

FORMACIÓN DE GRUPOS DE FORRAJEO EN LA ARAÑA COLONIAL *Cyrtophora*
citrícola (ARANEAE: ARANEIDAE) DE ACUERDO A LA VARIACIÓN EN LA
DISPONIBILIDAD DE RECURSO. MUNICIPIO DE CHACHAGÜI (NARIÑO)

Lilian Andrea Cabrera Grijalba

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MATEMÁTICAS
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

FORMACIÓN DE GRUPOS DE FORRAJEO EN LA ARAÑA COLONIAL *Cyrtophora citricola* (ARANEAE: ARANEIDAE) DE ACUERDO A LA VARIACIÓN EN LA DISPONIBILIDAD DE RECURSO. MUNICIPIO DE CHACHAGÜI (NARIÑO)

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar el título de biólogo.

Lilian Andrea Cabrera Grijalba

Director:
GUILLERMO CASTILLO BELALCÁZAR
Profesor Asistente Programa de Biología

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

Las ideas y conclusiones aportadas del trabajo de grado son responsabilidad exclusiva de su autor. Artículo 1ero acuerdo N° 324 del 11 de octubre de 1966 del honorable concejo directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, Mayo de 2011

AGRADECIMIENTOS

Con especial cariño y afecto quiero agradecer a todas aquellas personas que estuvieron siempre al pie del cañón, brindándome su apoyo, colaboración y afecto y sin las cuales este logro habría sido imposible de alcanzar.

En primer lugar quiero agradecer a aquel ser que me acompañó en todos los lugares, en todos los momentos, quien me cuidó y veló porque todas las metas que me propuse en todos estos años sean cumplidas con la mayor felicidad y satisfacción posible, a Dios quien me permitió observar y estudiar tan estrechamente la maravilla de sus creaciones.

También quiero manifestar un especial agradecimiento a mi familia, quienes constituyen la parte más importante de mi vida, aquellas personas que a pesar de sus necesidades y ocupaciones colocaron como prioridad las mías, colaborando de manera asombrosa en mi carrera y por ende en la conclusión de este proyecto.

A mi Papá quien me acompañó y escucho cuando tenía tantas cosas en mente, quien me ofreció su apoyo al estar pendiente de aquellos programas de televisión que se referían a insectos o arácnidos, quien se preocupó por mí en las prácticas y escuchó con atención los resultados de las mismas. A mi Mamá mi eterna compañera de trabajo, mi compañera de tesis, la persona que me impulso desde niña, quien me inculcó con tanta vehemencia que el estudio es lo más importante, que lo que se inicia se termina y sobre todo la que me enseñó a amar la belleza en las cosas más pequeñas, a esa persona que ninguna adversidad logra doblegar ni su espíritu ni robar su particular alegría.

A mis queridas hermanas, Anita quien soporta pese a su fobia a las arañas todos mis relatos, toda la emoción que suelo proyectar al hablar de aquellos ocho brillantes ojos, quien ha sido siempre mi segunda madre, pues su apoyo, dedicación y amor siempre me han acompañado incluso en el lugar más lejano. Fabiola uno de los seres más maravillosos de este mundo quien siempre supo estar allí en cada momento en el que necesite, quien me brindó su apoyo, consejo y afecto, cuyos abrazos logran devolverme la paz y seguridad en segundos. A Ginna, mi siamesa la persona que ha sido fortaleza, amor, sensatez, decisión e impulso en cada cosa que he hecho, aquella voz que me alienta a alcanzar mis sueños sin importar las dificultades, quien ha estado allí a pesar de los picados, los abejorros y los aguijonazos de Agave en la rodilla. A mi hermano Javier luz y apoyo aun en la distancia.

También a mis sobrinos Sharita, Miguel, Gabriela y Sebastián por apoyarme y ayudarme en la medida de sus posibilidades, por transmitirme su alegría e inocente apoyo tan importante en los momentos en los que me sentí en dificultades. A mis cuñados Helder Melo, Armando Hernández y Milton Jaramillo, quienes han contribuido de manera fundamental en mi desarrollo y me han brindado su amor, respeto y consejo en los momentos más necesitados. A Nina Cabrera compañía en noches de frío e insomnio, quien me despertó de un rasguño o me cobijo con su abrigo.

A aquellas personas que por adopción se han convertido en parte de mi familia quienes amo y llevo siempre en mi corazón y pensamientos, quienes hicieron de este proceso una sencilla y acogedora historia, quiero agradecer a Andrés Ramiro Hidalgo por todos los dolores de cabeza causados tras golpes provocados por innumerables objetos, pero más que todo por desarrollar con increíble eficiencia y eficacia el difícil valor de siempre estar allí, siempre pendiente, siempre colaborador, siempre atento a cada cosa necesitada, con sus particularidades y su infinito afecto. A Mercedes Ortega una de las personas más inteligentes que conozco y que con su amor por todo lo que hace logra contagiar instantáneamente el corazón y la mente de todos aquellos que tiene la fortuna de conocerla. A Patricia González Ponce a quien considero de alguna manera un alma gemela, un ser humano maravilloso, quien me apoyó y me brindó no solo su compañía, sus conocimientos, sino también el maravilloso regalo de la amistad.

También quiero manifestarle mis más sincera gratitud a la Universidad de Nariño, institución con la que crecí en el mundo de la Biología, en la cual pude aprender a estudiar y reconocer las maravillas de este mundo.

Con especial cariño también quiero agradecer al profesor Guillermo Castillo Belalcázar, la persona que hizo que me enamorara de las arañas con su historia sobre la capacidad de reacción de las arañas Salticidae, quien me ha enseñado no solo como educador sino como persona que el mundo científico no solo es impresionante, fenomenal sino también increíblemente divertido.

A los profesores Tito Baca y Dora Nancy Padilla, los jurados de este trabajo quienes con sus correcciones realizan valiosos aportes, y cuya asesoría fortalece y hace crecer este trabajo.

A la profesora Leticia Avilés, una inspiración, cuyo texto “Arañas sociales de la amazonia ecuatoriana” me hizo volar en el mundo de la sociabilidad en arañas, enamorarme de cada uno de sus aspectos y luego me permitió acompañarla y adentrarme en el más increíble y perfecto mundo que haya conocido, experimentando de cerca y tangiblemente la maravilla de estudiar a estos asombrosos organismos.

Finalmente quiero agradecer a otras maravillosas personas que han colaborado de una u otra manera en el desarrollo de este trabajo, Patricia Grijalba, Javier Grijalba, Lizeth Martínez, Mauricio Sarmiento, Edgar Mauricio Rodríguez, Diego Martínez, Osvaldo Arcos Patiño y Jorge Luis Robles, muchas gracias por su colaboración y afecto.

*Dedicado a la luz que me ilumina, al pilar que sostiene mis sueños, mi familia, con quienes
Comparto una única, especial y maravillosa alma.*

RESUMEN

Cyrtophora citricola es una araña importante en el control natural de *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae) en *Musa acuminata*¹, que tienen un comportamiento intermedio en la evolución de la sociabilidad en arácnidos, presentando tanto individuos solitarios como coloniales, sin embargo su proliferación excesiva puede convertirla en plaga.

Se buscó determinar la eficiencia en la captura de presas en colonias y en redes solitarias y si la formación de colonias y su mantenimiento está relacionado con el número de presas capturadas y consumidas. Se realizaron tres tratamientos *in-situ*, para determinar la diversidad de presas capturadas y catorce tratamientos *in-vitro* para determinar el número de presas necesarias para establecer la colonia y su mantenimiento.

Se encontró que no hay un número mínimo de presas para formar la colonia, las colonias formadas por menor número de telas ocupan mayor volumen pero su eficiencia es menor; mientras que en las más numerosas su volumen es menor pero de mayor densidad, eficiencia en la captura directa o por efecto Ricochet y tolerancia entre vecinos. Si la oferta es abundante la biomasa per-cápita capturada por las colonias o arañas solitarias es semejante, sin embargo cuando la oferta es escasa el comportamiento colonial aumenta las probabilidades de captura y de canibalismo, esto afecta la viabilidad de la colonia provocando una disminución del tamaño poblacional; en contraste, el comportamiento solitario tiene menor oportunidad de captura y los riesgos disminuyen.

¹ LORENZO, J.M. *et al.* 2005. Seguimiento de la Dinámica poblacional de *Chrysodeixis Chalcites* (ESPER., 1789) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) EN *Musa Accuminata* COLLA. subgrupo cavendish cvs. Pequeña Enana al aire libre y Gran Enana en Invernadero. Grupo De Investigación CIPEV, Universidad De La Laguna. Citado En: IV Congreso Nacional de Entomología Aplicada X Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Entomología Aplicada. I Jornadas Portuguesas de Entomología aplicada Bragança, 2005. Pág. 249.

ABSTRACT

Cyrtophora citricola is an important spider in natural control of *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae) pest of *Musa acuminata*², which have an intermediate behavior in the evolution of sociality in spiders, presenting both solitary and colonial subjects, but their overgrowth can make it pest.

I determined the efficiency of prey capture in webs of colonies and solitary organism and I observed if the formation of colonies and their maintenance is related to the number of prey captured and consumed. I did three treatments were carried out *in-situ*, to determine the diversity of prey captured and fourteen treatments *in-vitro* to determine the number of prey needed to establish the colony and its maintenance

It was found that there is no minimum number of prey to form the colony, the colonies formed by fewer orb-webs occupy a greater volume but their efficiency is lower, while in colonies with a greater number of orb-webs its volume is lower but higher density, efficiency because direct capture or Ricochet effect and tolerance among neighbors. If the supply is abundant, the per-capita biomass captured by the colonies or solitary spiders is similar, however when supply is scarce colonial behavior increases the chances of capture and cannibalism, it affects the viability of the colony resulting in a decrease of population size, in contrast to solitary behavior has less opportunity to capture but reduce the risks.

² LORENZO, J.M. *et al.* *Op cit.* Pág. 249. 2005.

CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN	
1. MARCO TEÓRICO.....	24
1.1. INTRODUCCIÓN AL COMPORTAMIENTO SOCIAL EN ARÁCNIDOS.....	24
1.2. FORRAJEO EN ARAÑAS SOCIALES.....	26
1.3. COSTOS Y BENEFICIOS DE LA SOCIABILIDAD.....	27
2. ANTECEDENTES.....	29
3. OBJETIVOS.....	34
3.1. OBJETIVO GENERAL.....	34
3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	34
4. HIPÓTESIS.....	35
5. METODOLOGÍA.....	36
5.1. ZONA DE ESTUDIO.....	36
5.2. METODOLOGÍA DE TRABAJO.....	37
5.3. TRABAJO <i>In-Situ</i>	37
5.3.1. Determinación del número de Individuos y Estructura de las redes.....	37
5.3.2. Capacidad de captura.....	38
5.4. TRABAJO <i>In-vitro</i>	41
5.4.1. Biomasa capturada.....	45
5.4.2. Formación de colonias.....	47
5.4.3. Mantenimiento de las colonias.....	48
6. RESULTADOS.....	51
6.1. TRABAJO <i>In – situ</i>	51
6.1.1. Capacidad de captura.....	51
6.2. TRABAJO <i>In – vitro</i>	55
6.2.1. Biomasa capturada.....	55
6.2.2. Formación de colonias.....	61
6.2.3. Mantenimiento de colonias.....	64
7. DISCUSIÓN.....	74
7.1. TRABAJO <i>In – situ</i>	74
7.1.1. Capacidad de captura.....	74
7.2. TRABAJO <i>In – vitro</i>	77
7.2.1. Biomasa capturada.....	77
7.2.2. Formación de colonias.....	79

7.2.3. Mantenimiento de colonias.....	81
8. CONCLUSIONES.....	86
9. RECOMENDACIONES.....	88
BIBLIOGRAFÍA	

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Grupos Experimentales.....	39
Tabla 2. Distribución de datos en la tabla de contingencia de Chi cuadrado para frecuencias de captura.....	41
Tabla 3. Nombre y organización de los experimentos realizados en laboratorio....	43
Tabla 4. Experimentos de mantenimiento.....	49
Tabla 5. Resultados del procedimiento CATMOD para arañas solitarias.....	58
Tabla 6. Resultados del procedimiento CATMOD para Arañas coloniales.....	60
Tabla 7. Número de individuos por cada colonia formada por experimento.....	63

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Aspecto de las colonias en las cuales se realizaron los tratamientos <i>in-situ</i>	36
Figura 2. Área de estudio.....	37
Figura 3. Proceso de medición de colonias y hospederos de redes de <i>Cyrtophora citrícola</i>	38
Figura 4. Posiciones de ataque y captura de la presa de <i>Cyrtophora sp</i>	39
Figura 5. Estructura de la red de arañas coloniales.....	40
Figura 6. Ubicación de las estructuras de sostén en los contenedores.....	42
Figura 7. Diferentes etapas de fabricación de los contenedores.....	42
Figura 8. Ubicación de los ejes X, Y y Z en los contenedores.....	43
Figura 9. Ubicación de las arañas dentro de sus respectivos contenedores.....	44
Figura 10. Conteo y separación de <i>Drosophila melanogaster</i>	45
Figura 11. Tipos de respuestas funcionales.....	46
Figura 12. Medición de distancia entre vecinos cercanos.....	48
Figura 13. Porcentaje de presas consumidas según jerarquías taxonómicas.....	52
Figura 14. Comparación de los ítems consumidos por solitarias y colonias de los diferentes tratamientos.....	54
Figura 15. Relación entre el volumen de la red de captura de <i>Cyrtophora citrícola</i> y la cantidad de presas consumidas.....	55
Figura 16. Redes de arañas coloniales y solitarias. a. Red de araña solitaria, b. Redes de colonias.....	56
Figura 17. Comparación entre la biomasa capturada por arañas solitarias y la biomasa per-cápita capturada por colonias.....	57
Figura 18. Eficiencia de captura de arañas solitarias y coloniales.....	58
Figura 19. Respuesta funcional tipo II para arañas <i>Cyrtophora citrícola</i> solitarias.....	59
Figura 20. Respuesta funcional para <i>C. citrícola</i> colonial.....	60
Figura 21. Correlación entre la biomasa capturada y la cantidad colonias formadas.....	61
Figura 22. Arañas en posición de ataque.....	62
Figura 23. Disponibilidad de presas vs Distancia y cantidad de vecinos cercanos.....	64
Figura 24. Mortalidad en los contenedores.....	65
Figura 25. Secuencia de robo de presas.....	65
Figura 26. Relación entre biomasa capturada y tiempo de mantenimiento de las colonias.....	66
Figura 27. Araña del tratamiento FM8.32a que capturó más de cuatro presas.....	67
Figura 28. Correlación entre la biomasa capturada promedio y la mortalidad en las colonias de los tratamientos FM8.1 a FM 8.32.....	68

Figura 29. Relación entre tiempo de mantenimiento, distancia entre colonias y tamaño de las orbitelas de los tratamientos FM8.1 a FM8.32	69
Figura 30. Gráficos de relación entre biomasa capturada, tiempo de mantenimiento y mortalidad de colonias de los tratamientos M8.1 y M8.32	70
Figura 31. Relación entre el tiempo de mantenimiento y el número y distancia de vecinos cercanos en las colonias M8.1 y M8.32.....	71
Figura 32. Número de vecinos cercanos y cantidad de orbitelas inicial y final de los tratamientos M8.1 y M8.32.....	72
Figura 33. Distancia entre vecinos inicial y final de los tratamientos M8.1 y M8.32 ..	73
Figura 34. Esquema de la sociabilidad de <i>Cyrtophora citricola</i> a altas disponibilidades de presas.....	84
Figura 35. Esquema de la sociabilidad de <i>Cyrtophora citricola</i> a bajas disponibilidades de presas.....	85

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
Anexo A. Ubicación geográfica de las colonias estudiadas.....	95
Anexo B. Ejemplares de presas consumidas en campo.....	96

GLOSARIO DE TÉRMINOS APLICADOS A LA SOCIABILIDAD EN ARAÑAS

A

Altruismo: Comportamiento de un individuo que beneficia la supervivencia de un organismo en detrimento de la propia.

Araenofagia: Acción de alimentarse de arañas.

Arañas Coloniales: Se llama así a las agregaciones de arañas que unen varias redes individuales y forman un andamiaje tridimensional único, cuyo comportamiento social se mantiene permanentemente. También llamadas Arañas territoriales de sociabilidad permanente o arañas comunales.

B

Biocontrolador: Organismo o grupo de organismos capaces de controlar las poblaciones de otros organismos.

Biomasa: Materia total de los seres que viven en un lugar determinado, expresada en peso por unidad de área o de volumen.

C

Canibalismo: Acto o la práctica de alimentarse de miembros de la propia especie.

Captura nula: Eventos en los que aunque han caído presas en las redes estos no son atrapados, envueltos, transportados o consumidos.

Castas: Grupo social estático y de base genética a los que pertenecen los miembros de una determinada especie que cumplen diferentes funciones dentro de la comunidad.

Camuflaje: Estrategia biológica que le permite al organismo ocultarse ya sea por imitar su entorno o por adaptación de la propia figura.

Cefalotorax: Parte del cuerpo de los arachnidios formada por la cabeza y el tórax unidas en una sola unidad funcional.

Cleptoparasitismo: Parasitismo por robo de presas, materiales o sustratos pertenecientes a un organismos, los cuales son aprovechados por otro que no invierte energía o esfuerzo alguno en su obtención.

Comensal: Organismos que son capaces de aprovechar los restos de recursos de un individuo sin perjudicarlo.

Comportamiento agonista: Peleas o conductas agresivas entre miembros de una misma especie o de especies diferentes.

Conspécíficos: Individuos de la misma especie.

Críptico: Organismo que se camufla mediante su color, olor o forma.

E

Efecto Ricochet: Efecto generado por la acumulación de redes orbitales individuales en un solo andamiaje, el cual permite que una presa que cae en una de ellas, pero no se enreda, rebote y caiga en cualquiera de las otras orbitelas que forman la agregación.

Electividad: Tendencia ya sea positiva o negativa por consumir un determinado tipo de presa.

Especies simpátricas: Dos especies diferentes que han evolucionado en la misma área geográfica que la especie progenitora.

Etológico: Estudio científico del comportamiento de los animales.

Eusocial: Se conocen así a las agrupaciones que aunque carecen de castas, comparten un solo andamiaje generado por redes irregulares y que construyen una estructura en forma de canasta, donde conviven decenas, cientos o miles de individuos, caracterizado por el solapamiento generacional de sus miembros. También conocido como arañas no territoriales de sociabilidad permanente, cuasisociales o cooperativas.

Extinción: Desaparición total de una o varias agregaciones de arañas sociales dentro de una metapoblación de las mismas.

F

Fitness: Es la capacidad de un individuo con cierto genotipo de reproducirse, y es igual a la proporción de los genes del individuo en los genes totales de la siguiente generación.

Flujo genético: Transferencia de alelos de genes de una población a otra, también conocido como migración.

G

Gregario: Tendencia a formar grupos sociales.

H

Hospedero: 1. Planta que sirve como sustrato y que sostiene las redes de arañas sociales y solitarias. 2. Araña o grupo de arañas que mantienen en su red individuos de otras especies.

Huésped: Organismo que vive dentro de las redes de una comunidad de arañas que es considerado cleptoparasito.

I

Interespecífico: Interacción entre individuos de especies diferentes.

Intraespecífico: Interacción entre individuos de la misma especie.

In – situ: En el sitio, en el lugar, en campo.

In – vitro: Experimentos realizados en ambientes controlados.

J

Julios: Unidad utilizada para medir energía, trabajo y calor.

M

Metapoblación: Conjunto de colonias o nidos conocidos como poblaciones, que en su conjunto forman una única población compuesta por varias poblaciones más pequeñas.

Migración: Desplazamiento de un individuo o grupo de individuos en una dirección determinada ya sea de una comunidad a una red individual o viceversa.

Mimetismo: Habilidad de ciertos seres de asemejarse a otros o su entorno para obtener alguna ventaja funcional.

N

Nido: Estructura en donde conviven grupos de arañas que normalmente tiene forma de canasta.

O

Orbitelas: Redes en forma circular características de la familia Araneidae.

P

Parasitismo: Asociación entre dos organismos de distinta especie, en la cual el uno vive a expensas del otro.

Per-cápita: por cada individuo dentro de la comunidad.

R

Respuesta Funcional: Término usado para describir la relación entre la densidad de presa en cierta área y el número promedio de presas consumidas por dos o más depredadores en ese mismo espacio.

Riesgo Adverso: Aquellos individuos que prefieren establecerse en zonas donde el suplemento alimenticio es más o menos estable aunque sea moderado.

Riesgo Sensitiva: Comportamiento de los organismos los cuales reaccionan de una u otra forma en respuesta a la variación en la disponibilidad de presa.

Riesgo – Tendiente: Son aquellos individuos que se establecen en zonas con suplementos alimenticios variables, caracterizados por una superabundancia de presa o por la escasez de la misma.

S

Sociedades abiertas: Asociaciones de arañas que permiten la entrada de miembros de su misma especie o de otra especie dentro de su comunidad, sin manifestar ninguna interacción agresiva ante su presencia.

Subsociales: Comunidades de arañas en las que individuos juveniles en presencia o no de la madre se mantienen agregados durante una parte de su ciclo vital. También son llamadas no territoriales de sociabilidad periódica, o materno-sociales.

T

Tanatosis: Estrategia antipredatoria utilizada por algunas especies que fingen estar muertas con la finalidad de escapar del ataque de sus depredadores.

Territoriales de sociabilidad periódica: Agregación de telas individuales formadas por grupos familiares que se dispersan antes de la época de apareamiento.

V

Vecino cercano: Distancia más corta medida a otra araña que se encuentra dentro del mismo plano

Verosimilitud máxima: Método estadístico que permite estimar los coeficientes de un modelo de regresión, o los parámetros de una distribución de probabilidad.

INTRODUCCIÓN

Aunque es de gran interés para los científicos investigar el desarrollo de la sociabilidad en diferentes grupos, es clara cierta tendencia a basarse en aquellos individuos cuyo comportamiento es más conocido, en este contexto gran parte de la atención científica está enfocada en los insectos sociales (Termitas, Hormigas y Abejas)³. Sin embargo entre los arácnidos existen organismos sociales capaces de soportar la convivencia con otros de su misma especie sin atacarlos, evento que no es común sobre todo en este grupo, cuyo comportamiento es reconocido por ser agresivo y en algunos casos aracnófago^{4 y 5}.

En el mundo de las 34.000 especies de arañas conocidas, tan solo 12 géneros contienen especies con comportamientos gregarios⁶ y habitan principalmente en el trópico donde construyen redes de grandes extensiones para capturar mayor cantidad de individuos o presas de gran tamaño, en este caso la cooperación es una herramienta fundamental ya que se incrementa la tasa de captura de presas y la defensa contra predadores⁷. Dentro de este grupo se destacan las llamadas arañas coloniales o arañas territoriales de sociabilidad permanente, las cuales pueden formar agregaciones temporales o permanentes^{8 y 9}. En este grupo se encuentra *Cyrtophora citricola*, especie perteneciente a la familia Araneidae la cual puede manifestarse como individuos solitarios o en colonias de cientos de miembros¹⁰.

En Colombia *Cyrtophora citricola* fue reportada por primera vez para Suramérica como una especie colonial introducida. En otros países las arañas del género *Cyrtophora* han llegado a ser consideradas plagas causantes de daños en cultivos ya que la concentración de las redes genera mortalidad en las plantas¹¹. Por otro lado, en algunas zonas, la explosión demográfica en poco tiempo de estos individuos, cubren plantaciones, árboles, arbustos, plantas de jardín y últimamente se han constituido en un problema mayor al establecerse colonias en cables de tendido eléctrico, telefónico e incluso en antenas de televisión¹².

³ Howell, *et al.* 1998. Introduction to Insect Biology and Diversity. Pág. 153.

⁴ Aviles, *et al.* 2001. Arañas sociales de la Amazonía Ecuatoriana, Con Notas sobre Seis Especies Sociales no Descritas Previamente. Pág. 619.

⁵ Foelix, Rainer. 1996. Biology of Spiders. Pág. 258.

⁶ *Ibid.* Pág. 258. 1996.

⁷ Rypstra, Ann. 1989a. Foraging Success of Solitary and Aggregated Spiders: Insights Into Flock Formation. Pág. 215.

⁸ Aviles, *et al.* *Op. cit.* Pág. 619. 2001.

⁹ Uetz, George. 1996. Risk Sensitivity and the Paradox of Colonial Web-Building in Spiders. Pág. 459.

¹⁰ Edwards, G.B. 2005. *Cyrtophora citricola* (Araneae: Araneidae), a Colonial Tentweb Orbweaver Established in Florida. Entomology Circular No. 411. 4 pp. USA.

¹¹ Mannion, Catharine; *et al.* 2006. A New Spider in Miami –Dade Country *Cyrtophora citricola*. University of Florida. Entomology Circular No. 411.

¹² Giraldo A. G., Luis F. de Armas; *et al.* 2001. Presencia de *Cyrtophora citricola* (Forskål, 1775) (Araneae: Araneidae) en las Antillas. Revista Ibérica de Aracnología. 2001.

En nuestro país se han encontrado redes de *Cyrtophora* ampliamente distribuidas en la Ciudad de Cali, tanto en áreas periféricas como en áreas urbanas de esta y más específicamente en el Departamento de Nariño han proliferado en el Municipio de Chachagüi y sus alrededores, Corregimiento de Pilcuán, Municipio de Sandoná, entre otros (Observación personal). Otro hecho importante radica en que *Cyrtophora citricola* establece sus colonias en plantas de cabuya (*Agave filifera*), las cuales son de importancia para los campesinos del Municipio de Chachagüi y sus alrededores y teniendo en cuenta que la densa red de las colonias puede generar daños a dichas plantas, es de importancia conocer en qué condiciones se mantienen estas agregaciones.

Actualmente en los Estados Unidos se dirigen estudios para establecer los daños reales que producen las redes de *Cyrtophora* en sus hospederos, además de la investigación encaminada a encontrar un método de control de la misma, entre los cuales se cita la aspersión con agua (para destruir las colonias) y los tratamientos químicos, que si bien pueden ser efectivos sobre la araña, también dañan a otras especies de insectos benéficos¹³. En contraste, las especies sociales capturan presas en grandes proporciones lo cual puede incrementar el rango de control de insectos, esto ocurre si se aumenta la cantidad de colonias o el tamaño de las mismas. Un ejemplo de control natural realizado por *Cyrtophora citricola* se presenta sobre *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae) plaga de *Musa accuminata* (plátano)¹⁴.

