistemas⁵. La medición de la tasa metabólica estándar (TME) es uno de los mecanismos más usados para medir el metabolismo de un organismo y ha sido ampliamente utilizado en los artrópodos, pero a pesar de que los arácnidos ocupan el séptimo lugar en términos de biodiversidad, han sido poco estudiados⁶.

Las arañas son depredadores terrestres muy diversos y presentan variedad de hábitos alimenticios⁷. La mayoría de las arañas son depredadores polípagos y son capaces de alimentarse de muchos artrópodos⁸.

Los organismos ectotermos han desarrollado estrategias para aprovechar al máximo la energía que obtiene de los recursos, por ejemplo, los depredadores tratan de absorber la mayor cantidad de nutrientes de sus presas para compensar

⁴ MCCUE, Marshall, SALINAS, I, RAMIREZ, G y WILDER, S. The postabsorptive and postprandial metabolic rates of praying mantises: Comparisons across species, body masses, and meal sizes. En: *Journal of insect physiology* [en línea], octubre, 2016, vol.11, no 12, p. 64-71. [Consultado: 24 abril de 2019) DOI: 10.1016/j.jinsphys.2016.08.008

⁵ TEAL, John. Energy Flow in the Salt Marsh Ecosystem of Georgia. En: *Ecological Society of America* [en línea], octubre, 1962, vol. 43, no 4, p. 614-624. [Consultado: 11 de mayo de 2019) DOI: 10.2307/1933451

⁶NESPOLO, Roberto F, *et al.* Metabolismo energético y la respuesta postprandial de las tarántulas chilenas, *Euathlus truculentus* (Araneae: Theraphosidae) En: *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en línea]. agosto, 2011. Vol. 159, No 4, p. 379-382. [Consultado: 22 de marzo de 2019]. DOI: 10.1016/j.cbpa.2011.04.003

⁷ WISE, David H. *Spiders in Ecological Webs* [en línea]. 2ed Inglaterra: Cambridge University. 1993, 329 p. [Consultado el 12 de noviembre de 2019]. Disponible en: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=qP0fYU3>

⁸ NYFFELER, Martin, BENZ, Georg. Spiders in natural pest control: A review 1. En: *Journal of Applied Entomology* [en línea], enero/diciembre, 1987, vol. 103, no 1-5, p. 321-339. [Consultado: 24 de mayo de 2018) DOI: 10.1111/j.1439-0418.1987.tb00992.x

y superar la cantidad de energía invertida en su captura⁹. A su vez, cuentan con un conjunto de adaptaciones que les permiten tener reposo cuando se presentan períodos de escasez de presas en lugar de dispersarse como otros grupos de depredadores artrópodos¹⁰. Las actividades metabólicas dependen de la temperatura, dicha relación muestra que existe una dependencia de la tasa metabólica que aumenta exponencialmente con la temperatura, en el caso de organismos ectotermos, como las arañas su metabolismo depende del entorno externo, que determina su termorregulación, minimizando la pérdida de calor al reducir el diferencial térmico entre su cuerpo y el medio ambiente¹¹.

Comúnmente los rasgos fisiológicos (temperatura corporal, tasa metabólica, niveles de hemoglobina en sangre, actividad enzimática) han sido los más usados para poder medir el metabolismo energético en los organismos¹². A su vez el costo metabólico puede influenciar el resultado de la interacción entre la fisiología y el comportamiento de un organismo en diversos ambientes permitiendo así una comprensión más amplia de las interacciones que posee con su entorno¹³.

Existen dos factores que resultan importantes tener en cuenta en la ecología de los arácnidos, la amplitud de la dieta y su estrategia de captura, este tema ha sido

⁹ WEINER, January. Límites fisiológicos a los presupuestos de energía sostenible en aves y mamíferos: implicaciones ecológicas. En: *Trends in Ecology & Evolution* [en línea], noviembre, 1992, vol. 7, no 11, p. 384-388. [Consultado: 2 de agosto de 2019] DOI: 0169-5347(92)90009-Z

¹⁰ GREENSTONE, Matthew H, BENNETT Albert F. Foraging strategy and metabolic rate in spiders. En: *Ecology* [en línea], octubre, 1980, vol. 61, no 5, p. 1255-1259. [Consultado: 24 de agosto de 2019] DOI: 10.2307/1936843

¹¹ CANALS, Mauricio, VELOSO, Claudio y SOLÍS, Rigoberto. Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. En: *Frontiers in physiology* [en línea], noviembre, 2015, vol. 6, p. 220. [Consultado: 23 de agosto de 2019] DOI: 10.3389/fphys.2015.00220

¹² GARLAND, T y CARTR, P. Evolutionary physiology. En: *Evolutionary Physiology* [en línea], 1994, vol. 56, p. 579-621. [Consultado: 7 de noviembre de 2018] DOI: 10.1146/annurev.ph.56.030194.003051

¹³ WEINER, January. Op. cit., p. 384-388.

ampliamente estudiado en Europa¹⁴, pero poco en América del Sur lo que conlleva a que la información existente sea limitada¹⁵. Así mismo, se ha abordado algunos estudios fisiológicos, como el caso de Nespolo *et al*, donde ensayos de respirometría midieron para *Euathlus truculentus* (Theraphosidae) la tasa metabólica estándar, variación interindividual y acción dinámica específica, reportando que al igual que otros arácnidos esta especie de araña posee una tasa metabólica baja en comparación con otros artrópodos, postulando además que las arañas tienen un mayor gasto energético, relacionado al proceso de digestión posterior a la captura de presa. McCue *et al*¹⁶ también plantean que las tasas metabólicas de las arañas resultan especialmente bajas en comparación con otros artrópodos como los mantídeos¹⁷. Por otra parte, Nicholas *et al*, evaluaron cómo influye la dieta fisiológica y comportamentalmente para *Hogna carolinensis* (Lycosidae), encontrando una mayor relación frente a cambios en el comportamiento, pues las arañas que obtuvieron un mayor contenido proteínico presentaron mayor actividad y agresividad. sin embargo, estos autores sugieren que los organismos deben evaluarse frente a distintas presas y medir tanto su tasa metabólica como el comportamiento para la comprensión integral de evaluaciones en la dieta

En un estudio de tasa metabólica de 75 arañas reportadas y analizadas, contaron con especies de solo dos géneros de importancia médica (*Latrodectus* y *Loxosceles*), géneros que no son errantes y no presentan comportamiento agresivo como las arañas del género *Phoneutria*. Cinco géneros en total de los cerca de 48.416 reportados hasta la fecha¹⁸, son considerados peligrosos para el ser

¹⁴ RÍOS, Andrés O. Taucare y CANALS, Mauricio. Feeding habits of the brown widow spider" *Latrodectus geometricus*"(Araneae: Theridiidae) in northern Chile. En: Revista ibérica de aracnología [en línea], diciembre, 2015, no 27, p. 155-158. [Consultado: 2 de noviembre de 2018].

¹⁵ Ibid., p. 155.

¹⁶MCCUE, Marshall., *et al*. Op. cit., p.17.

¹⁷MCCUE, Marshall., *et al*. Op. cit., p.17.

humano, de los cuales *Phoneutria* es el más venenoso del mundo, distribuido a lo largo de Centro y Sur de América, representando un grupo de especial importancia¹⁹. Hazzi *et al*²⁰, reportan tres especies para Colombia, *P. reidyi*, *P. fera* y *P. boliviensis*²¹, de las cuales se reporta a *P. boliviensis*, para la Región Andina²².

Las tasas metabólicas bajas en reposo pueden relacionarse con la adaptación a entornos de baja previsibilidad y baja disponibilidad de presas, es probable que dicho factor les permita sobrevivir sin alimentos más tiempo²³, y teniendo en cuenta que las arañas pueden disminuir significativamente su tasa metabólica cuando experimentan períodos de restricción alimenticia²⁴. “Otro aspecto de su estrategia de bajo gasto energético es el bajo y corto aumento del metabolismo postprandial (acción dinámica específica) atribuido a su digestión externa”²⁵. En ese sentido, el presente trabajo tiene como objetivo describir la tasa metabólica estándar entre sexos de *P. boliviensis*, y comparar aspectos metabólicos del comportamiento depredatorio de hembras y machos de *P. boliviensis* sobre diferentes presas.

21

²³ CANALS, Op. Cit., p.

²⁴Ibid., p

²⁵Ibid., p

2. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

2.1 DESCRIPCIÓN DEL PROBLEMA

Las arañas han desarrollado diversos mecanismos para adaptarse a las condiciones del medio y lograr obtener con eficiencia los nutrientes. Una de ellas es la de tener tasas metabólicas hasta de un 70% más baja que otros organismos ectotermos²⁶, además, desarrollan venenos que les facilita la captura e inmovilización de las presas.²⁷

Las tasas metabólicas bajas son ecológicamente importantes porque les confieren estrategias que les permiten resistir a los cambios repentinos de abundancia de comida y que además demuestra que usan eficientemente la energía que tienen disponible²⁸. Algunas arañas que tienen como estrategia de captura siéntate y espera (*sit and wait*), pueden variar su metabolismo cuando capturan e inmovilizan la presa²⁹.

Estas estrategias de ahorro energético podrían explicar la eficiencia de algunos depredadores como *P. boliviensis* durante la captura de las presas, Sin embargo,

²⁶ ANDERSON, John. Metabolic rates of spiders. En: Comparative Biochemistry and Physiology[en línea], marzo, 1970, vol. 33, no 1, p. 51-72. [Consultado: 24 de agosto de 2019] DOI: 10.1016/0010-406X(70)90483-4

²⁷ KUHN, Lucia, STOCLING, Reto, NENTWING, Wolfgang. Venom composition and strategies in spiders: is everything possible, En: Advances in insect physiology [en línea], 2011, vol. 40, p. 1-86. [Consultado: 11 de abril del 2019] DOI: 10.1016/B978-0-12-387668-3.00001-5

²⁸ WILDER, Shawn M. Spider nutrition: an integrative perspective. En: *Advances in insect physiology* en línea], noviembre, 2011, vol. 40, p. 87-136. [Consultado: 13 de noviembre de 2018] DOI: 10.1016/B978-0-12-387668-3.00002-7

²⁹ PRESTWICH, Kenneht. The constraints on maximal activity in spiders. En: Journal of Comparative Physiology B Toxins [en línea], noviembre, 1988, vol. 158, no 4, p. 437-447. [Consultado: 28 de octubre de 2019] DOI: 10.1007/BF00691141

se desconoce cuáles son los costos energéticos asociados a la captura de diversos organismos como vertebrados e invertebrados.

Las arañas del género *Phoneutria* poseen un veneno compuesto por neurotoxinas y un comportamiento agresivo, que, en países como Brasil, son responsables de la mayoría de accidentes de mordeduras³⁰. De hecho, Flórez *et al*³¹, reportan 31 accidentes en un mes de mordeduras a causa de *P. boliviensis* en Urabá (Antioquia)³².

Valenzuela *et al*³³, sugieren que el veneno de *P. boliviensis* ha evolucionado siendo más eficiente sobre la captura de vertebrados que, sobre presas invertebradas, además el veneno de machos resulta más eficiente que el de las hembras, pues fue comprobado tanto en tiempo de inmovilización como en la DL50. Según el mismo autor se puede concluir su grado de toxicidad en daño para la salud humana.

De acuerdo a lo anterior, aunque existen trabajos sobre la biología y caracterización del veneno de *P. boliviensis*³⁴; aún se desconocen los aspectos metabólicos de dicha especie de importancia médica.³⁵ De esta manera, surge la pregunta acerca de los costos metabólicos asociados a la toxicidad, se quiere entender si el producir el veneno más tóxico es más costoso energéticamente con respecto a un veneno menos tóxico.

