



**VARIACION GEOGRAFICA DEL NICHOS TERMICO EN
SICARIUS THOMISOIDES (ARANEAE: SICARIIDAE):
IMPLICANCIAS EN LA SELECCION DE HABITAT Y
DISTRIBUCION GEOGRAFICA**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

Para optar al grado de

Doctor en Ciencias con Mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Andrés Taucare Ríos

Agosto, 2018

Director de tesis: Dr. Claudio Veloso

Co-director de tesis: Dr. Ramiro O. Bustamante

**FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE
INFORME DE APROBACION
TESIS DE DOCTORADO**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

ANDRES TAUCARE RIOS

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 19 de Junio 2018

Director de Tesis:

Dr. Claudio Veloso

Co-Director de Tesis:

Dr. Ramiro O. Bustamante

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Marco Méndez

Dr. Mauricio Canals Lambarri

Dr. Marco Lardies Carrasco

Dr. Audry Grez

Dedicado a mis padres



Andrés nació en Iquique, Chile el 31 de enero de 1988. Ingresó a la Universidad Arturo Prat de la misma ciudad en el año 2006 a la carrera de Licenciatura en Biología, titulándose e iniciando su carrera como biólogo el año 2011. El año 2013 ingresó al programa de Doctorado en ciencias, mención Ecología y Biología Evolutiva de la Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, donde comienza sus estudios en ecología y eco-fisiología de arácnidos bajo la tutela del Dr. Claudio Veloso del laboratorio de Eco-fisiología de invertebrados. Paralelamente desarrolló investigaciones relacionadas con invasiones biológicas, con particular énfasis en arañas exóticas de amplia distribución, junto al Dr. Ramiro O. Bustamante de la misma Facultad. Sus intereses se enfocan en la ecología y biología de los arácnidos presentes en Chile, particularmente en la variación del nicho térmico en gradientes ambientales y sus principales consecuencias en la distribución geográfica, abundancia y reproducción de estos organismos. Además es un entusiasta naturalista que busca comprender y describir la desconocida biodiversidad local del norte de Chile, haciendo hincapié en la taxonomía y biología de arañas presentes en estos ecosistemas desérticos.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de forma especial al Dr. Claudio Veloso por su confianza y apoyo durante todos estos años en que fui su alumno. También quiero agradecer a mi cotutor, el Dr. Ramiro O. Bustamante, quien siempre me sirvió de inspiración y de referente como docente e investigador. Al Dr. Mauricio Canals por su constante apoyo durante mi estancia en el programa de doctorado. Quiero agradecer a los miembros de la comisión evaluadora de la Tesis por los oportunos comentarios a mi trabajo, en especial al Dr. Marco Lardies quien siempre estuvo dispuesto a ayudarme desinteresadamente, aclarándome dudas y facilitándome literatura.

No puedo dejar pasar la oportunidad de agradecer a mis compañeros del laboratorio de Eco-fisiología de Invertebrados: Sofía, Diana, Marcelo, Valentina y Claudio a quienes jamás olvidaré. En particular agradezco la amistad y el apoyo incondicional de Valentina en estos últimos años, sobre todo en los momentos más difíciles.

A Gustavo Bizama, Camila Sanfuentes, Francisco Peña-Gómez, Ronny Zuñiga, José Contreras, Silvio Crespín y Karla Delgado quienes se transformaron en verdaderos amigos y me apoyaron constantemente durante este periodo de mi vida.

A toda mi familia, en especial a mis padres por su apoyo incondicional desde el primer minuto en que quise emprender este difícil desafío. Siempre les estaré profundamente agradecido por dejarme estudiar lo que realmente me apasiona.

Finalmente agradezco a CONICYT por la Beca de doctorado No. 21130014 y por el financiamiento del trabajo de mi tesis doctoral.

INDICE DE MATERIAS

Lista de tablas.....	v
Lista de Figuras.....	vii
Lista de Abreviaturas.....	xi
Resumen.....	xii
Summary.....	xiii
INTRODUCCION.....	1
Concepto de nicho.....	1
El nicho térmico en los organismos ectotermos	2
Variación geográfica del nicho térmico: plasticidad vs adaptación local.....	4
Modelo de estudio.....	9
Taxonomía e historial natural de <i>Sicarius thomisoides</i>	9
HIPOTESIS.....	18
OBJETIVOS.....	20
REFERENCIAS.....	21
CAPITULO 1: Variación geográfica del nicho térmico de <i>Sicarius thomisoides</i> (Araneae: Sicariidae).....	31
Resumen.....	32
Introducción.....	33
Material y métodos.....	37
Resultados.....	43

Discusión.....	61
Referencias.....	66
CAPITULO 2: Selección de micro-hábitat en la araña de la arena <i>S. thomisoides</i> : el efecto del tamaño y la temperatura de la roca.....	75
Resumen.....	76
Introducción.....	77
Material y métodos.....	80
Resultados.....	82
Discusión.....	91
Referencias.....	95
CAPITULO 3: Nicho térmico y distribución potencial: relacionando el nicho fundamental y realizado en la araña <i>Sicarius thomisoides</i> (Araneae: Sicariidae).....	99
Resumen.....	100
Introducción.....	102
Material y Métodos.....	104
Resultados.....	109
Discusión.....	119
Referencias.....	124
CONCLUSIONES	131
Referencias.....	136
Anexos.....	140

LISTA DE TABLAS

CAPITULO 1: Variación geográfica del nicho térmico de *Sicarius thomisoides*
(Araneae: Sicariidae)

TABLA 1.1. Variables de temperatura para cada localidad estudiada extraídas de World Clim y estación meteorológica de Canchones (UNAP). Todos los valores se presentan en °C.....38

TABLA 1.2. Temperatura promedio y su variación diaria obtenida a partir de los sensores de temperatura para las distintas localidades.....44

TABLA 1.3. Resumen de preferencia térmica (Tp), coeficiente de variación (CV), varianza y amplitud de nicho térmico (Ba) halladas en laboratorio por cada localidad.....47

TABLA 1.4. Valores de superposición de nicho térmico entre las poblaciones estudiadas.....48

TABLA 1.5. Comparación de las funciones utilizadas para describir las curvas de desempeño térmico de las distintas poblaciones, utilizando el criterio de información de Akaike (AIC).....55

TABLA 1.6. Parámetros de la curva de desempeño térmico en distintas poblaciones de la araña *Sicarius thomisoides*.....56

CAPITULO 2: Selección de micro-hábitat en la araña de la arena *S. thomisoides*: el efecto del tamaño y la temperatura de la roca.

TABLA 2.1. Tamaño de rocas y temperaturas de rocas seleccionadas por *S. thomisoides* en cada localidad. El número de adultos y juveniles también están incluidos. O = oferta de rocas; E = rocas elegidas.....90

TABLA 2.2. Resultados de la regresión logística para las distintas variables evaluadas.....90

CAPITULO 3: Nicho térmico y distribución potencial: relacionando el nicho fundamental y realizado en la araña *Sicarius thomisoides* (Araneae: Sicariidae).

Tabla 3.1. Contribución porcentual para el modelo generado únicamente con las variables climáticas de temperatura. Porcentaje de contribución (PC).....116

LISTADO DE FIGURAS

INTRODUCCION GENERAL

FIGURA 1.0. Curva de desempeño hipotético en un organismo ectotermo en función de la temperatura (Modificado de Kingsolver & Huey, 1989). V_{max} = velocidad máxima a la temperatura óptima.....4

FIGURA 2.0. Consecuencias fisiológicas en la selección de hábitat para un ectotermo hipotético con respecto a una curva de desempeño térmico (Modificado de Huey, 1990). Nota: Los cuadrados superiores corresponden a hábitats o micro hábitats con distintas condiciones térmicas dentro del nicho térmico general de la especie.....8

FIGURA 3.0. Distribución geográfica de la especie *Sicarius thomisoides* en Chile.....14

FIGURAS 4.0 A-D. Especímenes de *Sicarius thomisoides*. A. Hembra encontrada en la localidad de Punta de Choros.....15

FIGURAS 5.0. Diversidad de hábitats donde está presente la araña *S. thomisoides*.....16

CAPITULO 1: Variación geográfica del nicho térmico de *Sicarius thomisoides* (Araneae: Sicariidae).

FIGURA 1.1. Mapa de Chile. Localización geográfica de los sitios seleccionados para el estudio y su respectiva variación en las temperaturas promedio (anuales, máximas y mínimas) extraídas de World Clim.....36

FIGURA 1.2. Variación geográfica de la temperatura preferencial a distintas horas experimentales en distintas localidades.....49

FIGURA 1.3. Relación entre la temperatura preferencial (Tp) obtenidas en laboratorio y las temperaturas del refugio bajo roca durante el periodo diurno y nocturno.....	50
FIGURA 1.4. Histograma de frecuencia obtenido a partir de las seis poblaciones en estudio.....	51
FIGURAS 1.5. A-B. Histograma de frecuencia de las temperaturas seleccionadas considerando todas las poblaciones de costa (A) y todas las del interior (B).....	52
FIGURA 1. 6. Curvas de desempeño térmico ajustadas para cada población estudiada.....	58
FIGURAS 1. 7 A-B. Curvas de desempeño térmico (TPC) para las poblaciones estudiadas. A. Comparación de curvas desempeño promedio para cada localidad. B. Curva de desempeño promedio considerando todas las poblaciones.....	59
FIGURA 1. 8. Relación entre temperatura óptima de desempeño y temperatura promedio bajo roca en las distintas localidades estudiadas.....	60
FIGURA 1.9. Conservación del nicho térmico realizado y su relación con las tolerancias térmicas a lo largo del gradiente ambiental.....	61
CAPITULO 2: Selección de micro-hábitat en la araña de la arena <i>S. thomisoides</i> : el efecto del tamaño y la temperatura de la roca.	
FIGURA 2. 1. Porcentaje de rocas ocupadas por distinto número de individuos considerando todas las localidades.....	84
FIGURAS 2.2. A-B. A. Hembra de <i>S. thomisoides</i> hallada bajo una roca en Punta de Choros en la posición típica de caza. B. Hembra comiéndose a un conoespecifico bajo la misma roca en la localidad de Maitencillo.....	85

FIGURA 2.3. Comparación de abundancias entre adultos y juveniles para las distintas localidades estudiadas.....	86
FIGURA 2.4. A-B. A. Proporción de individuos ocupando rocas grandes y pequeñas. Rocas grandes: Mayores a 40 cm de longitud; Rocas pequeñas: Rocas menores a 40 cm de longitud.....	87
FIGURAS 2. 5 A-B. Relación entre tamaño y temperatura de roca con tamaño y temperaturas corporales. A. Tamaño de roca vs Tamaño de araña en relación a los distintos macro-hábitats estudiados. B. Temperatura de roca y temperatura corporal de la araña en relación a los distintos macro-hábitats estudiados.....	88
FIGURA 2.6. Selectividad de <i>S. thomisoides</i> a diferentes tamaños y temperaturas de rocas.....	89
CAPITULO 3: Nicho térmico y distribución potencial: relacionando el nicho fundamental y realizado en la araña <i>Sicarius thomisoides</i> (Araneae: Sicariidae).	
FIGURA 3.1. Curva de desempeño térmico promedio generado a partir de la velocidad de enderezamiento (s^{-1}) en el capítulo 1.....	110
FIGURAS 3. 2 A-B. Probabilidades de ocurrencia promedio (PO) según tipo de clima y macro hábitat estudiado.	111
FIGURA 3.3. Distribucion potencial de <i>Sicarius thomisoides</i> mostrando las áreas geográficas de mayor y menor probabilidad de ocurrencia.	112
FIGURA 3.4. Curvas de respuesta de las variables de temperatura más importantes para el modelo de distribución (Temperaturas máximas y mínimas). Las curvas están dispuestas de sur a norte (S-N), desde izquierda a derecha. BIO 9 = Temperatura media	

trimestre más seco (Enero-Febrero); BIO 11 = Temperatura media trimestre más frío (Julio-Agosto).....115

FIGURA 3.5. Variación de TSM para distintos climas y macro-hábitats en la que *S. thomisoides* está presente.116

FIGURA 3.6. Variación de WT (CT max- T° hab) para distintos climas y macro-hábitats en la que *S. thomisoides* está presente.....117

FIGURA 3.7. Variación de la diferencia entre Ta mínima y CT min para distintos climas y macro-hábitats donde *S. thomisoides* está presente.....118

LISTADO DE ABREVIATURAS

Ba: Índice de Levins estandarizado

CT max = temperatura critica superior donde el desempeño es igual a cero.

CT min = temperatura critica inferior donde el desempeño es igual a cero.

Umax = velocidad máxima de desempeño

Tb: Temperatura corporal

Thab: Temperatura promedio del hábitat o localidad

T opt: Temperatura donde el desempeño es máximo

Tp: Temperatura preferencial

TSM: zona o margen de seguridad térmica, es la diferencia entre la temperatura del hábitat y la temperatura óptima de desempeño.

WT: es la diferencia entre la temperatura promedio del hábitat y CT max.

RESUMEN

Las arañas son ectotermos estrictos y son importantes depredadores en muchos ecosistemas terrestres. El estudio de la biología térmica es particularmente relevante en las arañas en el que los límites térmicos influyen eventualmente sobre el fitness. El modelo de estudio corresponde a la especie *Sicarius thomisoides*, un arácnido ampliamente distribuido en ambientes desérticos y semidesérticos de Chile, viviendo en un gradiente térmico latitudinal considerable con altas (interior) y bajas fluctuaciones térmicas (costa).

En esta tesis se propone que el nicho térmico puede ser considerado como un factor de orden distal que determina en las arañas efectos a nivel individual y a nivel poblacional, afectando así procesos de pequeña escala como la fisiología térmica y la selección de micro-hábitat y de gran escala como la distribución geográfica.

El primer capítulo de esta tesis busca establecer los requerimientos térmicos (nicho térmico) de la especie, con el objetivo de aproximarse al nicho fundamental. Además, debido a que la temperatura cambia a lo largo de gradientes ambientales, se evaluará la posible variación geográfica del nicho térmico. En segunda instancia los siguientes dos capítulos buscan determinar la concordancia entre los requerimientos térmicos hallados en laboratorio (nicho fundamental) y el uso de los mismos en condiciones de campo (nicho realizado) a dos diferentes escalas: a micro escala, evaluando el efecto de la temperatura en la selección de micro-hábitat y a macro escala, combinando las curvas de desempeño térmico con la distribución potencial de la especie.

Los resultados de esta tesis muestran una alta concordancia entre el nicho realizado y fundamental, al menos en lo que se refiere al nicho térmico, por lo que se puede señalar

que gran parte de los requerimientos térmicos fisiológicos de la especie se pueden encontrar en condiciones de campo, donde la araña es capaz de seleccionar aquellos sitios que maximicen su desempeño y evitar sitios que sean térmicamente perjudiciales, tanto a micro escala como a macro escala geográfica.

SUMMARY

Spiders are strict ectotherms and are important predators in many terrestrial ecosystems. The study of thermal biology is particularly relevant in spiders in which thermal limits eventually influence fitness. The study model corresponds to the species *Sicarius thomisoides*, an organism distributed in desert and semi-desert environments of Chile, which lives in a considerable latitudinal thermal gradient with high (interior) and low thermal fluctuations (coast).

In this thesis, it is proposed that the thermal niche can be considered as a factor of distal order that determines in the spiders effects at an individual level and at a population level, affecting small scale processes such as thermal physiology and the selection of micro-habitat and large scale as the geographical distribution.

The first chapter of this thesis seeks to establish the thermal requirements of the species, with the aim of approaching the fundamental niche. In addition, due to the temperature changes along the environmental gradients, the possible geographic variation of the thermal niche is evaluated. In second instance, the following titles capture the agreement between the thermal requirements found in the laboratory (fundamental niche) and the use of them in field conditions (niche) at two different scales: a micro scale, evaluating the effect of the temperature in the selection of micro-habitat and macro-scale, combining the thermal performance curves with the potential distribution of the species.

The results of this test show a high concordance between the realized and fundamental niche, at least as regards the thermal niche, so it can be stated that the great part of the physiological thermal requirements of the species can be found in the field conditions, where the spider is able to select sites that maximize its performance and avoid sites that are thermally damaging, both a micro scale and a macro geographical scale.

INTRODUCCION

El concepto de nicho

El nicho puede ser definido como un espacio multivariado cuyos ejes representan gradientes ambientales que afectan la sobrevivencia, desarrollo y reproducción (Hutchinson, 1957). Existen otras acepciones más específicas del nicho entre las cuales se destacan el nicho como (i) el espacio geográfico que ocupan los organismos (Grinnell, 1924) y (ii) como el rol funcional que cumple un organismo en una malla trófica (Elton, 1927).

Otro aporte importante de Hutchinson (1957) fue que él hizo dos distinciones fundamentales para el concepto de nicho: el nicho fundamental, que es la región del espacio ambiental donde el *fitness* es positivo en ausencia de competidores o depredadores y el nicho realizado, que es una región más pequeña del espacio ambiental que ocupa la especie, producto de interacciones negativas (e.g.: competencia y/o depredación) que limitan el uso de ciertos sectores del espacio multivariado (Hutchinson, 1957). El nicho fundamental es difícil de conocer en condiciones naturales pues la presencia o no de una especie puede no sólo estar determinada por restricciones fisiológicas frente al clima, sino que también puede ser explicado por limitaciones a la dispersión (Chase, 2005), o bien, por competencia o depredación. Así, desde el ambiente natural sólo es posible conocer el nicho realizado; el nicho fundamental tan sólo puede ser evaluado en condiciones de laboratorio y sólo para unas pocas variables ambientales (e.g.: la temperatura ambiente) (Kearney & Porter, 2014).

Si podemos determinar el conjunto de condiciones que comprenden el nicho de un organismo entonces podemos hacer predicciones sobre la distribución y abundancia

de la especie. Esta relación entre nicho y espacio geográfico ya fue propuesta por Hutchinson (1978) y desarrollado más formalmente por Colwell & Rangel (2009) acuñando el concepto de la dualidad nicho-biotopo. En biogeografía, el mundo físico se puede representar en un mapa, en que cada punto se caracteriza por sus coordenadas geográficas y los valores ambientales asociados a ese punto. Una especie podrá o no ocupar ese punto del espacio según si sus requerimientos de nicho se ajustan o no a esas condiciones ambientales. La suma de todos esos puntos del espacio que son adecuados para una especie constituye su distribución geográfica (Colwell & Rangel, 2009).

El nicho térmico en los organismos ectotermos

La temperatura puede afectar tanto la supervivencia (Bennet & Lenksi, 1993) como la distribución de los organismos (Portner, 2001; Bryant et al., 2002) repercutiendo directamente en el *fitness* (Bennett et al., 1992; Gilchrist et al., 1997; Gilchrist & Huey, 2001), especialmente en ectotermos (Angilleta et al., 2002). En este contexto, esta variable constituye uno de los principales determinantes en la distribución espacial y reproducción en este tipo de organismos (Calosi et al., 2010; Angilleta et al., 2012; Glover, 2013). Desde esta perspectiva, la temperatura influiría directamente en la distribución de los organismos tanto a micro (selección de hábitat) como a macro escala (distribución geográfica). Rasgos fisiológicos tales como la temperatura preferencial y tolerancias térmicas de los organismos constituyen expresiones directas del nicho térmico (Huey et al. 1989; Kearney & Porter, 2004; Webber et al., 2011). El nicho térmico puede ser visto como un rasgo fenotípico que puede estar sometido a fuertes presiones selectivas en diferentes condiciones ambientales, o por el contrario,

ser un rasgo más bien plástico con un bajo componente genético (Huey et al., 1989; Castañeda et al., 2005; Dillon et al., 2009).

En ectotermos, se han hallado fuertes correlaciones entre la temperatura corporal y el desempeño individual (Huey & Bennett, 1987; Angilleta et al., 2002), pero también a nivel poblacional en respuesta a gradientes termales (Castañeda et al., 2005; Dillon et al., 2009; Stork, 2012). La locomoción también responde a la temperatura y ha sido el principal foco de los estudios que investigan el desempeño de los ectotermos debido principalmente a su importancia ecológica en el escape de la depredación, forrajeo y reproducción (Christian & Tracy, 1981; Irschick & Garland, 2001), existiendo una estrecha relación entre este proceso conductual y el *fitness* (Irschick et al., 2005; Stork, 2012).

El efecto de distintas temperaturas sobre el desempeño de un organismo puede ser representado por una curva de desempeño térmico (Kingsolver & Huey, 1989; Huey 1990; Castañeda et al., 2005; Gaitan-Espitia et al. 2013, 2014). A partir de estas curvas es posible encontrar una serie de parámetros que nos sirven para entender la ecología térmica de un ectotermo, dentro de estas se encuentran: la temperatura óptima (i.e. temperatura a la cual el desempeño es máximo), las zonas de tolerancia (i.e. temperaturas máximas y mínimas en las cuales el desempeño es bajo y el individuo puede morir) y la amplitud del desempeño, que se puede definir como el rango de temperaturas dentro del cual un organismo ectotermo se desempeña y es considerado como una medida de la sensibilidad térmica (Kingsolver & Huey, 1989) (Fig.1).

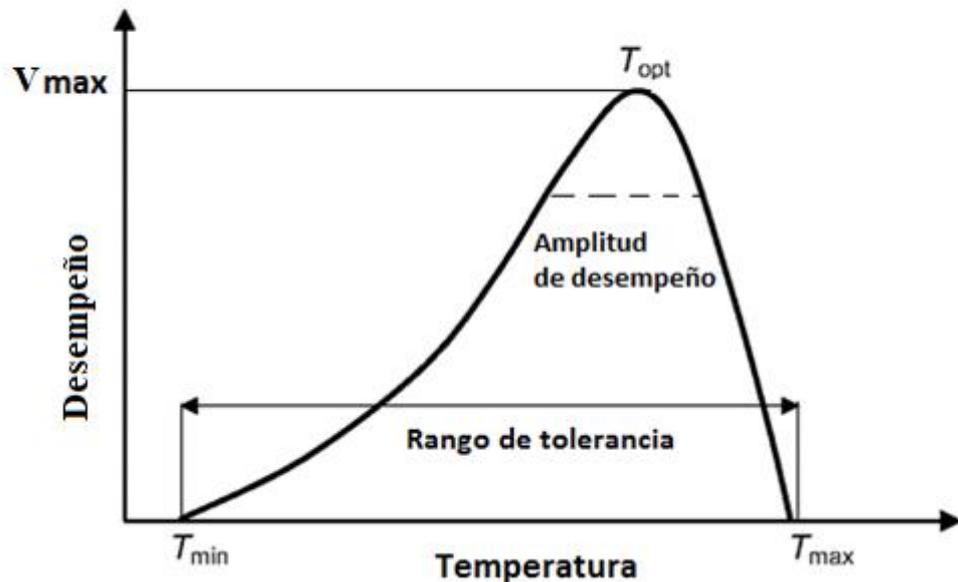


Figura 1.0. Curva de desempeño hipotético en un organismo ectotermo en función de la temperatura (Modificado de Kingsolver & Huey, 1989). V_{max} = velocidad máxima a la temperatura óptima.

Variación geográfica del nicho térmico: plasticidad vs adaptación local

La temperatura es una variable ambiental que es capaz de generar una presión selectiva en las poblaciones sobre el fenotipo (por ejemplo: tamaño corporal, metabolismo, preferencia térmica, etc) a lo largo de gradientes ambientales (Sultan & Spencer, 2002; Castañeda et al., 2005; Dillon et al., 2009; Lardies et al., 2011; Gaitán-Espitía et al., 2014), lo que a su vez puede determinar variaciones inter-poblacionales en rasgos fisiológicos de especies que viven en ambientes contrastantes con grandes diferencias climáticas (Gaitán-Espitía et al., 2014; Barria & Bacigalupe, 2017). En este contexto, la heterogeneidad ambiental o térmica puede aumentar la plasticidad

fenotípica, con fenotipos optimizados para las condiciones particulares de cada ambiente, mientras que cuando la migración es restringida, la selección bajo condiciones extremas tiende a favorecer la adaptación local en las poblaciones (Pigliucci, 2001; Sultan & Spencer, 2002). Para distinguir la variación genética y fenotípica inducida por el ambiente usualmente se usan experimentos de trasplante recíproco y/o experimentos de jardín común (Sultan & Spencer, 2002; Gomez-Mestre & Tejedo, 2003).

En este escenario, los límites de tolerancia y temperaturas óptimas (nicho térmico) también pueden variar a distintas latitudes y altitudes dependiendo de las condiciones climáticas en que se encuentren las poblaciones (Addo-Bediako et al., 2000; Castañeda et al., 2005), hallándose diferencias considerables entre lugares con marcada heterogeneidad ambiental en relación a lugares con menor variabilidad (i.e. hipótesis de variabilidad climática, HVC; Chown et al. 2004). Varios autores han sugerido que una respuesta adaptativa de los organismos a dicha variabilidad climática es aumentar la amplitud de las capacidades funcionales, especialmente las variables fisiológicas relacionadas con el desempeño (Castañeda et al., 2005; Gaitan-Espitia et al., 2013; 2014). Estos estudios, en su mayoría han estado restringidos al análisis de las temperaturas críticas en gradientes latitudinales, en la que los individuos desarrollan rangos de tolerancia más amplios en latitudes más altas con respecto a los que viven en latitudes más bajas con el objetivo de atenuar los efectos de las fluctuaciones térmicas sobre el desempeño (Levins, 1969; Addo-Bediako et al., 2000; Castañeda et al., 2005; Stork, 2012; Gaitan-Espitia et al., 2013). Por otro lado, también se ha predicho que las poblaciones presentes en latitudes bajas con temperaturas más cálidas mostrarían una mayor temperatura de desempeño que las que viven en latitudes

altas a temperaturas más frías (i.e. hipótesis de “hotter is better”) (Johson & Bennet, 1990; Gaitán-Espitia et al. 2013). De esta manera, si existe un efecto significativo del clima sobre las poblaciones y su biología térmica co-varia con el gradiente ambiental, los organismos deberían desarrollar mecanismos termoregulatorios que les permitiesen adaptarse a las distintas condiciones térmicas locales (Anguilleta et al., 2002; Castañeda et al., 2005).

Consecuencias fisiológicas de la selección de hábitat

La selección de hábitat es considerada como un proceso de suma importancia para la biología de un organismo, ya que determina las condiciones ambientales en que vivirá y se reproducirá la especie (Sih et al., 1992; Martin, 2001; Días & Machado, 2007), determinando así su desempeño (Jaenike & Holt, 1991). Por otro lado, para Martin (2001) la importancia relativa de las condiciones abióticas frente a las bióticas en la selección de hábitat se ha discutido durante mucho tiempo en el pasado (e.g. Clements, 1916, Gleason, 1926, Grinnell, 1917; 1924), encontrándose que la temperatura tiene profundas consecuencias en la fisiología de los organismos ectotermos (Huey, 1991).

En este contexto, Huey (1991) argumenta que el hábitat ocupado por un animal, mediante la identificación de microclimas (por ejemplo: temperatura) es capaz de influir en las capacidades fisiológicas del animal. Por ejemplo, cuando un organismo ectotermo selecciona un hábitat en particular, inmediatamente determina la temperatura ambiental que este experimenta (Kingsolver & Watt, 1983; Huey, 1991; Martin, 2001), repercutiendo en el crecimiento, sobrevivencia y reproducción del

organismo (Kingsolver, 1979, Kingsolver & Watt, 1983; Huey, 1991). En este sentido, la selección de microambientes térmicos favorables constituiría una expresión directa del nicho térmico realizado, el cual vendría siendo un subconjunto de las condiciones térmicas (i.e. nicho térmico fundamental) halladas en laboratorio. En la naturaleza, los individuos buscarían seleccionar sitios que logren aproximarse a las temperaturas óptimas de desempeño térmico, alejándose de las temperaturas subletales (Huey, 1990). Pero a su vez los organismos deben solventar otras complicaciones propias de su actividad, como el forrajeo, la competencia y la depredación. En este contexto, la selección del micro-hábitat resultaría de un compromiso entre la ecología y la fisiología propias de la especie (Huey, 1990) (Figura 2).

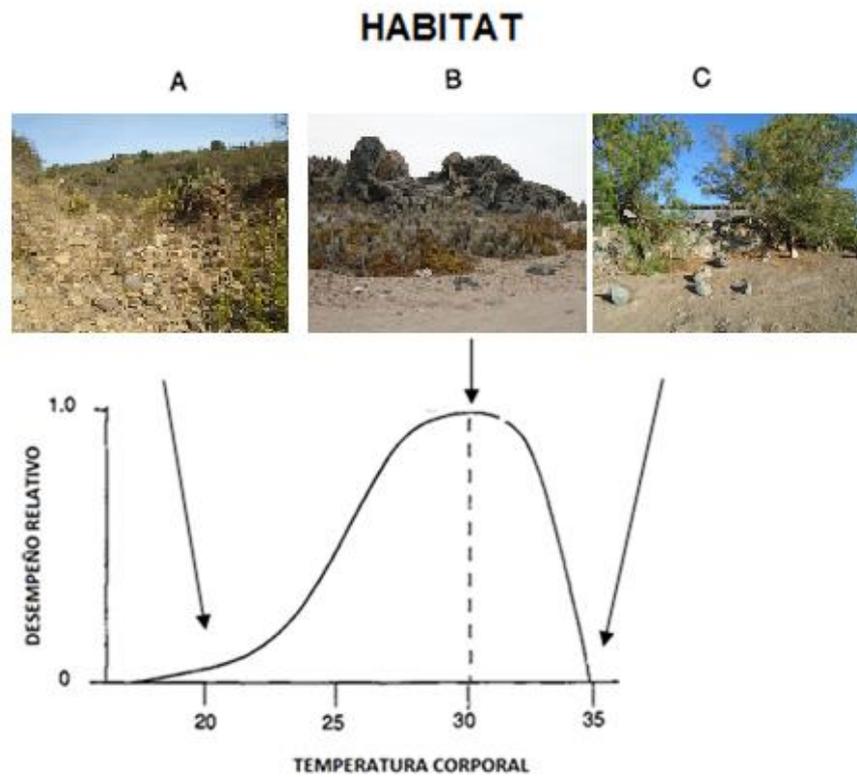


Figura 2.0. Consecuencias fisiológicas en la selección de hábitat para un ectotermo hipotético con respecto a una curva de desempeño térmico (Modificado de Huey, 1990). Nota: Los cuadrados superiores corresponden a hábitats o micro hábitats con distintas condiciones térmicas dentro del nicho térmico general de la especie.

Modelo de estudio

Las arañas son considerados ectotermos estrictos (Humphreys, 1987; Pulz, 1987) y están ampliamente distribuidas en muchos ecosistemas terrestres. El estudio de la biología térmica es particularmente relevante en las arañas en el que los límites térmicos permiten la definición de los sitios de forrajeo y eventuales sitios reproductivos, afectando directamente el *fitness* (Li & Jackson, 1996; Hanna & Cobb, 2007; Alfaro et al. 2013). Por otro lado, la temperatura ambiental es capaz de afectar el uso y selección de hábitat de las arañas, principalmente a través de la influencia de la disponibilidad de presas con ambientes térmicos favorables para el desarrollo y crecimiento de insectos presas (Reichert & Tracy, 1975; Goldsbrough et al., 2004; Glover, 2013). Además la temperatura puede afectar muchos aspectos de la vida de las arañas, dentro de las cuales destacan la tasa del desarrollo, la locomoción, el forrajeo y el tamaño corporal del adulto (Li & Jackson, 1996; Goldsbrough et al., 2004).

Taxonomía e historial natural de *Sicarius thomisoides*

Los sicáridos (Sicariidae) son una familia de arañas araneomorfas. La familia consta de dos géneros en Sudamérica: *Loxosceles* y *Sicarius*. La distribución existente de las especies de sicáridos en el mundo sugiere que su diversificación estuvo influenciada por antiguos eventos de vicarianza resultantes de la deriva continental (Binford et al., 2008). La alta concentración de especies de *Loxosceles* y *Sicarius* en África y en América es consistente con un ancestro común presente en la Gondwana occidental hace unos 95 millones de años (Pitman et al., 1993; Binford et al., 2008). A diferencia de otras arañas, estas arañas no son capaces de dispersarse a larga distancia mediante el vuelo (ballooning), sino que se dispersan caminando sobre el suelo. En

este sentido, dada a su baja capacidad de dispersión es probable que las expansiones del rango distribucional natural ocurran lentamente y en distancias cortas (Binford et al., 2008).

Las especies del género *Sicarius*, son conocidas como “arañas cangrejo” o arañas de la arena de seis ojos y se encuentran en desiertos y terrenos áridos en América (Magalhaes et al., 2013; 2017). Por otra parte, la distribución meridional aislada al sur de Argentina de algunas especies (e.g. *Sicarius levi*, *S. mapuche* y *S. rupestris*) sería el resultado de la retirada de este género desde la zona tropical hacia el Sur de América (Aguilar & Méndez, 1971; Magalhaes et al., 2017). A su vez todas estas especies son temidas por su veneno altamente tóxico, y actualmente tienen un gran interés médico debido a su potencial para combatir el cáncer (Binford, 2013; Magalhaes et al., 2017).

En la década de los 60 el reconocido aracnólogo Herbert Levi colectó material de *Sicarius* en Perú y Argentina, dando cuenta de su actividad nocturna y baja movilidad bajo rocas, especialmente por parte de las hembras (Levi, 1967; Aguilar & Méndez, 1971). Por otro lado, Reiskind (1965) destaca la capacidad de enterrarse bajo arena, mimetizándose con el ambiente, dándole a esta conducta un posible valor taxonómico (Levi, 1967). El mimetismo de color que presenta esta especie consiste en la adherencia de granos de arena o polvo a los pelos que cubren el cuerpo. El color y la textura de los nidos varían también de acuerdo al material que encuentra en cada hábitat donde vive. Se sugiere además que este comportamiento de mimetismo estaría implicado en mecanismos de evasión o de defensa hacia potenciales depredadores más que una conducta asociada a la termorregulación o al forrajeo (Reiskind, 1969; Aguilar & Méndez, 1971). Los ovisacos de estas arañas tienen la forma de un cono truncado,

en cuya base más pequeña se fijan al substrato y cuya base mayor está cerrada, presentando un reborde que sobresale dándole al nido un aspecto característico de "sombbrero" (Levi & Levi, 1969; Aguilar & Méndez, 1971). La información sobre las presas naturales de *Sicarius* es limitada, pero en el campo se ha observado a estas arañas tanto en África como en América comiéndose a pequeños insectos, escorpiones y otras arañas, pero no se ha visto nunca consumo de vertebrados (Hiteet et al., 1966, Reiskind, 1969; Magalhaes et al., 2017).

Respecto a la taxonomía del grupo, el francés Nicolet (1849) describió inicialmente seis especies para Chile, y posteriormente Keyserling (1880) añadió otra especie más. La localidad típica asignada para la mayoría de estas especies fue Valdivia, sin embargo la clara adaptación hacia climas secos y áridos por parte de estas arañas generaba dudas acerca de su real procedencia (Magalhaes et al., 2017). Es así como tras un exhaustivo estudio de material de museo y colectas realizadas por especialistas brasileros se concluye que *Sicarius* parece estar completamente ausente de esta región, siendo el registro más cercano a 400 km al norte de esta localidad, hasta la fecha no se han recolectado ejemplares cerca de Valdivia. Por otro lado, estas arañas son muy comunes en el centro y el norte de Chile, especialmente en algunas localidades de la costa (Magalhaes et al., 2017).

