USO DEL RECURSO TROFICO POR PARTE DE *ACANTHOGONATUS FRANCKII* KARSCH, 1880 (ARANEAE: NEMESIIDAE) EN EL BOSQUE ESCLEROFILO DEL PARQUE NACIONAL "LA CAMPANA", CHILE CENTRAL

CECILIA PINTO Y FRANCISCO SÁIZ¹

RESUMEN

En un sector del bosque esclerófilo del Parque Nacional La Campana (32° 55' S, 71° 08' W) se estudia, durante un año, el uso del recurso trófico disponible por parte de *Acanthogonatus franckii* Karsch (Araneae, Nemesiidae).

Para ello se estudian los cambios poblacionales del depredador, la composición específica tanto de la oferta dietaria como de la dieta efectiva, junto a algunas características nutricionales de las presas así como la eficiencia de utilización por parte del depredador. Se consideran los siguientes parámetros: pesos secos y húmedos, contenidos de agua, proteínas, lípidos y cenizas.

Acanthogonatus franckii utiliza básicamente 4 presas de las 214 disponibles. Ellas son *Moluchia castanea* (Blattodea, Blattellidae), *Acanthogonatus franckii* (Araneae, Nemesiidae), *Nycterinus substriatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) y *Microgryllus pallipes* (Orthoptera, Gryllidae). Esta última es comida sólo por juveniles del depredador debido a su exiguuo tamaño.

M. castanea es comida preferentemente y en forma densodependiente tanto por machos, como hembras y juveniles. El segundo ítem en importancia corresponde al canibalismo, el que ocurre en todos los niveles de desarrollo del depredador. El consumo de *N. substriatus* parece depender de la disminución de los otros ítems y, en las hembras preñadas, de su baja capacidad de escape y de su mayor densidad temporal.

Nutricionalmente, *M. castanea* y *A. franckii* son las principales fuentes energéticas, con utilizations de 91,52% a 95,03% del peso seco de las presas para hembras y juveniles, y de 75,38% a 81,46% en machos. Lo opuesto ocurre con *N. substriatus* quien es comido en baja proporción debido posiblemente a su bajo valor nutricional, con eficiencias sobre el peso seco de 78,04% en hembras y de 89,02% en juveniles.

La ingestión de nutrientes varía entre presas: lípidos y carbohidratos de *M. castanea* son utilizados, respectivamente, en porcentajes de 93,8% y 99,2% por las hembras y de 98,1% y 93,3% por juveniles. La ingestión de proteínas es mayor desde *A. franckii*, con eficiencias de absorción de 86,9% en juveniles y de 84,0% en hembras. Cenizas y carbohidratos son obtenidos en mayor proporción desde *N. substriatus*, con eficiencias de 85,0% y 83,8% en hembras respectivamente, y de 93,62% y 98,8% en juveniles.

Palabras clave: *Acanthogonatus franckii*, dieta, nutrientes, eficiencia de utilización, Chile Central.

ABSTRACT

The use of the trophic resource by *Acanthogonatus franckii* Karsch (Araneae, Nemesiidae) was studied in a sclerophyllous forest at La Campana National Park, Chile (32° 55' S, 71° 08' W), during an annual cycle. The predator's population changes, the temporary specific composition of the diet offer, the specific composition and some nutritional characteristics of the real diet were analyzed, as well as the level of utilization of these items from the real diet by females, juveniles and males of the predator. The parameters studied are: wet weight, dry weight, water and proteins contents, lipids and ashes.

It is concluded that *Acanthogonatus franckii* uses a very low percentage of the diet offer, reduced practically to 4 items from a total of 214, namely: *Moluchia castanea* (Blattodea, Blattellidae), *Acanthogonatus franckii* (Araneae, Nemesiidae), *Nycterinus substriatus* (Coleoptera, Tenebrionidae) and *Microgryllus pallipes* (Orthoptera, Gryllidae). This latter item is only eaten by juveniles of the predator, due to its very small size.

Within these items, *M. castanea* is eaten preferentially by males and females as well as by juveniles. Its consumption is clearly dense-dependent. The second important item corresponds to the cannibalism, which

¹ Ecología, Univ. Católica de Valparaíso, Casilla 4059, FAX 56(32) 212746.

(Recibido: 11 de Julio de 1997. Aceptado: 27 de noviembre de 1997)

is given in all levels of the predator's development. The consumption of *N. substriatus* seems to depend on the decreasing of the others items and, in the pregnant females, on their lesser possibility of escaping and on their greater temporary density too.

Nutritionally, *M. castanea* and *A. franckii* are outstanding as the main source of energy, with a high utilization from 91.52% to 95.03% of the prey's wet weight for both females and juveniles and from 75.38% to 81.46% for males. The opposite happens with *N. substriatus* which is eaten at a very low rate, that is due to its low nutritional value, with a consumption efficiency of 78.04% in females and 89.02% in juveniles (both percentages from the total wet weight).

The ingestion of nutrients from each prey is different: lipids and carbohydrates of *M. castanea* are absorbed in a percentage of 93.8% and 99.2% from the total offer for females and 98.1% and 93.3% for juveniles, respectively. The proteins ingestion is greater from *A. franckii* with an absorption efficiency of 86.9% in juveniles and of 84.0% in females. The ashes and carbohydrates are more often eaten from *N. substriatus* and the efficiency is 85.0% and 83.8% in females respectively and it is 93.62% and 98.8% in juveniles.

Key words: *Acanthogonatus franckii*, diet, nutrient, absorption efficiency, Central Chile.

INTRODUCCION

Entre las interrelaciones poblacionales, la depredación juega un rol preponderante en la estructura y funcionalidad de las comunidades, ya que está directamente relacionada con la transferencia energética (Taylor 1984).

Holling (1961), Riechert (1974) y Riechert y Lockley (1984) sostienen que la depredación consiste en un consumo densodependiente de las presas, proceso que incluiría tanto una respuesta funcional como una respuesta numérica. Esta última ocurre a través de la reproducción (respuesta numérica reproductiva; Holling, en Riechert y Lockley 1984) o por inmigración de depredadores (respuesta agregacional; Readshaw, en Riechert 1974), considerándose que la respuesta numérica suele ser más lenta que la funcional, siempre que no exista inmigración (Hasell, en Riechert y Lockley 1984). Al respecto, grandes movimientos de arañas hacia áreas de alta concentración de presas han sido detectados por Turnbull (en Riechert 1974) para algunas especies canadienses y por Riechert (1974) para *Agelenopsis aperta* (Gertsch).