³⁰ HERZIG, V., WARD, R.J. y SANTOS, W.F. Intersexual variations in the venom of the Brazilian 'armed' spider *Phoneutria nigriventer*. (Keyserling, 1891). *Toxicon*, 40, 1399–1406.

³¹ FLÓREZ E., Ortiz A., Montoya M. Accidentes por mordedura de la araña de las bananeras *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae) en la región de Urabá, Colombia. *Entomólogo*. 2003;96:1–4

³² *Ibid.*, p. 3.

³³ VALENZUELA-ROJAS, Juan Carlos. et al. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). En: *Toxins* [en línea], octubre, 2019, vol. 11 (11), p. 622. [Consultado: 24 de noviembre de 2019] DOI: 10.3390/toxins11110622

³⁴ HAZZI, New records and geographical distribution of ctenid spiders (Araneae: Ctenidae) in Colombia, *Op. cit.*, p. 253.

³⁵ ESTRADA. *Op. cit.*, p.90.

2.2 FORMULACIÓN DEL PROBLEMA

¿Cuáles son los aspectos metabólicos del comportamiento depredador de los machos y hembras de la *araña Phoneutria boliviensis*?

3. JUSTIFICACIÓN

La obtención de los recursos necesarios para el crecimiento, mantenimiento y reproducción en los animales, puede provenir de diferentes fuentes, así mismo como puede reflejarse en diferentes estrategias para su acceso. En el caso de los organismos basales de la cadena trófica (productores), como el requerimiento de nutrientes, energía solar, y agua, o el consumo de otros animales para el caso de los organismos depredadores³⁶.

Las arañas, además de ser organismos ectotermos³⁷, son uno de los depredadores más abundantes en diversos ecosistemas del suelo. Para alimentarse, su comportamiento depredador se conforma de variadas estrategias para su eficiencia de consumo, en su mayoría compuestos por actos como, búsqueda, ataque, captura e inmovilización de sus presas. Varias respuestas metabólicas están asociadas con la búsqueda, captura y digestión de las presas en estos organismos³⁸, sin embargo, poco se sabe sobre el costo energético que representa para los depredadores el capturar e inmovilizar una presa.

Phoneutria es el género de arañas que presenta la más alta toxicidad en su veneno³⁹ y distribuido desde Centro hasta Suramérica, reportándose tres especies para Colombia (*P. reidyi*, *P. fera* y *P. boliviensis*)⁴⁰. Diferentes aspectos relacionados a su veneno⁴¹ y efectos de su mordedura han sido ampliamente estudiados en especial con la especie *P. nigriventer*⁴². Sin embargo, los aspectos metabólicos

³⁶ WEINER. Op. cit., p. 385.

³⁷ WILDER. Op. cit., p.100.

³⁸ NESPOLO *et al.* Op. cit., p.380.

³⁹ HERZIG. Op. cit., p.1404.

⁴⁰HAZZI. Op. cit., p. 250.

⁴¹ VALENZUELA-ROJAS *et al.* Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). Op. cit.,p. .622.

⁴² PAIVA, Ana L. *et al.* Differential effects of the recombinant toxin PnTx4(5-5) from the spider *Phoneutria nigriventer* on mammalian and insect sodium channels. En: Biochimie [en línea],

relacionados a la captura de las presas aún no han sido evaluados. McCue *et al*⁴³ realiza una revisión de los trabajos realizados en arañas en relación a la medición de la tasa metabólica estándar (TME)⁴⁴, en donde no reporta trabajos relacionados con arañas del género *Phoneutria*.

A excepción de unas pocas familias de arañas, la gran mayoría poseen glándulas de veneno ubicadas en la base de los quelíceros⁴⁵. El veneno es una mezcla muy compleja de péptidos y proteínas que pueden llegar a ser hasta de 700 en especies como *Haplopelma hainanum*,⁴⁶ el cual es usado para inmovilizar, y en muchos casos, para predigerir su presa⁴⁷. De esta forma, se ha podido comprobar que la producción del veneno implica un gasto energético significativo para las arañas (por ejemplo, en *Cupiennius salei*) y que por consiguiente es usado eficientemente al momento de cazar⁴⁸. Adicional a lo anterior, se ha comprobado que existen variaciones no solo a nivel de composición de veneno entre machos y hembras, sino entre el uso de la energía, la cual puede ser mayor en las hembras (debido al dimorfismo sexual y cuidado parental) y usada en diferentes proporciones⁴⁹. De acuerdo a la importancia ecológica y médica de *P. boliviensis*, es necesario entender cuáles son los costos metabólicos asociados a la eficiencia de captura de

noviembre, 2016, vol. 121, p. 326-355. [Consultado: 10 de noviembre de 2019] DOI: 10.1016/j.biochi.2015.12.019.

⁴³ MCCUE, Marshall., *et al.* Op. cit., p.14

⁴⁴ MCCUE, Marshall., *et al.* Op. cit., p.14.

⁴⁵FOELIX, Rainer y ERB, Bruno. Mesothelae have venom glands. En: *The Journal of Arachnology* [en línea], noviembre, 2010, vol. 38, no 3, p. 596-599. [Consultado: 13 de septiembre de 2019] DOI: 10.1636/B10-30.1

LIANG, S., An overview of peptide toxins from the venom of the Chinese bird spider *Selenocosmia huwena* Wang [= *Ornithoctonus huwena* (Wang)]. En: *Toxicon* [en línea], abril, 2004, vol. 43, no 5, p. 575-585. [Consultado: 12 de abril de 2019] DOI: 10.1016/j.toxicon.2004.02.005.

⁴⁷ FOELIX. Op. cit., p. 59.

⁴⁸WIGGER, Esther, LUCIA, Kuhn, WOLFGANG, Nentwig. The venom optimisation hypothesis: a spider injects large venom quantities only into difficult prey types. En: *Toxicon* [en línea], junio, 2002, vol. 40, no 6, p. 749-752. [Consultado: 28 de octubre de 2019] DOI: 10.1016/S0041-0101(01)00277-X

⁴⁹ WILDER. Op. cit., p. 96.

las presas de diferentes tipos como son vertebrados e invertebrados, en la que se halló que *P. boliviensis* contiene un veneno ligeramente más letal en vertebrados(*Hemidactylus frenatus*) que invertebrados (*Spinoctenus sp.* y *Periplaneta americana*)⁵⁰ sugiriendo también que puede dosificar el volumen de veneno en función con el tamaño de su presa para vertebrados o de acuerdo a la dificultad para los invertebrados⁵¹, este hallazgo es el que explica la adaptación de su veneno en cuanto a los vertebrados y sustenta la importancia medica⁵² en las implicaciones a la salud humana.⁵³ en función a estos antecedentes se propone la pregunta de ¿Cuáles son los aspectos metabólicos del comportamiento depredador de los machos y hembras de la araña *Phoneutria boliviensis*?

⁵⁰ VALENZUELA-ROJAS. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). el at. Op. cit., p. .622.

⁵¹ VALENZUELA-ROJAS. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). el at. Op. cit., p. .622.

⁵² CASEWELL, Nicholas R. et al. Complex cocktails: the evolutionary novelty of venoms. En: Trends in ecology & evolution [en línea]. abril, 2013, vol. 28, no 4, p. 219-229. [Consultado: 23 de noviembre de 2019]. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.020>

⁵³ VALENZUELA-ROJAS. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). el at. Op. cit., p. .622.

4. OBJETIVOS

4.1 OBJETIVO GENERAL

Evaluar aspectos metabólicos del comportamiento depredador de los machos y hembras de la araña *Phoneutria boliviensis*.

4.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Medir la tasa metabólica estándar de machos y hembras de la araña *P. boliviensis*.
- Comparar la respuesta metabólica de machos y hembras de *P. boliviensis* durante la captura de diferentes tipos de presas.

5. MARCO DE REFERENCIA

5.1 ANTECEDENTES

TABLA 1. ANTECEDENTES DE INVESTIGACIONES REALIZADAS SOBRE LAS TASAS METABÓLICAS ESTÁNDAR DE DISTINTOS ARTRÓPODOS,

NOMBRE Y REVISTA	AUTOR (ES) – AÑO Vol. Pág.	DESCRIPCIÓN
Metabolic rates of spiders. Journal Comparative Biochemistry and Physiology	John F Anderson. 1970. Vol. 33. Pág.51-72.	La medición de las tasas metabólicas estándar de una serie de arácnidos a 20 ° C reveló un rango de 21 a 356 µl de O ₂ /g/h. Los estudios de temperatura indicaron que las tasas metabólicas de las arañas no son independientes de los cambios rápidos de temperatura dentro del rango de 10-30 °C.
Variation in scorpion metabolic rate and rate-temperature relationships: implications for the fundamental equation of the metabolic theory of ecology.	Terblanche JS, Janion C, Chown SL. 2007. Vol. 20. Pág. 1602-1612	En este trabajo se evaluó la dependencia de la tasa metabólica a la temperatura en el escorpión <i>Uroplectes carinatus</i> después de la aclimatación del laboratorio. Las relaciones de tasa metabólica-temperatura variaron sustancialmente dentro y entre los individuos, y por lo tanto tuvieron valores bajos de repetibilidad (tau = 0.02) y ninguna variación significativa entre individuos (P = 0.181). Sin embargo, la aclimatación resultó en una disminución en la variación dentro del individuo de las pendientes MRT que posteriormente reveló

<p>Journal Evolutionary Biology.</p>		<p>diferencias significativas entre los individuos ($P = 0.0031$) y dio como resultado un aumento de cuatro veces en los valores de repetibilidad ($\tau = 0.08$).</p> <p>Demostraron la reducción en la tasa metabólica con la aclimatación, mientras que la masa corporal permanece constante, causa una disminución tanto en el valor del exponente de escalamiento en masa como en el coeficiente de determinación.</p>
<p>Energy metabolism and the postprandial response of the Chilean tarantulas, <i>Euathlus truculentus</i> (Araneae: Theraphosidae)</p> <p>Journal Comparative Biochemistry and Physiology, Part A</p>	<p>Roberto F. Nespolo, Loreto Correa, Pablo Cortés, José Bartheld, Cristian X. Pérez. 2011.</p> <p>Vol.159. Pág. 379-382.</p>	<p>En este estudio encontraron que la tasa metabólica estándar (SMR) de la tarántula chilena <i>Euathlus truculentus</i> es más baja en comparación con los artrópodos en general. Además, los valores de SMR (a $T_A = 25^\circ \text{C}$) son similares a otros estudios en otros terafósidos chilenos y algo más altos que otras especies en todo el mundo. De hecho, suponiendo una dieta basada en proteínas, el SMR de <i>E. truculentus</i> ($7.3 \pm 0.7 \text{ g}$) es $1524 \mu\text{W}$, que es 108.4% del valor predicho para los arácnidos, de acuerdo con la ecuación alométrica. Sin embargo, y al contrario de lo que se conoce por el metabolismo energético en otros animales, incluidos los insectos y también en otros arácnidos, SMR exhibe baja repetibilidad.</p>

<p>Consequences of sexual size dimorphism on energetics and locomotor performance of <i>Grammostola rosea</i> (Araneae; Teraphosidae).</p> <p>Journal Physiological Entomology</p>	<p>Bruno Grossi, Rigoberto Solis, Claudio Veloso, Mauricio Canals. 2016.</p> <p>Vol. 41. Pág. 281-288</p>	<p>Las diferencias sexuales en el comportamiento y varias características de la historia de vida también se asocian con el dimorfismo sexual. Cuando las arañas alcanzan la madurez sexual, los machos localizan a las hembras y ocurren eventos reproductivos. El presupuesto energético asociado con estos diferentes comportamientos sexuales podría ser el origen de las diferencias en rasgos como las tasas metabólicas y el rendimiento fisiológico.</p>
--	---	---

5.2 MARCO CONCEPTUAL

Metabolismo: Es el conjunto de todas las reacciones químicas catalizadas por enzimas que ocurren en la célula, es decir es el proceso que se compone de todas las reacciones enzimáticas que tienen lugar en la célula y que involucra diversos conjuntos enzimáticos mutuamente relacionados que permiten el intercambio de materia y energía entre la célula y su entorno.⁵⁴

Tasa Metabólica Estándar: es la energía necesaria para mantener las funciones vitales del organismo en condiciones de reposo (circulación sanguínea, respiración,

⁵⁴ LOZANO BARRERO, Adriana Marcela, *et al.* Bioquímica: metabolismo energético, conceptos y aplicación. 2017.

digestión, etc.)⁵⁵; que puede ser medido mediante la cantidad de oxígeno consumido (O₂) o el dióxido de carbono (CO₂) producido.