A pesar de ser uno de los artrópodos más comunes en la costa desértica de Chile, la identificación específica ha sido históricamente bastante compleja. Después de la reciente revisión de Magalhaes et al. (2017), se logra reducir el número de especies a cinco (*S. thomisoides*, *S. fumosus*, *S. crustosus*, *S. lanuginosus* y *S. yurensis*). Estos autores separan morfológicamente a estas arañas en dos grupos diferentes, el grupo rugoso que incluye a las especies de pequeño tamaño y con abundantes macrosetas

corporales: *S. fumosus*, *S. crustosus* y *S. lanuginosus* y el grupo terrosus: que incluye las especies de mayor tamaño: *Sicarius thomisoides* y *S. yurensis* nativas de Perú y Chile. La especie *S. thomisoides* sería la especie de mayor distribución, distribuyéndose en Chile desde el desierto de Atacama, hasta la zona centro-sur del país con la presencia de un clima mediterráneo de marcada estacionalidad (di Castri & Hajek, 1976) (Figura 3). Esta especie es una araña de actividad nocturna que se encuentra oculta bajo roca durante gran parte del día para evitar las altas temperaturas de los ambientes desérticos en donde vive. Es una araña gran tamaño en relación a otras especies del mismo género, midiendo entre 12 y 15 mm de longitud corporal, siendo la hembra la de mayor tamaño (Figs. 4 A-B). Una condición común de sus refugios es que generalmente habitan bajo rocas en un sustrato arenoso (Reiskind, 1969; Magalhaes et al., 2017). Las hembras son más bien sedentarias y son los machos los que usualmente se desplazan durante la noche. Se desconoce si machos y hembras eligen los mismos tipos de rocas o difieren en el uso de estos microambientes térmicos. Se han observado individuos en el campo que se alimentan de ciempiés, arañas de rincón, solpúgidos e inclusive conespecíficos (Magalhaes et al., 2017), siendo uno de los principales depredadores de artrópodos epigeos en ecosistemas desérticos (Fig. 4 C). En cuanto a su reproducción, estas arañas generan sus ovisacos mezclando arena del sustrato con su tela, armando con ello una estructura en forma de moneda (entre 15-20 mm de diámetro), las cuales colocan bajo rocas (Fig. 4D). El periodo reproductivo de esta araña se concentra principalmente en el periodo primavera-verano, que es cuando son más activas (Magalhaes et al., 2017). Estudios recientes en Chile han evaluado el nicho térmico en *Loxosceles* (Alfaro et al., 2013); sin embargo,

no existen estudios realizados en el género *Sicarius*, siendo completamente desconocida su ecología térmica y su eventual variación geográfica.

En este sentido, estas arañas son capaces de ocupar una gran variedad de hábitats con distintas condiciones térmicas, siempre ocultándose bajo rocas durante el día (Taucare-Ríos & Sielfeld, 2013; Magalhaes et al., 2017). A este arácnido se le puede encontrar principalmente en ambientes áridos en el extremo norte de Chile, en el desierto semiárido transicional chileno y hasta en zonas de bosque esclerófilo en el centro sur del país (Figuras 5A-D).

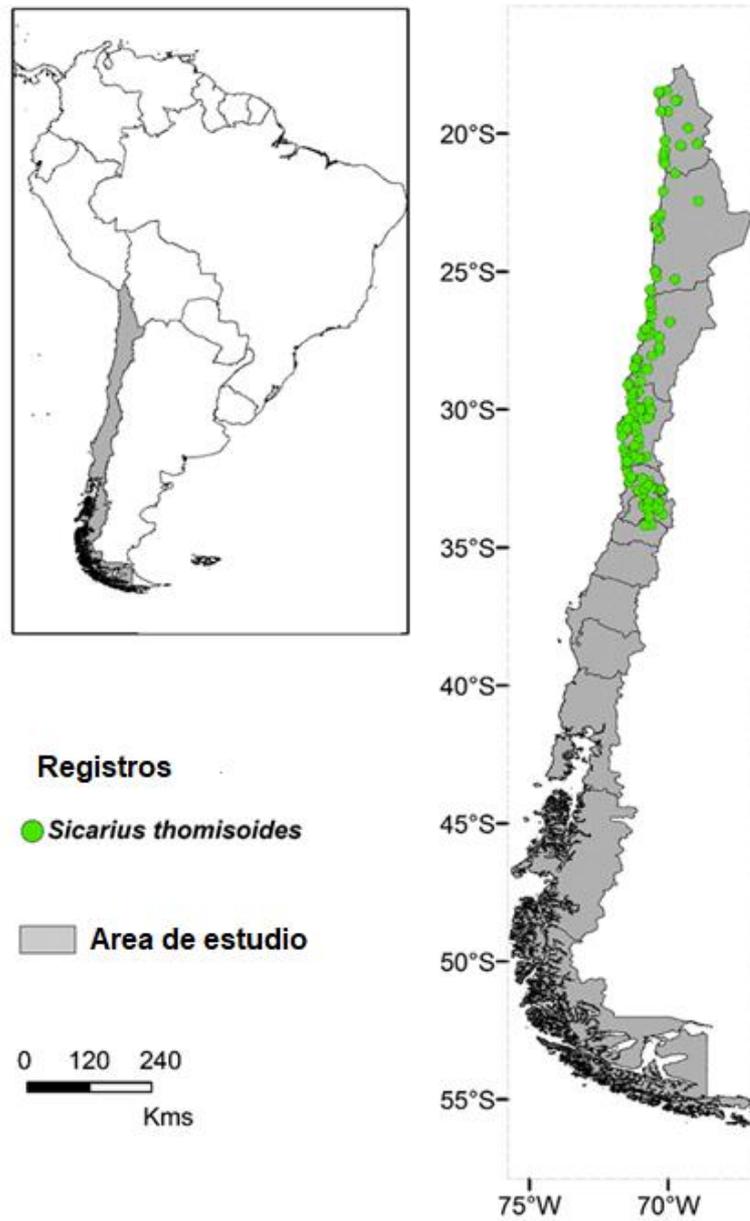
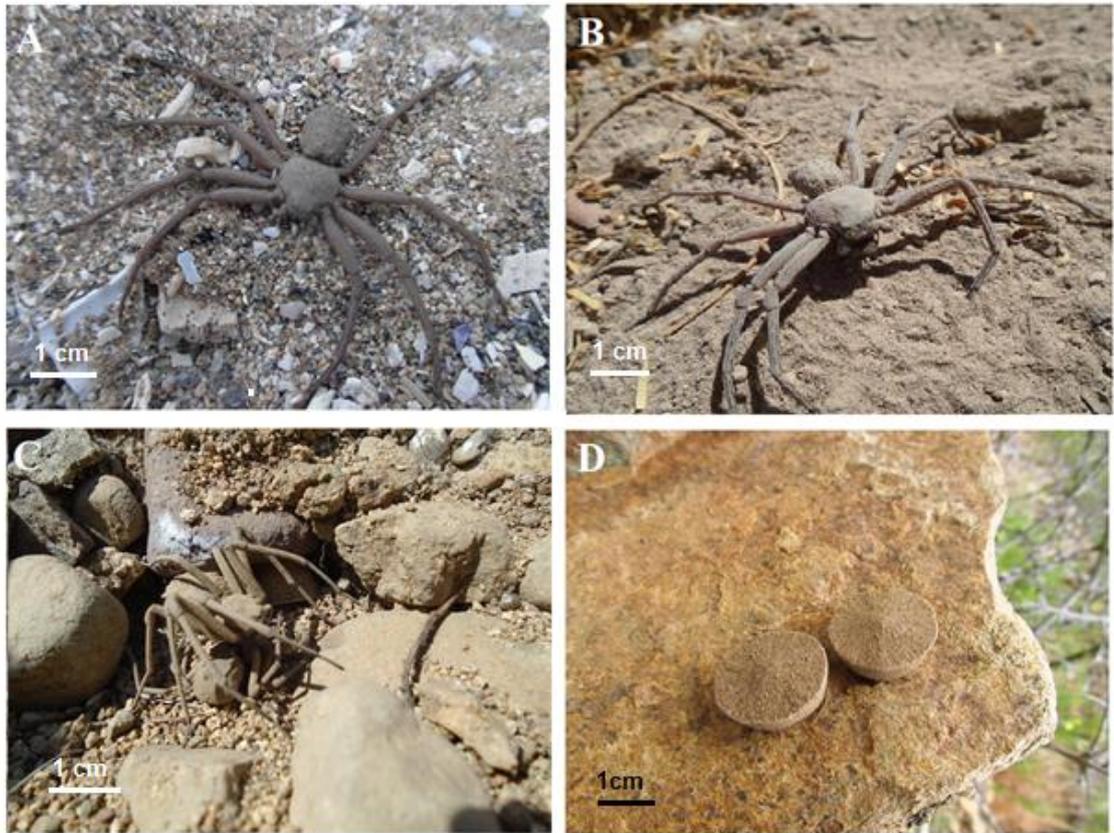
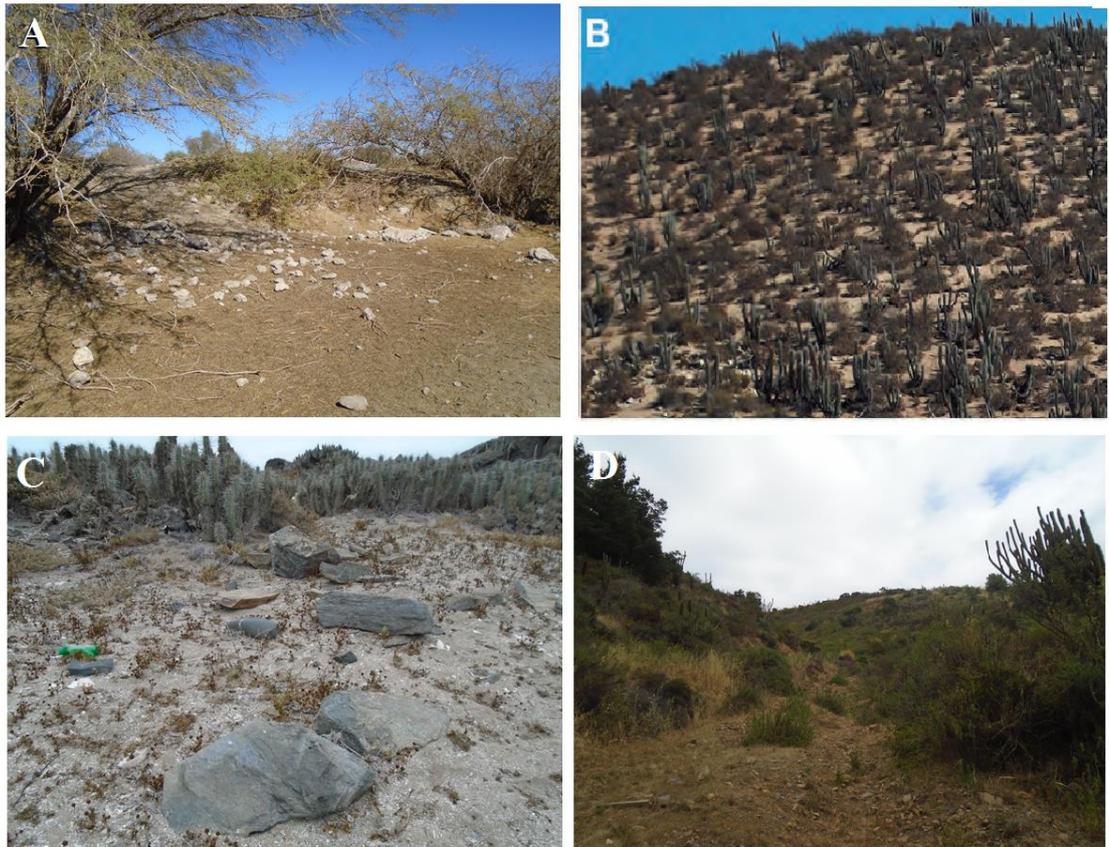


Figura 3.0. Distribución geográfica de la especie *Sicarius thomisoides* en Chile.



Figuras 4.0 A-D. Especímenes de *Sicarius thomisoides*. A. Hembra encontrada en la localidad de Punta de Choros. B. Macho encontrado en la Huayca, norte de Chile. C. Hembra de *S. thomisoides* depredando un conoespecífico bajo la misma roca. D. Ovisacos de *S. thomisoides* hallados bajo roca en la localidad de Maitencillo, Valparaíso.



Figuras 5.0. A-D. Diversidad de hábitats donde está presente la araña *S. thomisoides*.
A. La Huayca, Tarapacá; B. Illapel, Coquimbo (Fotografía extraída con permiso de Magalhaes et al., 2017); C. Punta de Choros, Coquimbo; D. Maitencillo, Valparaíso.

La temperatura puede ser considerada como una variable ambiental de suma relevancia para estas arañas, ya que es un organismo ectotermo, condicionando prácticamente todos los aspectos de su vida. En esta tesis se propone que el nicho térmico puede ser considerado como un factor de orden distal que determina en las arañas efectos a nivel individual y a nivel poblacional, afectando así procesos de pequeña escala como la fisiología térmica y la selección de micro-hábitat y de gran escala como la distribución geográfica.

Inicialmente el primer capítulo de esta tesis busca establecer los requerimientos térmicos (nicho térmico) de esta especie en ausencia de restricciones ecológicas relevantes, con el objetivo de aproximarse al nicho fundamental de la especie. Además, debido a que la temperatura cambia a lo largo de gradientes ambientales, se evaluará la posible variación geográfica del nicho térmico. En segunda instancia los siguientes dos capítulos buscan determinar la concordancia entre los requerimientos térmicos hallados en laboratorio (nicho fundamental) y el uso de los mismos en condiciones naturales (nicho realizado) a dos diferentes escalas: a micro escala, evaluando el efecto de la temperatura en la selección de micro-hábitat y a macro escala, combinando las curvas de desempeño térmico con la distribución potencial de la especie.

Hipótesis

-Dado que los organismos ectotermos exhiben respuestas fisiológicas que guardan una estrecha similitud con sus condiciones térmicas del hábitat en donde viven, podríamos esperar que:

Capítulo 1:

Predicciones específicas:

- A) Las poblaciones costeras en ambientes con baja oscilación térmica diaria respecto de poblaciones que viven en el interior a una misma latitud, presentarán una menor amplitud de nicho térmico

- B) Se espera que los individuos de poblaciones con mayor variabilidad térmica diaria y anual presenten mayores rangos de tolerancia que los que viven en ambientes térmicamente más homogéneos. Por otra parte, si existe adaptación térmica esperamos encontrar que las temperaturas óptimas de latitudes altas sean mayores que aquellas encontradas a latitudes más bajas.

-Dado que la temperatura es capaz de determinar la distribución en estos organismos, podríamos encontrar lugares fisiológicamente óptimos a micro y macro escala donde las arañas maximizarían su adecuación biológica. En este sentido se podría esperar que:

Capítulo 2:

Predicciones específicas:

A) Las arañas seleccionen aquellos micros hábitats que se aproximen a la temperatura óptima de desempeño.

Capítulo 3:

B) Las máxima probabilidades de ocurrencia de esta especie en el espacio geográfico se de en zonas que se aproximen a las temperaturas óptimas de desempeño.

Objetivos

1. Objetivo principal:

- Caracterizar la biología térmica de *S. thomisoides* en un gradiente ambiental y establecer su relación con su distribución geográfica y selección de hábitat.

2. Objetivos específicos según hipótesis

- Determinar las temperaturas preferenciales (Tp) en laboratorio y su variación geográfica y diaria.
- Comparar el nicho térmico entre sitios a partir de las temperaturas preferenciales y curvas de desempeño.
- Evaluar los efectos de la temperatura en el desempeño locomotor en las distintas poblaciones de arañas.
- Determinar la relación entre temperatura y la selección de micro-hábitat.
- Determinar las zonas de mayor y menor probabilidad de ocurrencia en base a la distribución potencial de *Sicarius thomisoides* en Chile.

REFERENCIAS

1. Addo-Bediako, A., Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc. R. Soc. B* 267: 739-745.
2. Aguilar P. & M. Mendez 1971. La araña chata del nido de arena *Sicarius peruensis* (Keyserling 1880), I. Características morfológicas y ecológicas. *Revista Peruana de Entomología*. 14 (1): 143- 152
3. Alfaro, C., C. Veloso, H. Torres-Contreras, R. Solis & M. Canals. 2013. Thermal niche overlap of the brown recluse spider *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the spitting spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Thermal Biology* 38:502–507.
4. Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. & Navas, C.A. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249–268.
5. Angilletta, M.J. 2009. *Thermal Adaptation: a Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
6. Avery, R. A. 1982. Field studies of body temperature and thermoregulation. In *Biology of the Reptilia*, Vol. 12, ed. C. Gans & F. H. Pough. Academic Press, New York, pp. 93-166.
7. Bennett, A.F. 1987. The accomplishments of ecological physiology. In: Feder ME, Bennett AF, Burggren WW, Huey RB, editors. *New Directions in Ecological Physiology*. New York, N. Y.: Cambridge University Press; pp. 1–8.
8. Bennett, A.F. 1990. The thermal dependence of lizard behavior. *Animal Behaviour*. 28:752–762

9. Bennet, A.F. & Lenski, R.E. 1993. Evolutionary adaptation to temperature. 2. Thermal niches of experimental lines of *Escherichia coli*. *Evolution* 47: 1–12.
10. Bennet, A.F., Lenski, R.E. & Mittler, J.E. 1992. Evolutionary adaptation to temperature. 1. Fitness responses of *Escherichia coli* to changes in its thermal environment. *Evolution* 46: 16–30.
11. Bailey, P.C.E. 1988. The effect of density and temperature on the swimming and aggregating behavior of the backswimmer, *Anisopsdeanei* (Heteroptera: Notonectidae) and subsequent encounter rate with a sit-and-wait predator. *Ethology*, 77: 44–57.
12. Binford, G.J., Callahan, M.S., Bodner, M.R., Rynerson, M.R., Nunez, P.B, Ellison, C.E., Duncan, R.P. 2008. Phylogenetic relationships of *Loxosceles* and *Sicarius* spiders are consistent with Western Gondwanan vicariance. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 49: 538–553.
13. Binford, G. 2013. The Evolution of a Toxic Enzyme in Sicariid Spiders. Chapters 17, in *Spider Ecophysiology*. Springer Berlin 129-240.
14. Bryant, S. R., Thomas, C. D., & Bale, J. S. 2002. The influence of thermal ecology on the distribution of three nymphalid butterflies. *Journal of Applied Ecology*, 39: 43-55.
15. Calosi, P., Bilton, D. T., Spicer, J. I., Votier, S. C. & Atfield, A. 2010. What determines a species' geographical range? Thermal biology and latitudinal range size relationships in European diving beetles (Coleoptera: Dytiscidae). *Journal of Animal Ecology* 79: 194-204.
16. Castañeda, L.E., Lardies, M.A & Bozinovic, F. 2005. Interpopulational variation in recovery time from chill coma along a geographic gradient: a study

- in the common woodlouse, *Porcellio laevis*. *Journal of Insect Physiology* 51: 1346–1351.
17. Chown, S. L., Gaston, K. J. and Robinson, D. (2004). Macrophysiology: large-scale patterns in physiological traits and their ecological implications. *Funct. Ecol.* 18, 159-167.
 18. Christian, K.A. & Tracy, C.R., 1981. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. *Oecologia* 49 (2): 218–223.
 19. Cobb, V. A. 1994. Effects of temperature on escape behaviour in the cribellate spider, *Oecobius annulipes* (Araneae, Oecobiidae). *The Southwestern Naturalist*, 39, 391-394.
 20. Colwell, R. K. & T. F. L. V. B. Rangel. 2009. Hutchinson's duality: the once and future niche. *Proceedings of National Academy of Sciences USA* 106: 19651-19658.
 21. Crowley, S. R. 1985. Thermal Sensitivity of Sprint-Speed in the Lizard *Sceloporus Undulatus*: Support for a Conservative View of Thermal Physiology. *Oecologia* 66: 219-225.
 22. diCastri, F. and Hajek, E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Santiago, Chile: Pontificia Universidad Católica de Chile.
 23. Dillon, M. E., Wang, G., Garrity, P. A. & Huey, R. B. 2009. Thermal preference in *Drosophila*. *Journal of Thermal Biology* 34: 109-119.
 24. Fry, F.E. 1977. The effect of environmental factors on the physiology of fish. En W. S. Hoar y D. J. Randall (eds.). *Fish physiology VII: environmental relations and behavior*. Academic Press. London. 1-87 p.

25. Gaitán-Espitia, J. D., Belén Arias, M., Lardies, M. A. & Nespolo, R. F. 2013. Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species across a climatic gradient: lessons from the land snail *Cornuaspersum*. PLoS ONE 8, e70662.
26. Gilchrist, G.W., Huey, R.B. & Partridge, L. 1997. Thermal sensitivity of *Drosophila melanogaster*: evolutionary responses of adults and eggs to laboratory natural selection at different temperatures. *Physiol. Zool.* 70: 403–414.
27. Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin* 53:7–26
28. Glover, N. 2013. The habitat preferences of web building spiders. *The Plymouth Student Scientist* 6 (1) 363-375.
29. Goldsbrough, C.L., Hochull, D.F. & Shine, R. 2004. Fitness benefits of retreat-site selection: spiders, rocks, and thermal cues. *Ecology*, 85, 1635-1641.
30. Gomez-Mestre, I. & Tejedo, M. 2003. Local adaptation of an anuran amphibian to osmotically stressful environments. *Evolution* 57: 1889–1899.
31. Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California Thrasher. *Auk* 34:427–433.
32. Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. *Ecology* 5:225-229.
33. Hanna, C.H.J. & V.A. Cobb. 2007. Critical thermal maximum of the green lynx spider *Peucetiaviridans* (Araneae, Oxyopidae). *Journal of Arachnology* 35:193–196.

34. Hertz, P., Huey, R. & R. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142:796–818.
35. Hite, J.M., Gladney, W.J., Lancaster, J.L., Whitcomb, W.H., 1966. The biology of the brown recluse spider. University of Arkansas, Fayetteville. *Agric. Exp. Sta. Bull.* 711, 1–26
36. Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 91–115.
37. Huey, R.B. & Bennett, A.F., 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41 (5): 1098–1115.
38. Humphreys, W.F. 1987. Behavioral temperature regulation. In *Ecophysiology of Spiders*. (W. Nentwig, ed.). Springer Verlag, Berlin. 56–65pp.
39. Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427.
40. Hutchison, V.H. 1961. Critical thermal maxima in salamanders. *Physiological Zoology* 34: 92-125.
41. Irschick, D. J., et al. 2005. A Comparison of Habitat Use, Morphology, Clinging Performance and Escape Behaviour among Two Divergent Green Anole Lizard (*Anolis carolinensis*) Populations." *Biological Journal of the Linnean Society* 2005(85): 223-234.
42. Irschick, D. J. & Garland. 2001. Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation: Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annual Review of Ecological Systems* 32: 367-396.

43. Jaenike, J., and R. D. Holt. 1991. Genetic variation for habitat preference—evidence and explanations. *Am. Nat.* 137:S67–S90.
44. Jaksic, F. & L. Marone. 2007. *Ecología de Comunidades*. 2nd ed. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
45. Jayne, B. C. & A. F. Bennett. 1990. Selection on Locomotor Performance Capacity in a Natural Population of Garter Snakes. *Evolution* 44 (5): 1204-1229.
46. Johnson, I.A. & Bennett, A.F., 1996. *Animals and temperature*. Society for Experimental Biology Seminar Series 59. Cambridge University Press, Cambridge. 419 pp.
47. Kearney, M. 2012. Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Functional Ecology* 26:186–191.
48. Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115, 186–191.
49. Kearney, M. & W.P. Porter. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecology Letters* 12:334–350.
50. Kearney, M., S.J. Simpson, D. Raubenheimer & B. Helmuth. 2010. Modelling the ecological niche from functional traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:3469–3483.
51. Krebs, C., 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, Nueva York.
52. Labropoulou, M. & Eleftheriou, A. 1997. The foraging ecology of two pairs of congeneric demersal fish species: importance of morphological characteristics in prey selection. *Journal of Fish Biology* 50:324-340.

53. Latimer, C.A., Wilson, R.S., & Chenoweth, S.F. 2011. Quantitative genetic variation for thermal performance curves within and among natural populations of *Drosophila serrata*. *Journal of Evolution Biology* 24:1-11.
54. Lardies, M.A., Bozinovic, F., 2008. Genetic variation for plasticity in physiological and lifehistory traits among populations of an invasive species, the terrestrial isopod *Porcellio laevis*. *Evolutionary Ecology Research* 10, 1–16.
55. Lardies, M.A., Muñoz, J.L., Paschke, K.A., Bozinovic, F., 2011. Latitudinal variation in the aerial/aquatic ratio of oxygen consumption of a supratidal high rocky-shore crab. *Marine Ecology* 32, 42–51.
56. Levi, H.W. 1967. Predatory and sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche* 74: 320–330.
57. Levi, H.W. & Levi, L.R. 1969. Egg case construction and further observations on the sexual behavior of the spider *Sicarius* (Araneae: Sicariidae). *Psyche* 76: 29–40.
58. Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.
59. Li, D. & R.R. Jackson. 1996. How temperature affects development and reproduction in spiders: A review. *Journal of Thermal Biology* 21:245–274.
60. Lutterschmidt, W.I. & Hutchison, V. H. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Canadian Journal of Zoology* 75: 1561–1574.
61. Magalhães, I.L.F., Brescovit, A.D. & Santos, A.J. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa*. 3599, 101-135.

62. Magalhães, I.L.F, Brescovit, A.D. & Santos, A. J. 2017. Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical Sicarius. *Zool. J. Linn. Soc* 179, 767–864.
63. Martin, T. E. 2001. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology* 82,175–188.
64. Nicolet, A.C. 1849. Aracnidos. In: Gay C, ed. *Historia fisica y politica de Chile*. Paris: Thunot y Cia, 319–543.
65. Piersma, T. & Van Gils, J. 2011. *The Flexible Phenotype. A body-centred integration of ecology, physiology and behaviour*. New York, USA: Oxford University Press.
66. Pitman, III., W.C., Cande, S., LaBrecque, J., Pindell, J., 1993. Fragmentation of Gondwana: the separation of Africa from South America. In: Goldblatt, P. (Ed.), *Biological Relationships Between Africa and South America*. Yale University Press, New Haven, CT, pp. 19–32.
67. Pörtner, H.O. 2001. Climate change and temperature dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88: 137-146.
68. Portner, H.O., Bennett, A.F., Bozinovic, F., Clarke, A., Lardies M.A., Lucassen, M., Pelster, B., Schiemer, F. & Stillman, J.H. 2006. Trade-offs in thermal adaptation: the need for a molecular to ecological integration. *Physiology Biochemical Zoology* 79:295–313.
69. Portner, H.O., A.F. Bennett, F. Bozinovic, A. Clarke, M.A. Lardies & R.E. Lenski et al. 2006. Trade-offs in thermal adaptation: in need of a molecular to ecological integration. *Physiological and Biochemical Zoology* 79:295–313.

70. Pulliam, H.R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3, 349–361.
71. Pulz, R. 1987. Thermal and Water Relations. Pp. 26–55. In *Ecophysiology of Spiders*, (W. Nentwig, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
72. Reynolds, W.W. & Casterlin, M.E. 1979. Behavioral thermoregulation and the final preferendum paradigm. *American Zoology* 19: 211-224.
73. Reiskind, J. 1966. Self-burying behavior in the genus *Sicarius* (Araneae, Sicariidae). *Psyche* 72: 218-224.
74. Reiskind, J. 1969. Stereotyped burying behavior in *sicarius* inst cinematography defensive function ethological character systematic value. *American Zoologist* 9(1): 195-200.
75. Riechert, S.E. & C. Tracy .1975. Thermal balance and prey availability: Bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology* 56: 265-284.
76. Schmalhofer, V. R. 1999. Thermal tolerances and preferences of the crab spiders *Misumenopsasperatus* and *Misumenoidesformosipes* (Araneae, Thomisidae). *Journal of Arachnology* 27:470–480.
77. Schulte, P.M., Healy, T.M. & Fanguie, N.A. 2011. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative Comparative Biology* 51: 691–702.
78. Sevacherian, V. & D. Lowrie. 1972. Preferred temperatures of two species of lycosid spiders *Pardosa sierra* and *P. ramulosa*. *Annual Entomology Society of America* 65:111-114.

79. Spicer, J.I., Gaston, K.J. 1999. Physiological Diversity and its Ecological Implications. Oxford: Blackwell Science.
80. Stork, R. 2012. Intraspecific Variation in the Thermal Biology of *Rabidosa rabida* (Araneae: Lycosidae) (Walckenaer) From the Mountains of Arkansas. *Environmental Entomology* 41:1631-1637.
81. Sutherst, R.W. & Maywald G.F. 1985. A computerized system for matching climates in ecology. *Agricultural Ecosystem Environment* 13:281–299.
82. Sutherst, R.W. & Maywald G.F. 2005. A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae): Implications for invasion of new regions, particularly Oceania. *Environmental Entomology* 34:317–335.
83. Veloso, C., Luhr, D., Marfull, R. et al. 2012. Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa párvula* Pocock 1903 (Araneae, Theraphosidae), a spider from Chilean Andes. *The Journal of Arachnology* 40: 34–38.

**Capítulo 1: Variación geográfica del nicho térmico en
Sicarius thomisoides (Araneae: Sicariidae).**

RESUMEN

La temperatura es una de las variables ambientales más importantes para los organismos, especialmente para los ectotermos. A partir de los requerimientos térmicos es posible aproximarse al nicho térmico de la especie, que puede ser considerada como un rasgo fenotípico sujeto a diferentes presiones selectivas y es en este escenario que la variación geográfica en gradientes ambientales toma gran relevancia. Las preferencias y tolerancias térmicas (nicho térmico) de distintas poblaciones pueden variar considerablemente en gradientes ambientales sugiriendo adaptación local o por el contrario ser altamente plásticos.

A partir de individuos provenientes de distintas poblaciones a lo largo de un gradiente ambiental y distintos macro hábitats (costa vs interior) se evaluó la ecología térmica de la araña *Sicarius thomisoides* en Chile. Si el nicho térmico varía siguiendo el gradiente ambiental, deberíamos encontrar diferencias en la fisiología térmica entre poblaciones, donde los individuos se encontrarían adaptados a las condiciones climáticas locales. Por el contrario, las poblaciones podrían exhibir el mismo nicho ecológico en sus propios rangos de distribución, dando cuenta de la conservación del nicho térmico. Se utilizaron dos métricas: una relacionada con teoría de nicho incluyendo el índice de Levins y Pianka y por otro lado análisis de varianza de medidas repetidas considerando el periodo del día y las horas experimentales como factores. Los resultados muestran que el nicho térmico se conserva y no varía en el gradiente ambiental.

Palabras clave: arañas, clima, laboratorio, nicho térmico, temperatura.

INTRODUCCION

En ectotermos la fisiología de los organismos se ven afectados directamente por la temperatura, es por ello que estos organismos deben regular la temperatura corporal (T_b), manteniéndolas próximas a las temperaturas óptimas de desempeño fisiológico (Cowles & Bogert, 1944; Huey, 1991). La temperatura, como variable ambiental representa un factor selectivo relevante al influir en la supervivencia y distribución de estos organismos (Angiletta, 2009). En este sentido el estudio de las tolerancias térmicas resulta fundamental para conocer las condiciones que limitan el nicho fundamental de la especie y por tanto su presencia en un determinado hábitat y área geográfica (Mizera & Meszéna, 2003; Kearney & Porter, 2009).

Los gradientes ambientales son bastante comunes en la naturaleza y son reconocidos por ejercer un efecto selectivo importante en los patrones de variación intra-específica (Mizera & Meszéna, 2003; Castañeda et al., 2005; Stork 2012; Gaitán-Espitia et al., 2013). En este sentido, muchos estudios han utilizado los gradientes ambientales para estudiar las características fisiológicas de diferentes taxones en distintas condiciones climáticas (Stillman & Somero, 2000; Gilbert & Huey, 2001; Castañeda et al., 2005; Dillon et al., 2009; Stork, 2012; Gaitán-Espitia et al., 2013; 2014).

Las curvas de desempeño térmico y las preferencias térmicas son consideradas como un proxy del nicho térmico de la especie y son definidas por las tolerancias fisiológicas y la respuesta potencial de una población a climas cambiantes (Sunday et al., 2011; Huey et al., 2012; Alfaro et al., 2013). En este contexto, la variación en los

parámetros de las curvas de desempeño (es decir, T_{opt} , CT_{min} , CT_{max} , etc) se ha utilizado previamente para describir la variación de la biología térmica entre poblaciones de diversas especies de ectotermos (Kingsolver & Gomulkiewicz, 2003; Lachenicht et al., 2010; Gaitán-Espitia et al., 2013; 2014), donde el desempeño locomotor es el que ha sido más utilizado (Claussen et al., 2000; Gaitán-Espitia et al., 2013; Bozinovic et al., 2016). En este contexto, el nicho térmico puede variar en los gradientes ambientales, dando cuenta de adaptación a las condiciones térmicas locales (Kingsolver y Gomulkiewicz, 2003) o por el contrario, las poblaciones podrían exhibir el mismo nicho térmico, dando cuenta de una conservación del nicho ecológico (Wiens & Graham, 2005). El conservatismo de nicho podría ser relevante para una variedad de rasgos, desde los que determinan las tolerancias térmicas hasta aquellos que determinan el uso de recursos en condiciones de campo (por ejemplo, selección de microhábitat, dieta, etc) (Wiens et al. 2010; Holt & Barfield, 2013). En este sentido, las especies y/o poblaciones que viven en ambientes o microambientes térmicamente similares pueden ser ecológicamente parecidos, ya que experimentan las mismas condiciones ambientales reflejándose en una alta conservación del nicho (Wiens et al., 2010; Copper et al., 2011).

Por otra parte, varias hipótesis han surgido como explicación para los cambios en el nicho térmico usando curvas de desempeño (Huey & Kingsolver, 1989; Savage et al., 2004). Por ejemplo, la hipótesis de variabilidad climática (HVC) plantea que debido a que el rango de fluctuación climática incrementa con la latitud (o altitud), las poblaciones que habitan mayores latitudes (o altitudes) desarrollan mayores rangos de tolerancias que quienes habitan menores latitudes (Levins, 1969; Addo-Bediako et al., 2000; Castañeda et al., 2005). Por otro lado, si existe adaptación térmica a las

condiciones climáticas locales, también se ha predicho que las poblaciones presentes en ambientes más cálidos mostrarían una mayor temperatura óptima de desempeño que las que viven en latitudes altas a temperaturas más frías (i.e. hipótesis de “hotter is better”) (Johson & Bennet, 1990).

Las arañas son depredadores generalistas y pueden colonizar una amplia diversidad de ambientes (Wise, 1993); además, son ectotermos estrictos y la temperatura determina eventos clave en estos organismos, como el forrajeo, la actividad locomotora, la definición de sitios reproductivos y la selección de hábitat (Cobb, 1994; Alfaro et al., 2013; Glover et al., 2013). En este sentido, las arañas son buenos modelos para estudiar la biología térmica y su posible variación geográfica en gradientes ambientales; sin embargo, en arañas esos estudios han sido pobremente desarrollados, principalmente en nuestro país (Stork, 2012; Alfaro et al., 2013).

La especie de estudio corresponde a la araña *Sicarius thomisoides* Walckenaer, 1847, una araña ampliamente distribuida en Chile (Magalhaes et al., 2017). Esta especie es una araña de actividad crepuscular que habita ambientes áridos y semiáridos de Chile, desde el desierto de Atacama hasta el centro del país (Magalhaes et al., 2017). En este trabajo, se estudia la biología térmica de la araña *S. thomisoides* (Araneae: Sicariidae) a lo largo de un gradiente ambiental. Tres de estas poblaciones se encuentran en la costa, caracterizada por una baja variabilidad térmica, mientras que las otras tres corresponden a poblaciones alejadas de la costa, sometidas a una mayor variabilidad térmica (Figura 1.1). Si el nicho térmico varía siguiendo el gradiente ambiental, deberíamos encontrar diferencias en la fisiología térmica entre poblaciones, donde los individuos se encontrarían adaptados a las condiciones climáticas locales, las cuales varían considerablemente en el gradiente ambiental. Por el contrario, las

poblaciones podrían exhibir el mismo nicho ecológico, dando cuenta de la conservación del nicho térmico.