Rapport y Turner (1970) y Prejs *et al.* (1990) sostienen que en relación al consumo y a la preferencia alimenticia debe considerarse también la capacidad de captura del depredador y los mecanismos de escape y de defensa de la presa. Pyke *et al.* (1977) expresan que la introducción de una presa particular en la dieta de un depredador es independiente de su propia abundancia y sólo depende de la abundancia total de presas de alto nivel alimenticio. Pastorok (en Greene 1983) considera, además, el estado de desarrollo de las presas, ampliando lo expresado por Rapport y Turner (1970). Greene (1983) enfatiza tanto en el

depredador como en la presa al analizar la vagilidad de éstas, la capacidad receptora del depredador para «notar» su presa, la conducta defensiva de la presa, sus refugios, etc.

El modelo basado en la Teoría de Forrajeo Óptimo (Stephens y Krebs 1986), ha sido relativamente exitoso prediciendo la elección de la dieta y de patches óptimos en varias especies animales, como lo afirma Pyke (en Gotceitas 1990). La premisa subyacente en estos casos es que el forrajeador selecciona entre tipos de presas, patches o hábitats para maximizar la tasa neta de energía tomada, pero los animales no siempre responden a lo predicho cuando se enfrentan a la decisión de forrajear en forma óptima o evitar la depredación (Milinski, Dill, en Gotceitas 1990).

La relación depredador-presa, vista desde cualquier modelo, es relativamente simple cuando involucra casos de monofagia, complicándose en la oligofagia, para alcanzar su máxima complejidad en la polifagia, relación de mayor frecuencia en la naturaleza y característica de las arañas, las que, en general, son muy voraces y ocupan casi todos los habitats (Foelix 1982).

Diversos estudios se han realizado respecto de la alimentación en arañas. Un resumen de sus conclusiones, tomado de Luczak y Dabrowska-Prot (1986), se presenta a continuación:

- 1.- El consumo de alimento es mayor en laboratorio que en el campo.
- 2.- Tanto el desarrollo individual, como el peso de los huevos, depende de la cantidad de alimento obtenido. Según Tanaka (1992), en la araña *Agelena limbata* (Thorell), una baja en la tasa de energía captada puede causar adultos más pequeños y baja fecundidad, así como serios

efectos en la sobrevivencia y reproducción. Kessler (1971) estudia la relación entre la producción de huevos y el alimento en el género *Pardosa*.

- 3.- La captura individual de alimento aumenta con el incremento del número de presas disponibles. Paralelamente, las arañas muestran una respuesta funcional limitada.
- 4.- El éxito reproductivo de algunas arañas, como *Agelenopsis aperta* (Gertsch), depende, en gran medida, del número de presas disponibles y de las condiciones de temperatura de la red o refugio.
- 5.- El estado no alimentario o de "hambre" en las arañas tiene un efecto estimulante sobre la actividad de captura.

Desgraciadamente, la mayoría de estos datos son cualitativos. Las escasas cuantificaciones disponibles corresponden a pocas especies y, en general, sólo respecto a la proporción de ítem presa en la dieta. A pesar de ello, los experimentos de campo sobre depredación muestran la influencia de factores biológicos como densidad de presa y depredador, conducta ofensiva del depredador, conducta defensiva y de huida de la presa, competencia interespecífica (Dabrowska-Prot, en Luczak y Dabrowska-Prot 1986) y de factores ambientales como viento, estructura de la vegetación y tiempo en el ciclo diario y estacional (Luczak, en Luczak y Dabrowska-Prot 1986).

Provencher y Riechert (1991) han demostrado que las arañas alimentadas (saciadas) se mueven más y a mayor distancia que las privadas de alimento. Sin embargo, éstas últimas ganan considerablemente más peso relativo que las saciadas ya que atacan cualquier presa, realizando múltiples capturas y consumiendo la totalidad de la presa, lo que les permite recuperar el peso perdido en los primeros encuentros (Haynes y Sisojevic, en Provencher y Riechert 1991). En cambio, las arañas saciadas eligen la presa y la comen parcialmente, lo que les da un carácter selectivo. Los autores no analizan la oferta real de nutrientes y su consumo. Greenstone (en Provencher y Riechert 1991) demostró que el sitio de forrajeo no está determinado por la abundancia de alimento sino por la composición dietaria de aminoácidos tomada de la combinación de presas presentes en esos sitios. Tanaka (1991) al estudiar a *Agelena limbata* concluye que la composición de la dieta depende de la abundancia y conducta de las presas.

Lo anteriormente expuesto lleva a pensar que las arañas son organismos oportunistas. Es en este contexto que se realiza esta investigación, para la cual se utilizará como depredador a *Acanthogonatus franckii* Karsch 1880 (Araneae, Nemesiidae), especie de araña polífaga que habita bajo piedras en los bosques esclerófilos de la Zona Central de Chile. Allí construyen su refugio, en forma de cono de seda en el extremo interior, tapizando de tela el espacio anterior al cono, entre la piedra y el suelo. Las hembras ponen sus huevos en una ooteca durante la Primavera. Las hembras juveniles presentan de 8 a 12 estadios ninfales antes de llegar a adultas, estado en que viven 2 años aproximadamente. Si las condiciones ambientales son favorables la ninfa 8 se transforma en adulta, de lo contrario el estado ninfal dura 12 estadios. Los machos juveniles presentan 6 o 7 estadios ninfales. En Otoño aparecen los machos adultos, los que después de varias cópulas son devorados por las hembras (Calderón *et al.* 1990). Antecedentes de las especies de presa consumidas por esta población no existen en la literatura.

Los objetivos del presente trabajo, tendientes al análisis de la disponibilidad, características nutritivas y aprovechamiento de las presas por parte de *Acanthogonatus franckii* (Karsch 1880) en un bosque esclerófilo de Chile Central son:

- 1.- Conocer los cambios poblacionales del depredador durante un ciclo anual.
- 2.- Determinar la composición específica (taxonómica) temporal de la oferta dietaria (presas) en terreno.
- 3.- Evaluar la composición temporal y valor relativo de los componentes de la dieta real de *A. franckii*.
- 4.- Determinar algunas características nutritivas de los ítem presas efectivos.
- 5.- Estimar la cantidad de nutrientes ingeridos de cada ítem presa efectivo por parte del depredador.

METODOLOGIA

El área de estudio corresponde a una zona con baja intervención humana, adyacente al límite inferior del Parque Nacional "La Campana", V Región, Chile (32° 55' S, 71° 08' W), donde se conocía la existencia de una población bastante densa de *Acanthogonatus franckii*. El área está inserta en el

clima mediterráneo con veranos secos y cálidos e inviernos moderadamente lluviosos (di Castri y Hajek 1976, Villaseñor 1986). Vegetacionalmente corresponde a bosque esclerófilo, donde predominan *Peumus boldus* Mol., *Cryptocarya alba* (Mol) Looser y *Schinus latifolius* (Gill) Engler; el suelo está cubierto por abundantes piedras y por densa hojarasca donde crecen los helechos *Blechnum auriculatum* Cav. var. *hastatum* (Caulf) y *Adiantum poiiretti* Wikst var. *hirsutum* (H. et Gr.) Tryon. Además del bosque existe una pequeña zona de matorral xerófilo caracterizada por abundantes piedras, cactáceas, *Trevoa trinervis* Miers y herbáceas. El área tiene una superficie de 6.594 m².

