

UCH-FC
B. Ambiental
F 954
C.1

UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO



COMPROMISOS REPRODUCTIVOS EN *Paraphysa sp.* (ARANEAE: THERAPHOSIDAE) Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE EL TAMAÑO Y NÚMERO DE HUEVOS.

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo Ambiental.

FELIPE SEBASTIÁN FUENTES ANDAUR

Director del Seminario de Título:

Dr. Claudio Veloso Iriarte

Diciembre de 2012

Santiago de Chile.



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias que el Seminario de Título presentado por el candidato:

FELIPE SEBASTIÁN FUENTES ANDAUR

“COMPROMISOS REPRODUCTIVOS EN *Paraphysa sp.* (ARANEAE: THERAPHOSIDAE) Y SUS CONSECUENCIAS SOBRE EL TAMAÑO Y NÚMERO DE HUEVOS”

Ha sido aprobado por la Comisión evaluadora y revisora, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

Dr. Claudio Veloso Iriarte
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Ramiro Bustamante Araya
Presidente Comisión

Dr. Mauricio Canals Lambarri
Evaluador

Santiago de Chile, Diciembre de 2012.



Felipe Sebastián Fuentes Andaur nació un 29 de Noviembre de 1985, en la ciudad de Santiago de Chile. Desde pequeño mostró su pasión por la naturaleza, sin pensar que en el futuro estaría tan ligado a ella. Su enseñanza media la realizó en el Liceo Claudina Urrutia de Lavín, ciudad de Cauquenes, donde su idea de estudiar Informática era firme y clara. Sin embargo, luego de ingresar a la Universidad de Santiago de Chile como alumno de Ingeniería Civil en Informática, sintió que era una decisión errónea. Fue ahí, cuando Felipe ingresó a la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile a estudiar la carrera de Biología Ambiental, en donde se desarrolló como científico, mostrando un gran interés por la zoología, área de la ciencia de la cual fue ayudante en los cursos afines, permitiéndole ampliar sus conocimientos y exacerbar su pasión por la fauna. Su línea de investigación estuvo enfocada en la ecofisiología animal, específicamente en los rasgos de historia de vida y compromisos reproductivos de la araña *Paraphysa sp.*, tema en el cual se basó para realizar su Seminario de Título. Actualmente, Felipe continúa con su incesante pasión por la naturaleza y los animales, llevándolo a la decisión de cursar estudios de postgrado para especializarse y generar conocimientos en esta área.

A mis padres, Verónica y Marco,
a mis hermanos, Matías, Camila e Isidora
y a mi querida Valentina.



AGRADECIMIENTOS

Me gustaría que estas líneas sirvieran para expresar mi más profundo y sincero agradecimiento a todas aquellas personas que con su ayuda han colaborado en la realización del presente trabajo, en especial a mi tutor y maestro, el Dr. Claudio Veloso, por la orientación, el seguimiento y la supervisión continúa de la misma, pero sobre todo, por la motivación y el apoyo recibido a lo largo de gran parte de mi carrera y mi formación como investigador.

Quisiera hacer extensiva mi gratitud a Mariana, Fanny y Claudio, mis amigos de laboratorio, quienes merecen un especial reconocimiento por el interés mostrado en este trabajo, además del ánimo infundido y su apoyo incondicional.

También quiero dar las gracias a personas fundamentales en mi vida, que de alguna manera han contribuido a ser la persona que soy, mis buenos amigos(as) Natalia, Paz, Rubén, Cristian, Mauricio, D'angelo, Itzvan y Emanuel, los que me han acompañado en las distintas etapas de mi vida, brindándome su amistad, cariño y buenos consejos.

Finalmente, y lo más importante, le agradezco a Dios la maravillosa familia que tengo, la que sin duda hace de mis sueños y metas una realidad. A mi madre, por todo el amor y sabiduría que me entrega día a día y por ser el pilar fundamental en mi vida. A mi padre, por su esfuerzo y constante preocupación de que nada me falte. A mis hermanos, por el amor, alegría, compañía y apoyo que me brindan cada momento. A mi tía Ivonne y mis primos, por quererme como uno más de su familia. Y por último, a mi polola Valentina, por su comprensión y amor incondicional.

*"...Las arañas están gastadas
por páginas bobaliconas
de simplistas exasperantes
que las ven con ojos de mosca,
que la describen devoradora,
carnal, infiel, sexual, lasciva.
Para mí esta reputación
retrata a los reputadores:
la araña es una ingeniera,
una divina relojera,
por una mosca más o menos
que la detesten los idiotas,
yo quiero conversar con la araña
quiero que me teja una estrella..."*

Bestiario, Pablo Neruda.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
LISTA DE ABREVIATURAS	viii
RESUMEN	ix
ABSTRACT	xi
INTRODUCCIÓN	1
Marco conceptual	1
Hipótesis	5
Objetivos	6
MATERIALES Y MÉTODOS	7
Modelo de estudio	7
Captura y mantención	8
Obtención de datos	8
Análisis estadístico	11
RESULTADOS	13
DISCUSIÓN	22
CONCLUSIONES	26
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	27

ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años y resultados de una prueba de *t* que analiza diferencias de promedios entre años. 13
- Tabla 2.** Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años y resultados de un ANCOVA con la MCH como covariable. 14
- Tabla 3.** Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años considerando en el total, sólo 4 individuos del año 2011. 17
- Tabla 4.** Prueba de Mann-Whitney para determinar diferencias entre años de variables reproductivas de *Paraphysa sp.*..... 17

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. (A) <i>Paraphysa sp.</i> en el laboratorio. (B) <i>Paraphysa sp.</i> con su ovisaco de huevos refugiándose en su ambiente natural.....	7
Figura 2. (A) Sector de Farellones, hábitat natural de <i>Paraphysa sp.</i> (B) Hembra de <i>Paraphysa sp.</i> protegiendo su ovisaco, una vez capturada.	8
Figura 3. (A) Medición del tamaño del ovisaco intacto con pie de metro. (B) Ovisaco abierto parcialmente donde se aprecia en su interior los huevos de <i>Paraphysa sp.</i>	9
Figura 4. (A) Montaje para el conteo de los huevos. (B) Crías vivas de <i>Paraphysa sp.</i> recién eclosionadas.	11
Figura 5. Relación entre el tamaño de la postura y la masa corporal de hembras de <i>Paraphysa sp.</i>	14
Figura 6. Relación de la masa fresca y seca de la postura con la masa corporal de hembras.....	15
Figura 7. Relación de la masa fresca y seca relativa (esfuerzo reproductivo) con la masa corporal de hembras.	16
Figura 8. Regresión lineal entre el diámetro promedio del huevo y la masa corporal de hembras.....	18
Figura 9. Regresión lineal entre el diámetro promedio del huevo y el tamaño de la postura.....	18
Figura 10. Relación de la masa fresca y seca promedio del huevo con la masa corporal de hembras.....	19
Figura 11. Relación de la masa fresca y seca promedio del huevo con el tamaño de la postura.....	19
Figura 12. Regresión lineal entre la energía por gramo de postura y la masa corporal de hembras capturadas el 2007.....	20
Figura 13. Regresión lineal entre la energía de un huevo y la masa corporal de hembras.....	20
Figura 14. Regresión lineal entre la energía total de la postura y la masa corporal de hembras.....	21

LISTA DE ABREVIATURAS

m s.n.m	metros sobre el nivel del mar
mm	milímetros
g	gramos
mg	miligramos
cal	calorías
° C	grados Celsius
MCH	masa corporal de hembras
MOI	masa del ovisaco intacto
MOV	masa del ovisaco vacío
TPost	tamaño de la postura
MFPPost	masa fresca de la postura
MSPPost	masa seca de la postura
DPH	diámetro promedio del huevo
MFPH	masa fresca promedio del huevo
MSPH	masa seca promedio del huevo
CA	contenido de agua
MFR	masa fresca relativa
MSR	masa seca relativa
EgPost	energía por gramo de postura
ETPost	energía total de la postura
ETH	energía total del huevo

RESUMEN

La mayoría de los modelos de tamaño de progenie óptima en artrópodos asumen que existe un compromiso entre el tamaño y el número de individuos por postura, y que un incremento en la adecuación biológica estaría determinado por el aumento de la inversión energética por cría. Estos compromisos serían menos evidentes en organismos iteróparos, en especies cuyos adultos adquieren recursos específicos para reproducción o si presentan conductas de cuidado parental. Evolutivamente, es esperable que existan compromisos y restricciones entre el tamaño corporal de la madre y la cantidad y/o tamaño de los huevos, o bien, entre el número y tamaño de los huevos. Se espera que hembras de mayor tamaño presenten tamaños de postura mayores y huevos de mayor tamaño, o bien, que las posturas más numerosas presenten huevos de menor tamaño.

En este trabajo se analizaron las relaciones y compromisos que existen entre el tamaño materno de *Paraphysa sp.* y el tamaño y número de huevos de esta araña migalomorfa altoandina. Adicionalmente, se determinó el efecto de la masa corporal de las hembras sobre el esfuerzo reproductivo y el contenido energético, tanto de los huevos, como de la postura total. Finalmente, se analizó el compromiso entre el número y el tamaño de los huevos.

Para el desarrollo de este estudio, se capturaron 29 hembras, todas con sus ovisacos y luego se realizaron regresiones lineales entre la masa corporal de la madre y número, masa y diámetro de huevos, tanto frescos como secos, obteniéndose

correlaciones positivas y significativas entre la masa corporal de las hembras y la masa total de huevos, tamaño de la postura y energía total de la postura. Por el contrario, no existió efecto significativo de la masa corporal sobre el tamaño individual de los huevos, la energía asignada a cada huevo y el esfuerzo reproductivo. De acuerdo a lo esperado, hembras de mayor tamaño producen un mayor número de crías, sin embargo, la asignación a masa corporal de las crías se mantiene constante. Los resultados indican que el esfuerzo reproductivo es constante e independiente del tamaño materno.