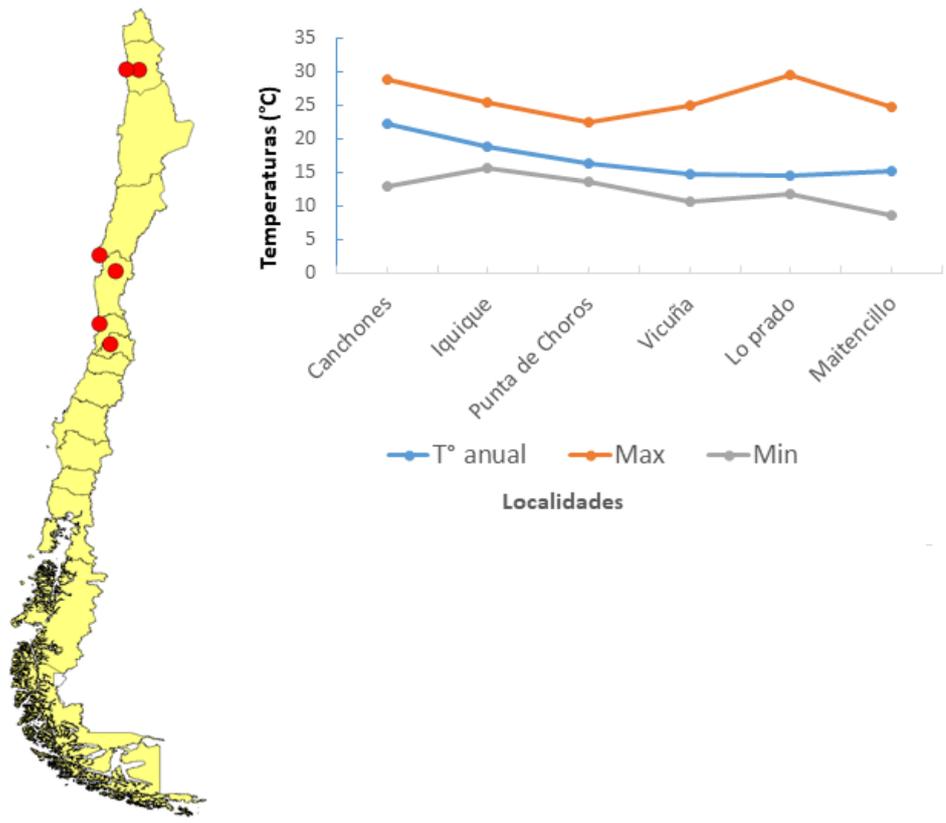


Figura 1.1. Mapa de Chile. Localización geográfica de los sitios seleccionados para el estudio y su respectiva variación en las temperaturas promedio (anuales, máximas y mínimas) extraídas de World Clim.

MATERIAL Y METODOS

Trabajo de campo

El estudio fue realizado con arañas de la arena *Sicarius thomisoides*, las cuales fueron colectadas en distintas localidades a lo largo de su distribución conocida. Se seleccionaron seis localidades de norte a sur, tres de ellas cercanas a la costa sometidas a una baja variabilidad térmica (ver Coeficiente de variación en Tabla 1.1): Iquique ($20^{\circ}12'06''\text{S}$; $70^{\circ}09'21''\text{O}$), Punta de Choros ($29^{\circ}14'49''\text{S}$; $71^{\circ}27'42''\text{O}$) y Maitencillo ($32^{\circ}31'\text{S}$; $71^{\circ}27'\text{O}$). Mientras que las otras tres correspondieron a localidades lejanas a la costa con una alta variabilidad térmica: Canchones ($20^{\circ}25'52''\text{S}$; $69^{\circ}33'39''\text{O}$), Vicuña ($30^{\circ}01'\text{S}$; $70^{\circ}42'\text{O}$) y Lo Prado ($33^{\circ}26'\text{S}$; $70^{\circ}43'\text{O}$) (Tabla 1.1). Para evaluar la temperatura seleccionada por las arañas en condiciones de campo, en cada localidad se colocaron sensores de temperatura data Logger Smart Button Marca ACR ($\pm 0,5^{\circ}\text{C}$). Estos sensores se colocaron bajo las rocas (cuatro sensores por localidad) (Anexo Figura 1A-D). Los dispositivos estuvieron activos durante una semana midiendo cada 30 min la temperatura en cada localidad en el periodo de verano 2017 (Enero- Febrero).

Tabla 1.1 Variables de temperatura para cada localidad estudiada extraídas de World Clim y estación meteorológica de Canchones (UNAP). Todos los valores se presentan en °C.

<i>Localidades</i>	T° promedio anual	T° máxima promedio anual	T° máxima mes más cálido	CV
<i>Iquique</i>	18,1	21,5	26,2	13,95%
<i>Canchones</i>	18,8	22,5	30,1	20,97 %
<i>Punta de Choros</i>	16,38	21,6	24,4	17,67%
<i>Vicuña</i>	14,69	23,9	25,3	19%
<i>Maitencillo</i>	15,13	17,8	25,2	14,52%
<i>Lo Prado</i>	14,4	22,5	28,2	32,35%

Preferencia térmica

Se capturaron individuos (machos y hembras) en distintas localidades a lo largo de la distribución conocida de la especie. Dentro de las localidades de costa se encuentran: Iquique (machos y hembras), Punta de Choros (machos y hembras) y Maitencillo (etc), mientras que en las de interior se encuentran Canchones, Vicuña y Cuesta Lo Prado (Figura 1.1). Estas localidades a su vez corresponden a distintos tipos de climas presentes en el país: desértico (Iquique desértico costero y Canchones desértico interior), semidesértico (Punta de Choros y Vicuña) y mediterráneo (Maitencillo y Lo Prado) (di Castri & Hajek, 1976). Los ejemplares fueron trasladados al laboratorio de Ecofisiología de Invertebrados, Universidad de Chile en la Facultad de Ciencias y fueron alimentados con una sola larva de *Tenebrio molitor* (Insecta,

Coleoptera) cada semana, con un fotoperiodo de 12L: 12O y mantenidos a Ta natural por 3 semanas antes de iniciar los experimentos.

Los ejemplares (15 aproximadamente por localidad) fueron expuestos a un gradiente de temperatura entre 8°C y 45°C en un cilindro plástico sumergido en agua hasta la mitad en una cámara termo regulada de 1,20 m largo x 0,25 m ancho x 0,5 cm alto. En un extremo de la cámara se colocó un termorregulador con un calentador y en el otro extremo un punto frío, con agua con hielo generando un gradiente de temperatura. Las arañas fueron expuestas individualmente durante una hora a dicho gradiente. Los individuos se colocaron aleatoriamente dentro de la cámara y su temperatura corporal se midió con un termómetro infrarrojo apuntando hacia el cefalotórax de la araña cada 5 minutos durante una hora siguiendo el protocolo validado por Alfaro et al. (2013). Esto se repitió dos veces en la mañana (A las 10:00 y a las 12:00) y dos en el periodo crepuscular (A las 18:00 y a las 20:00) para conocer si existen diferencias de selección de Ta durante el día. Previamente a realizar los experimentos, se procedió a pesar a las arañas en una balanza analítica (Shimadzu, AUX 220, ± 1 mg).

Desempeño locomotor

En las 6 poblaciones se colectaron individuos y se evaluó el desempeño biológico de esta especie utilizando la velocidad de enderezamiento o “rollover speed” (*i.e.* velocidad a la cual los animales cambian de la posición dorsal a la posición ventral) como proxy de la relación entre el desempeño del organismo y la temperatura

ambiental (Brunet et al., 2013; Gaitán-Espitia et al., 2013). Se utiliza esta respuesta locomotora debido a su fácil realización y a que estas arañas carecen de cualquier comportamiento de tanatosis (i.e. hacerse las muertas) volviendo inmediatamente a la posición original una vez dadas vueltas, lo que resulta bastante útil para evaluar el efecto de la temperatura en estos individuos. Un total de 60 individuos fueron seleccionados para el análisis de la sensibilidad térmica (10 individuos por cada población), se evaluaron únicamente hembras (adultas y subadultas), las cuales se mantuvieron durante un mes en condiciones de laboratorio ($21,57 \pm 1,02^{\circ}\text{C}$). Las arañas fueron depositadas en frascos plásticos tipo Falcon de manera individual al interior de un baño termoregulado ($\pm 0,5^{\circ}\text{C}$) y sometidos a distintas temperaturas: 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, 37 y 40°C , durante un periodo de 15 minutos en cada caso. Después de estos 15 minutos, se evaluó la velocidad de enderezamiento (como el inverso del tiempo) durante 10 minutos como medida de la respuesta fisiológica dejando los animales en posición dorsal y cronometrando el tiempo que demorasen en volver a una posición ventral. Si la araña no fue capaz de darse vuelta después de ese tiempo se consideró que tuvo un desempeño nulo ($u = 0$) (Bozinovic et al., 2016). Para todos los tratamientos se usaron los mismos individuos, los cuales fueron medidos durante la noche entre las 20:00 hrs y 00:00 hrs debido a la actividad nocturna de esta especie. Para evitar el efecto acumulado de los experimentos, se realizaron únicamente dos tratamientos aleatorios por día, pero siempre se dejaron las temperaturas más altas para el final. La masa corporal (g) fue registrada antes de cualquier experimento usando una balanza analítica (Shimadzu, AUX 220, ± 1 mg). Siguiendo a Gaitán-Espitia et al. (2014) se utilizó el software de ajuste de curvas TableCurve2D (versión 5.01; Systat Software, Inc.) para ajustar el modelo. Los parámetros de la curva (μ_{max} ,

Topt, CTmin y CTmax) se extrajeron de los mejores modelos obtenidos por cada localidad (ver detalles más abajo).

Análisis estadístico

Temperatura preferencial y análisis de nicho

Con las temperaturas registradas en laboratorio, se construyeron histogramas de frecuencia de las temperaturas elegidas y se obtuvieron los siguientes estadísticos descriptivos: media, coeficiente de variación y varianza. Se utilizó una prueba de K-S de dos muestras para comparar las distribuciones entre poblaciones de costa e interior. Se realizaron correlaciones entre la masa corporal y la temperatura preferencial de los individuos en cada una de las localidades bajo estudio. Para cada individuo se calculó la temperatura promedio de preferencia térmica (Tp) para cada hora (el promedio de los doce valores) y con esto se realizó un ANOVA con medidas repetidas, ya que se usaron los mismos individuos para los distintos tratamientos. Se consideraron la hora del día, el tipo de clima y el origen de las poblaciones (costa vs interior) como factores, mientras que la masa corporal fue considerada como una covariable. Se realizó una prueba a posteriori de Tukey para comprobar las diferencias entre las medias.

La amplitud de nicho térmico fue estimada con el índice estandarizado de Levins (Jaksic & Marone, 2007): $Ba = ((1/\sum p_i^2) - 1)/(n - 1)$ para cada localidad. Los valores del índice van de 0 a 1, los valores $<0,6$ indican una elección de temperatura dominado por unas pocas temperaturas (estenotermo) y los valores $> 0,6$ indican una elección generalista de temperaturas (euritermo) (Krebs, 1989; Labropoulou & Eleftheriou, 1997). Para determinar el grado de sobreposición de nicho entre poblaciones se utilizó el índice de Pianka (1973): $O_{jk} = \sum (P_{ij}P_{ik})/\sqrt{\sum (ij^2 P_{ik}^2)}$, donde P_{ij} y P_{ik} representan

la proporción de temperaturas “i” seleccionadas. El índice varía de 0 a 1, donde valores $\geq 0,6$ se consideran "biológicamente significativos" (Pianka, 1976). Para validar la importancia de estos solapamientos, se compararon los valores observados con una distribución de un modelo nulo. La distribución de los datos del modelo nulo es el resultado de un re-muestreo con 1000 asignaciones al azar utilizando el programa EcoSim v7.42 (Gotelli & Entsminger, 2001). El valor observado se consideró estadísticamente diferente de la distribución nula si fue mayor o menor que el índice de solapamiento obtenido al 95% ($P < 0,05$; Winemiller y Pianka 1990). Si el valor observado es significativamente menor que el índice simulado se sugiere diferencias en el nicho térmico mientras que un valor observado significativamente mayor que el índice de simulación sugiere similitudes en este eje del nicho (Winemiller & Pianka, 1990).

Curvas de desempeño térmico

Las curvas de desempeño se describieron en términos de los siguientes parámetros: (1) la temperatura óptima (T_{opt}); los rangos de tolerancia CT_{min} y CT_{max} (2); el alcance de rendimiento térmico ($CT_{max} - CT_{min}$) (3) y el desempeño máximo (u_{max}) (4). Además, se utilizó el índice WT como otra medida de la tolerancia térmica, el cual resulta de la diferencia entre la temperatura crítica máxima (CT_{max}) del individuo y la temperatura promedio anual del hábitat o localidad (T_{hab}) (Bozinovic et al., 2016; Gaitan-Espitia et al., 2013).

El ajuste de varias funciones: Gaussiano, Lorentziano y Polinomial de segundo grado que podrían describir el desempeño del organismo como una función de la

temperatura fueron seleccionados utilizando el Criterio de información de Akaike (Angilletta, 2006). El AIC representa un equilibrio entre la probabilidad explicada por el modelo y el número de parámetros del modelo (complejidad del modelo), seleccionando el modelo más parsimonioso (Kingsolver & Massie, 2007).

Antes del análisis, probamos la normalidad y la homocedasticidad para todas las variables utilizando las pruebas de Kolomogorov-Smirnov y Levene, respectivamente. Se realizaron ANOVA de medidas repetidas, con la velocidad de vuelco como variable de respuesta, el macrohábitat y las temperaturas fueron los factores. Los valores promedios de los parámetros fueron evaluados usando la prueba de Kruskal-Wallis, usando la localidad como factor. En todos los casos, cuando las diferencias en los promedios fueron significativas al nivel de $P < 0.05$, se analizaron con una prueba de Tukey a posteriori (HSD). Se realizaron análisis de correlación (correlación de rangos de Spearman) entre cada parámetro ecofisiológico (CTmin, Topt, CTmax) y las temperaturas climáticas para comparar estos indicadores de adaptación térmica con el origen geográfico de las diferentes poblaciones de *S. thomisoides*.

RESULTADOS

Caracterización del micro-ambiente térmico en el campo

Los sensores de temperatura dan cuenta de una notable variación diaria en el microambiente térmico en todas las localidades, hallándose bajas temperaturas durante la mañana (7:00am-10:00 am) y la noche (00:00am-3:00am), mientras que la temperatura se eleva considerablemente durante la tarde, alcanzando las mayores temperaturas entre las 13:00-18:00hrs, bajando paulatinamente entre las 22:00-23:00

hrs (Tabla 1.2). Al analizar los histogramas de frecuencia de las temperaturas bajo roca se puede apreciar que prácticamente todas son bimodales dando cuenta de la variación diaria ($BC > 0,55$) (ver Anexo 2-6). Las poblaciones costeras son las que presentan menor varianza; además, el coeficiente de variación indica una mayor variabilidad térmica en las localidades del interior como es el caso de Canchones, Lo Prado y Vicuña con respecto a las de costa. Las máximas fluctúan entre un rango de 35 a 39 grados, mientras que las mínimas fluctúan entre 11 a 21 grados. Considerando todas las localidades, la temperatura mínima promedio hallada bajo roca fue de aproximadamente $16,21\text{ }^{\circ}\text{C}$ y la máxima de $33,59\text{ }^{\circ}\text{C}$. El valor promedio de temperatura considerando todos los sensores fue de $24,76 \pm 2,93\text{ }^{\circ}\text{C}$, las temperaturas más altas se encontraron en el norte de Chile en las localidades de Iquique ($26,99 \pm 2,65\text{ }^{\circ}\text{C}$) y Canchones ($26,26 \pm 3,93\text{ }^{\circ}\text{C}$), seguidos por Punta de Choros ($25,57 \pm 3,93$) y Vicuña ($23,84 \pm 4,85$) mientras que las más bajas se encontraron al sur de la distribución de la especie en Maitencillo ($20,20 \pm 2,65\text{ }^{\circ}\text{C}$) y Lo Prado ($25,54 \pm 4,18\text{ }^{\circ}\text{C}$).

Tabla 1. 2. Temperatura promedio y su variación diaria obtenida a partir de los sensores de temperatura para las distintas localidades.

Localidades	7:00-10:00	10:00-13:00	13:00-18:00	18:00-21:00	21:00-00:00	00:00-3:00
Punta de Choros	21,10	25,27	28,99	31,19	25,08	21,83
Canchones	20,66	26,73	33,60	29,58	24,81	22,18
Maitencillo	16,22	19,26	26,00	24,16	18,73	16,86
Iquique	26,34	28,95	30,09	27,72	27,23	25,80
Vicuña	19,10	24,10	32,24	25,91	21,97	19,74
Cuesta Lo Prado	21,00	26,30	29,50	28,50	25,80	18,95
Promedio	20,73	25,10	30,06	27,84	23,93	20,89

Preferencia térmica (Tp): el efecto de la localidad y el periodo del día

Considerando todas las poblaciones estudiadas la temperatura preferencial (Tp) promedio de esta especie es de aproximadamente $25,53 \pm 2,65^{\circ}\text{C}$. Los resultados muestran que la temperatura preferencial (Tp) obtenida en laboratorio varía dependiendo de la hora del día (ANOVA medidas repetidas dos factores, $F_{3, 300} = 170,73$, $p \ll 0,001$) y de la localidad (ANOVA medidas repetidas, $F_{5, 100} = 19,99$, $p \ll 0,001$); además se encontró una interacción entre la hora y la localidad (ANOVA medidas repetidas, $F_{15, 300} = 4,73$, $p \ll 0,001$). Por otra parte, no se encontró ninguna correlación significativa entre la masa corporal (g) y la preferencial térmica en las localidades de Canchones (Correlación de $= -0,25$; $p = 0,42$), Iquique (Correlación de Pearson = $0,455$; $p = 0,066$), Vicuña (Correlación de Pearson = $0,01$; $p = 0,95$), Lo Prado (Correlación de Pearson = $0,025$; $p = 0,90$) y Maitencillo (Correlación de Pearson = $0,025$; $p = 0,90$); sin embargo, si se encontró una correlación negativa y significativa en la localidad de Punta de Choros (Correlación de Pearson = $-0,48$; $p < 0,05$). Se encontraron correlaciones positivas y significativas entre la temperatura preferencial promedio (Tp) y las variables ambientales de cada localidad (T° anual media: Correlación de Pearson = $0,229$; $p = 0,018$; T° máxima anual: Correlación de Pearson = $0,274$; $p = 0,005$; T° máxima mes más cálido: Correlación de Pearson = $0,598$; $p = 0,001$). No se encontraron diferencias entre sexos en la preferencia de temperaturas en laboratorio (Prueba t de student = $-0,92$, $gl = 106$, $p = 0,36$).

El análisis de Tukey nos muestra que las poblaciones costeras tienen preferencias térmicas más bajas en relación a las localidades del interior -en particular durante el periodo crepuscular- donde además las poblaciones de interior y costa se agrupan con

temperaturas preferenciales similares, principalmente durante las mañanas; sin embargo, en el caso de Vicuña las temperaturas preferenciales durante la tarde tiende a ser parecido a las localidades costeras. Por otro lado, en todos los casos, independiente de la localidad las temperaturas preferenciales aumentan durante el día, alcanzando altas temperaturas durante la tarde (18:00-20:00pm) y bajas temperaturas en las mañanas (10:00-12:00am), estas diferencias se hacen menos notorias en localidades costeras (Figura 1.2). Se pudo observar la tendencia de los individuos hacia la región más fría del gradiente durante las mañanas y hacia temperaturas más altas durante el anochecer (Anexo 7A-B). Los sensores de temperatura bajo roca dan cuenta del mismo patrón obtenido en laboratorio en la variación día vs tarde-noche, donde las preferencias de temperatura aumentan paulatinamente durante el día. En este sentido, se observa una relación directa entre la temperatura del micro hábitat y las temperaturas preferenciales obtenidas en laboratorio durante el mismo periodo del día (Figura 1.3).

Al observar el histograma de preferencia térmica se puede señalar que esta especie prefiere temperaturas cálidas (entre 20-30°C), pero tiende a evitar temperaturas inferiores a los 10°C y superiores a los 40°C, por lo que selecciona con alta frecuencia temperaturas intermedias entre estos dos rangos, tanto en poblaciones costeras como en aquellas lejanas a la costa. El histograma obtenido con las seis poblaciones difiere de una distribución normal ($K-S = 0,079$, $p < 0,01$) y muestra poca bi-modalidad (Figura 4). En el mismo sentido la bi-modalidad es más marcada en las poblaciones del interior con respecto a las de costa (Figuras 1.4a-b). Las distribuciones de frecuencia de las poblaciones costeras no resultaron ser diferentes a las del interior ($K-S = 0,1$, $p > 0,05$) y en ambos casos los histogramas de costa e interior difieren de una

distribución normal (Poblaciones de costa: K-S = 0,065, $p < 0,01$; Poblaciones del interior: K-S = 0,087, $p < 0,01$). Se encontraron diferencias entre poblaciones de costa e interior con respecto a las varianzas, donde los mayores valores del coeficiente de variación y varianzas se encontraron en poblaciones alejadas de la costa; sin embargo, estas diferencias se van haciendo menos pronunciadas en las poblaciones del centro y sur (Tabla 1.2). La especie resultó ser una especie generalista en la selección de temperaturas ($Ba > 0,6$); sin embargo, la diferencia de amplitud de nicho entre poblaciones de costa ($n = 3$, $Ba = 0,55 \pm 0,02$) e interior ($n = 3$, $Ba = 0,69 \pm 0,06$) no resultó ser estadísticamente significativa (Mann-Whitney, $p = 0,081$). Por otro lado, el índice de Pianka muestra una alta y significativa similitud de nicho térmico entre las poblaciones (Tabla 1.4). Para más detalles de los resultados hallados en este capítulo ver Anexo (Figuras 8-10).

Tabla 1.3. Resumen de preferencia térmica (Tp), coeficiente de variación (CV), varianza y amplitud de nicho térmico (Ba) halladas en laboratorio por cada localidad.

<i>Localidad</i>	Región	Clima	Tp	CV	Varianza	Ba
<i>Iquique</i>	Norte costa	Desértico	23,37 ± 5,74	24,56%	32,97%	0,47
<i>Canchones</i>	Norte interior	Desértico	29,01 ± 9,83	34,20%	86,70%	0,76
<i>Punta Choros</i>	Centro costa	Semidesértico	22,24 ± 7,06	31,76%	49,88%	0,58
<i>Vicuña</i>	Centro interior	Semidesértico	25,16 ± 8,33	32,00%	69,50%	0,70
<i>Maitencillo</i>	Sur costa	Mediterráneo	24,44 ± 7,63	31,22%	58,22%	0,59
<i>Lo Prado</i>	Sur interior	Mediterráneo	28,01 ± 8,92	31,87%	79,65%	0,63

Tabla 1.4. Valores de superposición de nicho térmico entre las poblaciones estudiadas.

	<i>Canchones</i>	<i>Iquique</i>	<i>Punta Choros</i>	<i>Vicuña</i>	<i>Maitencillo</i>	<i>Lo Prado</i>
<i>Canchones</i>						
<i>Iquique</i>	0,69					
<i>Punta Choros</i>	0,67	0,78				
<i>Vicuña</i>	0,86	0,81	0,82			
<i>Maitencillo</i>	0,81	0,93	0,86	0,88		
<i>Lo Prado</i>	0,91	0,71	0,69	0,84	0,82	

La superposición se calculó con el Índice de Pianka. Donde los valores 0 y 1 corresponden al mínimo y máximo de superposición, respectivamente. Los valores iguales o superiores a 0,6 se consideran como alta sobre posición de nicho.

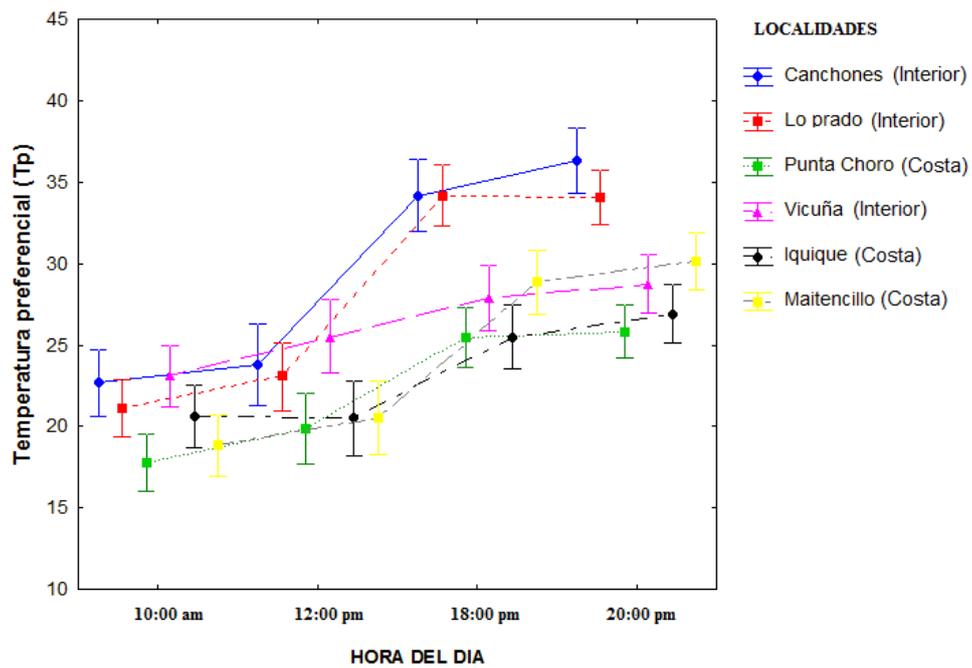


Figura 1.2. Variación geográfica de la temperatura preferencial a distintas horas experimentales en distintas localidades (ANOVA medidas repetidas de dos factores, $F_{15, 300} = 4,72$, $p << 0,05$).

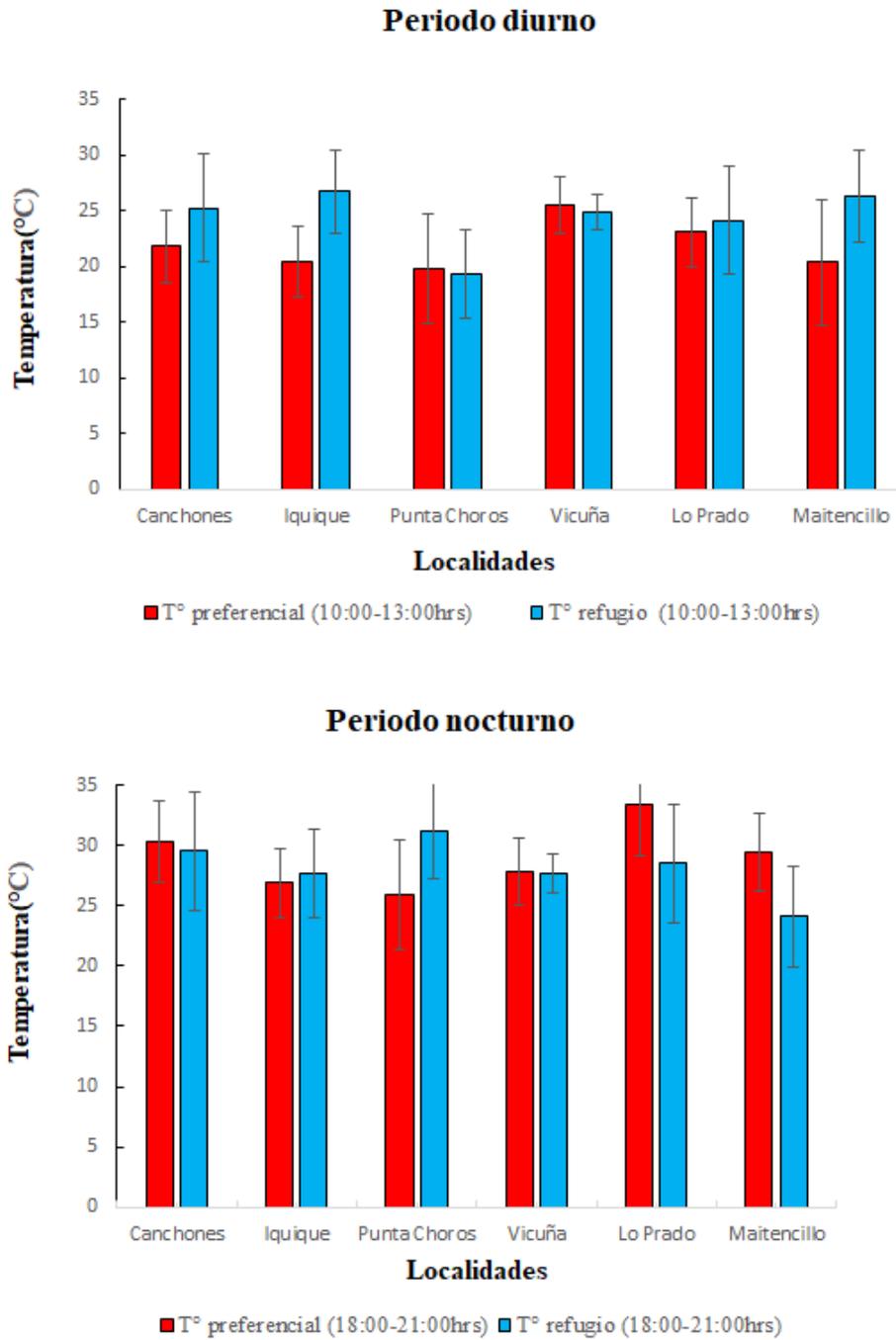


Figura 1.3. Relación entre la temperatura preferencial (T_p) obtenidas en laboratorio y las temperaturas del refugio bajo roca durante el periodo diurno y nocturno.

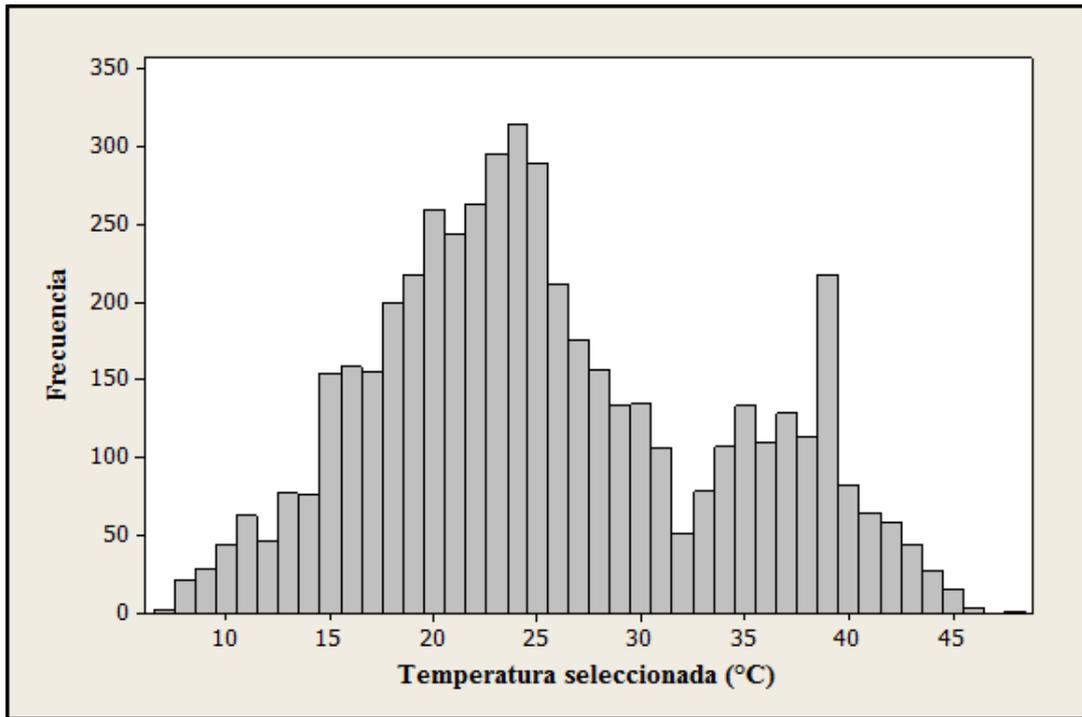
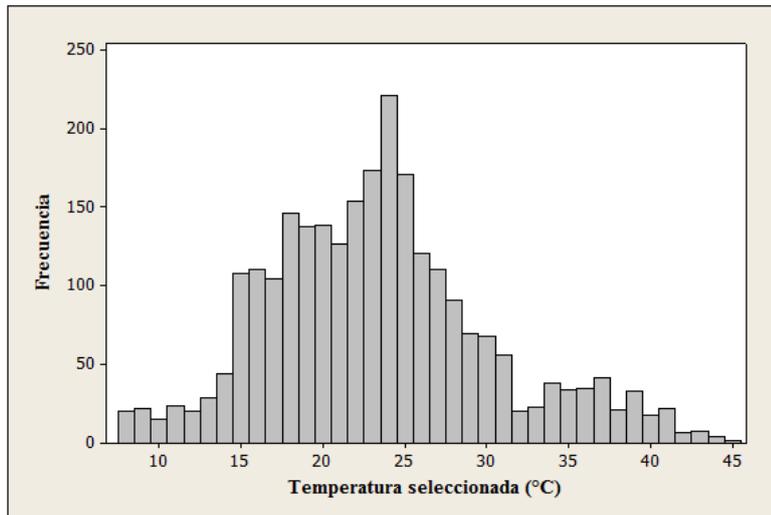
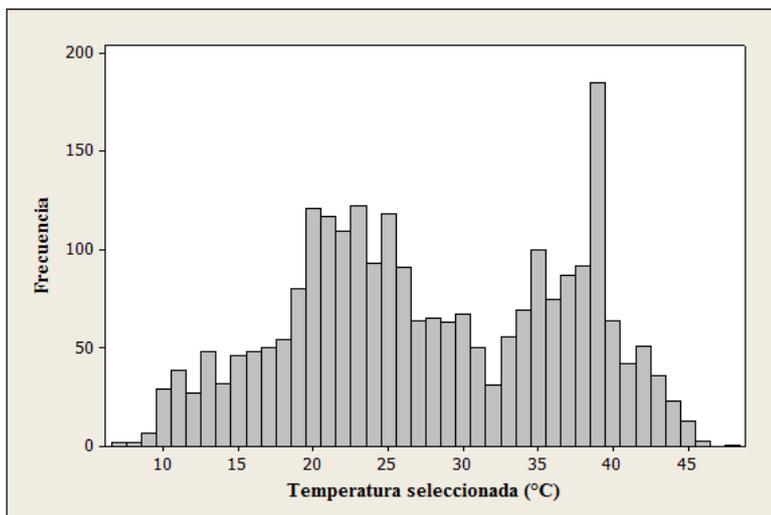


Figura 1.4. Histograma de frecuencia obtenido a partir de las seis poblaciones en estudio. N = 5054; Media: 25, 41; Varianza: 69,55; CV: 32,81.

A**B**

Figuras 1.5. A-B. Histograma de frecuencia de las temperaturas seleccionadas considerando todas las poblaciones de costa (A) y todas las del interior (B).