Por otro lado, el estudio de poblaciones de arañas sociales es importante debido a las particularidades de su comportamiento, ya que las agregaciones constituyen metapoblaciones sin presencia de castas, en las cuales existe una dinámica en los procesos de migración, extinción y colonización¹⁵. En arañas coloniales las sociedades son abiertas y las migraciones y emigraciones pueden darse entre individuos de la misma o de especies del mismo género. La diversidad de tipos de comportamiento social y de especies gregarias, proporcionan una interesante oportunidad de abordar problemas ecológicos y evolutivos tales como el valor adaptativo y la relación costo- beneficio de la vida comunitaria, evolución del comportamiento social en arañas, factores genéticos que pueden estar facilitando o limitando la evolución de grados de sociabilidad más avanzados dentro de los arácnidos, entre otros¹⁶.

Entre los agentes que podrían impulsar la tendencia a agregarse se encuentra la cantidad y disponibilidad del recurso alimentario, es decir algunas arañas coloniales aparentemente se agregan o disgregan cuando la cantidad de presa es alta o baja obedeciendo a la estrategia de forrajeo que consideren más apropiada¹⁷. A este respecto, aun se desconoce por qué los grupos de forrajeo se encuentran concentrados en mayor cantidad en hábitats donde la oferta de recurso es alta (generalmente bosques tropicales) si este comportamientos puede

¹³ Mannion. *Op. cit.* Pág. 2. 2006.

¹⁴ Lorenzo, J.M. *et al.* Pág. 249. 2005.

¹⁵ Hanski, I., 1997. Metapoblaciones: Conceptos y aplicaciones en la Biología de la Conservación. Ingreso Junio 2006.

¹⁶ Aviles, *et al.* *Op. cit.* Pág. 622. 2001.

¹⁷ Uetz. *Op. cit.* pp. 459 – 470. 1996.

ser más beneficioso en zonas donde el recurso es más escaso y la eficiencia de captura podría incrementar si se cuenta con varios individuos que aporten esfuerzos encaminados a capturar mayor cantidad de presas o de mayor tamaño. Por tanto, el conocimiento de aspectos ecológicos de estos organismos ayuda a comprender procesos que pueden dar luces sobre la evolución de comportamientos particulares en las comunidades de arañas y a entender cómo se puede utilizar o modificar estos comportamientos para su uso como biocontroladores o para su propio control.

Este estudio buscó establecer cómo las colonias son afectadas por la cantidad de recurso alimentario en cuanto a la formación y mantenimiento de las agregaciones y si este factor influye sobre la decisión de las arañas de optar por uno u otro modelo de forrajeo.

1. MARCO TEÓRICO

1.1. INTRODUCCIÓN AL COMPORTAMIENTO SOCIAL EN ARÁCNIDOS

La evolución de la sociabilidad ha llamado la atención de muchos científicos sobre todo en el campo de los insectos, relación que se encuentra directamente influenciada por el comportamiento reproductivo y las diferentes castas que se presentan¹⁸. Sin embargo existen otros organismos como las arañas que gozan de la reputación de ser solitarias, intolerantes unas a otras y que comúnmente pueden matar individuos de la misma o de diferentes especies^{19 y 20}, no es raro oír mencionar especies en las cuales el macho no puede aproximarse a la hembra sin correr el riesgo de ser atacado o devorado²¹, sin embargo, en la mayoría de las especies hay tolerancia únicamente durante algún momento del apareamiento (aunque también se observa agresión) y entre juveniles muy tempranos²².

De las 34. 000 especies de arañas reportadas, cerca de 12 géneros pertenecientes a 9 familias son conocidas por convivir en colonias siendo estas llamadas arañas sociales²³. Estas se distribuyen en 4 tipos de sociabilidad a saber: territoriales de sociabilidad periódica, territoriales de sociabilidad permanente, no territoriales de sociabilidad periódica y no territoriales de sociabilidad permanente^{24 y 25}. Existen diferencias específicas entre los grados de sociabilidad más compleja de las arañas con respecto a los insectos denominados verdaderamente sociales (abejas, termitas y hormigas), una de las más esenciales es la ausencia de castas reproductivas²⁶.

Estos tipos de sociabilidad pueden ir desde la agrupación de telas individuales con el objetivo de capturar mayor cantidad de presas (dicha agregación permite que estas especies ubiquen sus telas en zonas abiertas inaccesibles para organismos solitarios) hasta que los miembros de un grupo social cooperen en la construcción y mantenimiento del nido colectivo y en la captura y consumo de las presas. Además, en aquellas especies en que los grupos consisten de varios individuos adultos, se da cuidado comunitario de las crías. Este último tipo de especies constituyen los casos más espectaculares de sociabilidad en arañas, con agrupaciones que pueden llegar a contener decenas de miles de individuos²⁷.

¹⁸ Howell. *Op cit.* Pág. 153. 1998.

¹⁹ Christenson. E. Terry. 1984. Behaviour of Colonial and solitary Spiders of the Theridiid Species *Anelosimus eximius*. Pág. 725.

²⁰ Foelix. *op cit.* Pág. 258. 1996.

²¹ Burgess. Social Spiders. Pág. 101. 1976.

²² Agnarsson, Ingi. 2002. Sharing web- on the Relations of Sociality and Kleptoparasitism in Theridiid Spiders (Theridiidae: Araneae). Pág. 181.

²³ Foelix. *Op cit.* Pág. 258. 1996.

²⁴ Aviles, *et al.* *Op. cit.* Pág. 621. 2001.

²⁵ Burgess. *Op. cit.* Pág. 101. 1976

²⁶ Aviles, *et al.* *Op. cit.* Pág. 621. 2001.

²⁷ *Ibíd.* Pág. 620.

Se ha establecido que probablemente la cooperación en la construcción de redes es de bastante importancia a la hora de comprender la evolución del comportamiento social ya que es un recurso fácilmente compartido entre individuos y facilita la comunicación entre los miembros de la sociedad²⁸.

En este contexto se destacan las arañas sociales del género *Anelosimus* (Familia Theridiidae) debido a que contiene numerosas especies sociales y ha jugado un rol muy importante en el avance del entendimiento de la evolución de este tipo de sociabilidad²⁹. El género *Anelosimus* presenta especies con comportamientos subsociales, y sociales propiamente dichos³⁰. Dentro del género se encuentran 20 especies sociales³¹ de las cuales las arañas no territoriales de sociabilidad permanente reciben una especial atención debido a que los miembros del grupo social permanecen en el nido durante todo su ciclo de vida, son las únicas en las que se presenta cuidado de las crías, construcción compartida del nido, captura, transporte de la presa y alimentación comunitaria³².

Otro aspecto interesante dentro de la estructura social de las arañas no territoriales de sociabilidad permanente, es la proporción de sexos la cual presenta un notable desbalance del orden de 10 hembras por macho³³, siendo importante destacar que dicha proporción viene determinada a nivel embrional³⁴. Este fenómeno es de bastante interés al contradecir lo planteado por Fisher³⁵ donde señala que la proporción de sexos evolutivamente estable es de 1:1. Se presume que la estructura de las arañas sociales no obedece a dicho postulado, debido a la existencia de selección a favor de un igual porcentaje de hembras y machos dentro de las colonias y selección entre colonias favoreciendo mayor producción de hembras. Las colonias con mayor cantidad de hembras generarán colonias hijas con más frecuencia³⁶ y además la proporción de sexos a favor de la hembra incrementa con la edad de la colonia³⁷.

De la misma manera se tiene conocimiento de la ausencia de flujo genético entre una metapoblación (colonia, solapamiento de generaciones) a otra, de modo que las poblaciones locales están aisladas en el espacio pero conectadas en el tiempo mediante los procesos de

²⁸ Burgess, 1978 citado en Lahmann y Eberhard. 1979. Factores Selectivos que Afectan la Tendencia a Agruparse en la Araña Colonial *Philoponella semiplumosa*. Pág. 231.

²⁹ Agnarsson, Ingi. 2004. Revision and Phylogenetic analysis of American Ethicus and Rupununi Groups of *Anelosimus* (Araneae: Theridiidae). Pág. 289.

³⁰ Agnarsson, Ingi. 2005. Systematics of *Anelosimus* and Theridiidae spiders. www.theridiidae.com.

³¹ Agnarsson. *Op. cit.* Pág. 289. 2004.

³² Aviles, Leticia. *et al.* 1999a. Notes of the Social Structure, Life Cycle, and Behavior of *Anelosimus rupununi*. Pág. 497.

³³ Aviles, Leticia. 1986. Sex- Ratio Bias and Possible Group Selection in the Social Spider *Anelosimus eximius*. Pág. 1.

³⁴ Aviles, Leticia, *et al.* 1999b. Does the African Social Spider *Stegodyphus dumicola* Control the Sex of Individual offspring?. Pág. 241.

³⁵ Fisher citado en: Aviles, *et al.* *Op. cit.* Pág. 622. 2001.

³⁶ Aviles 1986, 1993, citado en Avilés, *et al.* *Op. cit.* Pág. 622. 2001.

³⁷ Aviles, Leticia. 1993a. Interdemic Selection and Sex Ratio. A Social Spider Perspective. Pág. 320.

extinción y recolonización^{38 y 39}. Es por ello que, tal como se planteó anteriormente, la particularidad de su comportamiento ha generado en ellas varias adaptaciones para asegurar su supervivencia, una de las cuales es la diferenciación en la proporción de sexos⁴⁰. De igual forma debe considerarse la posible variación de la época de maduración de los diferentes sexos tanto dentro de la colonia como entre la metapoblación⁴¹.

El desarrollo de colonias entre arañas constructoras de redes orbitales constituye un interesante caso de estudio ya que las redes se encuentran diseñadas para ser ocupadas por un solo organismo, por tanto no participan de aspectos como el cuidado comunitario de la cría, ni la reparación de la red individual⁴² pero son capaces de compartir el establecimiento y posterior reparación de una zona común y sus interacciones agresivas dependen en mayor cantidad de la distancia que separe una red individual de otra estando o no fuertemente emparentadas⁴³.

Las arañas llamadas Coloniales o Comunes se clasifican dentro del grupo de las territoriales de sociabilidad permanente, las cuales son especies en las que las agregaciones de telas individuales pueden persistir por varias generaciones. Los ejemplos más notables de este tipo de sociabilidad se encuentran en las familias Araneidae géneros *Cyrtophora* (3 especies), *Metabus* (1 especie), y *Metepira* (2 especies) y Uloboridae (por lo menos 4 especies en el género *Philoponella*)⁴⁴.

1.2. FORRAJE EN ARAÑAS SOCIALES

En cuanto al tipo de presas y captura de las mismas existen diferentes estilos de acuerdo al hábitat y al tipo de gremio al cual pertenecen. Todas las arañas son carnívoras siendo los artrópodos las presas más a menudo consumidas por ellas⁴⁵. Según Krafft⁴⁶ en arañas sociales, el movimiento de la presa dentro de la red puede atraer a un número variable de arañas en función de su tamaño y resistencia. También como lo afirma Nentwing⁴⁷ en colonias grandes aproximadamente el 90% de las presas capturadas son de mayor tamaño que las arañas, por tanto estas presas no podrían ser capturadas por individuos solitarios.

³⁸ Aviles. *et al. Op. cit.* Pág. 635. 2001.

³⁹ Marquez, Evelyn, *et al.* 1998. Life History and Social Behavior of *Anelosimus jabaquara* and *Anelosimus dubiosus* (Araneae, Theridiidae). Pág. 245.

⁴⁰ White, M. J. D. 1958. Citología Animal y Evolución. Pág. 264.

⁴¹ Bukowski, Todd. *et al.* 2002. Asynchronous Maturation of the Sexes May Limit Close Inbreeding in a Subsocial Spider. Pág. 196 y 197.

⁴² Avilés. *et al. Op. cit.* Pág. 620. 2001.

⁴³ Uetz. *Op. cit.* Pág. 460. 1996.

⁴⁴ Aviles, *et al. Op. cit.* Pág. 621. 2001.

⁴⁵ Foelix. *Op. cit.* Pág. 3. 1996.

⁴⁶ Krafft, 1984 citado en Gilede, Oscar, *et al.* 1995. Un Caso de Sociabilidad en Arañas (Araneae: Nesticidae) del Parque Amacayacu, Amazonas. Pág. 60.

⁴⁷ Nentwig, Wolfgang. 1985. Social Spiders Catch Larger Prey: A Study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). Pág. 79.

Así para cada presa ofrecida se distinguen diferentes patrones de comportamientos observables⁴⁸. El ataque de las presas es comunitario y puede o no distribuirse entre los diferentes estadios de maduración. Aquellas presas de tamaño pequeño generalmente son ignoradas. En este contexto también se ha establecido que la distribución de la sociabilidad en arañas a nivel mundial tiende a concentrarse en los trópicos en donde los insectos son abundantes casi todo el año⁴⁹ o en el cual la presión de competencia por la captura de presas sea escasa⁵⁰.

1.3. COSTOS Y BENEFICIOS DE LA SOCIABILIDAD

Este tipo de captura de presas y posterior alimentación tiene unas ventajas y desventajas con respecto a las arañas individuales, lo cual se haya representado por la relación costo – beneficio generada por la sociabilidad⁵¹.

Los potenciales costos pueden ser atribuidos a la competencia intraespecífica como sucede entre algunas arañas coloniales donde se ha observado el robo de presas favoreciendo a arañas de mayor tamaño con respecto a las pequeñas y costos asociados a los eventos de captura de presas sobre todo entre las hembras, ya que existe una cierta probabilidad de muerte, además de la energía invertida en cada proceso de captura. También se ha observado que en colonias de algunas especies existe parasitismo de los machos, los cuales se alimentan sin tejer ni atacar^{52 y 53}.

Otro aspecto que le acarrea costos a la sociabilidad en algunos animales es el incremento del porcentaje de ataque por predadores⁵⁴. Sin embargo hay numerosos mecanismos antipredatorios asociados a la vida en grupo. Según Uetz, *et al.*⁵⁵ en arañas coloniales existe un mecanismo de alerta temprana la cual puede generarse ya sea con la información recogida al incrementar la detección sensorial y la recogida de la vibración de las redes. Estos mecanismos pueden disminuir los costos de la sociabilidad a causa de la predación.

Hay varias ventajas con relación a la vida social: Primero las redes sociales sirven como protección ante los predadores⁵⁶ gracias a su estructura, pues las arañas pueden esconderse ya sea en zonas específicas o por mecanismos de alarma, evento que no sucede en telas de arañas individuales, en las cuales los organismos se encuentran más vulnerables al ataque

⁴⁸ Acosta, *et al.* 1995. Estratégias de Ataque da Aranha Social *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae) em função do tipo de presa. Pág. 214.

⁴⁹ Nentwig. *Op cit.* Pág. 79. 1985.

⁵⁰ Riechert, Susan. 1985. Why Do Some Spiders Cooperative? *Agelena consociata*, A Case of Study. Pág. 105.

⁵¹ Fowler, Harold. 1993. Phylogenetic Inertia and the Limits of Evolution of Social Behavior in Spiders. Pág. 148 y 149.

⁵² Lahmann. *et al. Op cit.* Pág. 237. 1979.

⁵³ Gilede. *Op. cit.* Pág. 61. 1995.

⁵⁴ Vulinec, 1990; Moorling & Hart. 1992 y Hart *et al*, 1997, citado en Uetz, *et al.* 2001. Antipredador Benefits of Group Living in Colonial Web-Building Spiders: The “Early Warning” Effect. Pág. 445.

⁵⁵ *Ibid.* Pág. 450.

⁵⁶ Buskirk, Ruth. 1975a. Coloniality, Activity Patterns and Feeding in a Tropical Orb-Weaving Spider. Pág.1314.

de predadores y como segunda ventaja en la mayoría de casos se captura presas de mayor tamaño⁵⁷. De igual forma, la estructura de las redes permite que estas lleguen a establecerse en zonas donde arañas individuales no podrían construirlas⁵⁸ y al mismo tiempo el volumen de las redes y la cantidad de hilos que las conforman ayudan a incrementar las capturas cuando las presas se enredan en estos. Este fenómeno es de gran importancia para especies como *Cyrtophora citricola* cuyas redes no son adhesivas y la capacidad de captura depende del tiempo que las presas potenciales pasan enredadas en estas⁵⁹.

En arañas coloniales los grupos obtienen mayores beneficios por el incremento en la captura de presa debido a varios mecanismos entre los que se encuentra el efecto Ricochet (una presa que rebota en una red tiene mayor probabilidad de caer en una contigua), las arañas pueden compartir información a la hora de la caída de una presa debido a los hilos que forman la zona común, el cleptoparasitismo de presas por parte de arañas vecinas, compartir la presa dependiendo del tamaño de la misma y finalmente el altruismo⁶⁰. Así el incremento de sucesos de forrajeo disminuye la varianza en la adquisición de alimento entre individuos dentro de los grupos que forrajean individualmente⁶¹. Sin embargo la mayoría de arañas que forman grupos de forrajeo organizándose en colonias y que típicamente son solitarias (ejemplos muy destacados de este comportamiento son los géneros *Cyrtophora sp.* y *Nephila sp.* en ocasiones se presentan en zonas donde la oferta de presas es igual o excede la demanda individual y se desarman cuando la cantidad de recurso es mínima^{62 y 63}.

En este contexto se ha evaluado que dichas agregaciones temporales o definitivas pueden representar una respuesta riesgo-sensitiva donde se prefiere obtener mayor cantidad de presa o de mayor tamaño (riesgo – tendiente) que una oferta más o menos estable de recurso (riesgo – adverso)^{64 y 65}.

⁵⁷ Christenson. *Op cit.* Pág.733. 1984.

⁵⁸ Uetz. *Op. cit.* Pág. 460. 1996.

⁵⁹ Lubin, Yael. 1980. The Predatory Behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). Pág. 171. Pág. 159.

⁶⁰ Uetz. *Op. cit.* Pág. 460. 1996.

⁶¹ *Ibid.* Pág. 468.

⁶² Foelix. *Op cit.* Pág. 261. 1996.

⁶³ Rypstra. *Op. cit.* Pág. 215. 1989a.

⁶⁴ Caraco, *et al.* 1994. Resource Consumption Variance Within and Among Individuals: On Coloniality in Spiders. Pág. 196.

⁶⁵ Batenson, Melissa. 2002. Recent advances in our understanding of risk – sensitive foraging preferences. *Proceedings of the Nutrition Society.* Pág. 509.

2. ANTECEDENTES

Varios son los estudios que han buscado avanzar en la comprensión de la dinámica de la sociabilidad en arañas, todos ellos tendientes a tratar de comprender la evolución de este comportamiento. Las investigaciones se han dividido principalmente en genéticas, filogenéticas y ecológicas.

Avilés⁶⁶ a través de una simulación estableció la presencia de selección entre colonias donde se favorece la alta proporción de hembras en el momento en que la colonia haya alcanzado un cierto tamaño y la selección dentro de la colonia donde inicialmente se encuentra un equilibrio 1:1 de machos y hembras pero que posteriormente variará a medida que incrementa el tamaño de la colonia. De la misma manera en 1999, Avilés⁶⁷ al analizar la proporción de sexos en los sacos de huevos de *Stegodyphus dumicola* concluyó que la proporción de sexos está dominada por una mayor cantidad de hembras que de machos, evento que se encuentra dado a nivel embrional. Por su parte Agnarsson⁶⁸ realizó estudios en la distribución y filogenia de dos grupos filogenéticos dentro del género *Anelosimus*: el grupo *Ethicus* y el grupo *Rupununi*, describiendo las especies relacionadas con estos.

En cuanto a ecología se han tratado aspectos sobre el comportamiento, captura de la presa, cuidado de la cría entre otros. Así se encuentra el estudio de Buskirk⁶⁹ quien observó en *Metabus gravidus* que aquellas arañas que tejen redes comunales construyen en zonas con una alta densidad de presa más eficientemente que las arañas solitarias y aunque se encuentren permanentemente agregadas el mantenimiento de la red y la captura de presas no son comunitarios. En 1976, Burgess⁷⁰ abordó aspectos del comportamiento y ciclo de vida de dos especies de arañas sociales mexicanas: *Mallos gregalis* y *Oecobius civitas*. Lahmann y Eberhard⁷¹ establecieron para la araña comunal *Philoponella semiplumosa* comportamientos competitivos y algunas veces altruistas. De la misma manera encontraron que el rango de presas capturadas es el mismo para arañas solitarias y coloniales, lo que indica que para este tipo de especie existe un balance entre los factores de selección hacia la sociabilidad como a la individualidad.

Darchen, *et al.*⁷² realizaron una comparación entre las características principales que definen la eusociabilidad en insectos con respecto al esquema establecido encontrado en arañas sociales, junto con los aspectos originales de dicho comportamiento. De igual

⁶⁶ Aviles, Leticia. Pág. 320. 1993b.

⁶⁷ Aviles. *Op. cit.* Pág. 237 – 243. 1999b.

⁶⁸ Agnarsson. *Op. cit.* Pág. 389-414. 2004.

⁶⁹ Buskirk. *Op. cit.* Pág. 1314 – 1328. 1975a.

⁷⁰ Burgess. *op. cit.* Pág. 101 – 106. 1976.

⁷¹ Lahmann, *et al.* *Op cit.* Pág. 231-240. 1979.

⁷² Darchen. *et al.* 1986. Comparison of Spider and Insect Societies. Pág. 228 – 238.

manera Uetz, *et al.*⁷³ estudiaron a la araña espinosa *Metepeira spinipes*, con ello pudieron establecer que la viabilidad de la sociabilidad en estas arañas depende en gran medida de la distancia interindividual que beneficia la selección de individuos capaces de tolerancia y agrupar sus redes. En 1983, Vollrath⁷⁴ comparó el comportamiento de defensa en *Anelosimus eximius* especie social con solapamiento de generaciones, con relación a *Anelosimus jucundus* subsocial en la cual los juveniles viven con la madre hasta la maduración, momento en el que emigran.

Christenson⁷⁵ realizó trabajos en *Anelosimus eximius* en donde encontró que unas pocas hembras emigran cortas distancias de la colonia madre estableciendo pequeñas redes individuales. Dentro de las colonias las hembras adultas tienen mayor cuidado de la cría que las juveniles, las hembras alimentan a los juveniles por regurgitación, los machos no participan de ninguna actividad colonial. De igual forma encontró que los costos de la emigración son muy altos observando que muchas de las hembras solitarias no sobreviven.

Con respecto a la captura de presas Nentwig⁷⁶ observó que en Panamá los insectos capturados por *Anelosimus eximius* son de mayor tamaño que estas, siendo en un 90% individuos pertenecientes a los ordenes Hymenoptera (solo hormigas voladoras), coleoptera, lepidoptera, hemiptera, Blattaria y Orthóptera. Riechert⁷⁷ encontró que para la araña *Agelena consociata* la disponibilidad de la presa es un rasgo limitante en el ambiente estudiado presentándose de igual manera mayor proporción de extinciones de colonias pequeñas con respecto a las grandes, dichas extinciones se exhiben ante todo en época lluviosa. En arañas comunales los estudios de Uetz⁷⁸ en *Metepeira atascadero*, *Metepeira spinipes* y *Metepeira incrassata* ayudan a comprender aspectos relacionados con la captura de la presa y la acción del efecto Ricochet, estableciendo que dicho efecto incrementa la eficiencia de captura a través de los diferentes tamaños de la presa (*Metepeira incrassata*) con relación a la captura individual (*Metepeira atascadero*).

Rypstra⁷⁹ a través de su trabajo en *Achaearanea tepidariorum* confirmó la relación establecida entre la abundancia de la presa, la tolerancia entre individuos y la formación de grupos de forrajeo debido a la correlación entre los sucesos de captura y la persistencia de la sociabilidad. En el mismo año Rypstra⁸⁰ con investigaciones realizadas en el suroeste de Perú en *Anelosimus domingo* estableció la morfología de la red de la araña, encontrando

⁷³ Uetz, George, *et al.* 1982. Variation in the Social Grouping Tendency of a Communal Web-Building Spider. Pág. 547-549.

⁷⁴ Vollrath, Fritz. 1983. Subsocial and Social *Anelosimus* A Comparison, Especially of Nest Defense. Pág. 295 – 297.

⁷⁵ Christenson. *Op. cit.* Pág. 725-734. 1984.

⁷⁶ Nentwig. *Op. cit.* Pág. 79-85. 1985.

⁷⁷ Riechert. *Op. cit.* Pág. 105 – 116. 1985.

⁷⁸ Uetz, George. 1989. The “Ricochet Effect” and Prey Capture in Colonial Spiders. Pág. 154-159.

⁷⁹ Rypstra. *Op. cit.* 274 – 281. 1989a.

⁸⁰ Rypstra. 1989b. The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. Pág. 312-316.

varias similitudes con la estructura que forma *Anelosimus eximius* lo que sucede igualmente para la captura de presas. También determinó que aunque se han reportado sucesos de cooperación interespecífica, esta no se presenta al encontrarse arañas de *A. eximius* en nidos de *A. domingo*, lo que lleva a concluir que en estas arañas aunque existe cooperación intraespecífica se presentan fenómenos de agresión interespecífica.

Jakob⁸¹ en la especie *Holocnemus pluchei* (Pholcidae: social-facultativo), identificó los costos y beneficios de la vida social de los individuos inmaduros. Además estableció que el beneficio de la vida en grupo es el ahorro energético obtenido por la construcción de redes comunitarias a pesar que disminuye el número de presas per-cápita consumidas en esta especie.

Gilede, *et al.*⁸² trabajaron con una araña comunal de la familia Nesticidae encontrada en el Parque Amacayacu (Amazonía colombiana), ellos observaron una distribución del trabajo de captura entre las hembras juveniles y las adultas pero sin presencia de castas, la alimentación y captura de la presa es comunitaria pero llevada a cabo exclusivamente por las hembras mientras los machos no intervienen en ninguna labor. Igualmente establecieron la no existencia de preferencia por algún tipo de presa.

Márquez, *et al.*⁸³ realizaron estudios sobre el ciclo de vida y comportamiento de dos especies de arañas sociales simpátricas en el área de Sao Paulo (Brazil): *Anelosimus jabaquara* y *Anelosimus dubiosus*, encontraron que ambas especies presentan cuidado comunal de la cría, captura y alimentación compartida además de la reparación colectiva de la colonia, no obstante el tipo de sociabilidad presentado por *A. jabaquara* era comparable al de otros individuos del mismo género periódico - sociales cuyo comportamiento es menos complejo que el presentado por especies tales como *A. eximius* y *A. domingo*.

En la Amazonía ecuatoriana Avilés y Tufiño⁸⁴ evaluaron aspectos relacionados con el fitness y el tamaño de las colonias en *Anelosimus eximius*. Con ello pudieron establecer que la probabilidad de que la descendencia sobreviva aumenta con el tamaño de la colonia, evento que es inverso a la probabilidad de reproducción de las hembras. De ese modo la selección favorece tamaños de la colonia intermedios. De igual manera Avilés y colaboradores⁸⁵ establecieron que la mayoría de las colonias tienden a segregarse cuando el número de individuos asciende a 1000.