ABSTRACT

In arthropods, most models of optimal progeny size assume that there is a trade-off between both size and number of individuals by clutch, and an increase in fitness would be determined by increasing energy investment per breeding. This trade-off would be less evident in iteroparous organisms, in species where adults acquire specific resources for reproduction or if they exhibit parental care behaviors. Evolutionarily, is expected the existence of a trade-off and restrictions between maternal body size and eggs number and/or egg size, or between eggs number and egg size. It is expected that larger females produce larger clutches and eggs, or that larger clutches present smaller eggs.

In this work, was examined the relationships and trade-off among maternal size, egg size and clutch size of *Paraphysa sp.*, a high-Andean mygalomorph spider. In addition, was determined the effect of the female body mass on reproductive effort and energy content, both eggs and total clutch. Finally, was examined the trade-off between number and eggs size.

To develop the study, 29 females with their ovisacs were captured and then, linear regressions were developed between maternal body mass and eggs number, mass and diameter of both fresh and dry eggs. Were obtained significant and positive correlations between female body mass and total egg mass, clutch size and total content energy. By contrast, there was no significant effect of body mass over individual

egg size, energy allocated to each egg and reproductive effort. According to expectations, larger females produce a larger number of offspring, however, allocation to offspring body mass is constant. The results indicate that the reproductive effort is constant and independent of maternal size.

INTRODUCCIÓN

Marco conceptual

Desde una perspectiva evolutiva, las características asociadas con la reproducción deben estar sujetas a una selección natural intensa, ya que éstas afectan directamente la representación genética de un individuo en las generaciones futuras (Winemiller y Taphorn 1989). En este contexto, los componentes de las posturas en artrópodos (e.g. número y tamaño de los huevos) pueden estar sujetos a una fuerte acción de la selección natural, la que puede actuar a través de presiones ambientales, tales como temperatura, disponibilidad de recursos, entre otras (Hendry *et al.* 2001). Así, uno de los principales modelos de la evolución de las historias o estrategias de vida, llamado modelo de "compensación de apuestas" o "*bet-hedging*" (Stearns 1976; Olofsson *et al.* 2009), predice asociaciones entre los tamaños de postura reducidos, una vida más larga y la iteroparidad (episodios repetidos de reproducción durante un ciclo de vida) cuando la variación en la sobrevivencia de los juveniles es alta a causa de una mayor variabilidad ambiental. Por lo tanto, posturas más grandes, una vida más corta y la semelparidad (reproducirse sólo una vez en un ciclo de vida) debieran evolucionar como una respuesta a condiciones que potencialmente aumentan la varianza en la sobrevivencia de los adultos (Charnov y Schaffer 1973; Einum y Fleming 2004; Meunier *et al.* 2012).

El concepto "compromiso" o "*trade-off*" es una parte integral de la teoría de historia de vida (Roff 2002). Si un individuo tiene una cantidad fija de recursos disponibles, éstos se pueden asignar a tres funciones básicas: crecimiento,

mantenimiento somático y reproducción. Los recursos destinados a la reproducción se pueden utilizar para producir una progenie numerosa y pequeña o una progenie de pocos individuos, pero de mayor tamaño (Dajoz 2002; Marshall *et al.* 2010). Luego, a partir de una cantidad fija de recursos destinados a la reproducción, necesariamente debe existir un compromiso entre el número y el tamaño de la progenie (Fox y Czesak 2000).

En los últimos años, los problemas asociados con la evolución del tamaño de la postura han evocado continuo interés. La teoría del tamaño de la postura fue desarrollada por los ornitólogos para ayudar a explicar el comportamiento reproductivo de las aves y luego fue, en gran medida, desarrollado por biólogos de vertebrados. Actualmente, la teoría se aplica de manera amplia en invertebrados e incluso en plantas (Godfray *et al.* 1991).

En artrópodos, la mayoría de los modelos de tamaño óptimo de progenie asumen que existen compromisos entre el tamaño y el número de la progenie, y que un incremento en la adecuación biológica de la progenie estaría dado por el aumento de la inversión por cría. Estos compromisos serían menos evidentes en organismos iteróparos, o bien, en especies en donde los adultos adquieren recursos específicos para reproducción o que presentan conductas de cuidado parental (Fox y Czesak 2000; Gilbert y Manica 2010). Mucha de la variación de tamaños de la progenie, tanto a nivel inter- como intraespecífico, estaría fundamentada por variaciones provocadas por selección natural. Sin embargo, muy pocos experimentos han abordado los mecanismos específicos por los cuales la selección natural favorecería los tamaños de progenie mayores (Olofsson *et al.* 2009).

Numerosos estudios teóricos y empíricos han examinado la relación entre el tamaño y el número de las crías (e.g. Smith y Fretwell 1974; Stearns 1992; Sinervo y Doughty 1996; Sinervo *et al.* 2000; Roff 2002; Marshall *et al.* 2010). Asumiendo que el suministro de energía es limitado, el esfuerzo reproductivo se debe dividir de alguna manera entre el tamaño y el número de crías, dando como resultado un compromiso entre tamaño y número (Smith y Fretwell 1974; Stearns 1992; Carriere y Roff 1995; Roff 2002). Esta división óptima de los recursos debe resultar en un tamaño de postura equilibrado, en donde el aumento de la asignación de energía para la producción de descendencia de mayor tamaño es compensado por la disminución de dicha asignación, para producir menos crías (Stearns 1992; Roff 2002; Walker *et al.* 2003).

El tamaño de la postura en la mayoría de las especies de artrópodos, incluyendo a las arañas, aumenta con el tamaño del cuerpo de la madre (Marshall y Gittleman 1994; Simpson 1995; Jann y Ward 1999; Buddle 2000). En algunas especies de artrópodos, incluyendo a *Agelena limbata* (Araneae: Agelenidae) (Tanaka 1995), las hembras pueden alterar la inversión energética de los huevos individuales en función de su propio tamaño corporal y su condición fisiológica, mientras que en otras especies de artrópodos el tamaño del huevo es invariante (Fox y Czesak 2000). A pesar de la existencia de compromisos reproductivos entre los tamaños de la madre, de la postura y de las crías, en algunas arañas esta relación no es tan clara (Fox y Czesak 2000), debido a que ésta puede variar tanto inter- como intraespecíficamente, entre años e incluso entre distintos estudios (e.g. Marshall y Gittleman 1994; Simpson 1995). La variación interespecífica podría ser explicada por diferencias en la asignación de recursos para la reproducción (Bonduriansky y Brooks 1999; Roff 2002). Sin embargo, las diferencias que ocurren intraespecíficamente entre temporadas, sugieren que la

heterogeneidad del medio ambiente puede influir en la estrategia óptima reproductiva de una especie en un momento y lugar determinados. De hecho, los modelos teóricos predicen que la variación en la cantidad de recursos disponibles para la reproducción puede establecer o no una relación positiva entre el tamaño y el número de crías, en lugar de una relación inversa (Walker *et al.* 2003).

Un trabajo interesante es el presentado por Skow y Jakob (2003) en la araña *Holocnemus pluchei* (Araneae: Pholcidae). En este estudio, las arañas de mayor tamaño producían mayor cantidad de huevos y en consecuencia, posturas más pesadas, pero no había ninguna relación entre el tamaño de la madre y el peso promedio del huevo. También se buscó un compromiso entre el peso promedio del huevo y el número de huevos, encontrándose una débil relación en la que el peso promedio del huevo fue mayor para las posturas de tamaño intermedio. El mayor tamaño del cuerpo de las hembras se traduciría en un mayor éxito reproductivo en términos de número de huevos y masa de la postura, pero no para la masa de cada huevo (Skow y Jakob 2003).

Es muy posible que mucha de la variación en el tamaño de la progenie de hembras de una misma población, o bien, de una misma hembra a lo largo del tiempo no sea adaptativa. Sin embargo, muchos artrópodos presentan plasticidad en el tamaño de la progenie en respuesta a diversos estímulos ambientales, y mucha de esta plasticidad podría ser adaptativa (Fox y Czesak 2000; Allen *et al.* 2008).

Paraphysa sp., modelo de estudio de este trabajo, es una araña migalomorfa que habita en la precordillera de central de Chile (Figueroa *et al.* 2010), lugar que

posee un clima de tipo mediterráneo que se caracteriza por veranos calientes y secos e inviernos fríos y húmedos (Canals *et al.* 2011). Estas condiciones ambientales tan variables podrían intervenir en los compromisos energéticos y reproductivos mencionados anteriormente. Aspectos de la biología reproductiva de esta araña en condiciones naturales y experimentales son desconocidos, por lo cual es necesaria la realización de este trabajo para comenzar a proveer información para su conocimiento y futura conservación.

Hipótesis

En función de los antecedentes planteados anteriormente, en este trabajo se sometió a prueba la siguiente hipótesis:

“Desde un punto de vista evolutivo, es esperable que existan compromisos y restricciones entre el tamaño corporal de la madre y la cantidad y/o tamaño de los huevos, o bien, entre el número y el tamaño de los huevos. Se espera que a) hembras de mayor tamaño presenten tamaños de postura mayores y/o huevos de mayor tamaño, b) que las posturas más numerosas presenten huevos de menor tamaño”.