Para determinar los cambios poblacionales de *A. franckii* se midió mensualmente su abundancia durante un año. Para ello se procedió a levantar, en cada muestreo, la totalidad de las piedras en un tercio del área ocupada por la población de *A. franckii*, observando sexo en adultos y solamente estado de desarrollo en juveniles, ya que en éstos no se puede determinar sexo sin manipular los ejemplares.

En esa misma área, se dispusieron 15 trampas de intercepción (Barber), sin cebo, dispuestas en relación a piedras en que viven ejemplares del depredador. Cada mes, y durante 6 o 7 días, se hicieron funcionar las trampas con el fin de capturar la fauna que corre sobre el suelo, la que se considera como la más probable oferta dietaria de *A. franckii*.

Para identificar las presas reales (dieta efectiva) de *A. franckii* y evaluar su tasa de consumo, se utilizó el segundo tercio del área estudiada. En ella se eligieron, al azar y mensualmente, durante un año, 5 individuos juveniles y 5 hembras. A cada uno de ellos se les limpió el nido sacando los restos de comida, hojas secas, tierra, etc. Después de 7 días sin perturbación, se recogieron los desperdicios de la alimentación en forma de pequeñas masas compactas envueltas en hilo de seda que dejan en la periferia del tapiz, las que se analizan en laboratorio. De los machos no se obtuvieron desperdicios debido a su nomadismo.

El tercer tercio del área se usó para reunir antecedentes sobre la calidad nutritiva de las presas reales. Allí se obtuvieron individuos vivos en los que se midió: peso húmedo y seco, agua, proteínas, cenizas, lípidos e hidratos de carbono.

La biomasa seca y el contenido de agua se evaluó promediando la información de 6 a 9 ejemplares de cada ítem presa, pesados individualmente en

balanza analítica Sartorius 2434, muertos con acetato de etilo y secados en estufa Memmert durante 48 horas a 70° C.

El nitrógeno se determinó por el método de Kjeldhal, la ceniza por calcinación en Mufla Thermolyne 1400 a 500° C durante 24 horas y los lípidos mediante arrastre de vapor de éter de petróleo de 40-60 grados. Los hidratos de carbono se estiman por diferencia.

Para la determinación de los nutrientes ingeridos de cada ítem, se recolectaron ejemplares vivos de *A. franckii*: 2 machos, 10 hembras y 10 juveniles, los que se colocaron en cajas individuales manteniéndolos privados de alimento durante 7 días. Luego se alimentaron con presas vivas previamente pesadas. Una vez terminada la ingestión, se retiraron los desperdicios. Esta experiencia se repitió hasta obtener al menos 0,2 gr de desperdicio seco de cada presa, por depredador estudiado. Por comparación de los resultados de los análisis correspondientes con los datos obtenidos de los individuos presas controles, se evalúa: Peso Húmedo, Biomasa Seca, Agua, Proteínas, Ceniza, Lípidos e Hidratos de Carbono ingeridos. No se midió egesta pues esta araña presenta un sistema de cloaca, y además, sus egestas pueden corresponder a varias presas (Saito 1967).

RESULTADOS Y DISCUSION

Cambios poblacionales en *Acanthogonatus franckii*.

Durante un año se observaron mensualmente los cambios poblacionales de *A. franckii*, obteniéndose los resultados expuestos en la Tabla 1 y en la Fig 1.

La población es poco abundante en Primavera-Verano, aumentando su abundancia en Otoño-Invierno, gracias fundamentalmente a la presencia de juveniles conspicuos, los que llegan a constituir el 91,7 % de la población.

La presencia de machos sólo en febrero, marzo y abril ubica claramente la época de cópula en Otoño. En consecuencia, la preñez de las hembras (maduración de óvulos y construcción de la ooteca), abarca desde la presencia de machos hasta fin de octubre, fecha en que empiezan a aparecer las crías. La preñez se hace aparente (abultamiento del abdomen y presencia de ootecas) desde julio, definiendo así una fase críptica de la preñez iniciada con la presencia de machos. Por lo tanto, las hembras preñadas, en estado críptico, se contabilizaron dentro de las Sin Cópula.

TABLA 1
CAMBIO TEMPORAL DE LA ABUNDANCIA DE
ACANTHOGONATUS FRANKII EN EL AREA DE ESTUDIO, SEGUN ESTADO DE
DESARROLLO, SEXO Y CONDICION DE ESTADO REPRODUCTIVO DE LAS HEMBRAS.

MES	JUVENILES	MACHOS	HEMBRAS				TOTAL
			S/COPULA	PREÑADA	C/OOTECA	C/CRIAS	
E	73	0	26	0	0	0	99
F	68	5	29	0	0	0	102
M	56	6	15	0	0	0	77
A	152	1	18	0	0	0	171
M	221	0	20	0	0	0	241
J	156	0	13	0	0	0	169
J	155	0	9	3	1	0	168
A	205	0	2	1	6	0	214
S	92	0	0	1	18	0	111
O	81	0	2	2	7	0	92
N	70	0	0	0	2	8	80
D	67	0	13	0	0	2	82

Figura 1: Ciclo fenológico de la población de *Acanthogonatus frankii* en el Parque Nacional La Campana, Sector Granizo.

La eclosión y dispersión de las crías se inicia a fines de noviembre, haciéndose más conspicuos los juveniles a partir de abril, época en que han superado los 6 mm de longitud. Los juveniles detectados entre octubre y marzo, corresponderían a preadultos de la generación del año anterior, los que en marzo darían machos y hembras. Estas últimas se suman a la población de hembras de años anteriores.

Si las 18 ootecas detectadas desarrollaran la totalidad de sus huevos, aportarían 1.044 crías, aceptando un promedio de 58 huevos por ooteca (Calderón *et al.* 1990). Si esta cantidad la relacionamos con la densidad de los juveniles en invierno (considerados como derivados de esas ootecas), se estaría evaluando una mortalidad del orden del 75%.

Composición temporal de la oferta dietaria de *Acanthogonatus franckii*

La información sobre la oferta de presas para *A. franckii* se obtuvo mediante trampas edáficas de intercepción (pit fall traps), por ser el suelo el ambiente en que vive y depreda la especie motivo del presente estudio.

En total se obtuvieron 214 especies de artrópodos (Tabla 2), de las cuales 167 corresponden a insectos (73 Coleoptera, 36 Hymenoptera, 33 Diptera) y 38 a arañas. Las nueve especies restantes se distribuyen en Myriapoda, Crustacea y otros Arachnida (Borror y DeLong 1966, Chopard 1956, Peña 1986, Pikelin y Schiapelli 1963, Sáiz *et al.* 1989).