Desempeño y tolerancias térmicas

Los modelos más adecuados para describir las curvas de desempeño térmico de *S. thomisoides* en cada localidad se pueden ver en Tabla 5. Se encontró un efecto significativo de las temperaturas sobre el desempeño locomotor (ANOVA medidas repetidas dos factores: $F_{8, 464} = 37.80$, $p \ll 0.001$), pero no se encontró un efecto del macrohábitat (ANOVA medidas repetidas dos factores: $F_{1, 58} = 0.450$, $p = 0.526$) o interacción entre las variables (ANOVA medida repetidas de dos factores: $F_{8, 464} = 0.820$, $p = 0.580$). El rendimiento locomotor se ve fuertemente afectado por las bajas temperaturas en todas las localidades (Fig. 7 A): las arañas pierden casi toda la capacidad de movimiento por debajo de los 15°C, mientras que su temperatura óptima fluctúa entre 20 y 30°C, a más de 35°C el desempeño comienza a caer abruptamente con un bajo desempeño promedio (Fig. 7 B). La curva de desempeño térmico muestra una asimetría considerable hacia la derecha, donde están las altas temperaturas principalmente en las localidades del norte y centro de la distribución de la especie (Fig. 7 A).

La masa corporal (g) únicamente estuvo correlacionado con el desempeño máximo individual (u_{max}) (Correlación de Spearman = 0,27, $p = 0,033$), por lo que fue el único parámetro evaluado mediante un ANCOVA. No se encontraron diferencias en las tolerancias térmicas entre localidades (Kruskal-Wallis, CT min: $H_5 = 6,13$; $p = 0,294$; CT max: $H_5 = 8,10$; $p = 0,15$). La temperatura crítica mínima promedio (CTmin) considerando todas las poblaciones fue de $6,62 \pm 2,13$ °C, mientras que la máxima (CT max) fue de $44,05 \pm 4,97$ °C; por otro lado, el desempeño máximo (u_{max}) y la temperatura óptima promedio de esta araña fueron de $1,15 \pm 0,43$ s⁻¹ y

25,33 \pm 2,65°C, respectivamente. Sin embargo, tampoco se encontraron diferencias entre localidades en ambos parámetros (u max: ANCOVA, $F_{5, 53} = 1,16$; $p = 0,33$; T° optima: Kruskal-Wallis, $H_5 = 7,25$; $p = 0,20$). Por último, tanto como el alcance de rendimiento térmico (CTmax- CTmin) y el índice de tolerancia térmica no variaron en el gradiente ambiental (Kruskal-Wallis test, CTmin- CTmax: $H_5 = 5,51$; $p = 0,357$; WT: $H_5 = 8,76$; $p = 0,119$) (Tabla 1.6).

Tabla 1.5. Comparación de las funciones utilizadas para describir las curvas de desempeño térmico de las distintas poblaciones, utilizando el criterio de información de Akaike (AIC).

Población	Función	K	AIC	λ_i
Canchones	Polinomial segundo grado	3	-52,98	0
	Gaussiano	4	-51,14	0,82
	Lorentziano	4	-51,15	0,81
Iquique	Polinomial segundo grado	3	-78,89	0
	Gaussiano	4	-73,21	5,68
	Lorentziano	4	-72,97	5,92
Vicuña	Polinomial segundo grado	3	-67,38	10,26
	Gaussiano	4	-77,74	0
	Lorentziano	4	-76,75	0,88
P. de Choros	Polinomial segundo grado	3	-76,86	10,26
	Gaussiano	4	-83,24	0
	Lorentziano	4	-82,47	0,89
Lo Prado	Polinomial segundo grado	3	-79,47	0
	Gaussiano	4	-70,83	8,64
	Lorentziano	4	-70,76	8,70
Maitencillo	Polinomial segundo grado	3	-64,25	0
	Gaussiano	4	-63,45	5,84
	Lorentziano	4	-63,48	5,84

La función con el AIC más bajo es la que mejor describe los datos (marcada en negrita). K = es el número de parámetros en la función. λ_i = Diferencia entre el AIC de un modelo seleccionado y el AIC más bajo.

Tabla 1.6. Parámetros de la curva de desempeño térmico en distintas poblaciones de la araña *Sicarius thomisoides*.

<i>Población</i>	CT min (°C)	CT max (°C)	RT	T° óptima (°C)	umax	WT
<i>Iquique</i>	6,37 ± 1,91	45,17 ± 5,86	39,24 ± 7,66	26,01 ± 2,2	1,17 ± 0,47	26,82 ± 5,95
<i>Canchones</i>	6,44 ± 1,08	45,62 ± 5,95	38,73 ± 6,22	26,45 ± 2,91	1,41 ± 0,43	27,06 ± 5,86
<i>Punta de Choros</i>	8,05 ± 3,66	41,7 ± 2,54	34,74 ± 3,66	24,19 ± 2,04	1,16 ± 0,63	28,75 ± 2,87
<i>Vicuña</i>	6,83 ± 1,95	45,26 ± 4,21	38,43 ± 5,41	25,77 ± 3,34	1,01 ± 0,25	29,56 ± 4,21
<i>Maitencillo</i>	6,01 ± 1,09	41,77 ± 4,12	35,77 ± 4,73	23,71 ± 2,5	1,2 ± 0,38	26,64 ± 4,12
<i>Lo Prado</i>	6,05 ± 1,82	45,19 ± 5,50	39,13 ± 5,68	25,82 ± 2,83	1,1 ± 0,1	30,79 ± 5,50

Abreviación: CTmin = temperatura mínima crítica de desempeño; CT max = temperatura máxima crítica de desempeño; RT: rango de tolerancia; T° optima = temperatura a la cual el desempeño es máximo; u max = desempeño máximo promedio; WT = diferencia entre CT max y la temperatura anual promedio de la localidad.

Desempeño térmico vs temperatura del macro hábitat

Se encontraron relaciones negativas entre CTmin y WT con la temperatura anual promedio, pero ninguna de estas correlaciones fue significativa (CTmin: Coeficiente de Spearman = - 0,11; p = 0,39; WT: Coeficiente de Spearman = -0,194; p = 0,137). Por otro lado, al relacionar u max, T° óptima y CTmax con la temperatura anual promedio de cada localidad, se encontró un efecto positivo y significativo sobre la temperatura óptima, mientras que en los demás parámetros no existieron correlaciones significativas (umax: Coeficiente de Spearman = 0,182; p = 0,163; T° óptima: Coeficiente de Spearman = 0,251; p = 0,053; CTmax: Coeficiente de Spearman = 0,193; p = 0,14). La temperatura óptima y las temperaturas máximas resultaron estar

ligeramente relacionadas (Temperatura máxima anual: Coeficiente de Spearman = 0,306; $p = 0,017$; Temperatura máxima mes más cálido: Coeficiente de Spearman = 0,27; $p = 0,032$), pero los demás parámetros no estuvieron correlacionados con estas variables ambientales (datos omitidos). Por último, en ausencia de adaptación térmica ninguno de los parámetros de la curva de desempeño varía con la latitud en el gradiente ambiental (T° optima: $R^2 = 4,5\%$, $F_{1,58} = 2,71$, $p = 0,105$; u_{max} : $R^2 = 5,7\%$, $F_{1,58} = 3,5$, $p = 0,066$; CT max: $R^2 = 2,5\%$, $F_{1,58} = 1,38$, $p = 0,24$; CT min: $R^2 = 0,5\%$, $F_{1,58} = 0,01$, $p = 0,94$; WT: $R^2 = 3,8\%$, $F_{1,58} = 2,28$, $p = 0,136$; Rango de tolerancia: $R^2 = 1,5\%$, $F_{1,58} = 0,97$, $p = 0,329$).

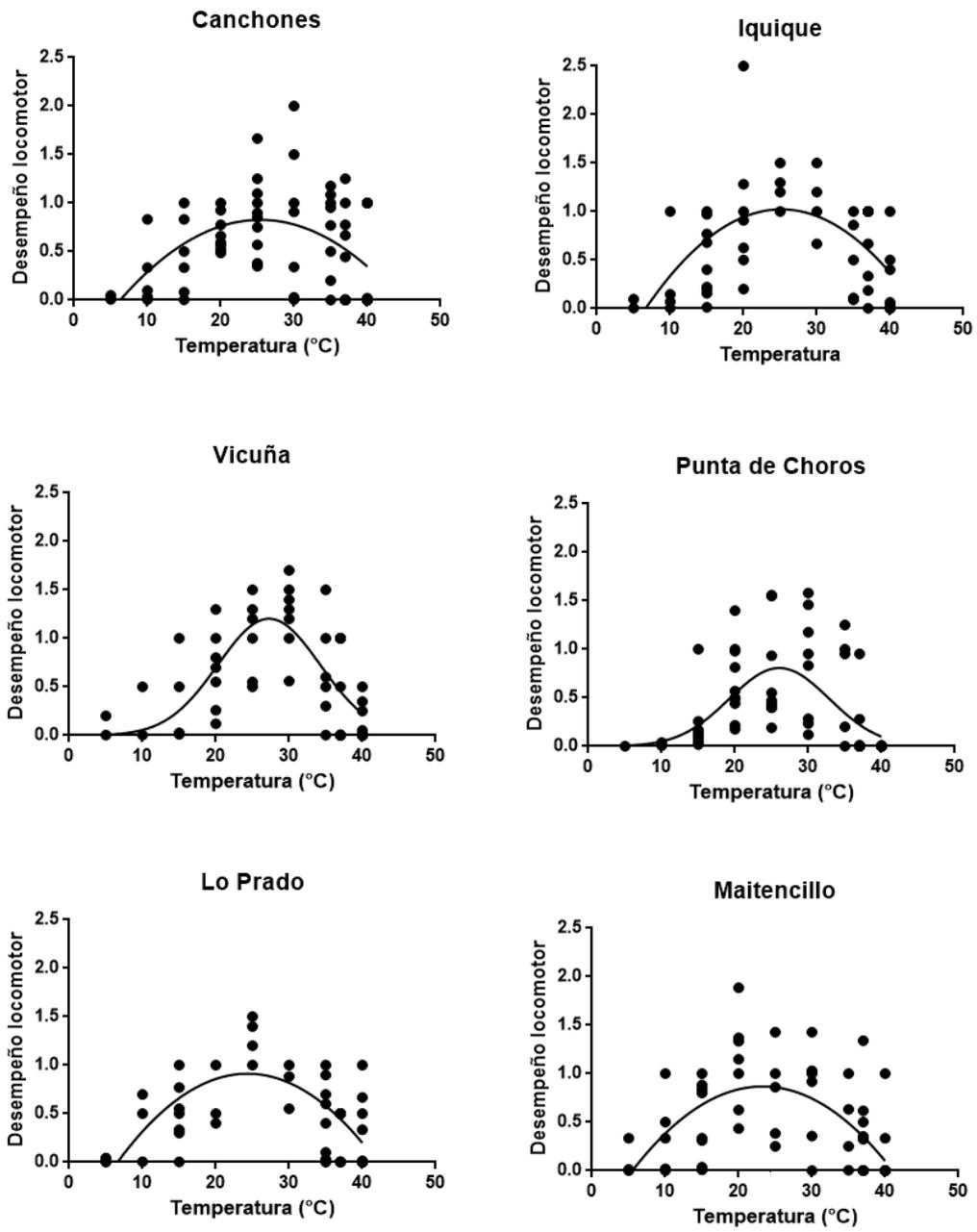
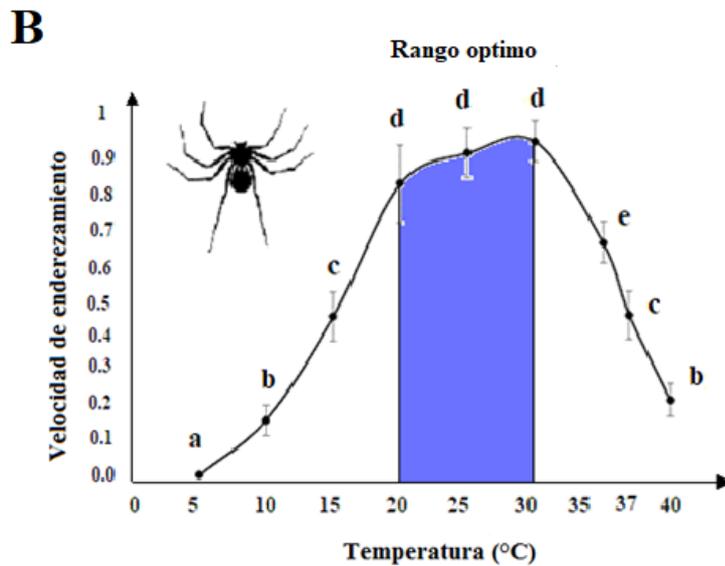
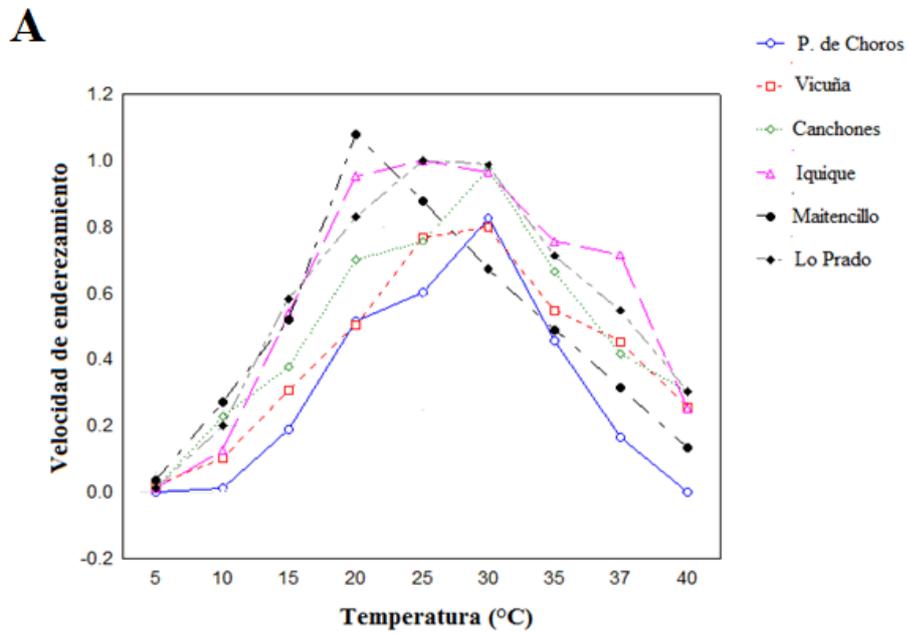


Figura 1.6. Curvas de desempeño térmico ajustadas para cada población estudiada.



Figuras 1.7 A-B. Curvas de desempeño térmico (TPC) para las poblaciones estudiadas. A. Comparación de curvas desempeño promedio para cada localidad. B. Curva de desempeño promedio considerando todas las poblaciones. Letras distintas indican diferencias significativas.

Desempeño térmico vs temperatura del micro hábitat

Si bien la influencia del macro hábitat no parece estar correlacionada con la biología térmica de esta especie, los resultados muestran una alta relación entre las temperaturas óptimas de desempeño y las temperaturas del micro hábitat (Figura 8). La correlación entre la temperatura del microhábitat y el óptimo de desempeño para las poblaciones estudiadas es positiva y significativa (Correlacion de Spearman= 0,87, $p = 0,02$). Las fluctuaciones térmicas (máximos y mínimos) bajo roca serían similares entre poblaciones, al igual que los valores de CTmax y CTmin de laboratorio. En este sentido, el nicho térmico realizado visto como subconjunto del nicho fundamental también se conserva en el gradiente ambiental, aunque los macro hábitats sean térmicamente distintos en el gradiente ambiental (Figura 9).

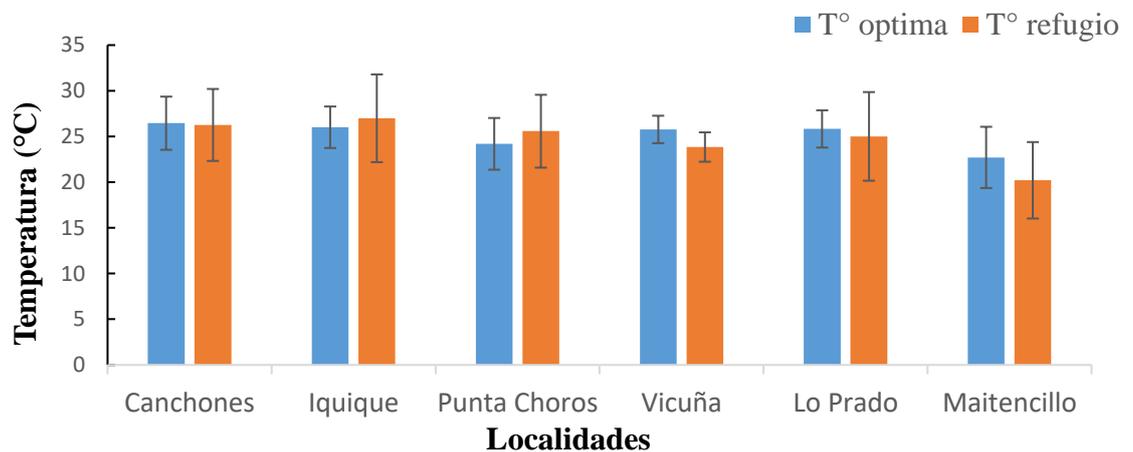


Figura 1.8. Relación entre temperatura óptima de desempeño y temperatura promedio bajo roca en las distintas localidades estudiadas.

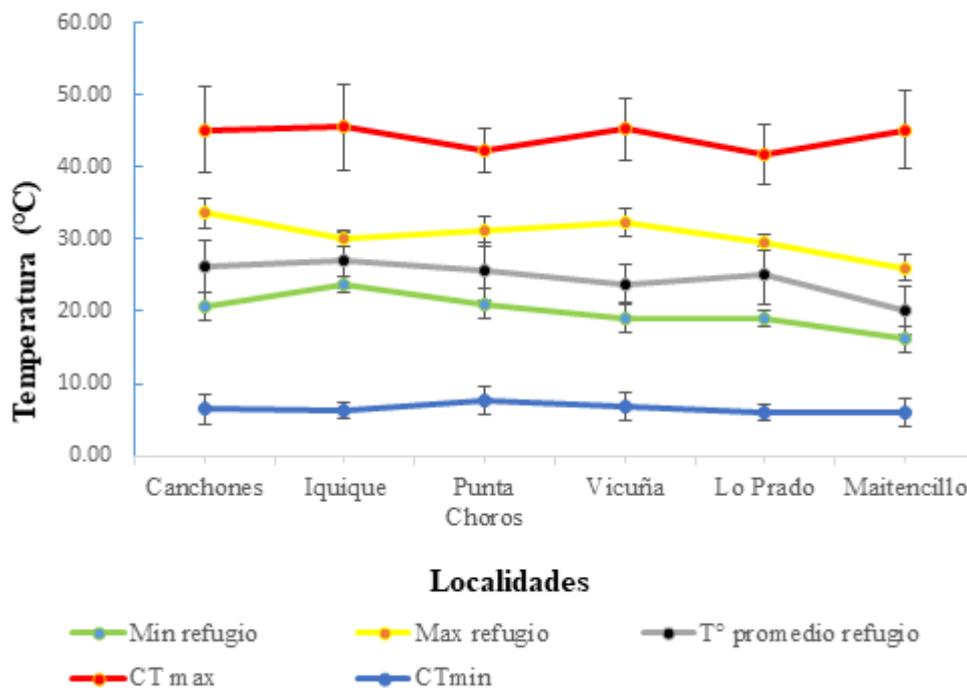


Figura 1.9. Conservación del nicho térmico realizado y su relación con las tolerancias térmicas a lo largo del gradiente ambiental.

DISCUSION

El estudio de la preferencia y tolerancias térmicas facilita la descripción de la ecología de las especies y su capacidad para evaluar la idoneidad de un hábitat en particular (Hertz et al., 1993). Los resultados muestran que el nicho térmico se mantiene constante independiente de las condiciones ambientales y la amplitud de nicho no varía significativamente entre localidades de costa e interior. Se observó una alta similitud entre la temperatura preferencial total (T_p) ($25,54 \pm 2,65^\circ\text{C}$) y las temperaturas óptimas de desempeño (T_{opt}) ($25,33 \pm 2,65^\circ\text{C}$), además no hay diferencia entre sexos en cuanto a la selección de temperaturas en laboratorio. Al

respecto, hace tiempo se ha propuesto que las preferencias térmicas y la fisiología térmica están estrechamente vinculadas, de modo que las temperaturas preferenciales suelen acercarse a las temperaturas que maximizan la adecuación biológica darwiniana y se acercan a las temperaturas óptimas (Cowles & Bogert, 1944; Dawson, 1975; Angilletta et al. 2006; Martin & Huey, 2008). Estudios recientes señalan que este comportamiento parece ser bastante común en ectotermos, especialmente en ambientes fluctuantes (Pianka, 1986; Martin & Huey, 2008). Dicho esto, en nuestros resultados se observa claramente que las temperaturas preferenciales siempre se encuentran dentro del rango óptimo de desempeño. En este sentido, es sabido que la temperatura corporal (T_b) en ectotermos se mantiene a través de la termorregulación dentro de un rango estrecho donde los niveles de desempeño se maximizan donde la temperatura preferencial y la temperatura óptima se encuentran correlacionadas (Huey, 1991; Rubio & Carrascal, 1994).

Los resultados obtenidos sugieren que *Sicarius thomisoides* es una especie euriterma con una gran amplitud de nicho térmico, capaz de moverse en un amplio rango de temperaturas, pero tiende a evitar temperaturas inferiores a 10°C y cercanas a 40°C tanto en costa como en el interior, temperaturas que probablemente podrían afectar su desempeño. Las temperaturas de campo obtenidas mediante los sensores se mueven dentro de un rango menor, pero están incluidas dentro del nicho térmico fundamental encontrado en laboratorio (nicho realizado vs nicho fundamental) (Hutchinson, 1957; Kearney et al., 2002). Además, la variación diaria bajo roca parece coincidir con lo encontrado en laboratorio respecto a las temperaturas preferenciales (T_p). En este sentido, se observa que *S. thomisoides* tiende a ajustar su T° preferida experimental a lo que en su experiencia ontogenética encuentra en su micro hábitat,

concordando con lo sugerido por Sepúlveda et al. (2004) para arañas nocturnas que pasan gran parte de su vida bajo rocas. Esta variación diaria en T_p se ha encontrado tanto en artrópodos como pequeños vertebrados nocturnos (Canals et al., 1997; Anguileta et al., 1999; Alfaro et al., 2013) y daría cuenta de los cambios en los periodos de actividad en este tipo de organismos. En este sentido, Alfaro et al. (2013) también encontraron que *L. laeta* (Sicariidae), una especie con hábitos nocturnos y perteneciente a la misma familia, selecciona temperaturas bajas durante las mañanas y altas durante el anochecer. De esta manera, la bimodalidad de los histogramas de frecuencia reflejaría el cambio drástico en sus preferencias térmicas durante las horas de actividad (Alfaro et al. 2013). La función de incrementar T_p durante el anochecer puede estar relacionado directamente con la capacidad termoregulatoria de estas arañas en la naturaleza (Anguileta et al, 1999; Alfaro et al., 2013). Por ejemplo, algunos lagartos nocturnos tienden a aumentar su temperatura corporal antes de comenzar su actividad durante la noche, donde la alta temperatura corporal diurna ayudaría en la digestión, mantenimiento, crecimiento, forrajeo y otros procesos fisiológicos que son dependientes de la temperatura (Anguileta et al., 1999). Por otra parte, la ausencia de diferencias en las preferencias térmicas entre arañas de distintos sexos daría cuenta posiblemente de un uso similar de micro hábitats en condiciones de campo, lo que se ha visto también en otros ectotermos (Anaya-Rojas et al., 2010). En este escenario, los individuos podrían competir por la disponibilidad de refugios con alta calidad térmica, favoreciendo la territorialidad y la lucha por el uso del mismo micro hábitat (Huey et al. 1989; Díaz et al., 2006).

Por otro lado, el hecho de que las temperaturas preferenciales y temperaturas óptimas de desempeño no guarden relación directa con el tipo de clima en que se encuentren

las arañas, plantea que las temperaturas halladas en laboratorio, serían temperaturas que elegirían en ausencia de las restricciones ecológicas que les impone el ambiente y estarían más relacionadas con las encontradas en el micro hábitat (Huey & Stevenson, 1979; Huey et al., 1989; Sepúlveda et al. 2004). La ausencia de un patrón consistente entre la biología térmica y la latitud se ha encontrado en otros artrópodos de amplia distribución (Gardiner et al., 2010). En este sentido, hay dudas sobre el significado ecológico de la preferencia térmica medida en el laboratorio ya que generalmente no hay relación con la temperatura de campo, pero sí parece coincidir con las temperaturas halladas bajo roca (Humphreys, 1977).

La temperatura preferencial promedio ($25,54 \pm 2,65^{\circ}\text{C}$) de *S. thomisoides* (Sicariidae) es mayor en comparación a otras arañas presentes en Chile evaluadas con la misma metodología (Alfaro et al. 2013; Sepúlveda et al. 2014); sin embargo, esto no es raro pensando que esta araña vive en ambientes desérticos. En otras especies de amplia distribución en el país como el caso de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula* alcanzan temperaturas preferenciales promedio de $20,55 \pm 3,01$ y $19,06 \pm 2,56$ respectivamente, pero solo *Loxosceles laeta* (Sicariidae) es capaz de vivir en ambientes desérticos (Alfaro et al., 2013; Taucare-Ríos & Sielfeld, 2013). La temperatura preferencial de *S. thomisoides* también es superior a otras araneomorfas mencionadas en literatura. En el trabajo de Alfaro et al. (2013) se señala que la familia Sicariidae tiene temperaturas preferenciales superiores a otras arañas. Por ejemplo, en Agelenidae la temperatura preferencial se mueve entre 23 y $23,5^{\circ}\text{C}$ (Pulz, 1987), mientras que oscilan entre 16 y $22,3^{\circ}\text{C}$ en la familia Clubionidae (Almquist, 1970); sin embargo, no es superior a la encontrada en las arañas lobo de la familia Lycosidae, cuyas

temperaturas preferenciales pueden alcanzar inclusive los 42°C (Sevacherian & Lowrie, 1972; Frick et al., 2007).

Se puede señalar que la especie *S. thomisoides* presenta rangos de tolerancia similares, pero inferiores a otras arañas de la misma familia (Alfaro et al., 2013); sin embargo, el efecto de las altas temperaturas en el desempeño parece ser menor que en el caso de las bajas temperaturas. En relación a la ausencia de diferencias entre los parámetros del desempeño, los modelos teóricos de evolución térmica plantean una serie de hipótesis que podrían restringir la adaptación local de las poblaciones en un gradiente térmico (Angilletta, 2009; Gardiner et al., 2010). Uno de estas hipótesis es el efecto de las condiciones de jardín común y la aclimatación en laboratorio, donde la mantención de condiciones similares durante un tiempo prolongado haría converger la fisiología de organismos provenientes de distintas condiciones climáticas (Gatten et al., 1988), mientras que otra posibilidad es la minimización de los efectos climáticos a través del efecto del “micro hábitat”, siendo frecuente hallar estos resultados en animales que basan mucho de su comportamiento y fisiología en el micro-hábitat, los cuales son muy homogéneos entre macro-hábitats heterogéneos (Huey et al., 1989; Huey, 1990; Gaitan- Espitia et al., 2013). En el caso de estas arañas, es posible que seleccionen rocas con temperaturas adecuadas con la finalidad de maximizar su desempeño, sin la necesidad de aumentar sus rangos de tolerancia fisiológica en ambientes térmicos estresantes, lo que ha sido encontrado en otros ectotermos que viven en climas desérticos (Huey et al., 1990; Goldsbrough et al., 2004; Sabo, 2003). Es decir, si estas arañas son capaces de seleccionar los mismos microambientes térmicos en macro hábitats térmicamente heterogéneos las restricciones fisiológicas se

tornan menos relevantes y el nicho térmico se conserva (Huey, 1991; Wiens & Graham, 2005).

En definitiva, se puede señalar que *S. thomisoides* es una especie euriterma, lo que le permitiría ocupar ambientes con distintos tipos de climas en Chile; sin embargo, los resultados sugieren que esta araña prefiere seleccionar temperaturas cálidas (25-30°C) y evitar bajas temperaturas (iguales o inferiores a los 15°C) tanto en campo como en laboratorio. La temperatura preferencial a su vez difiere entre algunas poblaciones cercanas y lejanas de la costa, entre climas distintos y durante el periodo del día y parece estar correlacionada con la temperatura óptima de desempeño. La amplitud de nicho térmico, coeficiente de variación y varianza resultaron ser mayores en poblaciones sometidas a una alta variabilidad térmica (poblaciones del interior), con respecto a las poblaciones cercanas a la costa; sin embargo, no hay diferencias significativas en el nicho térmico. Los rangos de tolerancia y las temperaturas óptimas no varían entre localidades, conservándose el nicho térmico en el gradiente ambiental, dando cuenta de la posible importancia de la selección de micro hábitats para este tipo de organismos y/o la baja plasticidad del nicho en esta especie.

REFERENCIAS

1. Addo-Bediako, A., Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proc. R. Soc. B* 267: 739-745.
2. Alfaro, C., C. Veloso, H. Torres-Contreras, R. Solis & M. Canals. 2013. Thermal niche overlap of the brown recluse spider *Loxosceles laeta* (Araneae;

- Sicariidae) and its possible predator, the spitting spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Thermal Biology* 38:502–507.
3. Anaya-Rojas, J.M. V.H. Serrano-Cardozo & M.P. Ramirez-Pinilla. 2010. Diet, microhabitat use, and thermal preferences of *Ptychoglossus bicolor* (Squamata: Gymnophthalmidae) in an organic coffee shade plantation in Colombia. *Papéis Avulsos de Zoologia* 50 (10): 159-166.
 4. Angilletta, M. J., Montgomery, L. G., & Werner, Y. L. 1999. Temperature preference in geckos: Diel variation in juveniles and adults. *Herpetologica*, 55(2), 212-222.
 5. Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. & Navas, CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249–268.
 6. Angilletta, M. J., Jr., A. F. Bennett, H. Guderley, C. A. Navas, F. Seebacher, and R. S. Wilson. 2006. Coadaptation: a unifying principle in evolutionary thermal biology. *Physiological and Biochemical Zoology* 79:282–294.
 7. Angilletta, M.J. 2009. *Thermal Adaptation: a Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford University Press, Oxford.
 8. Bozinovic, F., Sabat, P., Rezende, E. & Canals M. 2016. Temperature variability and thermal performance in ectotherms: acclimation, behaviour, and experimental considerations. *Evolutionary Ecology Research* 17(1):111-124.
 9. Castañeda, L.E., Lardies, M.A & Bozinovic, F. 2005. Interpopulational variation in recovery time from chill coma along a geographic gradient: a study in the common woodlouse, *Porcellio laevis*. *Journal of Insect Physiology* 51: 1346–1351.

10. Clusella-Trullas, S., J. S. Terblanche, J. H. van Wyk, & J. R. Spotila. 2007. Low repeatability of preferred body temperature in four species of cordylid lizards: temporal variation and implications for adaptive significance. *Evolutionary Ecology* 21:63–79.
11. Cobb, V. A. 1994. Effects of temperature on escape behaviour in the cribellate spider, *Oecobiusannulipes* (Araneae, Oecobiidae). *The Southwestern Naturalist*, 39, 391-394.
12. Cooper, N., Freckleton, R.P., Jetz, W. (2011) Phylogenetic conservatism of environmental niches in mammals. *Proceedings. Biological Sciences*, 278, 2384–2391.
13. Cowles, R. B., & C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83:261–296.
14. Christian, K.A. & Tracy, C.R., 1981. The effect of the thermal environment on the ability of hatchling Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. *Oecologia* 49 (2): 218–223.
15. Crowley, S. R. 1985. Thermal Sensitivity of Sprint-Speed in the Lizard *Sceloporus Undulatus*: Support for a Conservative View of Thermal Physiology. *Oecologia* 66: 219-225.
16. diCasti, F. and Hajek, E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Santiago, Chile: Pontificia Universidad Católica de Chile.
17. Dillon, M. E., Wang, G., Garrity, P. A. & Huey, R. B. 2009. Thermal preference in *Drosophila*. *Journal of Thermal Biology* 34: 109-119.

18. Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. Pages 443–473 in D. M. Gates and R. Schmerl, eds. Perspectives of biophysical ecology. Springer, New York.
19. Fry, F.E. 1977. The effect of environmental factors on the physiology of fish. En W. S. Hoar y D. J. Randall (eds.). Fish physiology VII: environmental relations and behavior. Academic Press. London. 1-87 p.
20. Gaitán-Espitia, J. D., Belén Arias, M., Lardies, M. A. & Nespolo, R. F. 2013. Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species across a climatic gradient: lessons from the land snail *Cornuaspersum*. PLoS ONE 8, e70662.
21. Gaitan-Espitia, J.D. Bacigalupe, L.D. Opitz, T. Lagos, N.A. Timmermann, T.Lardies, M.A. 2014. Geographic variation in thermal physiological performance of the intertidal crab *Petrolisthes violaceus* along a latitudinal gradient. Journal of Experimental Biology 217: 4379-4386.
22. Gilchrist, G. W. 1995. Specialists and generalists in changing environments. I. Fitness landscapes of thermal sensitivity. American Naturalist 146:252–270.
23. Glover, N. 2013. The habitat preferences of web building spiders. The Plymouth Student Scientist 6 (1) 363-375.
24. Goldsbrough, C.L., Hochull, D.F. & Shine, R. 2004. Fitness benefits of retreat-site selection: spiders, rocks, and thermal cues. Ecology, 85, 1635-1641.
25. Gotelli, N.J. & Entsminger G.L. 2009. EcoSim, Null models software for ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear. Jericho, VT 05465.

26. Hanna, C.H.J. & V.A. Cobb. 2007. Critical thermal maximum of the green lynx spider *Peucetiaviridans* (Araneae, Oxyopidae). *Journal of Arachnology* 35:193–196.
27. Hertz, P., Huey, R. & R. Stevenson. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate question. *American Naturalist* 142:796–818.
28. Huey, R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184:1001–1003.
29. Huey, R.B. & Bennett, A.F., 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41 (5): 1098–1115.
30. Huey, R. B., & R. D. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *American Zoologist* 19:357–366.
31. Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 91–115.
32. Humphreys, W.F. 1987. Behavioral temperature regulation. In *Ecophysiology of Spiders*. (W. Nentwig, ed.). Springer Verlag, Berlin. 56–65pp.
33. Hutchinson, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harb.Symp. Quant. Biol*, 22, 415–427.
34. Irschick, D. J., et al. 2005. A Comparison of Habitat Use, Morphology, Clinging Performance and Escape Behaviour among Two Divergent Green Anole Lizard (*AnolisCarolinensis*) Populations." *Biological Journal of the Linnean Society* 2005(85): 223-234.

35. Irschick, D. J. & Garland. 2001. Integrating Function and Ecology in Studies of Adaptation: Investigations of Locomotor Capacity as a Model System. *Annual Review of Ecological Systems* 32: 367-396.
36. Kearney, M. 2012. Metabolic theory, life history and the distribution of a terrestrial ectotherm. *Functional Ecology* 26:186–191.
37. Kearney, M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos*, 115, 186–191.
38. Kearney, M. & W.P. Porter. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecology Letters* 12:334–350.
39. Kearney, M., S.J. Simpson, D. Raubenheimer & B. Helmuth. 2010. Modelling the ecological niche from functional traits. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 365:3469–3483.
40. Kingsolver, J. G. & Gomulkiewicz, R. 2003. Environmental variation and selection on performance curves. *Integr. Comp. Biol.* 43, 470-477.
41. Kingsolver, J. G. & Massie, K. R. 2007. Relating environmental variation to selection on reaction norms: an experimental test. *Am. Nat.* 169, 163-174.
42. Krebs, C., 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, Nueva York.
43. Lachenicht, M. W., Clusella-Trullas, S., Boardman, L., Le Roux, C. and Terblanche, J. S. 2010. Effects of acclimation temperature on thermal tolerance, locomotion performance and respiratory metabolism in *Acheta domesticus* L. (Orthoptera: Gryllidae). *J. Insect Physiol.* 56, 822-830.
44. Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press.