Objetivos

Objetivo general

Analizar las relaciones y compromisos que puedan existir entre el tamaño materno y el tamaño y cantidad de huevos en una especie de araña altoandina, *Paraphysa sp.*

Objetivos específicos

Específicamente, se determinará si existe un compromiso entre el número y el tamaño de los huevos. Además, se estudiarán las relaciones que pueden existir entre la masa corporal de la madre con:

- 1) La masa total de los huevos.
- 2) El número de huevos.
- 3) El tamaño individual de los huevos.
- 4) El contenido energético de la postura.
- 5) El contenido energético individual de los huevos.
- 6) El esfuerzo reproductivo.

MATERIALES Y MÉTODOS

Modelo de estudio

Se utilizó como especie focal de este estudio a la araña migalomorfa *Paraphysa* sp. (Araneae: Theraphosidae), la cual habita en la precordillera central de Chile sobre los 2000 m s.n.m. (Veloso *et al.* 2012). Es una araña crepuscular y nocturna, aunque los machos de esta especie en ocasiones se pueden ver durante el día. Sin embargo, lo habitual es encontrarla en los refugios que construye debajo de piedras planas (Canals *et al.* 2011). Su dieta es carnívora obligatoria, alimentándose de pequeños insectos disponibles a su alrededor (Canals *et al.* 2012). Durante la época fría, esta especie se encuentra inactiva. Su período reproductivo se produce entre diciembre y enero, donde las hembras pueden ser encontradas conteniendo sus ovisacos (Veloso *et al.* 2012). Como el resto de las arañas, las hembras de esta especie son de mayor tamaño que los machos, presentando el mayor índice de dimorfismo sexual en animales terrestres de vida libre (Foellmer y Fairbairn 2005).

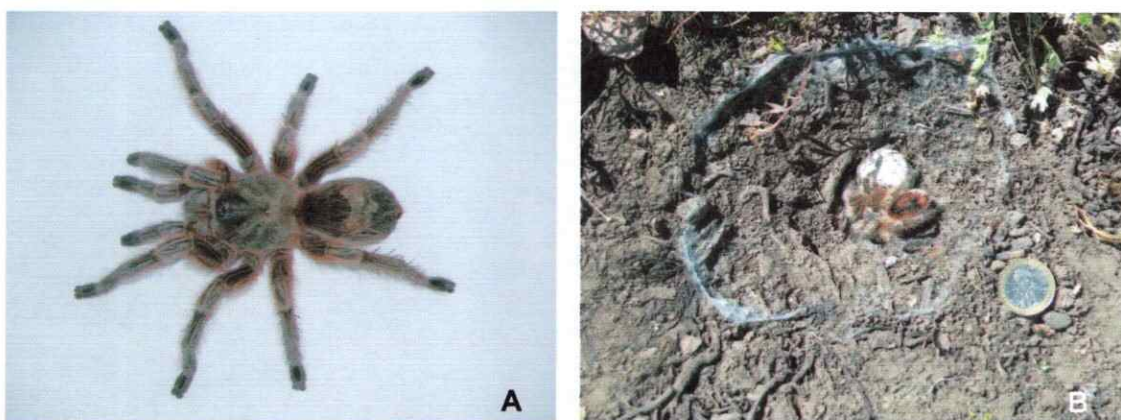


Figura 1. (A) *Paraphysa* sp. en el laboratorio. (B) *Paraphysa* sp. con su ovisaco de huevos refugiándose en su ambiente natural.

Captura y mantención

Durante los meses de noviembre y diciembre de los años 2007 y 2011 fueron capturadas manualmente en el sector de Farellones, Región Metropolitana ($33^{\circ}22' S$, $70^{\circ}17' W$; 2400 m s.n.m.), 16 y 13 hembras adultas de *Paraphysa sp.*, respectivamente. Los individuos fueron trasladados con sus ovisacos al laboratorio en cajas especialmente acondicionadas, donde se mantuvieron a temperatura ambiente constante ($20^{\circ} C$), con un fotoperiodo 12:12 L:O, y 70% de humedad relativa. Durante este periodo, a las hembras se les alimentó con 2 larvas diarias de *Tenebrio molitor* y agua *ad libitum*, siguiendo la dieta sugerida por Canals *et al.* (2012).

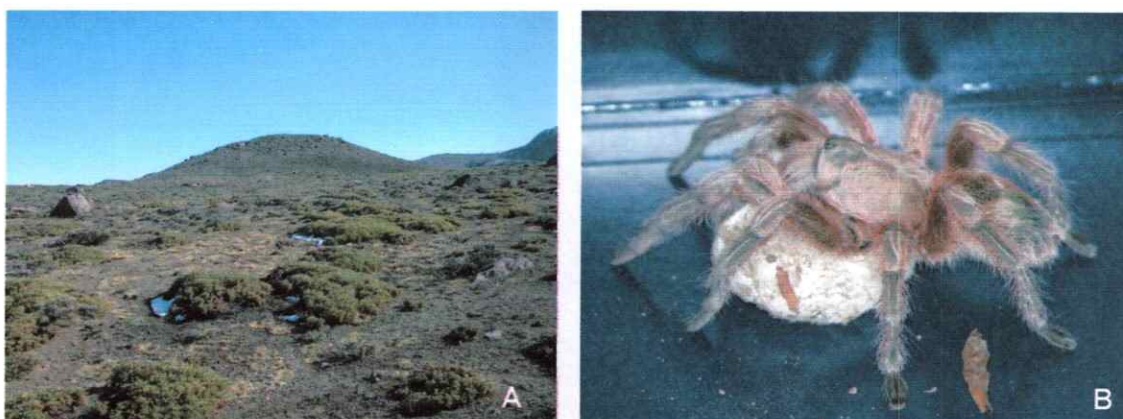


Figura 2. (A) Sector de Farellones, hábitat natural de *Paraphysa sp.* (B) Hembra de *Paraphysa sp.* protegiendo su ovisaco, una vez capturada.

Obtención de datos

Se midió la masa corporal de las hembras (MCH) y la masa del ovisaco intacto (MOI) utilizando una balanza analítica Shimadzu Aux 220 ($\pm 0,1$ mg). Una vez abierto el ovisaco y retirado su contenido interior, se procedió a medir la masa fresca de la postura (MFPost) y la masa del ovisaco vacío (MOV). Los huevos y las crías removidos

fueron contados para conocer el tamaño de la postura (TPost) por hembra. Seleccionados al azar 50 huevos por ovisaco y utilizando un pie de metro digital ($\pm 0,01$ mm) y la balanza analítica, se determinó el diámetro promedio del huevo (DPH) y la masa fresca promedio del huevo (MFPH), respectivamente. A continuación, el contenido interno de cada ovisaco fue introducido en una estufa, donde se realizó el proceso de deshidratación a una temperatura de 60 °C durante 4 días aprox., hasta alcanzar una masa constante. Finalizado este tratamiento, se pudo obtener la masa seca de la postura (MSPost), el contenido de agua en términos porcentuales (CA) (Ecuación 1) y la masa seca promedio del huevo (MSPH) (Ecuación 2).

$$CA = \frac{MFPost - MSPost}{MFPost} \cdot 100 \quad (\text{Ecuación 1})$$

$$MSPH = \frac{MSPost}{TPost} \quad (\text{Ecuación 2})$$

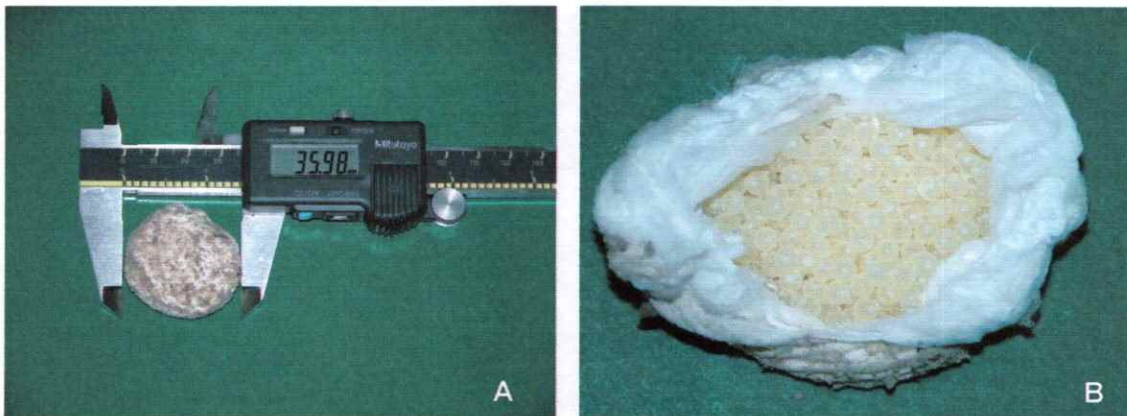


Figura 3. (A) Medición del tamaño del ovisaco intacto con pie de metro. (B) Ovisaco abierto parcialmente donde se aprecia en su interior los huevos de *Paraphysa* sp.

Se midió también el esfuerzo reproductivo, definido como la fracción de la energía total orientada a la reproducción (López *et al* 1997; Hernáez y Palma 2003), en este caso, invertida en la producción de huevos. Como estimador del esfuerzo reproductivo se utilizó la masa fresca y seca de la postura total dividido por la MCH, dando como resultado la masa fresca relativa (MFR) (Ecuación 3) y la masa seca relativa (MSR) (Ecuación 4) de la postura, respectivamente.

$$MFR = \frac{MFPost}{MCH} \quad (\text{Ecuación 3})$$

$$MSR = \frac{MSPost}{MCH} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Además, se determinó el contenido energético por gramo de postura (EgPost) utilizando una bomba calorimétrica Parr 1261, según el método propuesto por Anderson (1978). Obtenida esta información, se determinó la energía total asignada a la postura (ETPost) y a cada huevo (ETH), a partir de las ecuaciones 5 y 6.

$$ETPost = EgPost \cdot MSPost \quad (\text{Ecuación 5})$$

$$ETH = \frac{ETPost}{TPost} \quad (\text{Ecuación 6})$$

Cabe mencionar que de los 13 ovisacos recogidos durante el año 2011, 4 contenían en su totalidad solamente huevos, por lo cual, para el análisis de contenido energético y tamaño individual de los huevos se consideró un total de 20 ovisacos (16 del año 2007 y 4 de 2011). De los 9 restantes, 8 contenían solamente crías vivas

mientras que un ovisaco contenía en su interior una mezcla de huevos y crías recién eclosionadas. Las variables reproductivas de estos 9 ovisacos sólo se mencionarán en las Tablas 1 y 2, sin embargo, el análisis de éstos no serán considerados en los resultados, ya que no presentan huevos en su totalidad.