Avilés y Salazar⁸⁶ realizaron la observación del ciclo de vida, estructura colonial y comportamiento social en *Anelosimus rupununi* encontrando que los miembros de la

⁸¹ Jacob, Elizabeth. 1991. Cost and Benefits of Group Living for Pholcid Spiderlings: losin Food, saving silk. Pág. 711-722.

⁸² Gilede. *Op. cit.* Pág.51 – 62. 1995.

⁸³ Marquez. *Op cit.* Pág. 227-237. 1998.

⁸⁴ Aviles, *et al.* 1998. Colony Size and Individual fitness in the Social Spiders *Anelosimus eximius*. Pág.403 - 418.

⁸⁵ Aviles, *et al. Op. cit.* Pág. 619-638. 2001.

⁸⁶ Aviles, *et al. Op cit.* 1999a.

colonia cooperan en la captura y transporte de la presa, también existe alimentación comunitaria y el cuidado de la cría. Los especímenes encontrados entre diferentes colonias maduran sincrónicamente, siendo las colonias conformadas tan solo por un 8% de machos.

Avilés y colaboradores⁸⁷ recopilaron una descripción de los diferentes tipos de sociabilidad encontrados en la Amazonía ecuatoriana, discutiendo aspectos ecológicos y evolutivos, como la proporción de sexos, niveles de selección, patrones de crecimiento y extinción en estos individuos.

Uetz, *et al.*⁸⁸ encontraron a través de observaciones y simulaciones en la araña colonial *Metepeira incrassata*, la presencia de medidas de evasión ante los depredadores y además corroboró la existencia de un sistema de alarma temprana como una ventaja de la vida colonial. De igual forma el mismo autor⁸⁹ encontró en la araña colonial *Meteperira incrassata* la respuesta riesgo – sensitiva encontrando que arañas que formaban colonias preferían un comportamiento riesgo – tendiente, de esa manera la varianza del número de presas por individuo capturadas entre y dentro de las colonias era menor a la encontrada en organismos solitarios. Mientras que Caraco, *et al.*⁹⁰ establecieron mediante el empleo de modelos que el efecto ricochet y compartir información entre individuos de la colonia disminuye efectivamente la varianza de consumo de presas de arañas individuales en colonias, solamente el robo de presas tiene una reducción significativa de dicha varianza.

Bukowski y Avilés⁹¹ encontraron en la araña subsocial *Anelosimus cf juncundus* maduración más temprana en los machos con respecto a las hembras, así estas llegan a la madurez sexual tan solo un día después de la fecha de maduración del macho y determinaron que la aceptación para la copula incrementa con la edad de la hembra.

Por su parte, Mannion⁹², mencionó que *Cyrtophora citrícola* especie comunal de sociabilidad permanente, fue reportada por primera vez para Suramérica como una especie introducida la cual ha llegado a ser considerada plaga en algunos países, debido a que han infestado canales, puentes y cultivos; en estos últimos las redes causan que las ramas se sequen lo cual genera la mortalidad de la planta. Giraldo⁹³ reportó para la misma especie en La Española (Antillas Mayores), República Dominicana que esta ha experimentado una alta explosión demográfica, también observó que sus densas y largas redes son observables a simple vista y a distancia y cubren plantaciones, árboles, arbustos, plantas de jardín y últimamente se han constituido en un problema mayor al establecerse colonias en cables de tendido eléctrico, telefónico e incluso en antenas de televisión. Este autor también menciona que tanto en República Dominicana como en Colombia la araña es considerada

⁸⁷ Avilés, *et al.* *Op. cit.* Pág. 619-638. 2001.

⁸⁸ Uetz. *Op. cit.* Pág. 445-452. 2001.

⁸⁹ Uetz. *Op. cit.* Pág. 459 – 470. 1996.

⁹⁰ Caraco. *Op. cit.* Pág. 196 – 205. 1994.

⁹¹ Bukowski, *et al.* *Op. cit.* Pág. 193-198. 2002.

⁹² Mannion. *Op. cit.* Pág. 1. 2006.

⁹³ Giraldo. *Op. cit.* Pág. 1 y 2. 2001.

una plaga forestal y agrícola, haciéndosela responsable de la muerte de numerosas plantas silvestres y de cultivo.

De igual forma, Starr⁹⁴ analizó cuarenta y cinco árboles ubicados en la Universidad de Quisqueya, encontrando 157 telas con redes comunales de *Cyrtophora citricola*. En estos árboles pudo observar el efecto de la acumulación de hojas muertas y el paso inefectivo de luz hacia la planta por parte de las densas redes.

Finalmente y en contraste con lo anterior, Lorenzo, *et al.*⁹⁵ encontraron que *Cyrtophora citricola* fue un buen controlador natural de la polilla *Chrysodeixis chalcites* (Lepidoptera: Noctuidae) plaga del plátano (*Musa accuminata*).

⁹⁴ Starr, Chistopher. 2005. Observaciones sobre *Cyrtophora citricola* (araneae: Araneidae) en Haití. Pág. 15.

⁹⁵ Lorenzo, *et al.* *Op cit.* Pág. 15. 2005.

3. OBJETIVOS

3.1. OBJETIVO GENERAL

Establecer la influencia de la variación en la cantidad de presa sobre el establecimiento de grupos de forrajeo en *Cyrtophora citrícola* (Araneae, Araneidae).

3.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer la capacidad de captura de presa según el grado de asociación.
- Determinar la cantidad de biomasa de presas capturadas por arañas coloniales y solitarias
- Determinar el número de presas en términos de biomasa necesaria para generar la formación de la colonia.
- Determinar cómo afecta la abundancia y la escasez de presas en el mantenimiento de la colonia.

4. HIPÓTESIS

Ha1: El número de presas capturadas incrementa con el grado de asociación.

Ha2: Hay diferencias en la biomasa total capturada entre colonias y arañas solitarias.

Ha3: La formación de las colonias es independiente de la cantidad de presas suministradas (biomasa)

Ha4: El mantenimiento de las colonias aumenta a medida que incrementa la cantidad de presas suministradas.

5. METODOLOGÍA

5.1. ZONA DE ESTUDIO

La zona de estudio se localiza en el Municipio de Chachagüi ubicado a una latitud: 1° 25' N y longitud 77° 17' Oeste a 29 Km de la ciudad de Pasto capital del departamento de Nariño. El municipio de Chachagüi limita por el Norte con San Lorenzo y Taminango; por el Sur con el corregimiento de Nariño; por el Oriente con Buesaco y por el Occidente con la Florida y el Tambo (Figura 2). Se encuentra a una altitud de 1950 m.s.n.m, su temperatura oscila entre los 18 y 21°C, con una precipitación anual de 1500 mm y su área total es de 148 Km². El terreno de esta zona es quebrado, sus suelos se caracterizan por ser erosionados y las montañas están cubiertas en su mayoría por vegetación terciaria⁹⁶. La zona se caracteriza por un patrón climático unimodal con una época lluviosa que va desde Enero hasta mediados del mes de Mayo y reinicia hacia la mitad de Septiembre, el pico de precipitación más alto se presenta en el mes de Diciembre. La época seca comprende los meses de Junio, Julio, Agosto y parte de Septiembre, siendo Agosto el mes más seco⁹⁷.

Las arañas fueron identificadas por la Doctora Leticia Avilés en el año 2005 como *Cyrthophora citrícola*. Las colonias de estas, se encuentran ubicadas a una latitud de 1° 24'556'' Norte y longitud 77° 17'451'' Oeste y las arañas solitarias en su mayoría hacia 1° 24'410'' Norte y longitud 77° 17'421'' oeste en el Centro Recreacional Comfamiliar Chachagüi y sus alrededores (Figura 1), la ubicación de todos los tratamientos figura en el Anexo 1.

Figura 1. Aspecto de las colonias en las cuales se realizaron los tratamientos *in-situ*

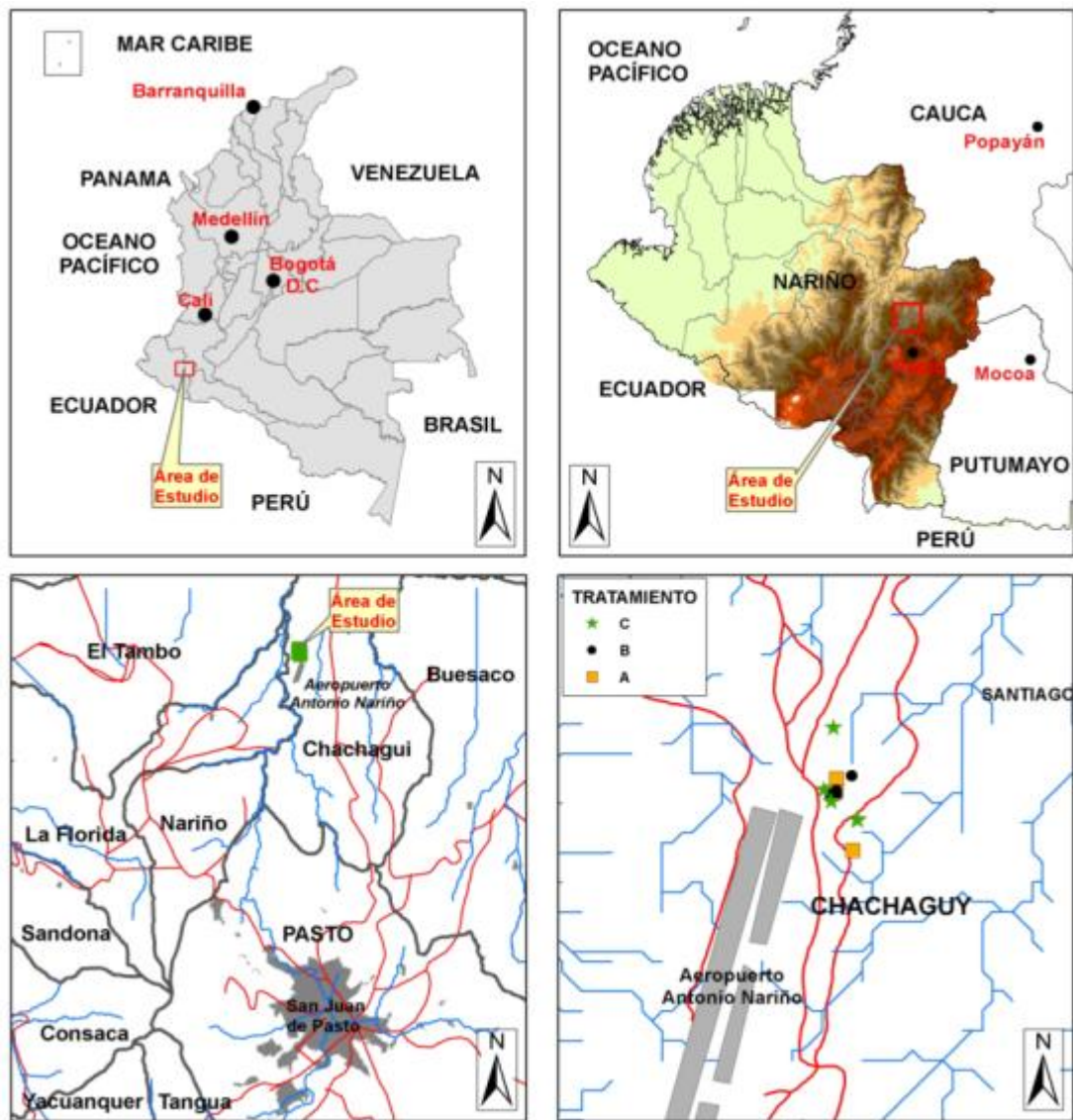


Fuente: De esta investigación.

⁹⁶ Dueñas, 1997.

⁹⁷ Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia. IDEAM, 2006

Figura 2. Área de estudio



Fuente: Alcaldía de Chachagui. Elaborado por Mauricio Sarmiento.

5.2. METODOLOGÍA DE TRABAJO

5.3. TRABAJO *In-Situ*

5.3.1 Determinación del número de individuos y estructura de las redes.

Con el objeto de determinar cual comportamiento de forrajeo captura mayor cantidad de presa (capacidad de captura), inicialmente se realizó un trabajo *in-situ* en el que se identificó los sectores donde existían colonias, se cuantificó el número de arañas en

colonias y el número de redes solitarias. El censo de los individuos se realizó el primer día de muestreo de cada mes⁹⁸. El número de individuos se contó y se relacionó con el número de orbitelas construidas.

Se determinó el volumen de la red con base en la medida del ancho, alto y profundidad de la tela. Se estableció la estructura de las zonas de sostén de las redes mediante la medición del ángulo de disposición, tamaño de las hojas de anclaje y se determinó la forma de la red⁹⁹ (Fig. 3).

Figura 3. Proceso de medición de colonias y hospederos de redes de *Cyrtophora citricola*



Fuente: De esta investigación.

Se determinó si hay relación entre el volumen de las redes, las presas consumidas y el número de individuos dentro de las colonias mediante la prueba de correlación de Spearman.

5.3.2. Capacidad de captura

Con el objeto de establecer en qué forma de forrajeo, en grupos o arañas solitarias hay mayor consumo de presas¹⁰⁰, se establecieron tres grupos experimentales los cuales fueron distribuidos arbitrariamente. En el experimento A se evaluaron únicamente individuos solitarios, siendo todas las repeticiones formadas por redes de arañas solitarias; el experimento B contuvo colonias formados por 2 a 5 individuos y el experimento C colonias de 6 a 12 individuos, las repeticiones de estos últimos dos grupos experimentales contuvieron colonias formadas por individuos dentro de los rangos establecidos (Tabla 1).

⁹⁸ Avilés, comunicación personal, 2005

⁹⁹ Uetz. *Op cit.* Pág. 463. 1996

¹⁰⁰ *Ibid.* Pág. 463.

Tabla 1. Grupos Experimentales

GRUPO EXPERIMENTAL	NÚMERO DE ARAÑAS EN LA RED	REPETICIONES
Solitarias (A)	1	5
Colonias (B)	2 -5	5
Colonias (C)	6 - 12	5

Las colonias se tomaron desde dos individuos ya que la sociabilidad puede presentarse desde este número pues deben minimizar las interacciones agresivas y colaborar en la reparación de las redes y zonas de sostén común¹⁰¹ y teniendo como base mediante observaciones previas que el promedio de individuos en las colonias del sector es de 6 hasta el número máximo de 12.

En cada uno se colectaron todas las presas capturadas¹⁰², ya sea determinadas por observación directa mediante la identificación de comportamientos predatorios¹⁰³ o por recolección de los individuos envueltos ya que una araña come lo que envuelve pues si no lo hace gasta energía en vano (Fig. 4).

Figura 4. Posiciones de ataque y captura de la presa de *Cyrtophora sp*¹⁰⁴



Fuente: <http://fr.wikipedia.org/wiki/Cyrtophora>.

Los individuos colectados fueron identificados hasta la mayor jerarquía taxonómica posible, en el laboratorio de Entomología de la Universidad de Nariño. Las imágenes de algunas de las presas identificadas figuran en el Anexo 2. Se registraron datos del número y frecuencia de las presas potenciales por redes individuales y por zona común dentro de las colonias (Barrera superior, barrera inferior e hilos interconectores (Fig. 5). El muestreo se realizó durante 5 meses, con sesiones de 3 días, cada dos semanas, con una intensidad de 6 horas por evento, para un total de 30 días y 180 horas de muestreo.

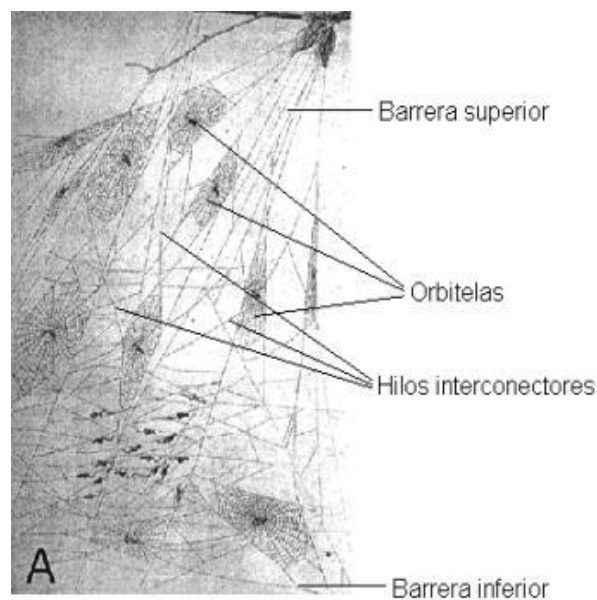
¹⁰¹ Rypstra, Ann. 1985. Aggregations of *Nephila clavipes* (l.). (araneae, araneidae) in relation to prey availability. Pág. 72.

¹⁰² Nentwig. *Op cit.* Pag. 80. 1985.

¹⁰³ Lubin. *Op cit.* Pág. 171. 1980.

¹⁰⁴ Tomado de <http://www.macaonature.com>. Ingreso en Mayo 2010.

Figura 5. Estructura de la red de arañas coloniales¹⁰⁵



Fuente: Aviles, *et al.* 2001.

Se determinó el valor de consumo per-cápita en colonias (cantidad de presas consumidas por cada miembro dentro de la comunidad) empleando la fórmula:

$$\text{Consumo per - cápita} = \frac{\text{No. total de presas}}{\text{No. total de miembros en la colonia}}$$

Con estos datos se determinó si existían diferencias significativas entre los tratamientos con respecto a la cantidad de presas consumidas por arañas solitarias (A) y la cantidad de presas consumidas per-cápita en colonias B y C empleando para ello la prueba de Kruskal Wallis simple con un alfa de 0.05 y la prueba a posteriori tipo Tukey con la finalidad de determinar cuáles son los grupos con diferencias.

Posteriormente para establecer si hay diferencias en las frecuencias de captura/consumo de presas en arañas solitarias y arañas coloniales, se establecieron dos categorías: número de eventos sin captura (cantidad total de muestreos sin capturas) y número de eventos con captura (cantidad total de muestreos con al menos una captura o presa envuelta), para evaluar estas variables se realizó una prueba de Chi cuadrado, empleando una tabla de contingencia de 2 x 3, tal como se indica a continuación:

¹⁰⁵Tomado de Avilés, *et al.* *Op cit.* Pág. 620. 2001.

Tabla 2. Distribución de datos en la tabla de contingencia de Chi cuadrado para frecuencias de captura.

	TRATAMIENTOS		
	A (Solitarias)	B (2 a 5 Ind.)	C (6 a 12 Ind.)
SIN CAPTURAS	No. de Eventos sin capturas por tratamiento		
CON CAPTURAS	No. de Eventos con al menos una captura por tratamiento		

Finalmente dado que la red es el instrumento de captura de estas arañas y que un incremento del volumen podría ser un beneficio a la hora de capturar mayor cantidad de presas, con el objeto de determinar si la capacidad de captura también está influida por el volumen de la red se contrastó los valores de volumen de redes de cada experimento (y sus respectivas repeticiones) con el número total de presas consumidas por los mismos tratamientos y se estableció si existe relación entre el volumen de la red y la cantidad de presas consumidas, para ello se empleó la prueba de Correlación de Pearson.

5.4 TRABAJO *In-vitro*

Con el fin de Determinar cómo influye la cantidad de biomasa y presa capturada en la formación y mantenimiento de comunidades y a su vez cuál es la cantidad de biomasa tomada por colonias (per-cápita) en comparación con solitarias, se establecieron 14 experimentos en ambientes controlados.

Inicialmente se fabricaron 14 contenedores rectangulares empleando listones de madera de 3cm de ancho por 3 m de largo, cada uno fue separado en compartimentos de 60 cm de ancho, 110 cm de alto y 60 cm de profundidad¹⁰⁶, en los cuales se ubicaron estructuras de sostén de las redes, reproduciendo con nueve hilos de lana de color verde, las plantas de *Agave sp* donde fueron observadas la mayoría de colonias en campo, el modelo imitó el ángulo (90°, 95° y 110°) y altura de las hojas (1,10 m), tomando como base datos tomados de 30 *Agave sp.* que contuvieron colonias en campo¹⁰⁷ (Fig. 6).

¹⁰⁶ Kullmann, Ernst. 1959. Beobachtungen an der Raumnetzspinne *Cyrtophora citricola* FORSKAL auf Sardinien (Araneae, Araneidae). Pág. 74.

¹⁰⁷ *Ibid.* Pág. 74.

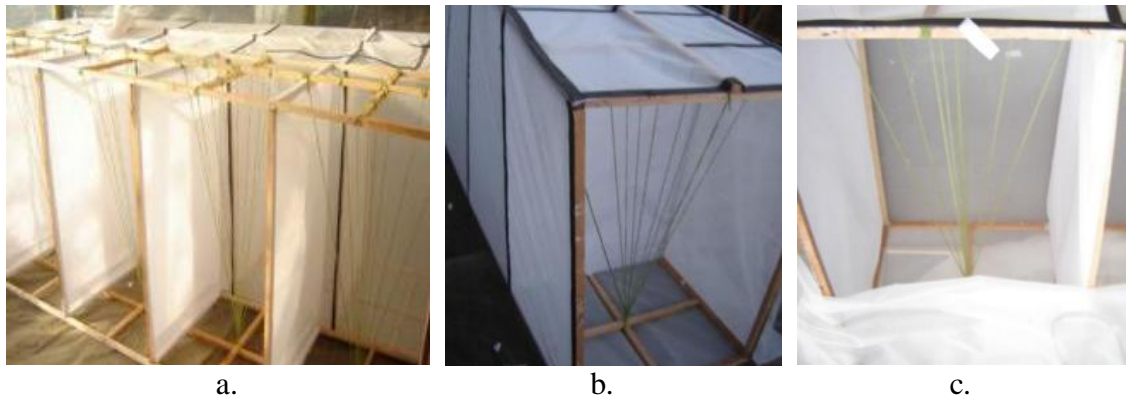
Figura 6. Ubicación de las estructuras de sostén en los contenedores



Fuente: De esta investigación.

Posteriormente los 70 compartimentos fueron separados uno del otro y recubiertos empleando para ello Velo Suizo. Cada separación fue sellada aplicando colbón madera, puntillas de ½ pulgada y grapa de tipo industrial (Fig. 7 a, b y c).

Figura 7. Diferentes etapas de la fabricación de los contenedores

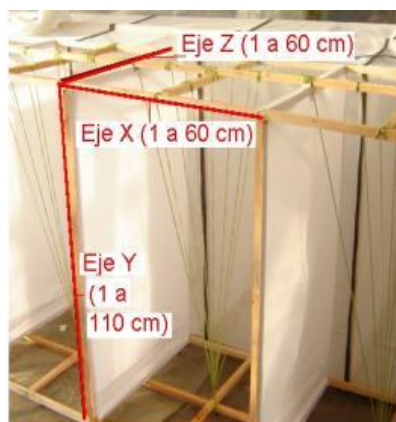


Fuente: De esta investigación.

A continuación se estableció un plano cartesiano con el fin de ubicar la posición de las orbitelas en las colonias una vez fueron formadas¹⁰⁸ tal como se observa en la Figura 8.

¹⁰⁸ Uetz, George, *et al.* 1986. Genetic Differences in Social Behavior and Spacing in Populations of *Metepeira spinipes* a Communal-Territorial Orb Weaver (ARANEAE, ARANEIDAE). Pág. 164.

Figura 8. Ubicación de los ejes X, Y y Z en los contenedores



Fuente: De esta investigación.

Luego los contenedores se ubicaron en filas dentro de un invernadero (elaborado con techo y paredes de plástico transparente sobre una estructura de madera) y se organizaron y numeraron de acuerdo al experimento y repetición al que pertenecieron tal como se consigna en la tabla 3.

Tabla 3. Nombre y organización de los experimentos realizados en laboratorio¹⁰⁹.

ARAÑAS SOLITARIAS						
TRATAMIENTO						
REPETICIONES	1 Araña x 1 Mosca (1.1)	1 Araña x 2 Moscas (1.2)	1 Araña x 4 Moscas (1.4)	1 Araña x 8 Moscas (1.8)	1 Araña x 16 Moscas (1.16)	1 Araña x 32 Moscas (1.32)
	1.1a	1.2a	1.4 a	1.8a	1.16a	1.32a
	1.1b	1.2b	1.4b	1.8b	1.16b	1.32b
	1.1c	1.2c	1.4c	1.8c	1.16c	1.32c
	1.1d	1.2d	1.4d	1.8d	1.16d	1.32d
	1.1e	1.2e	1.4e	1.8e	1.16e	1.32e

COLONIAS						
TRATAMIENTO FORMACIÓN/MANTENIMIENTO						
REPETICIONES	8 Arañas x 1 Mosca (FM8.1)	8 Arañas x 2 Moscas (FM8.2)	8 Arañas x 4 Moscas (FM8.4)	8 Arañas x 8 Moscas (FM8.8)	8 Arañas x 16 Moscas (FM8.16)	8 Arañas x 32 Moscas (FM8.32)
	ES	FM8.1a	FM8.2a	FM8.4a	FM8.8a	FM8.16a

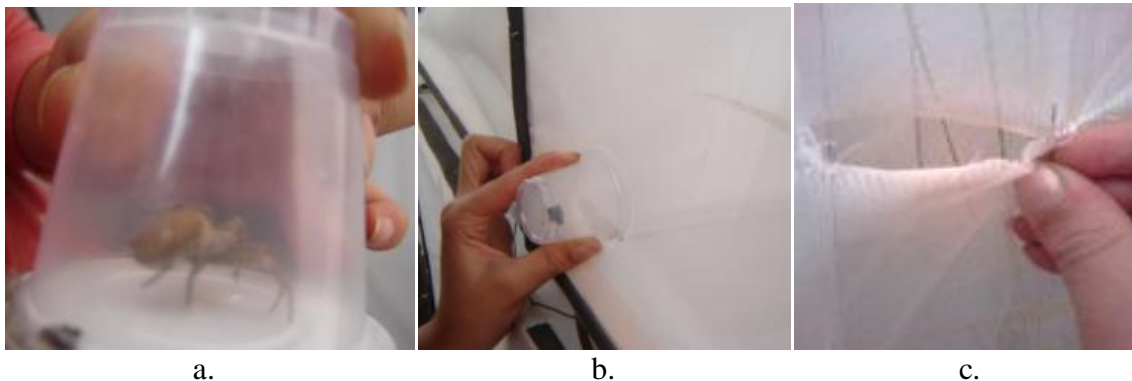
¹⁰⁹ Significado: F (Formación): Experimentos donde se observó la construcción y estructura de la colonia; M (Mantenimiento): Experimentos donde se estudió el tiempo y las condiciones en el que las colonias perduraron como una cohesión.