Como era de esperar de ambientes con clima mediterráneo, las densidades poblacionales de artrópodos decrecen ostensiblemente en invierno y tienen su máxima expresión en Primavera (Noodt *et al.* 1962), por lo que la oferta es variable a lo largo del año (Tabla 2). Al analizar estos datos debe tenerse en cuenta que la información entregada por las trampas se refiere a una combinación de densidad y actividad de los organismos, por lo que un valor 0 no implica necesariamente la inexistencia de una especie. Este valor, bien podría estar dado por baja densidad y mínima actividad, lo que baja las posibilidades de captura (Sáiz 1971, 1975).

Variación temporal de los componentes de la dieta real de *A. franckii*

Dado el tamaño de *A. franckii* es lógico pensar que su dieta esté relacionada con presas relativamente grandes, abundantes y de alta

presencia temporal. De no ser así esperaríamos una dieta de amplio espectro trófico y muy variable temporalmente.

Con el fin de conocer la dieta real de *A. franckii* se analizaron los desperdicios alimentarios obtenidos de hembras y de juveniles de acuerdo a la metodología descrita. Esta metodología es válida ya que las arañas al comer vacían sobre la presa sus jugos digestivos y, después de un tiempo, succionan los tejidos predigeridos. Antes que la presa se disgregue la envuelven en tela. Los restos quitinosos quedan transformados en un pellet, el que dejan fuera del nido.

Las presas identificadas fueron de dos categorías (Lambrot 1985, Snelling y Hunt 1975):

A.- De consumo frecuente

A.1.- Insecta

Blattodea Blattellidae: *Moluchia castanea* (Blanchard)

Coleoptera Tenebrionidae: *Nycterinus substriatus* (Sol.)

Orthoptera Gryllidae: *Microgryllus pallipes* Philippi

A.2.- Araneae

Nemesiidae: *Acanthogonatus franckii* (Karsch)

B.- De consumo ocasional: Ejemplares de: Acrididae, Ichneumonidae, Pompilidae, Muscidae, Formicidae, entre los que pueden encontrarse *Pogonomyrmex bispinosus* (Spinola); *Solenopsis gayi* (Spinola); *Pseudomyrmex lynceus* (Spinola); *Hypoconera opacior* (Forel); *Brachymyrmex giardii* Emery; *Camponotus morosus* Mayr (Smith), Carabidae como *Pseudocnides monolcus* (Putzeys); *Callidula nigrofasciata* (Solier); *Metius latigastra* (Dejean), Cerambycidae como *Callideriphus laetus* Blanch. Parte de este material no se pudo determinar a nivel específico por tratarse de restos muy escasos.

En consecuencia, la dieta real de *Acanthogonatus franckii* comprende 4 presas fundamentales: Juveniles de *A. franckii*, *N. substriatus*, *M. castanea* y *M. pallipes*. De ellas, *M. castanea* es la base de la dieta, tanto para hembras como para juveniles, y *M. pallipes* sólo es presa de juveniles (Tabla 3). Con el fin de evaluar esta última situación, a cuatro

TABLA 2
CAMBIO ANUAL DE LA OFERTA DIETARIA DE *ACANTHOGONATUS FRANCKII* (Indiv./Trampa/Día). PROMEDIO POR ESTACIONES CLIMATICAS.

GRUPOS ZOOLOGICOS	Familias Nº	Especies Nº	Meses				TOTAL
			DEF	MAM	JJA	SON	
PROTURA	1	1	0,000	0,000	0,003	0,000	0,001
ARCHAEOGNATHA	1	1	0,023	0,000	0,000	0,080	0,026
COLLEMBOLA	2	3	0,250	1,870	1,070	0,300	0,872
ORTHOPTERA	4	6	0,146	0,116	0,003	0,050	0,079
BLATTODEA	1	1	0,300	0,076	0,003	0,173	0,214
PSOCOPTERA	1	1	0,076	0,010			0,022
THYSANOPTERA	1	1	0,003				0,001
HEMIPTERA	6	6	0,013	0,043		0,013	0,018
HOMOPTERA	7	7	0,130	199,6	0,043	0,090	49,95
COLEOPTERA	23	73	2,00	3,46	1,36	1,60	0,702
MECOPTERA	1	1		0,03			0,002
TRICHOPTERA	1	1		0,01			0,001
LEPIDOPTERA	6	5	0,22	0,04	0,06	0,02	0,028
DIPTERA	25	33	7,90	4,77	4,02	5,44	0,184
HYMENOPTERA	10	27	3,80	1,97	1,27	2,42	0,788
DIPLOPODA	1	1	0,23	0,59	0,49	0,09	0,117
CHILOPODA	1	1	0,01			0,01	0,002
ISOPODA	1	1	0,01		0,03		0,003
SCORPIONIDA	1	1	0,05	0,01		0,01	0,006
SOLPUGIDA	1	1	0,14	0,02	0,03	0,07	0,022
CHELONETHIDA	1	1	0,03	0,21	0,37	0,12	0,060
PHALANGIDA	1	1	0,07	0,16	0,03	0,05	0,026
ACARINA	2	2	0,09	0,12	0,07		0,023
ARANEAE	29	38	1,03	0,73	0,23	0,89	0,240

hembras se les ofreció ejemplares de grillo, comprobándose que, si bien son detectados y atacados inmediatamente, no pudieron ser cogidos debido a su reducido tamaño (no más de 7 mm). Ello explica la ausencia de consumo de esta presa por parte de las hembras.

Del análisis comparativo entre el consumo real de presas por *A. franckii* en perspectiva temporal y la oferta real durante el año (Figs. 2 a 6), se detectan consumos acordes y no acordes con las densidades de la oferta del momento.

TABLA 3
RELACION PORCENTUAL ENTRE OFERTA Y CONSUMO DE PRESAS FUNDAMENTALES POR *A. FRANCKII* EN EL AÑO DE ESTUDIO

PRESAS	OFERTA (Indiv./Día/Trampa)	CONSUMO (Indiv./Día/Araña)	
		JUVENILES	HEMBRAS
<i>A. franckii</i>	4,76	20,18	20,21
<i>M. castanea</i>	67,94	67,10	70,21
<i>N. substriatus</i>	19,68	9,21	9,58
<i>M. pallipes</i>	7,62	3,51	0,00
	100,00	100,00	100,00

Solamente el consumo de *M. castanea* (Fig. 2) parece estar directamente relacionado con la densidad de la oferta ($r = 0,72$ para juveniles y $r = 0,57$ para hembras; $P = 0,05$), ya que para todos los otros casos los valores de r son inferiores a $0,1$, salvo para la relación "juveniles/ *M. pallipes*" ($0,25$), caso en que el consumo corresponde al período de oferta (verano) pero en menor proporción que ella.

