



**CENTRO DE INVESTIGACIONES
BIOLÓGICAS DEL NOROESTE, S.C.**

Programa de Estudios de Posgrado

**ASOCIACIÓN ENTRE ARAÑAS Y LA AVISPA
LODERA *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum*
tridentatum Packard (Hymenoptera: Sphecidae) EN UN
HUMEDAL DE BAJA CALIFORNIA SUR, MÉXICO.**

TESIS

Que para obtener el grado de

Maestro en Ciencias

Uso, Manejo y Preservación de los Recursos Naturales
(Orientación en Ecología en Zonas Áridas)

p r e s e n t a

Biol.

Karina Ailyn Domínguez Linares

La Paz, B. C. S. Marzo del 2005

Tesis de Maestría en ciencias en el Uso, Manejo y Preservación de los recursos naturales con orientación en Ecología de Zonas Áridas

COMITÉ TUTORIAL Y EVALUADOR

Dra. Maria Luisa Jiménez Jiménez
Directora de Tesis
Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, La Paz, B.C.S.

Dr. Ricardo Ayala Barajas
Co-Tutor
Estación de Biología Chamela IBUNAM Jalisco

Dr. Guillermo Ibarra Núñez
Co-Tutor
El Colegio de la Frontera Sur, Unidad Tapachula Chiapas

COMISION REVISORA DE TESIS

Dra. Ma. Luisa Jiménez Jiménez
Dr. Ricardo Ayala Barajas
Dr. Guillermo Ibarra Núñez

MIEMBROS DEL JURADO

Dra. Ma. Luisa Jiménez Jiménez
Dr. Ricardo Ayala Barajas
Dr. Guillermo Ibarra Núñez
Suplente: Dr. Ignacio M. Vázquez Rojas

RESUMEN

Los insectos parasitoides son una forma especial de depredadores, los cuales requieren de un hospedero para completar su desarrollo. *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* Packard, una avispa parasitoide cazadora de arañas, fue estudiada en dos zonas (xérica y mélica) pertenecientes a la Presa Buena Mujer, La Paz Baja California Sur, México. En cuanto a la disponibilidad de arañas presas en el área de estudio, el índice de marginalidad (OMI) fue utilizado para evaluar si existe relación entre la vegetación y la abundancia de las arañas disponibles en campo. De esta manera, el análisis OMI mostró una relación significativa entre la vegetación y la abundancia de nueve familias y 15 especies de arañas. Por medio del análisis de funciones discriminantes (AFD), se determinaron las variaciones espacio-temporales en la composición y abundancia de las familias y especies de arañas disponibles, encontrando que Araneidae, Anyphaenidae, Theridiidae y Philodromidae, así como *Eriophora* sp., *Hibana incurta*, *Theridion submissum*, *Dictyna* sp. y *Philodromus* sp., fueron las familias y especies que aportaron la mayor separación entre zonas y meses. Las avispas anidaron en trampas-nido de 6 mm de diámetro y 15.2 cm de profundidad. La mayor frecuencia de anidación ocurrió en la zona mélica, durante el periodo de abril a septiembre del 2004, los nidos consistieron en una serie lineal de 1-7 celdas de crianza separadas por divisiones de lodo. Al igual que en los nidos de otros *Trypargilum*, se observó la presencia de celdas vestibulares e intercalares, así como la presencia de machos custodiando la progenie durante su construcción. La longitud media de las celdas de crianza, fue de 17.62 mm en la zona xérica y de 20.77 mm para la zona mélica. En la zona xérica, las celdas fueron provistas con ocho a 20 arañas y el peso total varió de 95.8 a 163 mg, mientras que en la zona mélica fueron abastecidas con siete hasta 45 arañas, y su peso varió de 92.6 a 186.2 mg. A través de un análisis de correlación simple, se encontró que el número de arañas colocadas en cada celda está relacionado negativamente con la masa media de cada araña, indicando que las hembras cesan la provisión después de capturar una cierta cantidad de biomasa de arañas. *T. tridentatum tridentatum*, capturó individuos principalmente juveniles, pertenecientes a diez familias de arañas. Las arañas constructoras de red orbicular de la familia Araneidae fueron las más abundantes, con el 60.9% de las capturas, seguida por Theridiidae y Mimetidae, lo cual muestra que las avispas de ésta especie son cazadores selectivos. *Eriophora* sp., fue la especie colectada más frecuentemente en la zona xérica (28.9%), seguida por *Theridion submissum* en los dos hábitats (24% en la zona xérica y 21.1% en la zona mélica) y *Metepeira crassipes* (16.5%) en la zona mélica. En la selección por abundancia, se encontró que no existe una relación significativa entre la abundancia de las arañas en campo con su abundancia en los nidos, por lo tanto se concluye que la presencia de las especies de arañas en los nidos de la avispa no depende de su abundancia en el ambiente.

Palabras clave: Parasitoides, *Trypoxylon tridentatum tridentatum*, selección de presas.

Dra. Ma. Luisa Jiménez Jiménez
Directora de Tesis

ABSTRACT

Insect parasitoids are a special form of predator that usually require a host for complete development. *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* Packard, a spider-hunting parasitoid wasp was studied in two habitat zones (xeric and mesic) at Presa Buena Mujer, La Paz, Baja California Sur, Mexico. The outlying mean index method was used to test whether there is a relationship between vegetation and abundance of spiders in the field. Outlying mean index analysis showed a significant relation between vegetation and abundance of nine families and 15 species of spiders. Through discriminant function analysis spatial-temporal variations in the composition and abundance of families and species in the study area was determined, finding that Araneidae, Anyphaenidae, Theridiidae and Philodromidae (*Eriophora* sp., *Hibana incursa*, *Theridion submissum*, *Dictyna* sp. and *Philodromus* sp.), are the families and species that contribute most to discerning greater separation between zones and months. The wasp nested in trap-nests (6 mm of diameter and 15.2 cm long). Nesting most frequently occurred in the mesic zone from April to September 2004. Nests consist of a linear series of 1-7 brood cells separated by mud partitions. Like nests of other *Trypargilum*, there were vestibular and intercalary cells; the male guarded the nest built and provisioned by the female mate. The mean length of brood cells was 17.62 mm in the xeric zone and 20.77 mm to the mesic zone. In the xeric zone, cells were provisioned with 8 to 20 spiders and their total weight ranged from 95.8 to 163 mg. In the mesic zone, cells were provisioned with 7 to 45 spiders and their total weight ranged from 92.6 to 186.2 mg. Through correlation analysis, the number of spiders placed in each cell is negatively correlated with the mean mass of each spider, suggesting that females cease provisioning after capturing a certain mass of spiders. *T. tridentatum tridentatum*, preyed mostly on juvenile spiders belonging to ten spider families. Orb-weaver spiders of the family Araneidae were the most abundant (60.9%) captures, followed by Theridiidae and Mimetidae. This frequency shows that this wasp is a selective hunter. *Eriophora* sp. was the most frequently collected species in the xeric zone (28.9%), followed by *Theridion submissum* in both habitats (24% in the xeric zone and 21.1% in the mesic zone), and *Metepeira crassipes* (16.5%) in the mesic zone. The species selected for predation showed that there was no significant correlation between the abundance of spiders in the field and their abundance in the wasp nests, a strong indication of predation selectivity.

Key words: Parasitoids, *Trypoxylon tridentatum tridentatum*, prey selection.

DEDICATORIA

Con cariño para quien más amo.

A mis padres Humberto e Isabel, porque a pesar de la distancia siempre están conmigo (los quiero mucho).

A mi querido esposo Crystian por demostrarme con hechos su cariño y por apoyarme en todas mis decisiones.

A las dos más bellas y mejores compañeras que mis padres me dieron, para ustedes Myrna y Yeni.

A mis hijitos Karla, Gustavo, Michelle e Irahid por darle alegría a mi vida.

A mis suegros, cuñados y sobrinos por brindarme la oportunidad de pertenecer a su familia.

A la Dra. Maria Luisa Jiménez por ser mi amiga.

A todos ellos MUCHAS GRACIAS.

AGRADECIMIENTOS

A CONACyT por la beca otorgada para la realización de los estudios de Maestría durante el periodo comprendido de septiembre del 2002 a septiembre del 2004.

A la Dra. Maria Luisa Jiménez por los cuatro años de trabajo y aprendizaje.

A los Doctores Ricardo Ayala Barajas y Guillermo Ibarra Núñez miembros del comité tutorial, por sus comentarios, disposición y sus valiosas aportaciones hechas al trabajo de tesis.

A la Dra. Thelma Castellanos, Lic. Osvelia Ibarra, Lic. Leticia González, Horacio Sandoval, Manuel Melero, Beatriz Gálvez y Claudia Olachea, por las facilidades otorgadas durante la maestría.

A los laboratorios de Aracnología y Entomología y de Fisiotecnia Vegetal del CIBNOR por el préstamo de equipo e instalaciones.

Al Biol. Carlos Palacios, M. en C. Miguel Correa, M. en C. Crystian Venegas y Franco Cota por su gran ayuda tanto en campo como en laboratorio.

Al Sr. Miguel Domínguez L. (Laboratorio de Botánica), por su apoyo en la determinación taxonómica de algunas plantas.

A Miguel y Gisela por los buenos momentos en Mazatlán.

A Berenice y Héctor por su compañerismo.

CONTENIDO

INTRODUCCIÓN.....	1
ANTECEDENTES	5
Contribuciones al estudio de las arañas presa en la familia Sphecidae.....	5
Biología de <i>Trypoxylon</i> subgénero <i>Trypargilum</i>	6
1. Nidos.....	7
2. Presas.....	8
3. Ciclo de vida.....	9
Características generales de <i>Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum</i> Packard.....	10
1. Diagnósis.....	10
2. Distribución geográfica.....	11
Hábitat.....	11
Selección de hospederos por avispas parasitoides.....	12
1. Abundancia.....	13
2. Biomasa.....	14
3. Especificidad por las especies de hospederos.....	15
JUSTIFICACIÓN.....	16
OBJETIVO GENERAL.....	17
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	17
HIPÓTESIS.....	17
MÉTODOS.....	18
1. Área de estudio.....	18
2. Trabajo de Campo.....	21
2.1 Colecta de nidos.....	21
2.2 Abundancia de presas.....	22
3. Trabajo de laboratorio.....	25
3.1 Composición de nidos.....	25
3.2 Análisis taxonómico de las arañas.....	26
4. Análisis de datos.....	26
RESULTADOS.....	30
1. Disponibilidad espacial de las arañas en el área de estudio.....	30
2. Variación espacial y temporal de las arañas disponibles en el área de estudio.....	36
3. Estructura de los nidos.....	41
4. Composición taxonómica de las arañas presa.....	43
5. Selección por abundancia.....	48
6. Selección por biomasa.....	50
7. Especificidad de captura.....	51
DISCUSION.....	56
1. Disponibilidad espacial de las arañas en el área de estudio.....	56
2. Estructura de los nidos.....	59
3. Arañas presa.....	62
4. Selección por abundancia, tamaño ó preferencia a nivel taxonómico.....	68

CONCLUSIONES.....	73
Anexo 1.....	75
Anexo 2.....	76
Anexo 3.....	77
LITERATURA CITADA	78

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Ejemplo de la estructura general de los nidos en las avispas del género <i>Trypoxylon</i> (Modificado de Oku y Nishida 2001).....	7
Figura 2. Estructuras morfológicas de la avispa <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i>	10
Figura 3. Localización del área de estudio en la Región del Cabo, Baja California Sur, México.	19
Figura 4. Climograma con la variación mensual en la precipitación (mm) y temperatura (°C) en la “Presa Buena Mujer”, Baja California Sur.....	20
Figura 5. Disposición de los transectos en las dos zonas de estudio.	22
Figura 6. Representación esquemática de las distancias de Mahalanobis.	29
Figura 7. Posición de las especies de plantas encontradas en el área de estudio empleando los dos primeros ejes del índice de marginalidad (OMI) para las familias de arañas.....	31
Figura 8. Posición promedio de las familias de arañas disponibles en la zona de estudio en relación con el promedio de la vegetación presente en el hábitat.....	32
Figura 9. Posición promedio de las especies de arañas presa disponibles en la zona de estudio en relación con el promedio de la vegetación presente en el hábitat	35
Figura 10. Posición de las especies de plantas encontradas en el área de estudio empleando los dos primeros ejes del índice de marginalidad (OMI) para las especies de arañas	36
Figura 11. Variación espacio temporal en la abundancia de las familias de arañas disponibles en el área de estudio.	38
Figura 12. Variación espacio temporal en la abundancia de las especies de arañas presa disponibles en el área de estudio.	40
Figura 13. Número mensual de nidos de <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> obtenidos durante el período de abril a octubre del 2004.....	42
Figura 14. Porcentaje mensual de juveniles, machos y hembras de las arañas presa capturadas por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en las dos zonas de estudio	45
Figura 15. Dispersión de los elementos del nido en las zonas xérica y mésica.....	48
Figura 16. Porcentaje mensual de especies presa colectadas más frecuentemente por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona xérica.....	48
Figura 17. Porcentaje mensual de especies presa colectadas más frecuentemente por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona mésica.....	49
Figura 18. Regresión y correlación entre el número de arañas presa y la masa media de las arañas (mg) por celda en la zona xérica.....	50
Figura 19. Regresión y correlación entre el número de arañas presa y la masa media de las arañas (mg) por celda en la zona mésica	50
Figura 20. Familias de arañas disponibles y capturadas por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona xérica.....	52
Figura 21. Familias de arañas disponibles y capturadas por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona mésica	52
Figura 22. Especies de arañas disponibles y capturadas por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona xérica.....	54
Figura 23. Especies de arañas disponibles y capturadas por <i>Trypoxylon tridentatum tridentatum</i> en la zona mésica	55

LISTA DE TABLAS

Tabla I. Ejemplo de la construcción de una matriz de datos con dos grupos.	27
Tabla II. Datos utilizados para la construcción de las matrices para el análisis de funciones discriminantes.	28
Tabla III. Análisis de marginalidad de 20 familias de arañas disponibles en el área de estudio.	31
Tabla IV. Análisis de marginalidad de 32 especies de arañas presa disponibles en el área de estudio.	34
Tabla V. Porcentajes de clasificación por grupo espacio-temporal basado en las distancias de Mahalanobis para las familias de arañas disponibles.	37
Tabla VI. Porcentajes de clasificación por grupo espacio-temporal basado en las distancias de Mahalanobis para las especies de arañas presa presentes en la zona de estudio.	40
Tabla VII. Estructura de los nidos de <i>Trypoxyton tridentatum tridentatum</i> en trampas de nido.	43
Tabla VIII. Abundancia de arañas capturadas por <i>Trypoxyton tridentatum tridentatum</i> en nidos artificiales en la “Presa Buena Mujer” B.C.S., durante el período de abril a octubre del 2004.	46

INTRODUCCIÓN

Los insectos parasitoides abarcan un número muy grande de especies (Gauld 1989) y son una forma especial de depredadores que generalmente requieren de un hospedero para completar su desarrollo. Ellos difieren de los verdaderos parásitos en el sentido biológico estricto, ya que invariablemente matan a sus hospederos (Varley *et al.* 1973; Quicke 1997). Por esta razón, los parasitoides son considerados como intermediarios en la conducta entre los parásitos y depredadores. En principio ellos operan como parásitos, evitando alimentarse de los órganos vitales de sus hospederos; pero después se comportan igual que los depredadores consumiéndolos completamente. Por otro lado, los parasitoides sólo atacan en el estado larval y a menudo son monófagos, mientras que los verdaderos depredadores atacan en todas las etapas de desarrollo y rara vez son monófagos (Cloudsley-Thompson 1996). Dependiendo de la especie, los parasitoides atacan diferentes estadios del hospedero como huevos, larvas, pupas o adultos, de los cuales emerge una larva que se desarrollará hasta llegar al estado adulto (van Alphen *et al.* 2003).

La mayoría de los parasitoides muestran preferencia por una o pocas especies de hospederos (Varley *op. cit.*), e incluso se sabe que las hembras de una misma especie pueden elegir diferentes tipos de presas (Coville y Coville 1980), lo cual está directamente relacionado con el microhábitat, como la superficie del follaje, entre flores, vegetación abierta u otras áreas afines (Muma y Jeffers 1945; Coville 1987). Otro factor importante que influye en esta selección, es la abundancia relativa de las especies hospederas, mismas que varían de acuerdo a la estación del año y de una región a otra. La diferencia en las preferencias, también puede estar relacionada con el hecho de que los parasitoides explotan

agregaciones de hospederos, llegando a ser especialistas en la captura de ciertos tipos de presas o por presentar conductas de caza condicionada (Coville 1987).

A pesar de que las arañas son las principales depredadoras de los insectos, es frecuente que algunas especies de insectos parásitos de los órdenes Diptera e Hymenoptera las utilicen como alimento, siguiendo diferentes estrategias para su captura (Jiménez 1987). De ésta manera, se han considerado a las avispas como un importante factor de mortalidad para muchas arañas, es decir, las avispas pueden representar un papel fundamental en la regulación de las poblaciones de arañas en bajos niveles, sobre todo si forrajean en una forma denso-dependiente (Wise 1993).

Las avispas depredadoras que capturan arañas para alimentar a sus crías, comprenden parasitoides tales como los pertenecientes a la familia Pompilidae, la cual es un grupo parásito altamente especializado en arañas, a las que paraliza y arrastra hasta su nido, que frecuentemente es una excavación en un terreno arenoso, donde las presas son encerradas y utilizadas como despensa de alimento para su larva (Coello 2000). Las avispas de la familia Ichneumonidae también depredan arañas, sujetando sus huevos al cuerpo de las arañas o depositándolos dentro de sus ovisacos, las arañas parasitadas permanecen libres y la larva vive como un ectoparásito sobre el cuerpo de ésta ingiriendo sus fluidos corporales (Foelix 1996). En éste caso, las larvas pueden manipular la conducta del hospedero, como se observó en la araña tejedora de red orbicular *Plesiometa argyra*, donde la avispa *Hymenoepimecis argyraphaga* induce a la araña para desempeñar una conducta altamente estereotipada, en la construcción de una tela que está diseñada para sostener el capullo de la larva de la avispa (Eberhard 2001).

Los esfécidos, persiguen tanto insectos como arañas tejedoras de redes aéreas, a las cuales arrastran por el suelo, o si son lo bastante ligeras las llevan en el vuelo. Las arañas son inmovilizadas y encerradas en cavidades naturales (en suelo o madera), ó son acordonadas en tubos de lodo verticales (Coville 1987). Una sola avispa puede tener un considerable efecto sobre una población de arañas, pues una hembra puede capturar de 100-300 arañas en el transcurso del verano (Bristowe 1941). Las especies tropicales de *Trypoxylon* pueden tener un elevado número de presas, debido a que ellas proveen cada celda de arcilla con un promedio de 20 arañas capturadas en menos de un día (Coville y Coville 1980).

La familia Sphecidae es cosmopolita e incluye un total de 660 especies, dentro de ésta se encuentra el género *Trypoxylon* el cual agrupa 359 especies de avispas “loderas” ampliamente distribuidas en el mundo (Coville 1982). De éstas, 18 especies se registran en México (Bohart y Menke 1976) y tres se encuentran en Baja California Sur, *Trypoxylon dubium*, *T. xantianum* y *T. tridentatum tridentatum* (Jiménez *et al.* 1994). Estas avispas son solitarias pues cada hembra construye y aprovisiona sus propios nidos (Coville y Coville *op. cit.*).

Las interacciones parásito-hospedero, tienen un papel fundamental en los estudios conductuales, ecológicos y de biología evolutiva. Sin embargo, uno de los factores más importantes en el estudio de la conducta de anidación de las avispas Sphecidae involucra al tipo de especies presa capturadas, ya que a través de esto se puede determinar el grado de especificidad (preferencias) que tiene el parasitoide, así como saber si existe una depredación selectiva, ya sea en función de preferencias taxonomico-biológicas ó por la

abundancia relativa o biomasa de las presas, y también debido a que muchas veces géneros y especies de arañas nuevas para la ciencia son colectadas por las avispas, lo cual es importante no sólo desde un punto de vista biológico y ecológico, sino también taxonómico (Genaro *et al.* 1989). El propósito del presente estudio es presentar datos sobre las especies presa colectadas por *Trypoxylon tridentatum tridentatum*, así como conocer cuál es la importancia del hábitat en la disponibilidad de arañas presa y su influencia en la preferencia de las avispas por éstas.

ANTECEDENTES

Contribuciones al estudio de las arañas presa en la familia Sphecidae.

En el continente americano se han realizado varios estudios enfocados al aprovisionamiento de nidos y a la determinación de arañas presa capturadas por avispa de la familia Sphecidae. Uno de los géneros investigados ampliamente es *Trypoxylon*. En Arizona, Coville (1979) encontró que *T. orizabense* depreda arañas de las familias Araneidae, Theridiidae, Dictynidae, Uloboridae y Anyphaenidae; posteriormente en Costa Rica Coville y Coville (*op. cit.*) observaron en los nidos de *T. tenocitlan* celdas abastecidas con arañas Araneidae, Anyphaenidae, Clubionidae, Sparassidae, Salticidae y Thomisidae; en ésta misma región, *T. nitidum schulthessi*, *T. lactitarse* y *T. saussurei*, depredan sobre Araneidae, Theridiidae, Salticidae, Thomisidae, Pholcidae y Oxyopidae, siendo *T. saussurei* la que explota el mayor número de familias (Coville 1981). De igual forma, en un trabajo acerca de la biología de *T. superbum*, Coville y Griswold (1984) registraron que las celdas de crianza fueron suministradas principalmente con arañas de la familia Salticidae y en cantidades pequeñas por Ctenidae, Oxyopidae y Araneidae. En algunas localidades de Arizona y California, *T. tridentatum* depredó más fuertemente sobre arañas pertenecientes a Araneidae y Theridiidae, las cuales en conjunto comprendieron del 86 al 98% de las arañas en cada localidad (Coville 1986). En Brasil, *T. lactitarse* y *T. rogenhoferi* generalmente capturaron arañas de la familia Araneidae (Camillo *et al.* 1993 y 1999; Camillo *et al.* 1994).

En investigaciones llevadas a cabo en Brasil con avispa loderas del género *Sceliphron* (Sphecidae), se encontró que las celdas de *S. fistularium* fueron provistas con arañas de la familia Araneidae (Camillo 2002), resultado que concuerda con lo registrado para *S. laetum* en Nueva Guinea, donde las arañas depredadas para proveer sus celdas fueron predominantemente tejedoras de redes circulares (Araneidae) (Elgar y Jebb 1999).

En México, Jiménez *et al.* (1992) y Jiménez y Tejas (1994) se enfocaron al estudio de las arañas presa empleadas por las avispa *S. jamaicense lucae* y *T. tridentatum tridentatum* en Baja California Sur, las cuales explotan individuos pertenecientes a las familias Thomisidae y Araneidae respectivamente.

Biología de *Trypoxylon* subgénero *Trypargilum*.

Entre los esfécidos, el género *Trypoxylon* ocupa el segundo lugar en cuanto al número de especies se refiere (sólo después de *Cerceris*). Richards (1934) dividió a *Trypoxylon* en los subgéneros *Trypoxylon* y *Trypargilum*, este último se restringe al Hemisferio occidental. El subgénero *Trypargilum* es de morfología uniforme, y contiene alrededor de 85 especies (Bohart y Menke 1976).

Richards (1934), clasificó las especies de *Trypoxylon* (*Trypargilum*) en grupos y complejos, posteriormente Coville (1982) hizo algunos cambios a la clasificación antes propuesta reconociendo tres grupos principales: *superbum*, *albitarse* y *nitidum*. Las especies de *Trypoxylon* que se distribuyen en Baja California Sur, pertenecen al grupo *nitidum*, por lo tanto para efectos del presente trabajo únicamente se considerará la biología de este grupo.