FM8.1b	FM8.2b	FM8.4b	FM8.8b	FM8.16b	FM8.32b
FM8.1c	FM8.2c	FM8.4c	FM8.8c	FM8.16c	FM8.32c
FM8.1d	FM8.2d	FM8.4d	FM8.8d	FM8.16d	FM8.32d
FM8.1e	FM8.2e	FM8.4c	FM8.8e	FM8.16e	FM8.32e

COLONIAS		
TRATAMIENTO: MANTENIMIENTO		
REPETICIONES	8 Arañas x 1 Mosca (M8.1)	8 Arañas x 32 Moscas (M8.32)
	M8.1a	M8.32a
	M8.1b	M8.32b
	M8.1c	M8.32c
	M8.1d	M8.32d
	M8.1e	M8.32e

Posteriormente fueron capturados de zonas aledañas 350 arañas de aproximadamente el mismo tamaño ($\bar{x}=1,2$ cm, $n=50$), las cuales se ubicaron de una en una en tarros individuales. Los ejemplares permanecieron 48 horas sin ningún suplemento alimenticio¹¹⁰ con el fin de igualar el tiempo de ayuno y posteriormente fueron distribuidos dentro de los contenedores de acuerdo al experimento. Para este efecto se realizó una incisión en la parte inferior derecha de todos los contenedores, la cual fue empleada para introducir los ejemplares y las presas, acto siguiente se selló cocinando la hendidura y cubriéndola con cinta de enmascarar (fig. 9 a, b y c).

Figura 9. Ubicación de las arañas dentro de sus respectivos contenedores. a. Araña contenida dentro de frascos individuales. b. Colocación de la araña dentro del contenedor. c. Cierre de los orificios de entrada.



Fuente: De esta investigación.

¹¹⁰ Rypstra, Ann. 1986. High Prey Abundance and a Reduction in Cannibalism: The First Step to Sociality in Spiders (Arachnida). 1986. Pag. 194.

Finalmente para llevar a cabo los experimentos de formación y mantenimiento, se introdujeron dentro de los contenedores diferentes cantidades de *Drosophila melanogaster* (ver tabla 2). Con el fin de controlar el número de presas suministradas, las moscas fueron adormecidas con éter, luego fueron medidas, contadas y depositadas en bolsas plásticas, donde permanecieron hasta que recobraron la movilidad activa, inmediatamente después fueron suministradas al tratamiento correspondiente (Fig. 10).

Figura 10. Conteo y separación de *Drosophila melanogaster*. a. Frascos de cria. b. Conteo y separación de las moscas.



Fuente: De esta investigación.

La oferta de recurso fue provista cada trece días y las observaciones se realizaron durante los tres días siguientes a la misma.

5.4.1. Biomasa capturada

Con el fin de calcular y comparar la biomasa capturada por arañas solitarias y coloniales, se contó el número de moscas que fueron atacadas, envueltas, transportadas y consumidas por los tratamientos de colonias y arañas solitarias. La biomasa de presas capturadas fue calculada en términos de volumen mediante la fórmula¹¹¹:

$$V = \frac{4}{3}\pi \left(\frac{\text{Largo}}{2}\right) \left(\frac{\text{Ancho}}{2}\right)^2$$

Con estos datos se realizaron análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis ($p=0,05$) para determinar si hubo diferencias significativas en la biomasa capturada entre arañas solitarias, entre colonias y finalmente entre biomasa capturada por arañas solitarias vs biomasa per-

¹¹¹ Dunham, Arthur. E. 1981. Populations in a Fluctuating Environment: The Comparative Population Ecology of the Iguanid Lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. Pág. 5.

cápita capturada por arañas en colonias. La biomasa per-cápita fue calculada empleando la ecuación¹¹²:

$$Biomasa\ per - capita = \frac{Biomasa\ por\ salida}{No.\ de\ arañas\ en\ la\ colonia}$$

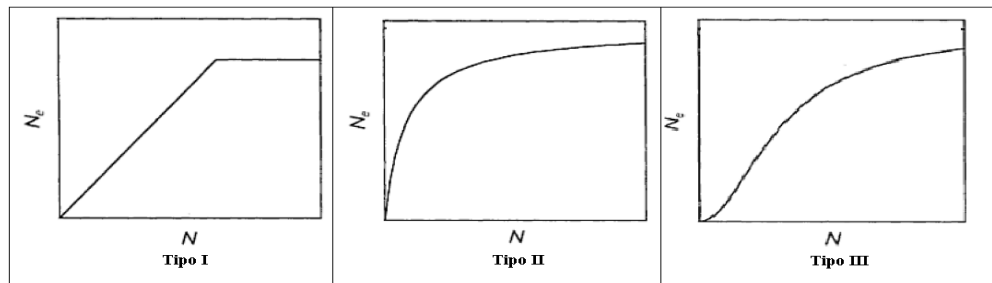
También se calculó la eficiencia de captura en ambos casos:

$$Eficiencia\ (\%) = \left(\frac{No.\ de\ presas\ capturadas}{No.\ presas\ suministradas} \right) 100$$

Finalmente para determinar cómo es la relación entre la disponibilidad de presas y el número de presas consumidas por *Cyrtophora citricola*, se realizó un análisis de regresión con el fin de determinar la respuesta funcional de arañas solitarias y coloniales¹¹³. Para ello se contrastó la disponibilidad de presas (1, 2, 4, 8, 16 y 32 moscas) con la cantidad de presas atrapadas por los experimentos de arañas solitarias (1.1 a 1.32, ver tabla 2 – arañas solitarias) y de arañas coloniales (FM8.1 a FM8.32, ver tabla 2 – arañas coloniales formación/mantenimiento). El análisis de respuesta funcional estuvo compuesto por tres factores:

a. Curva de relación disponibilidad de presas/presas consumidas: Si la relación entre disponibilidad de presas y el número de presas consumidas (N/N_c) presenta una aceleración constante y la gráfica obtenida muestra una curva lineal, la respuesta funcional será de tipo I. Si dicha relación está dada por una aceleración inicial del consumo de presas a bajas densidades de las mismas, seguida por una desaceleración a densidades más altas (cuando el depredador ha alcanzado la máxima cantidad de presas que puede manejar) y concluye en una estabilización del consumo, la respuesta funcional será de tipo II y la gráfica que describe esta relación estará dada por una curva hiperbólica. Por otra parte si el consumo de presas es aproximadamente constante, posteriormente sufre una aceleración lineal y finalmente alcanza un punto de saturación, la respuesta funcional será de tipo III y la gráfica que la describe es una curva sigmoidea (Fig. 11)

Figura 11. Tipos de respuestas funcionales.



Fuente: Fernandez, *et al.* 2004. La respuesta funcional: una revisión y guía experimental

¹¹² Lubin. Pág 336. 1974.

¹¹³ Fernandez. *et al.* 2004. La Respuesta Funcional: Una Revision y Guia Experimental. Pág 89.

b. Cálculo de respuesta funcional: Se realizó una prueba de regresión logística empleando la función CATMOD del programa estadístico SAS institute Inc¹¹⁴ y ¹¹⁵ con la cual se obtiene el cálculo del término independiente y parámetros lineal, cuadrático y cúbico mediante la fórmula:

$$\frac{Ne}{No} = Prob(Y = 1) = \frac{\exp(P_0 + P_1No + P_2No^2 + P_3No^3)}{1 + \exp(P_0 + P_1No + P_2No^2 + P_3No^3)}$$

El signo de los parámetros permite determinar el tipo de respuesta funcional. Si todos los parámetros son positivos la respuesta funcional será de tipo I. Por el contrario si el término independiente y el parámetro cuadrático (No^2) son positivos, mientras que el parámetro lineal (No) es negativo, la respuesta funcional será de tipo II. Finalmente si el término independiente y el parámetro cuadrático (No^2) son negativos, mientras que el parámetro lineal (No) es positivo, la respuesta funcional será de tipo III¹¹⁶.

c. Estimación del valor de los parámetros significativos: para calcular el valor de los parámetros significativos de la respuesta funcional (normalmente T_m = tiempo de manipulación y a = tasa de aceleración o eficiencia), se realizó una regresión no lineal ajustada por mínimos cuadrados, empleando la opción NLIN del programa SAS Institute Inc¹¹⁷.

5.4. 2. Formación de colonias

Con la finalidad de determinar cómo se forman las colonias de *Cyrtophora citricola* y más específicamente qué cantidad de biomasa es necesaria para que las arañas se unan en grupos y formen colonias, se establecieron los experimentos FM8.1 a FM8.32 (ver tabla 3). Luego de ubicar las arañas dentro de sus contenedores (Fig. 9) se observó y registraron de manera descriptiva los siguientes comportamientos:

- Tiempo de construcción de las redes
- Comportamiento al momento de presentárseles la oferta de recurso
- Presencia de inmigraciones o emigraciones
- Presencia de interacciones agresivas
-

Posteriormente se determinó si existían diferencias significativas entre experimentos con respecto a:

1. Cantidad de colonias: Se contabilizó la cantidad inicial de colonias formadas y se observó si este número de colonias cambió con el tiempo. Se comparó la cantidad de colonias formadas con un análisis de varianza de Kruskal-Wallis simple ($\alpha=0,05$ y prueba tipo Tukey) para determinar si existían diferencias significativas en el número de colonias entre tratamientos.

¹¹⁴ Fernandez. *et al. Op cit.* Pág 89. 2004.

¹¹⁵ Juliano, Steven. 1993. Nonlinear Curve Fitting: Predation and Functional Response Curves. Pág. 184.

¹¹⁶ Juliano. *Op cit.*, Pág 90. 1993

¹¹⁷ *Ibid.* Pág 190.

2. Número de miembros por colonia: Se contabilizó el número de miembros que formaron parte de cada colonia y se comparó este factor entre tratamientos realizando una prueba de Anova simple con un α de 0,05.
3. Cantidad y distancia entre vecinos cercanos¹¹⁸: Se ubicaron los vecinos cercanos empleando para ello el plano cartesiano trazado en todos los contenedores (ver figura 8), posteriormente se contabilizó el número de vecinos cercanos de cada tratamiento y se midió la distancia de extremo a extremo entre sus orbitelas (Fig. 12). Finalmente se determinó si hay relación entre la disponibilidad de presas y la cantidad de vecinos cercanos, para ello se realizó un análisis de correlación de Spearman con un $\alpha=0,05$.

Figura 12. Medición de distancia entre vecinos cercanos.



Fuente: De esta investigación.

4. A continuación se emplearon los valores de biomasa promedio total de cada tratamiento obtenido mediante la fórmula de volumen (apéndice 5.4.1) y el número de colonias formadas (ítem 2) para establecer si existe relación entre la formación de colonias y la cantidad de biomasa consumida. Para ello se realizó una prueba de correlación de Spearman con un $\alpha=0,05$.

5.4.3. Mantenimiento de las colonias

Con el fin de determinar cómo afecta la abundancia y escasez de presas en el mantenimiento de las colonias, se empleó los experimentos FM8.1 a FM8.32 (ver tabla 3). También se establecieron dos experimentos adicionales con la finalidad de evaluar si hay cambios en las colonias a través del tiempo. En 10 contenedores se ubicaron 8 arañas por contenedor a las que fue ofrecida una oferta quincenal de 16 moscas aproximadamente durante un mes, tiempo en el que cada grupo de ocho arañas formaron una única colonia. Posteriormente la oferta fue cambiada por 1 y 32 moscas (5 repeticiones en cada caso). Estos tratamientos fueron llamados M8.1 y M8.32 (tabla 4) y se evaluaron durante cinco meses.

¹¹⁸ Vecino cercano: Distancia más corta medida a otra araña que se encuentra dentro del mismo plano. Buskirk, 1975b.

Tabla 4. Experimentos de mantenimiento

TRATAMIENTO MANTENIMIENTO		
REPETICIONES	8 Arañas x 1 mosca M8.1	8 Arañas x 32 moscas M8.32
	M8.1a	M8.32a
	M8.1b	M8.32b
	M8.1c	M8.32c
	M8.1d	M8.32d
	M8.1e	M8.32e

Durante cinco meses se realizaron observaciones en los experimentos todos los experimentos y se determinó si hubo presencia de:

1. Canibalismo
2. Interacciones agresivas
3. Efecto Ricochet y robo de presas

Posteriormente se evaluaron los siguientes aspectos en las colonias FM8.1 a FM8.32:

1. Mantenimiento de las colonias: Inicialmente se contabilizó la cantidad de tiempo que las colonias sobrevivieron con al menos dos miembros (se puede considerar que se ha formado un grupo forrajeador cuando al menos dos arañas comparten algún aspecto de su comportamiento de forrajeo)¹¹⁹, este procedimiento fue realizado durante cinco meses, lo que resultó en un tiempo de mantenimiento máximo de 150 días. Posteriormente empleando los resultados de biomasa capturada y tiempo de mantenimiento se realizó una prueba de correlación Spearman con la finalidad de establecer si hay relación entre el tiempo de mantenimiento y la biomasa consumida.
2. Mortalidad: Se contó el número de arañas que murieron en cada uno de los muestreos, registrando la cantidad de muertes de miembros de colonias e individuos solitarios. Se determinó si existían diferencias significativas en la mortalidad entre experimentos empleando la prueba de Kruskal-Wallis de una vía con un $\alpha=0,05$ y prueba complementario tipo Tukey. Posteriormente se estableció si existe relación entre la mortalidad y la biomasa capturada mediante la prueba de correlación de Pearson ($\alpha=0,05$).
3. Distancia entre vecinos y tamaño de orbitelas: Se empleó la misma metodología citada en el aparte 3 de la sección 5.4.2 titulada Formación, para la medición de la distancia entre vecinos, con estos datos se estableció si existe diferencias significativas en la distancia entre vecinos cercanos, empleando una prueba de Kruskal-Wallis de una vía con un alfa de 0,05 y si hay relación en la distancia entre vecinos y el tiempo de mantenimiento de las colonias, empleando el análisis de correlación de Spearman ($\alpha=0,05$).

¹¹⁹ Aviles, *et al.* Pág. 403. 1998.

4. Tamaño de las orbitelas: Se midió el diámetro de las orbitelas que hacían parte de las colonias de cada tratamiento (Fig.12). Se determinó si existían diferencias significativas tanto en la distancia entre orbitelas vecinas como para el tamaño de las orbitelas empleando análisis no paramétrico de Kruskal-Wallis simple ($\alpha=0,05$ y prueba tipo Tukey). Por último se estableció si existía relación entre el tiempo de mantenimiento y el tamaño de las orbitelas, para ello se empleó un análisis de correlación de Spearman con un alfa de 0,05.

En cuanto a los tratamientos M8.1 y M8.32, se evaluaron los siguientes aspectos:

5. Mantenimiento: Luego de que las colonias se formaron, se tomaron datos del tiempo en que se conservaron las colonias tal como se cita en el aparte 1 de esta misma sección (aparte 1 de tratamientos FM8.1 a FM8.32). Posteriormente se determinó si hay relación entre el tiempo de mantenimiento y la disponibilidad de presas empleando un análisis de correlación de Spearman con un alfa de 0,05.

6. Mortalidad: Se empleó la misma metodología citada en el aparte 2 de la sección para el conteo de la mortalidad, posteriormente se estableció si existe relación entre la mortalidad y la biomasa promedio capturada (El cálculo de la biomasa se realizó empleando la metodología citada en el apéndice 5.4.1 titulado Biomasa Capturada), empleando una prueba de correlación de Spearman ($\alpha=0,05$).

7. Distancia y cantidad de vecinos cercanos: Empleando la metodología del aparte 3 de la sección 5.4.2 titulada Formación, se determinó la cantidad y distancia entre vecinos cercanos inicial (después de la formación de la colonia cuando aun se les ofrecía una disponibilidad constante de 16 moscas) y final (estructura de la colonia al final del experimento). Posteriormente se estableció si existían diferencias significativas en la distancia entre vecinos cercanos final entre ambos experimentos (M8.1 y M8.32) mediante la prueba de U de Mann Whitney ($\alpha=0,05$). Luego se estableció si existe relación entre la cantidad y distancia de vecinos cercanos y el tiempo de mantenimiento de las colonias (Tiempo de mantenimiento = 150 días) empleando la prueba no paramétrica de correlación de Spearman con un alfa de 0,05.

8. Tamaño de las orbitelas: tal como se cito anteriormente (aparte 4 de esta sección para experimentos FM8.1 a FM8.32) se tomaron las medidas de las orbitelas de ambos tratamientos, luego se estableció si existían diferencias significativas entre estos empleando la prueba de t con un alfa de 0,05.

Posteriormente se determinó si hubo diferencias significativas en la estructura de las colonias de M8.1 y M8.32 al inicio y final de experimento, en cuanto a la cantidad y distancia entre vecinos cercanos y tamaño de las orbitelas, para ello se empleó la prueba de t pareada (distancia y cantidad de vecinos cercanos) y la prueba no paramétrica de Wilcoxon, ambas con un $\alpha=0,05$.

6. RESULTADOS

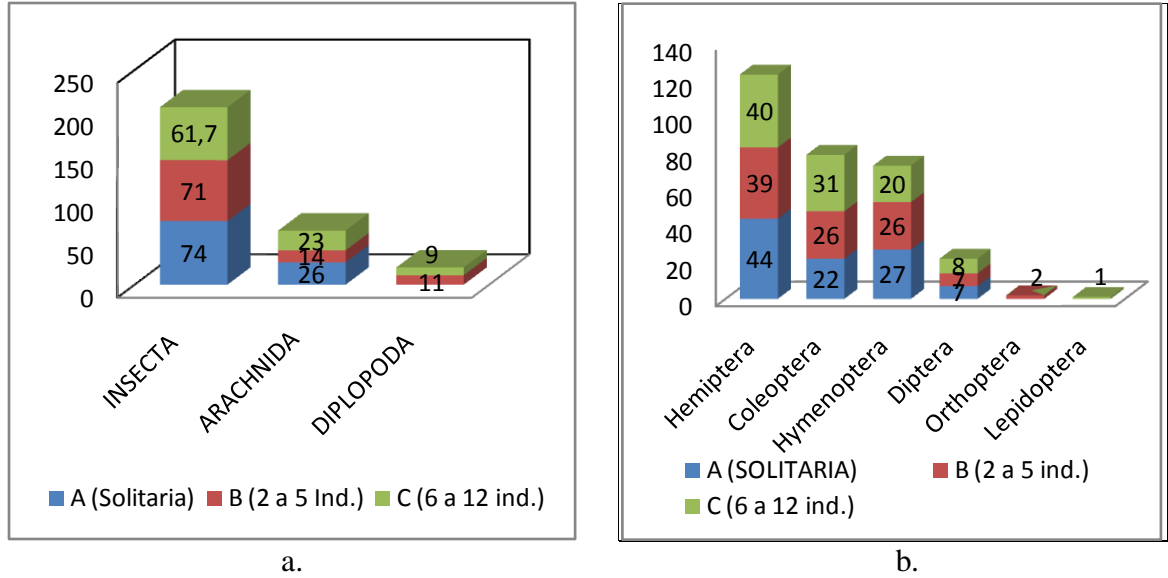
6.1. TRABAJO *In – situ*

6.1.1. Capacidad de captura

Los resultados indican que el tratamiento C (colonias de 6 a 12 individuos) es el que posee mayor capacidad de captura al atrapar el 55% del total de presas de todos los tratamientos, posteriormente le sigue B (colonias de 2 a 5 individuos) con un 24% y finalmente el tratamiento de arañas solitarias A con el 21%. Sin embargo al contrastar la cantidad de presas per- cápita consumidas por arañas en colonias y la cantidad de presas totales consumidas por arañas solitarias, no se encontraron diferencias significativas entre ellas ($H=2,041$, $p>0,05$). A pesar de que es evidente que las colonias del tratamiento C atraparon mayor número de presas, las frecuencias de capturas no son significativamente diferentes con respecto a los otros tratamientos ($X^2=2,31$, $p>0,05$), pero la varianza en el número de presas capturadas es mayor en arañas solitarias (VarA=1,82) que en arañas coloniales (VarB= 0,684; VarC=0,659).

La separación taxonómica de las presas colectadas arrojó que en todos los casos (Tratamientos A, B y C) hubo mayor cantidad de consumo de presas, en primera instancia de la clase Insecta, seguida por la clase Arachnida y por último Diplopoda (polidésmita) (Anexo 2). Dentro de la clase Insecta las arañas consumieron presas de los órdenes Hemiptera, Hymenoptera, Coleoptera, Diptera, Lepidoptera y Orthoptera, siendo presas de los tres primeros órdenes las de mayor frecuencia de consumo en todos los casos (Fig. 13 a y b y Fig.14).

Figura 13. Porcentaje de presas consumidas según jerarquías taxonómicas. a. porcentaje de presas consumidas según la clase. b. porcentaje de presas consumidas según los órdenes dentro de la clase Insecta.



Fuente: De esta investigación.

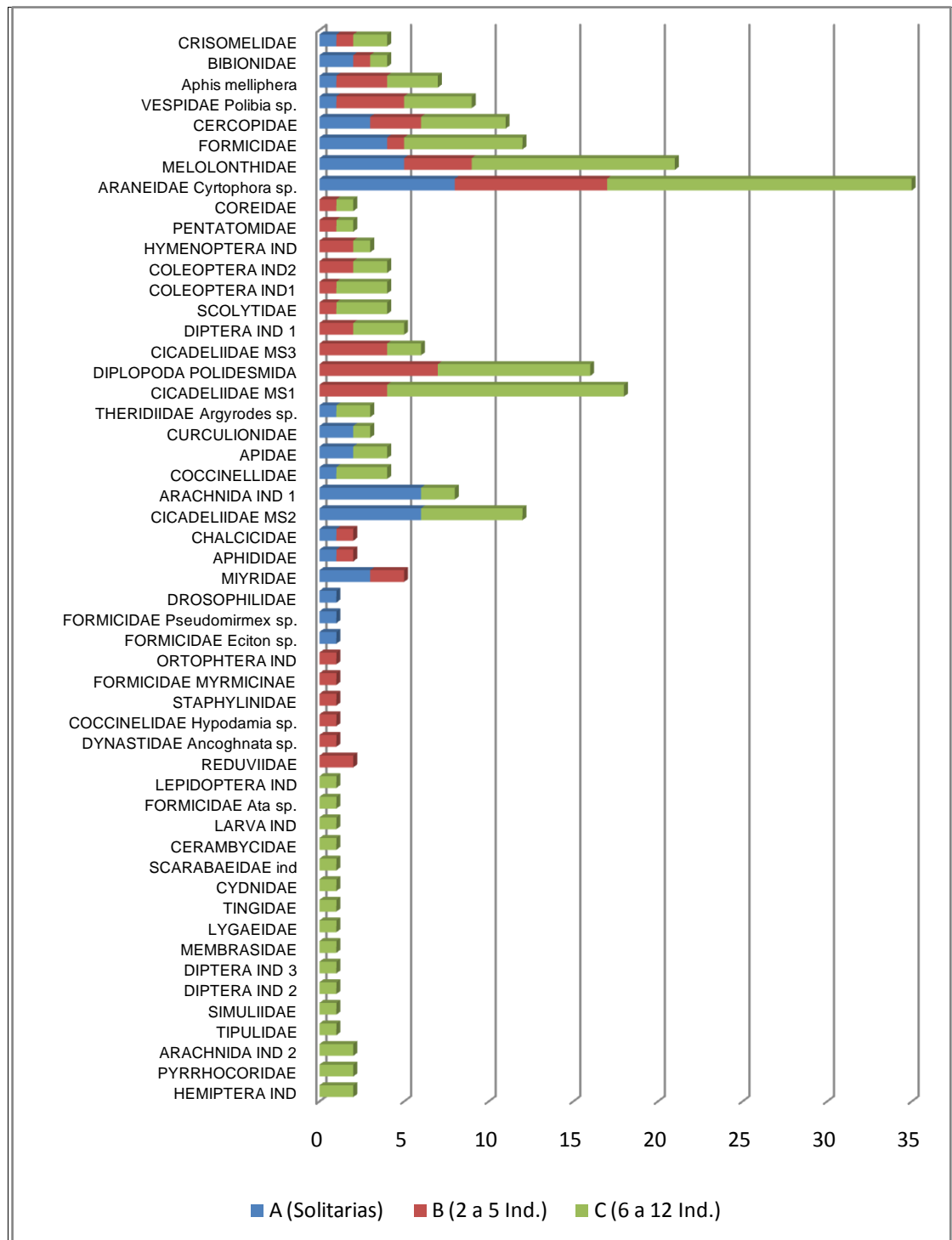
Específicamente el tratamiento A presentó una marcada tendencia al canibalismo y a la arañofagia (14,3% *Cyrtophora citricola* y 10,7% arañas indeterminadas), seguidas por hemípteros de las familias Cicadellidae (19,6%), Cercópidae (5,4%) y Coleópteros de la familia Melolonthidae (9%). En el tratamiento “B” se encontraron Diplópodos del orden Polidésmdida (11%), con frecuencia de aparición cercana a presas consumidas de *Cyrtophora citricola* (14%), presentándose al igual que en el tratamiento A, una gran proporción de canibalismo. Con respecto a las otras presas que hacen parte de la dieta de arañas coloniales del tratamiento B, se puede encontrar las mayores frecuencias de consumo entre los órdenes Hemíptera, familia Cicadélidae (12,3%), Coleópteros de la familia Melolonthidae (6,1%) e Himenópteros de la familia Véspidae, genero Polybia (6,1%).

Estos resultados persisten en el tratamiento C, siendo *Cyrtophora citricola* (12,15%) y las familias Cicadélidae (15%), Melolonthidae (8,11%) y Vespidae, genero Polybia (2,7%), las presas de mayor frecuencia. En este tratamiento se observó que en repetidas ocasiones, las presas que cayeron en la barrera rebotaron depositándose nuevamente en otra zona de la colonia, este evento sucedió tanto con presas pequeñas como los Cicadélidos o con escarabajos de mayor tamaño. Durante las observaciones se encontró que insectos voladores como dípteros, himenópteros de gran tamaño (abejorros) y ante todo lepidópteros fueron capaces de evitar las redes volando alrededor de las colonias, incluso de aquellas de mayor extensión que se encontraban sostenidas entre dos plantas ya sea de *Agave sp.* u *Opuntia sp.* En una única ocasión se observó que al caer un himenóptero de la familia Vespidae, dos arañas una juvenil y una aparentemente adulta fueron a su encuentro y

atacaron a la presa en conjunto, sin embargo cuando la avispa fue controlada y envuelta, la araña de mayor tamaño mostró un comportamiento agresivo hacia la juvenil, levantando el primer par de patas y moviendo la red, finalmente la juvenil abandonó la presa y se alejó del lugar.

Una comparación más estrecha de las presas consumidas de todos los tratamientos permitió observar como la dieta de las arañas coloniales incluye a especímenes nuevos que no son consumidos por individuos solitarios, entre los que se encuentran las familias Tipulidae y Simulidae dentro del orden díptera, hemípteros de las familias Pyrrhocoridae, Cydnidae, Tingidae, Lygaeidae y Membracidae, Coleópteros de las familias Scarabaeidae y Cerambycidae y algunos lepidópteros nocturnos (Ver figura 14).