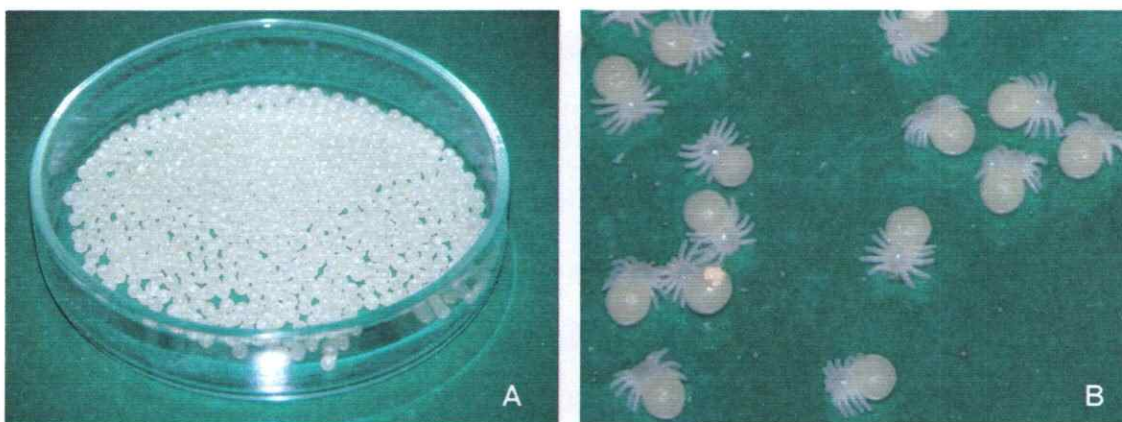


Figura 4. (A) Montaje para el conteo de los huevos. (B) Crías vivas de *Paraphysa sp.* recién eclosionadas.

Análisis estadístico

Antes de realizar los análisis estadísticos correspondientes, se verificó el cumplimiento de los supuestos de Normalidad y Homocedasticidad con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente.

Para evaluar la relación entre las distintas variables reproductivas de *Paraphysa sp.* (e.g. masa corporal, tamaño de postura, masa fresca y seca de postura, diámetro de los huevos, masa fresca y seca individual de huevos, esfuerzo reproductivo y energía) se efectuaron análisis de regresión lineal simple. El esfuerzo reproductivo relativo se midió considerando tanto la masa fresca como la masa seca individual total

de cada postura en relación a la masa total de la hembra en términos porcentuales. Los datos de % fueron transformados a arco seno \sqrt{x} para lograr un ajuste a una distribución normal según Zar (1996).

Para analizar las diferencias de las variables entre las temporadas de 2007 y 2011, se utilizó la prueba paramétrica t de Student cuando se trabajó con la totalidad de los ovisacos ($n = 29$) y la prueba no paramétrica Mann-Whitney cuando se consideraba un $n = 4$ en el año 2011. Además, se realizó un ANCOVA para determinar si existen diferencias significativas de las variables entre los años, considerando como covariable a la MCH.

Los análisis estadísticos fueron desarrollados utilizando el software Statistica 7 y se consideró un nivel de significancia del 5%.

RESULTADOS

El rango de la masa corporal de las hembras (MCH) capturadas el año 2007 fue de 3,58 – 7,82 g, mientras que el del año 2011 varió entre 3,61 y 9,94 g. En cuanto al tamaño de la postura (TPost), fue en el año 2011 donde se observó el mayor número de individuos por ovisaco, alcanzando un total de 924 huevos. La postura más pequeña se encontró entre los ovisacos recolectados el año 2007, con 237 huevos en su interior. El promedio y la desviación estándar (DE) calculada para estas variables (MCH y TPost) se detallan en la Tabla 1 y 2, respectivamente. No se observaron diferencias significativas entre los años en ninguno de estas variables. El análisis de regresión lineal de los datos combinados ($n = 29$) indicó que existe una relación positiva y significativa entre ambas variables ($F_{(1,27)} = 104,32$; $P \ll 0,001$), cuyo modelo ajustado explica el 78,7% de la variabilidad en el TPost relativa a la MCH (Fig. 5).

Tabla 1. Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años y resultados de una prueba de *t* que analiza diferencias de promedios entre años.

	2007	2011	t-value	p	Total
<i>n</i>	16	13			29
MCH (g)	5,28 \pm 1,33	5,05 \pm 1,59	0,424	0,675	5,17 \pm 1,43
CA (%)	75,6 \pm 2,59	76,0 \pm 2,00	-0,366	0,717	75,8 \pm 2,31
MFR (%)	47,7 \pm 8,20	50,1 \pm 8,45	-0,764	0,452	48,8 \pm 8,25
MSR (%)	11,6 \pm 2,36	12,0 \pm 2,21	-0,455	0,653	11,8 \pm 2,26

Tabla 2. Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años y resultados de un ANCOVA con la MCH como covariable.

	2007	2011	$F_{(1,26)}$	p	Total
<i>n</i>	16	13			29
TPost (N°)	395 \pm 113	396 \pm 177	0,775	0,387	396 \pm 142
MOI (g)	2,69 \pm 1,00	2,71 \pm 1,20	0,985	0,330	2,70 \pm 1,08
MOV (g)	0,13 \pm 0,06	0,12 \pm 0,04	0,238	0,630	0,12 \pm 0,06
MFPost (g)	2,55 \pm 0,95	2,59 \pm 1,20	1,244	0,275	2,56 \pm 1,05
MSPost (g)	0,62 \pm 0,22	0,62 \pm 0,26	0,503	0,485	0,62 \pm 0,24

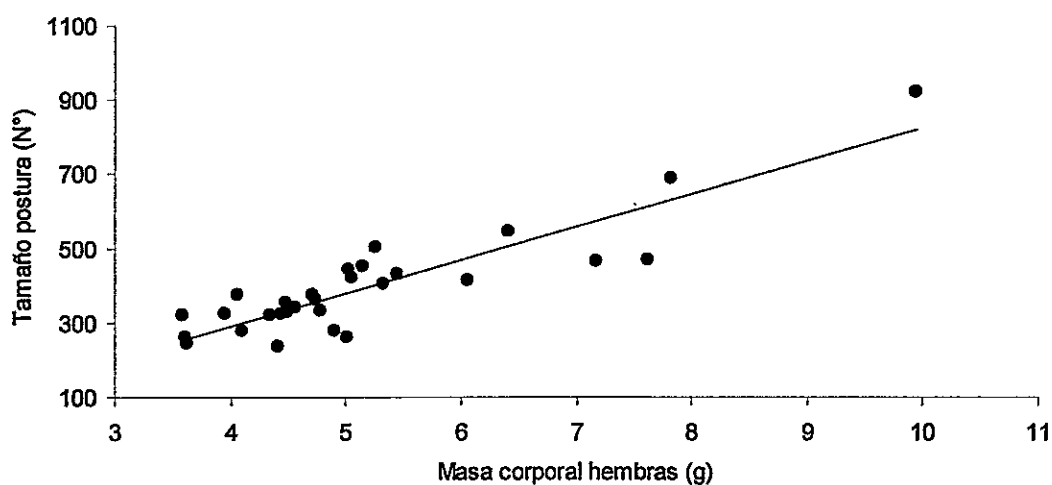


Figura 5. Relación entre el tamaño de la postura y la masa corporal de hembras de *Paraphysa sp.* ($y = 88,74x - 63,57$; $R^2 = 0,787$; $F_{(1,27)} = 104,32$; $P \ll 0,001$).

Los ovisacos recolectados el año 2007 presentaron un rango de masa de 1,69 – 5,55 g, mientras que la MOI del año 2011 fluctuó entre 1,75 – 6,29 g. El promedio de esta variable reproductiva no presentó diferencias significativas por año y se correlacionó significativamente con la MCH ($R^2 = 0,812$; $F_{(1,27)} = 121,5$; $P \ll 0,001$). Tampoco hubo diferencias significativas cuando se removió el contenido interno de cada ovisaco, dando como resultado una masa promedio del ovisaco vacío (MOV) de

0,12 g (Tabla 2). Además, se analizó la relación entre la MOV y la MCH, encontrándose una correlación positiva y significativa entre ambas variables ($R^2 = 0,137$; $F_{(1,27)} = 5,44$; $P < 0,05$). Por otra parte, la masa fresca promedio de la postura (MFPost) fue levemente mayor en el año 2011, como se observa en la Tabla 2. Sin embargo, esta leve diferencia no es estadísticamente significativa y al considerar los datos totales de MFPost de ambos años en una regresión lineal en función de la MCH, se observó una correlación positiva y significativa entre estas variables (Fig. 6).