1. Nidos

Las especies del grupo *nitidum* anidan en cavidades tubulares preexistentes encontradas en huecos de troncos, agujeros de escarabajos entre las ramas y leños, celdas en nidos de lodo y en madrigueras abandonados por abejas y avispa. Además, esas avispa aceptan nidos artificiales (trampas de nido), tal como bloques de madera con orificios, popotes de plástico, o troncos agujerados. Los nidos consisten en una serie lineal de celdas separadas por divisiones de lodo, generalmente seguidas por una o más celdas vestibulares vacías y un tapón compuesto de lodo como sello en la entrada del nido (Fig. 1), a través del cual emergen todas las avispa adultas. Los adultos recién eclosionados permanecen quietos en sus celdas por varios días para permitir que sus cutículas se endurezcan (Coville 1982).

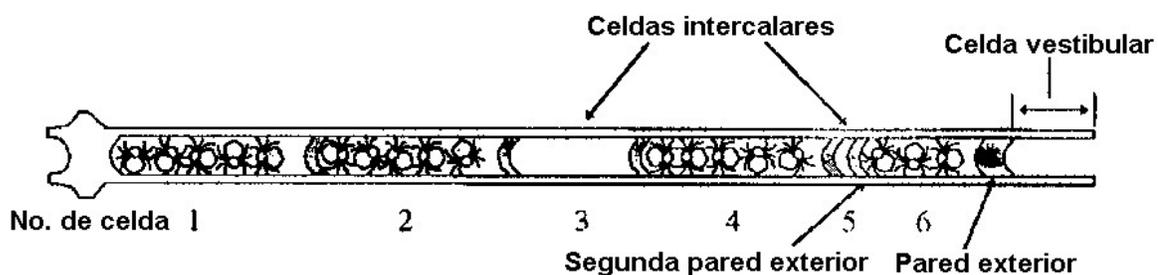


Figura 1. Ejemplo de la estructura general de los nidos en las avispa del género *Trypoxylon* (Modificado de Oku y Nishida 2001).

Dentro del grupo *nitidum*, la arquitectura del nido varía poco entre las especies. El diámetro adecuado de las cavidades en los nidos y la longitud de las celdas, probablemente están en función del tamaño corporal de las avispa. Sin embargo, esta preferencia puede ser modificada por la competencia con otras especies por los sitios de anidación (Krombein 1967) y la disponibilidad de tales sitios en el medio (Coville 1982).

Los nidos en general, contienen de seis a ocho celdas provistas con presas; este número quizá depende de las dimensiones del nido, como sucede en *T. lactitarse*, cuyos nidos consistieron en una serie lineal de celdas en intervalos de 1-3, 1-4 y 1-12, cantidad que varió en función a las dimensiones del tubo colocado (nidos pequeños, grandes y varas de bambú respectivamente) (Camillo *et al.* 1993).

2. Presas

La preferencia de presas en *Trypargilum*, muestra que las especies y grupos de especies difieren en el número de familias de arañas capturadas, en el porcentaje de cada familia de arañas entre las presas, y la proporción de arañas constructoras de red y errantes. De esta manera, la elección de presas dentro del grupo *nitidum* es muy diversa. Por ejemplo, las especies en el complejo *nitidum* están limitadas a capturar arañas constructoras de redes aéreas, principalmente de las familias Araneidae y Theridiidae como se apreció en *T. nitidum*, donde las avispas sólo capturaron arañas pertenecientes a esas dos familias (Coville 1981). El complejo *punctulatum* también prefiere arañas tejedoras de redes de la familia Araneidae, así se encontró que los nidos de *T. lactitarse* contenían en su mayor parte presas de la familia antes citada (Coville 1981). Los miembros del complejo *spinosum*, depredan una amplia variedad de familias con porcentajes substanciales de arañas errantes, especialmente Salticidae y Thomisidae (Coville 1982).

3. Ciclo de vida

Después de que las celdas son provistas con arañas, la avispa hembra deposita un huevo sobre el opistosoma de una de las últimas arañas almacenadas. Los huevos miden de 2 a 3 mm de longitud dependiendo de la especie, la eclosión ocurre en un intervalo de uno a tres días y la larva emergida consume todas las presas en menos de seis días (Coville 1982).

La distribución de los sexos en los nidos va de azarosa, como en *T. politum* (Cross *et al.* 1975) a no azarosa como en *T. tridentatum* y *T. collinum* (Krombein 1967) y *T. tenoctlan* (Coville y Coville 1980), cuyos nidos tienen las celdas de los machos en el interior y las celdas de las hembras en la parte exterior. Se cree que la proporción de sexos en las especies que anidan en cavidades tubulares preexistentes, puede ser afectada por el diámetro y la profundidad del nido, es decir, los tubos de diámetro pequeño en su mayor parte producen machos; en contraste, los nidos de diámetro grande producen más hembras. La longitud de los nidos también afecta la proporción sexual, por ejemplo, los tubos con una longitud de 75 mm solo tienen una celda con un macho y dos o tres celdas con hembras; en cambio, los tubos de 155 mm producen aproximadamente cantidades iguales de machos y hembras. Sin embargo, datos obtenidos en trampas de nido en las cuales fueron utilizados varios tamaños de nidos, revelaron que la mayoría de las especies se aproximaron a un radio sexual de 1:1 (Coville 1982).

En climas templados las avispas son univoltinas o sólo tienen una segunda generación parcial. En climas tropicales y subtropicales son bivoltinas o multivoltinas (Coville 1982).

Características generales de *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* Packard.

1. Diagnosis

Los machos de *T. tridentatum tridentatum* y en algunas ocasiones las hembras, pueden ser distinguidos fácilmente por los tubérculos o espinas sobre el dorso propodeal (Fig. 2 a). Esta especie difiere de todas las especies del grupo *nitidum* por poseer una prominencia frontal fuertemente elevada (Fig. 2 b) con una saliente dorsal truncada del tamaño del ocelo medio (Fig. 2 c) (Coville 1982).

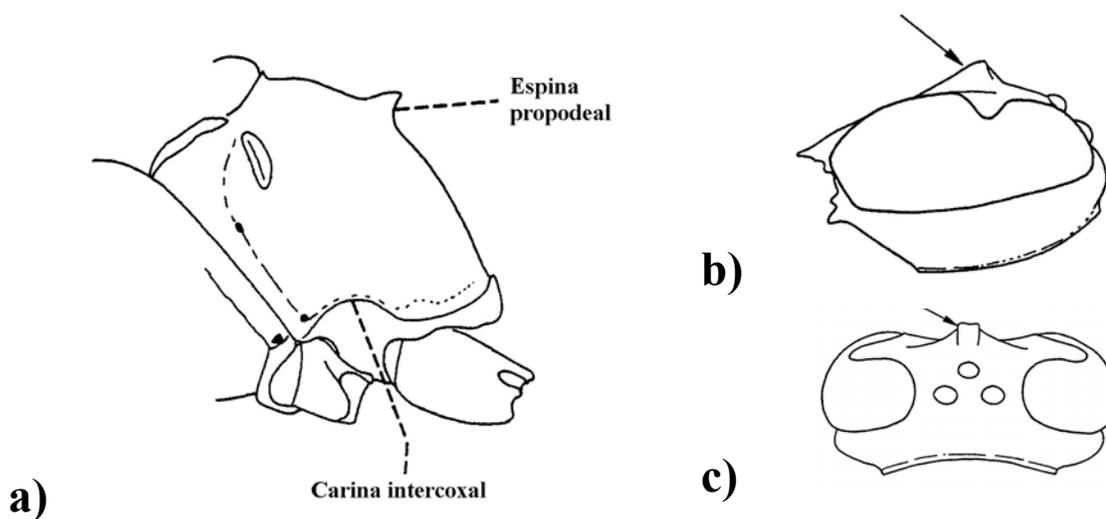


Figura 2. Estructuras morfológicas de la avispa *Trypoxylon tridentatum tridentatum* a) Vista lateral posterior del mesosoma del macho b) Vista lateral de la cabeza de la hembra c) Vista dorsal de la cabeza de la hembra (Tomado de Coville 1982).

Es muy posible que *Trypoxylon tridentatum tridentatum* sea activa durante todo el año en el sur de México. En el sur y suroeste de Estados Unidos ha sido colectada de marzo a octubre, y en el norte desde el mes de mayo hasta septiembre (Coville 1982).

2. Distribución geográfica

Trypoxylon tridentatum tridentatum se distribuye desde el sur de Canadá hasta el sur de México (a excepción de la península de Florida). *T. tridentatum tridentatum* es la especie más común del género *Trypoxylon* en el oeste de Estados Unidos y noroeste de México (Coville 1982).

Hábitat.

El hábitat es una parte importante en el proceso de selección de hospederos por los parasitoides, ya que en principio, las hembras parasitoides buscan parches que contengan a los hospederos convenientes para el desarrollo exitoso de su progenie (Vinson 1976; van Alphen *et al.* 2003).

Un rasgo propio del noroeste mexicano es la aridez. Aunque en algunas regiones las condiciones de poca precipitación y altas temperaturas son más extremas que en otras, en general el problema principal de las zonas áridas es la poca disponibilidad de agua y la península de Baja California no es la excepción (Maya *et al.* 1997). Dentro de ésta región semiárida, se encuentran una serie de humedales que son de gran importancia porque forman oasis que mantienen comunidades de plantas y animales altamente diversas, que sólo se encuentran en la actualidad en estos tipos de hábitats (Guzmán 1998).

Las comunidades desérticas, a pesar del escaso suministro de agua aportado por las lluvias, albergan una fauna de artrópodos muy diversa y abundante (Polis 1991), la que a su vez, junto con las especies de origen méxico, se ve favorecida en los oasis, mismos que

proporcionan la humedad necesaria para su mantenimiento estable (Jiménez *et al.* 1997). Por ello, las diferencias entre los hábitats mésicos y xéricos, podrían provocar que la composición y abundancia de la fauna fuera diferente en estos parches (Rodríguez-Estrella *et al.* 1997). En el caso particular de los arácnidos, Correa (2004) realizó un estudio comparativo con cinco familias pertenecientes al orden Araneae en los humedales San Isidro y San José Comondú, Baja California Sur, encontrando que las familias Anyphaenidae y Tetragnathidae prefieren la zona mésica para su distribución, mientras que determinadas especies pertenecientes a las familias Araneidae, Mimetidae y Theridiidae, tienen fuerte preferencia por la zona mésica y otras por los ambientes xéricos.

Selección de hospederos por avispas parasitoides.

El proceso de localizar y aceptar una presa u hospedero es llamado “selección de hospedero”. Todos los organismos encontrados en un hábitat determinado son presas y hospederos potenciales, pero existen variaciones en la calidad entre los hábitats y los hospederos, por lo tanto, algunos hábitats contienen más hospederos que otros, algunas presas son mejores recursos de alimento, y algunos hospederos pueden producir una progenie con mayor adecuación (Strand y Obrycki 1996).

Las hembras parasitoides generalmente comienzan la búsqueda de hospederos poco después de emerger. No obstante, muchas especies de hospederos no están dispersas equitativamente en el hábitat, más bien tienden a formar grupos de tamaño variable (parches). En consecuencia, la hembra parasitoide tiene que dividir su tiempo entre diferentes parches para maximizar el número de progenie que ella puede producir durante

su corta vida adulta. Por tal razón, para lograr parasitar a un hospedero, la hembra debe encontrar un parche, localizar los hospederos dentro del parche, e identificar a los que son benéficos para el desarrollo de la progenie (van Alphen *et al.* 2003). En éste último paso, en algunos estudios se ha considerado que la selección de presas por la avispa puede estar en función de su abundancia, de un requerimiento específico de biomasa para proveer las celdas, o por la preferencia para capturar ciertas especies de arañas (Coville 1987 y Elgar y Jebb 1999).

1. Abundancia

En el proceso de selección, los parasitoides tienden a concentrarse sobre las especies de hospederos más abundantes (van Alphen y Vet 1986). De ésta manera, se ha considerado que un factor importante que influye en la preferencia de presas por las avispas loderas, es la abundancia relativa de las diferentes especies de arañas (Coville 1987). Coville (1987) encontró que en algunos estudios, los esfécidos respondieron a agregaciones locales de presas, y especuló que los esfécidos pueden mostrar una inmediata respuesta funcional al incremento en la abundancia de presas, es decir, a elevadas cantidades de presas, las hembras pueden abastecer las celdas más rápidamente, y quizá completar más celdas durante su vida. Otro valor adaptativo que tiene la preferencia por forrajear sobre las especies más abundantes, puede ser un incremento en la eficiencia de búsqueda, debido a que los parasitoides retienen una imagen de búsqueda de las especies de hospederos dominantes (Cornell 1976). En una investigación llevada a cabo con la avispa lodera *Chalybion californicum*, se observó que el área de estudio proporcionó abundantes sitios para la suspensión de telarañas, favoreciendo la presencia de terididos y algunos araneidos;

por lo tanto, se concluyó que la abundancia de arañas pertenecientes a las familias Theridiidae y Araneidae en los nidos de la avispa, puede reflejar en parte la abundancia de las arañas en los hábitats cercanos al área de anidación de las avispas (Landes *et al.* 1987).

2. Biomasa

La aceptación de las presas por las avispas se atribuye a diversos factores tales como, la forma, tamaño, movimientos y sonidos de estas (Vinson 1976). En particular, el tamaño puede ser indicador del valor de una presa encontrada, particularmente para los parasitoides idiobióticos cuyas larvas se desarrollan en el hospedero encontrado por la madre (Waage 1986). En consecuencia, para ciertas especies de himenópteros, la cantidad de presas proporcionadas por la madre, determina el alimento total disponible para que se desarrollen las larvas esfécidos o pompílidos. Elgar y Jebb (1999) encontraron que *Sceliphron laetum* selecciona el tamaño de cada presa, lo que permitió a las avispas proveer sus cámaras con una masa relativamente constante por medio de un trueque aparente entre el tamaño y el número de arañas presa. De igual forma, Coville (1982) mencionó que en *Trypoxylon* (*Trypargilum*), la biomasa de las celdas que contienen muchas arañas pequeñas es la misma de aquellas celdas que contienen pocas arañas grandes. Sin embargo, no siempre sucede así, por ejemplo en *Trypoxylon rogenhoferi* se obtuvo que el peso de la biomasa en una celda que contenía de 7 a 13 arañas, fue estadísticamente diferente de aquellas que contenían de 15 a 26 presas (Camillo *et al.* 1994).

3. Especificidad por las especies de hospederos

Se considera que los parasitoides son más especializados que los depredadores, porque sus ciclos de vida están más íntimamente relacionados con los de sus hospederos (Price 1980).

El grado de especialización para algunos grupos está determinado filogenéticamente, como ocurre en los parasitoides de la familia Braconidae, cuyos individuos atrapan insectos de más de 120 familias, aún muchas subfamilias están restringidas a un único orden de insectos, y los principales linajes a menudo se restringen a una sola familia de hospederos (Wharton 1993). Otra consideración importante en la predicción de la gama de hospederos capturados, es el tipo de relaciones ecológicas que existen entre los enemigos naturales y su presa. Por ejemplo, la repartición del recurso (diferenciación del nicho) puede conducir a una especialización del nicho, lo cual a su vez resultará en un intervalo de especies hospederas más restringido (Strand y Obrycki 1996). Así, en un estudio realizado en dos especies simpátricas de esfécidos, se observó que los nidos de *Sceliphron caementarium* contenían una gama de presas más amplia que los nidos de *Chalybion caeruleum*, de esta manera se concluyó que la competencia probablemente había sido un factor selectivo importante en la evolución de las conductas de caza en *Chalybion* y *Sceliphron*. Por lo tanto, la especialización de *Chalybion* por capturar arañas constructoras de red puede deberse a la repartición del nicho entre las dos especies de parasitoides (Blackledge y Pickett 2000).

JUSTIFICACIÓN

El estudio de los humedales es importante por ser refugios de gran interés biológico, debido a que en ellos se encuentran especies de flora y fauna de afinidad contrastante con la biota circundante y por lo tanto son consideradas como áreas prioritarias para su conservación. En México existen muy pocos estudios sobre las asociaciones biológicas entre arañas y avispas relacionadas con humedales y otros ecosistemas, por lo que la presente investigación se enfocó a la importancia del hábitat en la disponibilidad de arañas presa y su influencia en la preferencia de las avispas por éstas.

OBJETIVO GENERAL

Determinar la variación espacial y temporal en la composición de arañas hospederas en los nidos de la avispa parasitoide *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum*, y su relación con la disponibilidad de presas en un humedal de Baja California Sur.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Estimar la variación temporal y espacial en la abundancia de las familias y géneros de arañas en la zona aledaña a un humedal.
- Caracterizar la estructura de los nidos de *T. tridentatum tridentatum*, en dos zonas pertenecientes a un humedal de Baja California Sur.
- Conocer la composición taxonómica de las especies de arañas capturadas por *T. tridentatum tridentatum*.
- Identificar si las hembras de *T. tridentatum tridentatum* seleccionan a las presas en función de variables como la abundancia, tamaño o la preferencia a nivel de especie, género o familia.

HIPÓTESIS

Si la estructura y composición de las comunidades vegetales producen diferencias en la estructura de las comunidades de arañas, entonces las diferencias entre estas últimas se reflejarán en el contenido de los nidos de las avispas. Además, la selección de presas por las avispas estará determinada por la abundancia de las presas, por el tamaño de éstas, por la especificidad taxonómica, o por una combinación de todas.

MÉTODOS

1. Área de estudio

La localidad de estudio se ubica en La Sierra las Cruces al este de la ciudad de la Paz, donde se generan varias cuencas pequeñas, en una de ellas se origina el arroyo “El Cajoncito”, sobre el cual se encuentra la “Presa Buena Mujer”. Esta presa se sitúa a los 24°05’02” N y 110°11’26” O (Fig. 3). Sus alrededores están conformados por rocas ígneas intrusivas ácidas del Cretácico superior (INEGI, 1981). El suelo es de tipo yermosol háplico y regosol eutríco de textura gruesa, es decir, son suelos que tienen una capa superficial de color claro y pobre en materia orgánica, también está constituido por litosoles, los cuales son suelos sin desarrollo con profundidad menor de 10 cm (INEGI, 1981).

El clima es del tipo BWhw, por lo tanto se considera como muy seco semicálido con lluvias en verano y porcentaje de precipitación invernal entre 5 y 10.2 e inviernos frescos (INEGI, 1981). La temperatura media registrada para la zona durante los siete meses de estudio fue de 28.4° C (D.E.= 2.4, intervalo de 23.8° a 30.8° C) y la precipitación se presentó en el área únicamente en el periodo de julio (63 mm) a octubre (23 mm) (Fig. 4). La vegetación corresponde al matorral sarco-crasicaule en donde se encuentran asociadas especies comunes del matorral crasicaule y del matorral sarcocaule. En esta comunidad vegetal abundan las cactáceas como *Pachycereus pringlei* (Cardón), *Machaerocereus gummosus* (Pitaya agria), *M. eruca* (Chirinda), *Lophocercus schoottii* (Senita), *Opuntia* sp. (Chollas), *Lemaireocereus thurberi* (Pitaya dulce). Las especies

sarcocaules más comunes son *Jatropha cinerea* (Lombay), *Bursera* sp. (Torotes), *Fouquieria peninsularis* (Palo adán). Otras especies frecuentes son *Prosopis* sp. (Mezquite) y *Cercidium* sp. (Palo verde) (INEGI, 1981).

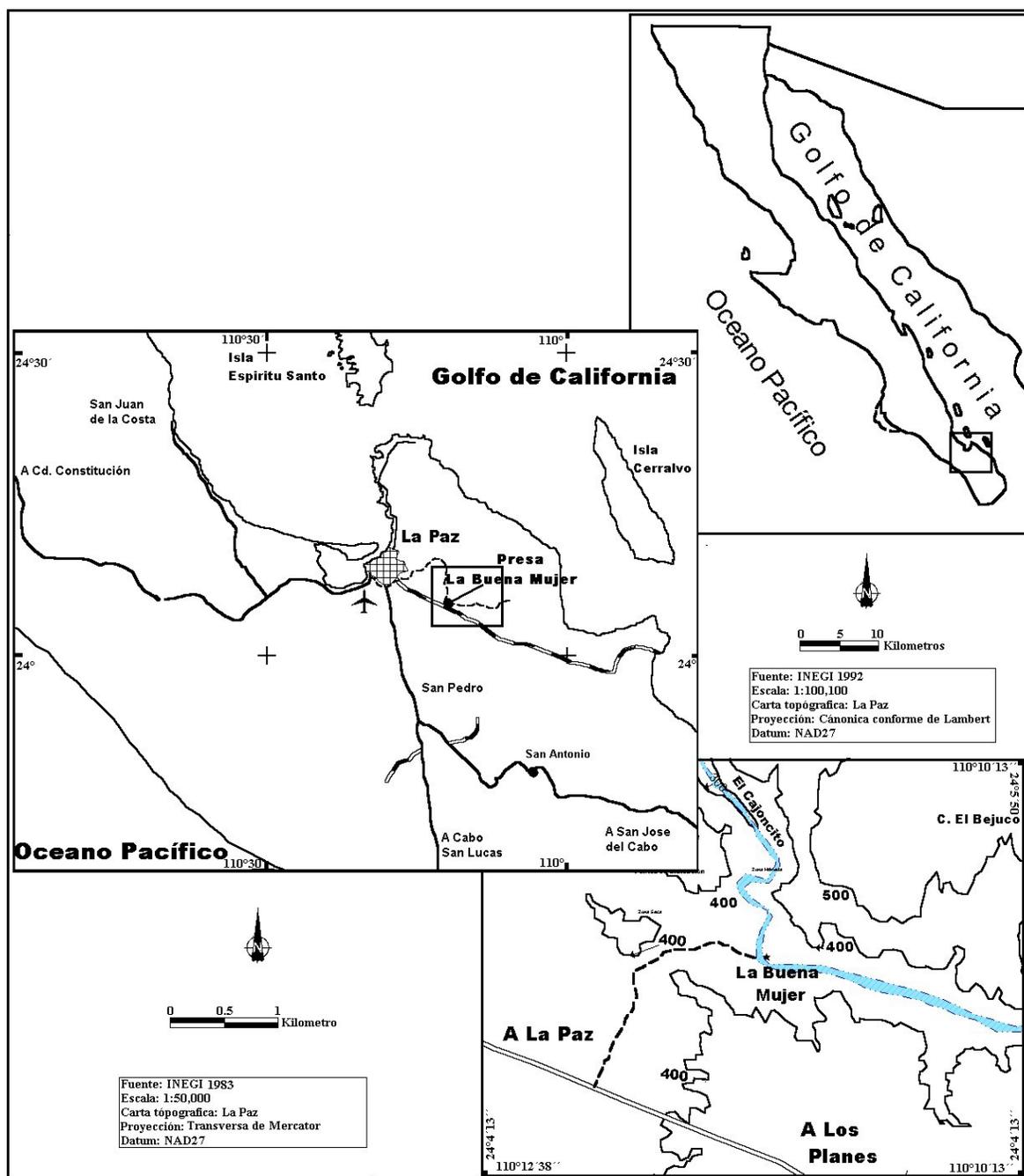


Figura 3. Localización del área de estudio en la Región del Cabo, Baja California Sur, México.

Las especies de plantas que se localizaron exclusivamente en los transectos de la zona xérica son *Abutilon* sp., *Acacia* sp., *Adelia virgata*, *Agave* sp., *Bourreria sonora*, *Esenbeckia flava*, *Fouquieria diguetii*, *Gochnatia arborescens*, *Haematoxylon brasiletto*, *Opuntia* sp. 1 (Cholla), *Psorothamnus spinosus* y *Solanum hindsianum*. Para la zona métrica, las especies exclusivas fueron *Aster spinosus*, *Baccharis salicifolia*, *Celosia floribunda*, *Condalia globosa*, *Ficus* sp., *Haplopappus* sp., *Hyptis tephrodes*, *Opuntia* sp. 2 (Nopal), *Prosopis* sp., *Senna villosa*, *Tecoma stans* y *Washingtonia* sp.