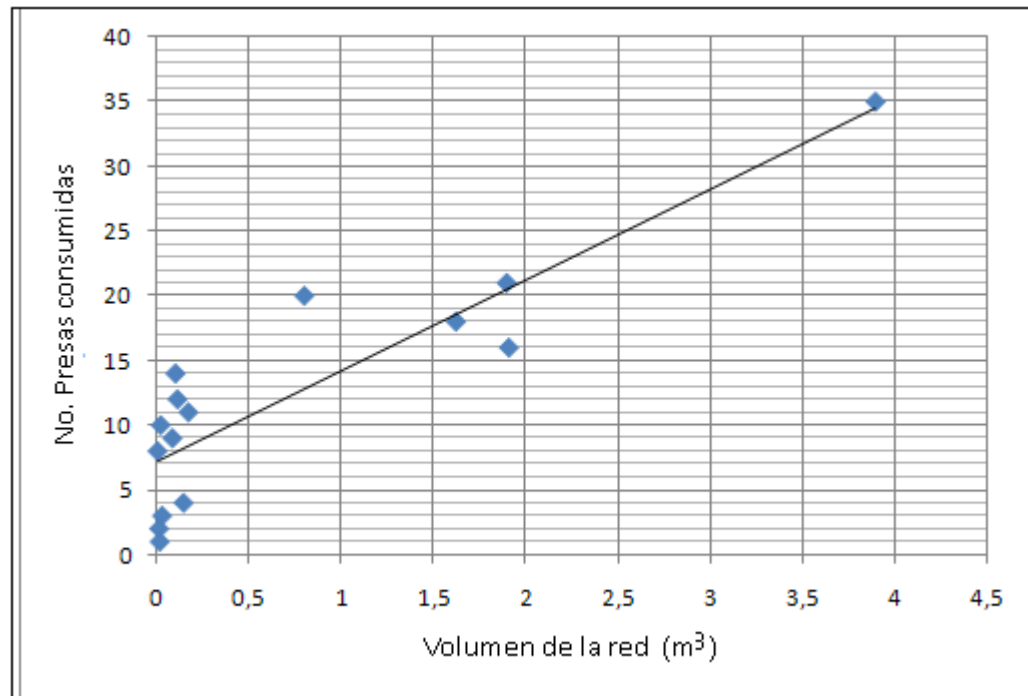
Figura 14. Comparación de los ítems consumidos por solitarias y colonias de los diferentes tratamientos.



Fuente: De esta investigación.

Por otra parte el análisis de correlación mostró que a medida que el volumen de la red incrementa, también aumenta el número de presas consumidas ($r=0,829$, $p<0,05$), lo que indica que el volumen de la red podría influir directamente en la capacidad y eficiencia de captura (Figura 15).

Figura 15. Relación entre el volumen de la red de captura de *Cyrtophora citricola* y la cantidad de presas consumidas.



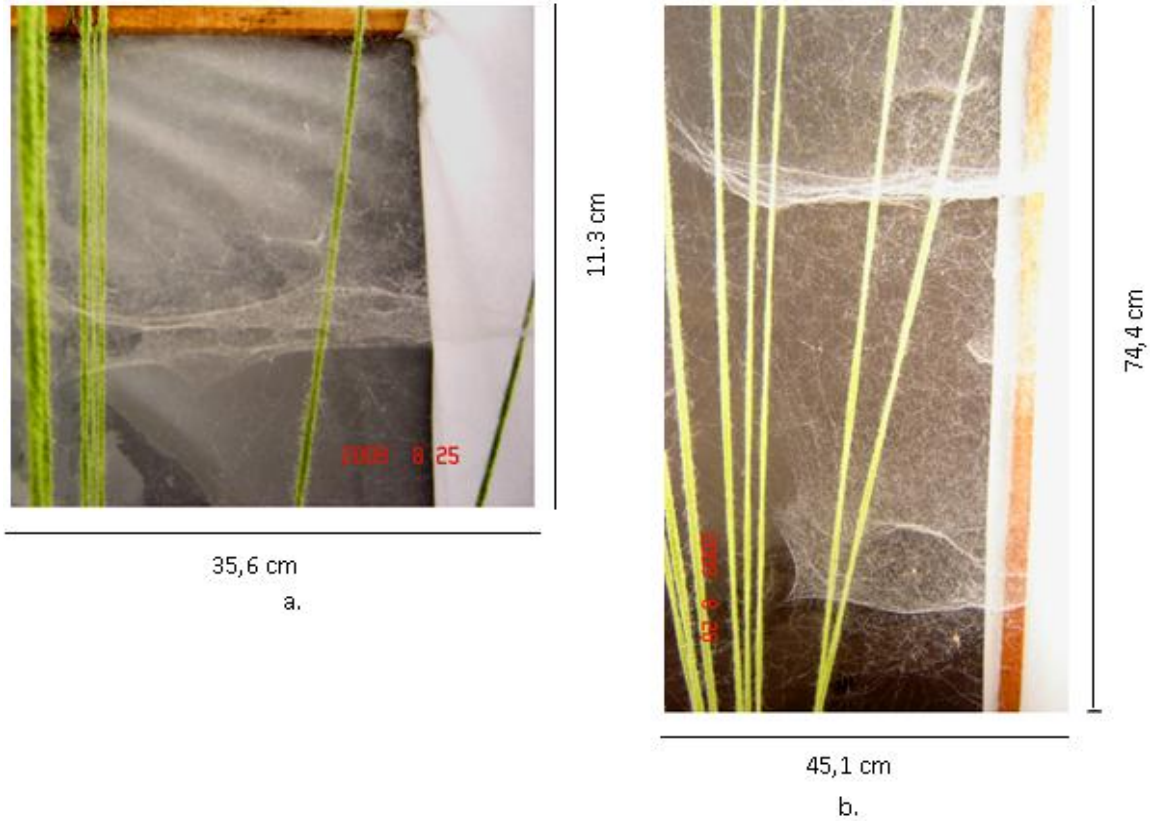
Fuente: De esta investigación.

6.2. TRABAJO *In – vitro*

6.2.1. Biomasa capturada

Las arañas solitarias capturaron menor cantidad de biomasa que aquellas que se encontraron agrupadas. Esto se debió a que en muchas ocasiones la mayoría de las presas suministradas fueron capaces de escapar de las redes solitarias con mayor facilidad y alojarse en lugares fuera del alcance de la araña, mientras que en las colonias, al poseer redes más compactas y de mayor volumen, extendidas en casi todo el espacio disponible, generaron mas capturas por su tamaño, densidad y efecto de rebote (Ver Figura 16).

Figura 16. Redes de arañas coloniales y solitarias. a. Red de araña solitaria, b. Redes de colonias.



Fuente: De esta investigación.

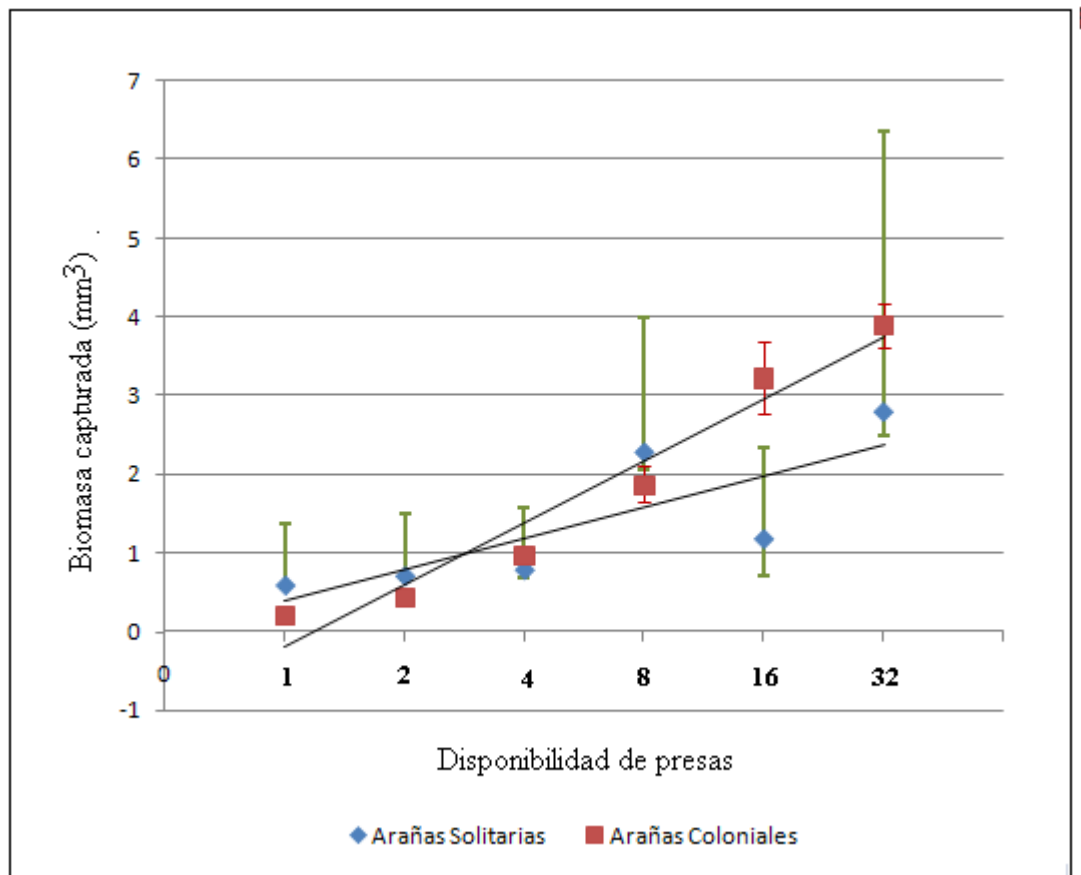
Por otro lado, las colonias a las que se suministro las ofertas de recurso más bajas (1 y 2 moscas) presentaron episodios en los que no lograron capturar ninguna presa, por el contrario los tratamientos coloniales con suministros de 4, 8, 16 y 32 moscas capturaron aproximadamente la mitad de las presas disponibles y no presentaron eventos sin capturas. En contraste las arañas solitarias presentaron episodios sin capturas en todos los tratamientos

Se obtuvieron diferencias significativas en la biomasa capturada entre experimentos de arañas solitarias ($H= 44,483$ $p \leq 0,05$); las diferencias se encuentran entre los tratamientos con menor y mayor suministro: $\overline{1.1 \ 1.2 \ 1.4} \ \overline{1.8 \ 1.16 \ 1.32}$.

La biomasa per-cápita capturada por arañas coloniales también mostró diferencias significativas entre tratamientos ($H=139,550$ $p \leq 0,05$), las diferencias se concentran en tres grupos, por un lado los tratamientos con menor suministro de presa, posteriormente los de suministros intermedios y finalmente los de alta disponibilidad: $\overline{FM8.FM1 \ 8.2} \ \overline{FM8.4 \ FM8.8} \ \overline{FM8.16 \ FM8.32}$

Al comparar la biomasa per-cápita capturada por colonias con la biomasa capturada por arañas solitarias se obtuvieron diferencias significativas ($H=182,810$, $p \leq 0,05$) y nuevamente estas diferencias se concentraron en tres grupos: inicialmente los tratamientos de arañas solitarias y coloniales con bajos suministros de presa (1, 2 y 4 moscas), posteriormente los tratamientos de arañas solitarias con altas disponibilidades (8, 16 y 32 moscas) sumados a los tratamientos coloniales con disponibilidades intermedias (4 y 8 moscas) y finalmente un tercer grupo compuesto por los tratamientos coloniales con mas alto suministro de presa (16 y 32 moscas): $\overline{1.1 \ 1.2 \ 1.4 \ FM8.1 \ FM8.2} \ \overline{1.8 \ 1.16 \ 1.32 \ FM8.4 \ FM8.8} \ \overline{FM8.16 \ FM8.32}$ (figura 17).

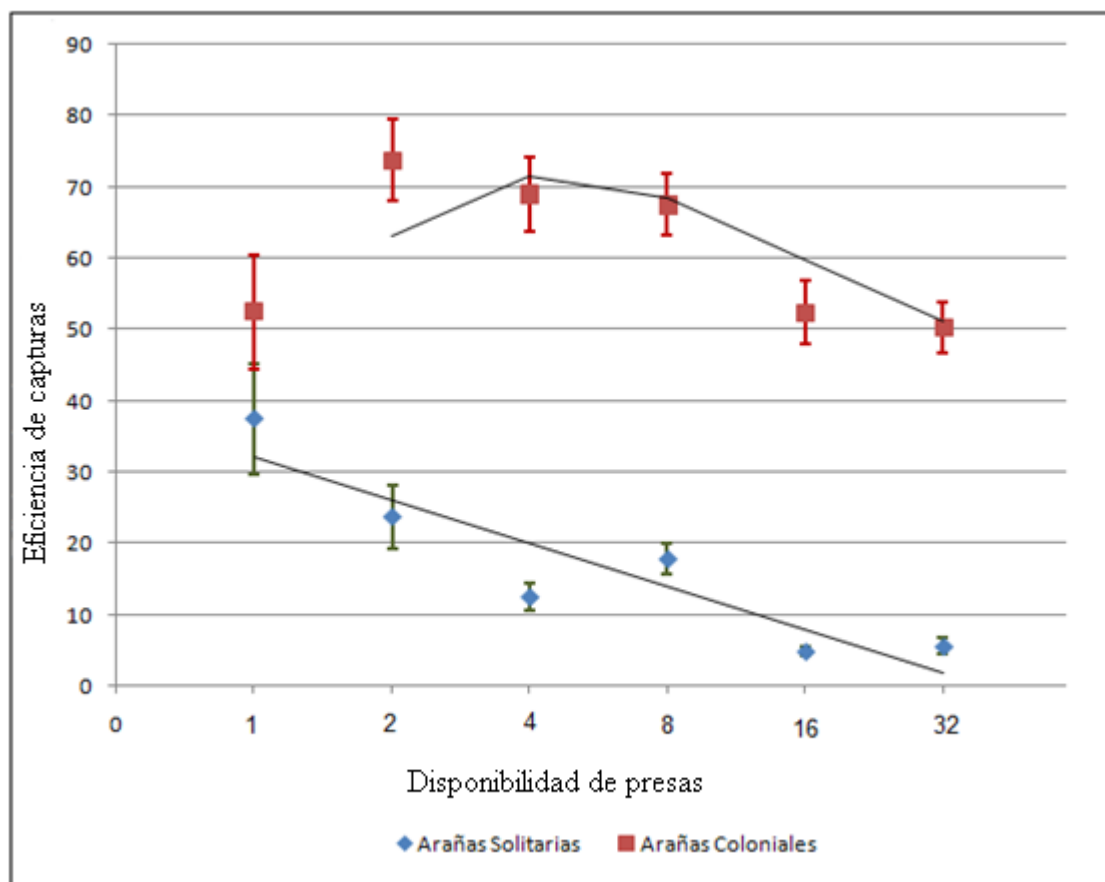
Figura 17. Comparación entre la biomasa capturada por arañas solitarias y la biomasa per-cápita capturada por colonias.



Fuente: De esta investigación.

Una de las razones por las que colonias obtienen mayor cantidad de biomasa capturada se debe a la eficiencia de captura de las arañas coloniales las cuales obtienen eficiencias del 80% en todos los suministros de presas, mientras que arañas solitarias obtienen eficiencias del 20% en baja disponibilidad (1 y 2 moscas). Sin embargo en ambos casos la eficiencia se ve decrecer a medida que incrementa el suministro de presas. (Figura 18).

Figura 18. Eficiencia de captura de arañas solitarias y coloniales.



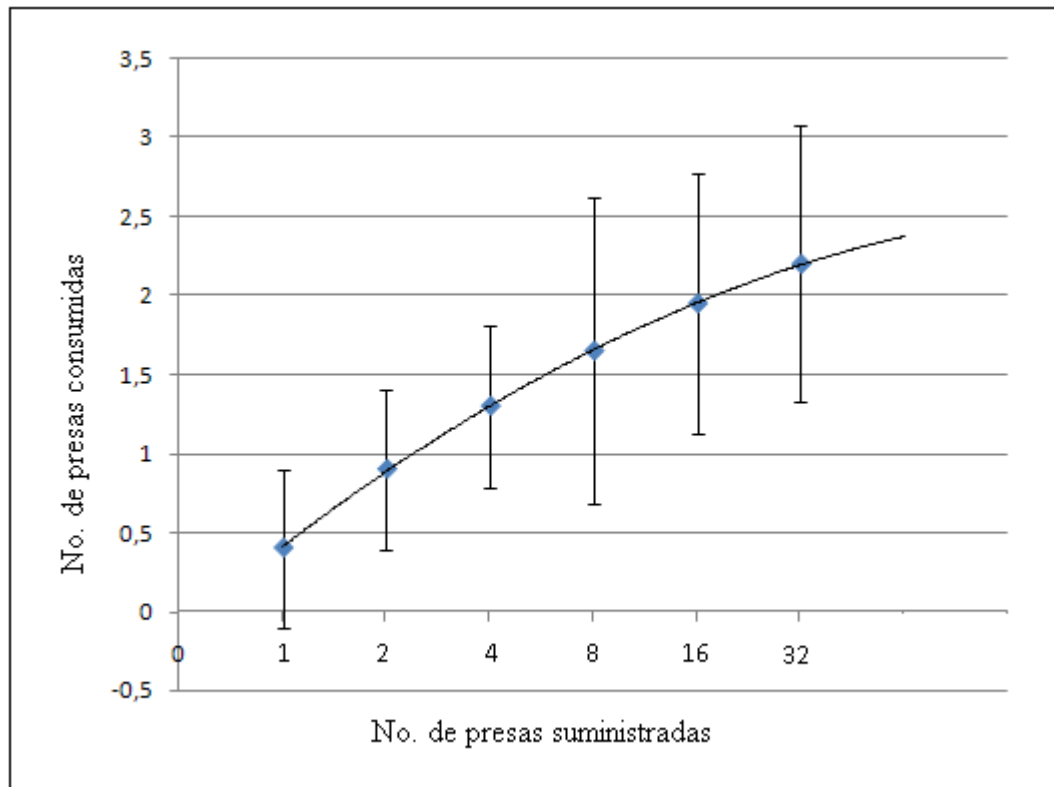
Fuente: De esta investigación.

El análisis de respuesta funcional podría dar luces sobre estos cambios en la eficiencia de capturas. En arañas que viven de manera solitaria el consumo de presas se caracterizó por una aceleración gradual con tendencia a la desaceleración (figura 19). Posteriormente el procedimiento CATMOD arrojó el parámetro lineal negativo, mientras que el término independiente y parámetro cuadrático fueron positivos, por lo tanto la respuesta funcional de las arañas solitarias fue de tipo II, (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del procedimiento CATMOD para arañas solitarias

PARÁMETRO	ESTIMADOR	ERROR ESTÁNDAR	X ²
Término independiente	0.3637	0.5214	0.49
No	-0.1337	0.1025	1.70
No ²	0.00713	0.00425	2.82
No ³	-0.00008	0.000044	3.38

Figura 19. Respuesta funcional tipo II para arañas *Cyrtophora citrícola* solitarias.



Fuente: De esta investigación.

Los parámetros significativos fueron tiempo de manipulación (T_m) y tasa de aceleración/eficiencia (a). El valor de los parámetros fue el siguiente:

$$T_m = 10,2354 \text{ minutos}$$

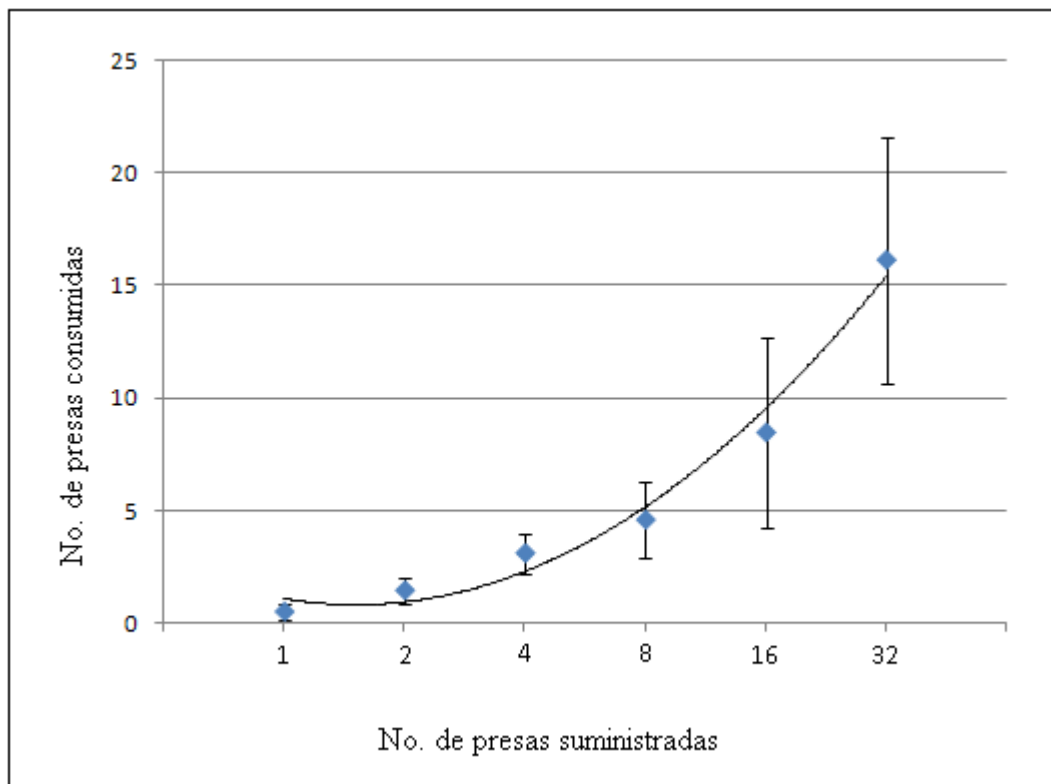
$$a = 0.000922 \text{ min/m}^3$$

Un resultado diferente se obtuvo para arañas coloniales en donde la curva que describió la relación entre presas ofrecidas y presas consumidas muestra que a bajas disponibilidades de presas las capturas son similares, pero a medida que la cantidad de presas aumentó también incrementó considerablemente la cantidad de capturas (figura 20). El procedimiento CATMOD arrojó el parámetro lineal positivo y el término independiente y parámetro cuadrático negativos por lo tanto la respuesta funcional fue de tipo III (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del procedimiento CATMOD para Arañas Coloniales.

PARÁMETRO	ESTIMADOR	ERROR ESTÁNDAR	X ²
Término independiente	-0.2799	0.2920	0.92
No	0.0259	0.0503	0.27
No ²	-0.00067	0.00198	0.12
No ³	5.43E-6	0.000020	0.07

Figura 20. Respuesta funcional para *C. citrícola* colonial.



Fuente: De esta investigación.

A pesar de la diferencia entre las respuestas funcionales de arañas solitarias y coloniales, estas últimas también presentaron como parámetros significativos al tiempo de manipulación (T_m) y tasa de aceleración/eficiencia (a), los valores de estos dos parámetros se muestran a continuación:

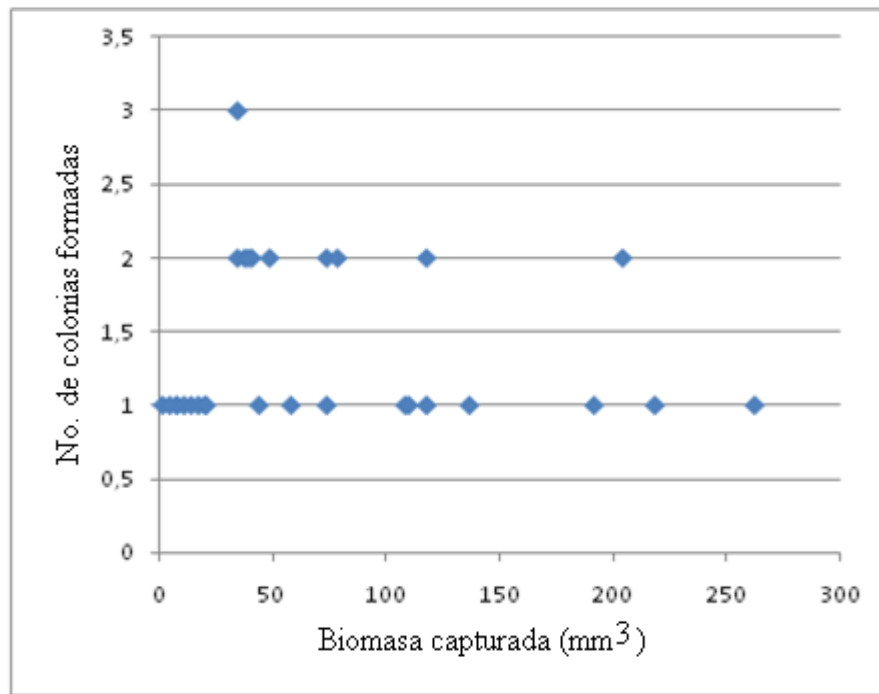
$T_m=4.0953$ minutos

$a=0.00118 \text{ min/m}^3$

6.2.2. Formación de colonias

El 86.6% de las arañas formaron colonias independientemente del alimento suministrado, construyendo la colonia durante las siguientes 12 a 17 horas de haber sido introducidas en el contenedor ($\bar{x}=14,5$ horas $n=30$); el 13.4% restante construyó redes solitarias las cuales variaron en un número máximo de 3 redes por contenedor, no obstante ninguna de estas arañas sobrevivió a la conclusión del experimento. Dado que las arañas construyeron colonias independientemente de la cantidad de presas suministradas y posteriormente determinar que no hay relación entre la biomasa capturada y la cantidad de colonias formadas ($\rho=0,146$, $p>0,05$), se concluyó que la biomasa consumida no es un factor que influya sobre la formación de grupos de forrajeo (figura 21).

Figura 21. Correlación entre la biomasa capturada y la cantidad colonias formadas.

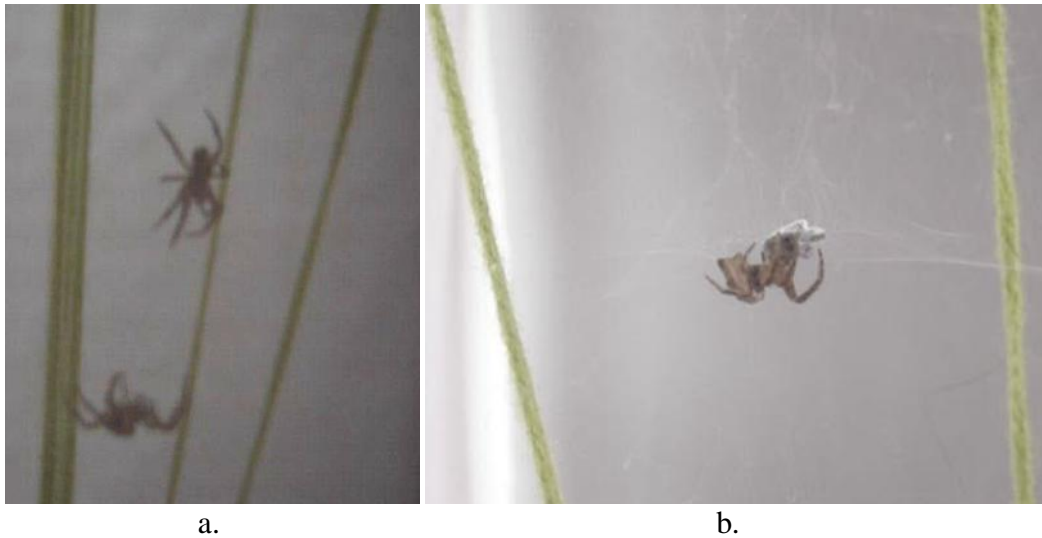


Fuente: De esta investigación.