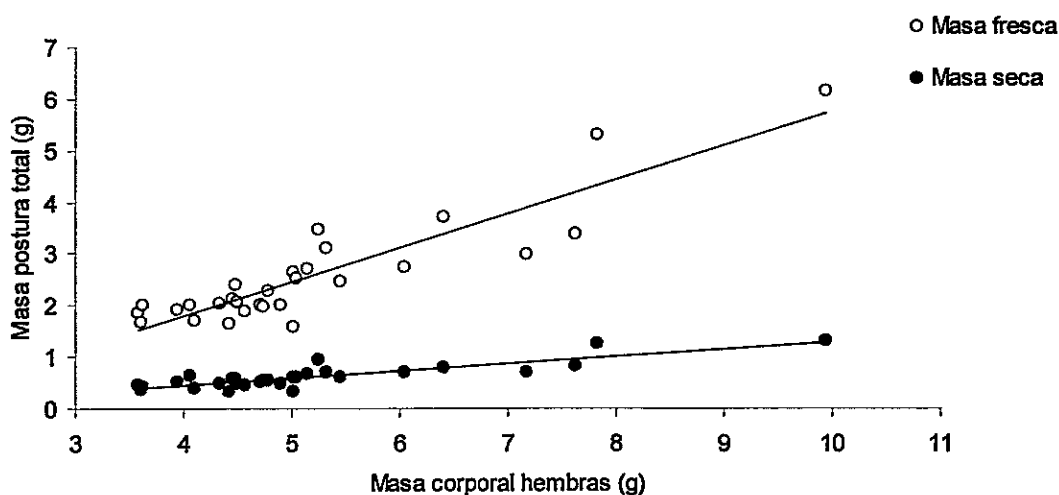


Figura 6. Relación de la masa fresca y seca de la postura con la masa corporal de hembras (MFPost: $y = 0,66x - 0,86$; $R^2 = 0,805$; $F_{(1,27)} = 116,81$; $P \ll 0,001$; MSPost: $y = 0,14x - 0,12$; $R^2 = 0,732$; $F_{(1,27)} = 77,57$; $P \ll 0,001$).

El contenido de agua (CA) de la MFPost en términos porcentuales varió en un 0,4% entre los años. Al no existir diferencias significativas (Tabla 1), se consideraron los datos totales de ambos años y se obtuvo como promedio un $75,8 \pm 2,31\%$ de contenido de agua al exponer las muestras al proceso de deshidratación. La masa seca de la postura (MSPost) no presentó diferencias significativas por año, dando

como promedio total $0,62 \pm 0,24\text{g}$ (Tabla 2). Un 73,2% de la variación residual de la MSPost relativa a la MCH fue explicada por el ajuste lineal de la regresión (Fig. 6).

El esfuerzo reproductivo, que consideró tanto la masa fresca relativa (MFR) como la masa seca relativa (MSR), no presentó diferencias significativas entre años (Tabla 1). Tampoco existió una correlación significativa entre estas dos variables con la MCH. Por lo tanto, el esfuerzo reproductivo, ya sea como MFR o MSR, es independiente de la MCH (Fig. 7).

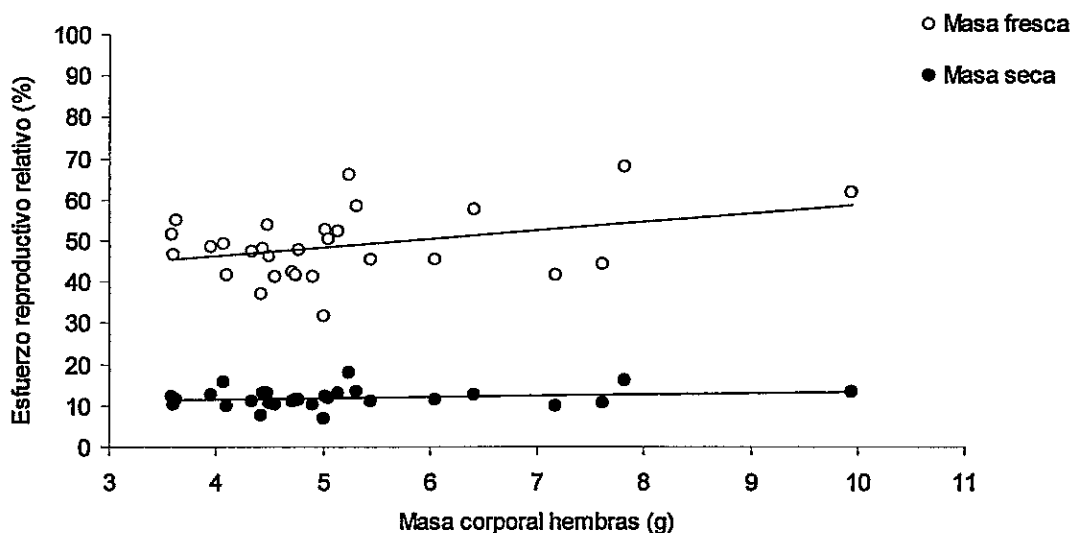


Figura 7. Relación de la masa fresca y seca relativa (esfuerzo reproductivo) con la masa corporal de hembras (MFR: $y = 2,06x + 38,12$; $R^2 = 0,095$; $F_{(1,27)} = 3,95$; $P = 0,057$; MSR: $y = 0,30x + 10,27$; $R^2 = 0,0007$; $F_{(1,27)} = 0,98$; $P = 0,331$).

La Tabla 3 detalla los promedios y desviación estándar por año de las variables reproductivas que consideran 4 de los 13 ovisacos recolectados el año 2011. Sólo estos 4 ovisacos que contenían en su interior únicamente huevos, junto con los 16 ovisacos del año 2007, serán los que se analizarán en los próximos gráficos.

Tabla 3. Promedio \pm DE de variables reproductivas en *Paraphysa sp.* en dos años considerando en el total, sólo 4 individuos del año 2011.

	2007	2011		Total
<i>n</i>	16 ^a	4 ^a	8 ^b	20 ^a
MCH (g)	5,28 \pm 1,33	4,20 \pm 0,87	5,51 \pm 1,82	5,06 \pm 1,31
DPH (mm)	2,28 \pm 0,08	2,27 \pm 0,10	-	2,28 \pm 0,08
MFPH o cría (mg)	6,36 \pm 0,73	6,46 \pm 0,97	6,38 \pm 0,62	6,38 \pm 0,75
MSPH o cría (mg)	1,63 \pm 0,18	1,51 \pm 0,13	1,60 \pm 0,20	1,61 \pm 0,18
EgPost (Kcal/g)	6,51 \pm 0,10*	6,36 \pm 0,06*	6,33 \pm 0,07	-
ETPost (Kcal)	4,02 \pm 1,44	2,88 \pm 0,67	4,49 \pm 1,88	3,79 \pm 1,39
ETH (cal)	10 \pm 1,0	9,6 \pm 0,8	10,2 \pm 1,3	10,0 \pm 1,0

(a) Ovisacos con huevos; (b) Ovisacos con crías; * Diferencias significativas entre años

Tabla 4. Prueba de Mann-Whitney para determinar diferencias entre años de variables reproductivas de *Paraphysa sp.*

	Z	p
MCH (g)	1,512	0,131
DPH (mm)	0,378	0,705
MFPH o cría (mg)	-0,094	0,925
MSPH o cría (mg)	1,417	0,156
EgPost (Kcal/g)	2,551*	0,011*
ETPost (Kcal)	1,701	0,089
ETH (cal)	0,756	0,450

* Diferencias significativas entre años

Según la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, el diámetro promedio del huevo (DPH) de *Paraphysa sp.* no presentó diferencias significativas por año (Tabla 4). El promedio de éste fue de 2,28 \pm 0,08 mm. Realizadas las regresiones lineales, se observó que no existen relaciones significativas entre el DPH y la MCH (Fig. 8) y entre el DPH y el TPost (Fig. 9).

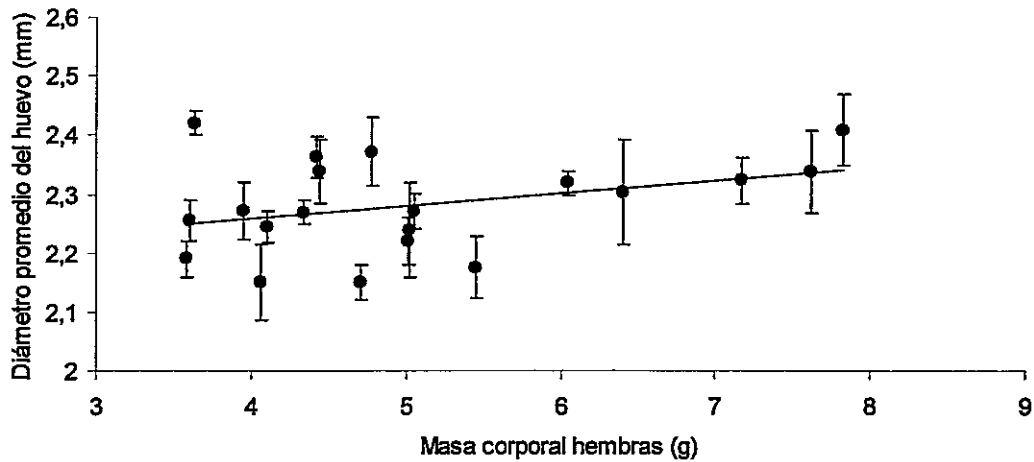


Figura 8. Regresión lineal entre el diámetro promedio del huevo y la masa corporal de hembras ($y = 0,02x + 2,17$; $R^2 = 0,080$; $F_{(1,18)} = 2,66$; $P = 0,121$).