Comportamiento depredador: Se refiere a diversos factores relacionados con cómo los organismos se logran alimentar. Se relaciona con las decisiones que deben tomar los animales sobre qué y cuando comer, donde esperar o buscar el alimento como vencer o evitar los mecanismos de defensa de sus presas, además de su capacidad de capturarlas, manipularlas y finalmente ingerirlas⁵⁶.

Demanda energética o gasto energético: “Proceso de producción de energía proveniente de la combustión de sustratos (hidratos de carbono, lípidos, proteínas), en donde hay oxígeno consumido (O₂) y producción de dióxido de carbono (CO₂). Parte de esta energía química es perdida en forma de calor y orina, y la energía restante es almacenada en moléculas de alta energía conocida como adenosín trifosfato (ATP)”⁵⁷.

Ectotermia: Define la estrategia de muchos seres vivos para optimizar su temperatura corporal, (también conocido como poiquilotermia) y aplicado a ciertos animales con temperatura corporal variable. Es además un sistema de regulación del ritmo metabólico.⁵⁸ “El grupo de ectotermos se relaciona principalmente con la clase reptilia. La temperatura corporal de estos depende exclusivamente de la temperatura del ambiente en el que se hallan”⁵⁹.

⁵⁵ CARBAJAL, Ángeles. Manual de Nutrición y Dietética. Madrid-España, 2013. 11 p.

⁵⁶ DESFILIS, Ester y FONT, Enrique. Efectos de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles. En: Revista Española de Herpetología especial, 2002. 94 p.

⁵⁷ QUIROZ OLGUÍN, Gabriela. Fundamentos del gasto energético. 2015. p. 1-6

⁵⁸ LABRA, A.; VIDAL, M. A. Ecofisiología de anfibios y reptiles. En: Herpetología de Chile. Santiago: Science Verlag, 2008, p. 483-516.

⁵⁹ Ibid. p

Ectotermos: grupo de especies que “presentan una amplia diversidad de mecanismos termorregulatorios que les permiten mantener temperaturas corporales dentro de un rango apropiado, en un ambiente de temperaturas heterogéneas”⁶⁰.

5.3 MARCO TEÓRICO

Las arañas son organismos ectotermos que pueden llegar a experimentar periodos prolongados de privación de alimentos⁶¹, hasta 200 o 300 días en experimentos realizados por Anderson⁶². Las tasas metabólicas de las arañas pueden llegar a ser realmente bajas, siendo en algunos casos 70% menor a la de otros organismos ectotermos⁶³.

Sin embargo, el uso de la energía puede variar incluso intersexualmente, dado que en las arañas el dimorfismo sexual es muy común⁶⁴. Wilder⁶⁵, propone una hipótesis sobre la relación del ciclo de vida y los requerimientos de las arañas⁶⁶ (Fig. 1), basado en experimentos hechos en *Pardosa lugubris*, cuyas hembras invierten el 73% de su energía en respiración y el 26% en la reproducción, mientras los machos invierten el 71% en respiración y un 16% en reproducción⁶⁷. Dichas proporciones a su vez pueden cambiar en función del estadio en el cual se encuentre la araña.

⁶⁰ LABRA, A.; VIDAL, M. A. Termorregulación en reptiles: un veloz pasado y un futuro lento. Fisiología Ecológica y Evolutiva. En: Teoría y Casos de Estudio en Animales. Santiago: Ediciones Universidad Católica de Chile, 2003, p. 207-224.

⁶¹ JENSEN, Kim y MAYNTZ, David. Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. En: *Journal of insect physiology*. Biochemical, Systems, and Environmental Physiology [en línea], septiembre, 2010, vol. 56, no 9, p. 1095-1100. [Consultado: 3 de noviembre de 2019].

⁶² ANDERSON, John. Responses to Starvation in the Spiders *Lycosa Lenta* Hentz and *Filistata Hibernalis* (Hentz). En: *Ecology* [en línea], mayo, 1974, vol. 55, no 3, p. 576-585. [Consultado: 13 de noviembre de 2018] DOI: 10.2307/1935148

⁶³ *Ibid.*, p. 102.

⁶⁴ JENSEN, Kim y MAYNTZ, David. *Op. cit.*, p. 1096.

⁶⁵ WILDER. *Op. cit.*, p. 96.

⁶⁶ *Ibid.*, p. 103.

⁶⁷ EDGAR, Walter. Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa* (*Lycosa*) *lugubris* (Walckenaer). En *Oecologia* [en línea], junio, 1971, vol. 7, no 2, p. 136-154. [Consultado: 24 de abril de 2019] DOI: 10.1007/BF00346356

Uno de los mecanismos más utilizados para la medición del metabolismo en organismos ectotermos es la tasa metabólica estándar. En la publicación realizada por McCue *et al*⁶⁸ se presenta una revisión sobre tasas metabólicas estándar en arañas, donde se recopilan 75⁶⁹ publicaciones, en la cual, hasta el entonces se habían reportado análisis para tres especies de importancia médica, *Loxosceles deserta*, *Loxosceles laeta* y *latroductus mactans*. Los aspectos metabólicos son muy importantes no solo para comprender cómo los organismos usan la energía sino comprender cómo incorporan y fluyen los nutrientes en los ecosistemas⁷⁰.

Canals *et al*, analizaron la tasa metabólica de *Loxosceles laeta* (Sicariidae) y *Scytodes globula* (Scytodidae) y su relación con la masa corporal, comparándolos con los datos metabólicos de otras arañas⁷¹. Teniendo como resultado una tasa metabólica baja (siendo la menor) en estas especies y en otras arañas de las familias Dysderidae y Plectreuridae, refutando así la proposición de una relación general para todos los artrópodos terrestres. Lo cual permite tener en cuenta la hipótesis planteada por Carrel *et al*⁷², de que las tasas metabólicas no solo se ven afectadas por el sexo, el estado reproductivo y de desarrollo, sino también por la ecología y el estilo de vida.

⁶⁸ MCCUE, Marshall., *et al*. Op. cit.,p.16

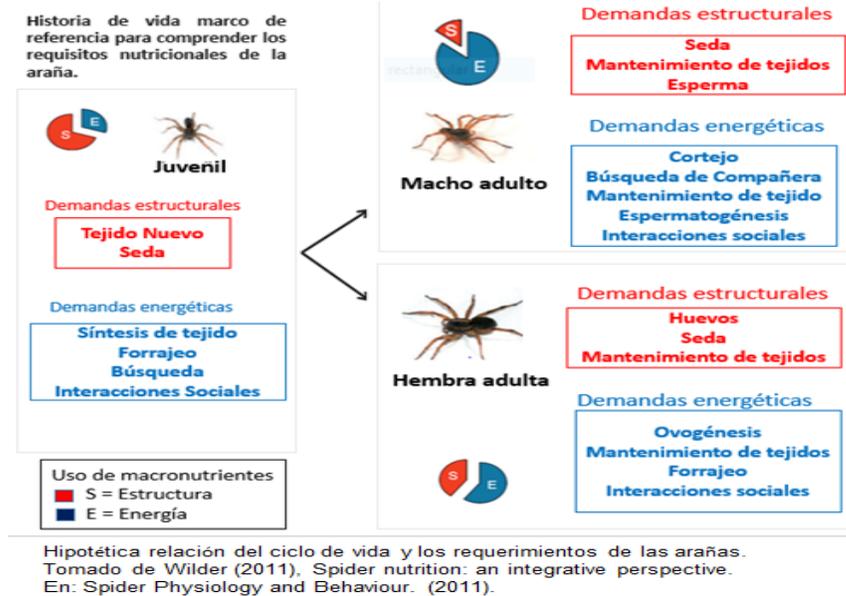
⁶⁹MCCUE, Marshall., *et al*. Op. cit.,p.14.

⁷⁰ TEAL. Op. cit.,p. 614.

⁷¹ CANALS, Op. Cit., p 218

⁷² CARREL., *et al*. Heart rate in spiders: Influence of body size and foraging energetics. En: American Association for the Advancement of Science [en línea], agosto, 2010, vol. 193, p. 50-148. [Consultado: 3 de agosto de 2019] DOI: 10.1126/science.935864

Figura 1. Relación del ciclo de vida y los requerimientos de las arañas.



Fuente: Tomado de Wilder ⁷³

Existen aproximadamente 48.416 especies de arañas descritas hasta la fecha⁷⁴, solo unas pocas especies son peligrosas para los seres humanos, dada la toxicidad de su veneno. Solo cinco géneros poseen especies de arañas que pueden representar algún peligro para los seres humanos⁷⁵. Dentro de ellas el género más neurotóxico del mundo es *Phoneutria*, o mal llamadas arañas del banano⁷⁶. Dichas arañas habitan desde Centro hasta Suramérica y son altamente peligrosas dada la toxicidad de su veneno de acción neurotóxica y su comportamiento agresivo⁷⁷. Para Colombia se registran tres de las ocho especies que componen el género⁷⁸. De las cuales *P. boliviensis* es la más distribuida y la única con reportes de mordeduras.⁷⁹

⁷³ WILDER Op. cit., p.89.

⁷⁴ WORLD SPIDER CATALOG. [en línea] 13 de enero del 2020. Disponible en: <http://www.wsc.nmbe.ch/>. Museo de Historia Natural de Berna.

⁷⁵FOELIX. Op. cit., p.23.

⁷⁶ FLOREZ DE; ORTIZ, A.; MONTOYA, M. Op. cit., p. 384-388.

⁷⁷ PERALTA, Luciano. Las arañas del banano (*Phoneutria* spp.), las más temidas de Centro y Sur América. Mar de la plata. Universidad Nacional de Mar del Plata, 1993. p. 1-10.

⁷⁸ HAZZI, Natural history of *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). En: habitats, reproductive behavior, postembryonic development and prey-wrapping. Op. cit., p. 307.

⁷⁹ FLOREZ. Op. cit., p.3.

Uno de los efectos secundarios del veneno de Phoneutria es una erección dolorosa y sostenida de hasta más de cuatro horas (priapismo), que es provocada por la toxina Tx2-6. Científicos brasileños investigan actualmente en cómo fabricar medicamentos a partir de esta toxina para combatir la disfunción eréctil.⁸⁰

Según Casewell *et al*, gran parte de los animales venenosos que existen “permanecen sin estudiar a pesar de que los venenos proporcionan sistemas modelo para investigar las interacciones depredador-presa, la evolución molecular, la convergencia funcional y los nuevos objetivos para el descubrimiento farmacéutico”⁸¹. Los mismos autores mencionan que el veneno tiene variadas funciones en el reino animal, el más común es como adaptación de forrajeo entre taxones tróficamente venenosos, ejemplo de esto son, la mayoría de los mamíferos venenosos, serpientes, escorpiones, arañas, entre otros, que lo emplean como una adaptación defensiva.⁸²

⁸⁰ PERALTA, Luciano. Las arañas del banano (*Phoneutria* spp.), las más temidas de Centro y Sur América. Mar de la plata. Universidad Nacional de Mar del Plata, 1993. p. 1-10.