45. Li, D. & R.R. Jackson. 1996. How temperature affects development and reproduction in spiders: A review. *Journal of Thermal Biology* 21:245–274.
46. Magalhães, I.L.F., Brescovit, A.D. & Santos, A.J. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa*. 3599, 101-135.
47. Magalhães, I.L.F, Brescovit, A.D. & Santos, A. J. 2017. Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical *Sicarius*. *Zool. J. Linn. Soc* 179, 767–864.
48. Martin, T.L. & Huey, R.B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist*, 171, E102–E118.
49. Mizera, F. & Meszéna, G. 2003. Spatial niche packing, character displacement and adaptative selection along an environmental gradient. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 363–382.
50. Olsson, M. & Uller, T. 2003. Thermal environment, survival and local adaptation in the common frog, *Rana temporaria*. *Evol. Ecol. Res.*, 5: 431–437.
51. Paaijmans, K.P., Blanford, S., Bell, A.S., Blanford, J.I., Read, A.F. & Thomas, M.B. 2010. Influence of climate on malaria transmission depends on daily temperature variation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 107: 15135–15139.
52. Pianka, E.R. 1976. Competition and niche theory. In: *Theoretical ecology: principles and applications*. R. M. May (ed.). Blackwell/ Saunders. p.114-141
53. Portner, H.O., A.F. Bennett, F. Bozinovic, A. Clarke, M.A. Lardies & R.E. Lenski et al. 2006. Trade-offs in thermal adaptation: in need of a molecular to ecological integration. *Physiological and Biochemical Zoology* 79:295–313.

54. Reynolds, W. W. & Casterlin, M. E. 1979. Behavioral thermoregulation and the 'final preferendum' paradigm. *Am. Zool.* 19, 211-224.
55. Riechert, S.E. & C. Tracy .1975. Thermal balance and prey availability: Bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology* 56: 265-284.
56. SAS Institute Inc. 1989. SAS/STAT user's guide. Cary, NC: Author
57. Schulte, P.M., Healy, T.M. & Fanguie, N.A. 2011. Thermal performance curves, phenotypic plasticity, and the time scales of temperature exposure. *Integrative Comparative Biology* 51: 691–702.
58. Sepúlveda, R., Taucare-Ríos, A., Veloso, C. & M. Canals. 2014. Thermal preference of *Dysdera crocata* Koch 1838 (Araneae: Dysderidae). *Journal of Arachnology* 42 (3):299-302.
59. Sevacherian, V. & Lowrie, D. 1972. Preferred temperatures of two species of lycosid spiders *Pardosa sierra* and *P. ramulosa*. *Annual Entomology Society of America* 65:111-114.
60. Somero, G.N. 2011. Comparative physiology: a 'crystal ball' for predicting consequences of global change. *Am J Physiol* 302:R1–R14.
61. Stillman, J.H. & Somero, G.N. 2000. A comparative analysis of the upper thermal tolerance limits of Eastern Pacific porcelain crabs, genus *Petrolisthes*: influences of latitude, vertical zonation, acclimation, and phylogeny. *Physiol. Biochem. Zool.* 73:200–8
62. Stork, R. 2012. Intraspecific Variation in the Thermal Biology of *Rabidos arabida* (Araneae: Lycosidae) (Walckenaer) From the Mountains of Arkansas. *Environmental Entomology* 41:1631-1637.

63. Sutherst, R.W. & Maywald G.F. 1985. A computerized system for matching climates in ecology. *Agricultural Ecosystem Environment* 13:281–299.
64. Sutherst, R.W. & Maywald G.F. 2005. A climate model of the red imported fire ant, *Solenopsis invicta* Buren (Hymenoptera: Formicidae): Implications for invasion of new regions, particularly Oceania. *Environmental Entomology* 34:317–335.
65. Thompson, R.M., Beradall, J., Beringer, J., Grace, M. & Sardina, P. 2013. Means and extremes: building variability into community-level climate change experiments. *Ecol. Lett.*, 16: 799–806.
66. Veloso, C., Luhr, D., Marfull, R. et al. 2012. Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa párvula* Pocock 1903 (Araneae, Theraphosidae), a spider from Chilean Andes. *The Journal of Arachnology* 40: 34–38.
67. Weins, J. J., & Graham, C. 2005. Niche conservatism: integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Ecological Systems*, 36: 519-539.
68. Winemiller K.O. & Pianka, E.R. 1990. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes. *Ecol Monogr* 60: 27-55.

Capítulo 2: Selección de micro-hábitat en la araña *Sicarius thomisoides* (Araneae: Sicariidae): el efecto de la temperatura y del tamaño de la roca.

(*Aceptado y publicado en: Taucare-Ríos, A., Veloso, C. & R. O. Bustamante. 2017. Microhabitat selection in the sand recluse spider (*Sicarius thomisoides*): the effect of rock size and temperature. *Journal of Natural History* 51:37-38.

RESUMEN

La temperatura es un factor muy relevante en la selección de hábitat para las arañas, ya que siendo organismos ectotermos. Bajo rocas estos organismos pueden evitar el estrés térmico seleccionando micro-hábitats cuyas temperaturas puedan maximizar su desempeño; sin embargo, estas predicciones eco-fisiológicas han sido pobremente estudiadas en arañas. Los resultados muestran que la probabilidad de encontrar individuos de esta especie aumentó según el tamaño y la temperatura de la roca en el campo. Nuestros resultados proporcionan apoyo cuantitativo a la selección de micro-hábitat de *Sicarius thomisoides* en la que prefiere rocas grandes y más cálidas durante el día. Se estableció una correlación positiva entre el tamaño de los individuos y el tamaño de roca seleccionado y entre la temperatura corporal y la temperatura de roca elegida tanto en la costa como en el interior. Sin embargo, la selectividad de las rocas no varió entre las poblaciones. Las arañas seleccionan temperaturas cercanas al óptimo de desempeño (26-30°C) y tienden a evitar temperaturas extremas próximas a los puntos críticos hallados en laboratorio, encontrándose una gran concordancia entre los requerimientos térmicos obtenidos en laboratorio y el uso de las temperaturas en condiciones de campo; no obstante, se desconoce si existen otros factores ambientales que puedan explicar la selección de micro-hábitats en estas arañas.

Palabras clave: arañas, micro-hábitat, rocas, selectividad, tamaño, temperatura.

INTRODUCCION

El hábitat se puede concebir como el espacio que reúne las condiciones y características físicas y biológicas necesarias para la supervivencia y reproducción de una especie, es decir, para que una especie pueda perpetuar su presencia en dicho lugar (Hall et al., 1997; Krausman, 1999). La selección del hábitat puede ser definido como “un proceso jerárquico que involucra una serie de decisiones conductuales innatas y aprendidas por un animal, en relación a qué hábitat usaría a diferentes escalas del ambiente” (Hutto, 1985; Krausman, 1999, pag.86).

La selección de hábitat puede tener consecuencias importantes para la biología de un individuo ya que influirá el conjunto de condiciones abióticas y biológicas del organismo (Sih et al., 1992; Martin 2001; Días & Machado, 2007). En este sentido, las condiciones ambientales de los microhábitats son importantes en la determinación de los patrones de distribución en pequeños animales a una micro escala (Krebs, 1972; Cady, 1984).

Las arañas son un grupo bien estudiado de depredadores terrestres, pero las generalizaciones sobre el uso del hábitat en las arañas es complejo debido a su amplia diversidad de estrategias de forrajeo (Wise, 1993). Estos artrópodos cuando seleccionan hábitats adecuados pueden tener acceso a refugios con mejores condiciones térmicas y estructurales, así como a los sitios en los que pueden maximizar las posibilidades de encontrar presas y parejas sexuales, afectando positivamente el *fitness* (Morse & Stephens, 1996; Martin, 2001; Voss et al. 2007).

La temperatura es un factor muy relevante en la selección de micro hábitat para las arañas, ya que siendo organismos ectotermos, estos animales están limitados por la

temperatura de su medio ambiente (Cobb, 1994). Las condiciones térmicas son conocidas por influir en la selección de hábitat de las arañas y otros ectotermos, principalmente a través de la influencia de la disponibilidad de presas y la presencia de refugios térmicos favorables para su crecimiento y reproducción (Reichert & Tracy, 1975; Goldsbrough et al., 2004; Glover, 2013). Esta variable ambiental es especialmente importante en el uso y selección de hábitat en ectotermos nocturnos que viven bajo rocas como el caso de pequeños vertebrados y arañas (Huey, 1991, Goldsbrough et al. 2004; Van den Berg et al., 2015) donde las propiedades físicas de la roca como el color, tamaño y textura pueden afectar la transferencia y acumulación de calor en los microambientes presentes en estos refugios (Huey et al., 1989). Además, es sabido que bajo rocas estos organismos pueden evitar el estrés térmico seleccionando microambientes térmicos favorables para maximizar su actividad locomotora buscando temperaturas cercanas al óptimo de desempeño (Reichert, 1976; Huey, 1991). Generalmente los ectotermos seleccionan rocas de gran tamaño, ya que en condiciones de altas temperaturas la termorregulación es más adecuada (Huey, 1991). Por ejemplo, se sabe que las rocas más grandes retienen el calor por más tiempo y al mismo tiempo permiten que los organismos no alcancen temperaturas críticas (muy altas o muy bajas) durante el día en condiciones de estrés térmico (Huey et al., 1989; Huey, 1991).

Los estudios en arañas cursoriales o errantes han demostrado que la temperatura y el tamaño del refugio jugarían aparentemente un papel importante en la selección del micro hábitat, principalmente en arañas que viven bajo rocas en ambientes desérticos (Goldsbrough et al., 2004, Glover, 2013; Van Den Berg et al., 2015). Las especies que viven en ambientes térmicamente estresantes son un modelo ideal para desarrollar una

acabada comprensión de cómo los animales usan diferentes estrategias para mitigar el efecto de los extremos térmicos (Van den Berg et al., 2015).

Las especies del género *Sicarius*, conocidas como arañas de la arena presentan el comportamiento de enterrarse con arena en ambientes desérticos y semidesérticos (Magalhães et al., 2013). En Chile existen actualmente cinco especies descritas, de las cuales *S. thomisoides* Walckenaer, 1847 presenta la mayor distribución (Magalhães et al., 2017) pudiendo ser observada entre Arica y Rancagua. Las diferencias climáticas encontradas a nivel altitudinal y latitudinal en Chile sugieren posibles adaptaciones térmicas locales en esta especie. En este sentido, una de las diferencias de temperatura más marcadas es el contraste entre las localidades de costa y del interior en relación a las temperaturas promedio, máximas y mínimas y la varianza térmica, donde generalmente las localidades de la costa presentan menores temperaturas máximas y las de interior menores temperaturas mínimas (di Castri & Hajek, 1976). En el capítulo anterior, se demostró que esta araña tiene temperaturas óptimas de desempeño cercanas a los 26°C (entre 25-30°C) y que los rangos de tolerancia fisiológica de esta especie se mueven dentro de los 6 y 44°C; sin embargo, se desconoce si esta araña en condiciones de campo es capaz de seleccionar micro hábitats térmicamente cercanos a las temperaturas óptimas, evadiendo temperaturas próximas a las críticas de desempeño.

En este capítulo se busca determinar cómo esta araña en base a sus requerimientos fisiológicos (nicho fundamental) es capaz de seleccionar micro hábitats (a una micro escala) con temperaturas adecuadas en el campo (nicho realizado) y si estas temperaturas efectivamente se encuentran dentro del rango óptimo de desempeño encontradas en laboratorio. En definitiva, se analizará si la araña *Sicarius thomisoides*,

exhibe selección de micro hábitats en diferentes lugares a lo largo de su distribución en busca de temperaturas cercanas al óptimo de desempeño. Para ello se realizó el análisis en dos escalas: (i) regionalmente, comparando la selección de micro hábitats entre los macro-hábitats costa e interior y (ii) localmente, comparando el efecto del tamaño y la temperatura de la roca en la selección del micro hábitat.

MATERIAL Y METODOS

Área de estudio.

Se seleccionaron seis localidades de diferentes climas a lo largo de la distribución conocida de *S. thomisoides* en Chile. Se definieron dos clases de macro-hábitats: cercano a la costa y alejado de la costa, en base a las diferencias de temperatura promedio en enero de 2016 obtenidas por <https://es.climate-data.org/>. Localidades cercanas a la costa: Iquique (20°12'06 "S, 70°09'21"O, Temperatura media: 21,1°C, Temperatura máxima: 25,3°C), Punta de Choros (29°14'49"S;71°27'O; Temperatura media: 18,6°C, Temperatura máxima 22,5°C) y Maitencillo (32°31'S;71°27'O, Temperatura media: 19,1°C, Temperatura máxima: 24,7 °C). Localidades lejanas a la costa: Canchones (20° 25'52 "S; 69 ° 33'39"O, Temperatura media: 22,2° C, Temperatura máxima: 28,8°C), Vicuña (30° 01'S; 70°42'O; Temperatura media: 20° C, Temperatura máxima: 25° C) y Lo Prado (33° 26'S; 70°43'O, Temperatura media: 20,5°C, Temperatura máxima: 29,5° C).

Trabajo de campo.

En cada localidad se realizaron transectos de 10 x 5 m donde se buscaron activamente arañas durante unas 2 horas/día entre las 10:00-12:00 hrs durante el mes de Enero de 2016. La superficie del suelo fue registrada levantando rocas en que podrían encontrarse estas arañas. Para cada roca levantada independiente si tuviera o no arañas fue medido la temperatura superficial de la roca siguiendo a Goldsbrough et al. (2004), registrando tanto las ausencias como las presencias. Además, se midió la temperatura del aire, la temperatura del suelo y la temperatura corporal (T_b) para cada araña con un termómetro infrarrojo no invasivo (Veloso et al., 2012). Todos los adultos y juveniles fueron capturados, medidos (anchura del cefalotórax en mm) y sexados siguiendo a Magalhães et al. (2013). Con este método, se observó si la hembra tenía un mechón denso de setas plumosas justo antes de las hileras, si la araña la tenía, entonces se consideraba como una hembra adulta, por el contrario se consideraba como juvenil. Por otro lado, los machos adultos desarrollan completamente los órganos copulatorios, por lo que resulta relativamente sencillo determinar su madurez sexual (Magalhães et al., 2013).

Análisis de los datos

Se realizó una regresión logística utilizando MINITAB v. 16.0, donde la variable de respuesta correspondía a la presencia / ausencia de araña bajo la roca, mientras que la temperatura de la roca temperatura, la temperatura del aire, la temperatura del suelo y el tamaño de la roca fueron consideradas como variables predictoras. Para evaluar la selectividad, se utilizó el índice de selectividad de Savage, donde valores por encima de 1 indican selección positiva y por debajo de 1 evitación en base a las ocurrencias

de las arañas bajo roca (Manly et al., 1993). Este índice tiene en cuenta el número de rocas disponibles frente al número de rocas realmente ocupadas (ocurrencias) y ha sido validado previamente tanto teórica como empíricamente en otros estudios como buen indicador para la preferencia de hábitat (Atienzal & Farino, 1996; Manly et al., 2002). Los tamaños y temperaturas de las rocas se han agrupado en rangos de forma arbitraria. Para tamaños de rocas: rocas más pequeñas (20-40cm) y rocas más grandes (sobre 40cms). Para temperaturas de roca: temperaturas frías (15-20°C); temperaturas medias (21-25°C), temperaturas cálidas (26-30°C) y temperaturas muy altas (por encima de 31°C). El grado de selectividad para diferentes tamaños y temperaturas de rocas se evaluó mediante un ANOVA factorial. Los factores correspondieron al macro-hábitat (costa frente al interior) y los rangos de temperatura y tamaño de la roca escogidos, respectivamente. La asociación entre la temperatura de la roca y la temperatura corporal (T_b), así como el tamaño de la roca y la anchura del cefalotórax (CW, como un proxy para el tamaño del cuerpo) se probaron usando la correlación de Pearson para las poblaciones costeras y de interior, por separado. Se probaron previamente los supuestos de normalidad y homoscedasticidad con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente.

RESULTADOS

Se muestrearon un total de 263 rocas, pero solo en 93 rocas se encontraron arañas. La frecuencia de ocupación de las rocas varía de 21,67 a 51,22% en las distintas localidades. La mayoría de los individuos encontrados fueron hembras y juveniles; sin

embargo, la proporción de estos variaba dependiendo de la localidad. La mayoría de las rocas ocupadas (92,47%) incluyeron solamente un individuo mientras que el 5,32% y el 2,15% de las rocas tenían dos y tres individuos por roca respectivamente (Figura 2.1), en estos últimos casos usualmente se presenció canibalismo (Figuras 2.2. A-B). En las poblaciones costeras predominan los adultos: los machos y las hembras, mientras que en localidades de interior predominan los juveniles (Figura 2.3). La mayoría de los adultos seleccionaron rocas grandes mientras que los juveniles dominaban en una mayor proporción bajo rocas pequeñas (Figura 2.4A). Sin embargo, se observa que los juveniles pueden ocupar rocas más grandes en sitios con menor proporción de adultos: Canchones, Lo Prado y Vicuña (Figura 2.4B). Se encontró una correlación positiva entre el tamaño de la araña (ancho del cefalotórax) y el tamaño de roca seleccionada, tanto en las poblaciones de la costa ($r = 0,448$; $p = 0,001$, $n = 50$) como las del interior ($r = 0,58$; $p = 0,001$, $n = 43$) (Figura 2.5A).

Los resultados muestran que estas arañas seleccionan rocas grandes y cálidas en todas las localidades, independientemente si las poblaciones eran costeras o de interior (Tabla 2.1). Se encontró además una fuerte y positiva correlación entre la temperatura de la roca y la temperatura corporal (T_b) tanto en las poblaciones costeras ($r = 0,58$; $p = 0,0001$, $n = 47$) como en las alejadas de la costa ($r = 0,67$; $p = 0,0001$, $n = 46$) (Figura 5B). Las arañas prefirieron temperaturas entre 26 y 30 ° C (ANOVA, $F_{1,4} = 6,92$, $p < 0,05$) y rocas mayores de 40 cm en longitud (ANOVA, $F_{1,4} = 4,18$; $p < 0,05$) (Fig. 2.6). La selectividad de las rocas no difirió significativamente entre los macro-hábitats (Temperatura de roca: ANOVA, $F_{1,20} = 1,65$; $p = 0,21$, Tamaño de roca: ANOVA, $F_{1,20} = 0,01$; $p = 0,89$) y no se encontró efectos de interacción entre la selectividad de

la temperatura de la roca y el macro hábitat (ANOVA, $F_{2,20} = 2,79$; $p = 0,06$), o entre la selectividad del tamaño de la roca y el macro hábitat (ANOVA, $F_{2,20} = 1,10$; $p = 0,37$). Un efecto significativo y positivo se encontró entre la temperatura de la roca y el tamaño de la roca en la probabilidad de encontrar la araña, mientras que la temperatura del aire y la temperatura del suelo no tuvieron efecto significativo (Tabla 2.2).

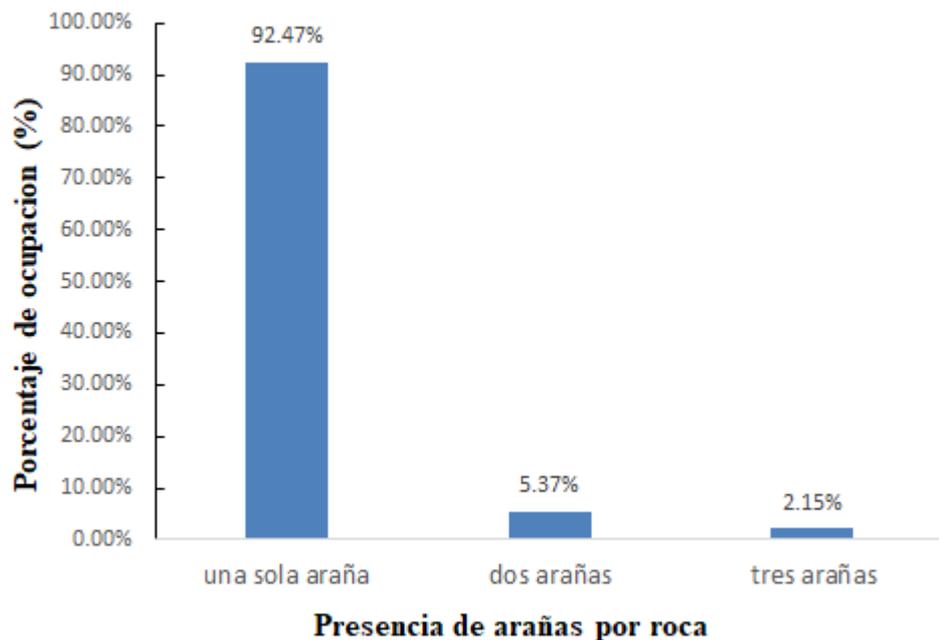


Figura 2.1. Porcentaje de rocas ocupadas por distinto número de individuos considerando todas las localidades.



Figuras 2.2 A-B. A. Hembra de *S. thomisoides* hallada bajo una roca en Punta de Choros en la posición típica de caza. B. Hembra comiéndose a un conoespecifico bajo la misma roca en la localidad de Maitencillo.

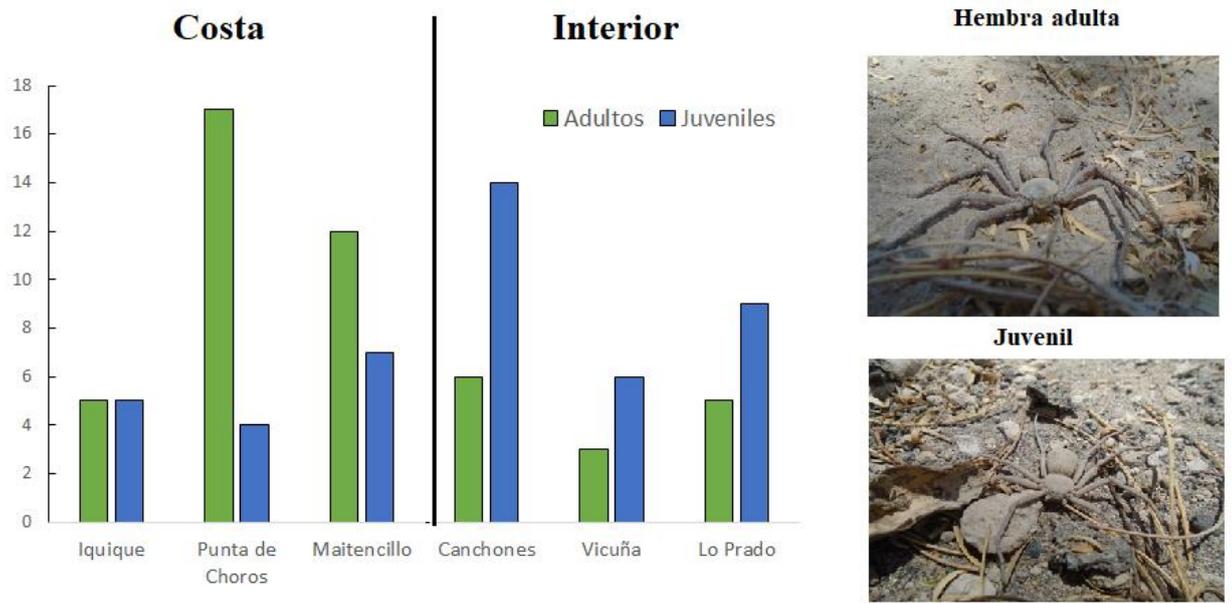
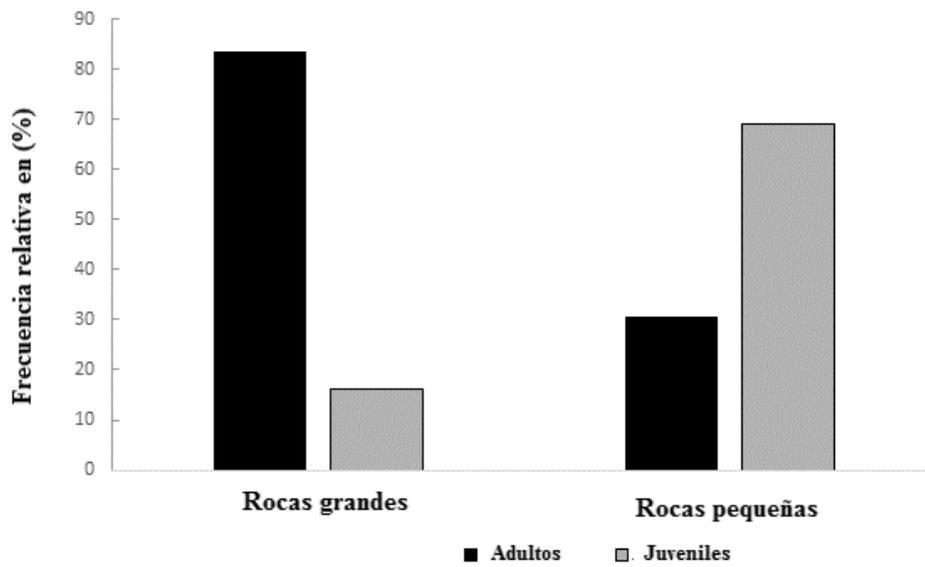
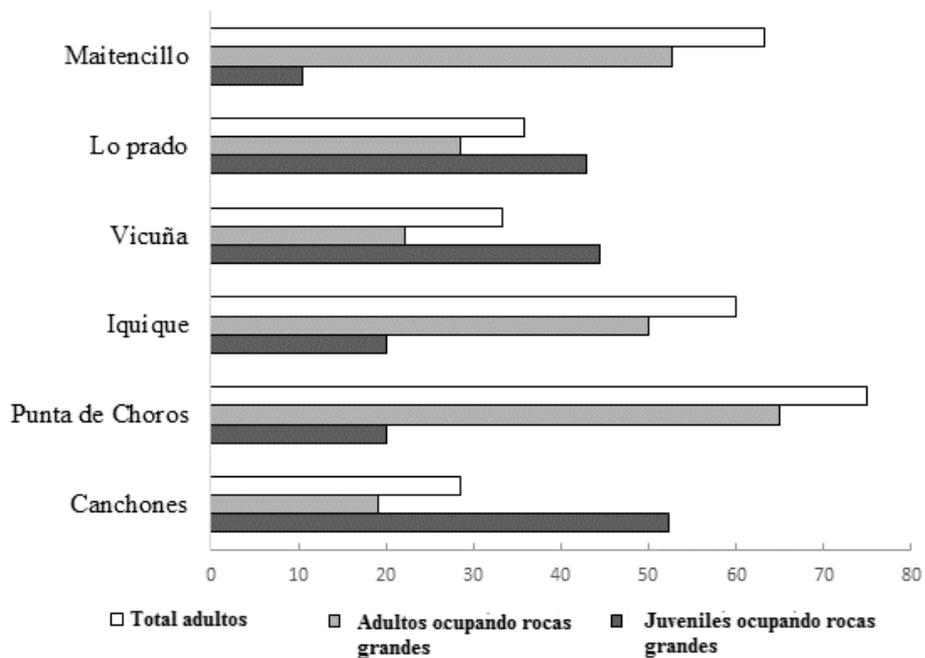
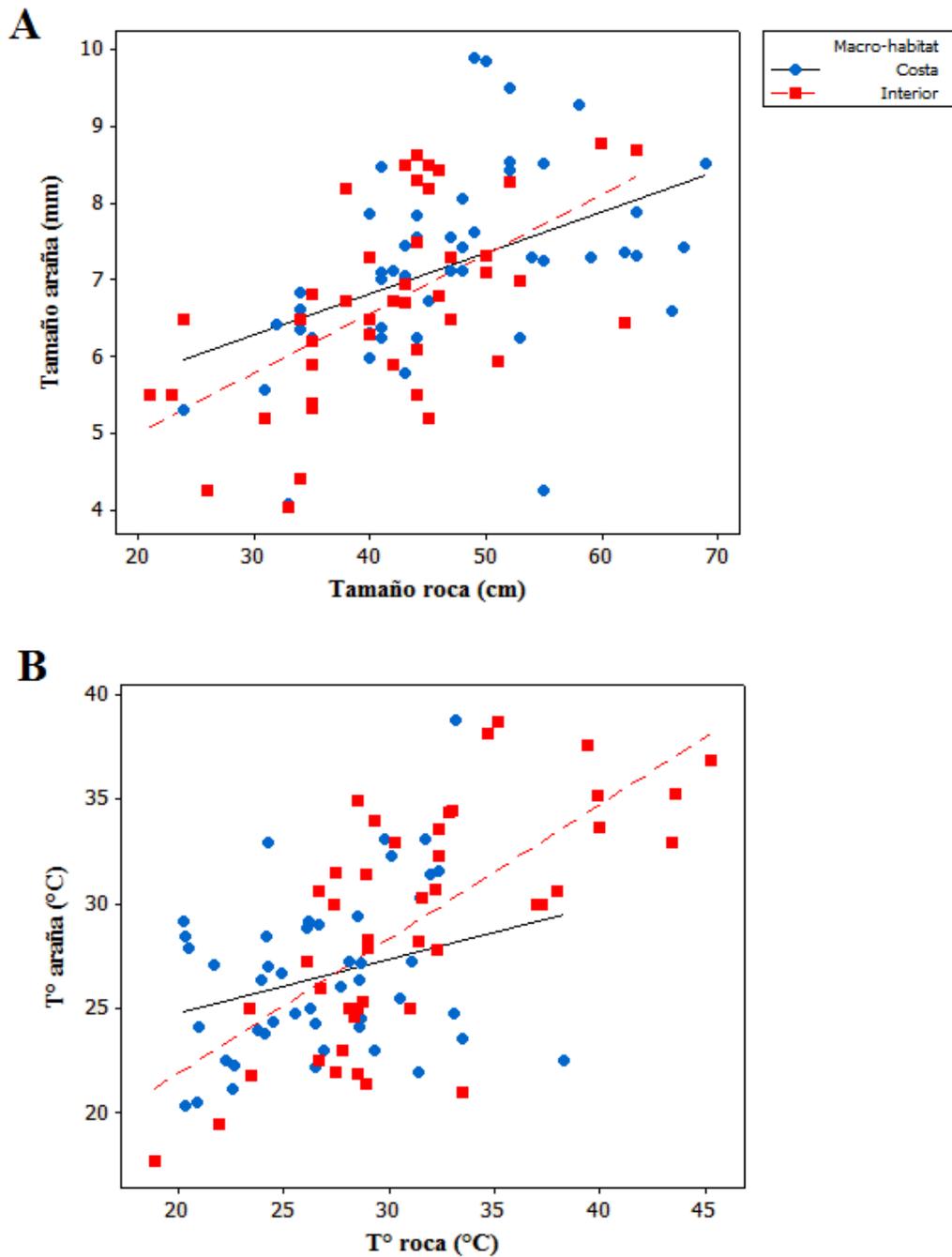


Figura 2.3. Comparación de abundancias entre adultos y juveniles para las distintas localidades estudiadas.

A**B**

Figuras 2.4. A-B. A. Proporción de individuos ocupando rocas grandes y pequeñas. Rocas grandes: Mayores a 40 cm de longitud; Rocas pequeñas: Rocas menores a 40 cm de longitud. B. Proporción de adultos y juveniles que usan únicamente rocas grandes considerando el número total de adultos hallados.



Figuras 2.5. A-B. Relación entre tamaño y temperatura de roca con tamaño y temperaturas corporales. A. Tamaño de roca vs Tamaño de araña en relación a los distintos macro-hábitats estudiados. B. Temperatura de roca y temperatura corporal de la araña en relación a los distintos macro-hábitats estudiados.

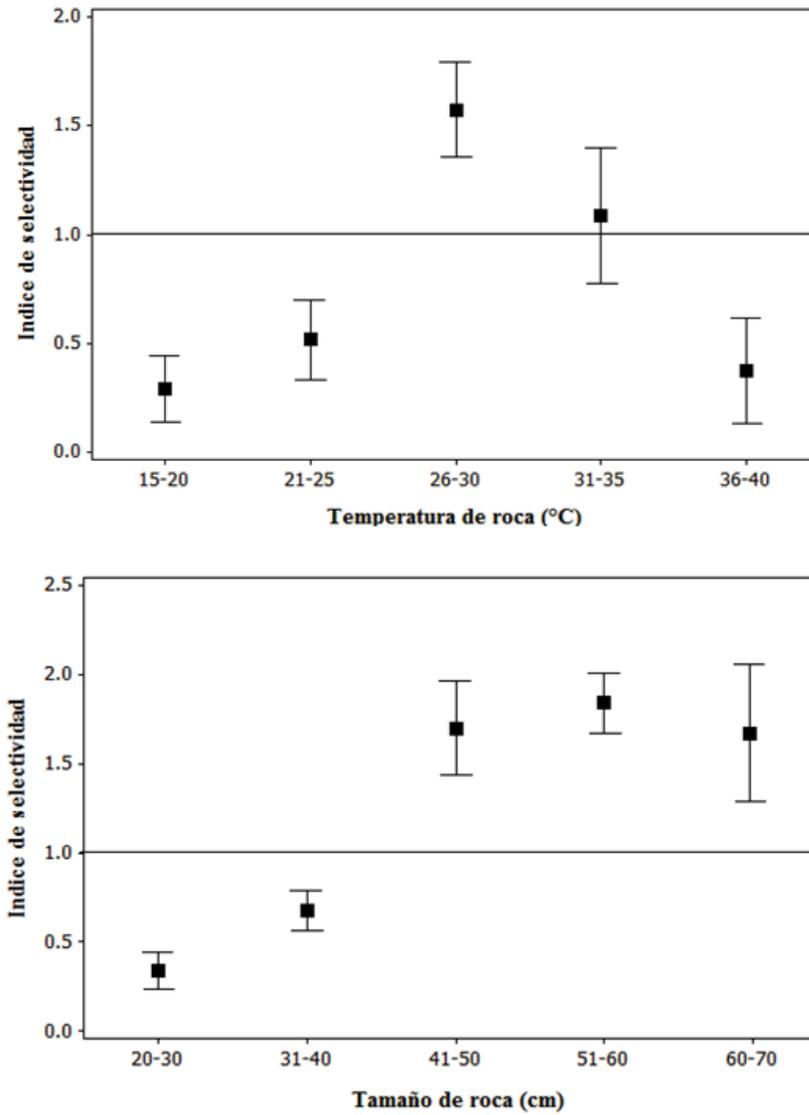


Figura 2.6. Selectividad de *S. thomisoides* a diferentes tamaños y temperaturas de rocas. Valores sobre 1 indican selección positiva y bajo 1 indican rechazo o evitación, mientras que el 0 indica que no hay selección (media \pm desviación estándar).

Tabla 2.1. Tamaño de rocas y temperaturas de rocas seleccionadas por *S. thomisoides* en cada localidad. El número de adultos y juveniles también están incluidos. O = oferta de rocas; E = rocas elegidas.

<i>Localidad</i>	<i>O</i>	<i>E</i>	<i>Tamaño de roca (cm)</i>	<i>Temperatura de roca (°C)</i>	<i>Adultos</i>	<i>Juveniles</i>
<i>Iquique</i>	30	10	48,8	31,21	5	5
<i>Canchones</i>	52	20	46,81	33,22	6	14
<i>Punta de Choros</i>	45	21	47,5	25,83	17	4
<i>Vicuña</i>	27	9	42,45	29,71	3	6
<i>Maitencillo</i>	45	19	42,5	24,88	12	7
<i>Lo Prado</i>	60	14	38,5	28,72	5	9

Tabla 2.2. Resultados de la regresión logística para las distintas variables evaluadas.