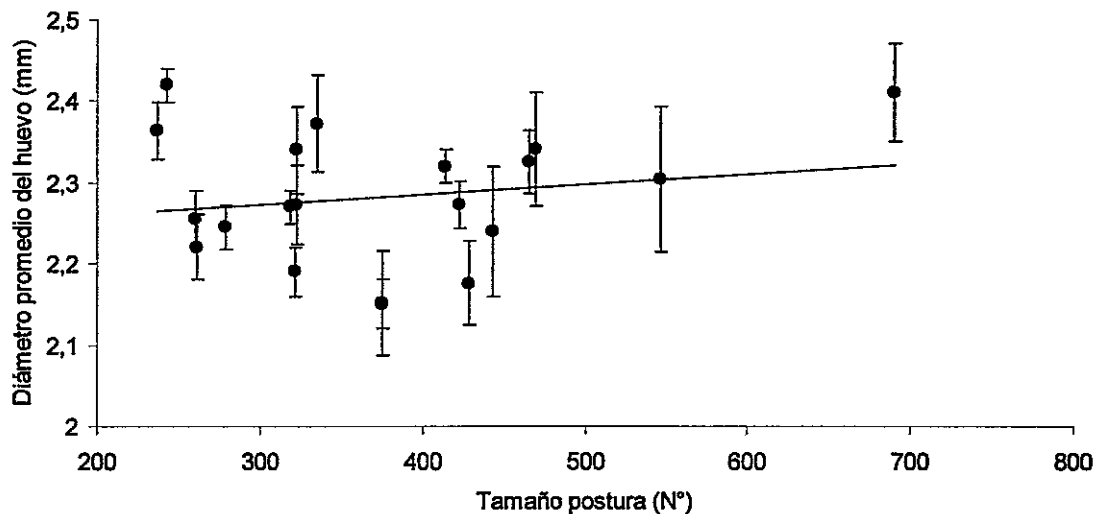


Figura 9. Regresión lineal entre el diámetro promedio del huevo y el tamaño de la postura ($y = 0,1E^{-3}x + 2,24$; $R^2 = 0,025$; $F_{(1,18)} = 0,54$; $P = 0,471$).

No se encontró efecto de la MCH sobre la MFPH ($F_{(1,18)} = 3,27$; $P = 0,087$), ni tampoco sobre la MSPH ($F_{(1,18)} = 2,96$; $P = 0,103$) (Fig. 10). Asimismo, el TPost tampoco se correlacionó con estas variables (MFPH: $F_{(1,18)} = 0,85$; $P = 0,369$; MSPH: $F_{(1,18)} = 3,30$; $P = 0,086$) (Fig. 11).

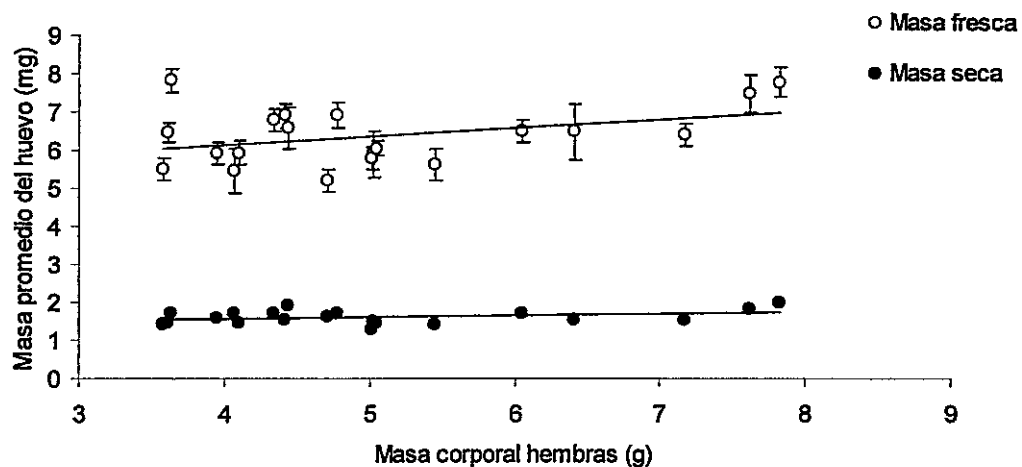


Figura 10. Relación de la masa fresca y seca promedio del huevo con la masa corporal de hembras (MFPH: $y = 0,23x + 5,24$; $R^2 = 0,107$; $F_{(1,18)} = 3,27$; $P = 0,087$; MSPH: $y = 0,05x + 1,35$; $R^2 = 0,093$; $F_{(1,18)} = 2,96$; $P = 0,103$).

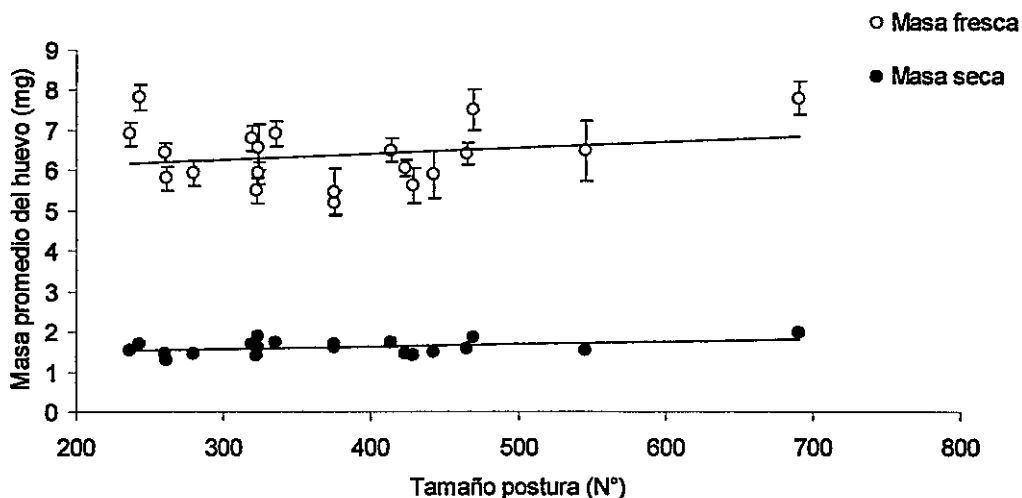


Figura 11. Relación de la masa fresca y seca promedio del huevo con el tamaño de la postura (MFPH: $y = 1,4E^{-3}x + 5,85$; $R^2 = 0,008$; $F_{(1,18)} = 0,85$; $P = 0,369$; MSPH: $y = 0,6E^{-3}x + 1,38$; $R^2 = 0,108$; $F_{(1,18)} = 3,30$; $P = 0,086$).

Como se observa en las Tablas 3 y 4, el valor correspondiente a la variable EgPost durante el año 2007 fue significativamente distinto a aquel registrado durante el año 2011 (Mann-Whitney: $Z = 2,551$; $P < 0,05$), por lo que sólo se realizó la regresión

lineal de esta variable en función de la MCH a partir de los datos obtenidos el año 2007. La energía obtenida al quemar una cantidad determinada de muestra de huevos secos en la bomba calorimétrica no se relacionó significativamente con la MCH al analizar los datos con una regresión lineal simple (Fig. 12).

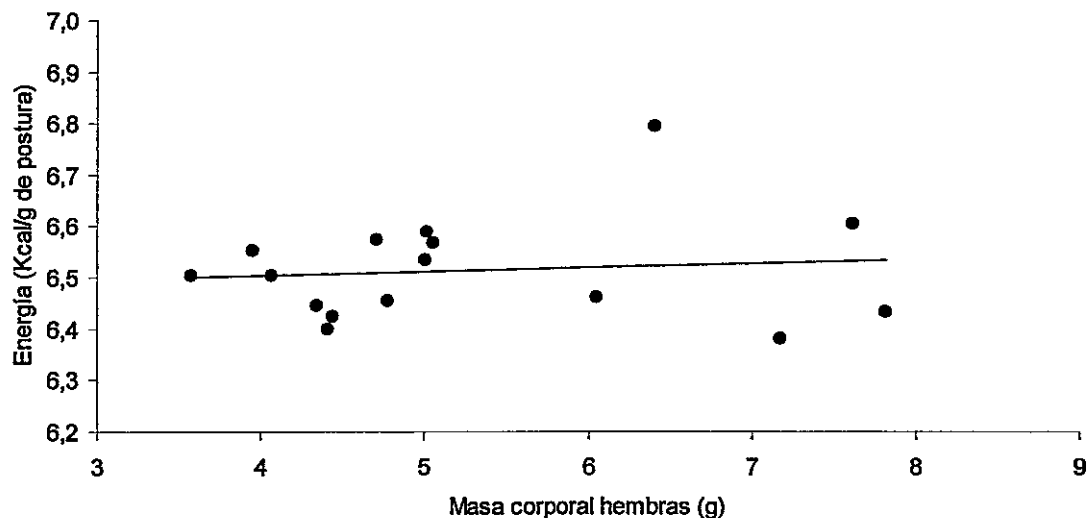


Figura 12. Regresión lineal entre la energía por gramo de postura y la masa corporal de hembras capturadas el 2007 ($y = 0,008x + 6,47$; $R^2 = 0,011$; $F_{(1,14)} = 0,16$; $P = 0,699$).