⁸¹ CASEWELL, Nicholas R., *et al*. Complex cocktails: the evolutionary novelty of venoms. En: Trends in ecology & evolution [en línea], abril, 2013, vol. 28, no 4, p. 219-229. [Consultado: 8 de octubre de 2019] DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.020

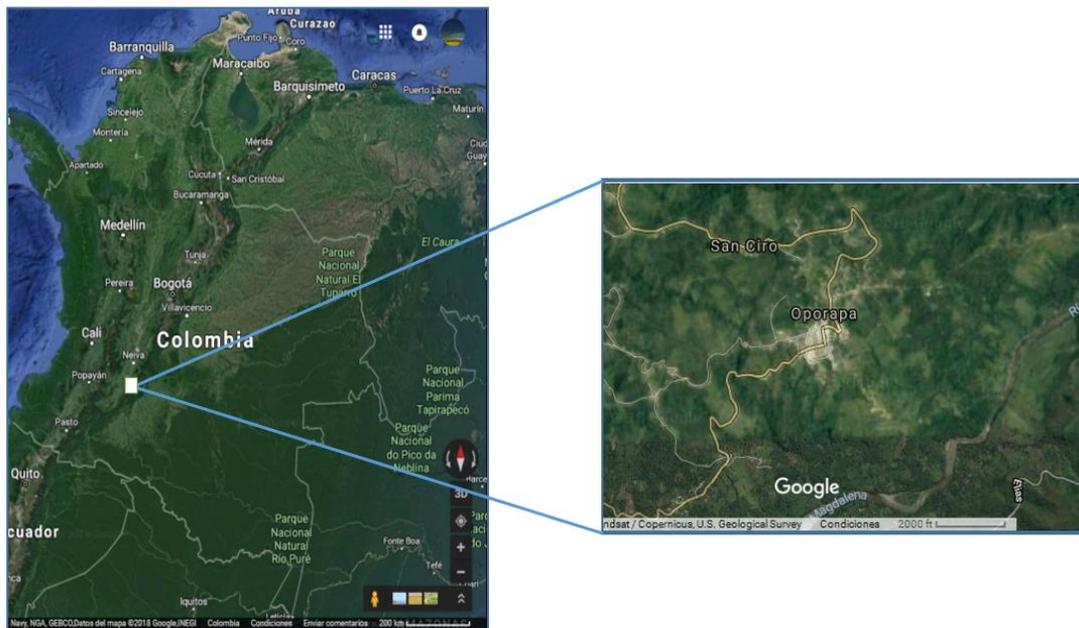
⁸² Ibid.

6. METODOLOGÍA

6.1 ÁREA DE ESTUDIO

Corresponde al municipio de Oporapa, ubicado al sur del departamento del Huila (Fig. 2), en la parte media del ecosistema estratégico denominado Serranía de las Minas. Está situado $2^{\circ} 1' 40.5''$ N de latitud norte y a $75^{\circ} 59' 43''$ W de longitud oeste. Cuenta con una extensión total de 188 km^2 y una temperatura media de 22° C .⁸³.

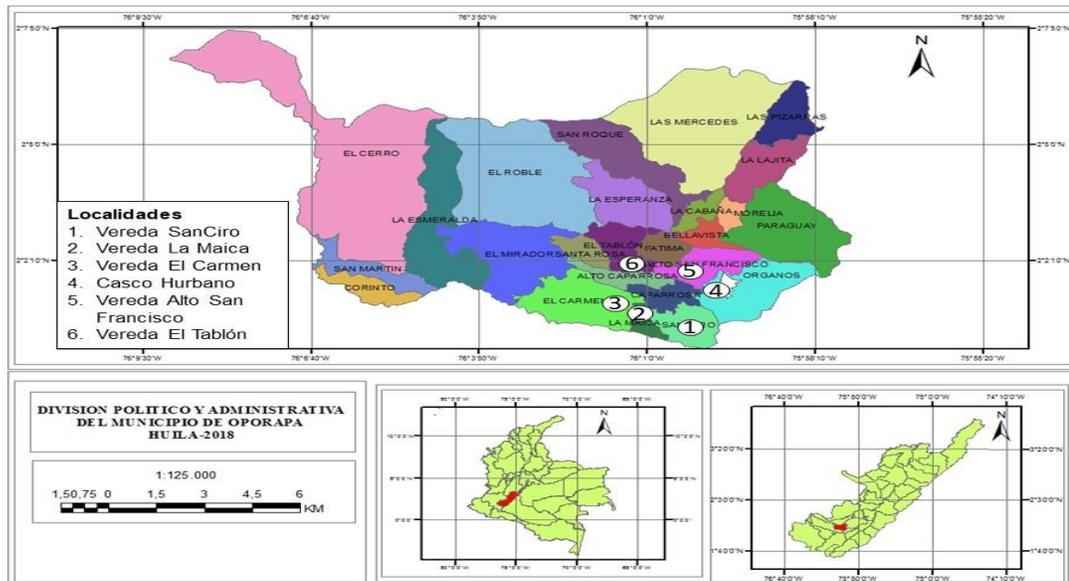
Figura 2. Área de estudio.



Fuente: Google Maps 2019.

⁸³ ALCALDÍA DE OPORAPA-HUILA. Sitio web oficial del municipio Oporapa, Huila, Colombia. [En línea]. < http://www.oporapa-huila.gov.co/informacion_general.shtml#historia > [Citado 27 marzo, 2018]

Figura 3. Ubicación geográfica y división político y administrativa del municipio de Oporapa (Huila, Colombia) con las localidades de recolección de especímenes.



Fuente: sistema de información geográfica. sigot-igac (2018).

6.2 DISEÑO EXPERIMENTAL

Los organismos fueron colectados en el Municipio de Oporapa- Huila-Colombia (2° 1' 40.5" N; 75° 59' 43" W) en las veredas, SanCiro, La Maica, El Carmen, La Vega y el Casco Urbano, ubicadas entre los 1342 y 1402 m de altitud, durante la noche entre las 9:00 pm y 5:00 am, dado los hábitos nocturnos de la especie⁸⁴. Las colectas se realizaron en enero y junio de 2018. La temperatura de los sitios de colecta fue de 25±1°C y la humedad relativa del 80±10%. Los individuos se colectaron en los aludes de las carreteras y cerca de cultivos de café y pastizales. Se colecto un total de 30 hembras y 30 machos de *Phoneutria boliviensis*. (Fig. 3).

⁸⁴ HAZZI. Op. cit., p.

Figura 4. Proceso de captura / recolección de individuos.



Fuente: El autor

Los ejemplares fueron depositados en recipientes plásticos de 20 oz con tapa hermética, se le adicionó un algodón humedecido para garantizar la humedad y se hicieron orificios para el intercambio de gases. Fueron sellados con cinta adhesiva para su transporte.

Posteriormente fueron llevados al Laboratorio de Biología de la Universidad de Ibagué donde fueron individualizados en cajas plásticas de 23x17x14 cm. Se perforaron en la tapa para facilitar el intercambio gaseoso. Se instaló en la base de la caja, papel absorbente y la mitad de un trozo de tubo de PVC de 4", que sirvió de refugio a las arañas, también un algodón impregnado con agua para garantizar la humedad dentro del recipiente. Las arañas se mantuvieron bajo condiciones ambientales controladas, similares a los lugares de colecta ($T^{\circ}= 25\pm 1^{\circ}\text{C}$, $\text{HR}= 80\pm 10\%$ y Fotoperiodo=12 h luz/12 h oscuridad) (Fig. 5).

Figura 5. Acondicionamiento araña *Phoneutria boliviensis*.



Fuente: El autor

Tasa metabólica estándar (TME)

La tasa metabólica estándar se determinó usando como herramienta la respirometría de flujo abierto (Fig. 8). Para esto, se condicionó la araña durante 10 días (Fig.6) luego se realizaron las mediciones de producción de volumen de CO₂ en 10 machos y 10 hembras de *Phoneutria boliviensis* (Fig. 7) a todos los individuos se les determinó su masa corporal antes y después de cada medición.

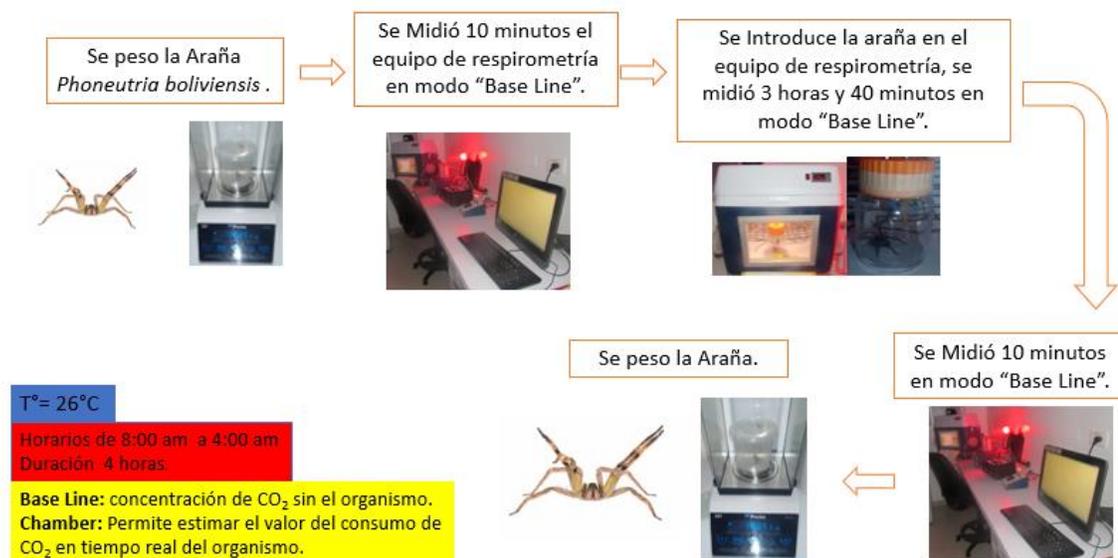
Figura 6 Acondicionamiento para la medición de tasa metabólica estándar.



Fuente: El autor

La producción de dióxido de carbono fue medida continuamente con un analizador de CO₂ a través de una celda infrarroja mediante el equipo Fox Box (Sable Systems), el cual es capaz de leer diferencias de hasta 1 ppm de CO₂ en el aire. Las tasas de flujo libres de CO₂ del aire fueron mantenidas con $\pm 1\%$ por un controlador en el equipo que permite controlar el flujo a 200 ml/min, este es el flujo utilizado para medir arácnidos. El agua y el CO₂ fueron absorbidos del ambiente mediante unas columnas de los minerales Drierita y Soda lime, respectivamente.

Figura 7. Proceso para la medición de la TME



Fuente: El autor

Los individuos fueron medidos en una cámara metabólica de vidrio de 60ml. La producción de CO₂ fue registrada durante 3 horas 40 minutos a 26°C respectivamente asegurando una línea base de 10 minutos al iniciar y 10 minutos al finalizar la medición del organismo usando un el sistema de respirometría (fig. 8).

Figura 8. Sistema de respirometría (FoxBox, Sable systems).