En cuanto al canibalismo (Fig. 3), la tasa de consumo superior a la oferta sería explicable por la poca actividad de la especie, a excepción de los machos, y porque el desarrollo de las crías ocurre

en las cercanías de sus mayores, juveniles y hembras, lo que facilita su captura por parte de éstos.

El consumo irregular de *N. substriatus* (Fig. 4), además de su corta presencia (fin primavera y verano), puede estar relacionado a la disminución de la oferta de *M. castanea*, por lo que su uso dependería más de la oferta de otras presas que de su propia densidad. Por otra parte, su alta quitinización lo haría poco apetecible energéticamente.

Estacionalmente, resalta la importancia trófica de *M. castanea* durante todo el año y el segundo rol de *A. franckii* (Tabla 4).

2

3

Figura 2-3: 2. *Acanthogonatus franckii*. Relación entre la oferta y consumo de *Moluchia castanea*. 3. *Acanthogonatus franckii*. Relación entre la oferta y consumo de *Acanthogonathus franckii*.

TABLA 4
COMPOSICION PORCENTUAL DE LA DIETA REAL DE *A. FRANCKII* SEGUN ESTACIONES DEL AÑO.

ESTACION	JUVENILES				HEMBRAS			
	M.c.	A.f.	N.s.	M.p	M.c.	A.f.	N.s.	M.p
Verano	69,7	12,1	12,1	6,1	80,0	16,0	4,0	0
Otoño	69,4	18,4	6,1	6,1	67,7	27,7	4,6	0
Invierno	68,4	31,6	0	0	62,2	13,5	24,3	0
Primavera	67,9	19,7	12,3	0	65,3	22,4	12,2	0

M.c.: *Moluchia castanea*; N.s.: *Nycterinus substriatus*; A.f.: *Acanthogonatus franckii*; M.p.: *Microgryllus pallipes*

Figura 4-5: 4. *Acanthogonatus franckii*. Relación entre la oferta y consumo de *Nycterinus substriatus*. 3. *Acanthogonatus franckii*. Relación entre la oferta y consumo de *Microgryllus pallipes*.

Figura 6: *Acanthogonatus franckii*. Variación temporal de la abundancia de la población del depredador.

Las mayores tasas de consumo de *A. franckii*, tanto para hembras como juveniles, se dan en otoño (marzo y abril), coincidiendo, en el primer caso con el mayor número de machos y, en el segundo, con la aparición de juveniles (Fig. 3). Debe recordarse que los juveniles presentes en esa época corresponderían efectivamente a preadultos de la generación anterior y que un alto porcentaje de hembras se comen al macho una vez realizada la cópula. El incremento de octubre debería asociarse al consumo de juveniles de la nueva generación (Fig. 3).

La disminución en el consumo de *A. franckii* y el incremento del consumo de *N. substriatus* por parte de las hembras en agosto-septiembre, podría ser explicado: a) por la presencia de la ooteca la que limita los movimientos en las hembras disminuyendo la posibilidad de captura de presas ágiles y b) por la baja actividad del coleóptero presa.

En general, en invierno, *A. franckii* compensa la baja de ofertas de presas incrementando el consumo de ejemplares de su propia especie (Fig. 3), especialmente en el caso de los juveniles, quienes

presentan su máxima densidad de todo el año (Fig. 6). De acuerdo a Ito (1964), Puentes y Ordenes (1993) y Turnbull (en Ito 1964) en período de escasez de alimento las arañas bajan su metabolismo manteniéndose en preactividad y alargan su período ninfal. Estos hechos se observaron en laboratorio. En efecto, mientras los juveniles se mantuvieron con baja alimentación, cada 7 o más días, mudaron una vez en el año; en cambio las hembras no mudaron.

Características nutricionales de las presas básicas de *A. franckii* y nivel de aprovechamiento de las mismas.

Para definir el rango de tamaño de las presas con las cuales se evaluarían algunas características nutricionales y el nivel de aprovechamiento de las mismas, se procedió como sigue. A un grupo de *A. franckii*, de diferente sexo y estado de desarrollo, se les dió a comer ejemplares de diferentes tallas de las presas descritas como fundamentales. Por comparación del tamaño de los pellets obtenidos con los recolectados en terreno se detectaron las siguientes rangos de tallas de las presas consumidas:

Item presa	Longitud (mm)	
<i>M. castanea</i>	14,0	a 16,5
<i>N. substriatus</i>	14,0	a 16,0
<i>A. franckii</i>	14,0	a 18,0
<i>M. pallipes</i>	5,0	a 7,0

La calidad nutricional de los ítemes presa fundamentales de *A. franckii* se evaluó mediante los siguientes parámetros: peso, cenizas, nitrógeno, lípidos y contenido de agua. Datos de biomasa se obtuvieron de 6 a 9 ejemplares en cada caso. Para Nitrógeno, Lípidos y Cenizas se procesó el número de ejemplares suficientes para obtener la cantidad de material necesaria para los análisis respectivos. Finalmente, el porcentaje de nitrógeno se transformó en proteínas multiplicándolo por el factor universal para carnes (6,25), el que sumado a cenizas y lípidos se sustrajo al 100% del peso seco para obtener los hidratos de carbono (Tabla 5).

En consecuencia:

- M. castanea* aporta básicamente agua y lípidos, menor proporción de proteínas y una baja cantidad de hidratos de carbono y de cenizas, combinación que explicaría su rol principal en la dieta de *A. franckii* durante todo el año y su preferencia frente a ítemes presentes en mayor densidad.
- El segundo nivel de importancia dietaria del canibalismo podría explicarse por su mayor contenido de proteínas (gran desarrollo muscular de las patas y de su área de inserción al

cefalotórax), aunque su contenido de lípidos e hidratos de carbonos es bajo, pero con buen aporte de agua.

- M. pallipes* representa, para los juveniles de *A. franckii*, una calidad nutricional semejante a la de los individuos de su propia especie.
- N. substriatus*, en cambio, muestra un patrón en que destaca el alto contenido de cenizas e hidratos de carbono, derivado de la fuerte quitinización corporal, la que, además, dificulta la penetración del gancho del quelícero. Así se explicaría su consumo en épocas de disminución de los otros ítemes presa, a pesar del mayor costo energético que ello implicaría, aunque su captura sea facilitada por su baja actividad.