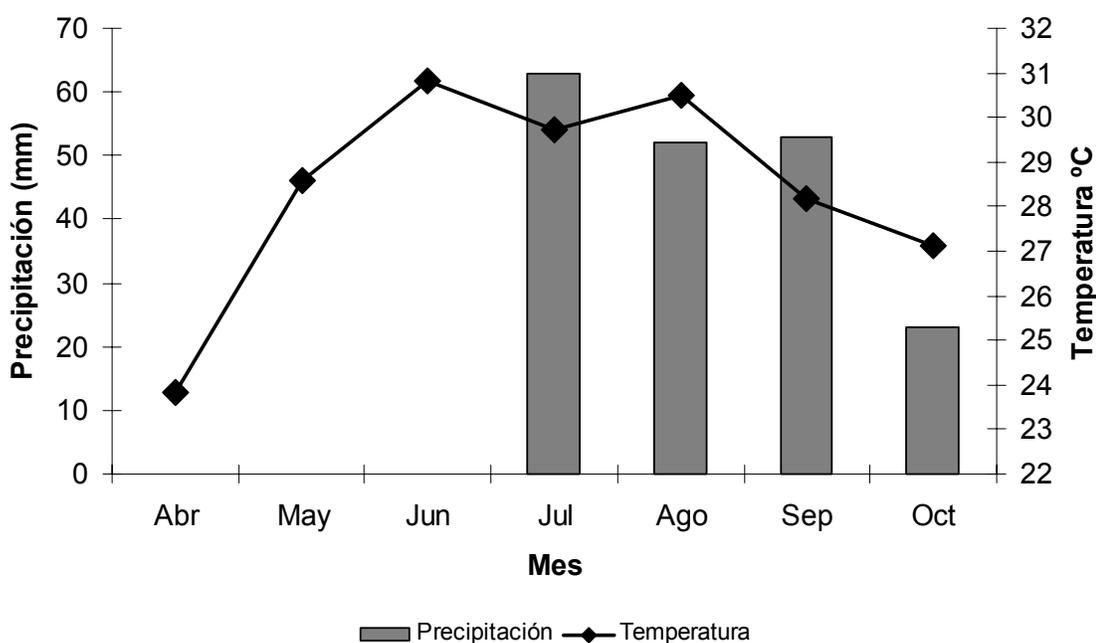


Figura 4. Climograma con la variación mensual en la precipitación (mm) y temperatura (°C) en la “Presa Buena Mujer”, Baja California Sur.

2. Trabajo de Campo

2.1 Colecta de nidos

Con el objeto de conocer las especies de arañas presa de la avispa lodera *T. tridentatum tridentatum*, se realizaron colectas quincenales en la localidad la “Presas Buena Mujer”, durante los meses de abril a octubre del 2004. En ella se trazó un total de seis transectos de 100 m cada uno; tres fueron perpendiculares al cuerpo de agua en la vegetación mésica, y tres en la vegetación xérica (Fig. 5) con una separación de 600 m entre las dos zonas. A lo largo de cada transecto se colocaron 10 trampas-nido a intervalos de 10 metros con dirección al este y a una altura de 1.5 m entre las ramas de los árboles (Jiménez y Tejas 1994). Las trampas consistieron en un poliedro irregular de madera de 4.0 X 9.1 X 17.4 cm, con 4 perforaciones regulares de 6 mm de diámetro y 15.2 cm de profundidad (de acuerdo con Jiménez y Tejas 1994). En las perforaciones se introdujo un popote de plástico transparente de 6 mm de diámetro. Las trampas-nido fueron revisadas cada dos semanas sustituyendo los popotes ocupados por uno nuevo. Cada popote fue numerado cronológicamente, registrando la fecha de colecta, y el número de transecto y trampa. Los popotes fueron llevados al laboratorio para su análisis y cuantificación.

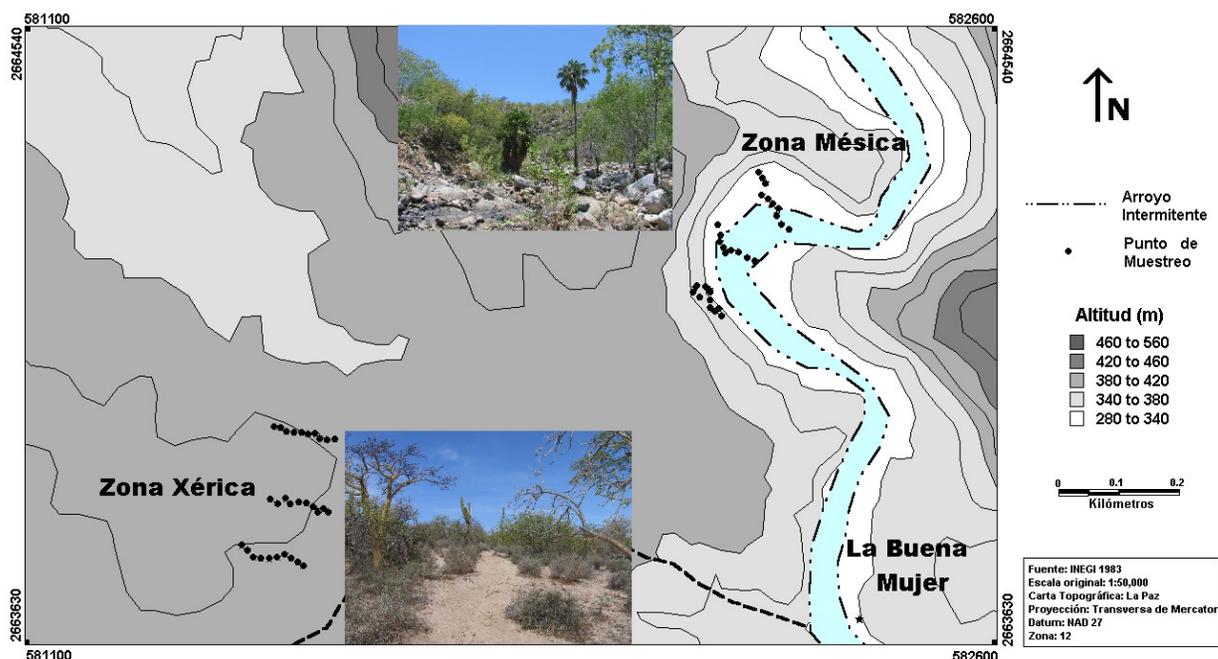


Figura 5. Disposición de los transectos en las dos zonas de estudio.

2.2 Abundancia de presas

La abundancia de las especies de arañas en el campo se evaluó mensualmente en el periodo comprendido de abril a septiembre del 2004 de las 8:00 h a las 18:00 h, en los mismos transectos y puntos donde se colocaron las trampas de nido. En cada punto se sacudió la vegetación existente en un área de 25 m² (cuadrante) durante un lapso de tiempo de 5 min. Las arañas fueron capturadas en el follaje, utilizando redes del tipo “sombrija japonesa” que se componen de un trozo de loneta de 1.0 m X 1.0 m, estructurada con dos tubos de aluminio o de plástico PVC de 1.40 m de longitud cada uno (cruzados los tubos mantendrán la loneta extendida). Estas redes se entremetieron en el follaje, mismo que se sacudió o golpeó con una vara, para precipitar a la red los organismos. Los ejemplares capturados fueron extraídos con un aspirador, pinceles empapados con alcohol o pinzas.

Todas las arañas recolectadas se conservaron en frascos con alcohol al 70%. A las especies de plantas encontradas dentro de cada punto de muestreo se les tomaron las medidas de ancho y largo para obtener su valor de importancia (VI). La abundancia se obtuvo aplicando el índice de marginalidad (OMI) que es utilizado para el estudio de la amplitud multidimensional de las especies como la separación, diferenciación y distribución del nicho (Dolédec *et al.* 2000, Philippe y Richard 2002, Thuiller *et al.* 2004), el presente análisis se encuentra en el paquete ADE-4 (Thioulouse *et al.* 1997). Este índice analiza una matriz ambiental y una faunística. La matriz ambiental ($n \times p$), contiene las medidas de las “ p ” variables (como columnas) en un grupo de “ n ” hábitats o unidades muestrales (como renglones). La matriz faunística ($n \times t$) contiene la abundancia de “ t ” especies (como columnas) en los mismos “ n ” hábitats (como renglones).

La matriz ambiental contiene las variables de las unidades de evaluación y fue examinada con el análisis de componentes principales, utilizando sólo la matriz de correlación. Las variables incluidas en la matriz corresponden a los valores de importancia de las especies de plantas localizadas en cada punto de muestreo. El valor de importancia se obtuvo empleando las siguientes ecuaciones:

$$\text{Cobertura} = 0.75 * \pi * \text{ancho}^2 * \text{largo} \quad (1)$$

Donde:

$$\pi = 3.1416$$

$$\text{CR} = \frac{\text{Cobertura de la especie "i" en el cuadrante "j"}}{\text{Cobertura total en el cuadrante "j"}} * 100 \quad (2)$$

Donde:

CR= Cobertura relativa de la especie "i" en el cuadrante "j".

$$FR = \frac{\text{Número de plantas de la especie "i" en el cuadrante "j"}}{\text{Total de plantas en el cuadrante "j"}} * 100 \quad (3)$$

Donde:

FR= Frecuencia relativa de la especie "i" en el cuadrante "j".

$$VI = CR + FR \quad (4)$$

Donde:

VI= valor de importancia de la especie "i" en el cuadrante "j"

El valor de importancia tomo valores de 0-200, los cuales al ser porcentajes fueron normalizados con la raíz del arco seno.

La tabla faunística contiene la abundancia por unidad muestral, esta fue transformada en $\log(x+1)$ para reducir el efecto de la especie dominante y se le aplicó el análisis de correspondencia. Ambos archivos fueron introducidos en el análisis de nicho, que busca el curso medio entre los ejes de marginalidad de cada especie en conjunto.

Los parámetros obtenidos con el análisis de marginalidad son:

1) Marginalidad, que es la distancia promedio de condiciones de hábitat usadas por una especie y la condición promedio del hábitat utilizado por el total de especies.

2) El índice de tolerancia o amplitud de nicho.

3) La tolerancia residual que representa la variación en el nicho de las especies que no es tomado en cuenta por el eje de la marginalidad.

4) La inercia, que representa la cuantificación de la influencia de las variables ambientales en la separación del nicho.

Se utilizó una prueba modificada de Monte Carlo, la cual considera la equiprobabilidad de “n” permutaciones de los renglones (puntos de muestreo) de la tabla faunística, comparando primero la marginalidad observada de las especies en la distribución de 10000 permutaciones. Si una de las 10000 permutaciones es mayor que lo observado, la marginalidad tiene una significancia estadística de $p > 0.05$ (Dolédec *et al.* 2000).

3. Trabajo de laboratorio

3.1 Composición de nidos

En el laboratorio se analizó la estructura y contenido de los nidos, para esto se registró la longitud de las celdas de crianza que componen el nido, la longitud de los espacios desocupados (celdas vestibulares e intercalares) y el número de arañas por celda. Se tomó el peso fresco de cada araña y de todas las arañas dentro de la celda. Además, se verificó la fase del ciclo de vida en el que se encuentra la araña (juveniles, machos ó hembras). Los datos obtenidos de los elementos que conforman los nidos fueron comparados utilizando pruebas t-student, para conocer si existen diferencias significativas en la estructura y contenido de los nidos entre las dos zonas evaluadas. Los contenidos de celdas que contuvieron larvas muertas fueron preservados en alcohol al 70% para identificar las especies de arañas.

3.2 Análisis taxonómico de las arañas

Las arañas capturadas por la avispa y las obtenidas en campo se determinaron bajo el microscopio estereoscópico, utilizando claves y descripciones taxonómicas de diversos autores. Para éste propósito, los organismos fueron observados en el microscopio de disección Carl Zeiss sumergiéndolos en una caja petri con alcohol etílico al 70% y arena blanca de grano fino como sustrato, colocando a los ejemplares en la posición deseada. Las arañas provenientes de los nidos se identificaron a nivel de especie (en caso de haber adultos presentes), y las arañas colectadas en campo fueron determinadas a nivel de familia y especie para aquellas que son presas de la avispa.

Los ejemplares de arañas y avispas, se etiquetaron e incorporaron a la Colección Aracnológica (CARCIB) del Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C.

4. Análisis de datos

Las variaciones espacio-temporales en la composición y abundancia de las familias y especies presa disponibles en el área de estudio, fueron determinadas con el análisis de funciones discriminantes (AFD). De igual forma, éste análisis se utilizó para estimar las variaciones en la composición de los nidos de las avispas entre zonas. El AFD, es un procedimiento que calcula la máxima distancia de entidades de muestra previamente agrupadas, basada en un conjunto de variables. El análisis requiere de una matriz de variables dependientes y una variable agrupadora. La matriz de variables dependientes está constituida por la abundancia de arañas (columnas), en los correspondientes puntos de

muestreo (renglones), mientras que la variable agrupadora contiene el grupo (código) al cual le corresponde cada punto de muestreo (Tabla I). Para el grupo de datos en la matriz, hay Q (igual a $G-1$) posibles funciones canónicas (donde G es el número de grupos); por ejemplo, en un AFD con dos grupos existe una sola función canónica, en un AFD de tres grupos hay dos funciones canónicas y así sucesivamente (McGarigal *et al.* 2000).

Tabla I. Ejemplo de la construcción de una matriz de datos con dos grupos.

Punto de muestreo	Grupo	Variables dependientes			
		X_1	X_2	...	X_P
1	A	x_{11}	x_{12}	...	x_{1P}
2	A	x_{21}	x_{22}	...	x_{2P}
:	:	:	:	...	:
n	A	x_{n1}	x_{n2}	...	x_{nP}
$n+1$	B	$x_{n+1,1}$	$x_{n+1,2}$...	$x_{n+1,P}$
$n+2$	B	$x_{n+2,1}$	$x_{n+2,2}$...	$x_{n+2,P}$
:	:	:	:	...	:
N	B	x_{N1}	x_{N2}	...	x_{NP}

N = Número de entidades de muestra y P = Número de variables

En el caso del análisis para la disponibilidad de familias y especies de arañas en campo, la variable agrupadora se determinó por la combinación de zona (xérica ó mésica) y mes (grupos espacio-temporales), donde las variables dependientes correspondieron a la abundancia de familias y especies, respectivamente (Tabla II). En el caso de la estructura y contenido de los nidos, la variable agrupadora fue la zona (xérica y mésica), y las variables dependientes fueron:

- 1) La proporción normalizada de las arañas por especie presentes en los nidos.
- 2) El número de celdas por nido.
- 3) El tamaño promedio de las celdas por nido.
- 4) La biomasa promedio de arañas.

- 5) El número de arañas por nido.
- 6) El número de especies por nido.

Tabla II. Datos utilizados para la construcción de las matrices para el análisis de funciones discriminantes.

AFD	Número de grupos	Variables dependientes (columna)	Número de entidades de muestra (renglones)
Familia	10 espacio-temporales (dos zonas evaluadas en cinco meses)	Abundancia de cada familia	300 (30 por grupo)
Especie	12 espacio-temporales (dos zonas evaluadas en seis meses)	Abundancia de cada especie	360 (30 por grupo)
Contenido y estructura de nidos	Dos zonas	Proporción normalizada de las arañas por especie	Xérica = 6 nidos Mésica = 11 nidos

Se usaron las distancias de Mahalanobis para calcular la distancia entre la condición promedio de cada grupo (centroide) y los puntos de muestreo. Si la distancia mínima entre el centroide "A" y el punto de muestreo "N" corresponde a un grupo diferente al cual fue originalmente agrupado, se considera como un punto de muestreo mal clasificado, es decir, que la composición de especies es más similar a otro grupo que al que fue agrupado. El porcentaje de clasificaciones correctas es un indicativo de que tan diferentes o similares son los grupos espacio-temporales (Fig 6).

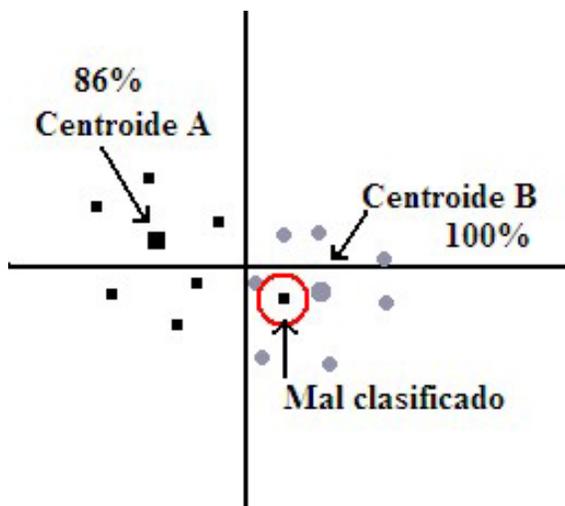


Figura 6. Representación esquemática de las distancias de Mahalanobis para el caso de dos grupos.

Se realizaron correlaciones y regresiones simples de la abundancia de arañas en los nidos, contra la abundancia de arañas en campo para definir si la selección de presas depende de su disponibilidad en campo (respuesta funcional). También se realizaron correlaciones y regresiones simples de la masa promedio de las arañas contra el número de arañas por nido para establecer si las avispas hembra eligen a sus presas hasta conseguir una cantidad de biomasa en específico.

RESULTADOS

1. Disponibilidad espacial de las arañas en el área de estudio

En el área de estudio se recolectó un total de 20 familias de arañas, de las cuales nueve mostraron una relación significativa entre la vegetación y la abundancia de las familias Anyphaenidae, Clubionidae, Mimetidae, Miturgidae, Oxyopidae, Philodromidae, Pisauridae, Theridiidae y Uloboridae (Tabla III), por tal razón, estas familias poseen requerimientos específicos en el tipo de vegetación. Las familias Anyphaenidae, Theridiidae, Oxyopidae y Clubionidae se colectaron con mayor frecuencia en vegetación perteneciente a la zona xérica, por el contrario, los filodrómidos, mimétidos, pisauridos y uloboridos fueron más colectados en la vegetación correspondiente a la zona mésica, y la familia Miturgidae se encontró exclusivamente en la vegetación cercana al humedal (Fig. 8). De esta manera, los oxiopidos se asociaron a especies de plantas como *Ferocactus* sp., y los clubiónidos con *Acacia* sp., *Indigofera fruticosa* y *Jatropha cinerea*. La familia Philodromidae está más relacionada a las especies *Prosopis* sp. y *Tecoma stans*, la Mimetidae a *Senna villosa*, la Pisauridae con *Hyptis tephrodes* y *Washingtonia* sp., la Uloboridae a *Aster spinosus*, *Baccharis salicifolia* y *Celosia floribunda* y los mitúrgidos con *Prosopis* sp. y *Tecoma stans* (Fig. 7 y 8).

Tabla III. Análisis de marginalidad de 20 familias de arañas disponibles en el área de estudio.

Especie	Inercia	OMI	Tol	TolR	%OMI	%Tol	%TolR	p
Araneidae	41.36	0.03	2.07	39.27	0.07	5	94.95	NS
Anyphaenidae	39.79	0.06	0.99	38.73	0.15	2.49	97.34	<0.05
Clubionidae	57.39	10.29	4.04	43.05	17.93	7.04	75.01	<0.05
Dictynidae	40.45	0.007	1.68	38.77	0.02	4.15	95.85	NS
Filistatidae	89.59	89.59	0	0	100	0	0	NS
Gnaphosidae	40.51	1.64	1.55	37.33	4.05	3.83	92.15	NS
Heteropodidae	38.88	0.22	1.35	37.31	0.57	3.47	95.96	NS
Mimetidae	43.6	1.16	1.23	41.21	2.66	2.82	94.52	<0.05
Miturgidae	34.14	3.97	0.85	29.32	11.63	2.49	85.88	<0.05
Oecobiidae	19.78	12.06	1.44	6.28	60.97	7.28	31.75	NS
Oxyopidae	40.99	0.61	1.55	38.83	1.49	3.78	94.73	<0.05
Philodromidae	38.21	0.36	2.49	35.37	0.94	6.52	92.57	<0.05
Pholcidae	26.17	26.17	0	0	100	0	0	NS
Pisauridae	46.06	6.63	5.79	33.63	14.39	12.57	73.01	<0.05
Salticidae	40.56	0.03	1.24	39.29	0.07	3.06	96.87	NS
Segestriidae	46.6	20.22	5.7	20.68	43.39	12.23	44.38	NS
Tetragnathidae	21.85	12.83	2.16	6.86	58.72	9.89	31.4	NS
Theridiidae	41.11	0.13	2.22	38.76	0.32	5.4	94.28	<0.05
Thomisidae	40.34	0.02	1.14	39.18	0.05	2.83	97.12	NS
Uloboridae	59.61	16.41	5.74	37.47	27.53	9.63	62.86	<0.05

OMI= índice de marginalidad, Tol= índice de tolerancia, TolR= índice de tolerancia residual, OMI, Tol y TolR= porcentajes de variabilidad de los respectivos índices, NS= estimacion no significativa, $P > 0.05$

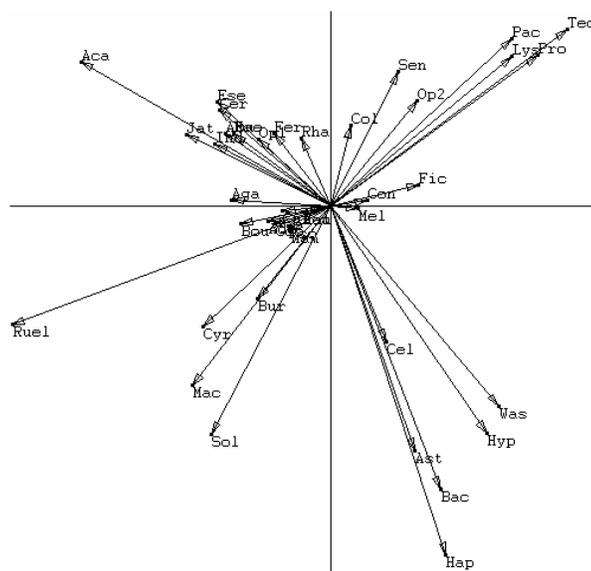


Figura 7. Posición de las especies de plantas encontradas en el área de estudio empleando los dos primeros ejes del índice de marginalidad (OMI) para las familias de arañas. Las abreviaturas de las especies de plantas se presentan en el Anexo 1.