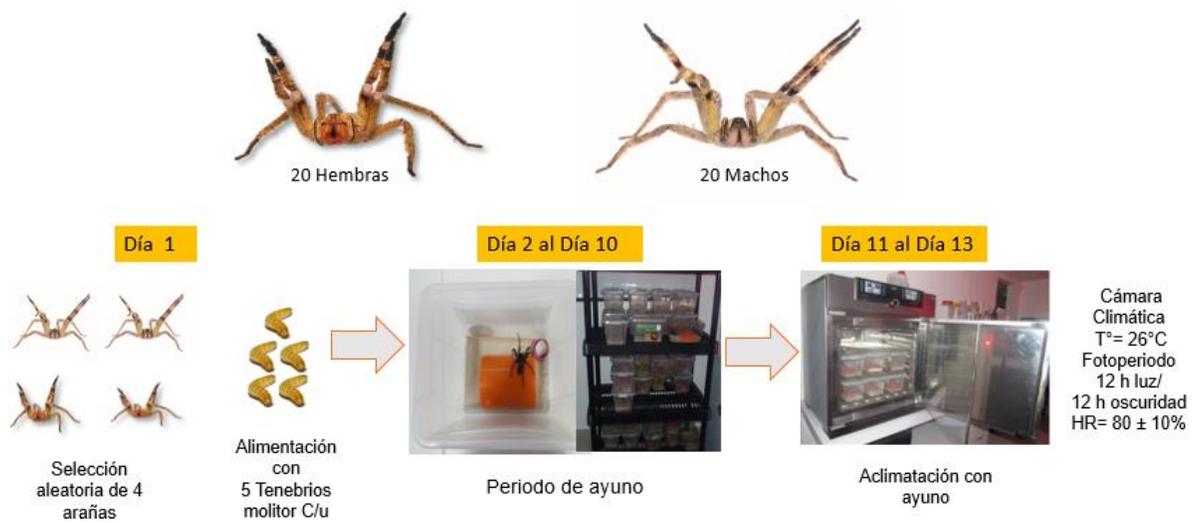


Fuente: El autor

Tasa metabólica del comportamiento depredador

La tasa metabólica del comportamiento depredador se determinó mediante el acondicionamiento de la araña durante 13 días (Fig. 9) luego se realizaron las mediciones de producción de volumen de CO₂ en 20 machos y 20 hembras de *Phoneutria boliviensis* (Fig. 10) usando como herramienta la respirometría de flujo abierto (Fig. 8) a todos los individuos se les determinó su masa corporal antes y después de cada medición.

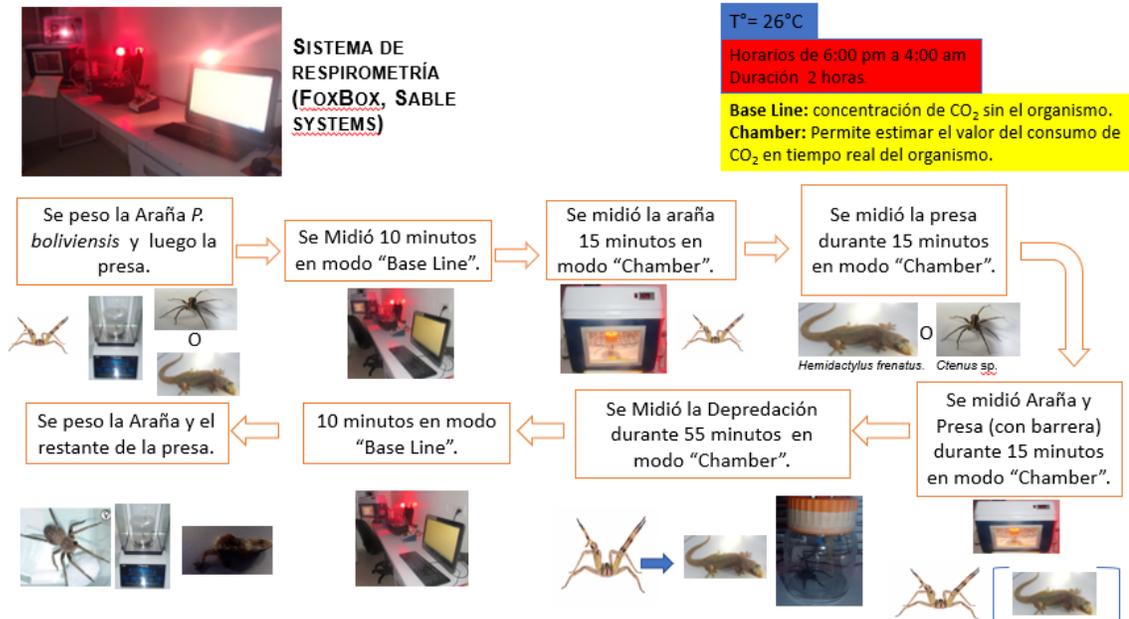
Figura 9. Acondicionamiento para la medición de tasa metabólica del comportamiento depredador.



Fuente: El autor

Los individuos fueron medidos en una cámara metabólica de vidrio de 60ml. La producción de CO₂ fue registrada durante 2 horas a 26°C respectivamente asegurando una línea base de 10 minutos al iniciar y 10 minutos al finalizar la medición del organismo usando un el sistema de respirometría (fig. 8).

Figura 10 . Proceso de medición de la tasa metabólica del comportamiento depredador.



Fuente: El autor

Tabla 2. Diseño Experimental

MEDICION	INDIVIDUOS	DURACION
Tasa Metabólica Estándar (TME)	10 machos 10 hembras	(4 horas c/u)
Comportamiento Depredador	20 machos 20 hembras	(2 horas c/u)

Fuente: El autor.

6.3 TRATAMIENTO ESTADÍSTICO

Tasa metabólica estándar (TME)

Los datos obtenidos de los machos y hembras de *Phoneutria boliviensis* fueron analizados en el software estadístico InfoStat versión 2017, para todos los individuos se realizó un análisis de covarianza con un modelo generalizado lineal mixto (GLMm), tomando como efecto fijo el sexo, más el agregado como efecto fijo de la covariable masa (*Mb* masa corporal) de cada una de las arañas.

$$Y_{ijk} = Z_i + Mb_{ijk} + E_r$$

Variable respuesta: Y_{ijk} (Vol CO₂ ml/min*g⁻¹)

Variables fijas: Z_i (Sexo)

Covariable: Mb_{ijk} (Masa Corporal)

Tasa metabólica del comportamiento depredador

Con la información obtenida desde las mediciones de metabolismo energético en depredación se realizó un análisis de modelo lineal general y mixto, tomando como variable respuesta el volumen de CO₂ (ml CO₂/g/min) efecto fijo sexo y presas, la interacción entre ellos, la variable aleatoria individuos y la covariable (masa corporal).

$$Y_{ij} = M + Z_i + R_j + ZR_{ij} + I_K + Mb_{ijk} + E_r$$

Variable respuesta: Y_{ij} (TMP mlCO₂/g/min)

Variables fijas: Sexo – Presas ($Z_i - R_j$)

Interacción Efectos fijos = ZR_{ij}

Variable Aleatoria: Individuos (I_K)

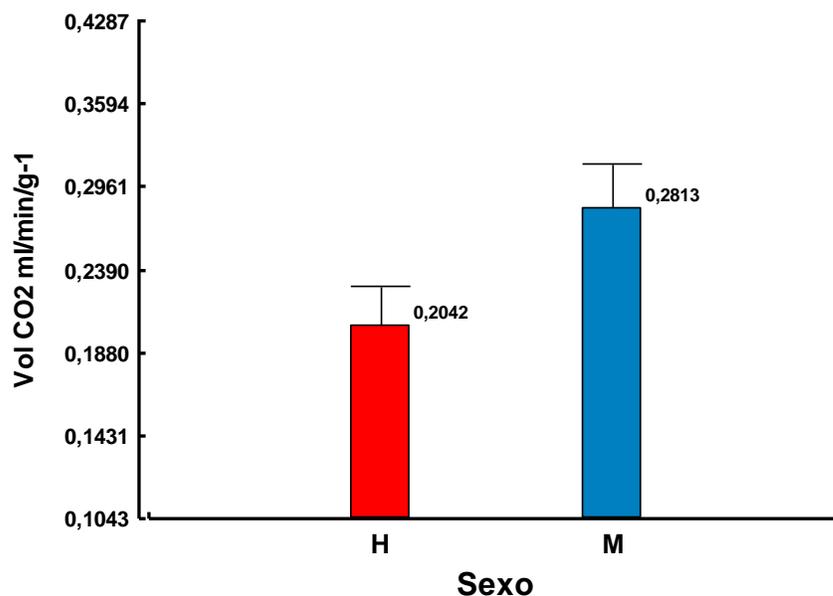
Covariable: Mb_{ijk}

Error: E_r

7. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Tasa metabólica estándar. La TME no mostró diferencias significativas entre machos y hembras ($F=3,54$; $gl=1,18$; $p=0,071$) ni efecto de la masa corporal de las arañas sobre el metabolismo ($F=0,003$; $gl=1,17$; $p=0,986$). El promedio de la tasa metabólica estándar para hembras y machos de *Phoneutria boliviensis* fue de (0.204 ± 0.025) y (0.281 ± 0.032) , respectivamente (Fig. 11).

Figura 11. Tasa metabólica estándar de hembras y machos de *Phoneutria boliviensis*. Los datos se muestran con $(\bar{X} \pm EE)$.

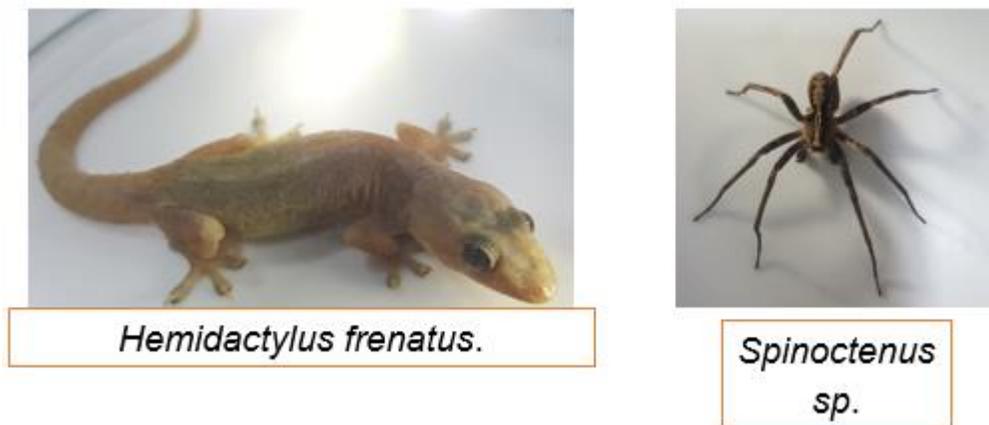


Fuente: El autor.

A pesar de que los resultados no mostraron diferencia significativa entre sexos para *P. boliviensis*, se evidenció una TME mayor en los machos, lo cual podría estar relacionado con la mayor toxicidad de su veneno. En estudios realizados

anteriormente Valenzuela-Rojas *et al*⁸⁵, los autores encontraron que el veneno de los machos de *P. boliviensis* es más tóxico sobre presas vertebradas (*Hemidactylus frenatus*) (fig. 12) con respecto a invertebrados (*Spinoctenus sp.*) (fig. 12). Así mismo, Nisani *et al* proponen que un veneno más tóxico podría traer costos energéticos mayores⁸⁶. A pesar de no encontrar diferencia significativa en la TME entre sexos, se evidencio una tendencia, en donde los machos mostraron mayor TME que las hembras, esta falta de significancia podría estar asociada al bajo tamaño muestral de machos y hembras usado en el experimento.

Figura 12 Presas de araña *p. boliviensis*



Fuente: El autor

Datos similares fueron encontrados en la araña *Hogna helluo*⁸⁷, en donde la TME fue similar entre sexos y no hubo efecto de la masa corporal. Por otra parte, los datos de TME de *P. boliviensis* son bajos, acordes con hallazgos previos que

⁸⁵ VALENZUELA-ROJAS el at. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). Op. cit., p. 622.