Parámetros	Coefficientes	Error estándar	p
Constante	-6,16	1,006	0,0001
Tamaño roca (cm)	0,048	0,012	0,0001
Temperatura roca (°C)	0,228	0,045	0,0001
Temperatura suelo (°C)	-0,051	0,035	0,149
Temperatura aire (°C)	-0,045	0,025	0,067

DISCUSION

La importancia de la selección de micro-hábitats para ectotermos ha sido enfatizada previamente en la literatura (Huey, 1991, Schlesinger & Shine, 1994, Webb & Shine, 2000, Sabo, 2003, Goldsbrough et al., 2004, Diaz et al., 2006); teniendo un impacto importante en la fisiología térmica y la ecología de estos animales (Huey, 1991; Goldsbrough et al., 2004). Los resultados obtenidos indican un claro comportamiento de selección de micro hábitat por parte de esta araña. Se encontró un efecto positivo de la temperatura y el tamaño de la roca en la presencia de *Sicarius thomisoides*, resaltando ambas variables como potentes señales para elegir refugios en ambientes desérticos. Los valores del índice de selectividad muestran que las arañas seleccionaron positivamente rocas expuestas a temperaturas entre 26-30° C, lo que se encuentra dentro del rango óptimo de desempeño hallado en laboratorio y tienden a evitar temperaturas muy bajas (15-20°C) y muy altas durante el día (36-40°C) evitando las temperaturas críticas. Además, esta araña prefirió refugiarse en grandes rocas, independientemente de las condiciones ambientales del macro-hábitat. Este patrón de uso refleja la selección activa basada en señales térmicas, donde las arañas seleccionaron las rocas cálidas próximas al óptimo, pero evitan a su vez sitios demasiado calientes o fríos cercanos a sus límites críticos. Resultados similares se han encontrado en otros trabajos; sin embargo, los valores encontrados son considerablemente más bajos a los de este estudio (Sabo, 2003; Goldsbrough et al., 2004, 2006; Van den Berg et al., 2015). Por otra parte, la selección de rocas grandes también ha sido encontrada en otros ectotermos, tanto vertebrados como invertebrados (Martin & Salvador, 1992; Goldsbrough et al., 2004).

La falta de diferencias en la selectividad entre las poblaciones cercanas y lejanas a la costa resalta la importancia de microambientes o microclimas en la selección de microhábitats (Pringle et al., 2013). La selección de microhábitats aparentemente no está influenciada por las diferencias en las condiciones térmicas entre localidades, ya que estas arañas podrían encontrar bajo rocas micro hábitats térmicamente homogéneos en macro hábitats térmicamente heterogéneos, como fue sugerido en el capítulo anterior. En este sentido, podría considerarse importante el papel de la estructura del micro hábitat (tamaño y temperatura) en la determinación de los refugios utilizados por ectotermos sedentarios (Huey et al., 1989; Kearney, 2002; Pringle et al., 2013).

En organismos ectotermos, la temperatura corporal (T_b) debe mantenerse constante dentro de un rango estrecho, donde los niveles de rendimiento se maximizan (Huey, 1991; Rubio & Carrascal, 1994; Sabo, 2003). En las arañas, la selección de refugios térmicos adecuados es crítica para el crecimiento y la supervivencia; donde la temperatura define los sitios de forrajeo y reproducción (Morse & Stephens, 1996, Goldsbrough et al., 2003, Glover, 2013). En climas desérticos con elevadas temperaturas durante el día, el refugio puede reducir el estrés térmico y la desecación, permitiendo que las arañas permanezcan más frías durante las partes más cálidas del día (Lubin & Henchel, 1990; Glover 2013). Esto podría ser especialmente importante para *Sicarius thomisoides*, afectando su actividad en ambientes desérticos, donde las arañas elegirían rocas lo suficientemente cálidas para maximizar su desempeño, pero lo suficientemente frías como para evitar el shock térmico (Sabo, 2003; Goldsbrough et al., 2004).

Por otro lado, con respecto al tamaño de las rocas, es sabido que rocas más grandes proporcionan mejores oportunidades para termorregulación y regulación del

agua en superficies abiertas, disminuyendo la probabilidad de encontrar temperaturas extremas (Huey et al., 1989; Van den Berg et al., 2015). Alternativamente, la selección de grandes rocas puede explicarse en parte por la posibilidad de escapar de enemigos naturales (Rubio & Carrascal, 1994; Schlesinger & Shine, 1994; Sabo, 2003; Vanden Berg et al., 2015). En este sentido, las arañas pueden preferir rocas grandes debido a que las rocas más grandes proporcionan protección contra los depredadores, aumentan la probabilidad de encontrar presas o son menos perturbadas por vertebrados que las rocas más pequeñas (Díaz et al. 2006; Van den Berg et al., 2015). De esta manera, la selección de micro hábitat estaría dado por un compromiso entre la ecología de la araña (*e.g.* forrajeo, locomoción y reproducción) y las restricciones fisiológicas propias de la especie (*i.e.* tolerancias y preferencias térmicas) (Huey et al., 1989; Huey, 1991).

Por otra parte, el uso del espacio en el microhábitat por adultos y juveniles podría ser diferente en el caso de los arácnidos (Días & Machado, 2007). El hecho de que la mayoría de los individuos encontrados en este estudio estaban solos bajo rocas, y en algunos casos consumiendo conespecíficos, sugiere que los individuos de *S. thomisoides* son intolerantes a los congéneres. Así, individuos juveniles pequeños usualmente ocupaban pequeñas rocas; mientras que las arañas adultas de gran tamaño ocupaban rocas de mayores dimensiones. Una hipótesis interesante de Morse (1980) sugiere que la utilización de micro hábitats no necesariamente puede derivarse de la selección de micro hábitat, ya que si las poblaciones son grandes y los recursos son limitados (rocas en este caso), la competencia intra e interespecífica puede excluir a los animales del hábitat preferido (Glover, 2013). En este estudio, encontramos que las arañas grandes seleccionan rocas más grandes, pero es posible en este caso que los adultos (arañas grandes) excluyan a los juveniles de este tipo de rocas. Al observar los

resultados se aprecia que en las localidades con menor proporción de adultos los juveniles suelen ocupar las rocas más grandes, es decir, tanto los juveniles como los adultos prefieren ocupar las rocas de mayor tamaño, pero cuando las arañas adultas están presentes en alta proporción excluyen a las arañas más pequeñas por competencia o canibalismo.

El hábitat de un animal determina las condiciones micro climáticas que pueden afectar la fisiología de un animal (Huey, 1991). En este escenario, la termorregulación diurna para los ectotermos nocturnos que viven en desiertos se limita a la selección adecuada de micro hábitats y su capacidad para explotar las condiciones térmicas proporcionadas por su refugio (Kearney & Predavec, 2000; Van den Berg et al., 2015). Este trabajo resalta la importancia del tamaño y la temperatura de roca en la selección de micro hábitats para *S. thomisoides*, confirmando de esta manera el mismo patrón hallado en otras arañas que viven en hábitats con ambientes térmicamente extremos (Goldsborough et al., 2004; Van den Berg et al, 2015).

En conclusión, este estudio muestra que *Sicarius thomisoides* utiliza selectivamente las rocas cálidas y las más grandes presentes, lo cual le permitiría aproximarse a las temperaturas óptimas de desempeño y eludir las condiciones de estrés térmico, corroborando la concordancia entre el nicho fundamental y nicho realizado a micro escala. Los adultos seleccionaron rocas más grandes que los juveniles, pero se sugiere que tal vez los juveniles sean excluidos de las rocas de mayor tamaño por parte de los adultos. Por otro lado, la selección de rocas no se vio afectada por las condiciones climáticas, destacando la importancia de las condiciones de micro-escala para la selección de micro hábitats en estos organismos. Sin embargo, se ignora si hay otros factores que podrían explicar mejor la selección de rocas en esta especie

(e.g. disponibilidad de presas, humedad o presencia de depredadores). Es por ello que deben realizarse futuros estudios, con el fin de evaluar otras variables del nicho que afecten la supervivencia y la reproducción de esta especie en particular.

REFERENCIAS

1. Cady, A. B. 1984. Microhabitat selection and locomotor activity of *Schizocosa ocreata* (Walckenaer). (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnology*, **11**:297-307.
2. Cobb, V. A. 1994. Effects of temperature on escape behaviour in the cribellate spider, *Oecobius annulipes* (Araneae, Oecobiidae). *The Southwestern Naturalist*, **39**, 391-394.
3. Dias, S.C. & Machado, G. 2007. Microhabitat use by the whip spider *Heterophrynus longicornis* (Amblypygi, Phrynidae) in Central Amazon. *J. Arachnology*, **34**, 540–544.
4. Díaz J. A., Monasterio, C. & Salvador, A. 2006. Abundance, microhabitat selection and conservation of eyed lizards (*Lacerta lépida*): a radiotelemetric study. *J. Zool.* **268**, 295 – 301.
5. diCastri, F. & Hajek, E. 1976. Bioclimatología de Chile. Santiago, Chile: Pontificia Universidad Católica de Chile.
6. Glover, N. 2013. The habitat preferences of web building spiders. *The Plymouth Student Scientist*. **6**, 363 – 375.
7. Goldsbrough, C.L., Hochuli, D.F. & Shine, R. 2003. Invertebrate biodiversity under hot rocks: habitat use by the fauna of sandstone outcrops in the Sydney region. *Biol. Cons.* **109**, 85–103.
8. Goldsbrough, C.L., Hochuli, D.F. & Shine, R. 2004. Fitness benefits of retreat-site selection: spiders, rocks, and thermal cues. *Ecology*. **85**, 1635–1641.

9. Goldsbrough, C. L., R. Shine, & D. F. Hochuli. 2006. Factors affecting retreat-site selection by coppertail skinks (*Ctenotus taeniolatus*) from sandstone outcrops in eastern Australia. *Austral Ecology* **31**, 326–336.
10. Hall, L.S., Krausman, P.R. & Morrison, M.L. 1997. The habitat concept and a plea for standard terminology. *Wildlife Soc. B.* **25**,173-182.
11. Huey, R., & R. Stevenson. 1979. Integrating thermal physiology and ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Integrative and Comparative Biology* 19:357.
12. Huey, R. B., Peterson, C. R., Arnold S. J. & Porter, W. 1989. Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology.* **70**, 931–944.
13. Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *Am. Nat.* **137**, S91–S115.
14. Hutto, R. L. 1985. Habitat selection by nonbreeding migratory land birds. Pp. 455-476 *In* M.L. Cody (ed.). *Habitat Selection in Birds*. Academic Press, Orlando, Fla.
15. Kearney, M. & Predavec, M. 2000. Do nocturnal ectotherms thermoregulate? A study of the temperate gecko *Christinus marmoratus*. *Ecology* **81**, 2984–2996.
16. Kearney, M. 2002. Hot rocks and much-too-hot rocks: seasonal patterns of retreat-site selection by a nocturnal ectotherm. *J. Therm. Biol.* **27**, 205–218.
17. Krausman, P. 1999. Some Basic Principles of Habitat Use. In ‘*Grazing Behavior of Livestock and Wildlife.*’ (Eds K Launchbaugh, K Sanders and J Mosley) pp. 85-90. (University of Idaho: Moscow, USA).
18. Krebs, C. 1972. *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance* . New York: Harper and Row, 694 pp.
19. Lubin, Y.D. & Henschel, J.R. 1990. Foraging at the thermal limit: burrowing spiders (Seothyrea, Eresidae) in the Namib desert dunes. *Oecologia*, **84**, 461-467.
20. Magalhães, I.L.F., Brescovit, A.D. & Santos, A.J. 2013. The six-eyed sand spiders of the genus *Sicarius* (Araneae: Haplogynae: Sicariidae) from the Brazilian Caatinga. *Zootaxa.* **3599**, 101-135.

21. Magalhães, I.L.F, Brescovit, A.D. & Santos, A. J. 2017. Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical Sicarius. *Zool. J. Linn. Soc* **179**, 767–864.
22. Manly, B., Mcdonald, L. & Thomas, D. 1993. Resource selection by animals. Statistical design and analysis for field studies. London: Chapman & Hall.
23. Manly, B.F.J., McDonald, L.L., Thomas, D.L., McDonald, T.L., Erickson, W.P., 2002. Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies, second edition. Kluwer Academic Publishers, Boston, MA, USA, p. 240
24. Martín, J. & Salvador, A. 1997. Microhabitat selection by the Iberian rock lizard *Lacerta monticola*: effects on density and spatial distribution of individuals. *Biol. Cons.* **79**, 303–307.
25. Martin, T. E. 2001. Abiotic vs. biotic influences on habitat selection of coexisting species: climate change impacts? *Ecology* **82**,175–188.
26. Martin, T.L. & Huey, R.B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’sinequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist*, 171, E102–E118.
27. Morse, D.H. 1980. Behavioural mechanisms in ecology. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.
28. Morse, D.H. & Stephens E.G. 1996. The consequences of adult foraging success on the components of lifetime fitness in a semelparous, sit and wait predator. *Evol. Ecol.* **10**, 361–373.
29. Pringle, R.M., Webb, J.K. & Shine, R. 2003. Canopy structure, microclimate, and habitat selection by a nocturnal snake, *Hoplocephalus bungaroides*. *Ecology*, **84**, 2668-2679.
30. Riechert, S. E. 1976. Web-site selection in a desert spider. *Oikos*, **27**, 311-315.
31. Riechert, S. E. & Tracy, R. 1975. Thermal balance and prey availability: bases for a model relating web-site characteristics to spider reproductive success. *Ecology*, **56**, 265-284.
32. Rubio, J. L. & Carrascal, L.M. 1994. Habitat selection and conservation of an endemic spanish lizard *Algyroides marchi* (Reptilia, Lacertidae). *Biol. Cons.* **70**, 245–250.

33. Sabo, J. L. 2003. Hot rocks or no hot rocks: overnight retreat availability and selection by a diurnal lizard. *Oecologia*, **136**, 329–335.
34. Schlesinger, C.A. & Shine, R. 1994. Choosing a rock: perspectives of a bush-rock collector and a saxicolous lizard. *Biol. Cons.* **67**, 49–56.
35. Sih, A.L., B. Kats & R.D. Moore. 1992. Effects of predatory sunfish on the density drift and refuge use of stream salamander larvae. *Ecology* **73**, 1418–1430.
36. Taucare-Ríos, A. & Sielfeld, W. 2013. Arañas (Arachnida: Araneae) del extremo norte de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, **62**, 7-27.
37. Van den Berg, F. T., Thompson, M. B. & Hochuli, D. F. 2015. When hot rocks get hotter: behavior and acclimatization mitigate exposure to extreme temperatures in a spider. *Ecosphere* 6 (5), **88**, <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00436.1>.
38. Veloso, C., Luhr, D. Marfull, R., Torres-Contreras, H., Figueroa, D.P. Sabat, P. & Canals, M. 2012. Characterization of the thermal micro-environment of *Paraphysa parvula* Pocock 1903 (Araneae, Theraphosidae), a spider from Chilean Andes. *J. Arachnology* **40**, 34–38.
39. Voss, S. C., Maln, B.Y. & Dadour, I.R. 2007. Habitat preference of the urban wall spider *Oecobius navus* (Araneae, Oecobiidae). *Aust. J. Entomol.* **46**, 261-268.
40. Webb, J.K. & Shine, R. 2000. Paving the way for habitat restoration: can artificial rocks restore degraded habitat of endangered reptiles? *Biol. Cons.* **92**, 93-99.
41. Wise, D. H. 1993. Spiders in ecological webs. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

CAPITULO 3: Nicho térmico y distribución potencial: relacionando el nicho fundamental y realizado en la araña *Sicarius thomisoides* (Araneae: Sicariidae).

RESUMEN

La modelación de nicho ecológico puede proporcionar información valiosa sobre el rango distributivo de los animales y plantas, donde el clima puede ser considerado una condicionante de gran importancia para definir los patrones distribucionales. Los organismos ectotermos son especialmente afectados por las condiciones ambientales del medio, especialmente por la temperatura. En este sentido, pueden encontrarse áreas cuyas temperaturas se aproximen a las tolerancias fisiológicas de las especies o áreas donde los organismos puedan sobrevivir y reproducirse a temperaturas óptimas lejanas a los críticos de desempeño fisiológico. Mediante las curvas de desempeño térmico halladas en laboratorio uno puede acercarse al nicho fundamental de la especie. De esta manera, la fisiología térmica puede ser usada para predecir la distribución potencial de los organismos por medio de modelos de nicho. En este capítulo, se evalúa la influencia de la temperatura sobre la distribución potencial de la araña *S. thomisoides*, esperando que exista una alta concordancia entre los requerimientos fisiológicos de la especie (nicho fundamental) y las probabilidades de ocurrencia (nicho realizado) de la especie en el espacio geográfico. Para realizar esto se pretende estimar el TSM, CT min- Tmin y WT para las distintas localidades donde la especie se encuentra y estimar que tanto se alejan o acercan estos valores de los parámetros de la curva de desempeño. Los resultados muestran una fuerte relación entre el nicho fundamental y realizado en esta especie, donde la presencia de este arácnido está claramente determinado por las condiciones térmicas ambientales. Las mayores probabilidades de ocurrencia ocurren en la costa y en el norte de Chile donde los valores de TSM son más bajos, es decir, donde las temperaturas locales se acercan al

óptimo de desempeño. Por otro lado, las zonas del interior y de ambientes más fríos en el sur de Chile se acercan al punto crítico mínimo de desempeño traduciéndose en bajas probabilidades de ocurrencia.

INTRODUCCION

La modelación del nicho puede proporcionar información valiosa sobre el rango distributivo de los animales y plantas en general (Raxworthy et al., 2003). En este sentido, los modelos de distribución de especies (SDMs), especialmente los correlacionales (*i.e.* basados en ocurrencias) han sido utilizados para predecir la distribución potencial de los organismos, vinculando los registros de las especies con las restricciones ambientales determinadas por el clima, siendo considerado una expresión del nicho realizado de la especie (Guisan & Zimmermann, 2000; Elith & Leathwick, 2009). El nicho realizado es un subconjunto del nicho fundamental, es decir, la gama de condiciones ambientales que el organismo puede tolerar cuando no está restringida en su distribución por interacciones biológicas y su capacidad de dispersión (Hutchinson, 1957; Pulliam, 2000).

Por otra parte, mediante las curvas de desempeño térmico halladas en laboratorio uno puede acercarse al nicho fundamental de la especie. De esta manera, la fisiología térmica puede ser usada para predecir la distribución potencial de los organismos por medio de modelos mecanicistas (fisiología) y correlacionales verificando cómo estas propiedades pueden ajustarse a sus requerimientos fisiológicos como las temperaturas óptimas y rangos de tolerancia (Kearney & Porter, 2009). Pese al extraordinario uso que tienen este tipo de modelos de distribución, en general ambos modelos han sido usados separadamente, dando cuenta del nicho realizado y fundamental de forma independiente en la que además suelen encontrarse considerables diferencias (Kearney & Porter, 2004; Vink et al., 2011).

A partir de las curvas de desempeño y las variables climáticas extraídas de los puntos de ocurrencia es posible modelar el nicho de las especies, estableciendo zonas de tolerancia fisiológica en el espacio geográfico basado en el desempeño de la especie (Gerick et al., 2004). De esta manera, considerando las respuestas fisiológicas de los organismos frente a la variación ambiental, los modelos de distribución de especie (SDM) pueden dar cuenta del potencial de las poblaciones para ocupar ciertas zonas geográficas térmicamente óptimas y evitar aquellas zonas subletales (Kearney & Porter, 2004; Gerick et al., 2014). Es claro que con esta aproximación lo que estamos evaluando es la proyección espacial del nicho realizado, o sea el espacio disponible para una especie luego de haber sufrido efectos competitivos, depredación y/o limitaciones a la dispersión (Pulliam 2000; Soberón & Peterson, 2005; Hijmans & Graham, 2006).

Las arañas son organismos ectotermos cuya distribución se ha mostrado claramente influenciada por las condiciones climáticas del medio ambiente, principalmente por la temperatura (Rubio & Acosta, 2011; Canals et al., 2016; Taucare-Ríos et al., 2016; Taucare-Ríos et al., 2017). La mayoría de los estudios realizados con arañas, utilizando modelación de nicho se han concentrado en especies de Argentina y Brasil (Rubio et al. 2010; Días et al. 2011; Rubio y Acosta 2011). Por otro lado, en Chile recientemente se ha estimado la distribución potencial de *Loxosceles laeta* (Nicolet, 1849) y *Scytodes globula* (Nicolet, 1849), destacando la temperatura y las precipitaciones como determinantes para la distribución de *L. laeta* y *S. globula* respectivamente (Canals et al., 2016).

La araña *Sicarius thomisoides* es una especie ampliamente distribuida en Chile, habitando diferentes tipos de climas. Dado que *Sicarius thomisoides*, es un organismo

ectotermo y está sometido a un amplio gradiente de temperaturas es posible que su presencia y abundancia (*i.e.* ocurrencias) esté condicionada por la temperatura ambiental. En ese sentido, la temperatura puede estar determinando el patrón de distribución que se observa a macro escala, donde la idoneidad del hábitat y las probabilidades de ocurrencia incrementen a medida que se acerquen al óptimo de desempeño térmico predicho por el nicho fundamental y disminuyan a medida que se acerquen a los críticos de desempeño.

En este capítulo se pretende evaluar la concordancia entre el nicho fundamental y realizado de esta especie, pero a una a macro escala geográfica. A partir del modelo y las curvas de desempeño se obtendrán las áreas geográficas o lugares con las temperaturas más cercanas al óptimo, así como aquellos sitios más alejados de los puntos críticos de desempeño. En este sentido, si existe una estrecha relación entre la presencia u ocurrencia de la especie (*i.e.* nicho realizado) en el espacio geográfico y sus requerimientos térmicos (*i.e.* nicho fundamental) se plantea como hipótesis que las mayores probabilidades de ocurrencia se obtendrán en aquellas zonas cuyas temperaturas se aproximen a las temperaturas óptimas y se alejen de las temperaturas críticas de desempeño.

MATERIAL Y METODOS

Curvas de desempeño

Se evaluó el desempeño locomotor utilizando la velocidad de enderezamiento o “rollover sped” (*i.e.* velocidad a la cual los animales cambian de la posición dorsal a la posición ventral) como proxy de la relación entre el desempeño del organismo y la

temperatura ambiental (Gaitán-Espitia et al., 2013). A partir de las curvas de desempeño se obtuvieron: (1) la temperatura óptima (T_{opt}) y los rangos de tolerancia CT_{min} y CT_{max} (Gerick et al., 2004). Se utilizaron un total de 60 individuos para los experimentos considerando la distribución conocida de la especie. Debido a que en el capítulo anterior no se encontraron diferencias en los parámetros de la curva entre localidades, se generó una única curva de desempeño térmico considerando los valores promedios de todas las localidades (ver Capítulo 1).

Modelación de nicho climático

El rango geográfico fue modelado con Maxent Versión 3.3.4 (Phillips et al., 2009) que produce resultados que van de 0 a 1, indicando la idoneidad relativa de una celda dada (Phillips et al., 2006). Se asignó el 25% de los puntos para probar el modelo y el 75% de los datos para entrenar el modelo. Se seleccionó un modelo promedio de 50 réplicas (bootstrap). Para regular el exceso de parametrización se utilizó $\beta = 1$ (Phillips & Dudík, 2008). Las predicciones resultantes se visualizaron y mapearon importando los archivos ASCII al formato de cuadrícula DIVA-GIS 5.4 (Hijmans et al., 2005). Para estimar la contribución relativa de cada variable en el modelo final se utilizó el porcentaje de contribución (PC) y el análisis Jackknife del AUC de las variables ambientales utilizadas para la construcción de los ENMs (Phillips et al., 2006). La precisión del modelo se evaluó mediante el cálculo del índice de AUC en Maxent. Los valores de AUC superiores a 0,9 indican un poder predictivo muy bueno, valores entre 0,8 y 0,9 indican un buen poder predictivo y valores entre 0,7 y 0,8 indican un poder predictivo útil, pero bajo (Swets, 1988). En primera instancia se modela el nicho de forma preliminar considerando todas las variables de temperatura y precipitaciones,

reflejándose un aporte significativo de la temperatura por sobre las precipitaciones. En este sentido, los modelos fueron ejecutados finalmente solo con las variables de temperatura (Bio1-11) dado a la importancia de esta variable climática sobre la distribución potencial en arañas de la familia Sicariidae (Canals et al., 2015; 2016). A partir de esto se efectuaron análisis a dos diferentes escalas: longitudinal (costa vs interior) y climático o latitudinal de norte a sur. El primero de ellos considerando únicamente las ocurrencias costeras (sitios cuya altura estuviera entre 0 y 250 m s.n.m.) y aquellos sitios alejados de la costa (sitios cuya altura fuese mayor a los 250 m s.n.m.). Los climas considerados siguen la definición de di Castri & Hajek (1961): desértico (desde Arica hasta Copiapó), semidesértico (Copiapó a Vallenar) y mediterráneo (desde el Aconcagua hasta el Maule).

Datos ambientales

Las variables bioclimáticas se obtuvieron de la base de datos Worldclim (<http://www.worldclim.org>). Esta base de datos incluye un total de 19 variables bioclimáticas que resumen la información sobre temperatura y precipitación (Hijmans et al. 2005) con una resolución de 30 arco segundos ($\sim 1 \text{ km}^2$). Once variables se relacionaron con la temperatura: B1 = temperatura media anual; B2 = margen diurno medio [media mensual (temperatura máxima-temperatura mínima)]; B3 = isoterma $(B2 / B7) (* 100)$; B4 = estacionalidad de la temperatura (desviación estándar * 100); B5 = temperatura máxima en el mes más cálido; B6 = temperatura mínima en el mes más frío; B7 = rango anual de temperatura (B5-B6); B8 = temperatura media durante el trimestre más húmedo; B9 = temperatura media durante el trimestre más seco; B10 = temperatura media durante el trimestre más cálido, y B11 = temperatura media

durante el trimestre más frío. Ocho variables se relacionaron con la precipitación: B12 = precipitación anual; B13 = precipitación durante el mes más húmedo; B14 = precipitación durante el mes más seco; B15 = estacionalidad de la precipitación (coeficiente de variación); B16 = precipitación durante el trimestre más húmedo; B17 = precipitación durante el trimestre más seco; B18 = precipitación durante el trimestre más cálido, y B19 = precipitación durante el trimestre más frío. Se utilizaron todos los registros disponibles de *Sicarius thomisoides* para Chile en la literatura (Magalhães et al., 2017) obteniéndose un total de 123 ocurrencias luego de eliminar ocurrencias repetidas.

Desempeño fisiológico y modelación de nicho

En primera instancia se generó el modelo de nicho basado únicamente en las variables de temperatura (nicho térmico) y se utilizó dicho modelo como hipótesis a poner a prueba, obteniéndose las zonas de máxima y baja probabilidad de ocurrencia en el espacio geográfico y en el espacio del nicho, estableciéndose con ello una zona de tolerancia fisiológica. Las probabilidades de ocurrencia (PO) fueron extraídas a partir del modelo generado con las ocurrencias de costa vs interior y para los distintos tipos de clima respectivamente. A partir de la información obtenida en laboratorio y la información extraída de las variables climáticas de cada ocurrencia de la especie se pudo estimar el margen de seguridad térmica que mide que tan cerca está la temperatura del hábitat o localidad (T_{hab}) a la temperatura óptima de desempeño térmico hallado en laboratorio (T°_{opt}) (TSM: diferencia entre la temperatura del hábitat y la temperatura óptima), considerando en este caso las temperaturas medias del trimestre más cálido (BIO 10) (Diciembre-Febrero) como la temperatura del hábitat

(T_{hab}) (Gerick et al., 2004). Además, usando esta misma variable bioclimática se midió el índice WT (warming tolerance) como una medida de la tolerancia térmica, el cual resulta de la diferencia entre la temperatura crítica máxima (CT_{max}) y la temperatura del hábitat (T_{hab}) (Gaitan Espitia et al., 2014). Por último, se calculó la diferencia entre la temperatura media durante el trimestre más frío (BIO11) y la temperatura mínima crítica de desempeño (CT_{min}), determinando de esta forma las áreas en que las poblaciones podrían acercarse a las temperaturas críticas mínimas y máximas, respectivamente. En cada caso se extrajeron las variables climáticas para las 123 ocurrencias de la especie, obteniéndose: TSM , $T^{opt} - T_{hab}$, WT , $CT_{max} - T_{hab}$ y $T^{opt} - T_{hab} - CT_{min}$. Para determinar si existen diferencias entre las probabilidades de ocurrencias (PO) y los parámetros estudiados entre climas y macro-hábitats (costa e interior) se realizó un ANOVA factorial, utilizando una prueba a posteriori de Tukey para evaluar las posibles diferencias entre las medias ($p < 0,05$). Se realizó una correlación de Spearman entre las PO obtenidas y la temperatura óptima de desempeño de cada localidad estudiada, como un proxy de la relación entre nicho fundamental y realizado ($n = 6$). Previo a este análisis se evaluaron los supuestos de normalidad y homocedasticidad con las pruebas de Kolmogorov-Smirnov y Levene, respectivamente.

RESULTADOS

Parámetros de la curva de desempeño térmico

La curva de desempeño térmico está claramente sesgada hacia las altas temperaturas aumentando rápidamente la velocidad de enderezamiento (una medida del fitness) a partir de los 15°C hasta un rango óptimo que va desde los 25 a los 30°C, a partir del cual comienza a decaer hasta los 40°C. Las bajas temperaturas afectan considerablemente más el desempeño locomotor que las altas temperaturas, especialmente bajo los 15°C (Fig. 3.1). Los parámetros de la curva obtenidas a partir de la curva de desempeño promedio entre poblaciones arrojan una crítica mínima promedio (CT min) de $6,56 \pm 1,72$ °C, mientras que la máxima (CT max) fue de $44,23 \pm 4,92$ °C. El desempeño máximo (u_{max}) y la temperatura óptima promedio para esta araña fueron de $1,15 \pm 0,43$ s⁻¹ y $25,33 \pm 2,65$ °C, respectivamente (T° optima por localidad: Iquique: $26,01 \pm 2,2$ °C; Canchones: $26,45 \pm 2,91$ °C; Punta de Choros: $24,19 \pm 2,63$ °C; Vicuña: $25,77 \pm 4,08$ °C; Maitencillo $23,71 \pm 2,5$ °C: Lo Prado: $25.82 \pm 2,82$ °C).

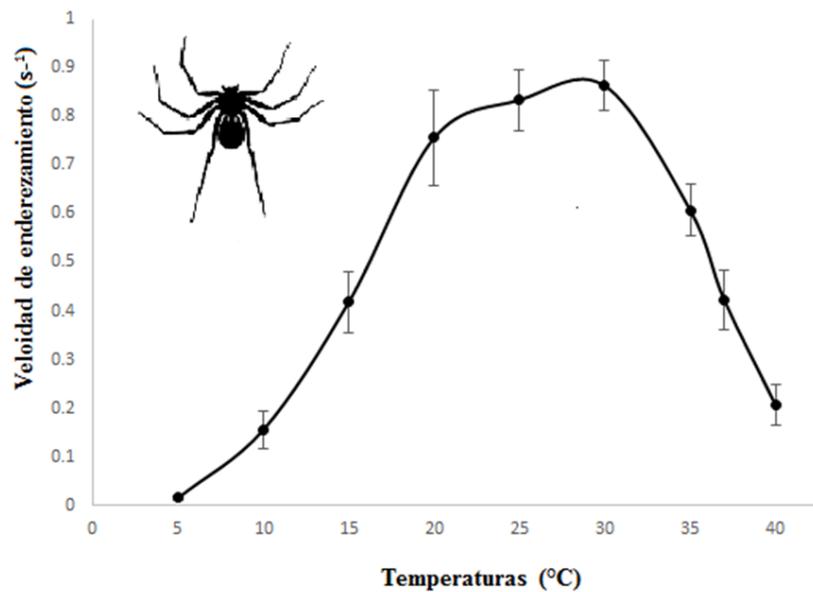
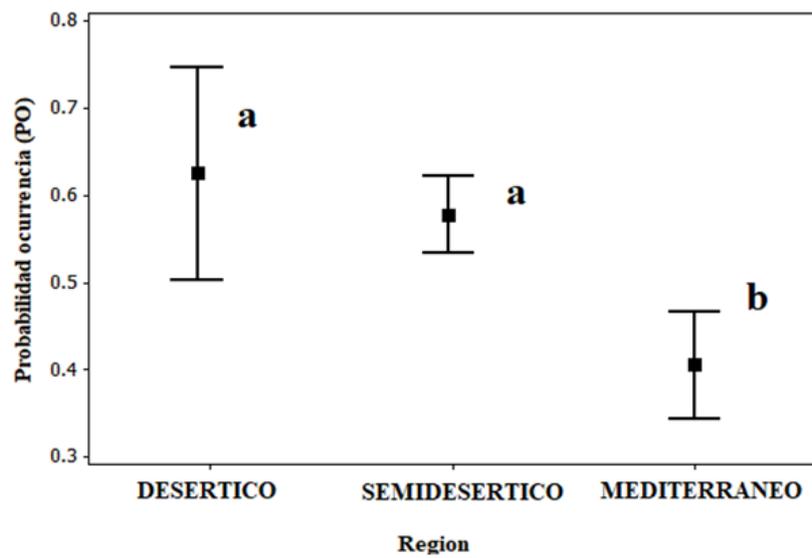


Figura 3.1. Curva de desempeño térmico promedio generado a partir de la velocidad de enderezamiento (s⁻¹) en el capítulo 1.

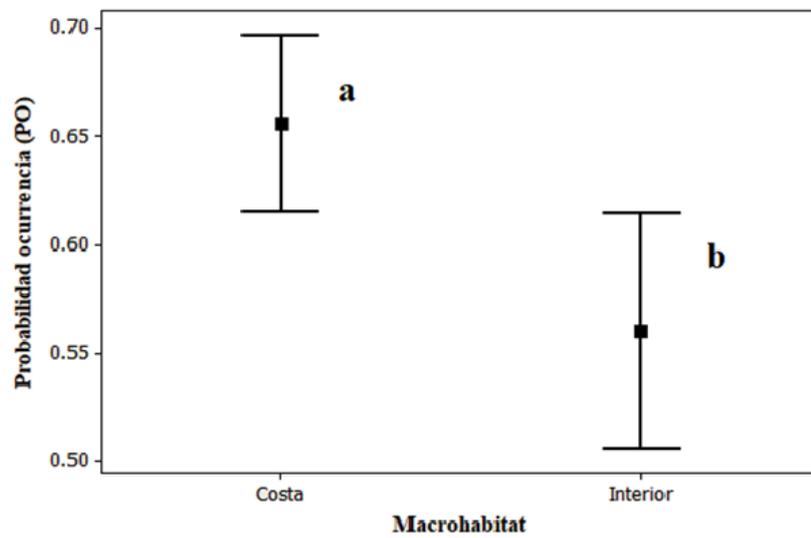
Distribución potencial y probabilidades de ocurrencia (PO)

El valor del índice AUC para los modelos generados por Maxent fue bastante bueno, con un valor de $AUC = 0,95 \pm 0,009$ (50 réplicas). El área geográfica con las mayores probabilidades de ocurrencia está situada en la zona costera de la distribución de la especie, en climas desérticos y semidesérticos, mientras que al interior (lejos de la costa) las probabilidades disminuyen considerablemente (ANOVA factorial: $F_{2, 119} = 7,11$, $p = 0,001$) (Figuras 3.2A-B). La mayor idoneidad climática reconocida por el modelo se extiende desde la costa de Antofagasta hasta la región de Coquimbo (0,7-0,94). Se encontró una baja probabilidad de ocurrencia hacia el interior del norte de Chile en climas desérticos y semi-desérticos, mientras que aumenta paulatinamente hacia el interior en climas mediterráneos (0,5-0,7) (Figura 3.3).