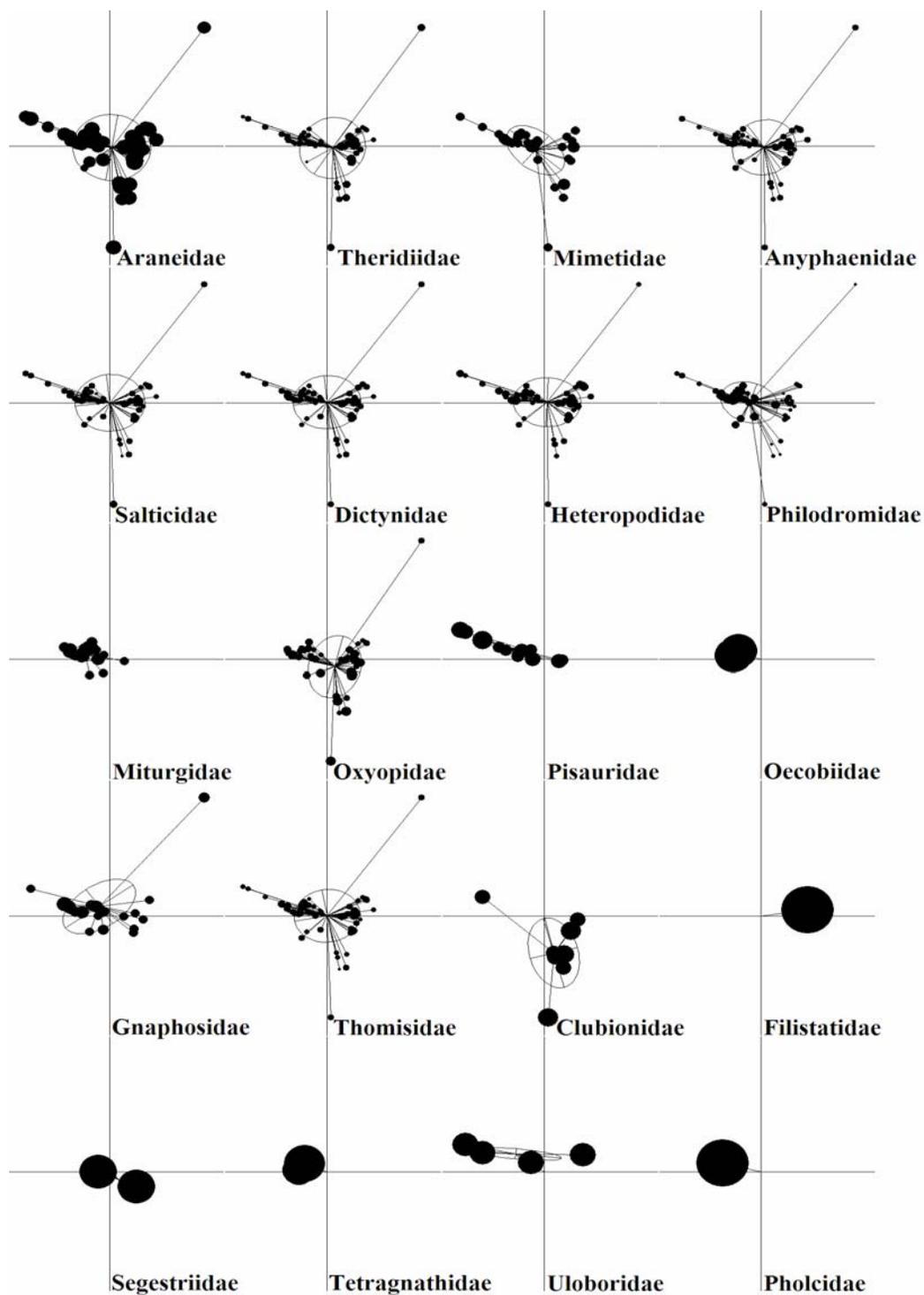


Figura 8. Posición promedio de las familias de arañas disponibles en la zona de estudio en relación con el promedio de la vegetación presente en el hábitat. El diámetro de los círculos corresponde a la abundancia relativa de las familias de arañas dentro de los puntos de muestreo, las líneas unen al centroide de la familia correspondiente con cada punto de muestreo y las elipses representan la amplitud de plantas usadas por cada familia.

Las arañas presa disponibles en el área se distribuyeron en 32 especies, las especies que se asociaron significativamente con la vegetación fueron *Dendryphantes melanomerus*, *Dictyna* sp., *Eriophora* sp., *Eustala rosae*, *Hibana incurva*, *Theridion positivum*, *Theridion submissum* cuyos individuos fueron capturados principalmente sobre vegetación perteneciente a la zona xérica, en contraste, *Dendryphantes* sp., *Eustala californiensis*, *Mallos pallidus*, *Mimetus nayarit*, *Neoscona* sp., *Philodromus* sp. y *Thiodina sylvana* se colectaron con más frecuencia en la vegetación de la zona métrica, mientras que *Cheiracanthium* sp., se recolectó únicamente en la vegetación aledaña al humedal (Tabla IV). Las especies de arañas que se encontraron habitando sobre un tipo de vegetación en particular son *E. rosae* que estuvo asociada a plantas de la especie *Acacia* sp., *E. californiensis* a *Prosopis* sp., *M. nayarit* con *Ficus* sp. y *Senna villosa*, *Neoscona* sp. con *Celosia floribunda* y *Cheiracanthium* sp. a *Tecoma stans* (Fig. 9). El resto de las especies de arañas que se recolectaron en la zona xérica se asociaron principalmente a plantas como *Acacia* sp. y *Haematoxylon brasiletto*, mientras que *M. pallidus*, *Philodromus* sp. y *T. sylvana* se asociaron con *Lysiloma candida* (Fig. 9 y 10).

Tabla IV. Análisis de marginalidad de 32 especies de arañas presa disponibles en el área de estudio.

Especie	Inercia	OMI	Tol	TolR	%OMI	%Tol	%TolR	p
<i>Araneus detrimentosus</i>	44.37	5.52	3.38	35.46	12.44	7.62	79.92	NS
<i>Araneus lineatipes</i>	15.75	6.47	0.07	9.21	41.08	0.44	58.48	NS
<i>Acacesia</i> sp.	36.39	3.88	1.92	30.59	10.66	5.28	84.06	NS
<i>Araneus pegnia</i>	24.03	7.14	0.72	16.17	29.71	3	67.29	NS
<i>Argiope argentata</i>	24.42	5.04	0.48	18.9	20.64	1.97	77.4	NS
<i>Cheiracanthium</i> sp.	35.04	3.63	0.57	30.84	10.36	1.63	88.01	<0.05
<i>Cyclosa turbinata</i>	72.15	17.62	1.97	52.57	24.42	2.73	72.86	<0.05
<i>Dendryphantes melanomerus</i>	45.7	0.9	2.24	42.56	1.97	4.9	93.13	<0.05
<i>Dendryphantes</i> sp.	39.88	0.29	1.26	38.33	0.73	3.16	96.11	<0.05
<i>Dictyna</i> sp.	44.99	1.11	2.96	40.93	2.47	6.58	90.98	<0.05
<i>Eustala brevispina</i>	36.18	3.92	4.63	27.63	10.83	12.8	76.37	NS
<i>Eustala californiensis</i>	39.76	1.22	1.07	37.46	3.07	2.69	94.22	<0.05
<i>Eriophora</i> sp.	43.37	0.51	2.47	40.39	1.18	5.7	93.13	<0.05
<i>Euryopsis californica</i>	36.76	0.87	1.6	34.29	2.37	4.35	93.28	NS
<i>Eustala rosae</i>	49.62	2.26	2.59	44.77	4.55	5.22	90.23	<0.05
<i>Hibana incurva</i>	40.85	0.17	1.96	38.72	0.42	4.8	94.79	<0.05
<i>Kaira alba</i>	32.17	8.67	2.88	20.62	26.95	8.95	64.1	NS
<i>Larinia directa</i>	45.19	2.4	3.66	39.12	5.31	8.1	86.57	NS
<i>Latrodectus</i>	26.56	7.34	3.88	15.34	27.64	14.61	57.76	NS
<i>Leucauge argyra</i>	22.28	13.47	2.43	6.38	60.46	10.91	28.64	NS
<i>Mimetus hesperus</i>	33.23	83.78	1.67	23.19	252.12	5.03	69.79	NS
<i>Mallos pallidus</i>	40.81	0.43	2.9	37.47	1.05	7.11	91.82	<0.05
<i>Mangora</i> sp.	15.47	2.11	0.23	13.13	13.64	1.49	84.87	NS
<i>Metepeira crassipes</i>	45.87	1.78	1.1	42.99	3.88	2.4	93.72	NS
<i>Mimetus nayarit</i>	43.13	1.28	1.88	39.97	2.97	4.36	92.67	<0.05
<i>Neoscona</i> sp.	44.23	1.2	2.89	40.14	2.71	6.53	90.75	<0.05
<i>Philodromus</i> sp.	36.14	1.74	1.6	32.8	4.81	4.43	90.76	<0.05
<i>Philoponella arizonica</i>	59.21	59.21	0	0	100	0	0	NS
<i>Theridion positivum</i>	49.45	2.6	2.62	44.23	5.26	5.3	89.44	<0.05
<i>Theridion submissum</i>	42.97	0.35	2.95	39.67	0.81	6.87	92.32	<0.05
<i>Thiodina sylvana</i>	39.25	0.36	1.97	36.92	0.92	5.02	94.06	<0.05
<i>Uloborus segregatus</i>	28.35	28.35	0	0	100	0	0	NS

OMI= índice de marginalidad, Tol= índice de tolerancia, TolR= índice de tolerancia residual, OMI, Tol y TolR= porcentajes de variabilidad de los respectivos índices, NS= estimacion no significativa, $P > 0.05$

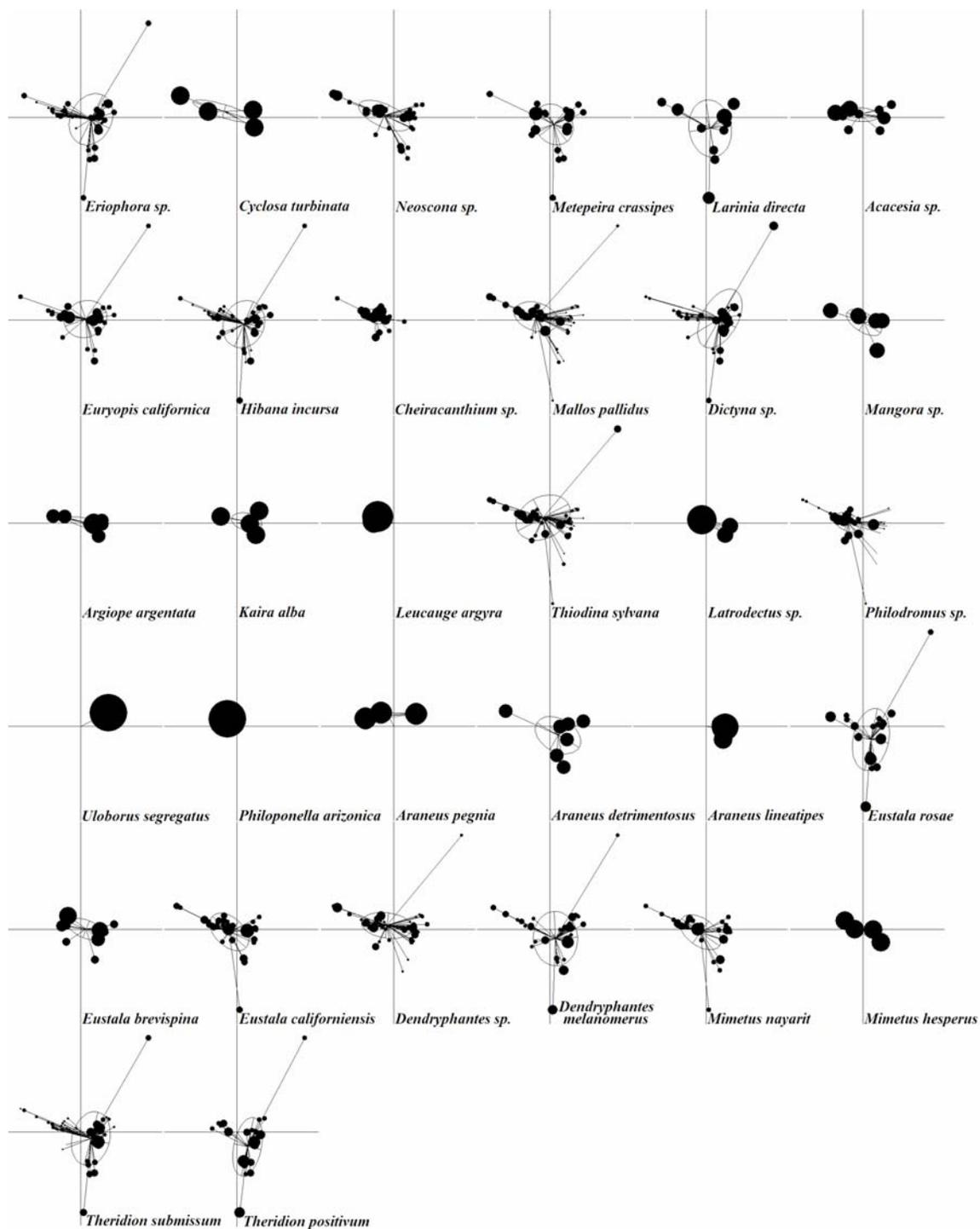


Figura 9. Posición promedio de las especies de arañas presa disponibles en la zona de estudio en relación con el promedio de la vegetación presente en el hábitat. El diámetro de los círculos corresponde a la abundancia relativa de las especies de arañas dentro de los puntos de muestreo, las líneas unen al centroide de la especie correspondiente con cada punto de muestreo y las elipses representan la amplitud de plantas usadas por cada especie.

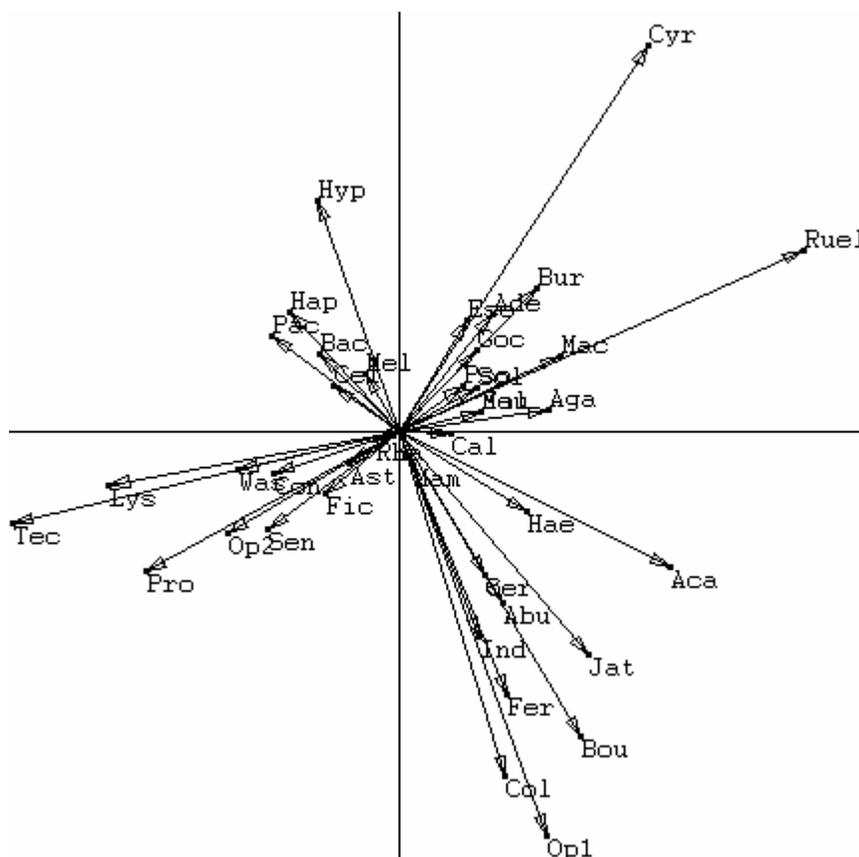


Figura 10. Posición de las especies de plantas encontradas en el área de estudio empleando los dos primeros ejes del índice de marginalidad (OMI) para las especies de arañas. Las abreviaturas de las especies de plantas se presentan en el Anexo 1.

2. Variación espacial y temporal de las arañas disponibles en el área de estudio

La composición de familias de arañas disponibles en campo presentaron variaciones temporales y espaciales significativas ($F_{180,2253} = 4.6$, $p < 0.0001$), donde las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes explican el 60% de la variación de los datos (eigenvalor raíz 1= 1.22 y raíz 2= 0.82). En la zona xérica se encontró una mediana similitud entre puntos de muestreo en la composición de familias dentro de los meses de evaluación (66% bien clasificados), los puntos de muestreo que fueron mal clasificados correspondieron principalmente a otro mes de la misma zona (30.6%) y un bajo porcentaje

de puntos de muestreo presentaron una composición de arañas similar a la zona métrica (3.4%). Los puntos de muestreo en el mes de julio de la zona xérica presentaron la composición de especies más homogénea, al tener el porcentaje más alto de puntos de evaluación bien clasificados (Tabla V). En la zona métrica se obtuvo una baja similitud (45% de los puntos de muestreo bien clasificados) en la composición de familias dentro de los meses de evaluación, el 25.8% de los puntos de muestreo correspondieron a otro mes en la misma zona y el 29.2% de los puntos presentaron una composición de familias similar a la zona xérica (Tabla V). Las familias que aportaron la mayor separación entre zonas y meses fueron Araneidae, con las abundancias más altas en los meses de agosto y septiembre para las dos zonas, Anyphaenidae y Theridiidae fueron más abundantes en mayo dentro de la zona xérica y Philodromidae aportó las mayores abundancias en la zona métrica durante los cinco meses de colecta (Fig. 11) (Anexo 2).

Tabla V. Porcentajes de clasificación por grupo espacio-temporal basado en las distancias de Mahalanobis para las familias de arañas disponibles.

Grupo		Misma Zona		Otra Zona	
		Porcentaje bien clasificado		Porcentaje mal clasificado	
Zona	Mes	Mismo Mes	Otro Mes	Mismo Mes	Otro Mes
Xérica	Mayo	66.67	33.32	0	0.01
	Junio	63.33	36.66	0	0.01
	Julio	83.33	13.33	3.33	0.01
	Agosto	66.67	30	3.33	0
	Septiembre	50	40	6.67	3.33
	Promedio	66	30.6		3.4
Métrica	Mayo	43.33	23.33	0	33.34
	Junio	53.33	10	13.33	23.34
	Julio	40	30	16.67	13.33
	Agosto	40	43.34	0	16.66
	Septiembre	46.67	20	3.33	30
	Promedio	45	25.8		29.2

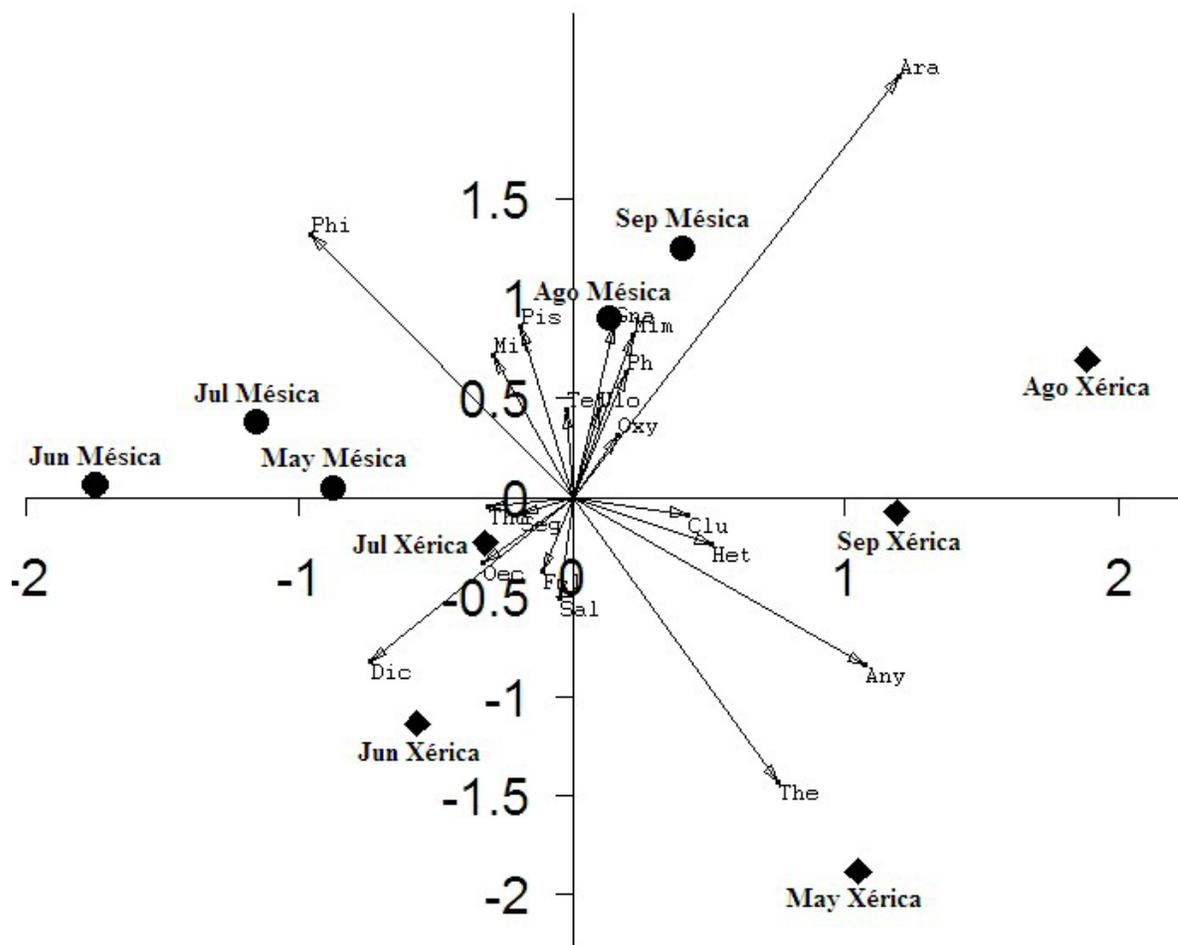


Figura 11. Variación espacio temporal en la abundancia de las familias de arañas disponibles en el área de estudio. Las abreviaturas de las familias se presentan en el Anexo 2.

La variación espacial y temporal de las especies de arañas presa en las dos zonas de estudio, utilizando el análisis de funciones discriminantes, presentó una separación significativa ($F_{352,3338} = 4.1$, $p < 0.0001$), donde las primeras dos raíces del análisis de funciones discriminantes explican el 55% de la variación de los datos (eigenvalor raíz 1= 1.64 y raíz 2= 1.3). En la zona xérica se encontró una mediana similitud entre los puntos de muestreo en la composición de especies dentro de los meses de evaluación (61.1% bien clasificados), los puntos de muestreo que fueron mal clasificados correspondieron

principalmente a otro mes de la misma zona (32.2%) y un bajo porcentaje de puntos de muestreo presentaron una composición similar a la zona méstica (6.8%). Los puntos de muestreo en el mes de junio de la zona xérica presentaron una composición de especies más homogénea, al tener el porcentaje más alto de puntos de evaluación bien clasificados (Tabla VI). En la zona méstica se obtuvo una similitud media (52.8% puntos de muestreo bien clasificados) en la composición de especies dentro de los meses de evaluación, el 21.1% de los puntos de muestreo correspondieron a otro mes en la misma zona y el 26.1% de los puntos presentaron una composición de especies similar a la zona xérica (Tabla VI). Las especies que aportaron la mayor separación entre zonas y meses con base en el número de arañas colectadas fueron *Eriophora* sp., con abundancias elevadas en los meses de agosto y septiembre en la zona xérica, para la misma zona *Hibana incurva* y *Theridion submissum* abundaron en abril y mayo, y *Dictyna* sp. en septiembre. En la zona méstica, *Philodromus* sp. fue muy abundante durante toda la temporada de muestreo. Las arañas de la especie *Metepeira crassipes* no aportaron una gran separación espacio-temporal entre los grupos, sin embargo fue una de las especies más depredadas por la avispa, la cual abundó en el mes de abril para la zona xérica y de abril a mayo en la méstica (Fig. 12) (Anexo 3). Es importante mencionar que en general, la abundancia de las familias y géneros colectados en campo aumentó durante y después del periodo de lluvias (agosto y septiembre).

Tabla VI. Porcentajes de clasificación por grupo espacio-temporal basado en las distancias de Mahalanobis para las especies de arañas presa presentes en la zona de estudio.