⁸⁶ NISANI, Zia., et al. Investigating the chemical profile of regenerated scorpion (*Parabuthus transvaalicus*) venom in relation to metabolic cost and toxicity. En: *Toxicon* [en línea], septiembre, 2012, vol. 60, no 3, p. 315-323. [Consultado: 12 de mayo de 2019] DOI: 10.1016/j.toxicon.2012.04.343

⁸⁷ WALKER, Sean, IRWIN, Jason. Sexual Dimorphism in the Metabolic Rate of Two Species of Wolf Spider (Araneae, Lycosidae). En: *American Arachnological society* [en línea], agosto, 2006, vol. 34, no 12, p. 368-373. [Consultado: 23 de octubre de 2019] DOI: 10.1636/S04-19.1

sugieren que los arácnidos poseen metabolismos bajos, en comparación con otros artrópodos^{88 89}. Por otra parte, en la araña *Pardosa milvina* se encontró que el tamaño no tiene influencia en la tasa metabólica estándar de hembras y machos⁹⁰, similar a los resultados encontrados en este estudio. Las bajas tasas metabólicas tienen importantes implicaciones a nivel ecológico, como los son la asociación con las estrategias de forrajeo que desarrollan⁹¹, en el caso de *P. boliviensis*, Valenzuela-Rojas, describe su estrategia como búsqueda activa⁹², estrategia que sugiere altas tasas metabólicas en otros arácnidos⁹³. Por otra parte, las tasas metabólicas han sido poco estudiadas en especies de arácnidos de importancia médica. En el estudio de Canals *et al* evaluaron las TME de una especie de araña de importancia medica *Loxosceles laeta* y en un arácnido que no lo es *Scytodes globula* y encontraron una tasa metabólica estándar más baja en *Scytodes globula* (51.52±18.46) con respecto a *Loxosceles laeta* (63.01±43.48)⁹⁴. Otro estudio realizado por Nisani *et al* en el escorpión *Parabuthus transvaalicus* también encontraron una baja tasa metabólica relacionadas con estrategias de captura que involucra la regeneración del veneno en donde los individuos recién ordeñados tenían tasas metabólicas levemente mayores con respecto a los no ordeñados. Esta investigación confirma los altos costos metabólicos en la regeneración del veneno y sugieren que una mayor complejidad del veneno puede asociarse con mayores costos de producción del mismo.⁹⁵ Sin embargo, estos aspectos aún no están claros en arañas como *Phoneutria boliviensis*.

⁸⁸MCCUE, Marshall., *et al.* Op. cit., p.19.

⁸⁹ NESPOLO *et al.* Op. cit., p.383.

⁹⁰WALKER, Sean, IRWIN, Jason. *et al.* Op. cit., p.369.

⁹¹WILDER. Op. cit.,p. .100

⁹² Valenzuela-Rojas, Juan Carlos. 2019. Comportamiento Depredador y Caracterización del Veneno de la "Araña bananera" *Phoneutria boliviensis* F. O. Pickard-Cambridge, 1897. Trabajo de grado de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia.

⁹³ ANDERSON, John. *et. Al.* p. 69.

⁹⁴ CANALS, Mauricio, *et al.* Low metabolic rates in primitive hunters and weaver spiders. En: *Physiological entomology* [en línea], noviembre, 2015, no. 3, vol. 40, p. 232-238. [Consultado: 13 de noviembre de 2019 DOI: 10.1111/phen.12108

⁹⁵ NISANI, Zia, *et al.* p 320.

La mayoría de las arañas tienen tasas metabólicas más bajas de lo esperado al correlacionarlas con su masa corporal⁹⁶. Los machos normalmente tienen TME en reposo más altas que las hembras⁹⁷, factores como el sexo, el ciclo de vida, el tipo de presas capturadas influyen en la TME y durante periodos de actividad con altos costos metabólicos.⁹⁸

⁹⁶ SCHMITZ, Anke. Respiration in spiders (Araneae). En: *Journal of Comparative Physiology B* [en línea]. enero, 2016, vol. 186, no 4, p. 403-415. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1007/s00360-016-0962-8

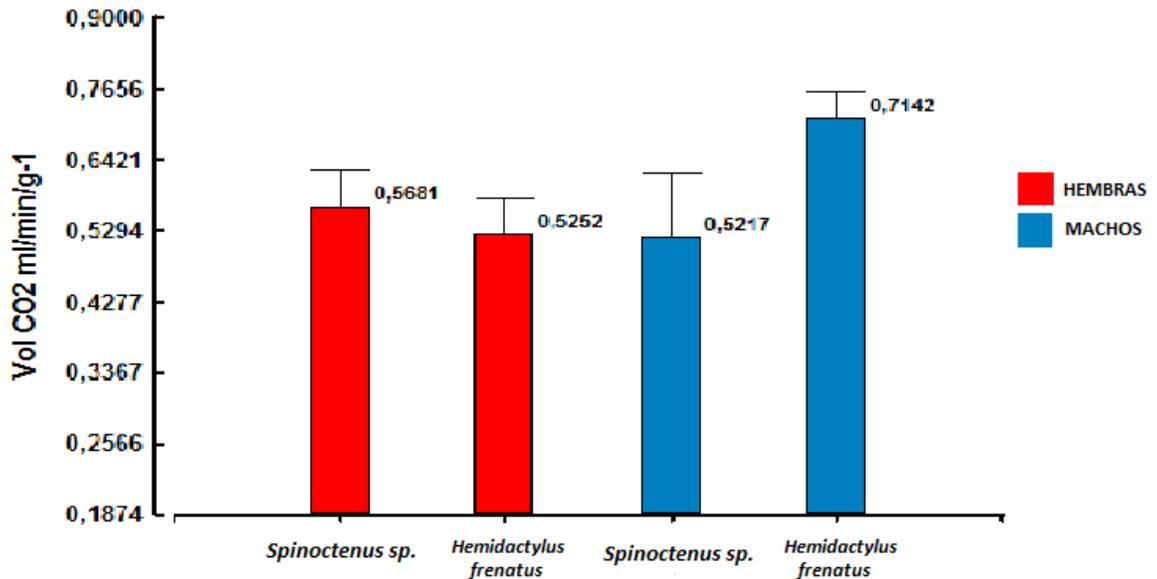
⁹⁷ SCHMITZ, Op. cit., p.371-372.

⁹⁸ SCHMITZ, Op. cit., p.371-372.

Tasa metabólica durante el comportamiento de depredación.

Con relación a los costos metabólicos evaluados entre machos y hembras de *P. boliviensis* en el proceso de depredación usando una presa vertebrada (*H. frenatus*) y un artrópodo (*Spinoctenus sp.*), no se encontraron diferencias significativas a nivel de sexo ($F=0,410$; $gl=1,330$; $p=0,524$) pero sí a nivel de presa ($F=5,650$; $gl=1,330$; $p=0,023$) (Fig. 13.), lo que sugiere que tanto hembras como machos son depredadores activos con costos asociados similares^{99 100}.

Figura 13. Depredación de hembras y machos de *Phoneutria boliviensis* con dos presas *Hemidactylus frenatus* y *Spinoctenus sp.*



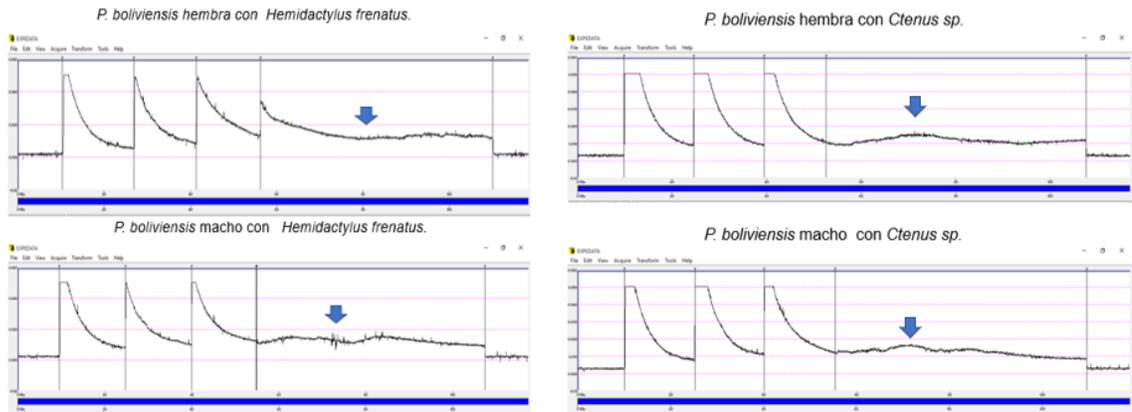
Fuente: Autor (2019)

⁹⁹ GARCÍA, Luis; VIERA, Carmen y PEKÁR, Stano. Comparison of the capture efficiency, prey processing, and nutrient extraction in a generalist and a specialist spider predator. En: The Science of Nature [en línea]. abril, 2018, vol. 105, no 30, p.1-10. [Consultado: 26 de noviembre de 2019] DOI: 10.1007/s00114-018-1555-z

¹⁰⁰WALKER. Op. cit., p.371-372.

Los resultados sugieren que las hembras tienen costos energéticos menores durante la depredación sobre *Hemidactylus frenatus* que los machos (fig. 14). Para la presa *Spinoctenus sp.* los valores de depredación fueron similares entre sexos. Es importante resaltar la diferencia metabólica durante la depredación de los machos de *P. boliviensis* los cuáles consumen mayor energía en su proceso depredador sobre la presa vertebrada *Hemidactylus frenatus* en comparación a la presa invertebrada *Spinoctenus sp.* (fig. 14).

Figura 14. Ejemplos de registros metabólicos (medición de CO₂) durante la depredación de *Phoneutria boliviensis* sobre *Hemidactylus frenatus* y *Spinoctenus sp.* la flecha señala el momento de la depredación entre sexos sobre cada presa.

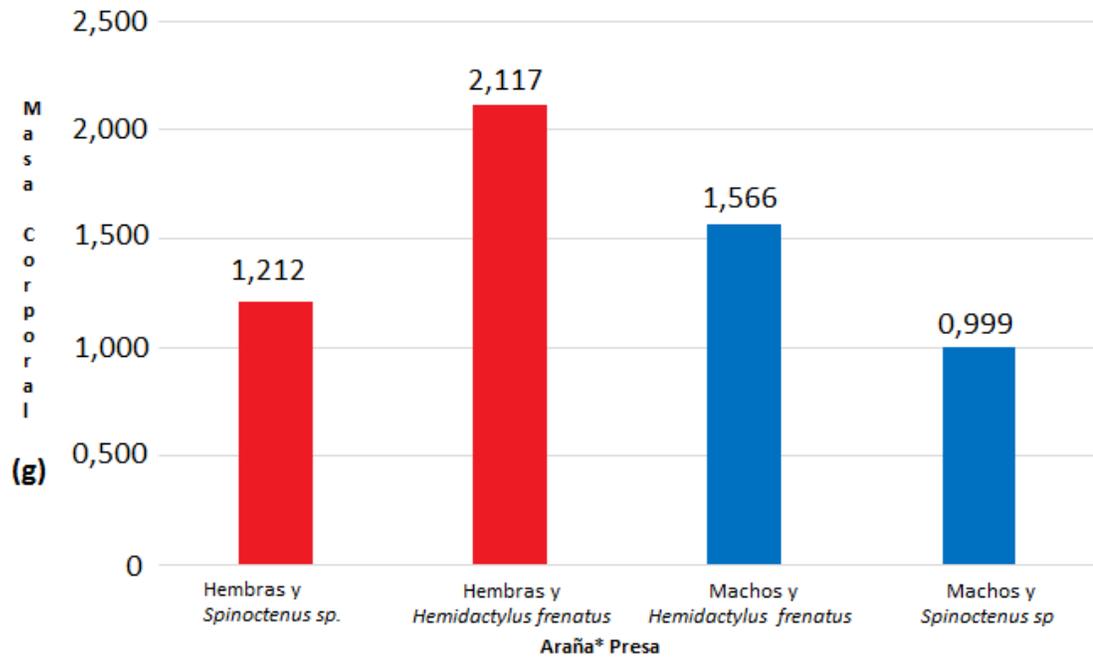


Fuente: El Autor.