A)



B)



Figuras 3.2. A-B. Probabilidades de ocurrencia promedio (PO) según tipo de clima y macro hábitat estudiado. Letras distintas indican diferencias significativas entre las medias (Prueba de Tukey).

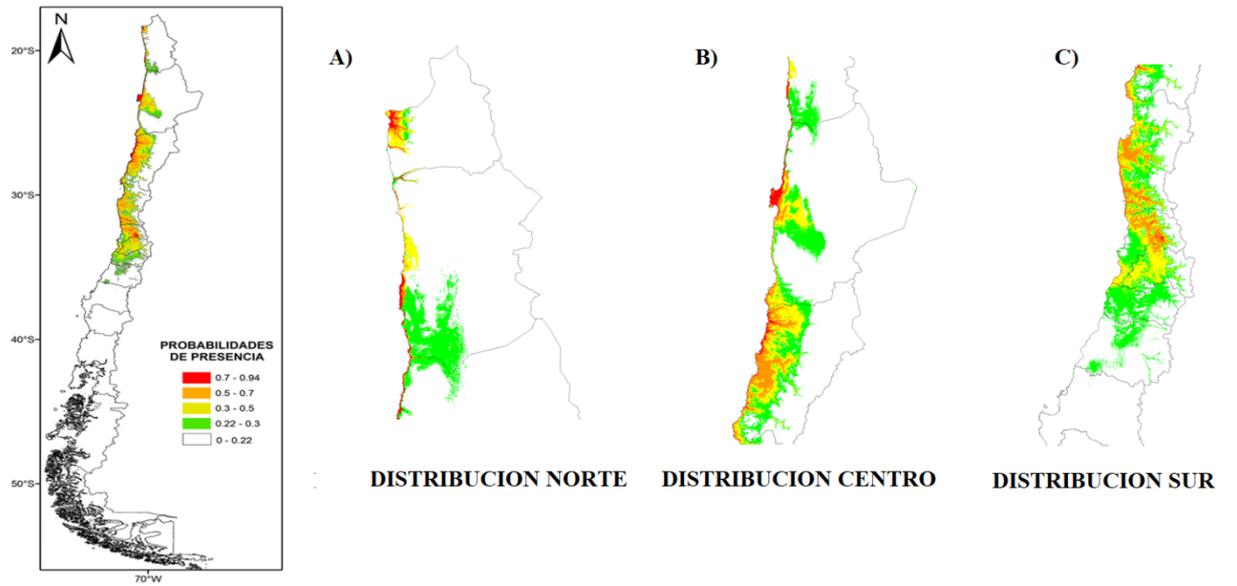


Figura 3.3. Distribucion potencial de *Sicarius thomisoides* mostrando las áreas geográficas de mayor y menor probabilidad de ocurrencia.

Análisis bioclimático y hábitat.

Las temperaturas juegan un rol clave en la distribución de esta especie afectando significativamente la presencia de esta araña, especialmente las variables de temperatura relacionadas con el periodo más cálido (Bio 9) y seco (Bio 10) (diciembre-febrero) del año. La temperatura media anual para el área predicha fue de $15,37 \pm 2,66$ °C (Bio 1), la temperatura media para el trimestre más seco y cálido fueron de $18,78 \pm 2,92$ °C (Bio 9) y $19,09 \pm 2,47$ °C (Bio 10), respectivamente. La temperatura máxima para el mes más cálido fue de $25,21 \pm 2,47$ °C (Bio 5) y la mínima del mes más frío (Bio 6) fue de $6,53 \pm 3,9$ °C, mientras que la temperatura media para el trimestre más frío y para el trimestre más húmedo fueron de $11,78 \pm 3,11$ °C (Bio 11) y $12,50 \pm 3,34$ °C, respectivamente. Por otro lado, el hábitat de esta araña destaca por precipitaciones anuales promedio de $136,45 \pm 154,99$ mm (Bio 12), $37,06 \pm 35,39$ mm en el periodo más húmedo (Bio 13) y $0,29 \pm 0,84$ mm durante el periodo más seco (Bio 14). Las precipitaciones durante el periodo más cálido (Bio 18) y más frío (Bio 19) fueron de $3,22 \pm 9,27$ mm y $85,94 \pm 94,02$ mm, respectivamente.

La variable de mayor importancia para el modelo resultaron ser Bio 9 (31,5%) y Bio 11 (26,2%), que corresponden a las temperaturas media del periodo más seco y más frío, respectivamente (Tabla 3.1). En este contexto, la probabilidad de ocurrencia aumenta en aquellas áreas geográficas cuyas temperaturas durante el periodo más cálidos son iguales o superiores a $23,3^{\circ}\text{C}$ y superiores a $16,6^{\circ}\text{C}$ durante el periodo más frío, siendo las temperaturas máximas y mínimas las variables de mayor importancia para la presencia/ausencia de esta especie. (Figura 3. 4).

Combinando el nicho térmico con el nicho climático.

Los resultados muestran que las localidades de costa son las que más se aproximan a la temperatura óptima de desempeño térmico con bajos valores de TSM en comparación a las localidades del interior (ANOVA dos factores, $F_{1, 1165} = 19,06$, $p < 0,0001$). A nivel latitudinal también se encontraron diferencias entre los distintos climas. En este caso, las localidades con clima desértico poseen los valores más bajos de TSM y son las que más se acercan al óptimo de desempeño, mientras que las localidades presentes en climas semi-desérticos y mediterráneos se alejan del óptimo de desempeño con altos valores de TSM (ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 6,99$; $p = 0,001$) (Fig. 5). Por otra parte, se encuentra una alta correlación entre las temperaturas óptimas de desempeño obtenidas en laboratorio para cada localidad (nicho fundamental) y las probabilidades de ocurrencia (PO) para dicha localidad predicha por el modelo de distribución (nicho realizado) (Correlación de Spearman = 0,82, $p = 0,043$).

En cuanto a las tolerancias térmicas, se encontraron diferencias significativas en WT para los dos macro-hábitats estudiados, donde las localidades costeras tienen los valores más bajos (ANOVA dos factores, $F_{1, 165} = 19,05$; $p < 0,001$). Por otro lado, en el clima mediterráneo las poblaciones se alejan significativamente de los críticos máximos (CTmax) en comparación a las localidades de clima desértico (ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 6,99$; $p < 0,001$) (Fig. 6), pero se acercan considerablemente a los críticos mínimos (CTmin), principalmente en localidades de interior, mientras que las localidades de clima desértico y semidesértico se alejan considerablemente de los críticos mínimos de desempeño (ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 22,48$; $p < 0,001$) (Fig.

7). No hubo interacción entre el macro-hábitat y el tipo de clima para ningún parámetro estudiado (TSM: ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 0,68$; $p = 0,503$; WT: ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 0,68$; $p = 0,503$; T_a mínima – CT min: ANOVA dos factores, $F_{2, 165} = 0,92$; $p = 0,399$).

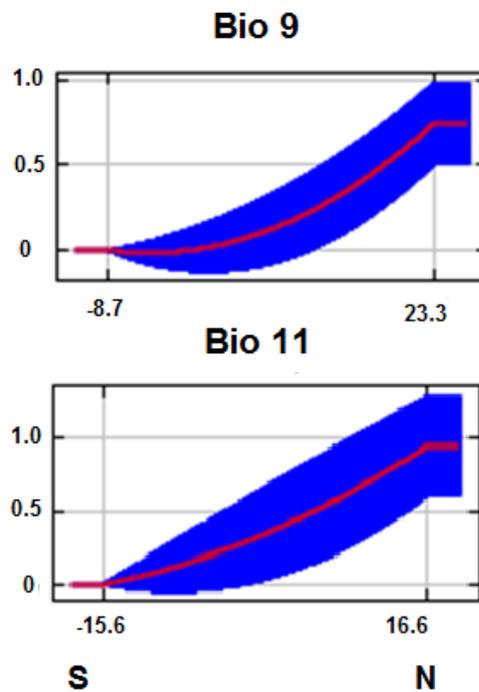


Figura 3.4. Curvas de respuesta de las variables de temperatura más importantes para el modelo de distribución (Temperaturas máximas y mínimas). Las curvas están dispuestas de sur a norte (S-N), desde izquierda a derecha. BIO 9 = Temperatura media trimestre más seco (Enero-Febrero); BIO 11 = Temperatura media trimestre más frío (Julio-Agosto).

Tabla 3.1. Contribución porcentual para el modelo generado únicamente con las variables climáticas de temperatura. Porcentaje de contribución (PC).

	Variables	PC
Bio 9	Temperatura media del trimestre más seco	31,5
Bio 11	Temperatura media del trimestre más frío	26,2
Bio 1	Temperatura media anual	8,2
Bio 5	Temperatura máxima mes más cálido	6,9
Bio 10	Temperatura media del trimestre más cálido	6,2
TOTAL		79,0

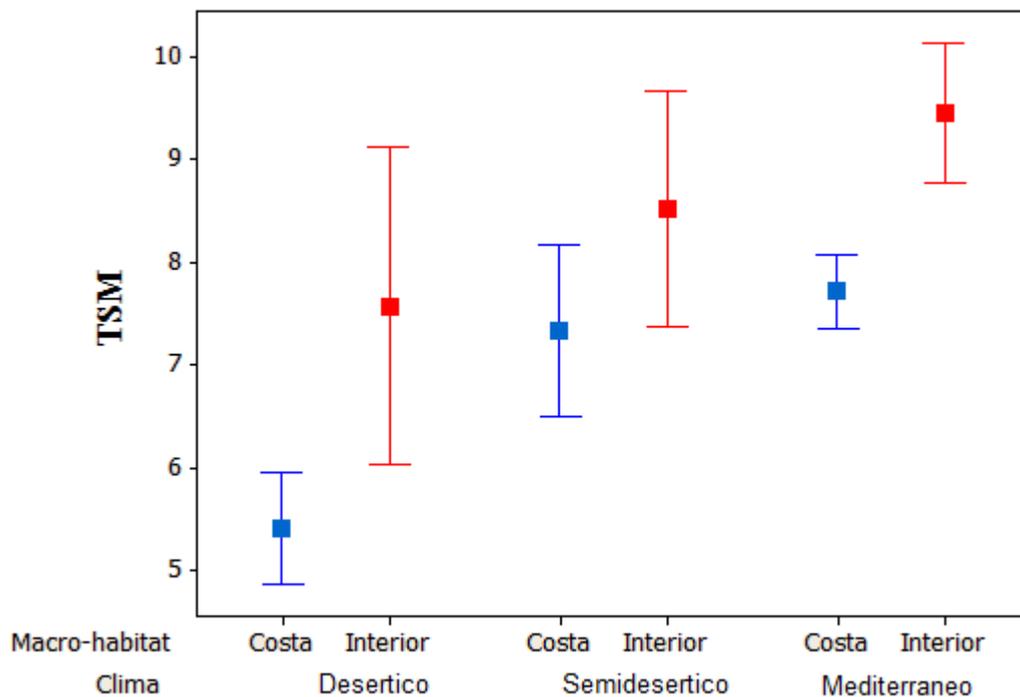


Figura 3.5. Variación de TSM para distintos climas y macro-hábitats en la que *S. thomisoides* está presente. Menores valores de TSM indican mayor proximidad al óptimo de desempeño predicho por el nicho fundamental.

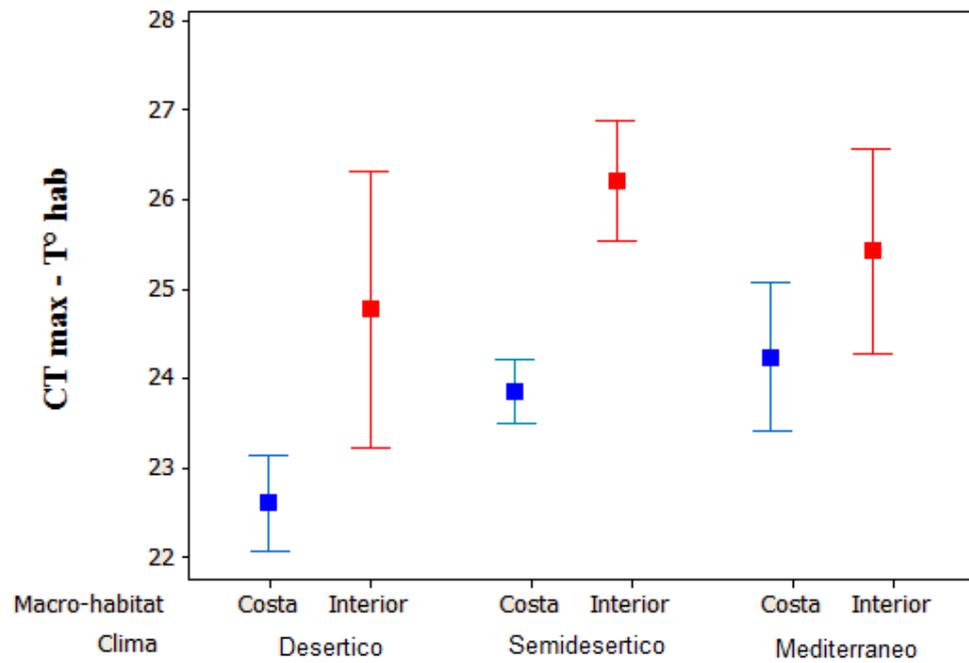


Figura 3.6. Variación de WT ($CT_{max} - T^{\circ} hab$) para distintos climas y macro-hábitats en la que *S. thomisoides* está presente. Bajos valores de WT indican alta proximidad a las temperaturas máximas críticas predicho por el nicho fundamental.

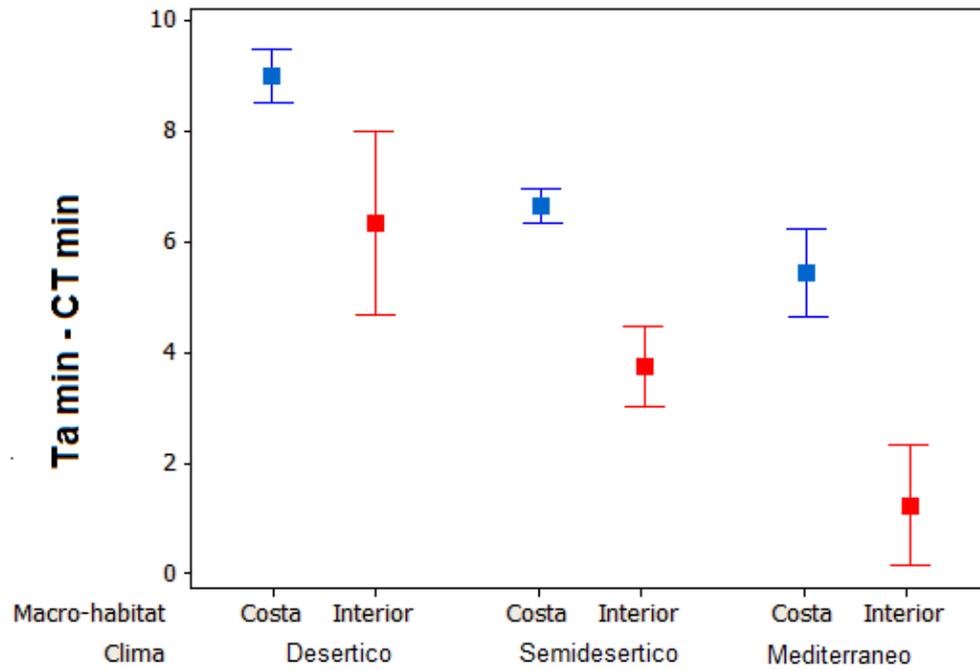


Figura 3.7. Variación de la diferencia entre T_a mínima y CT_{min} para distintos climas y macro-hábitats donde *S. thomisoides* está presente. Bajos valores entre la diferencia de CT_{min} y T° a mínima indican una mayor proximidad a temperaturas críticas mínimas predicho por el nicho fundamental.

DISCUSION

En este capítulo se ha encontrado una alta concordancia entre las máximas probabilidades de ocurrencia del modelo (nicho realizado) y las temperaturas óptimas de desempeño predichas por el nicho fundamental. Por otro lado, las probabilidades de ocurrencia más bajas se encontraron en aquellas zonas geográficas que se aproximaron a la temperatura crítica mínima, la cual según nuestros resultados afecta considerablemente más al desempeño locomotor de *S. thomisoides* que las altas temperaturas. En este contexto, por medio del contraste nicho realizado-nicho fundamental se puede predecir la presencia de esta especie en regiones fisiológicamente óptimas para su desempeño, donde existe un mayor ajuste en localidades de clima desértico y semidesértico, en la que las bajas temperaturas promedio del clima mediterráneo restringirían considerablemente su distribución a macro escala.

Las localidades más cercanas a CT max se encontraron en la costa de climas desérticos con bajos valores de WT, mientras que los más cercanos a los CT min se hallaron en el sur de la distribución de la especie y en localidades del interior, corroborando la importancia de los periodos cálidos y fríos (Bio 10 y Bio 11) para la distribución de esta especie. Las temperaturas promedio del hábitat se encontraron siempre por debajo de las temperaturas críticas máximas de desempeño ($CT\ max > T\ hab$), pero ciertas zonas del sur (clima mediterráneo) y en localidades alejadas de la costa (poblaciones de interior) se hallaron localidades con temperaturas inferiores a las mínimas críticas

($CT_{min} > T_{hab}$), expresándose en bajas probabilidades de ocurrencia y potenciales zonas de riesgo térmico para esta especie. Es decir, es posible hallar una porción considerable del nicho fundamental (en el eje térmico del nicho) en el espacio geográfico ocupado por esta araña. Estas bajas temperaturas se concentrarían en el periodo más frío del año (invierno), donde la actividad de la especie disminuye considerablemente (Brescovit com. person. 2016); sin embargo, los resultados anteriores sugieren que estas arañas enfrentarían estas dificultades por medio de la selección de micro-hábitats térmicamente idóneos (ver Capítulo 3).

Los análisis globales de vulnerabilidad climática en ectotermos han predicho que las poblaciones de latitudes altas tienen mayores márgenes de seguridad térmica (TSM) en comparación a las que viven a bajas latitudes, alejándose de las temperaturas óptimas (Huey et al., 2009), lo que es respaldado por estos resultados. Sin embargo, pese a que las poblaciones del sur se alejan de las temperaturas óptimas, esto se ve compensado por un amortiguamiento fisiológico hacia el estrés térmico de altas temperaturas (Duarte et al., 2012). En este sentido, los efectos térmicos letales y subletales sobre el rendimiento pueden ser amortiguados por una serie de respuestas compensatorias en ectotermos, incluyendo cambios en la fenología y distribución de las especies (Parmesan & Yohe, 2003) o comportamientos termoregulatorios (Huey, 1990). Es interesante observar el pronunciado efecto de las bajas temperaturas en el desempeño locomotor de las arañas, las cuales parecen ser más relevantes que las altas temperaturas (Cobb, 1994; Stork, 2012). En este sentido, las bajas temperaturas restringirían la actividad de las arañas en ambientes fríos debido al efecto negativo sobre su capacidad de movimiento, lo que es esencial para el forrajeo, el escape de predadores y su reproducción (Riechert & Tracy, 1975; Cobb, 1994; Voss et al. 2007).

Cuando las exposiciones de temperatura son subletales, ya sea muy superiores o inferiores a la T_{opt} , pequeñas disminuciones en el rendimiento fisiológico pueden traducirse en una menor supervivencia individual de la especie, especialmente por la presencia de potenciales depredadores o competidores que toman ventaja de esta situación (Parmesan & Yohe, 2003; Gerick et al. 2014). En este escenario, es posible señalar que áreas o zonas geográficas muy cercanas a los puntos críticos afectarían directamente a la adecuación biológica, determinando bajas abundancias y pocas probabilidades de ocurrencia de esta especie en el espacio geográfico. Por otro lado, es evidente que la estimación de las curvas de rendimiento térmico de un subconjunto limitado de poblaciones puede limitar el alcance geográfico de este estudio. Sin embargo, las estimaciones a nivel poblacional en curvas de desempeño térmico generalmente concuerdan con las halladas a nivel de especie (Angert et al., 2011; Gerick et al., 2014).

Al estudiar grandes escalas geográficas, los factores climáticos y físicos afectan considerablemente la distribución de las especies, inclusive más que las interacciones biológicas (Hutchinson, 1957; Soberón & Peterson, 2005); sin embargo, a partir de esta aproximación indirecta al nicho fundamental, en este capítulo es posible interconectar los requerimientos térmicos hallados en laboratorio con las presencias u ocurrencias reales de la especie considerando las posibles interacciones biológicas. De esta manera, a diferencia de otros estudios previos (Kearny & Porter, 2004; Soberón & Peterson, 2005) es posible establecer de manera más precisa las zonas de tolerancia fisiológica de las poblaciones en el espacio geográfico por medio de modelos de distribución correlacionales incorporando la fisiología de la especie (Gerick et al., 2014).

El nicho fundamental corresponde a las condiciones ambientales donde vive una especie en ausencia de interacciones biológicas negativas como la competencia, la depredación y/o el parasitismo (Hutchinson, 1957). Teóricamente se espera una relación causal entre el nicho fundamental y el nicho realizado, debido a que los límites de los rangos geográficos están influenciados por la fisiología de los organismos (Sakai & Larcher, 1987; Jäger, 1990; Milnes et al., 1998; Hoffman et al., 2013). Sin embargo, las especies no ocupan todos los ambientes teóricamente posibles, y el nicho fundamental no siempre coincide con el nicho realizado (Hutchinson, 1957; Soberón & Peterson, 2001). Algunos estudios han mostrado correlaciones entre nichos realizados y fundamentales en otras dimensiones del nicho. Un caso particularmente interesante es el de Silvertown et al. (1999) en la que demostraron que los nichos hidrológicos realizados coinciden con los nichos fundamentales determinados experimentalmente por Ellenberg (1953). Por otro lado, hay trabajos que muestran una baja relación entre el nicho fundamental y el realizado, donde el desempeño fisiológico no puede ser usado para predecir la distribución geográfica de una especie en particular (Hoffman et al. 2013).

El caso de estas arañas es particularmente interesante, ya que gran parte del nicho fundamental está presente en condiciones de campo y es utilizado por *S. thomisoides*, al menos en lo que se refiere al eje de temperaturas, encontrándose una alta correlación entre el nicho fundamental y el realizado. La alta similitud entre el nicho fundamental y el realizado sugiere una menor relevancia de los factores bióticos para la presencia de esta araña en el espacio geográfico, por lo que es posible predecir con gran precisión los rangos de distribución geográfica de esta especie usando únicamente la variable de temperatura. Sin embargo, es importante señalar que el nicho térmico “realizado” de

esta especie podría variar dependiendo de las condiciones climáticas del hábitat. Por ejemplo, en periodos fríos (invierno) las arañas deberían lidiar con temperaturas alejadas del óptimo y más próximas al crítico mínimo, mientras que durante periodos secos y cálidos (verano) con temperaturas máximas elevadas, esta especie podría acercarse a los óptimos, siendo importante para ambos casos la selección de microhábitats en estas arañas (Huey, 1990; Wise, 1993; Taucare-Ríos et al., 2017). En este sentido, vale la pena resaltar el hecho que algunas zonas geográficas mostraron bajas o ninguna probabilidad de ocurrencia, pero se sabe que la especie si está presente; por tanto, es evidente que las condiciones a microescala son de gran relevancia para la presencia de esta especie, y estas pueden no coincidir con las condiciones macro climáticas.

En este capítulo, se ha podido determinar el efecto de la temperatura sobre la distribución geográfica de *S. thomisoides* en Chile. Se corrobora la hipótesis inicial, donde las probabilidades de ocurrencia se relacionan con aquellas áreas geográficas cercanas a la temperatura óptima de desempeño. Las localidades costeras se encuentran más cerca de las temperaturas óptimas y más alejadas de los críticos mínimos (CT min) de desempeño, mientras que en las poblaciones del interior ocurre lo contrario. A nivel latitudinal, las poblaciones del norte caracterizadas por un clima desértico y semidesértico son las que están más cercas de la temperatura óptima, pero a su vez están más cercanas al máximo crítico (CT max), pero en ningún caso llegan a superarla. Por otro lado, las poblaciones de clima mediterráneo tienen las menores probabilidades de ocurrencia y son las que están más alejadas del óptimo de desempeño y más cercana del mínimo crítico (CT min). De esta manera serían las temperaturas máximas las que restringen la distribución en el norte del país, mientras

que las mínimas lo harían hacia el sur, concentrándose las mayores probabilidades en la costa del centro norte de la distribución de la especie. En conclusión, se evidencia una alta concordancia entre el desempeño térmico hallado en laboratorio (nicho fundamental) y la presencia de la especie en el espacio geográfico (nicho realizado), estableciéndose zonas fisiológicamente óptimas con altas probabilidades de ocurrencias y zonas subletales donde las probabilidades de ocurrencia disminuyen considerablemente en los extremos de su distribución.

REFERENCIAS

1. Angert, A.L., Sheth, S.N. & Paul, J.R. 2011. Incorporating population-level variation in thermal performance into predictions of geographic range shifts. *Integrative and Comparative Biology*, 51, 733–750.
2. Canals, M., Canals, M.J. & Taucare-Ríos, A. 2015. Estimation of the potential distribution of the Chilean recluse spider *Loxosceles laeta* and the spitting spider *Scytodes globula* from preferred temperatures in the laboratory. *Parasitologia Latinoamericana*, 64: 22–29.
3. Canals, M., Taucare-Ríos, A., Brescovit, A.D., Peña-Gomez, F., Bizama, G., Canals, A., Moreno, L. y Bustamante, R. 2016. Niche modelling of the Chilean recluse spider *Loxosceles laeta* and araneophagic spitting spider *Scytodes globula* and risk for loxoscelism in Chile. *Medical Veterinary and Entomology*, 30(4):383-391.

4. Cobb, V. A. 1994. Effects of temperature on escape behaviour in the cribellate spider, *Oecobius annulipes* (Araneae, Oecobiidae). *The Southwestern Naturalist*, 39, 391-394.
5. Cowles, R. B., & C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83:261–296.
6. Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. Pages 443–473 in D. M. Gates and R. Schmerl, eds. *Perspectives of biophysical ecology*. Springer, New York.
7. diCastri, F. & Hajek, E. 1976. *Bioclimatología de Chile*. Santiago, Chile: Pontificia Universidad Católica de Chile.
8. Duarte, H., Tejedo, M., Katzenberger, M., Marangoni, F., Baldo, D., Beltran, J.F., Martin, D.A., Richter-Boix, A. & Gonzalez-Voyer, A. 2012. Can amphibians take the heat? Vulnerability to climate warming in subtropical and temperate larval amphibian communities. *Global Change Biology*, 18, 412–421.
9. Elith, J. & Leathwick, J. R. 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction across Space and Time. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 40: 677-697.
10. Ellenberg, H. 1953. Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. – *Ber. Deutsche Bot. Ges.* 65: 350–361.
11. Gaitán-Espitia, J. D., Belén Arias, M., Lardies, M. A. & Nespolo, R. F. 2013. Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species

across a climatic gradient: lessons from the land snail *Cornuaspersum*. PLoS ONE 8, e70662.

12. Gaitan-Espitia, J.D. Bacigalupe, L.D. Opitz, T. Lagos, N.A. Timmermann, T.Lardies, M.A. 2014. Geographic variation in thermal physiological performance of the intertidal crab *Petrolisthes violaceus* along a latitudinal gradient. *Journal of Experimental Biology* 217: 4379-4386.
13. Gerick, A.A., Munshaw, R. G., Palen, W. J., Combes, S. A., O'Regan, S. M. 2014. Thermal physiology and species distribution models reveal climate vulnerability of temperate amphibians. *Journal of Biogeography* 41:713–723.
14. Guisan, A., Zimmermann, N. E, Elith, J., Graham, C. H., Phillips, S. & Peterson, A. T. 2007. What matters for predicting the occurrences of trees: techniques, data, or species' characteristics? *Ecological Monographs*, 77: 615-630.
15. Hijmans, R.J., Guarino, L., Jarvis, A., O'Brien, R., Mathur, P., Bussink, C., Cruz, M., Barrantes, I. y Rojas, E. 2005. DIVA-GIS, version 5.4.0.1. Online at <http://www.diva-gis.org/> Consultado el 7 de Mayo 2017.
16. Hijmans, R.J. & C.H. Graham. 2006. The ability of climate envelope models to predict the effect of climate change on species distributions. *Global Change Biology* 12:1–10.
17. Hofmann M., Bütof A., Welk E. & Bruelheide H. 2013. Relationship between fundamental and realized niches in terms of frost and drought resistance. *Preslia* 85: 1–17.

18. Huey, R.B. & Bennett, A.F., 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41 (5): 1098–1115.
19. Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 91–115.
20. Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.* 22: 415–427.
21. Jäger E. J. 1990. Pflanzenarealgrenzen als Leistungsgrenzen. – *Biol. Rundsch.* 28: 293–304.
22. Kearney M. 2006. Habitat, environment and niche: what are we modelling? *Oikos* 115: 186–191.
23. Kearney, M. y Porter, W.P. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species' range. *Ecology Letters*, 12: 334-350.
24. Kearney, M. & Porter, W.P. 2004. Mapping the fundamental niche: physiology, climate, and the distribution of a nocturnal lizard. *Ecology*, 85, 3119–3131.
25. Kearney M. R., Wintle B. A. & Porter W. P. 2010. Correlative and mechanistic models of species distribution provide congruent forecasts under climate change. *Cons. Lett.* 3: 203–213.
26. Magalhães, I.L.F, Brescovit, A.D. & Santos, A. J. 2017. Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical Sicarius. *Zool. J. Linn. Soc* **179**, 767–864.

27. Martin, T.L. & Huey, R.B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist*, 171, E102–E118.
28. Milnes K. J., Davies W. J., Rodwell J. S. & Francis B. J. 1998. The responses of *Briza media* and *Koeleria macrantha* to drought and re-watering. *Functional Ecology* 12: 665–672.
29. Parmesan, C. & Yohe, G. 2003. A Globally Coherent Fingerprint of Climate Change Impacts across Natural Systems. *Nature*, 421, 37-42.
30. Phillips, S.J., Anderson, R.P. & Schapire, R.E. 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological modelling*, 190, 231–259.
31. Phillips, S. J., y Dudik M. 2008. Modeling of species distributions with Maxent: New extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31: 161–175.
32. Phillips, S.J., Dudik, M. y Schapire, R.E. 2009. Maxent software for modeling species niches and distributions (Version 3.4.0). Available from url: http://biodiversityinformatics.amnh.org/open_source/maxent/. Consultado el 1 de Junio 2017.
33. Pulliam H. R. 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters* 3: 349–361.
34. Raxworthy, C.J., Martinez-Meyer, E., Horning, N., Nussbaum, R.A., Schneider, G.E., Ortega-Huerta M.A. y Peterson, A.T. 2003. Predicting distributions of known and unknown reptile species in Madagascar. *Nature*, 426: 837-841.

35. Rubio, G.D. & Acosta, L.E. 2011 Geographical distribution of the space-weaving spider, *Chibcheasalta*, from northwestern Argentina: New records and bioclimatic modeling. *Journal of Insect Science*, 11:54.
36. Sakai A. & Larcher W. 1987. Frost survival of plants. – Springer, Berlin.
37. Silvertown, J., Dodd M. E., Gowing, D. J. G. & Mountford, J. O. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400: 61–63
38. Soberón J. & Peterson A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10.
39. Stork, R. 2012. Intraspecific Variation in the Thermal Biology of *Rabidosa rabida* (Araneae: Lycosidae) (Walckenaer) From the Mountains of Arkansas. *Environmental Entomology* 41:1631-1637.
40. Taucare-Ríos, A., Bizama, G. & R. O. Bustamante. 2016. Using Global and Regional Species Distribution Models (SDM) to Infer the Invasive Stage of *Latrodectus geometricus* (Araneae: Theridiidae) in the Americas. *Environmental Entomology* 45 (6): 1379-1385.
41. Taucare-Ríos, A., Claudio, V. & R. O. Bustamante. 2017. Microhabitat selection in the sand recluse spider (*Sicarius thomisoides*): the effect of rock size and temperature. *Journal of Natural History* 51: 2199-2210.
42. Vink, C. J., J.G.B. Derrak, C. B. Phillips, & P. J. Sirvid. 2011. The invasive Australian redback spider, *Latrodectus hasseltii* Thorell 1870 (Araneae: Theridiidae): Current and potential distributions, and likely impacts. *Biological Invasions* 13: 1003–1019.

43. Voss, S. C., Maln, B.Y. & Dadour, I.R. 2007. Habitat preference of the urban wall spider *Oecobius navus* (Araneae, Oecobiidae). *Aust. J. Entomol.* 46, 261-268.
44. Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

CONCLUSIONES

La comprensión de las limitaciones en la distribución y abundancia de especies ha sido durante mucho tiempo un objetivo principal en ecología (Andrewartha & Birch, 1954). En este escenario, la temperatura tiene un rol fundamental para los organismos ectotermos teniendo un efecto significativo sobre el desempeño y adecuación biológica (Cowles & Bogert, 1944; Dawson, 1975; Martin & Huey, 2008). Como se dijo anteriormente a partir de la biología térmica (preferencia y tolerancias térmicas) uno puede conocer el nicho térmico de una especie (Anguileta et al. 2002; Alfaro et al., 2013). En ectotermos, se han hallado fuertes correlaciones entre la temperatura corporal y el desempeño individual (Huey & Bennett, 1987; Angilleta et al., 2002), pero también a nivel poblacional en respuesta a gradientes de temperatura, encontrándose fuertes diferencias del nicho térmico a nivel geográfico (Dillon et al., 2009; Stork, 2012).

En esta tesis, se caracterizó por primera vez el nicho térmico de la araña *S. thomisoides* a partir de la temperatura preferencial y curvas de desempeño térmico. Esta araña es una especie de la familia Sicariidae ampliamente distribuida en diferentes tipos de clima, evaluándose posibles diferencias en gradientes ambientales. Adicionalmente, una vez conocido el nicho térmico de esta especie se estudió la concordancia entre el nicho fundamental (i.e. requerimientos térmicos hallados en laboratorio) y el nicho realizado (uso de las temperaturas en condiciones de campo) a dos diferentes escalas: a micro escala, evaluando el efecto de la temperatura sobre la selección de micro hábitats y a macro escala, determinando la distribución potencial

de la especie utilizando variables de temperatura ambiental y las ocurrencias de la especie en el espacio geográfico.

En el primer capítulo de esta tesis, se estudió la temperatura preferencial y el desempeño térmico de esta especie en condiciones controladas de laboratorio. Además, evaluamos las posibles diferencias a nivel geográfico de ambos rasgos fisiológicos en un gradiente ambiental. Los resultados obtenidos nos muestran que las temperaturas preferenciales difieren entre los distintos tipos de climas y dependiendo del macro-hábitat: costa versus interior, pero hubo poca concordancia entre T_p y las condiciones climáticas de la localidad, donde por ejemplo encontramos que las poblaciones del norte eligen temperaturas similares a las poblaciones del sur, pero difieren de las de climas semidesértico en el centro de su distribución. Estos resultados concuerdan con algunos estudios realizados en invertebrados de amplia distribución en Chile en la que T_p no parece seguir el gradiente latitudinal (Dillon et al., 2009; Gaitán-Espitia et al., 2013); mientras que se diferencia de otros trabajos en que claramente existe relación entre la temperatura preferencial y el clima donde el organismo vive (Stork, 2012; Castañeda et al., 2014). Por otro lado, encontramos una considerable variación diaria en T_p , la cual se ha encontrado tanto en artrópodos como en pequeños vertebrados nocturnos (Canals et al., 1997; Anguileta et al., 1999; Alfaro et al., 2013) y daría cuenta de los cambios en los periodos de actividad en este tipo de organismos ectotermos (Anguileta et al., 1999; Alfaro et al. 2013).