La construcción de colonias comenzó por algunas redes individuales a las que se fueron enlazando nuevas redes por medio de hilos conectores y de sostén; a medida que pasó el tiempo se añadieron nuevas redes, las cuales en algunos tratamientos superaron la cantidad de miembros dentro de la colonia. Durante la construcción de la colonia, los miembros cooperaron únicamente en la incorporación de los hilos de anclaje y la construcción de la barrera superior e inferior, la fabricación de las orbitelas fue individual. Varias episodios de agresión fueron observados durante la construcción, entre ellos ataques directos que en dos ocasiones concluyeron con la muerte de uno de los contendientes (las arañas levantaron el primer par de patas y mordieron al adversario) y en uno de estos eventos, la araña

ganadora envolvió al otro espécimen y lo transportó a su red individual para alimentarse de este (Figura 22), sin embargo fue más frecuente que las arañas movieran la red ante la cercanía de otro individuo.

Figura 22. a. Arañas en posición de ataque. b. Araña alimentándose de otra *C. citricola* envuelta como producto de una contienda.



Fuente: De esta investigación.

Todas las colonias (86,6%) incrementaron de tamaño en los siguientes dos meses, el 46,7% de estas al unirse con otros grupos pequeños, mientras que el 39,8% lo hizo por la incorporación de constructoras solitarias. De estas últimas tan solo en tres casos que corresponden al 2,14% se presentaron emigraciones, donde los individuos se alejaron y construyeron redes individuales separándose de sus colonias, sin embargo en poco tiempo dos de estas arañas construyeron nuevamente puentes de enlace a las colonias, volviendo a hacer parte de estas cohesiones, el tercer individuo murió en su red individual; todos estos casos se presentaron en los tratamientos con disponibilidades más bajas (1 y 2 moscas). Hacia finales del segundo mes el 94% de las colonias pequeñas se unieron y formaron una única cohesión, la colonia restante (6%) que perteneció al tratamiento FM8.1c (colonia con disponibilidad de una presa) perdió una de sus dos colonias por la muerte de todos sus miembros (tabla 7), debido a esto no se encontraron diferencias significativas en el número de colonias formadas entre experimentos ($H= 7,314$ y $p > 0,05$).

Al inicio del experimento el número de miembros por colonia varió de 2 a 6 arañas, sin embargo 3 individuos fue el tamaño poblacional más frecuente (47,3%). Al finalizar el experimento, cuando se unieron las colonias el tamaño poblacional fue de $6,433 \pm 0,261$ arañas, observándose que independientemente del suplemento alimenticio, en este punto, las colonias no presentaron diferencias significativas en cuanto a su tamaño poblacional ($F= 0,809$, $p > 0,05$) (Tabla 7).

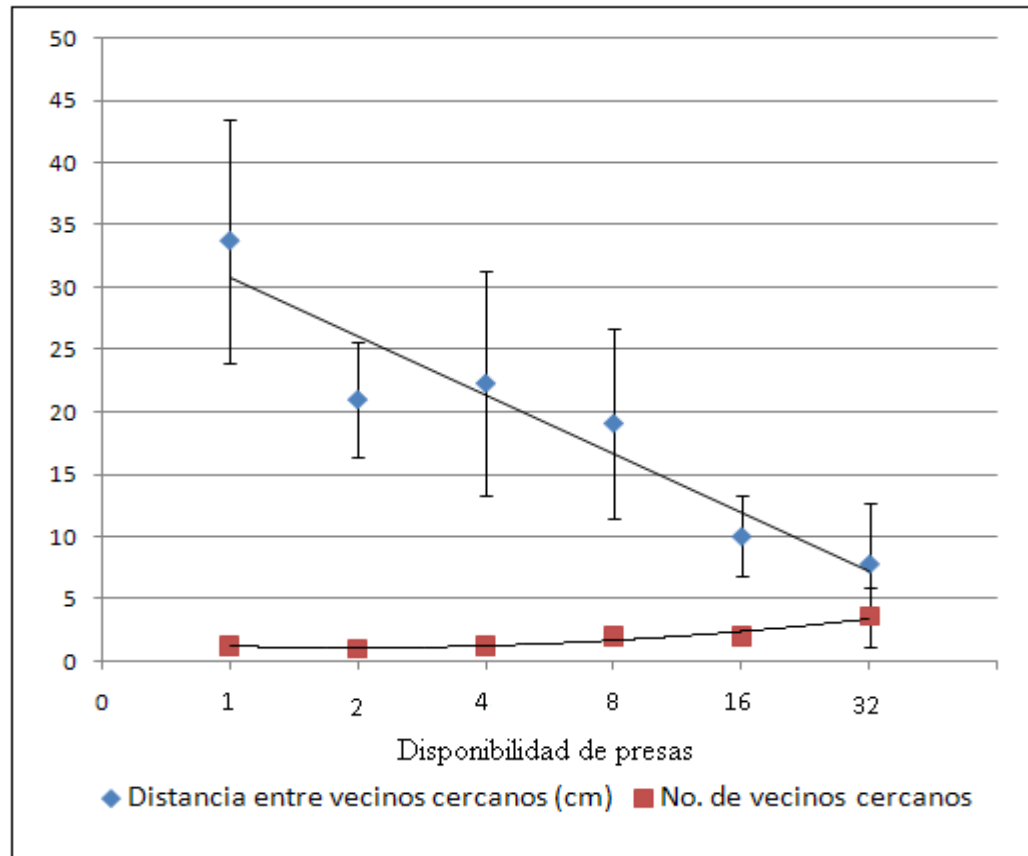
Tabla 7. Número de individuos por cada colonia formada por experimento. En la columna 3 (No de colonias y su tamaño poblacional), el número de color rojo corresponde a la cantidad de colonias formadas, y los números dentro del paréntesis corresponden a la cantidad de arañas que forman cada colonia. Cada tamaño poblacional se encuentra separado por una coma¹²⁰.

MES	TRATAMIENTO	No. DE COLONIAS Y SU TAMAÑO POBLACIONAL
MES 1	FM8.1c	2 (3, 2)
	FM8.4a	3 (2, 2, 2)
	FM8.4b	2 (4, 4)
	FM8.4c	2 (3, 2)
	FM8.4d	2 (3, 5)
	FM8.4e	2 (4, 3)
	FM8.8a	2 (4, 2)
	FM8.8b	2 (3, 4)
	FM8.8d	3 (3, 2, 2)
MES 2	FM8.16c	2 (2, 3)
	FM8.16e	2 (4, 3)
	FM8.32a	2 (3, 2)
	FM8.2a	2 (2, 2)
	FM8.8c	2 (4, 2)
	FM8.8d	2 (6, 2)

Aunque no existe relación entre la disponibilidad de presas y la formación de colonias, se estableció que a medida que se incrementa la cantidad de presas, aumentó la proporción de vecinos más cercanos ($\rho=0.917$, $p<0.05$) y disminuyó la distancia entre los mismos ($\rho=-0.801$, $p<0.05$) (figura 23).

¹²⁰ Ej: Durante el mes 1, el tratamiento FM8.1c contuvo 2 colonias, una de ellas estuvo compuesta por dos individuos y la otra por tres.

Figura 23. Disponibilidad de presas vs Distancia y cantidad de vecinos cercanos.



Fuente: De esta investigación.

6.2.3. Mantenimiento de colonias

El mantenimiento de las colonias se vió influido por varios aspectos, entre los que se destacan la capacidad de captura de las arañas, las agresiones y mortalidad intracolonia, la distancia entre vecinos y los efectos propios del mantenimiento de las colonias que influyen directamente sobre la disminución de las interacciones agresivas.

Durante el desarrollo de los experimentos fueron observadas varias agresiones entre miembros, la mayoría de estas se presentaron durante la captura de presas. En los experimentos FM8.1 a FM8.32 se registraron un total de 15 canibalismos, los tratamientos FM8.1, FM8.4 y FM8.8 (disponibilidad de 1, 4 y 8 moscas) presentaron cada uno un 20% del total de canibalismos, mientras que los tratamientos FM8.2, FM8.16 y FM8.32 (2, 16 y 32 moscas), presentaron el 13,3% correspondientemente. En los experimentos M8.1 y M8.32 se registraron 3 episodios de canibalismo en el tratamiento de menor suministro

(M8.1 – suministro de una mosca), en tanto que el tratamiento M8.32 (suministro de 32 moscas) presento únicamente 1 episodio (Fig. 24 a).

También se observó que en los episodios en que las arañas murieron por circunstancias ajenas a las peleas intragrupalas, el individuo permaneció colgando de la red sin que ninguna de las arañas de la comunidad la limpiara aunque hicieron uso de ella (Fig. 24 b y c).

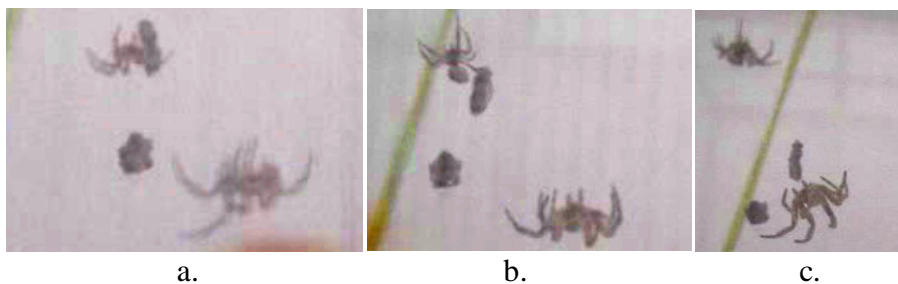
Figura 24. Mortalidad en los contenedores. a. Araña muerta producto de canibalismo. b. Araña muerta que cuelga de su red. c. *C. citricola* que captura en la orbitela de otro individuo que ya ha muerto.



Fuente: De esta investigación.

También fueron observados el fenómeno Ricochet y el robo de presas, en algunas ocasiones este último fenómeno fue el causante de las peleas entre miembros, pero la mayoría de las veces los robos concluyeron sin reacciones agresivas graves entre los contendientes, fue más frecuente que la araña atacada o de menor tamaño abandonara la presa, la cual era atrapada por la araña ganadora y finalmente las dos arañas se alejaban una de la otra (Fig. 25).

Figura 25. Secuencia de robo de presas. a. Araña acercándose a otro miembro de la colonia que ha capturado una presa. b. La araña atacada abandona la presa que ha capturado. c. la araña atacante se aproxima hacia la presa mientras la otra araña se aleja. d. La araña atacante atrapa la presa ya envuelta. e. ambos contendientes se alejan.





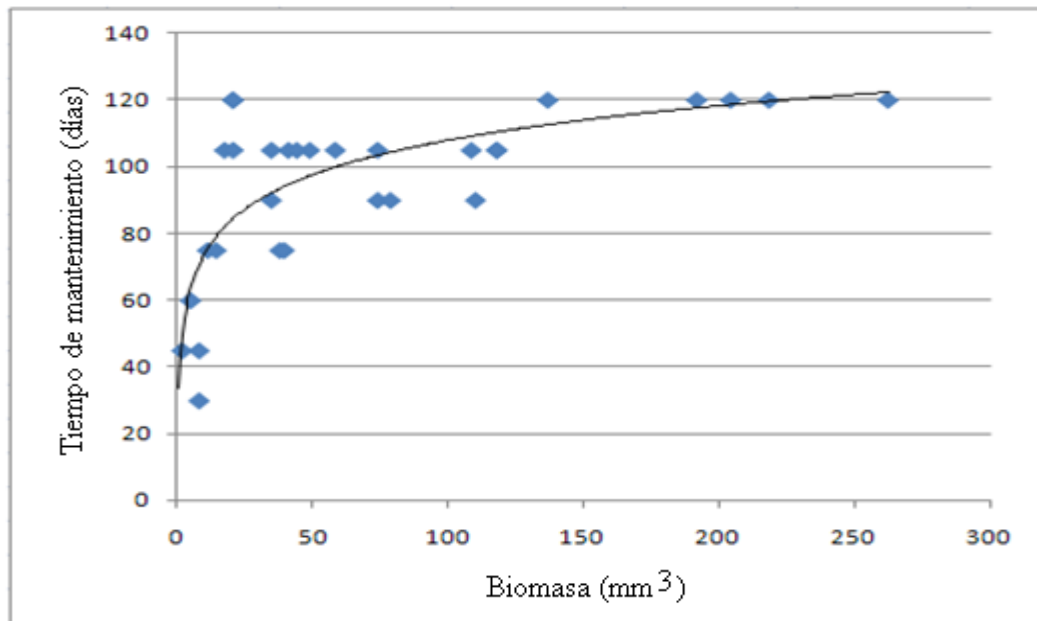
d.

e.

Fuente: De esta investigación.

Por otro lado, fue claro que el mantenimiento de las colonias está relacionado con la cantidad de biomasa consumida (disponibilidad de presas), dado que las colonias con mayores suplementos tuvieron tiempos de mantenimiento más extensos. El análisis de correlación mostró que a mayor cantidad de biomasa capturada, mayor es el tiempo en que las colonias persisten ($\rho=0,658$, $p\leq 0,05$; figura 26).

Figura 26. Relación entre biomasa capturada y tiempo de mantenimiento de las colonias.



Fuente: De esta investigación.

Uno de los aspectos que más influyó sobre el tiempo de mantenimiento de las colonias fue la mortalidad, ya que a medida que el tiempo paso, el tamaño poblacional disminuyó dramáticamente en las colonias con menos disponibilidades de presas (tratamientos 1 y 2), hasta el punto que en algunos casos se llegó a la extinción completa de la colonia por pérdida total de sus miembros. Este fenómeno se presentó en los tratamientos MF8.1, MF8.2, MF8.4 y MF8.8 mientras que MF8.16 y MF8.32 no presentaron la pérdida total de

ninguna colonia. Mediante la observación del tamaño poblacional de las colonias se pudo determinar que el tratamiento M8.32 es el que presentó mayor cantidad de arañas sobrevivientes y por tanto cuatro moscas por araña fueron necesarias para que al menos el 65% de la población haya sobrevivido hasta el final del experimento. Cuatro moscas por araña representan 20 Julios de energía disponible¹²¹, en el caso de que una araña únicamente atrapara las cuatro presas, sin embargo se observó que en algunos casos un solo individuo fue capaz de capturar hasta quince presas (Fig. 27).

Figura 27. Araña del tratamiento FM8.32a que capturó más de cuatro presas.

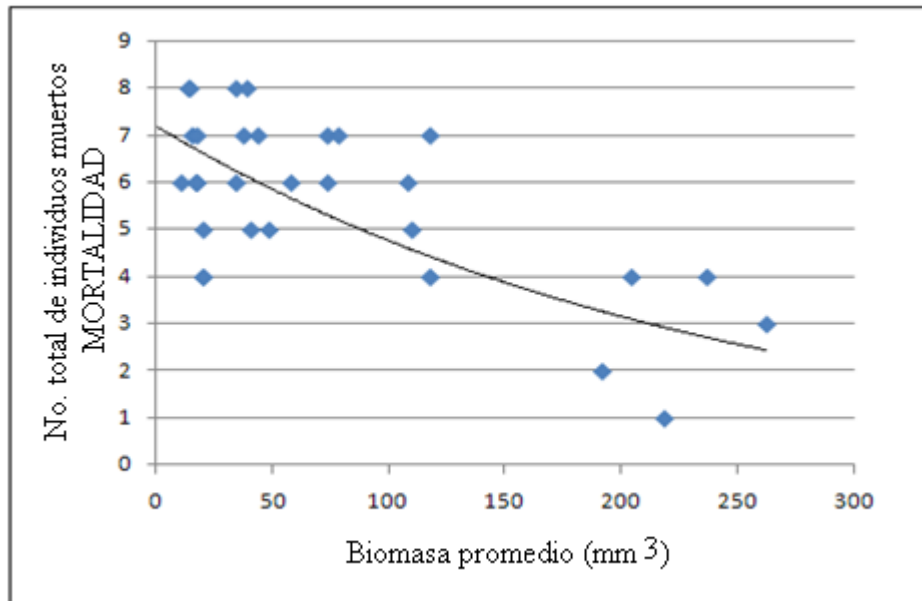


Fuente: De esta investigación.

El análisis de varianza de la mortalidad entre tratamientos arrojó diferencias significativas ($F=7,196$ y $p<0,05$), siendo el tratamiento FM8.32 (disponibilidad de 32 moscas) el único que presento diferencias con respecto a los otros tratamientos, FM8.1 FM8.2 FM8.4 FM8.8 FM8.16 FM8.32, lo cual indica que una alta disponibilidad de presa favorece representativamente el mantenimiento de las colonias en el tiempo. La correlación entre mortalidad y la biomasa promedio capturada, indicó que a mayor disponibilidad de presas la mortalidad va reduciendo ($r = -0,658$ y $p<0,05$), sin embargo tal como lo indica el análisis de varianza, las disponibilidades altas son las que generan efectos positivos sobre la supervivencia de los miembros de la colonia. (Figura 28).

¹²¹ Jakob (1991), concluyó que cada individuo de *Drosophila melanogaster* posee 5 Julios de energía calorífica disponible.

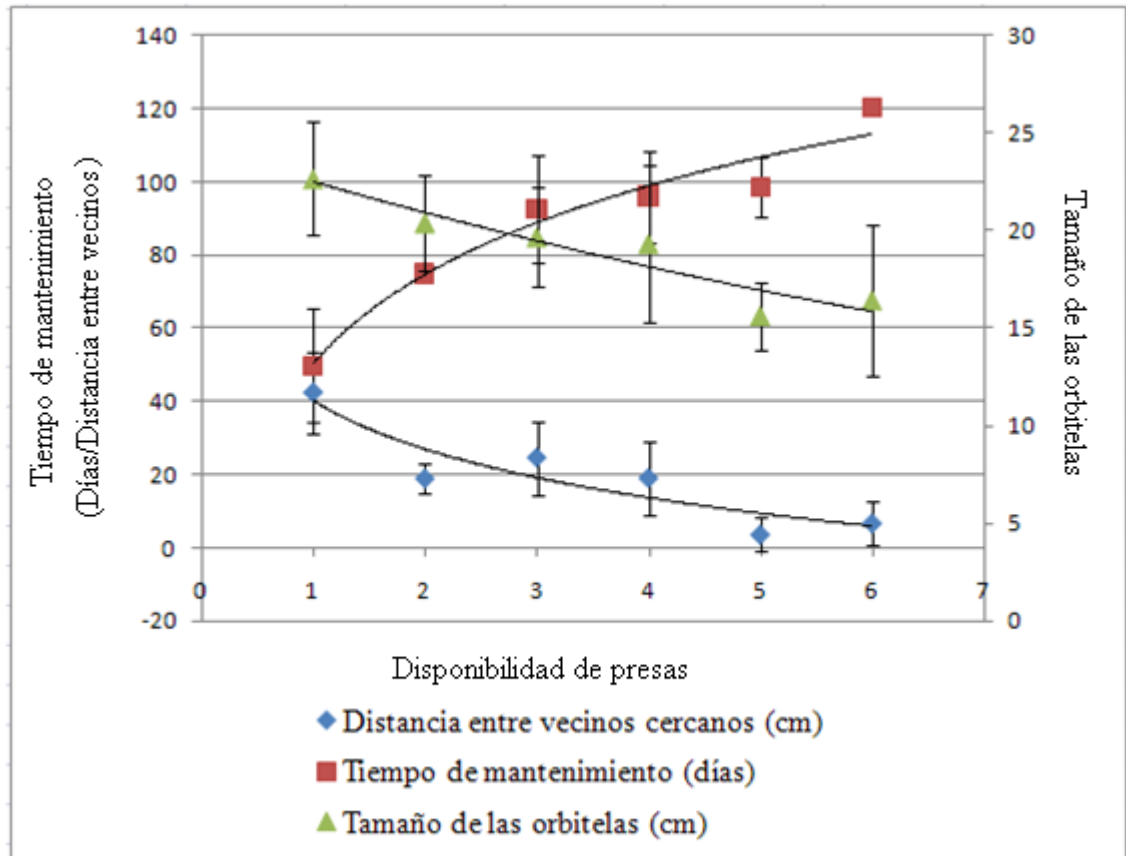
Figura 28. Correlación entre la biomasa capturada promedio y la mortalidad en las colonias de los tratamientos FM8.1 a FM8.32.



Fuente: De esta investigación.

Al igual que la mortalidad, la distancia entre vecinos también tiene relación con el mantenimiento de las colonias. Se observó que a medida que disminuye la distancia entre vecinos, incrementa el tiempo de mantenimiento de las agrupaciones ($\rho = -0,603$, $p < 0,05$). El resultado de la correlación entre el tiempo de mantenimiento y el tamaño de las orbitelas pertenecientes a arañas coloniales, mostró que no hay relación entre estas dos variables ($\rho = -0,191$, $\alpha = 0,05$) (Figura 29). Por otro lado tanto la cantidad de vecinos cercanos como el tamaño de las orbitelas presentaron diferencias significativas entre experimentos ($H = 22,518$, $p \leq 0,05$ para distancia entre vecinos y $H = 24,224$, $p \leq 0,05$ para tamaño de las orbitelas), los grupos que se formados en ambos casos fueron los mismos, distinguiéndose en primer lugar los tratamientos con menor disponibilidad de presas (1 y 2 moscas), posteriormente las disponibilidades intermedias (4 y 8 moscas) y finalmente las disponibilidades de presas más altas (16 y 32 moscas):
FM8.1 FM8.2 FM8.4 FM8.8 FM8.16 FM8.32 .

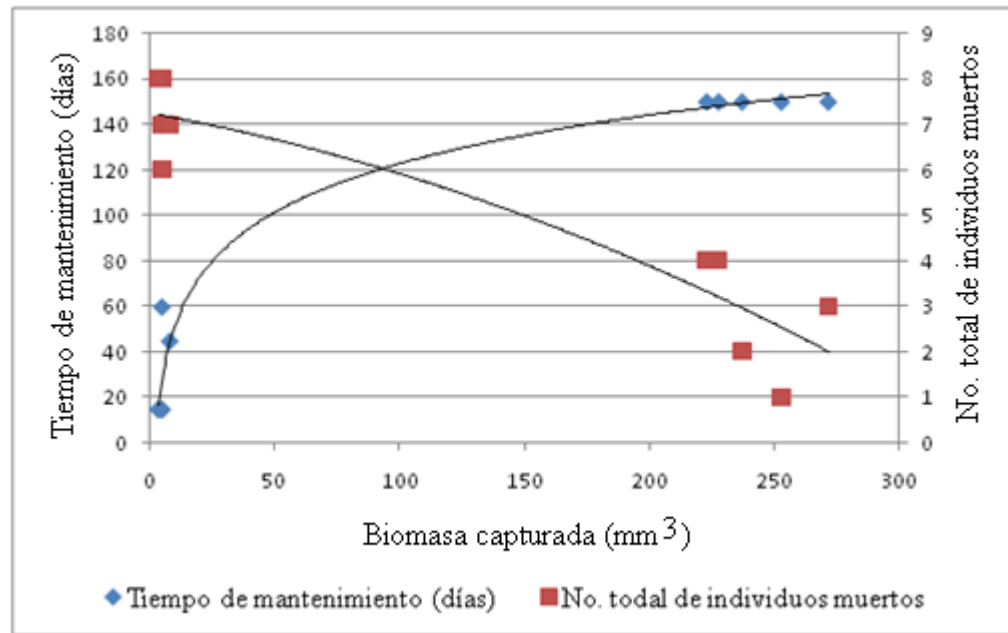
Figura 29. Relación entre tiempo de mantenimiento, distancia entre colonias y tamaño de las orbitelas de los tratamientos FM8.1 a FM8.32.



Fuente: De esta investigación.

Los resultados de los experimentos M8.1 y M8.32 fueron similares a los anteriormente mencionados, en este caso el 100% de los tratamientos mantuvieron las colonias hasta el final del experimento, sin embargo el tamaño poblacional fue decayendo a medida que transcurrió el tiempo. El análisis de correlación entre el tiempo de mantenimiento y la biomasa capturada, muestra que a mayor cantidad de biomasa consumida, las colonias se mantienen durante más tiempo ($\rho=0,883$, $p<0,05$; figura 30). Por su parte la mortalidad se relaciona de manera inversa a la biomasa, tal que entre mayor es la cantidad de biomasa consumida se presenta menos mortalidad intracolonia ($\rho=-0,904$, $p<0,05$; figura 30). También la mortalidad y el tiempo de mantenimiento están relacionadas inversamente, de modo que a mayor mortalidad menor es el tiempo de mantenimiento de las colonias ($\rho=-0,781$, $p<0,05$, ver figura 29).