Los datos anteriores se usaron como control para evaluar la tasa de ingestión de las diferentes presas por parte de *A. franckii*. Para ello se hicieron tantos ensayos de alimentación con 2 machos, 10 hembras y 10 juveniles de la especie depredadora, como fueron necesarios. Al respecto cabe hacer notar que un pellet de desperdicio de *Moluchia castanea* pesa entre 4-5 mgr, necesitándose un mínimo de 200 mgr para los análisis realizados. Los datos al respecto se exponen en el Tabla 6. En machos sólo se pudo determinar pesos húmedo y seco y contenido de agua ingeridos, debido a que se colectaron solamente 2 machos los que vivieron apenas 3 meses. Esto no ocurrió con hembras y juveniles, en que se trabajó con 10 ejemplares de cada uno.

TABLA 5

ALGUNAS CARACTERISTICAS NUTRICIONALES DE LOS COMPONENTES FUNDAMENTALES DE LA DIETA DE *A. FRANCKII*.

PRESAS	<i>M. castanea</i>		<i>N. substriatus</i>		<i>A. franckii</i>		<i>M. pallipes</i>	
	Prom	DS	Prom	DS	Prom	DS	Prom	DS
PESO HUMEDO (gr) (PH)	0,172	0,04	0,169	0,02	0,238	0,07	0,008	0,001
AGUA (% PH)	71,63	2,68	62,57	4,07	74,19	4,96	78,04	12,19
PESO SECO (%PH) (PS)	28,40	2,69	33,88	10,73	25,81	4,96	21,95	3,87
PROTEINAS (% PS)	36,76	0,82	46,84	1,02	77,56	1,40	72,75	-
CENIZA (% PS)	4,67	0,21	8,10	0,44	4,23	0,15	2,12	-
LIPIDOS (% PS)	41,18	7,37	18,16	-	15,30	4,03	17,76	-
H. CARBONO (% PS)	17,39	-	26,9	-	2,91	-	7,37	-

PH = peso húmedo; % PH= porcentaje del PH; PS = peso seco ; % PS = porcentaje del PS; Prom = promedio; DS = desviación estándar.

TABLA 6
ALGUNAS CARACTERISTICAS NUTRICIONALES DE LOS DESPERDICIOS
DE LOS COMPONENTES FUNDAMENTALES DE LA DIETA DE *A. FRANCKII* (mgr).

DEPREDADOR	Nutrientes	PRESAS					
		<i>M. castanea</i>		<i>N. substriatus</i>		<i>A. franckii</i>	
		Prom	DS	Prom	DS	Prom	DS
<i>A. franckii</i> HEMBRAS	Peso Húmedo	7	6	31	10	36	38
	Peso Agua	2	1	1,7	2	17	23
	Peso Seco	5	5	29	12	19	15
	Proteínas	3,8	-	14,8	-	11,9	-
	Ceniza	0,3	-	0,6	-	1,5	-
	Lípidos	0,9	-	11,2	-	4,9	-
	H. Carbono	0,05	-	2,4	-	0,7	-
<i>A. franckii</i> JUVENILES	Peso Húmedo	6	1	19	5	10	4
	Peso Agua	2	0,9	2,2	0,3	1,8	0,8
	Peso Seco	4	1	17	5	9	3
	Proteínas	3,4	-	12,2	-	6	-
	Ceniza	0,1	-	0,3	-	0,4	-
	Lípidos	0,2	-	4,3	-	1,2	-
	H. Carbono	0,3	-	0,2	-	1,4	-
<i>A. franckii</i> MACHOS	Peso Húmedo	28	6	-	-	55	1
	Peso Agua	9	7	-	-	28	27
	Peso Seco	19	8	-	-	27	7

Para juveniles, no se pudo realizar la experiencia con *M. pallipes* en razón de su escasez y pequeño tamaño, lo que dificultó su recolecta. Por otra parte, los pocos grillos colectados murieron rápidamente, necesiándose una cantidad desproporcionada de ejemplares para reunir los restos necesarios para el análisis.

Dado que los desperdicios incluyen la tela que hila la araña para sujetar la presa, la que es imposible de separar y se considera constituida de la siguiente manera: Peso Seco: 36,4%, constituido a su vez por Proteínas (81,26%), Ceniza (9,97%), Lípidos (8,77%) e H. de Carbono (0%), se evaluó su importancia, analizando la tela de desperdicios de *N. substriatus* y *M. castanea*, obteniéndose el siguiente aporte nutritivo porcentual:

Nutrientes	TELA DE DESPERDICIOS	
	<i>N. substriatus</i> (%)	<i>M. castanea</i> (%)
Peso Agua	1,50	6,30
Peso Seco	0,86	3,60
Proteínas	0,70	2,90
Cenizas	0,09	0,36
Lípidos	0,08	0,32
H. Carbono	0,00	0,00

En consecuencia, por ser muy bajo el porcentaje de tela en los desperdicios (0,86-3,6%), los valores de ingesta real no están invalidados al analizar el conjunto tela-desperdicio. La deducción de los valores referentes a la tela significarían un ligero incremento de la ingesta real.

En cuanto a la eficiencia de ingestión (Tabla 7), el ítem *N. substriatus* es poco aceptado. Los machos no lo aceptan y solamente 2 hembras y 2 juveniles lograron consumirlo, bajo condiciones extremas de privación de alimento (después de 3 semanas). Esto se explicaría por las características del exoesqueleto que dificultan la inyección de los jugos digestivos y la posterior succión del material predigerido. Su aprovechamiento comparativo es bastante inferior (44% en hembras y 74% en juveniles) al de las otras presas (81 a 84% respectivamente). Su aporte más significativo parece estar en los elementos minerales de las cenizas y en los hidratos de carbono.

Es destacable el menor aprovechamiento de las presas por los machos de *A. franckii* (no más del 55% del peso seco), mientras en juveniles y hembras está sobre el 81%, salvo para *N. substriatus* por

TABLA 7
EVALUACION PORCENTUAL DE LA EFICIENCIA DE INGESTION DE LOS COMPONENTES FUNDAMENTALES DE LA DIETA DE *A. FRANCKII*.