Zona	Grupo Mes	Misma Zona		Otra Zona	
		Porcentaje bien clasificado		Porcentaje mal clasificado	
		Mismo Mes	Otro mes	Mismo Mes	Otro mes
Xérica	Abril	53.3	43.3	3.3	0.0
	Mayo	60.0	40.0	0.0	0.0
	Junio	86.7	10.0	0.0	3.3
	Julio	36.7	46.7	6.7	10.0
	Agosto	70.0	23.3	6.7	0.0
	Septiembre	60.0	30.0	0.0	10.0
	Promedio	55	32.7		6.8
Mésica	Abril	50.0	3.3	6.7	40.0
	Mayo	56.7	23.3	0.0	20.0
	Junio	53.3	20.0	20.0	6.7
	Julio	46.7	30.0	3.3	20.0
	Agosto	46.7	36.7	3.3	13.3
	Septiembre	63.3	13.3	3.3	20.0
	Promedio	52.8	21.1		26.1

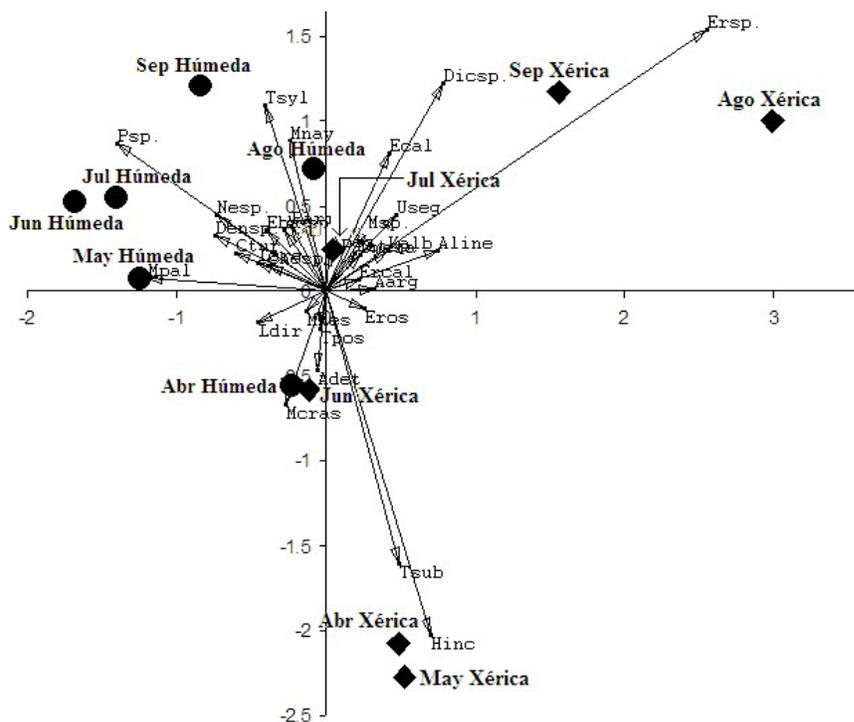


Figura 12. Variación espacio temporal en la abundancia de las especies de arañas presa disponibles en el área de estudio. Las abreviaturas de las especies se presentan en el Anexo 2.

3. Estructura de los nidos

Durante los siete meses de estudio, la mayor frecuencia de anidación ocurrió en la zona méstica donde se colectó el 75% de los nidos, aunque en el mes de octubre únicamente se obtuvieron nidos en la zona xérica (Fig. 13).

En el periodo de muestreo se obtuvo un total de 63 nidos de la avispa lodera *Trypoxylon tridentatum tridentatum*, de los cuales 16 fueron encontrados en la zona xérica (8 completos y 8 en construcción) y 47 en la zona méstica (27 completos y 20 en construcción) (Tabla VII). Los nidos completos contienen en su estructura interna celdas vestibulares, intercalares, así como larvas y pupas desarrolladas en las celdas de crianza. Cinco de los ocho nidos completos colectados en la zona xérica contuvieron una celda vestibular en su exterior, mientras que en la zona méstica diez de ellos tuvieron una celda vestibular, siete con dos celdas vestibulares y uno contenía tres celdas vestibulares continuas. Respecto a las celdas intercalares, en la zona xérica un nido tuvo dos de éstas celdas en su interior y en la zona méstica seis nidos presentaron una celda intercalar y dos poseían dos celdas. El número de celdas de crianza en los nidos completos vario de 2 a 7 ($\bar{x} = 3.75 \pm 1.49$, $n= 8$) en la zona xérica y de 1 a 5 ($\bar{x}=2.96 \pm 1.25$, $n= 27$) para la zona méstica (Tabla VII).

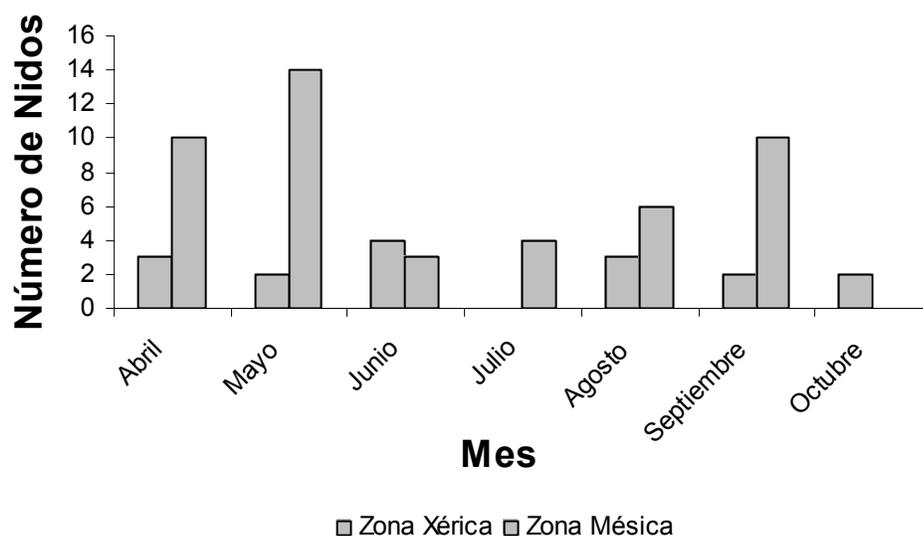


Figura 13. Número mensual de nidos de *Trypoxylon tridentatum tridentatum* obtenidos durante el período de abril a octubre del 2004.

En los nidos incompletos, se observó la presencia de avispas adultas en su interior. En la zona xérica dos nidos fueron custodiados por un macho, uno contuvo una hembra y en otro se encontró un macho y una hembra, mientras que en seis nidos de la zona mésica se registró la presencia de un macho en la entrada, en dos se encontraron hembras y uno contuvo un macho y una hembra.

En la tabla VII se muestran las dimensiones de los diferentes elementos que conforman los nidos. El tamaño general (nidos completos e incompletos) de las celdas de crianza para la zona xérica varió de 11-33.5 mm ($\bar{x} = 17.62 \pm 4.30$, $n = 43$), y de 11-96 mm ($\bar{x} = 20.77 \pm 11.43$, $n = 102$) en la zona mésica. El número de arañas por celda (juntando los nidos completos e incompletos) comprende un intervalo de 8-20 ($\bar{x} = 12.5 \pm 3.78$, $n = 14$) para la zona xérica y de 7-45 ($\bar{x} = 17.82 \pm 10.34$, $n = 17$) para la zona mésica. La biomasa total de cada celda fue de 95.8-163 mg ($\bar{x} = 126.76 \pm 19.21$, $n = 14$) en la zona xérica y de 92.6-

186.2 mg ($\bar{x} = 118.76 \pm 24.02$, $n = 17$) en la méstica. La prueba estadística t-student, mostró que no existen diferencias significativas en ninguno de los elementos que componen los nidos entre la zona xérica y la méstica ($p > 0.05$ para todas las variables usadas).

Tabla VII. Estructura de los nidos de *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en trampas de nido.

		Nidos completos (n)		Nidos incompletos (n)	
		Xérica (8)	Méstica (27)	Xérica (8)	Méstica (20)
Longitud de las celdas vestibulares (mm)	\bar{x} (n)	29.24 (5)	24.35 (27)	-	-
	D.E.	18.84	14.19	-	-
	intervalo	12-59	4.5-59	-	-
Longitud de las celdas de crianza (mm)	\bar{x} (n)	16.78 (30)	20.78 (79)	19.56 (13)	20.72 (23)
	D.E.	3.87	9.61	4.72	16.69
	intervalo	11-26.5	11-64.7	15.5-33.5	12-96
Longitud de las celdas intercalares (mm)	\bar{x} (n)	13.75 (2)	23.8 (10)	-	9 (1)
	D.E.	8.84	11.79	-	-
	intervalo	7.5-20	11-31	-	-
Número de celdas provistas por nido	\bar{x} (n)	3.75 (8)	2.96 (27)	1.75 (8)	1.2 (20)
	D.E.	1.49	1.25	1.49	1.58
	intervalo	2-7	1-5	0-4	0-5
Número de arañas por celda	\bar{x} (n)	12.2 (5)	12 (2)	12.67 (9)	18.6 (15)
	D.E.	2.68	4.24	4.41	10.75
	intervalo	8-14	9-15	8-20	7-45
Biomasa total de las arañas por celda (mg)	\bar{x} (n)	110.72 (5)	130.05 (2)	135.68 (9)	117.25 (15)
	D.E.	11.55	1.06	16.81	25.27
	intervalo	95.8-124.8	129.3-130.8	110.4-163	92.6-186.2

4. Composición taxonómica de las arañas presa

Las arañas presa capturadas por *T. tridentatum tridentatum* se agruparon en diez familias. Araneidae fue la familia más frecuente en los nidos de las dos zonas de estudio en cuanto a riqueza de géneros (42.3%), de especies (45.4%) y de abundancia relativa (60.9%). En las otras familias sólo Theridiidae y Mimetididae se encontraron en ambos sitios, mientras que Dictynidae, Anyphaenidae, Salticidae, Uloboridae, Tetragnathidae, Miturgidae y

Philodromidae fueron colectadas por las avispas únicamente en la zona métrica (Tabla VIII).

Eriophora sp. fue la especie más depredada en la zona xérica (28.9%), seguida por *Theridion submissum* (24%). En la zona métrica las especies de arañas más capturadas fueron *T. submissum* (21.1%) y *Metepeira crassipes* (16.5%). De las 33 especies identificadas, 16 fueron comúnmente encontradas en las dos áreas de estudio, tres fueron exclusivas de la zona xérica y las 14 restantes de la zona métrica (Tabla VIII).

Trypoxylon tridentatum tridentatum capturó arañas en diferentes estados de desarrollo como juveniles, machos y hembras durante todos los meses de anidación. El porcentaje de juveniles (78.8%) siempre fue más grande que el de hembras (14.8%), y este último a su vez mayor que el de machos (6.3%), con excepción del mes de octubre en el cual no se registró la presencia de hembras en los nidos. La mayor frecuencia en la captura de juveniles ocurrió en el mes de octubre (93.3%), de machos en agosto (7.8%) y de hembras en abril (20.6%) (Fig. 14).

La composición taxonómica de las arañas capturadas por *T. tridentatum tridentatum*, proporciona nuevos registros de familias y especies presa para Baja California Sur. Las familias son Anyphaenidae, Dictynidae, Miturgidae y Philodromidae, y las especies corresponden a los araneidos *Araneus lineatipes*, *Eustala brevispina*, *Eustala rosae*, *Kaira alba*, *Mangora* sp. y *Neoscona* sp., el terídido *Latrodectus* sp., los mimétidos *Mimetus hesperus* y *Mimetus nayarit*, los dictínidos *Dictyna* sp. y *Mallos pallidus*, el anifénido *Hibana incurva*, los saltícidos *Dendryphantes* sp. y *Dendryphantes melanomerus*,

el ulobórido *Uloborus segregatus*, los tetragnátidos *Leucauge argyra* y *Tetragnatha* sp., el mitúrgido *Cheiracanthium* sp. y el filodrómido *Philodromus* sp. (Tabla VIII).

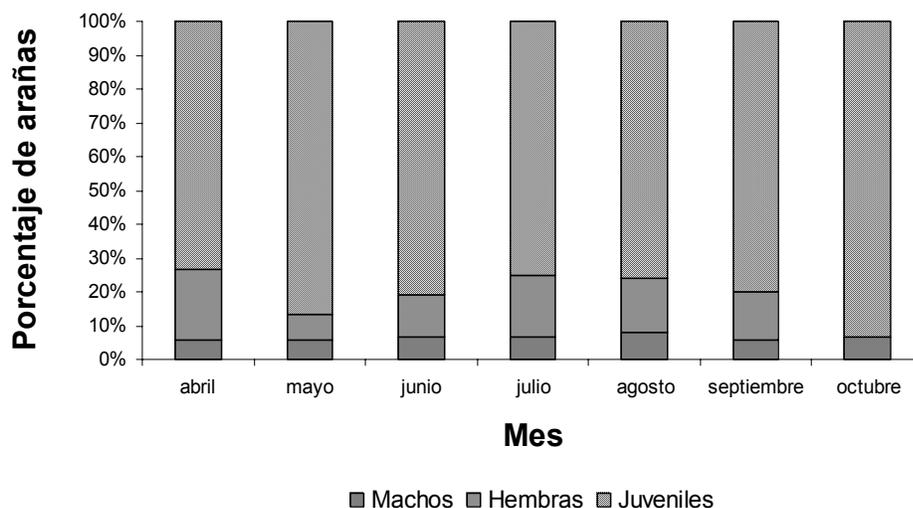


Figura 14. Porcentaje mensual de juveniles, machos y hembras de las arañas presa capturadas por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en las dos zonas de estudio.

La estructura y composición de los nidos presentó una separación significativa ($F_{13,3} = 15.4$, $p < 0.023$, eigenvalor = 66.55) entre la zona xérica y la méstica al emplear el análisis de funciones discriminantes, utilizando como variables las especies de arañas y características del nido. Las dos zonas se agruparon con un 100% de elementos bien clasificados para cada una de éstas. El número de arañas, y las especies *Eriophora* sp., *Neoscona* sp., *Theridion submissum*, *Euryopis californica* y *Metepeira crassipes*, son las variables que aportaron la mayor separación de zonas (Fig. 15). Las arañas pertenecientes a *Eriophora* sp., registraron los mayores números de individuos en los nidos de la zona xérica, como se mencionó con anterioridad y *M. crassipes* fue más abundante en los nidos correspondientes a la zona méstica. Por otra parte, el número de arañas por celda también fue más elevado en los nidos colectados en la zona méstica.

Tabla VIII. Abundancia de arañas capturadas por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en nidos artificiales en la “Presas Buena Mujer” B.C.S., durante el período de abril a octubre del 2004. Hembras (♀), machos (♂), juveniles (J) y totales (T). ●= Nuevo registro de familias presa y *= Nuevo registro de especie presa.

Familia	Especie	Xérica				Mésica			
		♀	♂	J	T	♀	♂	J	T
Araneidae	<i>Acacesia</i> sp. (Simon)			2	2				
	<i>Araneus pegnia</i> (Walckenaer)		1	2	3	4	4	14	22
	<i>Araneus detrimentosus</i> (O. P.- Cambridge)		1	26	27	2	9	25	36
	<i>Araneus lineatipes</i> * (O. P.- Cambridge)	1	2		3				
	<i>Argiope argentata</i> (Fabricius)			1	1		1	4	5
	<i>Cyclosa turbinata</i> (Walckenaer)			1	1	4		4	8
	<i>Eriophora</i> sp. (Simon)			117	117			100	100
	<i>Eustala brevispina</i> * (Gertsch & Davis)					1		5	6
	<i>Eustala californiensis</i> (Keyserling)			3	3	4	2	30	36
	<i>Eustala rosae</i> * (Chamberlin & Ivie)			6	6	1		12	13
	<i>Kaira alba</i> * (Hentz)			2	2				
	<i>Larinia directa</i> (Hentz)			9	9	4	2	44	50
	<i>Mangora</i> sp.* (O. P.- Cambridge)							5	5
	<i>Metepeira crassipes</i> (Chamberlin & Ivie)	2	1	18	21	10	10	119	139
	<i>Neoscona</i> sp.* (Simon)			47	47			98	98
Anyphaenidae●	<i>Hibana incursa</i> * (Chamberlin)					2		15	17
Dictynidae●	<i>Dictyna</i> sp.* (Sundevall)					2		1	3
	<i>Mallos pallidus</i> * (Banks)					15	6	5	26
Mimetidae	<i>Mimetus hesperus</i> * (Chamberlin)	1	1	31	33	6		28	34
	<i>Mimetus nayarit</i> *	1	3	8	12		1	7	8
Miturgidae●	<i>Cheiracanthium</i> sp.* (C. L. Koch)							8	8
Philodromidae●	<i>Philodromus</i> sp.* (Walckenaer)							4	4
Salticidae	<i>Dendryphantes</i> sp.* (C. L. Koch)					1		1	2
	<i>Dendryphantes melanomerus</i> * (Chamberlin)					2		1	3
	<i>Thiodina sylvana</i> (Hentz)					1		1	2

Tabla VIII. Continuación

Tetragnathidae	<i>Leucauge argyra</i> * (Walckenaer)						1	7	8
	<i>Tetragnatha</i> sp.* (Latreille)							12	12
Theridiidae	<i>Euryopsis californica</i> (Banks)	6	1		7	1	1	3	5
	<i>Latrodectus</i> sp.* (Walckenaer)		1	8	9			2	2
	<i>Theridion submissum</i> (Gertsch & Davis)	28	2	67	97	75	26	77	178
	<i>Theridion positivum</i> (Chamberlin)	2	1	1	4	5	3	2	10
Uloboridae	<i>Philoponella arizonica</i> (Gertsch)					2			2
	<i>Uloborus segregatus</i> * (Gertsch)					1			1
Total		41	14	349	404	144	65	634	843

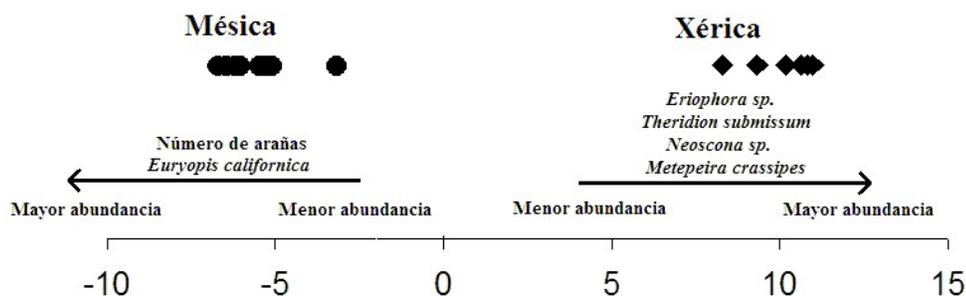


Figura 15. Dispersión de los elementos del nido en las zonas xérica y mésica en la primera raíz del análisis de funciones discriminantes, con un 100% de elementos bien clasificados.

5. Selección por abundancia

En lo referente a la fenología de las tres especies de arañas capturadas con más frecuencia por la avispa lodera, se encontró que en la zona xérica, *Eriophora* sp. fue más depredada en abril, mayo y octubre, y *Theridion submissum* en junio mientras que en agosto, la preferencia se dividió entre ambas especies. En julio no se registró la presencia de estas dos especies de arañas debido a que en este mes no se obtuvo algún nido de la avispa para la zona (Fig. 16).

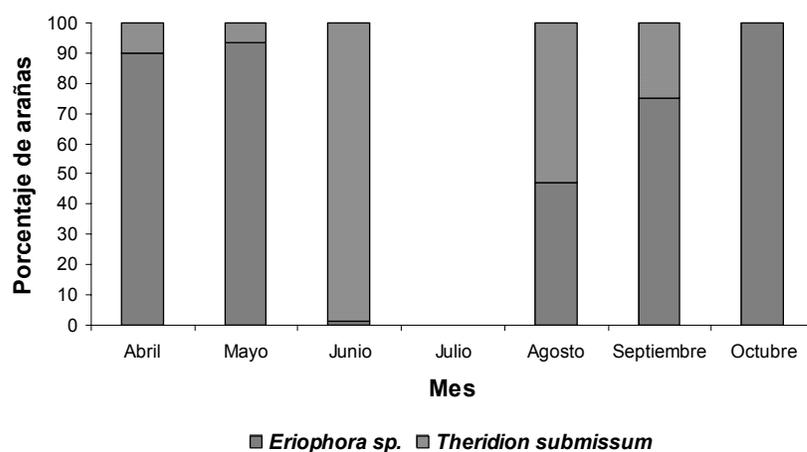


Figura 16. Porcentaje mensual de especies presa colectadas más frecuentemente por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en la zona xérica.

En la zona métrica, *T. submissum* fue más común en los nidos de agosto y septiembre, por su parte *Metepeira crassipes* estuvo ausente en los nidos correspondientes al mes de agosto y fue más abundante en mayo. En abril, el porcentaje de estas arañas fue equitativo para las dos especies, pero en octubre no fueron encontradas ya que las avispas no anidaron en esta zona durante ese mes (Fig. 17). Al identificar las especies presa más depredadas, se llevó a cabo un análisis de correlación simple entre la abundancia de las especies de arañas en los nidos, contra la abundancia de éstas en campo, encontrando que no existe una relación significativa entre las dos variables analizadas, como resultó en *Eriophora* sp. ($R^2= 0.03$, $p> 0.05$), *T. submissum* ($R^2= 0.04$, $p> 0.05$ para las dos zonas) y *M. crassipes* ($R^2= 0.81$, $p> 0.05$).

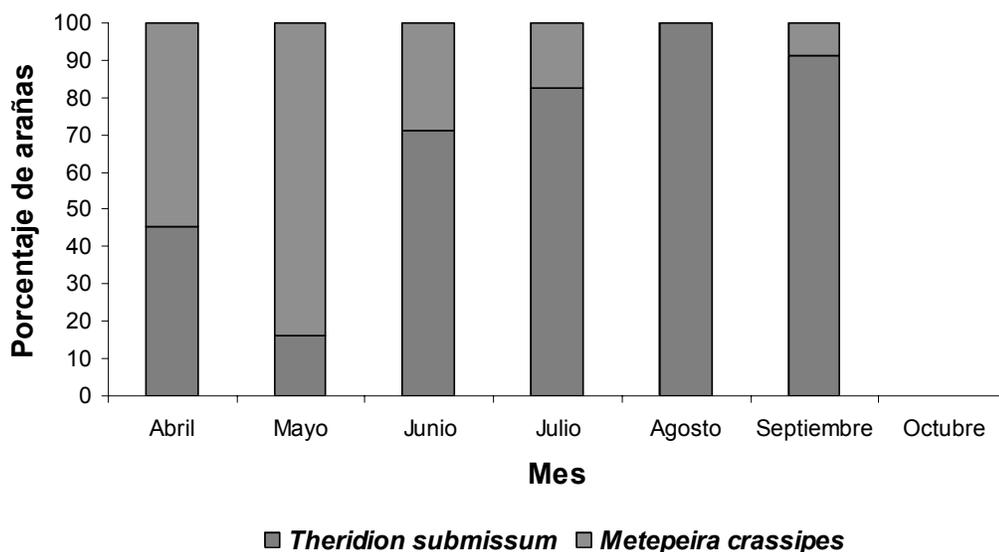


Figura 17. Porcentaje mensual de especies presa colectadas más frecuentemente por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en la zona métrica.

6. Selección por biomasa

Al realizar el análisis de correlación y regresión entre el número de arañas y la masa media de las mismas por celda, se encontró que existe una relación significativa negativa entre ambas variables para la zona xérica ($R^2 = 0.69$, $p < 0.05$) y la zona métrica ($R^2 = 0.87$, $p < 0.05$), lo anterior indica que *T. tridentatum tridentatum* elige un tamaño de biomasa específico para proveer sus celdas, es decir, conforme aumenta el número de arañas en las celdas, disminuye el peso de éstas (Fig. 18 y 19).