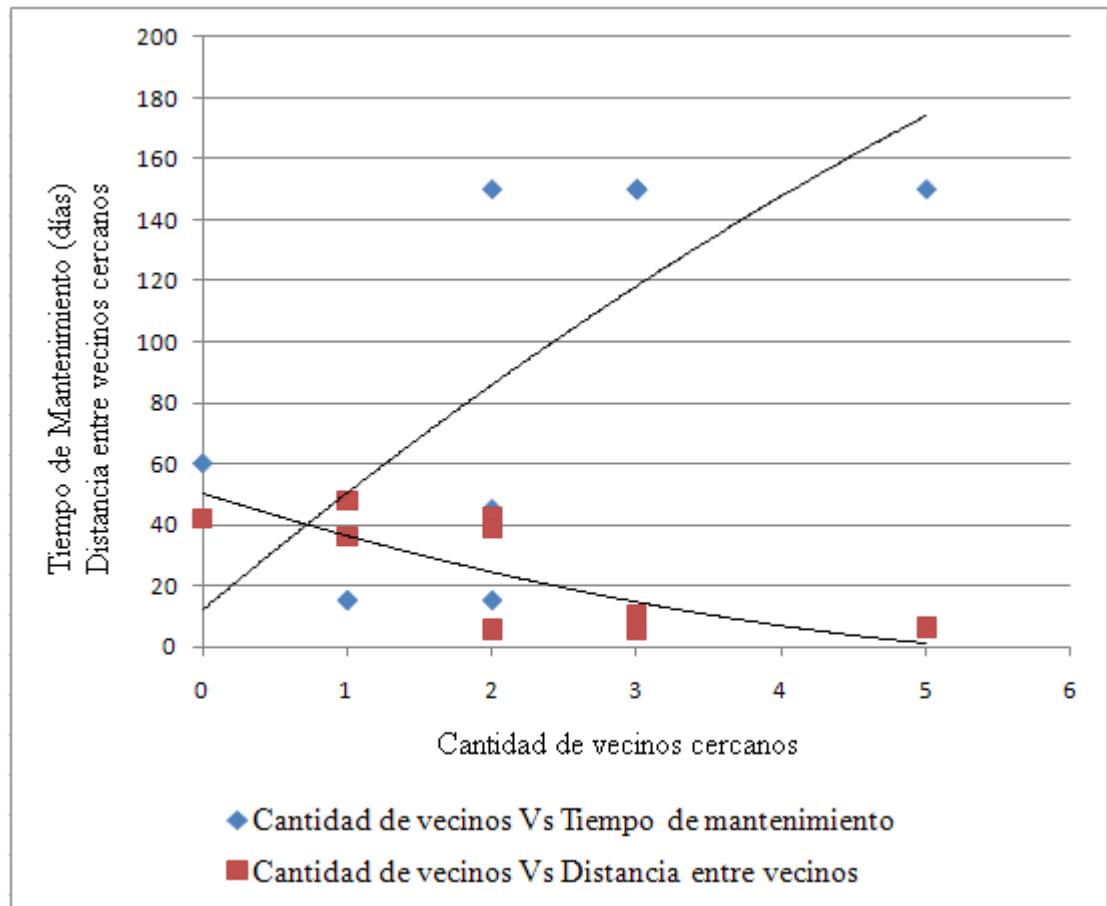
Figura 30. Gráficos de relación entre biomasa capturada, tiempo de mantenimiento y mortalidad de colonias de los tratamientos M8.1 y M8.32.



Fuente: De esta investigación.

En cuanto a la cantidad, distancia de vecinos cercanos y tamaño de las orbitelas, se observaron variaciones entre ambos experimentos (M8.1 y M8.32). La cantidad de vecinos más cercanos fue mayor en el experimento con alto suministro de presas (32 moscas): $n=16$, mientras que en M8.1 (suplemento de 1 presa) se encontraron 7 vecinos cercanos. La distancia entre orbitelas vecinas también presentó diferencias significativas entre ambos tratamientos ($u=140$, $p \leq 0,05$; $7 \leq n \leq 16$), al igual que el tamaño de la orbitelas ($t=6,964$, $p \leq 0,05$; $4,838 \leq n \leq 9,091$; el promedio de tamaño de las orbitelas de M8.1 fue de $22 \pm 0,683$ cm y $15 \pm 0,762$ cm para M8.32). También se determinó que a mayor cantidad de vecinos cercanos incrementa el tiempo de mantenimiento de las colonias ($\rho=0,832$, $p \leq 0,05$), a su vez la colonia permanece durante más tiempo, cuando existe menos distancia entre vecinos ($\rho = -0,763$; $\alpha < 0,05$) (Figura 31).

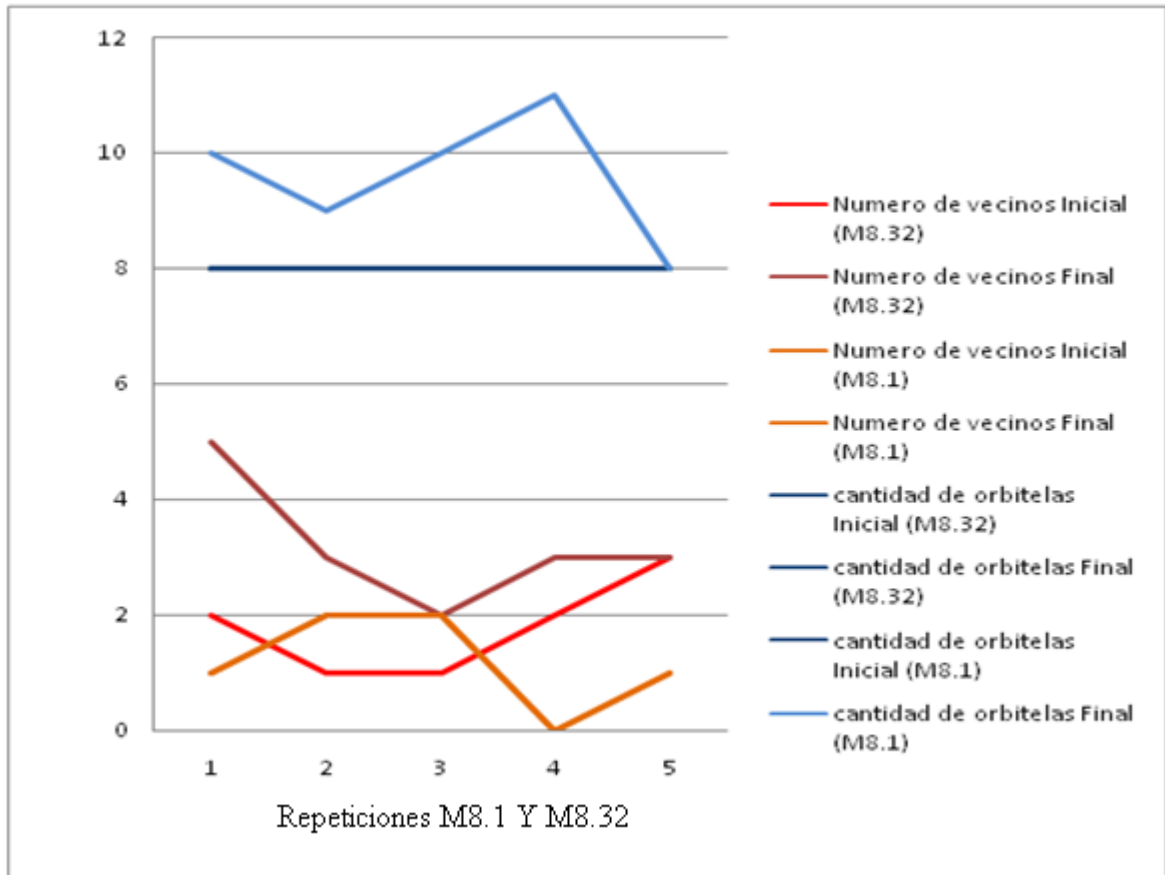
Figura 31. Relación entre el tiempo de mantenimiento y el número y distancia de vecinos cercanos en las colonias M8.1 y M8.32.



Fuente: De esta investigación.

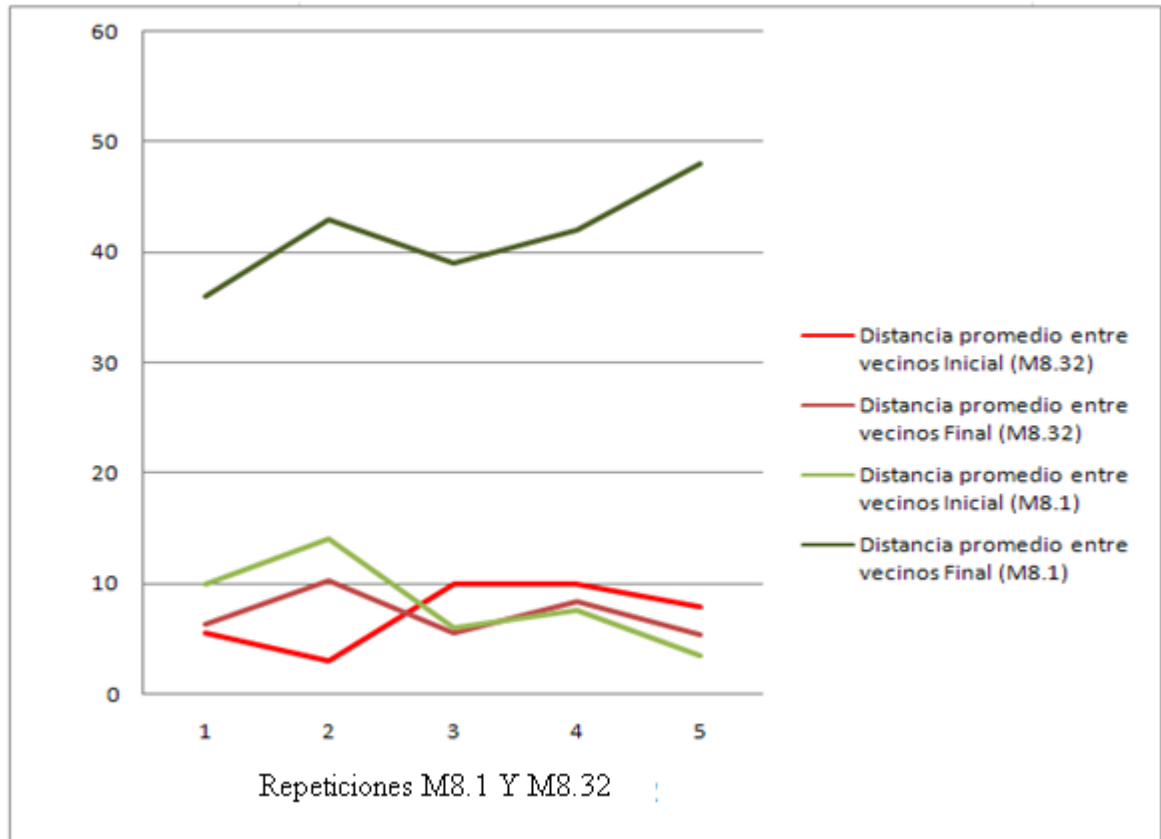
Finalmente se observó que la estructura de las colonias presentó cambios físicos al finalizar el experimento, con respecto a lo observado en la construcción inicial. Estos cambios se dieron en la cantidad de orbitelas del tratamiento con menor suplemento de presas (M8.1; $t=3,138$, $\alpha<0,05$; Figura 32) presentándose mayor cantidad de orbitelas al finalizar el experimento que las construidas al inicio (Inicial $\bar{x} = 8$; Final $\bar{x}= 9,6$) y la distancia promedio entre vecinos de ambos tratamientos (M8.1 y M8.32; $t=2,836$, $\alpha<0,05$; InicialM8.1 $\bar{x} = 8,2$ cm; FinalM8.1 $\bar{x} = 41,6$; InicialM8.32 $\bar{x} = 7,3$ cm; FinalM8.32 $\bar{x} = 8,1$ Figura 33). El número de vecinos cercanos no presentó diferencias significativas entre el inicio y final de los experimentos $W=10$; $\alpha>0,05$ (No. Vecinos cercanos inicial y Final de M8.1 $\bar{x} = 1,2$; No. VCInicial M8.32 $\bar{x} = 1,8$; No.VCFinal M8.32 $\bar{x} = 3,2$), mientras que la cantidad de orbitelas del tratamiento M8.32 (suplemento de 32 moscas) presentó el mismo número al inicio y final del tratamiento (Número de orbitelas = 8).

Figura 32. Número de vecinos cercanos y cantidad de orbitelas inicial y final de los tratamiento M8.1 y M8.32.



Fuente: De esta investigación.

Figura 33. Distancia entre vecinos inicial y final de los tratamientos M8.1 y M8.32.



Fuente: De esta investigación.

7. DISCUSIÓN

7.1. TRABAJO *In – situ*

7.1.1. Capacidad de captura

Si se toma a la red como una unidad, las colonias grandes (Tratamiento C = 6 a 12 individuos) formadas por la cohesión de varias redes individuales son capaces de capturar mayor cantidad de presas, que las que puede capturar una única araña en una red individual ($H= 8,293$, $p<0,05$), sin embargo al analizar este factor considerando a cada araña como unidad de referencia, la cantidad de alimento per- cápita consumido en una colonia no presenta diferencias significativas con lo que obtiene una araña solitaria, entonces sí individualmente una araña captura la misma cantidad de presa en comunidad que de manera solitaria, y continúan presentándose colonias, deben existir beneficios que impulsen a estos individuos a permanecer agrupados. En este contexto el beneficio de la sociabilidad está no solo en la cantidad de presas capturadas, pues hay que tener en cuenta que en muchos casos una sola araña atrapa más de una presa, sino también en la calidad de las mismas, debida a la ampliación del rango de presas potenciales y por el tamaño de las mismas, ya que una araña solitaria puede capturar una única presa pequeña y una araña colonial puede capturar una sola presa pero que exceda su tamaño corporal, por lo tanto la energía aprovechada podría ser uno de los factores que influya sobre la presencia de uno u otro comportamiento.

La incidencia del efecto de rebote (Efecto Ricochet) también permite que una presa que cae y rebota en una red pueda caer y ser capturada en cualquier parte de la colonia, este fenómeno es una de las causas de la ampliación del rango de presas capturadas por colonias (colonias de 6 a 12 indiv. atraparon el 77,3% del total de presas capturadas, mientras que colonias de 2 a 5 indiv. el 52,8% y arañas solitarias el 39,6%), lo que generaría que mayor cantidad de insectos se convirtieran en presas potenciales para estas arañas. Según Uetz (1996)¹²², el forrajeo grupal incrementa la cantidad de presas capturadas debido a una serie de mecanismos propios de arañas comunales tales como: El efecto Ricochet que disminuye la probabilidad de escapes y distribuye las presas entre todos los miembros de la colonia, el fenómeno de información compartida que facilita la ubicación de una presa potencial en el nido y finalmente compartir o robar presas.

Si se tiene en cuenta que las redes de *C. citricola* no son adhesivas y que son dispositivos de captura temporal, conspicuos debido a su volumen¹²³, no es de extrañarse que insectos voladores no sean atrapados comúnmente en las redes y que la dieta de estas arañas constituya de insectos que saltan entre los pastos y que son abundantes en la zona. Según

¹²² Uetz. *Op cit.* Pág. 459. 1996.

¹²³ Lubin, Yael. 1974. Adaptative advantages and the evolution of colony formation in *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). Pág. 334.

Florez, *et al.*¹²⁴ en arañas el consumo de presas está determinado por su abundancia en el ambiente, más que por la preferencia por algún tipo de presa. Kullman¹²⁵ y Lubin¹²⁶, describen a *C. citricola* como una especie generalista que captura insectos de los órdenes Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Hemiptera y Orthoptera, sin embargo las características de la red y su visibilidad permiten que lepidópteros, dípteros e himenópteros evadan con facilidad las redes¹²⁷. También se pudo observar como presas con altos potenciales de lucha como ortópteros y algunos himenópteros son capaces de romper los hilos y escapar de la red en poco tiempo; estos insectos causan lesiones a la araña y a la red¹²⁸ por lo que podrían ser menos atacados que otro tipo de presas. Uetz¹²⁹ analizó la electividad de varias especies coloniales del género *Metepeira* (Familia: Araneidae) las que poseen las mismas características estructurales de la red (redes orbitales horizontales e iguales plantas para la fundación: *Agave sp.* y *Opuntia sp.*) y obtuvo electividad positiva hacia hemípteros y negativa hacia lepidópteros e himenópteros, lo cual podría ser una evidencia de que la visibilidad de la red es una desventaja a la hora de capturar grandes insectos voladores.

Dado que las frecuencias de capturas no varían significativamente, podría decirse que los periodos de hambre y presencia de presas son similares tanto para arañas coloniales como para solitarias, es probable que este fenómeno dependa de la disponibilidad de presa en el ambiente y fluctuaciones en esta influyan directamente sobre las capturas obtenidas alrededor de toda la metapoblación. Cabe citar que el tratamiento con mayor proporción de episodios sin captura fue el de arañas solitarias (51%), mientras que el tratamiento C (colonias con 6 a 12 indiv.) presentó el de menor porcentaje (36,4%), esto contrasta con la alta varianza encontrada en la cantidad de capturas obtenidas por arañas solitarias, lo que podría indicar que aunque la diferencia en las frecuencias no es significativamente diferente, las colonias de mayor tamaño son capaces de capturar mayor cantidad de presas totales que las arañas solitarias y que estas presas se distribuyen mas uniformemente entre los miembros de la colonia, mientras que arañas solitarias obtienen capturas mas variables y con periodos de hambre probablemente más extensos. Matsumoto¹³⁰ y Rypstra¹³¹ también encontraron que arañas coloniales son capaces de capturar mayor cantidad de presas que individuos solitarios, dichas agregaciones podrían obtener más capturas en ambientes donde la disponibilidad de presas es baja o impredecible¹³² y la varianza en estas es menor cuando se unen en grupos^{133y134}. Por su parte Lahman, *et al.*¹³⁵ observaron que aunque las

¹²⁴ Florez, *et al.* 2004. Selección de Presas y Composición de la Dieta de La Araña *Alpaida variabilis* (Araneae: Araneidae) en Pastizales de la Sabana de Bogotá, Colombia. Pág. 243.

¹²⁵ Kullmann. *Op cit.* Pág 70. 1959.

¹²⁶ Lubin. *Op cit.* Pág. 165. 1980.

¹²⁷ Lubin. *Op cit.* Pág. 327. 1974.

¹²⁸ Lubin. *Op cit.* Pág 177. 1980.

¹²⁹ Uetz. *Op cit.* Pág. 156. 1989.

¹³⁰ Matsumoto, Toshiya. 1998. Cooperative Prey Capture in the Comunal Web Spider, *Philoponella rafrayi* (Araneae, Uloboridae). Pág. 394.

¹³¹ Rypstra. *Op cit.* Pág 73. 1985.

¹³² Uetz, George. 1988. Group Foraging in Colonial Web-Building Spiders: Evidence for Risk-Sensitivity. Pág. 265.

¹³³ Uetz, *et al.* *Op cit.* Pág. 547-549. 1982.

frecuencias de capturas de arañas solitarias y colonias no varían significativamente, las colonias capturan mayor cantidad de alimento total.

Esta ventaja aunque sutil en esta metapoblación, la cual se encuentra en los límites entre la sociabilidad y el comportamiento solitario, sumada a otras ventajas intrínsecas al comportamiento social en arañas, tales como el ahorro energético de compartir y reparar una red comunal y la incidencia de fenómenos favorables como el efecto Ricochet y el fenómeno de información compartida, podrían ampliar la cantidad de beneficios a favor de la sociabilidad y permitir que este comportamiento se conserve al igual que la vida solitaria, simultáneamente en el mismo espacio. Esto evidencia la necesidad de una alta disponibilidad de presa para que una metapoblación conserve un comportamiento social más estable y complejo, sobre todo en ambientes donde otros factores pueden también influir en la presencia de estas conductas tales como los vientos fuertes, lluvias y la intervención antrópica. Uetz y Hodge¹³⁶ plantean que variaciones temporales en la disponibilidad de presas actúan en contra de la evolución hacia niveles de sociabilidad más complejos, por lo que unirse en grupos no es ventajoso para la mayoría de constructoras, sin embargo el hecho de que las colonias son sociedades abiertas permite que las arañas pasen de un estado a otro en la misma metapoblación, según se presenten las condiciones para ello¹³⁷.

El tamaño de la red es otro de los factores que permiten que colonias capturen mayor cantidad de presas, no solo por la ampliación del área de cobertura, sino también la existencia de más superficies de rebote y la interconexión de las redes que permite la construcción de colonias en zonas que serían inaccesibles para individuos solitarios, por ejemplo en medio de dos árboles o más comúnmente por la ocupación de Agaves de gran tamaño (Volumen promedio de *Agave sp.* ocupados por colonias C: 6 a 12 indv. = $8,23 \pm 1,940 \text{ m}^3$; colonias B: 2 a 5 indv = $0,85 \pm 0,381 \text{ m}^3$ y arañas solitarias = $0,49 \pm 0,03 \text{ m}^3$, n=15). La construcción en comunidad implica que arañas coloniales del tratamiento B que ocupan espacios similares a los de arañas solitarias capturan la misma cantidad de presas con menos inversión de seda individual que una araña solitaria, la que tendrá que construir y reparar su red sin ayuda. Según Lahman, *et al*¹³⁸. y Avilés, *et al*¹³⁹. una alimentación equiparable entre arañas solitarias y coloniales implica que arañas agrupadas pueden obtener la misma cantidad de alimento con menos inversión de seda, lo cual es un beneficio único de la sociabilidad. Lubin¹⁴⁰ encontró que colonias *C. moluccensis* y *C. citricola* capturan mayor cantidad de presas al incrementar el área de la red que deriva en un aumento en la eficiencia de captura.

¹³⁴ Uetz. *Op cit.* Pág. 157. 1989.

¹³⁵ Lahmann, *et al.* *Op cit.* Pág. 236. 1979.

¹³⁶ Uetz, 1988; Uetz y Hodge, 1990, citados en: Uetz. *Op cit.* Pág. 460. 1996.

¹³⁷ Smith, Deborah, *et al.* 1996. Population Structure and Interdemic Selection in the Cooperative spider *Anelosimus eximius*. Pág. 105.

¹³⁸ Lahmann *et al.* *Op cit.* Pág. 234. 1979.

¹³⁹ Aviles, *et al.* *Op cit.* 2001. Pág. 15. 2001.

¹⁴⁰ Lubin. *Op cit.* Pág. 331. 1980.

7.2. TRABAJO *In – vitro*

7.2.1. Biomasa capturada

Los análisis de varianza de biomasa per-cápita capturada por arañas coloniales vs la biomasa atrapada por arañas solitarias, muestran claramente que los beneficios de la vida colonial sobre el forrajeo, equiparan ó exceden a los del comportamiento solitario, únicamente cuando la disponibilidad de presas es intermedia o alta, mientras que a bajas disponibilidades, arañas en grupos capturan menos biomasa que la que atraparían si forrajean solitariamente. Lubin¹⁴¹ encontró resultados similares en colonias de *Cyrtophora mollucensis* y Rypstra¹⁴² también concluyó que las colonias de *Achaearanea tepidariorum* capturan mayor cantidad de biomasa que arañas solitarias y que la varianza en las capturas se incrementa en forrajeadoras solitarias; por su parte Lahman *et al*¹⁴³ postulan que si arañas solitarias y colonias presentan la misma cantidad de alimento consumido, el beneficio de la sociabilidad se orienta a que arañas en colonias serian capaces de atrapar la misma cantidad de alimento, con menor inversión individual de seda. Estos resultados respaldan la teoría de que las agrupaciones de arañas solo pueden mantenerse en ambientes con disponibilidades de presas altas¹⁴⁴.

Por otra parte la varianza en las capturas es mayor en individuos solitarios, y esta cantidad incrementa a medida que la disponibilidad de presas aumenta, esto evidencia que arañas solitarias están más propensas a pasar periodos de hambre que arañas coloniales, las cuales presentan menos varianza en la cantidad de biomasa capturada. Uetz¹⁴⁵ concluyó que la varianza en las capturas influye sobre la supervivencia de las arañas solitarias y colonias, pues arañas solitarias pasan mayores periodos de hambre, sin embargo sugiere que no todos los miembros de la colectividad se benefician de la misma manera de dicha disminución en la varianza, pues algunos podrán capturar más presas que otros.

Una de las razones por las que se presentó este fenómeno podría radicar en la eficiencia de capturas de las arañas coloniales, la cual excede sustancialmente a la encontrada en arañas solitarias. Para arañas solitarias la máxima eficiencia se encuentra en capturar pocas presas (1 o 2 moscas), presas que probablemente les sean más fácil manejar (atrapar, envolver, transportar y consumir), mientras que arañas coloniales que obtienen altas eficiencias en todas las disponibilidades, manipulan las presas de manera diferente que arañas solitarias, los individuos que hacen parte de las agrupaciones capturan las presas, las envuelven, transportan al centro de su orbitela individual y luego las dejan suspendidas de esta por un hilo, inmediatamente después están listas para una nueva captura; este procedimiento se repite varias veces, hasta que las arañas finalmente cesan sus actividades de capturas y consumen las presas que ha dejado suspendidas en su orbitela. En arañas solitarias este

¹⁴¹ Lubin. *Op cit.* Pág. 336. 1988.

¹⁴² Rypstra. *Op cit.* Pág. 216. 1989a.

¹⁴³ Lahmann *et al.* *Op cit.* Pág. 234. 1979.

¹⁴⁴ Avilés, *et al.* *Op cit.* Pág. 498. 1999b.

¹⁴⁵ Uetz. *Op cit.* Pág. 459. 1996.

fenómeno no se observó pues el individuo consume inmediatamente lo que atrapa. Varios autores postulan que diferencias en los modelos de forrajeo de arañas coloniales y solitarias contribuyen en la variación en los tipos y tamaños de presas capturadas, como también con la eficiencia de captura de presas¹⁴⁶.

Lo anterior podría influir sobre la variación en las respuestas funcionales de estos dos tipos de forrajeo, ya que es probable que debido a la vida social el comportamiento de captura sean ligeramente diferente. La respuesta funcional de tipo III, por ejemplo, es común en estudios donde se somete a un único depredador con diferentes tipos de presas o a una única presa bajo la presión de varios depredadores¹⁴⁷. En el caso de arañas coloniales, las presas son capturadas por varios depredadores que viven juntos en una comunidad, estas arañas aprovechan eficientemente la oferta de recurso al disminuir el tiempo de manipulación y estar listas para la próxima captura con mayor rapidez que arañas solitarias. Gran parte de esta disminución en el tiempo de manipulación (tiempo invertido para la búsqueda, captura, envolvimiento y transporte de la presa) se debe al volumen de la red y al efecto de rebote, que como se ha citado anteriormente, incrementan la eficiencia de captura al acercar las presas potenciales a sus depredadores y disminuir las probabilidades de escape, lo cual es beneficioso para cazadores estacionarios como es el caso de estas arañas (arañas tejedoras de red quienes esperan que una presa se enrede). Juliano¹⁴⁸ y Fernández, *et al*¹⁴⁹, sostienen que los depredadores con respuestas funcionales de tipo II poseen tiempos de manipulación constantes y la aceleración que sufre la depredación concluye cuando los tiempos de manipulación alcanzan el tiempo total disponible, es decir cuando el depredador no puede manejar más presas y se dedica a la presa que ya tiene en su poder; en contraste un depredador que presenta respuesta funcional de tipo III, muestra una tasa de ingesta casi lineal (a baja densidad de presa), hasta llegar a un punto en el que se acelera la depredación debido a que el tiempo de manipulación disminuye, incrementando la tasa de búsqueda, y esto sucede hasta el momento en que las presas que puede manejar exceden el tiempo disponible para su manipulación. Por tanto los beneficios traídos por los fenómenos de Ricochet e información compartida disminuyen dicho tiempo de manipulación porque las arañas pueden conseguir presas incluso sin abandonar sus orbítelas para buscarlas y si las pulsaciones provocadas por la lucha de una presa en la red son captadas por varios miembros de la colectividad, todos ellos poseen la posibilidad de ubicarla con cierta precisión, en cambio arañas solitarias que se encuentran sometidas a varias presas disminuyen su eficiencia debido a que no tienen suficiente tiempo para manipularlas a todas; según Begon¹⁵⁰ cuando el depredador se ve asediado por altos niveles de presas, la confusión a la hora de la captura también puede generar respuestas funcionales de tipo II.