DEPREDAADOR	PRESAS						
	NUTRIENTES	<i>M.castanea</i>		<i>N.substriatus</i>		<i>A.franckii</i>	
		Prom	DS	Prom	DS	Prom	DS
HEMBRAS	Peso Vivo *	124	8	48	27	398	167
	Peso Húmedo	94,4	1,55	78,0	10,8	91,5	7,10
	Peso Agua	98,2	1,01	98,3	1,8	94,7	0,06
	Peso Seco	83,9	5,70	44,1	31,9	82,2	0,10
	Proteínas	70,9	-	21,9	-	84,0	-
	Ceniza	81,3	-	85,0	-	65,2	-
	Lípidos	93,8	-	3,1	-	68,8	-
	H. Carbono	99,2	-	83,8	-	76,7	-
JUVENILES	Peso Vivo *	90	27	172	4	211	61
	Peso Húmedo	93,3	3,90	89,0	2,93	95,0	1,44
	Peso Agua	96,9	2,92	97,9	0,21	98,8	0,61
	Peso Seco	84,6	3,55	74,1	8,19	84,2	3,88
	Proteínas	64,6	-	59,6	-	86,9	-
	Ceniza	91,7	-	93,6	-	82,6	-
	Lípidos	98,1	-	59,1	-	85,6	-
	Carbono	93,3	-	98,8	-	12,5	-
MACHOS	Peso Vivo *	161	76	-	-	228	50
	Peso Húmedo	81,5	4,70	-	-	75,4	5,00
	Peso Agua	93,1	3,08	-	-	82,6	7,52
	Peso Seco	52,1	24,20	-	-	54,7	2,00

* Biomasa-promedio (mgr) de ejemplares utilizados en ensayos.

hembras. Estos resultados concuerdan con los de Blandin y Celerier (1981), quienes encontraron que los machos de *Scodra giseipes* Pocock, 1897 (Araneae, Theraphosidae) ingieren, en época reproductiva, apenas un 12,52% de su presa.

Para hembras y juveniles, *M. castanea* y *A. franckii* son los componentes fundamentales de su dieta, con un mejor aprovechamiento de proteínas de los ejemplares coespecíficos (canibalismo) y de hidratos de carbono, lípidos y cenizas de *M. castanea*, siendo mayor el aprovechamiento de los dos últimos por parte de los juveniles (fase de desarrollo corporal).

Considerando que la calidad nutricional de *M. pallipes* es bastante similar a la de *A. franckii* (Tabla 7), se puede inferir que los juveniles del depredador deben lograr un aprovechamiento muy similar de ella. Sin embargo, por su pequeño tamaño, se requiere gran cantidad de grillos para compensar el aporte de un ejemplar de *A. franckii* (1 araña por 25-30 grillos).

El consumo prioritario de *M. castanea* y *A. franckii*, las presas de más alta calidad nutricional, estaría acorde a los planteamientos de la Teoría de Forrajeo Optimo (Stephens y Krebs 1986). En cambio *N. substriatus*, la presa menos consumida, presenta bajo valor alimenticio, sirviendo de alternativa frente a la disminución de las presas de alto valor nutricional, confirmando las conclusiones de Pike *et al.* (1977). El bajo consumo de *M. pallipes*, a pesar de su buen nivel nutricional, se explicaría por su pequeño tamaño, con menor cantidad de energía neta por unidad presa. Sin embargo, no se puede descartar que esta presa tenga un valor significativo para juveniles en primeros estados de desarrollo, los que por su menor talla no tienen acceso a presas mayores. En conjunto, las cuatro presas fundamentales entregan una dieta bastante equilibrada.

En consecuencia, *A. franckii* responde a las fluctuaciones de densidad de *M. castanea*, mientras que frente a los otros ítemes responde bajo otros

patrones. Entre los factores que condicionarían esta conducta, además de los propiamente nutricionales, está la condición reproductiva de las hembras, donde el abultamiento del abdomen y la presencia de ooteca inciden en la elección temporal de presas de más fácil captura y que no pongan en peligro los huevos, como *N. substriatus*. Al respecto, Blandin y Celerier (1981) determinaron que las hembras de *Scodra giseipes* aprovechan solamente el 32% de la presa en época de postura. Esta conducta, puede considerarse como una respuesta numérica reproductiva al aumento de las presas las que son abundantes en Primavera y Verano.

Desde otro ángulo, y de acuerdo a Riechert (1974), se esperaría que la abundancia de presas anule completamente las conductas agresivas del depredador, a tal punto de desarrollar algún grado de sociabilidad, fenómeno no detectado en *A. franckii*, pues sigue presentando canibalismo, aunque en menor proporción.

CONCLUSIONES

Del estudio del uso del recurso trófico por parte de una población de *Acanthogonatus franckii* Karsch en un bosque esclerófilo del Parque Nacional La Campana, se pueden deducir las siguientes conclusiones principales:

1.- Características de la población de arañas

A) El ciclo anual de la población de *A. franckii* se resume así:

Cópula: Febrero, Marzo y Abril, presencia de machos.

Preñez: Entre desaparición de machos y aparición de ootecas. En ese lapso maduran los óvulos y son puestos en la ooteca. Desde Abril hasta fines de Octubre.

Presencia de Ooteca: Las ootecas se hacen evidentes desde Julio hasta fines de Noviembre.

Eclosión: Salida de ninfas desde ooteca y permanencia alrededor de ella hasta primera muda. Entre Noviembre y Diciembre.

Dispersión: A partir de la primera muda. Empieza a fines de Diciembre.

Desarrollo de juveniles: Bajo los 6 mm las crías no son detectadas. En Abril se hacen conspicuos los juveniles correspondientes a la generación de la última eclosión.

Simultáneamente se encuentran ejemplares mayores correspondientes a la eclosión del año anterior los que logran su madurez hacia Febrero-Marzo del año siguiente.

Adultos: Los machos se observan desde Febrero a Abril. Las hembras, al vivir 2 o 3 años, están presentes todo el año.

B) Densidad: La población es poco abundante en Primavera-Verano, aumentando en Otoño-Invierno. Está constituida principalmente por juveniles, los que en algún momento llegan a representar el 91,7% del total. Hembras y machos son escasos.

2.- Características específicas de la oferta trófica.

Durante el estudio, en el habitat de *A. franckii* se colectaron 214 especies de artrópodos, de las cuales 167 corresponden a insectos (73 Coleoptera, 36 Hymenoptera y 33 Diptera), 38 a arañas y el resto a Myriapoda, Crustacea y otros Arachnida. Entre los insectos destacan por su presencia anual: Homoptera, Coleoptera, Diptera y Formicidae. En las arañas destacan los Araneomorphae.

3.- Características específicas de la dieta real

De las 214 especies de artrópodos consideradas como potenciales presas de *A. franckii*, ésta depreda básicamente sobre 4 de ellas: *M. castanea* (Blanch.) (Blattodea), juveniles de *A. franckii*, *N. substriatus* (Solier) (Tenebrionidae) y *M. pallipes* Philippi (Orthoptera) (presa sólo de juveniles), con neta preferencia por los dos primeros ítemes. De éstos dos, solamente el primero es consumido en forma densodependiente. Entre las presas ocasionales se cuentan ejemplares de: Formicidae, Carabidae, Cerambycidae, Acrididae, Ichneumonidae, Pompilidae, Muscidae.

4.- Características nutricionales de la dieta real

Del análisis de nutrientes se determinó que:

- *M. castanea* presenta una gran cantidad de lípidos (41,2%) y agua (71,6%), un valor intermedio de proteínas (36,8%) y bajo de hidratos de carbono (17,4%) y de cenizas (4,7%).
- *A. franckii* se caracteriza por la gran cantidad de proteínas (77,6%) y agua (74,2%) y bajo porcentaje de lípidos (15,3%), cenizas (4,2%) e hidratos de carbono (2,9%).