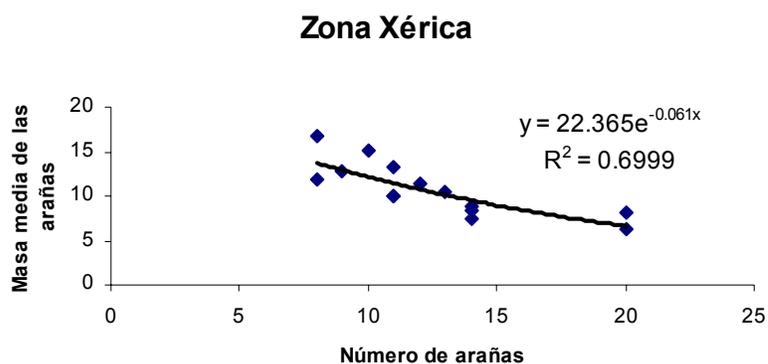


Figura 18. Regresión y correlación entre el número de arañas presa y la masa media de las arañas (mg) por celda en la zona xérica.

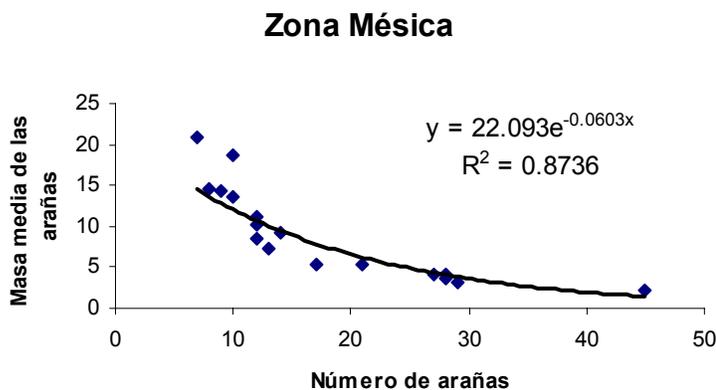


Figura 19. Regresión y correlación entre el número de arañas presa y la masa media de las arañas (mg) por celda en la zona métrica.

7. Especificidad de captura

Las avispas *T. tridentatum tridentatum* mostraron preferencia por ciertos taxa de arañas, debido a que el número de arañas pertenecientes a las familias y especies capturadas por las hembras, fue más elevado que el número de estas presas en el ambiente. En la zona xérica, las arañas disponibles se distribuyeron en 16 familias, siendo Dictynidae y Salticidae las más abundantes en el área. Sin embargo, las avispas depredaron familias menos abundantes como son Araneidae y Mimetidae, con excepción de Theridiidae cuyos individuos fueron abundantes en el ambiente y en los nidos (Fig. 20).

En la zona métrica se registró un total de 19 familias disponibles, de estas únicamente diez de ellas se encontraron en el interior de los nidos del parasitoide. En este sitio, *T. tridentatum tridentatum* también capturó con mayor frecuencia presas provenientes de familias poco abundantes en el medio. De ésta manera la cantidad de araneidos, terididos y mimetidos presentes en los nidos fue superior a su proporción en el ambiente (Fig. 21), aunque cabe señalar que los mimetidos sólo son marginalmente más capturados con relación a su disponibilidad en campo.

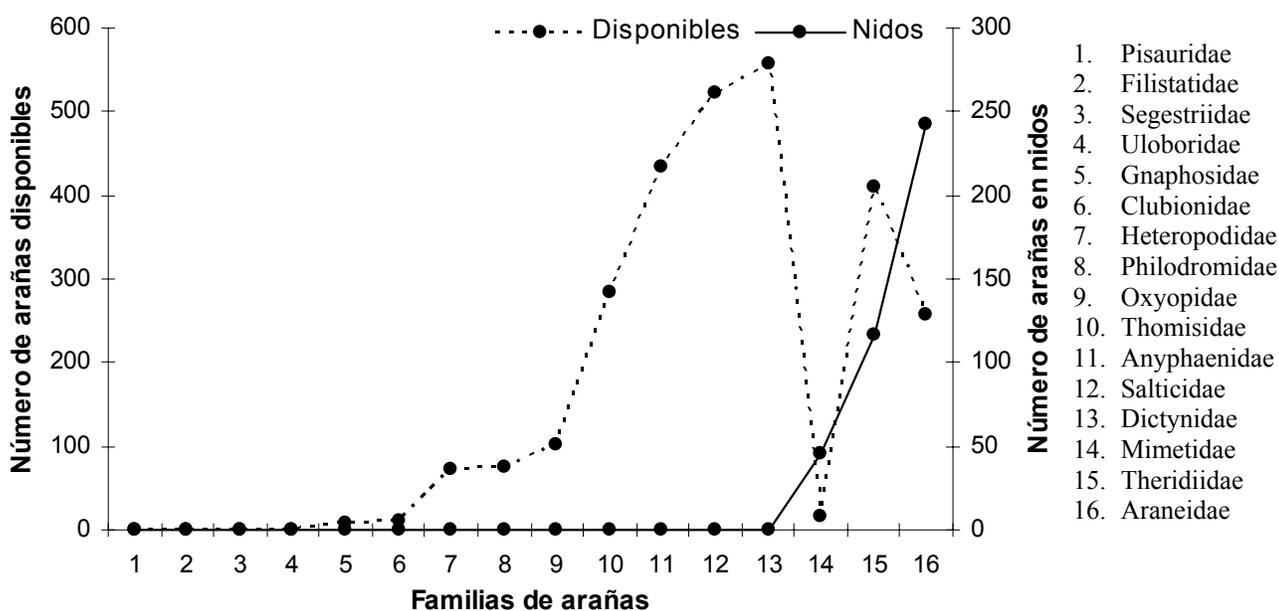


Figura 20. Familias de arañas disponibles y capturadas por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en la zona xérica.

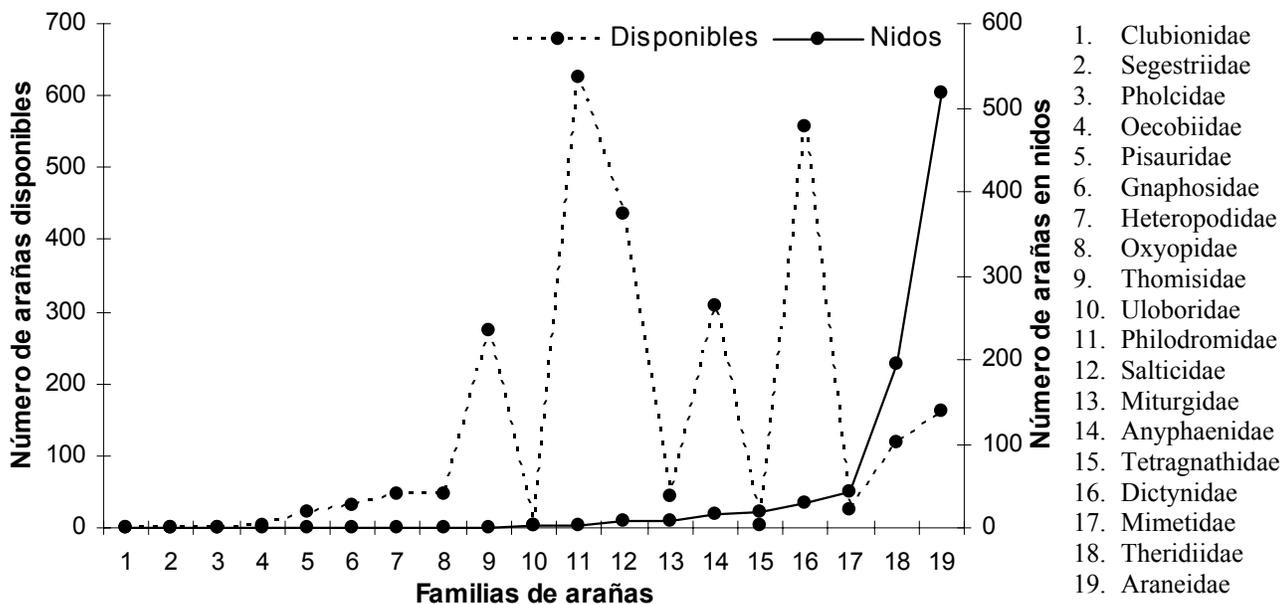


Figura 21. Familias de arañas disponibles y capturadas por *Trypoxylon tridentatum tridentatum* en la zona mélica.

Las avispas también presentan una fuerte especificidad en la selección de especies presa, así, en la zona xérica se puede observar que *Theridion submissum* e *Hibana incursa*, son más abundantes en campo. En el caso de *T. submissum*, ésta registró los mayores números tanto en campo como en los nidos, en contraste con las arañas pertenecientes a la especie *H. incursa* que presentaron elevada disponibilidad en el área de estudio y una nula captura por parte del parasitoide. Las especies *Eriophora* sp. y *Neoscona* sp. fueron muy abundantes en los nidos y escasas en el campo (Fig. 22). En la zona mésica, se apreció que *Philodromus* sp. y *Mallos pallidus* fueron las especies con mayor número de individuos disponibles, sin embargo, ambas registraron bajas cantidades de individuos en los nidos. Por el contrario *T. submissum* y *Metepeira crassipes* fueron escasas en el medio y muy abundantes en los nidos (Fig. 23).

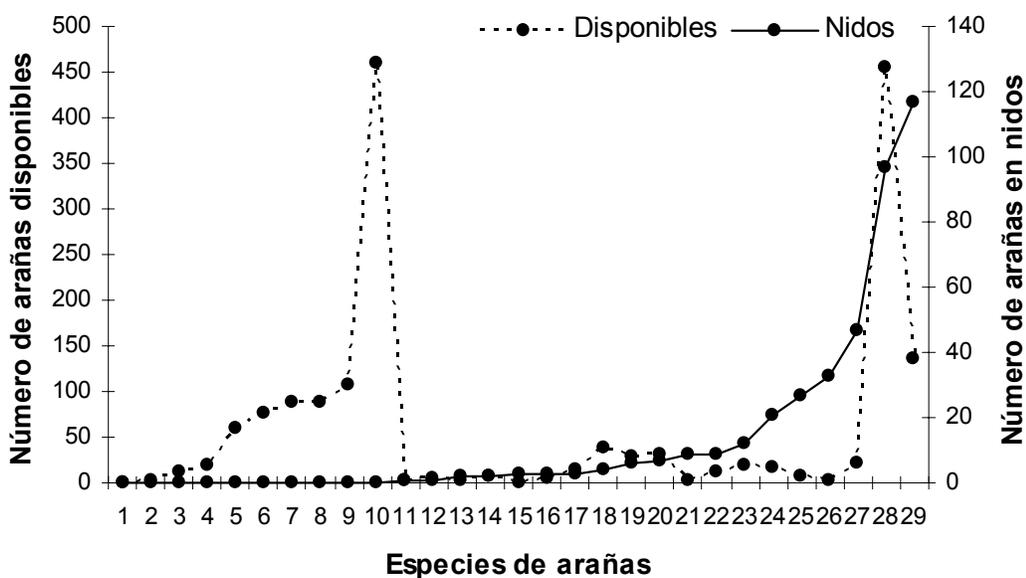


Figura 22. Especies de arañas disponibles y capturadas por *Trypoxylon tridentatum* en la zona xérica.

- | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Uloborus segregatus</i> | 16. <i>Araneus lineatipes</i> |
| 2. <i>Mangora</i> sp. | 17. <i>Eustala californiensis</i> |
| 3. <i>Eustala brevispina</i> | 18. <i>Theridion positivum</i> |
| 4. <i>Philodromus</i> sp. | 19. <i>Eustala rosae</i> |
| 5. <i>Dendryphantes melanomerus</i> | 20. <i>Euryopsis californica</i> |
| 6. <i>Thiodina sylvana</i> | 21. <i>Latrodectus</i> |
| 7. <i>Dendryphantes</i> sp. | 22. <i>Larinia directa</i> |
| 8. <i>Mallos pallidus</i> | 23. <i>Mimetus nayarit</i> |
| 9. <i>Dictyna</i> sp. | 24. <i>Metepeira crassipes</i> |
| 10. <i>Hibana incursa</i> | 25. <i>Araneus detrimentosus</i> |
| 11. <i>Cyclosa turbinata</i> | 26. <i>Mimetus hesperus</i> |
| 12. <i>Argiope argentata</i> | 27. <i>Neoscona</i> sp. |
| 13. <i>Kaira alba</i> | 28. <i>Theridion submissum</i> |
| 14. <i>Acacesia</i> sp. | 29. <i>Eriophora</i> sp. |
| 15. <i>Araneus pegnia</i> | |

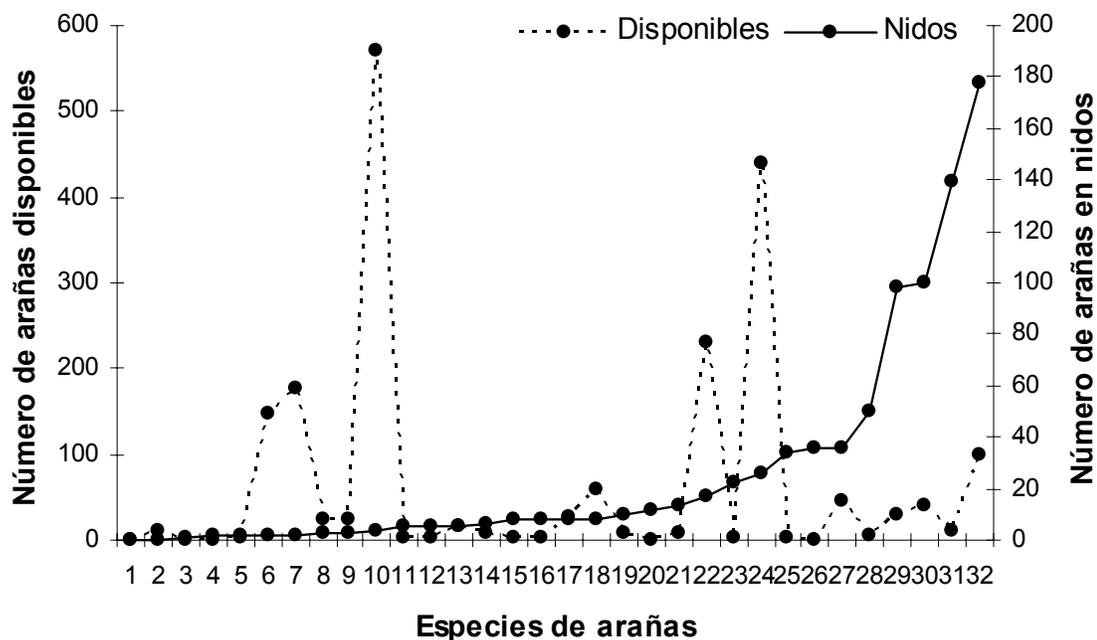


Figura 23. Especies de arañas disponibles y capturadas por *Trypoxylon tridentatum* en la zona métrica.

- | | |
|-------------------------------------|-----------------------------------|
| 1. <i>Kaira alba</i> | 17. <i>Mimetus nayarit</i> |
| 2. <i>Acacesia</i> sp. | 18. <i>Cheiracanthium</i> sp. |
| 3. <i>Uloborus segregatus</i> | 19. <i>Theridion positivum</i> |
| 4. <i>Philoponella arizonica</i> | 20. <i>Tetragnatha</i> sp. |
| 5. <i>Latrodectus</i> | 21. <i>Eustala rosae</i> |
| 6. <i>Dendryphantes</i> sp. | 22. <i>Hibana incursa</i> |
| 7. <i>Thiodina sylvana</i> | 23. <i>Araneus pegnia</i> |
| 8. <i>Dendryphantes melanomerus</i> | 24. <i>Mallos pallidus</i> |
| 9. <i>Dictyna</i> sp. | 25. <i>Mimetus hesperus</i> |
| 10. <i>Philodromus</i> sp. | 26. <i>Araneus detrimentosus</i> |
| 11. <i>Argiope argentata</i> | 27. <i>Eustala californiensis</i> |
| 12. <i>Mangora</i> sp. | 28. <i>Larinia directa</i> |
| 13. <i>Euryopsis californica</i> | 29. <i>Neoscona</i> sp. |
| 14. <i>Eustala brevispina</i> | 30. <i>Eriophora</i> sp. |
| 15. <i>Cyclosa turbinata</i> | 31. <i>Metepeira crassipes</i> |
| 16. <i>Leucauge argyra</i> | 32. <i>Theridion submissum</i> |

DISCUSION

1. Disponibilidad espacial de las arañas en el área de estudio

La mayoría de las arañas viven en ambientes estrictamente definidos. Los límites están dados por condiciones físicas tales como la temperatura, humedad, viento, e intensidad de la luz, y también por factores biológicos como son el tipo de vegetación, la disponibilidad de alimento, los competidores y depredadores (Foelix 1996). En función de esos factores limitantes, las comunidades de arañas pueden variar de un sitio a otro, así en el presente trabajo se registró un total de veinte familias en el área de estudio, de las cuales cuatro fueron exclusivas de la zona mésica (Miturgidae, Oecobiidae, Tetragnathidae y Pholcidae) y una de la zona xérica (Filistatidae) (Fig. 8). Este patrón de distribución coincide en parte con lo encontrado en otros oasis Baja California Sur, de tal manera que Correa (2004) encontró que la familia Tetragnathidae se presentó exclusivamente en la zona mésica de dos humedales pertenecientes a la región de los Comondú, al norte del estado. Por otra parte, aunque los saltícidos estuvieron presentes en las dos zonas, fueron más abundantes en la zona xérica, pues tienden a ser más comunes en áreas soleadas (Kaston 1978). La presencia del mayor número de familias y especies de arañas en la zona mésica, tal vez sea favorecida por la disponibilidad de microhábitats proporcionados por el follaje de la vegetación propia del área (Correa 2004) junto con una mayor disponibilidad de presas (en abundancia y variedad) y determinandas condiciones ambientales (temperatura, humedad, entre otros). Sin embargo, hay especies que pueden transitar de un hábitat a otro con gran éxito como el caso de *Hibana incurva* y *Theridion submissum*. El tipo de vegetación también puede ser un factor limitante para el establecimiento de las arañas, sobre todo para

las constructoras de redes, pues se ha comprobado que en las zonas áridas habitan en “parches” de vegetación con mayor cobertura para construir sus redes (Polis y Yamashita 1991). De acuerdo con Rodríguez-Estrella *et al.* (1997), las diferencias en la vegetación entre zonas de una localidad, provocan que la composición de grupos zoológicos sea distinta, por lo tanto, las familias y especies de arañas que se encuentran restringidas a una zona en particular es porque han encontrado condiciones de vegetación más favorables en ese hábitat. Las familias de arañas que se relacionaron significativamente con la vegetación son Anyphaenidae, Theridiidae, Oxyopidae y Clubionidae, todas estas familias habitan ambas zonas, sin embargo, fueron más abundantes en la zona xérica. Los oxiópodos y clubionidos, presentaron los requerimientos de vegetación más específicos, asociándose a especies como *Ferocactus* sp., para los oxiópodos y *Acacia* sp., *Indigofera fruticosa* y *Jatropha cinerea* para los clubionidos. La única especie de planta que se restringió a la zona xérica es *Acacia* sp., y aunque el resto de las plantas se localizaron en las dos zonas, éstas registraron los mayores valores de importancia en la zona xérica a diferencia de sus valores en la zona métrica, por lo que posiblemente, estos altos valores marquen la tendencia de las respectivas familias de arañas por preferir los ambientes xéricos. Las familias Philodromidae, Mimetidae, Pisauridae y Uloboridae fueron más colectadas en la vegetación de la zona métrica, de esta manera, los filodrómidos están relacionados a las especies *Prosopis* sp. y *Tecoma stans*, los mimétidos a *Senna villosa*, los pisauridos con *Hyptis tephrodes* y *Washingtonia* sp. y los uloboridos con *Aster spinosus*, *Baccharis salicifolia* y *Celosia floribunda*; dichas plantas se restringieron a la zona métrica, influyendo así en la preferencia de esas familias por habitar en la zona métrica. Los individuos de la familia Miturgidae sólo se encontraron en la zona métrica y se relacionaron a *Prosopis* sp. y

Tecoma stans, siendo ambas especies exclusivas de este tipo de hábitat. Las especies de arañas que se asociaron significativamente con la vegetación fueron *Eustala rosae*, la cual se recolectó en mayor cantidad dentro de la zona xérica y se asoció con *Acacia* sp., planta exclusiva de tal zona, por otra parte, las especies *Dendryphantes melanomerus*, *Dictyna* sp., *Eriophora* sp., *Hibana incurva* *Theridion positivum*, *Theridion submissum* que también abundaron en la zona xérica, estuvieron relacionadas con *Acacia* sp. y *Haematoxylon brasiletto*, ambas restringidas a los ambientes xéricos. En la zona mésica, *Eustala californiensis* se encontró habitando sobre *Prosopis* sp., *Mimetus nayarit* en *Ficus* sp. y *Senna villosa*, *Neoscona* sp. con *Celosia floribunda* y *Cheiracanthium* sp. a *Tecoma stans*, todas esas especies de plantas se restringieron a esta área. *Mallos pallidus*, *Philodromus* sp. y *Thiodina sylvana* se asociaron con *Lysiloma candida*, tanto las arañas como la especie de planta se localizaron en las dos zonas, pero en la zona mésica registraron las mayores abundancias y valor de importancia respectivamente, justificando así su tendencia para habitar en esta zona. Por lo antes discutido, se corrobora la influencia que tiene la vegetación sobre las comunidades de arañas, confirmando que la estructura y composición de las comunidades vegetales producen diferencias en la estructura de las comunidades de arañas.

En cuanto a la variación espacial y temporal de las arañas en campo, se encontró que para las dos zonas en general, las familias y especies colectadas fueron más abundantes durante el periodo de lluvias, el cual comprendió los meses de agosto y septiembre (Fig. 4). Por lo que de las familias capturadas por *T. tridentatum tridentatum*, los araneidos presentaron las mayores abundancias durante esta temporada en ambas zonas, y la especie

Eriophora sp. fue la más abundante en la zona xérica para este mismo período (Fig. 12). Los terídidos fueron más abundantes en la zona xérica durante los meses de abril, mayo, agosto y septiembre, siendo *Theridion submissum* la especie más abundante a lo largo del periodo de muestreo con excepción del mes de julio. Estos datos coinciden con los obtenidos por Correa (2004) para *Eriophora* y *Theridion* que también fueron más abundantes en los humedales de San José de Comondú y San Isidro-La Purísima.

2. Estructura de los nidos

La temporada de anidación (abril-octubre) de *T. tridentatum tridentatum* registrada en el presente estudio, concuerda con los meses de actividad reportados para esta especie por Jiménez y Tejas (1994) en una localidad del matorral sarcocaula en Baja California Sur. En el sur y suroeste de Estados Unidos el período de actividad de estas avispa, se registró durante los meses de marzo a octubre (Coville 1982), y en otro estudio realizado en California y Arizona, se recolectaron nidos en los meses de julio, agosto y septiembre (Coville 1986). Otras especies del subgénero *Trypargilum* en Norte América como *T. politum* y *T. spinosum* también anidaron dentro de este intervalo de tiempo (Barber y Matthews 1979 y Hook 1984). A pesar de que *T. tridentatum tridentatum* tiene bien definido su período de actividad en estas regiones, el pico en la frecuencia de anidación puede variar entre localidades cercanas de una misma región y entre años; así en la presente investigación se obtuvo la mayor cantidad de nidos en el mes de mayo (Fig. 13), en contraste con la mayor frecuencia de anidación de la especie en el mes de junio encontrada por Jiménez y Tejas (1994). Es posible atribuir dichas variaciones a cambios en los factores ambientales como la temperatura, humedad relativa y precipitación anual, debido a que los

esfécidos son muy sensibles para percibir cambios climáticos, por ejemplo, las hembras de *T. monteverdeae* cesan su actividad cuando el cielo se nubla y la temperatura cae por debajo de los 23° C, o cuando hay neblina, o comienza a llover (Brockmann 1992). Además, se ha comprobado que la temperatura del aire tiene un papel importante en la regulación de las actividades diurnas en especies de avispas solitarias pertenecientes a las familias Sphecidae y Pompilidae (Karsai 1989); sin embargo, no se detectó influencia de la temperatura, precipitación y humedad sobre la frecuencia de anidación en *T. tridentatum tridentatum* durante el período de actividad, pero se sabe que la temperatura sí influye, porque las avispas entran en diapausa durante los meses más fríos (Jiménez y Tejas 1994). Por lo tanto, es probable que la actividad de anidación observada en este trabajo se deba a que *T. tridentatum tridentatum* tenga una segunda generación parcial en el año, anidando con mayor frecuencia en los dos primeros meses de actividad y quizá las avispas emergidas aniden en septiembre (Fig. 13). Lo anterior puede ser posible, porque las especies univoltinas (como *T. tridentatum tridentatum*) pueden tener una segunda generación parcial (Coville 1982), aunado con el rápido desarrollo de estas avispas, como se ha observado en *T. nitidum schulthessi*, donde el intervalo de tiempo desde la finalización del nido hasta la emergencia del adulto fue de 34 a 49 días (Coville 1981).