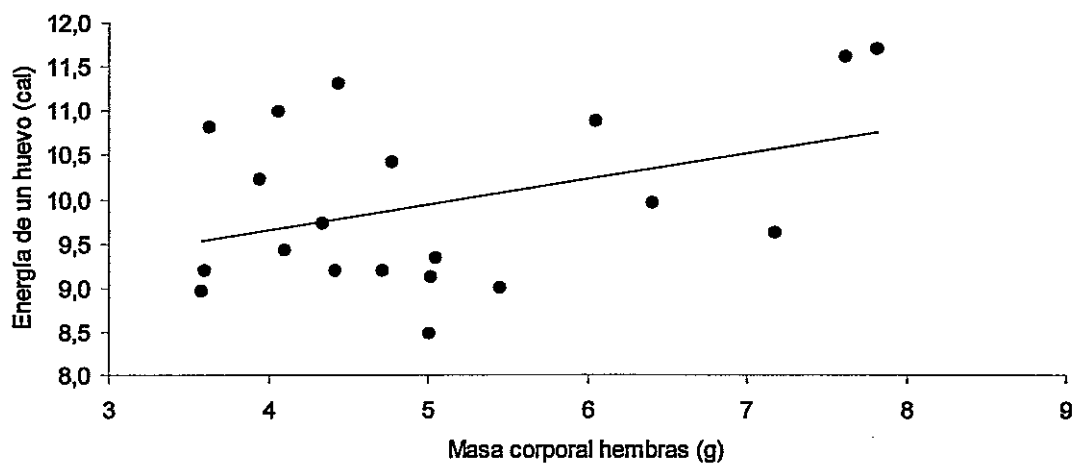


Figura 13. Regresión lineal entre la energía de un huevo y la masa corporal de hembras ($y = 0,29x + 8,48$; $R^2 = 0,107$; $F_{(1,18)} = 3,28$; $P = 0,087$).

No existieron diferencias significativas entre los años en la energía asignada a cada huevo (Tablas 3 y 4). Asimismo, la energía asignada a cada huevo no se relacionó significativamente con la MCH (Figura 13). Por otro parte, la Figura 14 indica la presencia de una correlación significativa y positiva entre la energía total de la postura (ETPost) y la masa corporal de las hembras, cuyo modelo ajustado explica un 67,6% de la variabilidad residual en la ETPost relativa a la MCH. Adicionalmente, no se encontró diferencias de esta variable entre los años (Tablas 3 y 4).

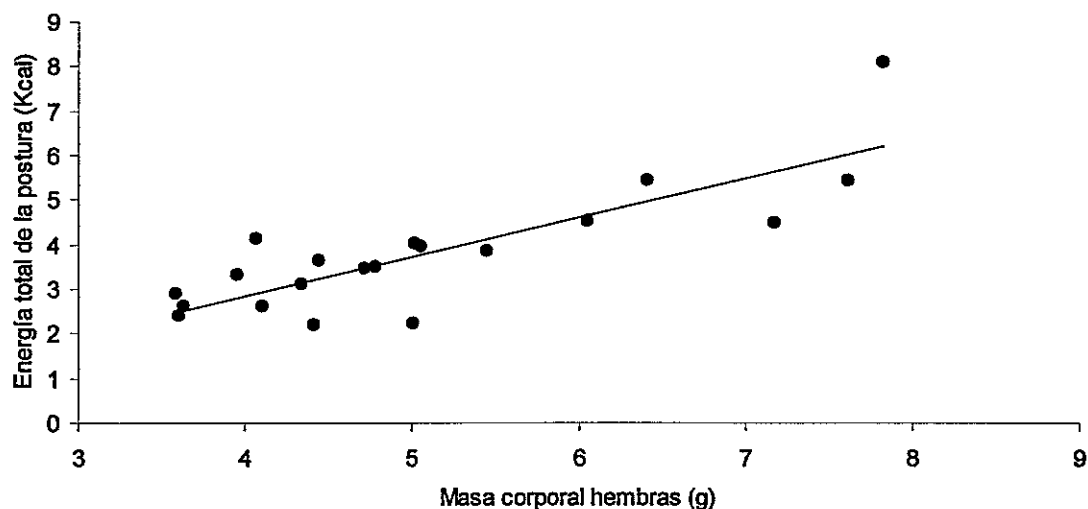


Figura 14. Regresión lineal entre la energía total de la postura y la masa corporal de hembras ($y = 0,88x - 0,66$; $R^2 = 0,676$; $F_{(1,18)} = 40,65$; $P << 0,001$).

DISCUSIÓN

Los resultados presentados anteriormente son el primer registro sobre la biología reproductiva de alguna araña migalomorfa chilena y en particular de *Paraphysa sp.* Mucha de la información disponible sobre aspectos reproductivos de arañas migalomorfas se basan en los tipos de cópulas y en la morfología sexual de éstas, pero no detallan los compromisos energéticos destinados a reproducción.

Según el análisis estadístico de los datos conseguidos a partir de 29 hembras de *Paraphysa sp.* capturadas con sus respectivos ovisacos durante dos temporadas, se muestra una clara y estrecha correlación entre la masa corporal de las hembras y el tamaño de sus posturas, es decir, a medida que las hembras de esta araña migalomorfa aumentan de tamaño, presentan tamaños de posturas mayores, lo que implica un mayor número de huevos. En este sentido, la fecundidad en artrópodos es un aspecto reproductivo que depende, entre otros aspectos, del tamaño de las hembras, debido que el espacio físico abdominal disponible para portar los huevos es un factor limitante (Nazari *et al.* 2003, Sánchez *et al.* 2008, Lara y Wehrtmann 2009).

Se observó además, una regresión lineal positiva y significativa entre la masa de la postura, tanto fresca como seca, y la masa corporal de las hembras. A su vez, la masa del ovisaco intacto como vacío presentó una correlación positiva al relacionarla con la masa corporal de las hembras. Resultados similares se obtuvieron en el trabajo de Killebrew y Ford (1985), donde se encontró que la masa de la postura, el tamaño de la postura y la masa del ovisaco vacío en la araña *Peuceetia viridans* están fuertemente correlacionados con la masa de la hembra, lo que concuerda en parte con lo postulado

en la hipótesis de esta investigación. Estos autores observaron que la selección natural pareciera favorecer la variación individual de la masa y tamaño de la postura y la masa corporal de las hembras, sin embargo, esa variación no afectaría el esfuerzo reproductivo. En este contexto, el análisis de esta última variable indicó que no existe una relación entre la masa fresca relativa y la masa corporal, es decir, hembras de tamaño pequeño poseen una masa fresca de postura relativa similar a hembras de mayor tamaño, lo que implica una masa de postura relativa invariante para *Paraphysa sp.* Cabe resaltar que el esfuerzo reproductivo corresponde a la masa seca relativa de la postura, es decir, el cociente entre la masa seca de postura y la masa seca corporal de la hembra. Sin embargo, en este trabajo se utilizó la masa fresca relativa como estimador del esfuerzo reproductivo, debido a que las hembras no fueron sacrificadas.

Otra variable importante para comprender las tácticas reproductivas de *Paraphysa sp.* es el tamaño del huevo, ya sea visto desde su masa individual como de su diámetro, y cómo estas distintas medidas se relacionan con la masa corporal de la hembra y con el tamaño de la postura. Según lo anterior, se puede observar que ni la masa del huevo individual, ni su diámetro, están relacionados con la masa corporal de las hembras, es decir, independiente del tamaño o masa corporal de las hembras, el huevo presenta un tamaño constante. Del mismo modo, ni la masa ni el diámetro promedio del huevo, poseen una relación lineal con el tamaño de la postura. Estos resultados se asemejan a los presentados por Killebrew y Ford (1985), los que concluyen que hembras pequeñas de la araña *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae) producen pocos huevos de un tamaño óptimo, en lugar de reducir su asignación de energía por individuo para conseguir una mayor cantidad de huevos, pero pequeños. De manera similar, hembras más grandes producen huevos de tamaño óptimo, pero en

mayor cantidad. Lo anterior explica cómo el tamaño y la masa de la postura están fuertemente correlacionados con la masa de la hembra.

Este patrón de tamaño óptimo del huevo no se observa en todos los organismos. Existen diversos estudios, de los cuales destacan los de Hendry *et al.* (2001 y 2003), donde sus autores señalan que el tamaño óptimo de huevos y posturas varían dependiendo de la calidad del hábitat (e.g. disponibilidad de oxígeno en ambientes acuáticos) y el cuidado parental que reciben antes de la eclosión. Dado que muchos organismos no reciben cuidado parental, entre estos los peces, no se evidencia un tamaño óptimo de huevos. Incluso los invertebrados, muestran una amplia variedad de patrones de historia de vida que ningún modelo único puede representarlos por general (Parker y Begon 1986)

En cuanto al análisis de la energía de la postura, un estudio realizado por Anderson (1978), el contenido energético promedio de los huevos de 12 especies de arañas correspondientes a 6 familias, tuvo un valor de 6,29 Kcal/g de postura. Este valor difiere en un 3,5% de las 6,51 Kcal/g de postura promedio obtenido en el año 2007. Cabe destacar que en el trabajo de Anderson (1978) se estudiaron arañas araneomorfas y que *Paraphysa sp.*, modelo de estudio de esta investigación, pertenece al suborden de las arañas migalomorfas. Estos valores de energía incluyen, tanto material orgánico como inorgánico. Por otra parte, la diferencia estadística que se obtuvo en esta variable (EgPost) entre los años 2007 y 2011 puede ser explicada desde dos puntos de vista. El primero está referido a la diferencia en el contenido de cenizas entre años, cuyo valor fue de un 10%. Esta marcada diferencia puede deberse a errores en el procedimiento o simplemente a que las posturas del año 2011

contenían más cenizas que las del 2007, dado por diferencias anuales en factores abióticos y/o ambientales (Forbes 1991). El otro punto de vista tiene relación con el tamaño muestral válido, el cual compara 16 datos del año 2007 con 4 del año 2011. Es probable que al incrementar el tamaño muestral, dichas diferencias disminuyeran o simplemente, desaparecieran.

Además de analizar el contenido energético por gramo de postura, se contempló calcular la asignación de energía por huevo individual, donde no se encontró diferencias por temporadas, ni relaciones lineales con la masa corporal de hembras, lo cual implica que la inversión energética por cría no está determinada por el efecto del tamaño de las madres, ni por su grado de madurez. Del mismo modo, se calculó y analizó la energía total asignada a la postura completa, sin incluir el ovisaco, obteniendo como resultado una correlación positiva entre esta variable y la masa corporal de las hembras. Esto era esperable, ya que el tamaño de la postura también se correlacionaba con la masa de las hembras, por lo tanto, a mayor cantidad de descendencia con una cantidad de energía fija por huevo, mayor es la energía asignada a la postura.