- *M. pallipes* presenta un contenido de nutrientes semejante a *A. franckii*.
- *N. substriatus* se destaca por su alto contenido de cenizas (8,1%) e hidratos de carbono (26,9%), un valor intermedio de proteínas (46,8%) y lípidos (17,8%) y bajo porcentaje de agua (62,6%) debido a su alta quitinización.

5.- Aprovechamiento nutricional

Desde este punto de vista resalta la menor eficiencia de los machos, los que no se alimentan de *N. substriatus*. Igualmente, se comprueba una mayor eficiencia en la captación de lípidos desde *M. castanea* y de proteínas de sus coespecíficos. Se conjetura que el aprovechamiento de *M. pallipes* es semejante al de *A. franckii* por tener casi la misma calidad nutritiva.

Respecto de *N. substriatus*, el aprovechamiento por parte de las hembras y juveniles es muy bajo, siendo su mayor aporte la ceniza y los hidratos de carbono (85,0% y 83,8% respectivamente para las hembras y 93,62% y 98,8% de cada uno para los juveniles). Su consumo estaría determinado por la baja en la abundancia de las otras presas y por la condición reproductiva en las hembras, la que disminuye su capacidad de captura.

LITERATURA CITADA

- BLANDIN, P. y M-L CELERIER. 1981. Les Araignées des Savanes de Lamto. Tesis de Doctorado. 587 pp.
- BORROR, D. y D. DELONG. 1966. An Introduction to the Study of Insects. Ed. Holt, Reinhart and Winston, INC. 819 pp.
- CALDERON, R., C. PINTO y M. GARRIDO. 1990. Etapas del Crecimiento de *Acanthogonatus franckii*, Karsch 1880 (Araneae, Nemesiidae). Rev. Chilena Ent. 18: 11-24.
- CHOPARD, L. 1956. Some crickets from South America (Grylloidea and Tridactyloidea). Proc. U.S. Natl. Mus., 106 (3366): 241-293.
- DI CASTRI, F. y E. HAJEK. 1976. Bioclimatología de Chile. Univ. Católica de Chile, 128 pp.
- FOELIX, R. 1982. Biology of Spider. Harvard Univ. Press. 306 pp.
- GOTCEITAS, V. 1990. Foraging and Predator avoidance: a Test of a patch choice model with juvenile bluegill sunfish. Oecologia, 83(3): 346-351.
- GREENE, C. 1983. Selective Predation in Freshwater Zooplankton Communities. Int. Rev. Gas. Hydrobiol., 68: 297-315.
- HOLLING, C. 1961. Principles of insect predation. Ann. Rev. Entomol., 6: 163-182.
- ITO, Y. 1964. Preliminary Studies on the respiratory energy loss of spider: *Lycosa pseudoannulata*. Res. Popl. Ecol., 6: 12-21.
- KESSLER, A. 1971. Relation between Egg Production and Food Consumption in Species of the Genus *Pardosa* (Lycosidae, Araneae). Oecologia, 8:93-109.
- LAMBOROT, M. 1985. *Hoplosphyrum griseus* (Philippi) y *Microgryllus pallipes* Philippi, dos especies de grillos escamosos en Chile. Publicación Ocasional M.N.H.N., 42: 3-54.
- LUCZAK, J. y E. DABROWSKA-PROT. 1986. Problem of predation and the effect of ecological conditions on food consumption in spiders (Araneae). Polsk. Pizmo Entomol. 56: 649-665.
- NOODT, W., F. SAIZ y H. JUHL. 1962. Corte ecológico transversal de Chile Central con consideración de los artrópodos terrestres. Inv. Zool. Chilenas, 8: 65-117.
- PEÑA, L. 1986. Introducción a los Insectos de Chile. Edit. Universitaria. 256 pp.
- PIKELIN, B.G. DE Y R. SCHIAPELLI. 1963. Llave para familias de arañas. Physis, 24(67): 43-66.
- PREIS, A., K. LEWANDOWSKI y A. STANCZYKOWSKA-PIOTROWSKA. 1990. Size Selective predation by roach *Rutilus rutilus* on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies. Oecologia, 83(3): 378-384.
- PROVENCHER, L. y S. RIECHERT. 1991. Short-term effects of hunger conditioning on spider behavior, predation and gain of weight. Oikos, 62: 160-166.
- PUNTES, C. y M. ORDENES. 1993. Aspectos Bioenergéticos de dos Arañas Mygalomorphas, *Paraphysa phryxotrichoides* y *Grammostola spatulata*. Tesis. 31 pp.
- PYKE, G., H. PULLIAN y E. CHARNOV. 1977. Optimal foraging: A selective review of theory and test. Q. Rev. Biol., 52: 137-154.
- RAPPORT, D. y J. TURNER. 1970. Determination of Predator Food Preferences. J. Theor. Biol., 26: 365-372.
- RIECHERT, S. 1974. Thoughts on the Ecological Significance of Spiders. BioScience, 24 (6): 352-356.
- RIECHERT, S. y T. LOCKLEY. 1984. Spiders as Biological Control Agents. Ann. Rev. Entomol., 29: 299-320.
- SAITO, S. 1967. Methods for the study of production by Macroarthropods. Res. Popul. Ecol., 9 (153): 215-223.
- SAIZ, F. 1971. Notas ecológicas sobre los Staphylinidae (Coleoptera) del P.N. Fray Jorge. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile, 32: 67-97.
- SAIZ, F. 1975. Coleópteros epigeos del P. N. Fray Jorge. Aspectos ecológicos y biogeográficos. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile, 34: 137-171.
- SAIZ, F., J. SOLERVICENS y P. OJEDA. 1989. Coleópteros del Parque Nacional La Campana y Chile Central. Ed. Univ. de Valparaíso, 124 pp.
- SNELLING, R. y J. HUNT. 1975. The Ants of Chile (Hymenoptera, Formicidae). Rev. Chilena Ent., 9: 63-129.
- STEPHENS, D. y J. KREBS. 1986. Foraging Theory. Princeton Univ. Press, N. Y., 247 pp.
- TANAKA, K. 1991. Food consumption and diet composition of the web-building spider *Agelena limbata* in two habitats. Oecologia, 86: 8-15.
- TANAKA, K. 1992. Size-dependent survivorship in the web-building spider *Agelena limbata*. Oecologia, 90: 597-602.
- TAYLOR, R. 1984. Predation. Chapman and Hall Ltd., N. Y., 166 pp.
- VILLASEÑOR, R. 1986. Guía para el reconocimiento de las especies arbóreas y arbustivas más frecuentes en el Parque Nacional La Campana. CONAF. 190 pp.