La arquitectura de los nidos en *T. tridentatum tridentatum* concuerda con aquella encontrada en general para las especies del subgénero *Trypargilum*, cuyos elementos homogéneos corresponden a las celdas vestibulares, intercalares y la estructura de las divisiones de barro (Genaro 1996). La realización de celdas vestibulares e intercalares, puede ser resultado de la presencia de parasitoides ó depredadores cerca de los nidos

durante su periodo de construcción, y tal vez las hembras al regresar al nido percibieron la presencia de esos depredadores interrumpiendo la secuencia de anidación. Las celdas intercalares posiblemente son indicadoras de la ausencia de los machos en el cuidado de los nidos, pues una de sus funciones es defenderlos contra ataques de parásitos y depredadores (Coville 1982). Esta conducta es muy importante, ya que en algunas especies como *T. tenoctlilan*, la hembra suspende el forrajeo si su pareja no está presente en el nido, esto confirma la importancia de los machos en la defensa de los nidos (Coville y Coville 1980). De igual forma, se encontró que las hembras de *T. monteverdeae* suspenden toda conducta relacionada con la construcción de los nidos cuando los machos están ausentes (Brockmann 1992). Aunque en el presente trabajo no se registró la presencia de algún parasitoide o depredador en los nidos, en otros estudios se han encontrado avispas adultas del género *Melittobia* (Eulophidae) enredadas en los hilos de seda de los capullos de *T. tridentatum tridentatum* (Jiménez y Tejas 1994).

El número de celdas de crianza encontradas en los nidos de *T. tridentatum tridentatum*, concuerda con el intervalo de 1-7 celdas registradas por Jiménez y Tejas (1994) para esta especie. No obstante, la longitud de las celdas fue más variable en el presente estudio; dicha variación se puede atribuir a diferencias en el tamaño entre las celdas de hembras y machos, como se registró en *T. antropovi*, donde las celdas de las hembras fueron significativamente más grandes que las de los machos (Camillo 1999). En las especies *T. nitidum schulthessi* (Coville 1981), *T. xanthandrum* (Coville y Griswold 1983) y *T. vagulum* (Coville *et al.* 2000) pertenecientes al grupo *nitidum*, también se observaron diferencias significativas en el tamaño de las celdas entre sexos.

En *T. tridentatum tridentatum*, el número de arañas por celda fue similar al intervalo reportado por Jiménez y Tejas (1994). Sin embargo, en este estudio, el intervalo en el número de arañas fue mayor en la zona métrica; esto se debe a que algunas de las celdas contuvieron muchas arañas de tamaño pequeño, en contraste con el número y tamaño de las arañas en los nidos de la zona xérica, lo cual está directamente relacionado con la cantidad de biomasa requerida para el desarrollo de la progenie en cada celda. Esta apreciación se sustenta con lo observado por Medler (1967), al sugerir que las hembras de *T. lactitarse* poseen la habilidad de diferenciar la cantidad de alimento con base en el peso, almacenando siempre un número de presas apropiado. Coville y Coville (1980) encontraron que *T. tenocitlan* presentó un número de arañas por celda (11-44), similar al de *T. tridentatum tridentatum*.

3. Arañas presa

Las presas capturadas por *T. tridentatum tridentatum* en las dos zonas de estudio, correspondieron principalmente a arañas de la familia Araneidae (60.9% del total de individuos colectados). Para esta especie, Jiménez y Tejas (1994) también encontraron que el 63.3% de las presas pertenecían a la familia Araneidae, y Coville (1986) registró que en algunas localidades de Arizona y California, los araneidos también fueron más abundantes (59-83% de las presas). En la literatura enfocada al estudio de las presas capturadas por especies del subgénero *Trypargilum*, se observó que dentro del grupo *nitidum* *T. orizabense* (Coville 1979), *T. tenocitlan* (Coville y Coville 1980), *T. nitidum schulthessi* y *T. saussurei* (Coville 1981), *T. lactitarse* (Coville 1981, Camillo *et al.* 1993, Camillo y

Brescovit 1999, Culin y Robertson 2003) y *T. vagulum* (Coville *et al.* 2000) mostraron preferencia por arañas de la familia Araneidae. El segundo lugar en importancia de presas lo ocupó la familia Theridiidae, la cual junto con los araneidos, indican la preferencia de *T. tridentatum tridentatum* por depredar arañas tejedoras de red, y en menor proporción las arañas errantes como la familia Mimetidae, que también mostraron ser presas preferidas por la especie en las dos zonas, estas arañas oportunamente son atrapadas por la avispa sobre las redes de otras arañas cuando intentaban depredarlas (Jiménez y Tejas 1994).

Las familias Anyphaenidae, Dictynidae, Miturgidae, Philodromidae, Salticidae, Tetragnathidae y Uloboridae son presas ocasionales, y tal vez fueron capturadas por la avispa cuando estaba en busca de araneidos o terídidos. Cabe señalar que todas las familias antes mencionadas se encontraron únicamente en los nidos provenientes de la zona métrica, indicando una mayor variedad de presas capturadas por *T. tridentatum tridentatum* en ésta zona. Esto puede deberse a que las condiciones ambientales de temperatura, humedad y tipo de vegetación presentes en el área, proporcionan una gran diversidad de microhábitats disponibles para el establecimiento de diferentes especies de arañas; por ejemplo, en los muestreos de campo individuos pertenecientes a la familia Tetragnathidae sólo fueron recolectados cerca del cuerpo de agua, de igual forma Correa (2004) encontró que especies de ésta familia se localizaron exclusivamente sobre la vegetación a la orilla de los cuerpos de agua. Con ello, se corrobora una parte de la hipótesis propuesta en el presente estudio que dice “si la estructura y composición de las comunidades vegetales producen diferencias en la estructura de las comunidades de arañas, entonces las diferencias entre estas últimas se reflejarán en el contenido de los nidos de las avispas”. En consecuencia se puede

considerar que *T. tridentatum tridentatum* se comporta como estenófaga en la zona xérica y como eurífaga en la zona métrica. Las familias de arañas menos depredadas, quizá llegan a ser colectadas por las avispas cuando el tiempo destinado al forrajeo sea mayor para la búsqueda de las presas preferidas y como resultado, al no encontrar las arañas adecuadas capturan otras especies que están a su alcance. Esta selección ocasional es benéfica para la avispa, porque de lo contrario el invertir mucho tiempo en el esfuerzo de forrajeo le puede traer varias desventajas que repercuten en su adecuación, de esta manera, influye negativamente en la anidación porque al dejar el nido abandonado (en caso de la ausencia de un macho vigilante) por un lapso muy grande de tiempo, puede aumentar la probabilidad de que algún depredador o parasitoide invada su nido, además al tardar más tiempo en abastecer un nido reduce su éxito reproductivo; así como posiblemente agote más su reserva energética y esté más expuesta a la depredación.

La preferencia de *T. tridentatum tridentatum* por capturar especies de arañas pertenecientes a las familias Araneidae y Theridiidae, puede estar relacionada a las estrategias de caza que presenta la avispa. Jiménez y Tejas (1994) mencionan que es un enigma la forma en cómo ésta especie de avispa captura a *Metepeira crassipes*, ya que generalmente dichas arañas se ocultan durante el día, y proponen que tal vez la avispa captura a *Metepeira* invadiendo su refugio; de forma similar, Culin y Robertson (2003) sugieren que *T. lactitarse* exhibe una imagen de búsqueda general para las redes o refugios de los araneidos. En la literatura existen dos casos muy particulares en donde se demuestra la relación entre las estrategias de caza y la especificidad de presas. Así, *T. xanthandrum* abasteció sus nidos sólo con arañas del género *Senoculus* concentrando su vuelo de caza a

lo largo de las partes inferiores de las ramas, en donde las arañas descansan durante el día (Coville y Griswold 1983) y *T. superbum* se especializa en la captura de salticidos, que a menudo son encontrados en la superficie del follaje durante el día y se sugiere que las avispas los localizan volando sobre el mismo en busca de artrópodos expuestos o en movimiento (Coville y Griswold 1984). Otra alternativa para explicar la preferencia de presas, es que quizá las avispas explotan agregaciones locales de presas (parches) de la misma especie, esto se propone porque durante este estudio se observaron celdas provistas exclusivamente con arañas de una sola especie, como *Eriophora* sp. ó *Metepeira crassipes*. Jiménez y Tejas (1994) también encontraron celdas de *T. tridentatum tridentatum* rebosadas únicamente con arañas Salticidae ó araneidos juveniles de la especie *Gasteracantha cancriformis*. De acuerdo con Coville (1987), es probable que las preferencias estén relacionadas al hecho de que las avispas pueden explotar agregaciones de arañas, llegando a especializarse en capturar ciertos tipos de presas.

La elevada preferencia por la captura de juveniles observada en este trabajo, se debe a que en general, las arañas pertenecientes a las primeras etapas de desarrollo, son más abundantes en comparación con los adultos. De igual manera, Jones (1983) señala que en algunas especies de arañas, después de la emergencia de los individuos juveniles, un gran número de ellos permanecen cerca de los ovisacos formando parches con densidades mayores, y en consecuencia la preferencia por coleccionar ejemplares juveniles probablemente depende de la abundancia relativa de los diferentes tamaños de arañas en el campo (Coville 1979). Además las hembras adultas de ciertas especies presa como *Eriophora* sp., *Argiope argentata* y *Neoscona* sp., son de tamaño grande y no pueden ser capturadas ya que el

diámetro del nido es más pequeño que las arañas. En términos de gasto energético, también es razonable que la cantidad de arañas de gran tamaño en los nidos sea menor, debido a que el vuelo por sí mismo implica un costo energético para la avispa, y aumenta con la carga extra de una presa (Kammer y Heinrich 1978); por lo tanto, el volar con una presa más grande de lo adecuado puede ser extremadamente costoso, como en el caso de la avispa excavadora *Philanthus triangulum* que después de volar con una abeja más pesada, sus siguientes viajes de captura se retrasaron, y el índice de caza disminuyó considerablemente (Strohm y Marliani 2002). En relación a la baja captura de machos adultos, Jiménez y Tejas (1994) argumentaron que éstos tienen un tiempo de vida más corto que el de las hembras y sólo se encuentran durante la época reproductiva, ó también puede ser resultado de los patrones conductuales encontrados en las arañas constructoras de red, ya que las hembras adultas continúan alimentándose y ocupando las redes, llegando a ser más vulnerables a la depredación por parte de las avispas en contraste con los machos, quienes interrumpen su alimentación y comienzan la búsqueda de hembras para la reproducción (Gertsch 1979). Al explicarlo en términos energéticos, las avispas pueden preferir arañas hembra en razón de la calidad y cantidad alimentaria, ya que las hembras de algunas especies poseen opistosomas relativamente más grandes que los machos (Rehnberg 1987). La colecta de altos porcentajes de juveniles, también fue observada en otras especies pertenecientes al subgénero *Trypargilum* como *T. orizabense* (Coville 1979), *T. xanthandrum* (Coville y Griswold 1983), *T. lactitarse* (Camillo y Brescovit 1999), *T. rogenhoferi* (Camillo y Brescovit 2000) y *T. vagulum* (Coville *et al.* 2000). En conclusión, es posible que *T. tridentatum tridentatum* capture presas de diferentes tamaños y estadios, para equilibrar el

gasto energético producido en cada vuelo de caza, y a su vez poder proveer sus nidos con la cantidad de biomasa necesaria para el desarrollo de la progenie.

La composición taxonómica de las arañas capturadas por *T. tridentatum tridentatum*, proporciona nuevos registros de familias y especies presa, en comparación con aquella encontrada por Coville (1986) y Jiménez y Tejas (1994) para esta especie. Los nuevos registros aportados para la presente investigación corresponden a las familias Anyphaenidae, Miturgidae y Philodromidae, y las especies *Araneus lineatipes*, *Eustala brevispina*, *Eustala rosae*, *Kaira alba*, *Mangora* sp. y *Neoscona* sp. (Araneidae), *Latrodectus* (Theridiidae), *Mimetus hesperus* y *Mimetus nayarit* (Mimetidae), *Dictyna* sp. y *Mallos pallidus* (Dictynidae), *Hibana incurva* (Anyphaenidae), *Dendryphantes* sp. y *Dendryphantes melanomerus* (Salticidae), *Uloborus segregatus* (Uloboridae), *Leucauge argyra* y *Tetragnatha* sp. (Tetragnathidae), *Cheiracanthium* sp. (Miturgidae) y *Philodromus* sp. (Philodromidae). En contraste, Jiménez y Tejas (1994) reportaron algunas familias y especies de presas que no se observaron en éste trabajo como lo son *Cyclosa walkenaeri* y *Gasteracantha cancriformis* (Araneidae), tres especies del género *Metaphidippus* y *Habronattus peckhami* (Salticidae), la familia Oxyopidae y su especie *Hamataliwa grisea*, *Leucauge venusta* y *Leucauge* sp. (Tetragnathidae), *Theridion adjacens* y *Anelosimus studiosus* (Theridiidae). Al contrastar los resultados de Jiménez y Tejas (1994) con lo registrado en este trabajo para la zona xérica, se observa que la composición de presas difirió en ambas investigaciones, ya que el número de familias capturadas por la avispa en el estudio de Jiménez y Tejas (1994), fue mayor con respecto a lo encontrado en el presente trabajo, esto se puede deber a que las presas preferidas por *T.*

tridentatum tridentatum quizá fueron escasas en el matorral sarcococle donde se realizó ese estudio, capturando en consecuencia otras especies de arañas que estaban disponibles en el área. Tal apreciación se puede comprobar, porque en la zona xérica de este estudio los araneidos y terídidos fueron más abundantes en comparación con la zona métrica, en donde la avispa también depredó un elevado número de familias.

4. Selección por abundancia, biomasa ó preferencia a nivel taxonómico

En lo referente a la selección por abundancia, Genaro y Alayón (1994), mencionan que la proporción y composición de especies, indican que la selección de presas es una respuesta adaptativa a su distribución y abundancia. No obstante, al realizar un análisis de correlación simple entre las especies de arañas más depredadas (*Eriophora* sp., *Theridion submissum* y *Metepeira crassipes*) en las dos zonas de estudio y su abundancia en campo, se encontró que no existe una relación significativa entre las dos variables empleadas. Por lo tanto, la presencia de las especies de arañas en los nidos de *T. tridentatum tridentatum* no depende de su abundancia en el medio, sino que las avispas tienen preferencias por estas especies, pues la proporción de ese tipo de alimento en su dieta fue más alta que lo encontrado en el ambiente, ya que para medir la preferencia de alimento en la naturaleza, es necesario examinar la dieta de los animales, así como evaluar la disponibilidad de los diferentes tipos de alimento (Begon 1996). En un trabajo realizado sobre las arañas presa capturadas por *Sceliphron caementarium* y *Chalybion californicum*, se observó que las familias Araneidae y Theridiidae comprendieron más del 90% de la dieta de las avispas infiriendo que esos esfécidos son cazadores bastante selectivos, porque al comparar las presas obtenidas en los nidos con la composición de arañas presentes en el área (presas potenciales), se encontró

que la diversidad de presas potenciales es más grande que las presas capturadas (Dean *et al.* 1988). De igual forma, *T. tridentatum tridentatum* colectó familias y especies de arañas poco abundantes en la zona de estudio, sin embargo, es necesario señalar que quizá el método de colecta utilizado para evaluar las arañas disponibles, puede subestimar la abundancia real de las arañas, por lo que una posible alternativa sería complementar tal método con colectas manuales.

Trypoxylon tridentatum tridentatum provee sus celdas con una cantidad de biomasa determinada; es decir, la biomasa de las celdas que contienen muchas arañas pequeñas, es similar a las celdas con pocas arañas grandes (Coville 1982). Entre las especies de avispas pertenecientes al subgénero *Trypargilum* que presentan el mismo patrón de constancia en la biomasa almacenada, se encuentran *T. politum* (Rehnberg 1987), *T. lactitarse* (Camillo *et al.* 1993, Camillo y Brescovit 1999) y *T. rogenhoferi* (Camillo y Brescovit 1999). A pesar de la constancia en la selección de biomasa, en el presente trabajo, se encontró que los intervalos de peso por celda son grandes en ambas zonas. Esta variación se puede deber a que las celdas con biomasa pequeñas den origen a machos y en contraste, las celdas con biomasa altas produzcan hembras. La hipótesis anterior se corrobora con la investigación de Coville *et al.* (2000), quienes encontraron que las celdas con hembras de *T. vagulum*, tuvieron significativamente pesos frescos de presas más grandes que las celdas de los machos. Las diferencias intersexuales en la cantidad de biomasa proporcionada es razonable, porque de acuerdo con Camillo *et al.* (1993) las especies de avispas cuyos machos y hembras son de diferente tamaño (como los individuos de *T. tridentatum tridentatum*), deben proveer sus respectivas celdas con diferente biomasa. Además, la

biomasa almacenada para las hembras tiene que ser mayor, ya que como adultos requieren de más energía para poder realizar todas las funciones reproductivas de apareamiento y oviposición, en la búsqueda y construcción de nidos, y en el forrajeo para abastecer de alimento a su progenie y a ellas mismas. Gwynne y Dodson (1983) encontraron que la avispa excavadora *Palmodes laeviventris*, selecciona a sus presas dependiendo de su propio peso, lo mismo ocurrió en *T. rogenhoferi*, donde el tamaño de la hembra influyó en su éxito en el abastecimiento del nido, ya que las hembras más grandes capturan mayor masa de arañas por día y además capturan arañas más pesadas (Peruquetti y Del Lama 2003), por lo tanto, es probable que *T. tridentatum tridentatum* también seleccione a sus presas dependiendo del peso y tamaño propios, así las celdas con mayor biomasa quizá fueron abastecidas por avispas hembra de mayor tamaño.

Las avispas loderas *T. tridentatum tridentatum* mostraron preferencia por capturar arañas de las familias Araneidae y Theridiidae; de esta manera, las especies más depredadas fueron *Eriophora* sp., *Theridion submissum* y *Metepeira crassipes*. En la zona xérica, *Eriophora* sp. fue más abundante en los nidos durante los meses de abril y mayo, a pesar de que en esa temporada su abundancia en campo fuera menor en comparación con las arañas de la especie *T. submissum*. Sin embargo, en el mes de junio el porcentaje de *T. submissum* en los nidos se incrementó súbitamente, lo cual coincide con el hecho de que en el presente mes *Eriophora* sp. estuvo ausente en los muestreos de campo. En julio no se colectaron nidos de la avispa para tal zona, y esta apreciación concuerda con los bajos registros de ambas especies en campo, así que posiblemente la avispa no anidó por la escasez de las presas preferidas. En agosto la captura se equilibró entre las dos especies, coincidiendo con

sus abundancias similares en campo, en el mes de septiembre *Eriophora* sp. vuelve a ser más abundante en los nidos, no así en campo. En la zona métrica se observa que *M. crassipes* fue la especie preferida por la avispa en los meses de abril y mayo, y en los meses restantes cambió su preferencia hacia *T. submissum*. En este caso, no se pueden hacer comparaciones de la presencia de las especies en los nidos con su abundancia en campo, debido a que *T. submissum* siempre fue más recolectada durante el periodo de muestreo en la zona métrica, en comparación con *M. crassipes*. Por lo anterior, se puede decir que aún entre las especies más capturadas por *T. tridentatum tridentatum*, la preferencia mensual por éstas no depende de su abundancia en campo.

La preferencia por ciertos taxa de arañas, se pudo corroborar en este estudio, pues en la zona xérica las familias más abundantes fueron Dictynidae y Salticidae, y ninguna de las dos fue depredada por la avispa, sin embargo, en la zona métrica, las familias dominantes fueron Philodromidae y Dictynidae, mismas que sí fueron encontradas en los nidos pero en muy bajas proporciones. A nivel de especie, *T. submissum* e *Hibana incurva*, fueron las más abundantes en la zona xérica, siendo *T. submissum* la única que se registró como parte de las presas preferidas por *T. tridentatum tridentatum*. En la zona métrica, *Philodromus* sp. y *Mallos pallidus* se encontraron con mayor frecuencia en el medio, y en muy bajas cantidades dentro de los nidos de la avispa. Esta selección se puede deber a que *T. tridentatum tridentatum* presenta conductas de depredación bien definidas y que probablemente exista un proceso de evolución, mediante el cual haya aprendido a discriminar a sus presas. Es posible que la preferencia por los araneidos y terídidos se deba a que estos se exhiban más que otras familias, aún cuando hay especies que han aprendido a

evadir la depredación por medio de diversos mecanismos de defensa, como el caso del camuflaje, tanatosis, coloración aposemática o redes con estabilimenta. Por ejemplo, los individuos del género *Philodromus* viven en plantas sobre las cuales pueden correr rápidamente, y sus cuerpos aplanados les permiten esconderse entre las grietas de la corteza, además de que poseen un color críptico que las hace difíciles de detectar (Kaston 1978). Los saltícidos y oxiopidos, son arañas diurnas con excelente visión y tal vez, al estar activas pueden escapar con mayor facilidad de los ataques efectuados por la avispa. La selección de presas de *T. tridentatum tridentatum*, también dependerá de la repartición del recurso con otros esfécidos depredadores de arañas, evitando así el solapamiento de nichos, pues en el área de estudio se observó la presencia de las avispas loderas pertenecientes al género *Sceliphron*. Esto podría ocurrir porque Jiménez *et al.* (1992) encontraron que en algunas localidades de la Región del Cabo, Baja California Sur, las hembras de *S. jamaicense* capturaron altos porcentajes de tomísidos y pocos araneidos. En Gana, Edmunds (1990) registró que *Chalybion fuscipenne* colectó arañas constructoras de red, especialmente de las familias Araneidae y Theridiidae, mientras que *S. spirifex* abasteció sus nidos con un amplio intervalo de familias, pero principalmente con arañas errantes. Por lo anterior, se concluye que la selección de presas por las avispas, está determinada por el tamaño de las arañas, aunada a una especificidad taxonómica, sobre todo a nivel de familia. Sin embargo, la selección aparentemente no está determinada por la abundancia de las presas en el campo.