En relación al desempeño térmico, no se encontraron diferencias significativas entre las tolerancias térmicas, desempeño máximo y temperatura óptima ($T^{\circ} \text{opt}$), en la que el nicho térmico se mantiene constante independiente de las diferencias considerables entre los distintos tipos de ambientes estudiados. Gaitan-Espitia et al

(2014) sugiere que la falta de diferencias poblacionales en los parámetros de desempeño es frecuente en animales que basan mucho de su comportamiento y fisiología en micro-hábitats, los cuales pueden llegar a ser muy homogéneos entre macro-hábitats heterogéneos. En este sentido, el papel de la selección de micro-hábitat sería fundamental, ya que la mayoría de los ectotermos terrestres son móviles y pueden explotar conductualmente la heterogeneidad ambiental en la temperatura para regular sus temperaturas corporales independientemente de las temperaturas ambientales locales (Huey et al., 2003; Sunday et al., 2012). Por último, es importante señalar que en literatura se ha señalado que T_p y $T^{\circ} \text{opt}$ parecen estar altamente relacionados, lo que se ha encontrado en varios taxones (Pianka, 1986; Martin & Huey, 2008). Esto tendría interesantes consecuencias en la adecuación biológica, puesto que sería una ventaja adaptativa importante en ambientes fluctuantes con el objetivo de evitar temperaturas extremas que superen el óptimo de desempeño (Huey, 1974; Pianka, 1986; Huey et al., 2003; Martin & Huey, 2008).

Entendiendo la posible importancia de la selección de micro-hábitats para *S. thomisoides*, el segundo capítulo de esta tesis trató de determinar el efecto de la temperatura sobre la selección de rocas (refugios) en esta especie, teniendo en cuenta además las condiciones térmicas adversas a las que se encuentra sometida, con altas temperaturas durante el día y bajas temperaturas durante la noche en ambientes desérticos y semidesérticos de Chile (Magalhaes et al., 2017). En el mismo sentido, si esta araña es capaz de discriminar micro-hábitat térmicamente idóneos en macro-hábitats térmicamente heterogéneos debería seleccionar rocas cuyas temperaturas le permitan maximizar su desempeño y evitar las temperaturas críticas (Huey, 1991). Los resultados corroboran la predicción original destacando la importancia de la

temperatura y el tamaño de la roca en la selección de micro-hábitat cuyas temperaturas se encuentran dentro del rango de temperaturas óptimas de desempeño (26-30°C), evitando temperaturas muy bajas (15-20°C) o muy altas (36-40°C) en condiciones de campo. En definitiva, las poblaciones parecen haber encontrado a lo largo de su rango geográfico micro-hábitats con condiciones térmicas muy similares, lo que puede enmascarar la variación térmica que existe a gran escala geográfica. En este sentido, la búsqueda de temperaturas que maximicen la adecuación biológica en micro-hábitats se ha encontrado en otros organismos ectotermos, especialmente en arañas que viven en climas desérticos (Huey, 1991; Goldsborough et al., 2004; Vander Berg et al. 2015).

Por último, el tercer capítulo buscó relacionar los requerimientos térmicos de la especie (nicho fundamental) y las temperaturas seleccionadas por esta araña a una macro escala en base a las ocurrencias de la especie en el espacio geográfico (nicho realizado) por medio de la modelación de nicho ecológico (Soberon & Petearson, 2005; Gerick, 2014). En este contexto, combinando los parámetros de la curva de desempeño y las temperaturas del hábitat donde esta araña se encuentra presente, es posible generar zonas de tolerancia fisiológica, en que la especie se encuentre cerca o alejado de las temperaturas óptimas y temperaturas críticas. Si existía concordancia entre el modelo (un proxy del nicho realizado) y la curva de desempeño térmico (nicho fundamental) era de esperarse que las máximas probabilidades de ocurrencia estuvieran en áreas cuyas temperaturas fueran cercanas al óptimo de desempeño y alejadas de las temperaturas críticas. Los resultados de este capítulo mostraron que las mayores probabilidades de ocurrencia se hallaron en localidades del norte de Chile en climas desérticos y semidesérticos, como también en aquellas localidades cercanas a la costa, encontrándose una alta concordancia entre el nicho fundamental y el

realizado. Por otro lado, se encontraron localidades que se encuentran dentro de la zona de riesgo fisiológico con temperaturas inferiores o cercanas al mínimo crítico, las que se encuentran asociados a climas mediterráneos y a lugares alejados de la costa caracterizado por bajas temperaturas promedio y bajas temperaturas mínimas ($CT_{min} > T^{\circ}$ ambiente). Las bajas temperaturas aparentemente afectarían negativamente la distribución geográfica de esta especie, especialmente aquellas relacionadas con el periodo más frío durante el año, mientras que temperaturas más cálidas próximas al óptimo darían cuenta de zonas idóneas para la sobrevivencia y reproducción de esta especie.

La literatura señala que existe una relación estrecha entre el nicho fundamental y el nicho realizado, porque se supone que los límites de los rangos geográficos están influenciados por las propiedades ecofisiológicas de los individuos (Sakai & Larcher, 1987; Hoffman et al., 2013); sin embargo, estas no suelen coincidir, especialmente en el espacio geográfico (Hutchinson, 1957; Soberón & Peterson, 2005). En este trabajo, hallamos una alta concordancia entre el nicho realizado y fundamental, al menos en lo que se refiere al nicho térmico, por lo que se puede señalar que gran parte de los requerimientos térmicos fisiológicos de la especie se pueden encontrar en condiciones de campo, donde la araña es capaz de seleccionar aquellos sitios que maximicen su desempeño y evitar sitios que sean térmicamente perjudiciales, tanto a micro escala como a macro escala geográfica. De esta manera, esta tesis otorga evidencia contundente acerca de la importancia de la temperatura en organismos ectotermos, especialmente para esta especie de araña, en que la temperatura es capaz de definir la distribución espacial a distintas escalas geográficas.

REFERENCIAS

1. Alfaro, C., C. Veloso, H. Torres-Contreras, R. Solis & M. Canals. 2013. Thermal niche overlap of the brown recluse spider *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the spitting spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *Journal of Thermal Biology* 38:502–507.
2. Andrewartha, H.G. & Birch, L.C. (1984). *The ecological web: more on the distribution and abundance of animals*. Chicago, University of Chicago Press, 520p.
3. Angilletta, M. J., Montgomery, L. G., & Werner, Y. L. (1999). Temperature preference in geckos: Diel variation in juveniles and adults. *Herpetologica*, 55(2), 212-222.
4. Angilletta, M.J., Niewiarowski, P.H. & Navas, CA. 2002. The evolution of thermal physiology in ectotherms. *Journal of Thermal Biology* 27:249–268.
5. Castañeda, L.E., Lardies, M.A & Bozinovic, F. 2005. Interpopulational variation in recovery time from chill coma along a geographic gradient: a study in the common woodlouse, *Porcellio laevis*. *Journal of Insect Physiology* 51: 1346–1351.
6. Cowles, R. B., and C. M. Bogert. 1944. A preliminary study of the thermal requirements of desert reptiles. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 83:261–296.
7. Dawson, W. R. 1975. On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. Pages 443–473 in D. M. Gates and R. Schmerl, eds. *Perspectives of biophysical ecology*. Springer, New York.

8. Dillon, M. E., Wang, G., Garrity, P. A. & Huey, R. B. 2009. Thermal preference in *Drosophila*. *Journal of Thermal Biology* 34: 109-119.
9. Gaitán-Espitia, J. D., Belén Arias, M., Lardies, M. A. & Nespolo, R. F. 2013. Variation in thermal sensitivity and thermal tolerances in an invasive species across a climatic gradient: lessons from the land snail *Cornuaspersum*. *PLoS ONE* 8, e70662.
10. Gerick, A.A., Munshaw, R. G., Palen, W. J., Combes, S. A., O'Regan, S. M. 2014. Thermal physiology and species distribution models reveal climate vulnerability of temperate amphibians. *Journal of Biogeography* 41:713–723.
11. Goldsbrough, C.L., Hochuli, D.F. & Shine, R. 2004. Fitness benefits of retreat-site selection: spiders, rocks, and thermal cues. *Ecology*. 85, 1635–1641.
12. Hofmann M., Bütof A., Welk E. & Bruelheide H. 2013. Relationship between fundamental and realized niches in terms of frost and drought resistance. *Preslia* 85: 1–17.
13. Huey, R. B. 1974. Behavioral thermoregulation in lizards: importance of associated costs. *Science* 184:1001–1003.
14. Huey, R.B. & Bennett, A.F., 1987. Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41 (5): 1098–1115.
15. Huey, R.B. 1991. Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 137: 91–115.
16. Huey, R.B., Hertz, P.E., Sinervo, B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: A null model approach. *American Naturalist* 161(3):357–366.

17. Hutchinson G. E. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415–427.
18. Magalhães, I.L.F, Brescovit, A.D. & Santos, A. J. 2017. Phylogeny of Sicariidae spiders (Araneae: Haplogynae), with a monograph on Neotropical Sicarius. *Zool. J. Linn. Soc* 179, 767–864.
19. Martin, T.L. & Huey, R.B. 2008. Why “suboptimal” is optimal: Jensen’s inequality and ectotherm thermal preferences. *American Naturalist*, 171, E102–E118.
20. Pianka, E. R. 1986. Ecology and natural history of desert lizards: analyses of the ecological niche and community structure. Princeton University Press, Princeton, NJ.
21. Sabo, J. L. 2003. Hot rocks or no hot rocks: overnight retreat availability and selection by a diurnal lizard. *Oecologia*, 136, 329–335.
22. Sakai A. & Larcher W. 1987. Frost survival of plants. – Springer, Berlin.
23. Soberón J. & Peterson A.T. 2005. Interpretation of models of fundamental ecological niches and species’ distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10.
24. Sunday, J.M., Bates, A.E. & Dulvy, N.K. (2012). Thermal tolerance and the global redistribution of animals. *Nat. Clim. Chang.* 2, 686–690.
25. Stork, R. 2012. Intraspecific Variation in the Thermal Biology of *Rabidosia rabida* (Araneae: Lycosidae) (Walckenaer) From the Mountains of Arkansas. *Environmental Entomology* 41:1631-1637.
26. Van den Berg, F. T., Thompson, M. B. & Hochuli, D. F. 2015. When hot rocks get hotter: behavior and acclimatization mitigate exposure to extreme

temperatures in a spider. *Ecosphere* 6 (5), 88, <http://dx.doi.org/10.1890/ES14-00436.1>.

ANEXO



Figuras 1 A-D. Colocación de sensores de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) en el micro hábitat de la araña *S. thomisoides*. A. Sensor de temperatura en la localidad de Maitencillo. B. Sensor de temperatura en la localidad de Vicuña. C. Sensor de temperatura en la localidad de Canchones. D. Sensor de la temperatura semienterrado en la localidad de Punta de Choros.

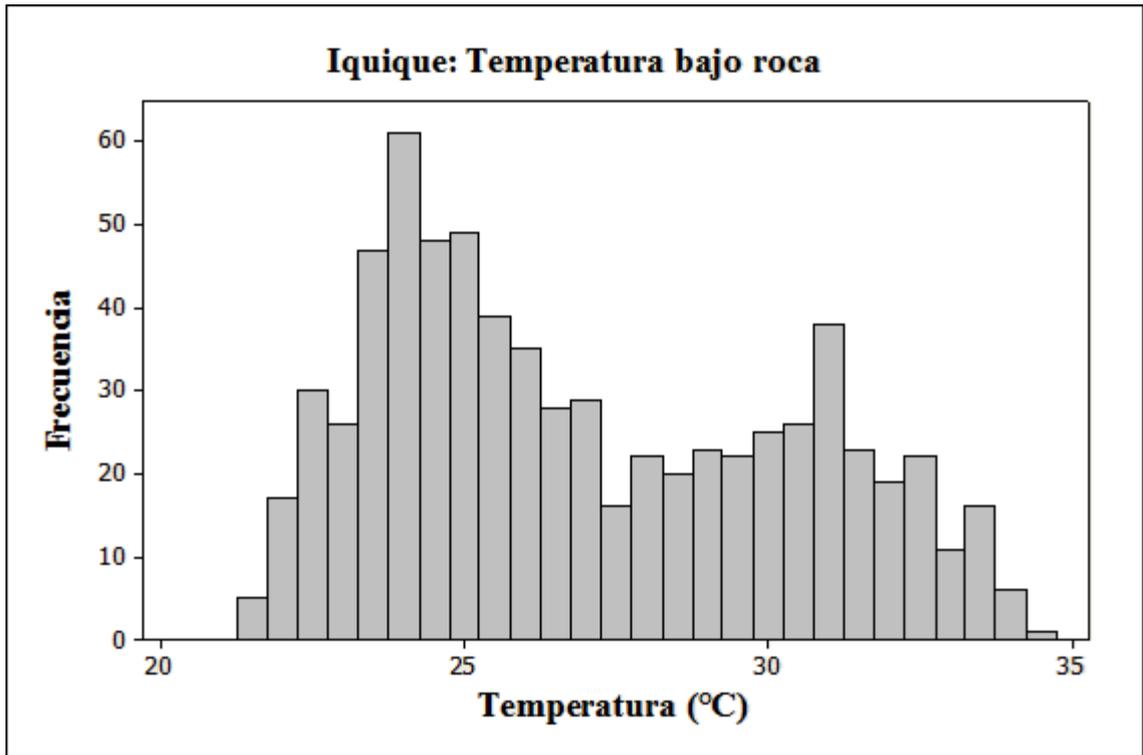


Figura 2. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Iquique. Media: 26,99; Varianza: 11,13; CV: 12,37; Max: 34,5; Min: 21,5; Asimetría: 0,39; Curtosis: -1,07. Coeficiente de Bimodalidad: 0,596, bimodal.

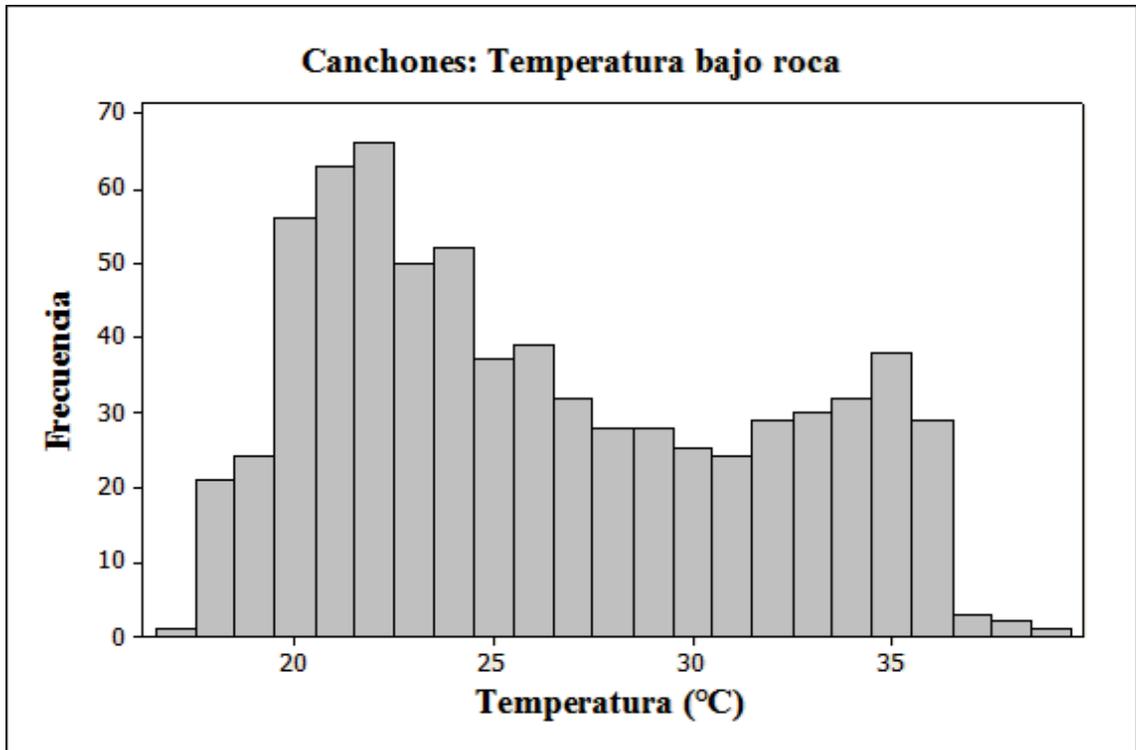


Figura 3. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Canchones. Media: 25,99; Varianza: 29,02; CV: 20,72; Max: 38,5; Min: 17; Asimetría: 0,39; Curtosis: -1,09. Coeficiente de bimodalidad: 0,60, bimodal.

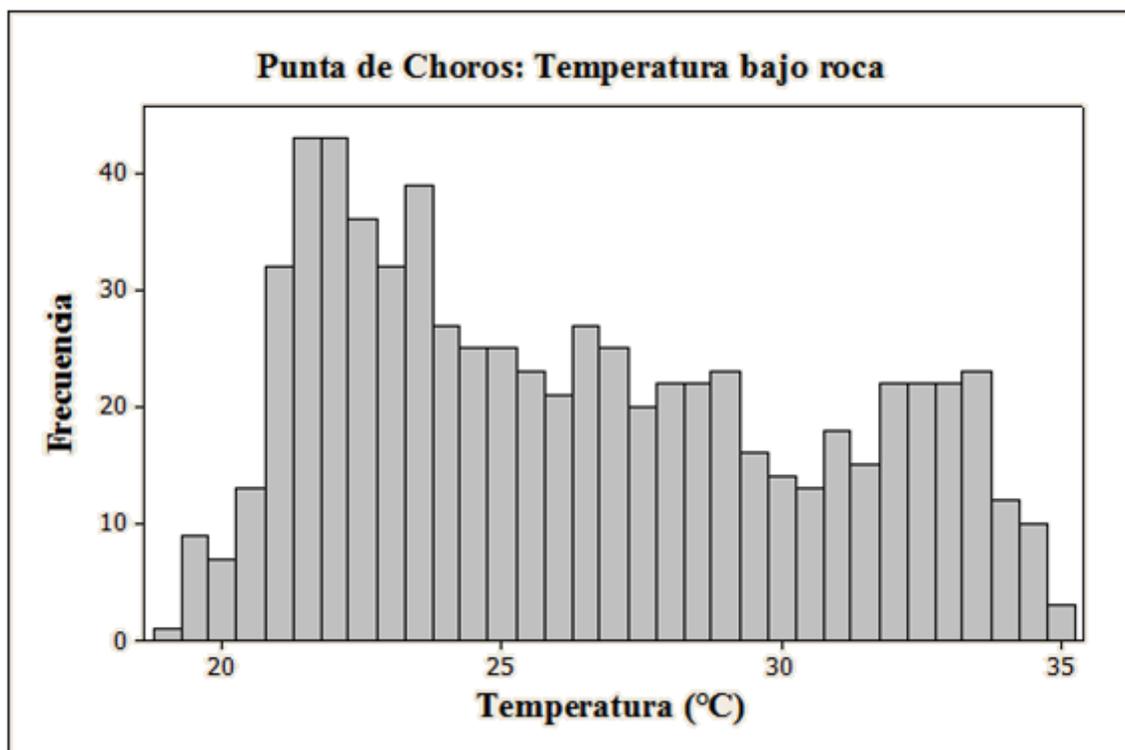


Figura 4. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Punta de Choros.

Media: 26,33; Varianza: 17,67; CV: 15,96; Max: 35; Min: 19; Asimetría: 0,35;

Curtosis: -1.09. Coeficiente de Bimodalidad (CB): 0,58, bimodal.

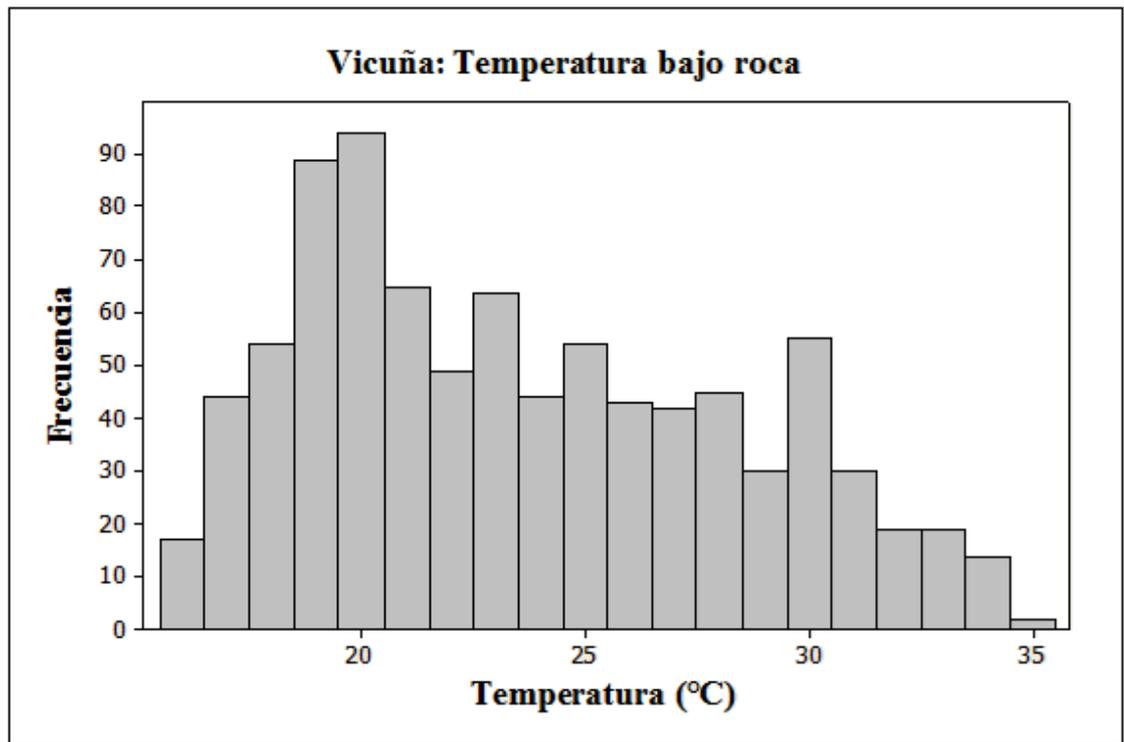


Figura 5. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Vicuña. Media: 24,38; Varianza: 22,19%; CV: 20,15; Min: 15,5; Max: 35; Asimetría: 0.41, Curtosis: -0.91. Coeficiente de bimodalidad (BC): 0.56, bimodal.

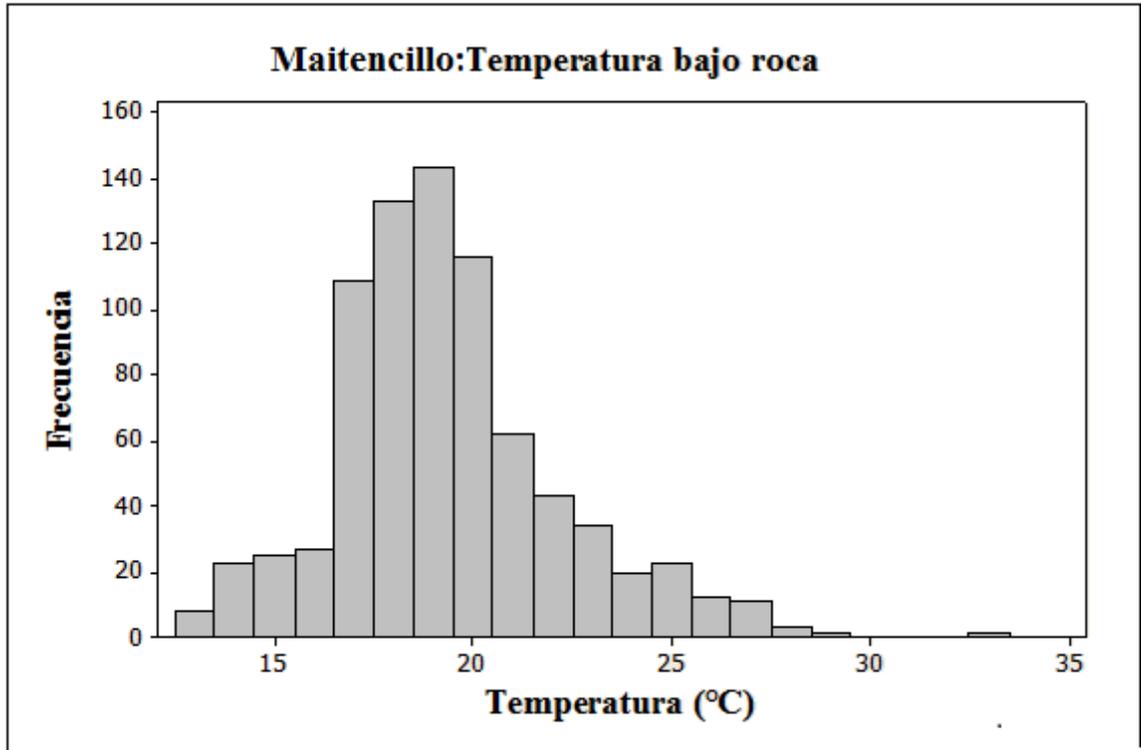


Figura 6. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Maitencillo. Media: 20,21; Varianza: 8,03 %; CV: 14,85; Min: 12,5; Max: 32,5; Asimetría: 0,67; Curtosis: 1.03. Coeficiente de bimodalidad (BC) = 0.36, unimodal.

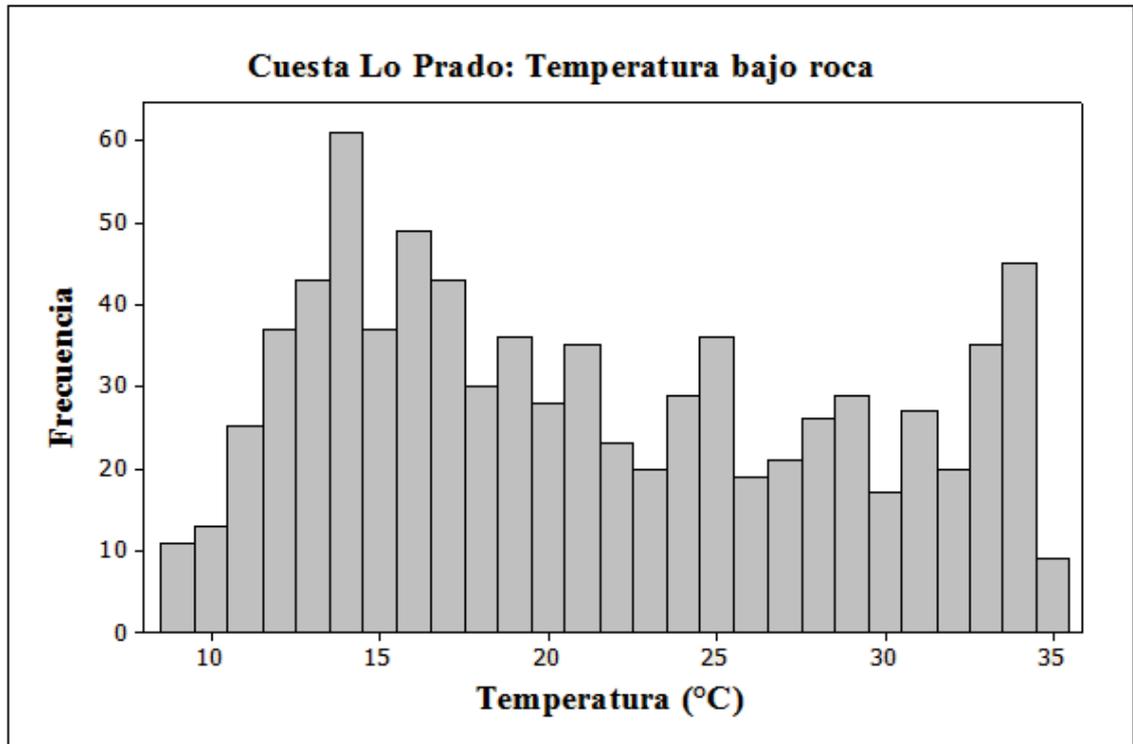
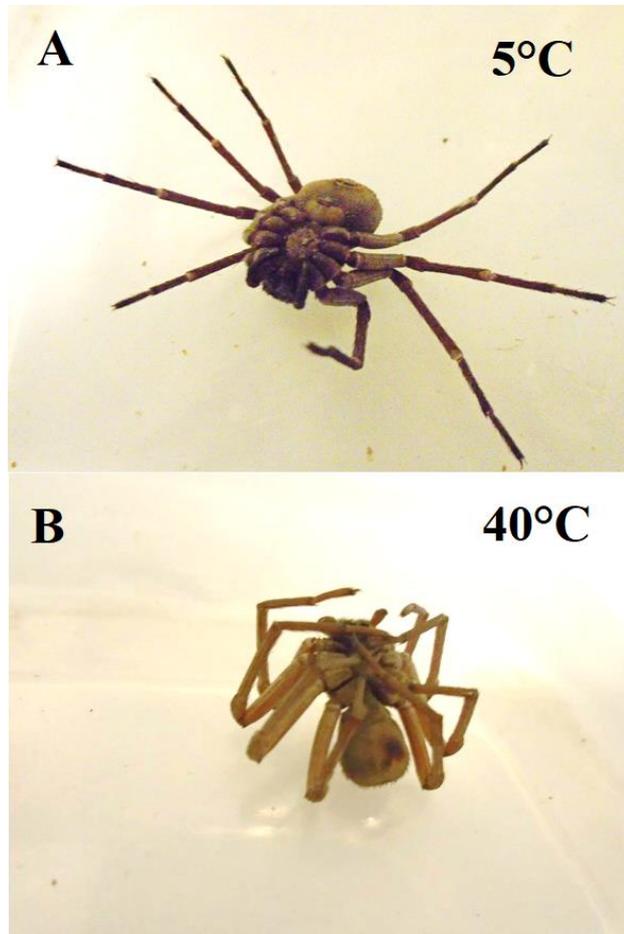


Figura 7. Histograma de frecuencia de las temperaturas obtenidas en Cuesta Lo Prado. Media. 21,05; Varianza: 36,47%; CV: 35.12; Min: 8,5; Max: 35; Asimetría: 0.29, Curtosis:-1.16. Coeficiente de bimodalidad (BC) = 0.58.



Figuras 8 A-B. Selección de temperaturas preferenciales (T_p) de *S. thomisoides* en el gradiente térmico de laboratorio. A. La araña se desplaza hacia temperaturas más bajas durante la mañana (10:00 am). B. La araña se desplaza hacia temperaturas más altas durante la tarde (18:00pm).



Figuras 9. A-B. Efecto de las temperaturas experimentales mínimas y máximas sobre el desempeño locomotor en un ejemplar de *S. thomisoides*. A. Interrupción de la actividad locomotora a 5°C y B. Espasmos e inflexión de extremidades a 40°C.



Figuras 10.A-D. Efecto secuencial de las bajas temperaturas sobre el desempeño locomotor de un ejemplar de *S. thomisoides* proveniente de la localidad de Punta de Choros (Tratamiento: 5°C). A. La araña es colocada boca arriba en un recipiente de plástico utilizando una pinza metálica. B. Después de 3 minutos la araña comienza a mover sus patas intentando volver a su posición original. C. A los 6 minutos aproximadamente la araña comienza a torcer el cefalotórax ayudado por el tercer y cuarto par de patas, pero aun no es capaz de volver a la posición original. D. A los 9 minutos la araña retorna a la posición original.

Tabla 2. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Canchones. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican evitación.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S
15-20	1	3	0,05	0,05	0,86
21-25	1	7	0,05	0,13	0,37
26-30	5	15	0,25	0,28	0,86
31-35	7	15	0,35	0,28	1,21*
>36	6	12	0,3	0,23	1,3*
Total	20	52			

Tabla 3. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Iquique. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican rechazo.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S
------------------	--------------	-------------------------	----	----	---

21-25	0	10	0	0	0
26-30	3	9	0,23	0,30	0,77
31-35	10	10	0,77	0,33	2,31*
>36	0	1	0	0	0
Total	13	30			

Tabla 4. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Vicuña. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican rechazo.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S
15-20	1	10	0,09	0,37	0,25
21-25	1	3	0,09	0,11	0,82
26-30	7	10	0,64	0,37	1,72*
31-35	2	2	0,18	0,07	2,45*
Total	11	27			

Tabla 5. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Punta de Choros. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los

valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican rechazo.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S
15-20	2	5	0,1	0,11	0,90
21-25	9	27	0,45	0,60	0,75
26-30	9	13	0,45	0,28	1,55*
31-35	0	1	0	0	0
Total	20	45			

Tabla 6. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Maitencillo. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican rechazo.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S

15-20	5	24	0,26	0,44	0,60
21-25	7	18	0,37	0,33	1,13*
26-30	4	6	0,21	0,11	1,93*
31-35	1	4	0,05	0,07	0,72
>36	1	3	0,05	0,05	0,96
Total	19	55			

Tabla 7. Uso y disponibilidad de rocas seleccionadas de acuerdo a su temperatura en la localidad de Lo Prado. S= Índice de selectividad de Savage. *P <0,05. Los valores por encima de 1 indican una selección positiva, por debajo de 1 indican rechazo.

Temperatura roca	Uso de rocas	Disponibilidad de rocas	Ui	Di	S
15-20	0	7	0,0	0,12	0,00
21-25	1	11	0,1	0,18	0,36
26-30	10	33	0,67	0,55	1,21*
31-35	4	7	0,27	0,12	2,29*
>36	0	2	0,00	0,03	0,00
Total	15	60			

Tabla 8. Índice de selectividad para cada rango de tamaño y temperatura en cada localidad

Índice temperatura	Presencia	Temperatura roca (°C)	Localidad	Tamaño roca (cm)	Índice tamaño	Origen
0.6	5	15-20	Maitencillo	20-30	0.72	Costa
0.9	2	15-20	Choros	20-30	0.23	Costa
0	0	15-20	Iquique	20-30	0.55	Costa
0	0	15-20	Lo Prado	20-30	0.31	Interior
0.24	1	15-20	Vicuña	20-30	0	Interior
0.01	1	15-20	Canchones	20-30	0.22	Interior
1.12	7	21-25	Maitencillo	31-40	0.48	Costa
0.75	9	21-25	Choros	31-40	0.38	Costa
0	0	21-25	Iquique	31-40	0.45	Costa
0.36	1	21-25	Lo Prado	31-40	0.92	Interior
0.81	1	21-25	Vicuña	31-40	1	Interior
0.06	1	21-25	Canchones	31-40	0.82	Interior
1.92	4	26-30	Maitencillo	41-50	1.3	Costa
1.55	9	26-30	Choros	41-50	1.41	Costa
0.77	3	26-30	Iquique	41-50	1.32	Costa
1.21	10	26-30	Lo Prado	41-50	2.93	Interior
1.71	7	26-30	Vicuña	41-50	1.9	Interior
2.28	5	26-30	Canchones	41-50	1.32	Interior
0.72	1	31-35	Maitencillo	51-60	1.6	Costa
0	0	31-35	Choros	51-60	1.9	Costa
0.86	10	31-35	Iquique	51-60	1.6	Costa
2.28	4	31-35	Lo Prado	51-60	1.84	Interior
1.45	2	31-35	Vicuña	51-60	2.6	Interior
1.21	7	31-35	Canchones	51-60	1.48	Interior
0.96	1	36-40	Maitencillo	60-70	0	Costa

0	0	36-40	Choros	60-70	3.36	Costa
0	0	36-40	Iquique	60-70	1.92	Costa
0	0	36-40	Lo Prado	60-70	0	Interior
0	0	36-40	Vicuña	60-70	0	Interior
1.3	7	36-40	Canchones	60-70	2.47	Interior