Teniendo en cuenta que la masa es una variable que afecta el metabolismo, se incluyó el promedio de la masa corporal del depredador y las presas en el análisis, la cual fue significativa (Fig. 15).

La masa de las presas fue diferente con valores de *H. Frenatus*, \bar{X} 1,349 ± 0,188 y *Spinoctenus sp.*, \bar{X} 0,320 ± 0,039.

FIGURA 15. Promedio de la masa corporal entre sexos de *P. boliviensis* y las presa *Hemidactylus frenatus* y *Spinoctenus sp.*



Fuente: El Autor.

Nespolo *et al* realizó un estudio bioenergético en una araña (*Euathlus truculentus*) en depredación sobre grillos durante el período postabsortivo, los autores encontraron que las arañas gastan gran parte de su energía durante la digestión en un corto período después de la captura de la presa, sugiriendo que poseen diferentes patrones de gasto energético durante la digestión en comparación con otros depredadores¹⁰¹. En nuestro caso *Phoneutria boliviensis* presentó un patrón de mayor gasto energético durante la captura, lo cual puede estar asociado a la

¹⁰¹ NESPOLO *et al.* Op. cit., p.380.

producción de un veneno con alta toxicidad¹⁰² resultando más letal en machos que en hembras. Por tanto, los gastos energéticos más costosos pueden estar explicados por las estrategias de depredación y el uso del veneno más que durante la digestión como en otro tipo de arañas.

Teniendo en cuenta que al ser *P. boliviensis* un organismo generalista, su veneno tiene efectos sobre una amplia gama de presas, lo cual podrá generar mayores costos al momento de producirlo debido a que las presas pueden potencialmente volverse resistentes¹⁰³. En escorpiones Gonzales *et al*/proponen que los machos de *Chactas* sp., son más pequeños que las hembras y son buscadores mayormente activos, esto podría reflejar una menor cantidad de veneno producida con una mayor toxicidad, atribuyéndole a que sea una compensación para el éxito de captura¹⁰⁴, esto podría sugerir implicancias en el mayor costo energético durante el ataque.

Anderson et al. postula que los arácnidos presentan una tasa metabólica baja en comparación con otros organismos ectotermos de tamaño similar y sugiere que es una adaptación evolutiva que le confiere ventajas como depredador y les facilita el acceso a diversos recursos alimenticios¹⁰⁵.

Estudios en serpientes proponen que los costos de producir el veneno son muy altos¹⁰⁶, en algunos casos se ha encontrado que los costos totales de la

¹⁰² VALENZUELA-ROJAS et al. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). Op. cit., p. 622.

¹⁰³ MICHÁLEK, Ondřej; KUHN-NENTWIG, Lucia y PEKÁR, Stano. High Specific Efficiency of Venom of Two Prey-Specialized Spiders. En: *Toxins* [en línea], noviembre, 2019, vol. 11, no 12, p. 687-699. [Consultado: 24 de noviembre de 2019] DOI: 10.3390/toxins11120687

¹⁰⁴ GONZÁLEZ-GÓMEZ, Julio César, et al. Sexual dimorphism in the biomechanical and toxicological performance in prey incapacitation of two morphologically distinct scorpion species (*Chactas* sp. and *Centruroides* sp.) En: *Biological Journal of the Linnean Society* [en línea]. noviembre, 2019. No. 10, 9 p. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1093/biolinnean/blz146

¹⁰⁵ ANDERSON, John. et. al (1970).

¹⁰⁶ MORGENSTERN, David y KING, Glenn F. The venom optimization hypothesis revisited. En: *Toxicon* [en línea]. marzo, 2013, vol. 63, p. 120-128. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2012.11.022

regeneración del veneno son relativamente pequeños en comparación a la digestión y a la muda¹⁰⁷. En estudios realizados en un *Bothrops jararaca* (Viperidae) encontraron que las hembras producen cinco veces más veneno que los machos y a su vez es más toxico, esto genera una posible partición de nicho trófico entre sexos¹⁰⁸. En otro estudio en serpientes (*Crotalus viridis viridis*) Smith *et al* demuestra que el costo de producir el veneno es indetectable en comparación con el costo energético asociado al mantenimiento, reproducción y muda,¹⁰⁹ en contraste a lo reportado por Nisani *et al*, sobre el alto costo metabólico de la regeneración del veneno en especies de arácnidos como el escorpión (*Parabuthus transvaalicus*).¹¹⁰ Las arañas tienen la capacidad de reducir su metabolismo al estar inmóviles y desplegar su ataque en fracciones de segundo, aumentando de igual manera su metabolismo¹¹¹, esta puede ser una adaptación que obedece a la fluctuación del alimento y por medio de la cual las arañas ahorran energía.¹¹² Este es el primer trabajo de *Phoneutria boliviensis* en donde se evalúan los costos metabólicos asociados en una de las arañas más venenosas y de gran interés médico.

¹⁰⁷ PINTOR, A. F., KROCKENBERGER, A. K., & SEYMOUR, J. E. Costs of venom production in the common death adder (*Acanthophis antarcticus*). En *Toxicon*, [en línea], noviembre, 2010, vol.56 56, p. 1035-1042. [Consultado: 23 de noviembre de 2019] DOI: /10.1016/j.toxicon.2010.07.008.

¹⁰⁸ FURTADO, M. F. D.; TRAVAGLIA-CARDOSO, S. R. y ROCHA, M. M. T. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). En: *Toxicon* [en línea]. septiembre, 2006, vol. 48, no 4, p. 401-410. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2006.06.005

¹⁰⁹ SMITH, Matthew T.; ORTEGA, Jason y BEAUPRE, Steven J. Metabolic cost of venom replenishment by Prairie Rattlesn¹⁰⁹ ANDERSON, John. et. al (1970).

¹⁰⁹ MORGENSTERN, David y KING, Glenn F. The venom optimization hypothesis revisited. En: *Toxicon* [en línea] (*Crotalus viridis viridis*). En: *Toxicon* [en línea]. agosto, 2014, vol. 86, p. 1-7. [Consultado: 24 de noviembre de 2019].

DOI: 10.1016/j.toxicon.2014.04.013

¹¹⁰ NISANI, Zia, et al. Investigating the chemical profile of regenerated scorpion (*Parabuthus transvaalicus*) venom in relation to metabolic cost and toxicity. En: *Toxicon* [En línea], 2012, vol. 60, no 3, p. 315-323. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2012.04.343

¹¹¹ Wilder et. al (2011).

¹¹² Wilder et. al (2011)

8. CONCLUSIONES

- Los machos y hembras de *P. boliviensis* poseen una TME baja, acorde a las TME de otros arácnidos, estos valores bajos de TME son característicos de artrópodos que poseen mecanismos de locomoción hidráulicos.
- *Phoneutria boliviensis* no posee diferencias intersexuales en la TME, característica que se ha demostrado en especies de arañas de la familia Lycosidae.
- Durante la depredación los machos presentaron una tasa metabólica mayor cuando depredaron sobre *Hemidactylus frenatus*, esto puede ser explicado con los costos energéticos asociados a producir un veneno más tóxico sobre vertebrados que sobre invertebrados, lo cual ha sido demostrado en otros estudios.

9. RECOMENDACIONES

- Se recomienda aumentar el tamaño muestral en las mediciones de TME y en los experimentos durante la depredación, con el fin de clarificar las tendencias encontradas en los resultados.
- Se recomienda realizar experimentos con una mayor variedad de presas y de diferentes tipos, es decir, vertebrados e invertebrados.

REFERENCIAS

ALCALDÍA DE OPORAPA-HUILA. Sitio web oficial del municipio Oporapa, Huila, Colombia. [En línea]. < http://www.oporapa-huila.gov.co/informacion_general.shtml#historia> [Citado 27 marzo, 2018]

ANDERSON, John. Metabolic rates of spiders. En: Comparative Biochemistry and Physiology [en línea], marzo, 1970, vol. 33, no 1, p. 51-72. [Consultado: 24 de agosto de 2019] DOI: 10.1016/0010-406X (70)90483-4

ANDERSON, John. Responses to Starvation in the Spiders *Lycosa Lenta* Hentz and *Filistata Hibernalis* (Hentz). En: Ecology [en línea], mayo, 1974, vol. 55, no 3, p. 576-585. [Consultado: 13 de noviembre de 2018] DOI: 10.2307/1935148

BINFORD, Greta J.; GILLESPIE, Rosemary G. y MADDISON, Wayne P. Sexual dimorphism in venom chemistry in Tetragnatha spiders is not easily explained by adult niche differences. En: Toxicon [en línea]. mayo, 2016, vol. 114, p. 45-52. [Consultado: 23 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2016.02.015

CANALS, Mauricio, VELOSO, Claudio y SOLÍS, Rigoberto. Adaptation of the spiders to the environment: the case of some Chilean species. En: Frontiers in physiology [en línea], noviembre, 2015, vol. 6, p. 220. [Consultado: 23 de agosto de 2019] DOI: 10.3389/fphys.2015.00220

CANALS, Mauricio, et al. Low metabolic rates in primitive hunters and weaver spiders. En: Physiological entomology [en línea], noviembre, 2015, no. 3, vol. 40, p. 232-238. [Consultado: 13 de noviembre de 2018] DOI: 10.1111/phen.12108

CARREL., et al. Heart rate in spiders: Influence of body size and foraging energetics. En: American Association for the Advancement of Science [en línea], agosto, 2010,

vol. 193, p. 50-148. [Consultado: 3 de agosto de 2019] DOI: 10.1126/science.935864

CASEWELL, Nicholas R., *et al.* Complex cocktails: the evolutionary novelty of venoms. En: Trends in ecology & evolution [en línea], abril, 2013, vol. 28, no 4, p. 219-229. [Consultado: 8 de octubre de 2019] DOI: 10.1016/j.tree.2012.10.020

DEFILIS, Ester y FONT, Enrique. Efectos de la experiencia sobre el comportamiento depredador de los reptiles. En: Revista Española de Herpetologíaspecial, 2002. 94 p.