CONCLUSIONES

1. La composición espacial en campo, de las familias y especies de arañas disponibles a los depredadores, es diferente entre las dos zonas estudiadas, siendo la zona méxicana la que posee la mayor cantidad de familias exclusivas.
2. La estructura de los nidos de *T. tridentatum tridentatum* es similar a aquella encontrada en las especies del subgénero *Trypargilum*, cuyos elementos homogéneos corresponden a las celdas de crianza, vestibulares, intercalares y la estructura de las divisiones de barro. Además de la custodia de los nidos llevada a cabo por los machos.
3. *T. tridentatum tridentatum* capturó arañas pertenecientes a varias familias, siendo Araneidae la más frecuente en los nidos de ambas zonas, demostrando su preferencia por la misma. En la zona xérica, la avispa colectó arañas de tres familias, mientras que en la zona méxicana depredó sobre diez familias, por lo tanto, la avispa muestra una conducta más especialista en la zona xérica y comparativamente más generalista en la zona méxicana.
4. Se proporcionan como nuevos registros de presas tres familias de arañas (Anyphaenidae, Miturgidae y Philodromidae) y 19 especies (*Araneus lineatipes*, *Eustala brevispina*, *Eustala rosae*, *Kaira alba*, *Mangora* sp. y *Neoscona* sp., *Latrodectus*, *Mimetus hesperus* y *Mimetus nayarit*, *Dictyna* sp. y *Mallos pallidus*, *Hibana incursa*, *Dendryphantes* sp. y *Dendryphantes melanomerus*, *Uloborus segregatus*, *Leucauge argyra* y *Tetragnatha* sp., *Cheiracanthium* sp. y *Philodromus* sp.).

5. *T. tridentatum tridentatum* provee sus celdas con una cantidad de biomasa relativamente constante y el número de arañas por celda depende del tamaño de cada presa.

6. Las preferencias de *T. tridentatum tridentatum* por las presas, no está en función de la abundancia (denso-independiente) de las presas en el ambiente, sino que depende de sus preferencias marcadas por determinadas familias, o gremios de arañas.

7. Por la selección de presas, se puede considerar a la avispa lodera *T. tridentatum tridentatum* como un elemento que contribuye para conocer la composición y distribución de la fauna aracnológica asociada a la vegetación xérica y métrica perteneciente a los humedales de Baja California Sur.

Anexo 1

Valor de importancia (VI) y códigos (utilizados como rótulos en las figuras) de las especies de plantas localizadas en las dos zonas de estudio

Especies	Abreviaturas	Seca (VI)	Húmeda (VI)
<i>Abutilon</i> sp.	Abu	0.41112274	0
<i>Acacia</i> sp.	Aca	12.9500542	0
<i>Adelia virgata</i>	Ade	1.83133481	0
<i>Agave</i> sp.	Aga	7.48012648	0
<i>Aster spinosus</i>	Ast	0	0.36320653
<i>Baccharis salicifolia</i>	Bac	0	4.14722932
<i>Bouyeria sonora</i>	Bou	0.89777676	0
<i>Bursera</i> sp.	Bur	7.80531255	0.33417349
<i>Calliandra</i> sp.	Cal	6.43088064	2.51831986
<i>Celosia floribunda</i>	Cel	0	0.27340858
<i>Cercidium peninsulare</i>	Cer	7.06911115	3.69925874
<i>Colubrina glabra</i>	Col	5.31167946	3.97034346
<i>Condalia globosa</i>	Con	0	3.56261932
<i>Cyrtocarpa edulis</i>	Cyr	40.7032222	10.2348702
<i>Esenbeckia flava</i>	Ese	0.33189315	0
<i>Ferocactus</i> sp.	Fer	1.18668181	0.41894474
<i>Ficus</i> sp.	Fic	0	3.14177
<i>Fouquieria diguetii</i>	Fou	0.41946165	0
<i>Gochnatia arborescens</i>	Goc	2.87736124	0
<i>Haematoxylon brasiletto</i>	Hae	1.64733351	0
<i>Haplopappus</i> sp.	Hap	0	13.3626306
<i>Hyptis tephrodes</i>	Hyp	0	2.82730022
<i>Indigofera fruticosa</i>	Ind	2.35609401	0.9869118
<i>Jatropha cinerea</i>	Jat	24.6377407	11.2408816
<i>Lysiloma candida</i>	Lys	4.65824832	36.2835157
<i>Machaerocereus gummosus</i>	Mac	6.22753275	1.18011641
<i>Malpighia diversifolia</i>	Mal	0.45994275	0
<i>Mammillaria</i> sp.	Mam	0.20872211	0.30419277
<i>Melochia tomentosa</i>	Mel	0.21181533	0.75703697
<i>Opuntia</i> sp. 1	Op1	1.10675805	0
<i>Opuntia</i> sp. 2	Op2	0	2.23564538
<i>Pachycereus pringlei</i>	Pac	1.2379399	4.05037304
<i>Prosopis</i> sp.	Pro	0	19.4967717
<i>Psoralea spinosa</i>	Pso	1.20436463	0
<i>Rhamnus californica</i>	Rha	2.41377077	1.91202575
<i>Ruellia peninsularis</i>	Ruel	57.3017879	4.2224382
<i>Senna villosa</i>	Sen	0	0.85294749
<i>Solanum hindsianum</i>	Sol	0.64089636	0
<i>Tecoma stans</i>	Tec	0	58.658805
<i>Washingtonia</i> sp.	Was	0	8.96426314

Anexo 2

Número de arañas por familia presentes en campo

Familias	Abreviaturas	Mayo		Junio		Julio		Agosto		Septiembre		Total	
		Xérica	Mésica	Xérica	Mésica	Xérica	Mésica	Xérica	Mésica	Xérica	Mésica	Xérica	Mésica
Araneidae	Ara	17	14	8	10	26	20	143	76	62	61	256	181
Theridiidae	The	155	10	61	23	18	7	88	47	77	38	399	125
Mimetidae	Mim	2	4	1	2	1	1	2	7	9	11	15	25
Anyphaenidae	Any	177	103	42	24	21	15	96	126	94	80	430	348
Salticidae	Sal	168	87	77	126	81	56	98	79	96	112	520	460
Dictynidae	Dic	111	130	182	186	51	91	90	90	119	78	553	575
Heteropodidae	Het	14	5	6	4	4	6	23	22	25	19	72	56
Philodromidae	Phi	18	139	7	180	11	140	18	151	19	56	73	666
Miturgidae	Mit	0	8	0	6	0	5	0	16	0	13	0	48
Oxyopidae	Oxy	7	8	6	2	7	4	26	15	55	23	101	52
Pisauridae	Pis	0	2	0	0	0	0	0	5	1	14	1	21
Oecobiidae	Oec	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2
Gnaphosidae	Gna	1	5	1	7	1	1	1	7	4	11	8	31
Thomisidae	Tho	73	61	53	90	54	34	65	26	39	70	284	281
Clubionidae	Clu	1	0	0	0	0	0	2	0	7	1	10	1
Filistatidae	Fil	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Segestriidae	Seg	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	1	1
Tetragnathidae	Tet	0	0	0	0	0	1	0	2	0	1	0	4
Uloboridae	Ulo	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	1	3
Pholcidae	Pho	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1

Anexo 3

Número de arañas por especie presentes en campo

		Abril		Mayo		Junio		Julio		Agosto		Septiembre		Total	
		Xéri	Mes	Xéri	Mes	Xéri	Mes	Xéri	Mes	Xéri	Mes	Xéri	Mes	Xéri	Mes
<i>Araneus detrimmentosus</i>	Adet	4	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	6	1
<i>Araneus lineatipes</i>	Aline	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	2	0	4	0
<i>Acacesia</i> sp.	Acasp	0	0	2	0	2	0	1	1	0	0	1	9	6	10
<i>Araneus pegnia</i>	Apeg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	2
<i>Argiope argentata</i>	Aarg	0	0	0	1	0	0	0	0	3	1	2	0	5	2
<i>Cheiracanthium</i> sp.	Chesp	0	19	0	7	0	6	0	5	0	10	0	13	0	60
<i>Cyclosa turbinata</i>	Ctur	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	2	1	2	2
<i>Dendryphantes melanomerus</i>	Dmel	12	1	15	4	6	8	10	4	13	3	3	4	59	24
<i>Dendryphantes</i> sp.	Densp	28	34	9	14	9	27	22	21	17	15	2	36	87	147
<i>Dictyna</i> sp.	Dicsp.	2	7	1	0	0	0	21	3	19	6	63	8	106	24
<i>Eustala brevispina</i>	Ebrev	2	1	0	0	1	0	2	0	7	0	0	8	12	9
<i>Eustala californiensis</i>	Ecal	0	0	0	0	0	1	1	0	5	19	9	25	15	45
<i>Eriophora</i> sp.	Ersp.	5	7	3	3	0	0	4	2	95	22	29	7	136	41
<i>Euryopis californica</i>	Ercal	7	2	3	1	1	3	3	2	6	2	11	7	31	17
<i>Eustala rosae</i>	Eros	12	1	5	2	0	1	3	0	5	2	3	3	28	9
<i>Hibana incursa</i>	Hinc	155	84	164	61	26	16	9	3	65	41	41	26	460	231
<i>Kaira alba</i>	Kalb	0	0	0	0	0	0	1	1	2	0	0	0	3	1
<i>Larinia directa</i>	Ldir	0	0	1	0	0	0	1	1	8	1	3	3	13	5
<i>Latrodectus</i> sp.	Latsp	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	2	3
<i>Leucauge argyra</i>	Larg	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	0	3
<i>Mimetus hesperus</i>	Mhes	2	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2
<i>Mallos pallidus</i>	Mpal	15	54	29	98	19	102	10	76	7	48	7	61	87	439
<i>Mangora</i> sp.	Masp	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	2	1	3	3
<i>Metepeira crassipes</i>	Mcras	7	3	2	5	0	2	4	1	2	1	2	0	17	12
<i>Mimetus nayarit</i>	Mnay	3	5	2	3	1	2	1	1	2	6	9	11	18	28
<i>Neoscona</i> sp.	Nesp.	1	1	4	1	5	5	8	13	2	7	2	2	22	29
<i>Philodromus</i> sp.	Psp.	0	0	5	135	0	167	2	133	9	91	3	45	19	571
<i>Philoponella arizonica</i>	Pari	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Theridion positivum</i>	Tpos	14	2	8	2	6	0	1	1	4	1	6	2	39	8
<i>Theridion submissum</i>	Tsub	100	11	156	7	54	20	13	4	73	32	59	24	455	98
<i>Thiodina sylvana</i>	Tsyl	0	0	2	39	8	46	17	18	13	23	36	52	76	178
<i>Uloborus segregatus</i>	Useg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0

LITERATURA CITADA

- Barber, M. C. y R. W. Matthews. 1979. Utilization of trap nest by the pipe-organ mud-dauber, *Trypargilum politum* (Hymenoptera: Sphecidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 72:260-262.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend. 1996. Ecology. 3ª ed. Blackwell Science. pp. 1068.
- Blackledge, T. A. y K. M. Pickett. 2000. Predatory interactions between mud-dauber wasps (Hymenoptera, Sphecidae) and *Argiope* (Araneae, Araneidae) in captivity. J. Arachnol. 28:211-216.
- Bohart, R. M. y A. S. Menke. 1976. Sphecid wasps of the world: A generic revision. Univ. Calif. Press. Berkeley. pp. 695.
- Bristowe, W. S. 1941. The comity of spiders. Ray Soc. No.128. Londres.
- Brockmann, H. J. 1992. Male behavior, courtship and nesting in *Trypoxylon (Trypargilum) monteverdeae* (Hymenoptera: Sphecidae). J. Kans. Entomol. Soc. 65:66-84.
- Camillo, E., C. A. Garofalo, G. Muccillo y J. C. Serrano. 1993. Biological observations on *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* Saussure in southeastern Brazil (Hymenoptera, Sphecidae). Rev. Bras. Ent. 37:769-778.
- Camillo, E., C. A. Garófalo y J. C. Serrano. 1994. Observações sobre a biologia de *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera: Sphecidae). An. Soc. Entomol. Brasil 23:299-310.
- Camillo, E. 1999. Bionomics of *Trypoxylon (Trypargilum) antropovi* and *Trypoxylon (Trypargilum) aestivale* (Hymenoptera, Sphecidae). Iheringia, Sér. Zool. 87:29-36.

- Camillo, E. y A. D. Brescovit. 1999. Spiders (Araneae) captured by *Trypoxylon (Trypargilum) lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 47:151-162.
- Camillo, E. y A. D. Brescovit. 2000. Spider prey (Araneae) of *Trypoxylon (Trypargilum) rogenhoferi* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 48:647-655.
- Camillo, E. 2002. The natural history of the mud-dauber wasp *Sceliphron fistularium* (Hymenoptera: Sphecidae) in southeastern Brazil. *Rev. Biol. Trop.* 50:127-134.
- Cloudsley-Thompson, J. L. 1996. Biotic interactions in arid lands. Springer, Germany. pp. 208
- Coello, D. 2000. Los pompílidos: un exitoso ejemplo de predoparasitismo. *Rev. Iber. Aracnol.* 1:73-76.
- Cornell, H. 1976. Search strategies and the adaptive significance of switching in some general predators. *Am. Nat.* 110:317-320.
- Correa, M. 2004. Estudio comparativo de las familias Anyphaenidae, Araneidae, Mimetidae, Tetragnathidae y Theridiidae (Arachnida:Araneae) en los humedales San Isidro y San José Comondú, Baja California Sur, México. CIBNOR. Tesis de maestría. pp. 103
- Coville, R. E. 1979. Biological observations on *Trypoxylon (Trypargilum) orizabense* Richards in Arizona (Hymenoptera: Sphecidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 52:613-620.
- Coville, R. E. y P. L. Coville. 1980. Nesting biology and male behavior of *Trypoxylon (Trypargilum) tenoctlilan* in Costa Rica (Hymenoptera: Sphecidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 73:110-119.

- Coville, R. E. 1981. Biological observations on three *Trypoxylon* wasps in the subgenus *Trypargilum* from Costa Rica: *T. nitidum schulthessi*, *T. saussurei*, y *T. lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae). Pan-Pac. Entomol. 57:332-340.
- Coville, R. E. 1982. Wasps of the genus *Trypoxylon* subgenus *Trypargilum* in North America (Hymenoptera: Sphecidae). Univ. Calif. Publ. Entomol. 97:1-147.
- Coville, R. E. y C. Griswold. 1983. Nest biology of *Trypoxylon xanthandrum* in Costa Rica with observations on its spider prey (Hymenoptera: Sphecidae; Araneae: Senoculidae). J. Kans. Entomol. Soc. 56:205-216.
- Coville, R. E. y C. Griswold. 1984. Biology of *Trypoxylon (Trypargilum) superbum* (Hymenoptera: Sphecidae), a spider-hunting wasp with extended guarding of the brood by males. J. Kans. Entomol. Soc. 57:365-376.
- Coville, R. E. 1986. Spider prey of *Trypoxylon tridentatum* (Hymenoptera: Sphecidae) from Arizona and California. Pan-Pac. Entomol. 62:119-120.
- Coville, R. E. 1987. Spider-hunting sphecid wasps. pp. 309-318. En W. Nentwig (ed.) Ecophysiology of spiders. Springer, Berlin. pp. 448.
- Coville, R. E., C. Griswold y P. L. Coville. 2000. Observations on the nesting biology and behavior of *Trypoxylon (Trypargilum) vagulum* (Hymenoptera: Sphecidae) in Costa Rica. Pan-Pac. Entomol. 76:28-48.
- Cross, E. A., M.G. Stith y T. R. Bauman. 1975. Bionomics of the organ-pipe mud-dauber, *Trypoxylon politum* (Hymenoptera: Sphecoidea). Ann. Entomol. Soc. Am. 68:901-916.
- Culin, J. D. y M. W. Robertson. 2003. Spider prey of *Trypoxylon lactitarse* Saussure (Hymenoptera: Sphecidae). J. Entomol. Sci. 38:321-333.

- Dean, D. A., M. Nyffeler y W. L. Sterling. 1988. Natural enemies of spiders: mud dauber wasps in east Texas. *Southwest. Entomol.* 13:283-290.
- Dolédec, S., C. Daniel y C. Gimaret-Carpentier. 2000. Niche separation in community analysis: a new method. *Ecology* 10:2914-2927.
- Eberhard, W. G. 2001. Under the influence: Webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *J. Arachnol.* 29:354-366.
- Edmunds, J. 1990. Wasp predation on orb web spiders (Araneidae) in Ghana. *Acta Zool. Fennica* 190:117-122.
- Elgar, M. A. y M. Jebb. 1999. Nest provisioning in the mud-dauber wasp *Sceliphron laetum* (F. Smith): Body mass and taxa specific prey selection. *Behaviour* 136:147-159.
- Foelix, R. 1996. *Biology of spiders*. 2^a ed. Oxford, Nueva York, E.U.A. pp. 246-249.
- Gauld, I. D. 1989. Taxonomy, its limitations and its role in understanding parasitoid biology. pp 1-19. En J. Waage y D. Greathead. *Insect parasitoids*. Academic press. San Diego, E.U.A.
- Genaro, J. A., C. S. Sanchez y G. Alayón. 1989. Notas sobre la conducta de nidificación de *Trypoxylon (Trypargilum) subimpressum* Smith (Hymenoptera: Sphecidae). *Caribbean J. Sci.* 25:228-229.
- Genaro, J. A. y G. Alayón. 1994. Las presas (Araneae) de *Trypoxylon (Trypargilum) subimpressum* (Hymenoptera: Sphecidae) en Cuba. *Rev. Biol. Trop.* 42:353-356.
- Gertsch, W. J. 1979. *American spiders*. 2^a ed. Van Nostrand Reinhold, Nueva York, E.U.A. pp. 274.

- Guzmán, J. 1998. Humedales. En Diagnostico ambiental de Baja California Sur. FUNDEA, México. pp. 443
- Gwynne, D. T. y G. N. Dodson. 1983. Nonrandom provisioning by the digger wasp, *Palmodes laeviventris* (Hymenoptera: Sphecidae). Ann. Entomol. Soc. Am. 76:434-436.
- Hook, A. W. 1984. Notes on the nesting and mating behavior of *Trypoxylon (Trypargilum) spinosum* (Hymenoptera: Sphecidae). J. Kans. Entomol. Soc. 57:534-535.
- INEGI. 1981. Carta de climas. 1: 1,000.000 La Paz, México.
- INEGI. 1981. Carta edafológica. 1: 1,000.000 La Paz, México.
- INEGI. 1981. Carta geológica. 1: 1,000.000 La Paz, México.
- INEGI. 1981. Carta de uso de suelo y vegetación. 1: 1,000.000 La Paz, México.
- Jiménez, M. L. 1987. Relaciones biológicas entre arañas y avispas. Folia Entomol. Mex. 73:173-183.
- Jiménez, M. L., R. Servín, A. Tejas y R. Aguilar. 1992. La composición de presas de la avispa lodera. *Sceliphron jamaicense lucae* en la Región del Cabo, México. Southwest. Entomol. 17:169-180.
- Jiménez, M. L. y A. Tejas. 1994. Las arañas presa de la avispa lodera *Trypoxylon (Trypargilum) tridentatum tridentatum* en Baja California Sur, México. Southwest. Entomol. 19:173-179.
- Jiménez, M. L., C. Palacios y A. Tejas. 1997. Los Macroartrópodos. En L. Arriaga y R. Rodríguez (eds.). Los oasis de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Mexico. pp. 292

- Jones, D. 1983. A guide to spiders of Britain and northern Europe. Hamlyn, London, pp. 320
- Kammer, A. E. y B. Heinrich. 1978. Insect flight metabolism. *Adv. Insect Physiol.* 13:133-225.
- Karsai, I. 1989. Factors affecting diurnal activities of solitary wasps (Hymenoptera: Sphecidae and Pompilidae). *Entomol. Gener.* 14:223-232.
- Kaston, B. J. 1978. How to know the spiders. 3^a ed. Mc Graw-Hill. Dubuque, Iowa. pp. 272
- Krombein, K. V. 1967. Trap-nesting wasp and bees: life histories, nests, and associates. Smithsonian Inst. Press. Washington, D.C. pp. 570
- Landes, D. A., M. S. Obin, A. B. Cady y J. H. Hunt. 1987. Seasonal and latitudinal variation in spider prey of the mud dauber *Chalybion californicum* (Hymenoptera, Sphecidae). *J. Arachnol.*, 15:249-256.
- McGarigal, K., S. Cushman y S. Stafford. 2000. Multivariate statistics for wildlife and ecology research. Springer. New York, E.U.A. pp. 130-181.
- Medler, J. T. 1967. Biology of *Trypoxylon* in trap nests in Wisconsin (Hymenoptera: Sphecidae). *Am. Midl. Nat.* 78:344-358.
- Muma, M. H. y W. F. Jeffers. 1945. Studies on the spider prey of several mud-dauber wasps. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 38:245-255.
- Maya, Y., R. Coria y R. Domínguez. 1997. Caracterización de los oasis. En L. Arriaga y R. Rodríguez (eds.). Los oasis de la península de Baja California. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Mexico. pp. 292
- Oku, S. y T. Nishida. 2001. Presence of single-sex broods under local mate competition in *Trypoxylon malaisei* (Hymenoptera: Sphecidae): adaptation or maladaptation?. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 94:550-554.

- Peruquetti, R. C. y M. Del Lama. 2003. Alocação sexual e seleção sexo-dependente para tamanho de corpo em *Trypoxylon rogenhoferi* Kohl (Hymenoptera, Sphecidae). *Revta bras. Ent.* 47:581-588.
- Philippe, C. y M. Richard. 2002. Niche differentiation and distribution of *Carex curvula* along a bioclimatic gradient in the southwestern Alps. *Journal of Vegetation Science* 13:851-858.
- Polis, G. A. 1991. *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press, Tucson, E.U.A. pp. 456
- Polis, G. A. y T. Yamashita. 1991. The ecology and importance of predaceous arthropods in desert communities. pp. 180-222. En G. A. Polis (ed.). *The ecology of desert communities*. University of Arizona Press, Tucson, E.U.A. pp. 456
- Price, P. W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton (NJ): Princeton University Press.
- Quicke, D. L. J. 1997. *Parasitic wasps*. Chapman & Hall, Nueva York.
- Rehnberg, B. G. 1987. Selection of spider prey by *Trypoxylon politum* (Say) (Hymenoptera: Sphecidae). *Can. Ent.* 119:189-194.
- Rodríguez-Estrella, R., L. Rubio y E. Pineda. 1997. Los oasis como parches atractivos para las aves terrestres residentes e invernantes. En L. Arriaga y R. Rodríguez (eds.). *Los oasis de la península de Baja California*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste, S.C., Mexico. pp. 292
- Strohm, E. y A. Marliani. 2002. The cost of parental care: prey hunting in a digger wasp. *Behav. Ecol.* 13:52-58.

- Strand, M. R. y J. J. Obrycki. 1996. Host specificity of insect parasitoids and predators. *BioScience* 46:422-429.
- Thioulouse, J., S. Dolédec y J. M. Olivier. 1997. ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* 1:75-83.
- Thuiller, W., M. Araújo y S. Lavorel. 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe?. *J. Biogeogr.* 31:353-361.
- van Alphen, J. J. M. y L. E. M. Vet. 1986. An evolutionary approach to host finding and selection. En J. Waage y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press, Londres. pp. 389.
- van Alphen, J. J. M., C. Bernstein y G. Driessen. 2003. Information acquisition and time allocation in insect parasitoids. *Trends in Ecology and Evolution* 18:81-87.
- Varley, C. G., G. R. Gradwell y M. P. Hassell. 1973. *Insect population ecology*. University of California press. Los Angeles, California. E.U.A. pp. 55-73.
- Vinson, S. B. 1976. Host selection by insect parasitoids. *Ann. Rev. Entomol.* 21:109-133.
- Waage, J. K. 1986. Family planning in parasitoids: Adaptive patterns of progeny and sex allocation. En J. Waage y D. Greathead (eds.). *Insect parasitoids*. Academic Press, Londres. pp. 389.
- Wharton, R. A. 1993. Bionomics of the Braconidae. *Ann. Rev. Entomol.* 38:121-143.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge. Gran Bretaña. pp. 328