Para finalizar, sería importante realizar más estudios que respalden esta información y tratar de determinar la eficacia de este tipo de estrategias adoptadas por *Paraphysa sp.* y relacionarlas con la historia de vida de otras arañas migalomorfas chilenas.

CONCLUSIONES

A partir de esta investigación se puede concluir que la araña migalomorfa *Paraphysa sp.* posee como característica de su historia de vida, una táctica reproductiva de iteroparidad, donde existe un efecto de la masa corporal materna sobre el tamaño de sus posturas, ya sea visto desde un punto de vista de la masa del ovisaco, la masa total de los huevos y el número de huevos presentes en la postura. Sin embargo, el tamaño individual de los huevos, visto desde su diámetro y/o masa, se mantendría en un tamaño óptimo y constante, independiente del grado de madurez o dimensión corporal de las hembras. Además, el tamaño de las posturas no tiene efecto sobre el tamaño del huevo, permaneciendo este último, constante. Por lo tanto, es esperable que el esfuerzo reproductivo sea similar en hembras de distinto tamaño y que la energía asignada a cada huevo se mantenga constante.

De acuerdo a lo planteado en la hipótesis inicial de este estudio, se confirma que hembras de mayor tamaño producen un mayor número de crías, sin embargo, la asignación a masa corporal de las crías se mantiene constante. Además, se observa que el esfuerzo reproductivo es constante e independiente del tamaño materno.

Finalmente, este trabajo corresponde a un primer esfuerzo orientado a incrementar el conocimiento de la biología reproductiva de *Paraphysa sp.* y otras arañas migalomorfas chilenas, dado que prácticamente no existe información sobre aspectos de su historia de vida.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Allen, R., Buckley, Y. y Marshall, D. 2008. Offspring size plasticity in response to intraspecific competition: an adaptive maternal effect across life-history stages. *American Naturalist*, 171: 225-237.
- Anderson, J. 1978. Energy content of spider eggs. *Oecologia*, 37:41-57.
- Bonduriansky, R. y Brooks, R. 1999. Reproductive allocation and reproductive ecology of seven species of Diptera. *Ecological Entomology*, 24: 389-395.
- Buddle, C. 2000. Life history of *Pardosa moesta* and *Pardosa mackenziana* (Araneae: Lycosidae) in central Alberta, Canada. *Journal of Arachnology*, 28: 319-328.
- Canals, M., Figueroa, D., Alfaro, C., Kawamoto, T., Torres-Contreras, H., Sabat, P. y Veloso, C. 2011. Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *Journal of Insect Physiology*, 57: 1489-1494.
- Canals, L., Figueroa, D., Torres-Contreras, H., Veloso, C. y Canals, M. 2012. Mealworm (*Tenebrio molitor*) Diets relative to the energy requirements of small mygalomorph spiders (*Paraphysa* sp.). *Journal of Exotic Pet Medicine*, 21: 203-206.
- Carriere, Y. y Roff, D. 1995. The evolution of offspring size and number: a test of the Smith-Fretwell model in three species of crickets. *Oecologia*, 102: 389-396.
- Charnov, E. y Schaffer, W. 1973. Life-history consequences of natural selection: Cole's result revisited. *American Naturalist*, 107: 791-793.
- Dajoz, R. 2002. *Tratado de ecología*. 2ª edición. Ed. Mundi-Prensa. Madrid. 600 pp.
- Einum, S. y Fleming, I. 2004. Environmental unpredictability and offspring size: conservative versus diversified bet-hedging. *Evolutionary Ecology Research*, 6: 443-455.
- Figueroa, D., Sabat, P., Torres-Contreras, H., Veloso, C. y Canals, M. 2010. Participation of book lungs in evaporative water loss in *Paraphysa parvula*, a mygalomorph spider from Chilean Andes. *Journal of Insect Physiology*, 56:731-735.
- Foellmer, M. y Fairbairn, D. 2005. Selection on male size, leg length and condition during mate search in a sexually highly dimorphic orb-weaving spider. *Oecologia*, 142: 653-662.
- Forbes, L. 1991. Optimal size and number of offspring in a variable environment. *Journal of Theoretical Biology*. 150: 299-304.
- Fox, C. y Czesak, M. 2000. Evolutionary ecology of progeny size in arthropods. *Annual Review Entomology*, 45:341-369.

- Gilbert, J. y Manica A. 2010. Parental care trade-offs and life-history relationships in insects. *American Naturalist*, 176:212-226.
- Godfray, H., Partridge, L. y Harvey, P. 1991. Clutch size. *Annual Review Ecology and Systematic*, 22: 409-429.
- Hendry, A., Day, T. y Cooper, A. 2001. Optimal size and number of propagules: allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness. *American Naturalist*, 157: 387-407.
- Hendry, A. y Day, T. 2003. Revisiting the positive correlation between female size and egg size. *Evolutionary Ecology Research*, 5:421-429.
- Hernández, P. y Palma, S. 2003. Fecundidad, volumen del huevo y rendimiento reproductivo de cinco especies de porcelánidos intermareales del norte de Chile (Decapoda, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 31: 35-46.
- Jann, P. y Ward, P. 1999. Maternal effects and their consequences for offspring fitness in the Yellow Dung Fly. *Functional Ecology*, 13:51-58.
- Lara, L. y Wehrmann, I. 2009. Reproductive biology of the freshwater shrimp *Macrobrachium carcinus* (L.) (Decapoda: Palaemonidae) from Costa Rica, Central America. *Journal of Crustacean Biology*, 29: 343-349.
- López, L., Jeri, T., González, C. y Rodríguez, S. 1997. Fecundidad y esfuerzo reproductivo de *Petrolisthes granulatus* (Guérin, 1835) en Iquique, Chile (Decapoda, Anomura, Porcellanidae). *Investigaciones Marinas, Valparaíso*, 25: 159-165.
- Marshall, D., Heppell, S., Munch, S. y Warner, R. 2010. The relationship between maternal phenotype and offspring quality: do older mothers really produce the best offspring? *Ecology*, 91:2862-2873.
- Marshall, S. y Gittleman, J. 1994. Clutch size in spiders: is more better? *Functional Ecology*, 8:118-124.
- Meunier, J., Wong, J., Gomez, Y., Kuttler, S., Röllin, L., Stucki, D. y Kölliker, M. 2012. One clutch or two clutches? Fitness correlates of coexisting alternative female life-histories in the European earwig. *Evolutionary Ecology*, 26: 669-682.
- Nazari, E., Simões-Costa, M., Müller, Y., Ammar, D. y Dias, M. 2003. Comparisons of fecundity, egg size, and egg mass volume of freshwater prawns *Macrobrachium potiuna* and *Macrobrachium offersi* (Decapoda, Palaemonidae). *Journal of Crustacean Biology*, 23: 862-868.
- Olofsson, H., Ripa, J. y Jonzén, N. 2009. Bet-hedging as an evolutionary game: the trade-off between egg size and number. *Proceedings of the Royal Society: Biological Sciences*, 276: 2963-2969.

- Parker, G. y Begon, M. 1986. Optimal egg size and clutch size: effects of environment and maternal phenotype. *American Naturalist*, 128: 573-592.
- Roff, D. 2002. *Life History Evolution*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Sánchez, J., Beltrán, R. y Ramírez, J. 2008. Crecimiento y reproducción del camarón *Atya margaritacea* (Decapoda: Atyidae) en el Río Presidio, Sinaloa, México. *Revista de Biología Tropical*, 56: 513-522.
- Simpson, M. 1995. Covariation of spider egg and clutch size: the influence of foraging and parental care. *Ecology*, 76:795-800.
- Sinervo, B. y Doughty, P. 1996. Interactive effects of offspring size and timing of reproduction on offspring reproduction: experimental, maternal, and quantitative genetic aspects. *Evolution*, 50: 1314-1327.
- Sinervo, B., Svensson, E. y Comendant, T. 2000. Density cycles and an offspring quantity and quality game driven by natural selection. *Nature*, 406: 985-988.
- Skow, C. y Jakob, E. 2003. Effects of maternal body size on clutch size and egg weight in a pholcid spider (*Holocnemus pluchei*). *Journal of Arachnology*, 31:305-308.
- Smith, C. y Fretwell, S. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist*, 108:499-506.
- Stearns, S. 1976. Life-history tactics; a review of the ideas. *The Quarterly Review of Biology*, 51:3-47.
- Stearns, S. 1992. *The Evolution of Life Histories*. Oxford: Oxford University Press.
- Tanaka, K. 1995. Variation in offspring size within a population of the web-building spider *Agelena limbata*. *Researches in Population Ecology*, 37:197-202.
- Veloso, C., Luhr, D., Marfull, R., Torres-Contreras, H., Figueroa, D., Sabat, P. y Canals, M. 2012. Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa parvula* Pocock 1903 (Araneae: Theraphosidae), a spider from Chilean Andes. *Journal of Arachnology*, 40: 34-38.
- Walker, S., Rypstra, A. y Marshall, S. 2003. The relationship between offspring size and performance in the wolf spider *Hogna helluo* (Araneae: Lycosidae). *Evolutionary Ecology Research*, 5:19-28.
- Winemiller, K. y Taphorn, D. 1989. La evolución de las estrategias de la vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania*, 6:77-122.
- Zar, J. 1996. *Biostatistical analysis*. Fourth edition, Prentice-Hall, Inc. 663 pp.