EDGAR, Walter. Aspects of the ecological energetics of the wolf spider *Pardosa (Lycosa) lugubris* (Walckenaer). En *Oecologia* [en línea], junio, 1971, vol. 7, no 2, p. 136-154. [Consultado: 24 de abril de 2019] DOI: 10.1007/BF00346356

ESTRADA, Sebastián, MUÑOZ, Leidy, LANCHERO, Paula y LATORRE, Cesar. Partial characterization of venom from the colombian spider *Phoneutria boliviensis* (Aranae: Ctenidae). En: *Toxins* [en línea], julio, 2015, no 8, p. 2872-2887. [Consultado: 1 de mayo de 2018] DOI: 10.3390/toxins7082872

FLOREZ, DE, ORTIZ, A y MONTOYA, M. Accidentes por mordedura de la araña de las bananeras *Phoneutria boliviensis* (ARANAE: CTENIDAE) EN LA REGION DE URABA, COLOMBIA. En: *Entomólogo Colombia* [en línea], 2003, vol. 31, p. 2-4. [Consultado: 20 de abril del 2019]

FOELIX, Rainer y ERB, Bruno. Mesothelae have venom glands. En: *The Journal of Arachnology* [en línea], noviembre, 2010, vol. 38, no 3, p. 596-599. [Consultado: 13 de septiembre de 2019] DOI: 10.1636/B10-30.1

FOELIX, Rainer. *Biology of spiders* [en línea]. 3 ed. USA: Georg Thieme Verlag. 1979, 324 p. [Consultado el 2 de noviembre de 2019]. Disponible en: <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19790565107>

FURTADO, M. F. D.; TRAVAGLIA-CARDOSO, S. R. y ROCHA, M. M. T. Sexual dimorphism in venom of *Bothrops jararaca* (Serpentes: Viperidae). En: *Toxicon* [en línea]. septiembre, 2006, vol. 48, no 4, p. 401-410. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2006.06.005

GARLAND, T y CARTER, P. Evolutionary physiology. En: *Evolutionary Physiology* [en línea], 1994, vol. 56, p. 579-621. [Consultado: 7 de noviembre de 2018] DOI: 10.1146/annurev.ph .56.030194.003051

GONZÁLEZ-GÓMEZ, Julio César, et al. Sexual dimorphism in the biomechanical and toxicological performance in prey incapacitation of two morphologically distinct scorpion species (*Chactas* sp. and *Centruroides* sp.) En: *Biological Journal of the Linnean Society* [en línea]. noviembre, 2019. No. 10, 9 p. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1093/biolinnean/blz146

GREENSTONE, Matthew H, BENNETT Albert F. Foraging strategy and metabolic rate in spiders. En: *Ecology* [en línea], octubre, 1980, vol. 61, no 5, p. 1255-1259. [Consultado: 24 de agosto de 2019] DOI: 10.2307/1936843

GUTIÉRREZ, Carlos E. Sobre la presencia de *Phoneutria boliviensis* (FOP Cambridge) (Araneae, Ctenidae) en Costa Rica. En: *The Journal of Arachnology* [en línea], noviembre, 1983, vol. 11, no 1, p. 101-102. [Consultado: 30 de agosto de 2019]

HAZZI, Nicolas A. Natural history of *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae): habitats, reproductive behavior, postembryonic development and prey-wrapping. En: *The Journal of Arachnology*, [en línea], noviembre, 2014, vol. 42, no 3, p. 303-311. [Consultado: 13 de noviembre de 2019] DOI: 10.1636/Hi13_05.1

HAZZI, Nicolás A, et al. New records and geographical distribution of ctenid spiders (Araneae: Ctenidae) in Colombia. En: *Zootaxa* [en línea], noviembre, 2013, vol. 3709, p. 243-254. [Consultado: 3 de febrero de 2019] DOI: 10.11646/zootaxa.3709.3.3

JENSEN, Kim y MAYNTZ, David. Metabolic consequences of feeding and fasting on nutritionally different diets in the wolf spider *Pardosa prativaga*. En: *Journal of insect physiology*. Biochemical, Systems, and Environmental Physiology [en línea], septiembre, 2010, vol. 56, no 9, p. 1095-1100. [Consultado: 3 de noviembre de 2019].

KUHN, Lucia, STOCLING, Reto, NENTWING, Wolfgang. Venom composition and strategies in spiders: is everything possible, En: *Advances in insect physiology* [en línea], 2011, vol. 40, p. 1-86. [Consultado: 11 de abril del 2019] DOI: [10.1016/B978-0-12-387668-3.00001-5](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387668-3.00001-5)

LABRA, A.; VIDAL, M. A. Ecofisiología de anfibios y reptiles. En: *Herpetología de Chile*. Santiago: Science Verlag, 2008, p. 483-516.

LIANG, S., An overview of peptide toxins from the venom of the Chinese bird spider *Selenocosmia huwena* Wang [= *Ornithoctonus huwena* (Wang)]. En: *Toxicon* [en línea], abril, 2004, vol. 43, no 5, p. 575-585. [Consultado: 12 de abril de 2019] DOI: 10.1016/j.toxicon.2004.02.005

MCCUE, Md, SALINAS, I, RAMIREZ, G y WILDER, S. The postabsorptive and postprandial metabolic rates of praying mantises: Comparisons across species, body masses, and meal sizes. En: *Journal of insect physiology* [en línea], octubre, 2016, vol.11, no 12, p. 64-71. [Consultado: 24 abril de 2019) DOI: [10.1016/j.jinsphys.2016.08.008](https://doi.org/10.1016/j.jinsphys.2016.08.008)

MICHÁLEK, Ondřej; KUHN-NENTWIG, Lucia y PEKÁR, Stano. High Specific Efficiency of Venom of Two Prey-Specialized Spiders. En: *Toxins* [en línea], noviembre, 2019, vol. 11, no 12, p. 687-699. [Consultado: 24 de noviembre de 2019) DOI: [10.3390/toxins11120687](https://doi.org/10.3390/toxins11120687)

MORGENSTERN, David y KING, Glenn F. The venom optimization hypothesis revisited. En: *Toxicon* [en línea]. marzo, 2013, vol. 63, p. 120-128. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: [10.1016/j.toxicon.2012.11.022](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2012.11.022)

NESPOLO, Roberto F, *et al.* Energy metabolism and the postprandial response of the Chilean tarantulas, *Euathlus truculentus* (Araneae: Theraphosidae). En: *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* [en línea]. agosto, 2011. Vol. 159, No 4, p. 379-382. [Consultado: 22 de marzo de 2019]. DOI: [10.1016/j.cbpa.2011.04.003](https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2011.04.003)

NISANI, Zia, *et al.* Investigating the chemical profile of regenerated scorpion (*Parabuthus transvaalicus*) venom in relation to metabolic cost and toxicity. En: *Toxicon* [En línea], 2012, vol. 60, no 3, p. 315-323. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: [10.1016/j.toxicon.2012.04.343](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2012.04.343)

NYFFELER, Martin, BENZ, Georg. Spiders in natural pest control: A review 1. En: *Journal of Applied Entomology* [en línea], enero/diciembre, 1987, vol. 103, no 1-5,

p. 321-339. [Consultado: 24 de mayo de 2018) DOI: [10.1111/j.1439-0418.1987.tb00992.x](https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1987.tb00992.x)

PAIVA, Ana L. et al. Differential effects of the recombinant toxin PnTx4(5-5) from the spider *Phoneutria nigriventer* on mammalian and insect sodium channels. En: *Biochimie* [en línea], noviembre, 2016, vol. 121, p. 326-355. [Consultado: 10 de noviembre de 2019] DOI: [10.1016/j.biochi.2015.12.019](https://doi.org/10.1016/j.biochi.2015.12.019)

PEKÁR, Stano y TOLF, Søren. Trophic specialisation in a predatory group: the case of preyspecialised spiders (Araneae), En: *Biological Review*, [en línea], 2015, vol. 90, p.744-761. [Consultado: 12 de abril del 2019] DOI: [10.1111/brv.12133](https://doi.org/10.1111/brv.12133)

PERALTA, Luciano. Las arañas del banano (*Phoneutria* spp.), las más temidas de Centro y Sur América. Mar de la plata. Universidad Nacional de Mar del Plata, 1993. p. 1-10.

PINTOR, A. F., KROCKENBERGER, A. K., & SEYMOUR, J. E. Costs of venom production in the common death adder (*Acanthopis antarcticus*). En *Toxicon*, [en línea], noviembre, 2010, vol.56 56, p. 1035-1042. [Consultado: 23 de noviembre de 2019) DOI: [/10.1016/j.toxicon.2010.07.008](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2010.07.008).

PRESTWICH, Kenneht. The constraints on maximal activity in spiders. En: *Journal of Comparative Physiology B Toxins* [en línea], noviembre, 1988, vol. 158, no 4, p. 437-447. [Consultado: 28 de octubre de 2019] DOI: [10.1007/BF00691141](https://doi.org/10.1007/BF00691141)

QUIROZ OLGUÍN, Gabriela. Fundamentos del gasto energético. 2015. p. 1-6

RÍOS, Andrés O. Taucare y CANALS, Mauricio. Feeding habits of the brown widow spider" *Latrodectus geometricus*"(Araneae: Theridiidae) in northern Chile.

En: Revista ibérica de aracnología [en línea], diciembre, 2015, no 27, p. 155-158. [Consultado: 2 de noviembre de 2018].

SCHMITZ, Anke. Respiration in spiders (Araneae). En: Journal of Comparative Physiology B [en línea]. enero, 2016, vol. 186, no 4, p. 403-415. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1007/s00360-016-0962-8

SMITH, Matthew T.; ORTEGA, Jason y BEAUPRE, Steven J. Metabolic cost of venom replenishment by Prairie Rattlesnakes (*Crotalus viridis viridis*). En: Toxicon [en línea]. agosto, 2014, vol. 86, p. 1-7. [Consultado: 24 de noviembre de 2019]. DOI: 10.1016/j.toxicon.2014.04.013

TEAL, John. Energy Flow in the Salt Marsh Ecosystem of Georgia. En: Ecological Society of America [en línea], octubre, 1962, vol. 43, no 4, p. 614-624. [Consultado: 11 de mayo de 2019] DOI: 10.2307/1933451

VALENZUELA-ROJAS, Juan Carlos. et al. Prey and venom efficacy of male and female wandering spider, *Phoneutria boliviensis* (Araneae: Ctenidae). En: Toxins [en línea], octubre, 2019, vol. 11 (11), p. 622. [Consultado: 24 de noviembre de 2019] DOI: 10.3390/toxins1111062

VALENZUELA-ROJAS, Juan Carlos 2019. Comportamiento Depredador y Caracterización del Veneno de la “Araña bananera” *Phoneutria boliviensis* F. O. Pickard-Cambridge, 1897. Trabajo de grado de Maestría (Maestría en Ciencias Biológicas). Facultad de Ciencias, Universidad del Tolima. Ibagué, Colombia.

WALKER, Sean, IRWIN, Jason. Sexual Dimorphism in the Metabolic Rate of Two Species of Wolf Spider (Araneae, Lycosidae). En: American Arachnological society [en línea], agosto, 2006, vol. 34, no 12, p. 368-373. [Consultado: 23 de octubre de 2019] DOI: 10.1636/S04-19.1

WEINER, January. Physiological limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. En: *Trends in Ecology & Evolution* [en línea], noviembre, 1992, vol. 7, no 11, p. 384-388. [Consultado: 2 de agosto de 2019] DOI: 0169-5347(92)90009-Z

WIGGER, Esther, LUCIA, Kuhn, WOLFGANG, Nentwig. The venom optimisation hypothesis: a spider injects large venom quantities only into difficult prey types. En: *Toxicon* [en línea], junio, 2002, vol. 40, no 6, p. 749-752. [Consultado: 28 de octubre de 2019] DOI: 10.1016/S0041-0101(01)00277-X

WILDER, Shawn M. Spider nutrition: an integrative perspective. En: *Advances in insect physiology* [en línea], noviembre, 2011, vol. 40, p. 87-136. [Consultado: 13 de noviembre de 2018] DOI: 10.1016/B978-0-12-387668-3.00002-7

WISE, David H. *Spiders in Ecological Webs* [en línea]. 2ed Inglaterra: Cambridge University. 1993, 329 p. [Consultado el 12 de noviembre de 2019]. Disponible en: <https://books.google.es/books?hl=es&lr=&id=qP0fYU3>

WORLD SPIDER CATALOG. [en línea] 13 de abril del 2019. Disponible en: <http://www.wsc.nmbe.ch/>. Natural History Museum Bern.

ANEXOS

Anexo 1. Sistema de respirometría (FOXBOX, SABLE SYSTEMS).



ANEXO 2. Interior de la Cámara Climática



Anexo 3. Balanza Analítica



Anexo 4. Cámara Climática



Anexo 5. Nota de Aceptación

NOTA DE ACEPTACIÓN:

Aprobado por el comité de grado en cumplimiento de los requisitos exigidos por la Universidad Autónoma de Occidente para optar al título de Administrador del Medio Ambiente y los Recursos Naturales.



Julio César González Gómez
Jurado 1



Jorge Enrique García Melo
Jurado 2



Lida Marcela Franco Pérez
Director

IBAGUÉ, ENERO DE 2020