¹⁴⁶ Enders, 1975; Nentwig, 1980, 1983, 1985; Riechert, *et al.* 1982. Citados en Uetz. *Op cit.* Pág. 154. 1989.

¹⁴⁷ Begon, *et al.* 1995. *Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades.* Pág.326 y 328.

¹⁴⁸ Juliano. *Op cit.* Pág. 178 a 196. 1993.

¹⁴⁹ Fernández, *et al.* *Op cit.* Pág. 84 a 88. 2004.

¹⁵⁰ Begon, *et al.* Pág. 168, 245 y 249. 1995.

Al parecer la disminución en los tiempos de manipulación es una de las ventajas de la vida en grupo¹⁵¹.

Otro factor que también debe tenerse en cuenta es el robo de presas, el cual permite que arañas cercanas se aprovechen del éxito de sus vecinos y roben algunas presas capturadas por estos; Caraco¹⁵² afirma que en arañas coloniales, el robo de presas disminuye significativamente la varianza de consumo y Lubin *et al.*¹⁵³ afirmaron que este comportamiento podría considerarse como una evidencia de cooperativismo recíproco, siempre que no se presenten agresiones durante esta acción. Por lo tanto la variación en la biomasa capturada por colonias en contraste con arañas solitarias, depende directamente de la eficiencia de captura de los miembros y las estrategias adquiridas por estos para mejorar este factor.

Otros trabajos *in-vitro* muestran los mismos resultados en varias arañas sociales. En estudios con suplemento de *Drosophila melanogaster* como presa para *Achaeranea tepidariorum*, las arañas con menos oferta gastaron más tiempo en hilar, capturar y consumir la presa¹⁵⁴. Uetz¹⁵⁵ afirma que los hilos compartidos y el efecto Ricochet, alertan a otras arañas de la presencia de presas lo cual disminuye el tiempo de reacción e incrementa la eficiencia de captura, sucesos descritos también por otros autores a los cuales se suman las feromonas que pueden amplificar la respuesta del grupo¹⁵⁶.

El hecho de poseer dos respuestas funcionales diferentes podría ser otra de las razones por las que ambos comportamientos permanecen en el mismo ambiente, y los cambios en las respuestas hacia las presas permitan que los recursos explotados por colonias varíen con respecto a arañas solitarias.

7.2.2. Formación de colonias

Dado que *Cyrtophora citricola* es capaz de formar colonias independientemente de la biomasa disponible o consumida, al parecer la formación de grupos de caza puede deberse a otros factores. Whitehouse, *et al.*¹⁵⁷ afirman que las sociedades forrajeadoras de arañas se dan para explotar tres condiciones: forrajeo, reproducción y protección, en arañas comunales consideradas sociedades forrajeadoras, la vida en grupo está orientada a maximizar la ingesta de alimento, sin embargo vivir en colonias no siempre resulta en

¹⁵¹ Binford, *et al.* 1992; Buskirk, 1975, 1981; Nentwig, 1985; Rypstra 1979, 1990 citado en: Smith, Deborah. Notes on the reproductive Biology and Social Behaviour of two Sympatric Species of *Philoponella* (Araneae: Uloboridae). 1997. Pág. 17.

¹⁵² Caraco 1995, citado en: Uetz. *Op cit.* Pág. 464. 1996.

¹⁵³ Lubin, *et al.* 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behaviour.* Pág. 100.

¹⁵⁴ Rypstra. *Op cit.* Pág. 1986

¹⁵⁵ Uetz. *Op cit.* Pág. 157. 1989.

¹⁵⁶ Burgess, 1979; Saffre, *et al.* 1999; Vakanas and Krafft, 2001, citados por Lubin, *et al.* *Op cit.* Pág. 100. 2007.

¹⁵⁷ Whitehouse, *et al.* 2005. The functions of societies and the evolution of group living: spiders societies as a test case. Pág. 348.

grandes éxitos de captura, en estos casos las asociaciones se forman para explotar otros beneficios de la vida en grupo, uno de los principales es la disminución de la energía gastada en producir redes individuales, un aspecto que también hace parte del comportamiento de forrajeo. Por otro lado, la construcción podría ser una predisposición aprendida tras la eclosión del saco de huevos, puesto que fue observado como los juveniles construyen pequeñas redes en la colonia madre inmediatamente después de la eclosión¹⁵⁸; Brown y Orians¹⁵⁹ afirman que uno de los beneficios de la sociabilidad es aprender los métodos de forrajeo de otros; por lo tanto esta tendencia agregativa podría persistir cuando individuos juveniles y adultos son sometidos a espacios inexplorados y el hecho de formar sociedades abiertas les permite variar desde comportamientos solitarios hasta agrupaciones de diferentes tamaños. Miyashita¹⁶⁰ encontró resultados similares en la araña colonial *Nephila clavata*, cuyo tamaño poblacional no depende únicamente de la disponibilidad de presas sino que existen otros factores responsables del mismo, Riechert¹⁶¹ afirma que el tamaño poblacional está limitado por los territorios disponibles más que por la abundancia de presas, Pullman, *et al.*,¹⁶² determinaron que patrones de recursos espaciales y alimenticios pueden influir tanto en el tamaño de los grupos de forrajeo como en su dispersión.

Debido a la relación entre disponibilidad y presencia de vecinos cercanos, es probable que también en *Cyrtophora citricola* el número de colonias y el tamaño poblacional se relacionen con la cantidad de territorios disponibles. La presencia de mayor cantidad de vecinos cercanos con menos distancia entre ellos en los tratamientos con mayor disponibilidad de presas (16 y 32 moscas), sugiere que hubo un incremento representativo de la sociabilidad, esto implica que los comportamientos agresivos disminuyeron considerablemente y la estructura de las colonias también varió, es así como se hace más claro que altas disponibilidades de presas ayudan a formar colonias más estables. En contraste bajas cantidades de presas generan colonias con mayor distancia entre vecinos y menor cantidad de los mismos, probablemente para mantener a los miembros de la colonia más alejados, de modo que se eviten peleas que generan gastos energéticos altos y que pueden concluir con la muerte de los contendientes. Por lo tanto podría decirse que el tamaño poblacional durante la formación de las colonias está determinado por el espacio disponible y la capacidad de carga de la colonia (entendido como el grado de cooperativismo de sus miembros). Uetz, *et al.*¹⁶³, encontraron los mismos resultados para especies cooperativas del género *Metepeira*, donde observaron que mantener una distancia interindividual puede asegurar la supervivencia de los miembros cuando la disponibilidad de presas fluctúa.

¹⁵⁸ Observación personal, mayo de 2010.

¹⁵⁹ Brown y Orians, 1970, citados en Buskirk. *Op cit.* Pág. 1314. 1975a.

¹⁶⁰ Miyashita, Tadashi. 1992. Food Limitation of Population Density in the Orb-Web Spider, *Nephila clavata*. Pág. 151.

¹⁶¹ Riechert, Susan. 1981. The Consequences of Being Territorial: Spiders, a Case Study. Pág. 871.

¹⁶² Pullman & Caraco, 1984, citados en: Craig, C. 1991. Physical Constraints on Group Foraging and Social Evolution: Observation on web.spinning spiders. Pág. 649.

¹⁶³ Uetz, *et al.* *Op cit.* Pág. 549. 1982.

Las migraciones y emigraciones también son comunes en arañas coloniales. Blanke¹⁶⁴, también encontró migraciones de hembras de *Cyrtophora citricola* de colonias de mayor tamaño a colonias más pequeñas y Leborgne, *et al.*¹⁶⁵ concluyeron que individuos solitarios de *Cyrtophora citricola* se unen a colonias y miembros de colonias emigran para construir redes solitarias, por lo cual se observa variaciones constantes en los tamaños poblacionales y en la proporción de colonias dentro de una metapoblación. Según Avilés, *et al.*¹⁶⁶, en arañas coloniales las agregaciones se hacen normalmente más grandes por reclutamiento de la progenie más que por inmigración o fusión de colonias. Al parecer *Cyrtophora citricola* prefiere la ampliación de colonias por fusión (46,7%) y por inmigración de constructoras solitarias (39,7%), sin embargo es probable que naturalmente sus colonias crezcan también por el reclutamiento de la progenie y que las migraciones sean las que dependan directamente de la disponibilidad de presas.

7.2.3. Mantenimiento de colonias

A pesar de que la mayoría de agresiones se presentaron en los tratamientos con menor disponibilidad de presas, el porcentaje de canibalismos no mostró variaciones sustanciales y se encontró entre el 13 y 20%. Sin embargo los ataques entre conspecíficos no siempre concluyeron en canibalismos y es probable que una gran parte de la mortalidad intracolonia se deba a las agresiones provocadas por la carencia de alimento suficiente para disminuir las interacciones agresivas entre miembros. Este hecho es respaldado por la relación entre la biomasa consumida vs mortalidad y la relación entre la cantidad de vecinos cercanos, distancia entre vecinos vs tiempo de mantenimiento, las cuales indican que cuando la cantidad de vecinos cercanos es mayor y la distancia entre ellos es más pequeña, el tiempo de mantenimiento de las colonias es más extenso y hay menos mortalidad intracolonia. Esta es una evidencia clara de que cuando existe mayor cantidad de presas, las interacciones agresivas decrecen, disminuyendo los límites de cada territorio y creando comportamientos cooperativos más estables. Dicho fenómeno es inverso en sociedades que se mantienen con bajas disponibilidades de presas, en las cuales los comportamientos agresivos son más comunes, la mortalidad es mayor que en altas disponibilidades y los comportamientos territoriales son más notorios (mayor distancia entre vecinos). Esto indica que en abundancias de presas altas, la competencia intraespecífica es menos necesaria y esto permite la aparición de comportamientos más amigables entre miembros^{167 y 168}. A la luz de estos resultados es claro que las asociaciones de arañas se favorecen de las disponibilidades altas de presas, puesto que la disminución de los comportamientos agresivos, cuando no es necesario competir por este recurso, hace posible el mantenimiento de agregaciones con miembros más tolerantes aunque no más cooperativos, hecho que no podría darse en ambientes con disponibilidades bajas o

¹⁶⁴ Blanke, 1972. Citado en Leborgne, *et al.* 1998. Colonial life versus solitary life in *Cyrtophora citricola* (Araneae, Araneidae). Pág.132.

¹⁶⁵ *Ibid.* Pág. 132.

¹⁶⁶ Avilés, *et al.* *Op cit.* Pág. 624. 2001.

¹⁶⁷ Riechert. *Op cit.* Pág. 871. 1981.

¹⁶⁸ Rypstra. *Op cit.* Pág. 72. 1985.

demasiado fluctuantes. Estos resultados ratifican lo propuesto por Rypstra¹⁶⁹ quien afirma que la alta disponibilidad de presas es esencial para mantener las agrupaciones y es un prerrequisito para la evolución hacia comportamientos sociales más complejos.

Otra evidencia de la incidencia de la disponibilidad de presas sobre el mantenimiento de las colonias, son los cambios estructurales de las colonias M8.1 y M8.32, donde se observó cómo con disponibilidades bajas de presas (suministro de una mosca), va incrementando los comportamientos territoriales y las arañas se separan más unas de otras, un fenómeno que se debe a la competencia por este recurso. Es así como varias arañas del tratamiento M8.1 construyeron nuevas redes en espacios más alejados que las anteriores, reformando la estructura de la colonia debido a la presión ejercida por la disponibilidad de presas. Mientras que las arañas con altos suministros de presas (M8.32) no cambiaron representativamente la forma de la colonia, ni la distancia entre miembros. De esta manera es claro que la disponibilidad del recurso alimenticio influye directamente sobre la estructura de las colonias; la existencia de plasticidad en la ubicación de vecinos cercanos, constituyen respuestas flexibles y rápidas a la disponibilidad de presa¹⁷⁰. Resultados similares fueron encontrados por Jackson, *et al.*¹⁷¹, en las arañas coloniales *Mallos triviattus*, *Mallos niveus* y *Dictinia calcarata*, donde las diferencias en los niveles de agregación ocurren simultáneamente en el mismo hábitat; por su parte Krafft, *et al.*¹⁷², concluyeron que la disponibilidad de presas influye sobre la estructura organizacional y duración de una fase gregaria de arañas coloniales.

Leborgne, *et al.*¹⁷³, afirman que *Cyrtophora citrícola* es una araña territorial que vive en colonias donde cada araña explota su propia red en este complejo comunal, sin embargo la supresión de comportamientos agonistas propios de arañas solitarias, permite que algunos individuos sean capaces de explotar zonas comunes en beneficio individual. Uno de los ejemplos de supresión de la agresividad consiste en que los miembros pueden explotar las redes de otros sin ser atacados e incluso pasar momentáneamente por algunos territorios con el fin de capturar presas que se encuentren alejadas de sus orbitelas. Este fenómeno también fue observado en colonias con altas disponibilidades de presas (FM8.16 y FM8.32) donde las arañas pasan a través de redes de vecinos, los cuales no reaccionan agresivamente ante la presencia de otra araña. El robo de presas también es una evidencia de la disminución de las interacciones agresivas, pues la mayoría de estos eventos no terminan con consecuencias graves para los contendientes a corto plazo, puesto que a largo plazo el robo de presas puede generar la muerte de una araña que no ha tenido éxito en retener las presas que ha capturado. Según Lubin¹⁷⁴ la tolerancia ante los robos y la reducción de agresiones durante la reparación de la colonia, pueden ser considerados como casos de

¹⁶⁹ *Ibid.* Pág. 72.

¹⁷⁰ Uetz, *et al.* *Op cit.* Pág. 549. 1982.

¹⁷¹ Jackson, *et al.* 1978. Aggregations of *Mallos dyctina* (Araneae: Dictinidae) Population Characteristics. Pág. 70.

¹⁷² Krafft, A. *et al.* 1996. Influence of Food Supply on the Duration of the Gregarious Phase of a Maternal-Social Spider, *Coelotes terrestris* (Araneae, Agelenidae). Pág. 225.

¹⁷³ Leborgne, *et al.* *Op cit.* Pág. 125. 1998.

¹⁷⁴ Lubin. *Op cit.* Pág. 337. 1974.

altruismo recíproco si los individuos se encuentran sometidos a buenas condiciones, pues al parecer la energía gastada en comportamientos tolerantes puede ser menor a la que se invertiría en agresiones. La presencia de territorios más amplios (mayor distancia entre vecinos) implica mayor cantidad de espacio que la araña debe defender de miembros invasores, de tal forma que la presencia de agresiones es más común, generando mortalidad intracolonia y a su vez baja densidad poblacional, en estos casos seguramente es más provechoso y menos riesgoso para una araña el forrajeo solitario. Otro ejemplo de este fenómeno se encontró en agrupaciones de *Achaeranea tepidariorum* estudiadas en colonias *in-vitro* de 100 individuos, la mortalidad a bajos suministros de presas fue aproximadamente de 60 arañas en comparación con 20 arañas en alto suplemento, mientras que los canibalismos se encontraron en 6% y 0,6% correspondientemente; como consecuencia de lo anterior las agresiones que generaron canibalismos concluyeron en baja densidad poblacional a niveles de presas bajas. El mismo autor concluye que a bajos niveles de presas incrementan los riesgos de extinción para una colonia, no solo por la baja supervivencia, sino también porque menos individuos podrán reproducirse¹⁷⁵.

Los efectos limitadores ejercidos por la cantidad de recurso alimenticio¹⁷⁶ se manifiestan en el mantenimiento de las sociedades y no en la formación de las mismas, probablemente debido a la cantidad de presas que influye directamente sobre la tolerancia y el cooperativismo de estas arañas coloniales. Según Valerio, *et al.*¹⁷⁷ las arañas sociales pueden volver a una forma de vida solitaria si las condiciones que estimulan la tendencia social varían, sin embargo las colonias de *Cyrtophora citricola* prefirieron mantener la cohesión a pesar de la baja disponibilidad de presas, lo que indica que si bien la disponibilidad del recurso es un limitador importante de las asociaciones, es probable que otros recursos sean igual de importantes, por ejemplo la energía invertida en la construcción y mantenimiento de la red y la incidencia de los fenómenos Ricochet, información compartida y robo de presas, los cuales no se presentan en arañas solitarias, y que ejercen importantes efectos sobre el comportamiento de forrajeo de estas arañas. Uno de los principales beneficios del robo de presas es el ahorro energético para el ladrón, puesto que este es capaz de aprovechar las enzimas digestivas de otro miembro, de tal forma que los individuos son capaces de explotar los esfuerzos de otros tanto en el uso de la red, como en la captura¹⁷⁸.

La presencia de mayor cantidad de vecinos cercanos y orbitelas más juntas, ejercen beneficios intrínsecos de la vida en grupo, pues existen mejores superficies para el efecto de rebote, lo cual deriva en mayor cantidad de presas capturadas, de tal modo que la sociabilidad en arañas constituye un fenómeno interdependiente (Figura 34 y Figura 35). Si los anteriores factores actúan favorablemente es probable que no solo la colonia se mantenga en el tiempo, sino que nuevos miembros entren a formar parte de la comunidad,

¹⁷⁵ Rypstra. *Op cit.* Pág. 194 – 198. 1986.

¹⁷⁶ Miyashita. *Op cit.* Pág. 143. 1992.

¹⁷⁷ Valerio, *et al.* 1977. Tendencia social en adultos de la Arana *Leucauge*, sp. (Araneae, Araneidae) en Costa Rica. Pág. 72.

¹⁷⁸ Lubin, *et al.* *Op cit.* Pág. 100. 2007.

tal como se presentó en la formación donde individuos solitarios se integraron a las colonias. Este hecho también fue observado al comparar colonias de *Cyrtophora citricola* ubicadas en el Municipio de Chachagüi y comunidades de la misma especie encontradas en el corregimiento de Pilcuán, lugar en el que las colonias alcanzan un tamaño poblacional de varias decenas de individuos y no se encuentran forrajeadoras solitarias.

Figura 34. Esquema de la sociabilidad de *Cyrtophora citricola* a altas disponibilidades de presas.



Fuente: De esta investigación.

Figura 35. Esquema de la sociabilidad de *Cyrtophora citricola* a bajas disponibilidades de presas.



Fuente: De esta Investigación.

Tanto Craig¹⁷⁹ como Rypstra¹⁸⁰ proponen que la tendencia a tolerar conspecíficos cuando el recurso es alto constituye una de las rutas de la sociabilidad en arañas orbitelares. Estas agregaciones son muy frágiles a la disponibilidad de alimento, agrupándose en lugares con alta disponibilidad y disociándose rápidamente cuando la cantidad de presa decae¹⁸¹. La importancia de estudiar poblaciones donde se presentan arañas solitarias y coloniales en el mismo espacio ayuda a comprender los procesos por los cuales se mantienen estos comportamientos, la presencia de los mismos sugiere que se puede estar tratando con estadios intermedios en la evolución del comportamiento social en arañas¹⁸².

¹⁷⁹ Craig. *Op cit.* Pág. 649. 1991.

¹⁸⁰ Rypstra. *Op cit.* Pág. 194. 1986

¹⁸¹ Uetz. *Op cit.* Pág. 460. 1996.

¹⁸² Uetz, *et al.* *Op cit.* Pág. 549. 1982.

8. CONCLUSIONES

- La dieta de *C. citricola* solitarias y organizadas en colonias está constituida principalmente por insectos de los ordenes hemiptera, hymenoptera y coleoptera, los cuales corresponden a los tipos de insectos más abundantes en la zona. La extensión y volumen de la red de arañas coloniales es uno de los factores que permiten que estas arañas capturen presas en mayor cantidad y variedad que individuos solitarios, lo que genera que colonias de tamaño similar a redes de arañas solitarias capturen la misma cantidad de alimento pero con menor inversión de seda.
- La cantidad de biomasa capturada por individuos y colectividades de *C. citricola*, varía debido a diferencias en sus comportamientos de forrajeo, las arañas coloniales explotan el recurso de diferente forma que los individuos solitarios quienes se demoran más tiempo en estar listos para una nueva captura. Este incremento en la eficiencia de capturas de arañas coloniales permite que atrapen mayor cantidad de presas totales; sin embargo se mantienen las dos formas de forrajeo ya que la disminución en la eficiencia de captura de los individuos solitarios se compensa con disminución de la competencia.
- La formación de colonias de *C. citricola* no depende de la disponibilidad de presas ya que estas arañas construyen colonias aun en ausencia de alimento e inician su adhesión al grupo inmediatamente después de la eclosión del saco de huevos. Es probable que este fenómeno sea consecuencia de una predisposición genética y que dicha tendencia agregativa varíe a medida que los individuos crecen ó se ven sometidos a las condiciones del medio, debido a su naturaleza de sociedades abiertas y la consecuente inmigración o emigración de los miembros.
- El mantenimiento de las colonias de *C. citricola*, a diferencia de la formación de las mismas, está altamente influenciado por la abundancia de presas. Cuando la disponibilidad es alta las interacciones agresivas disminuyen generando colonias cuyos miembros exhiben comportamientos más tolerantes y colaborativos, de forma que las distancias interorbitales también son más pequeñas. La disponibilidad de presas y de espacio, por tanto, permite que nuevos miembros se incorporen a la cohesión y colaboren manteniendo la colonia. Por el contrario, cuando la disponibilidad es baja las probabilidades de que se presenten peleas y episodios de canibalismo incrementan, las colonias no se disocian pero perecen debido a la muerte de sus miembros. Cuando los recursos espacio y alimento disminuyen, el ciclo interdependiente de la sociabilidad se desestabiliza, por tal razón se requiere de ambientes con suplementos considerables de presas para que las cohesiones perduren.
- Fenómenos como el efecto Ricochet, información compartida y robo de presas, constituyen la razón por la cual es beneficioso el comportamiento comunitario para *C. citricola*, pues en los tres casos ayudan a incrementar considerablemente la eficiencia de capturas de arañas en colonias, siendo que no se manifiestan en redes de individuos solitarios.

➤ Abordar el estudio de la evolución de las tendencias agregativas ante la disponibilidad de presas en *C. citricola* permite entrever la fragilidad de las agregaciones ante la presencia de condiciones poco favorables, (o muy aptas), lo cual permite avanzar en el entendimiento de bajo qué circunstancias se manifiestan los comportamientos agregativos, como se desarrollan y porque podrían haber evolucionado de esa manera.

9. RECOMENDACIONES

- Dado que se tiene a disposición asociaciones pequeñas como de grandes tamaños, sería de interés comparar ambos tipos de sociedades en cuanto a la arquitectura de la red (tamaño, distribución y radio de las órbitelas, cantidad y distancia de vecinos cercanos, organización espacial de los territorios), capacidad de captura, tamaño poblacional, canibalismos, interacciones agresivas, presencia y número de cleptoparásitos y depredadores con respecto a la cantidad de presa disponible.
- Igualmente es posible analizar los factores ambientales responsables del fallo de las colonias y su incidencia en comparación con ambos sitios.
- También sería provechoso comparar el fitness de colonias y solitarias, analizando como se ve afectado con respecto al tamaño poblacional.
- Teniendo en cuenta que tendencia agregativa de *Cyrtophora citricola* proviene probablemente desde su memoria genética, sería interesante realizar estudios de las probabilidades y comportamientos de agregación de las prelarvas a partir de la eclosión del saco de huevos.
- Aunque se conoce que las poblaciones de *Cyrtophora citricola* son abiertas y que admiten la incorporación de nuevos individuos que podrían ser distantes en parentesco, es interesante estudiar las probabilidades de endogamia que surgen de vivir en metapoblaciones con distribuciones agregadas.

BIBLIOGRAFIA

ACOSTA, LUIS ALBERTO; BERSCH, DIRLEI; CHAVEZ. KRISTOSCH, GIANE; GALARDA, ISABELA Y ZORTÉA MARLON. 1995. Estratégias de Ataque da Aranha Social *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae) em função do tipo de presa. En: INPA/Smithsonian/Unicamp/OTS. p. 214-216.

AGNARSSON, INGI. 2002. Sharing web- on the Relations of Sociality and Kleptoparasitism in Theridiid Spiders (Theridiidae: Araneae). En: The Journal of Arachnology, 30: 181-188. New York, USA

_____, _____. 2004. Revision and Phylogenetic Analysis of American *Ethicus* and *Rupununi* Groups of *Anelosimus* (Araneae, Theridiidae). En: Zoologica Scripta, 34 (4): 389-414.

_____, _____. 2005. Systematics of *Anelosimus* and Theridiidae Spiders. En: Zoologica Scripta, 34 (4): 389-413.

AVILÉS, LETICIA; MADDISON, WAYNE; SALAZAR, PATRICIO; ESTÉVEZ, GERMANIA TUFÍÑO, PAÚL Y CAÑAS, GUSTAVO. 2001. Arañas sociales de la Amazonía Ecuatoriana, Con Notas sobre Seis Especies Sociales no Descritas Previamente. En: Revista Chilena de Historia Natural, 74: 619-638.

_____, _____ Y SALAZAR, PATRICIO. 1999a. Notes of the Social Structure, Life Cycle, and Behavior of *Anelosimus rupununi*. En: The Journal of Arachnology, 27: 497 – 502. USA.

_____, _____, VARAS, CORA Y DYRESON, ERIC. 1999b. Does the African Social Spider *Stegodyphus dumicola* Control the Sex of Individual offspring?. En: Behavior Ecology Sociobiology, 46: 237-243. USA.

_____, _____ Y TUFÍÑO, PAUL. 1998. Colony Size and Individual fitness in the Social Spiders *Anelosimus eximius*. En: The American Naturalist, 152 (3): 403 – 418. Chicago. USA.

_____, _____. 1993. Interdemic Selection and Sex Ratio. A Social Spider Perspective. En: The American Naturalist, 142: 320-345.

_____, _____. 1986. Sex- Ratio Bias and Possible Group Selection in the Social Spider *Anelosimus eximius*. En: The American Naturalist, 128:1-12.

- BATENSON, MELISSA. 2002. Resent advances in our understading of risk – sensitive foraging preferences. En: *Proceedings of the Nutricion Society*, 61, 509 – 516. Newcastle.
- BEGON, MICHAEL; HARPER, JHON Y COLIN, THOWNSEND. 1995. *Ecología: individuos, poblaciones y comunidades*. London: Blackwell Scientific Publications. 759 pp
- BUKOWSKI, TODD Y AVILÉS, LETICIA. 2002. Asynchronous Maturation of the Sexes May Limit Close Inbreeding in a Subsocial Spider. En: *Canadian Journal of Zoology*, 80 (2): 193–198.
- BURGESS, WESLEY. 1976. Social Spiders. En: *Scientific America*, 243 (3): 101-106.
- BUSKIRK, RUTH. 1975a. Coloniality, Activity Patterns and Feeding in a Tropical Orb-Weaving Spider. En: *Ecology*, 56:1314-1328.
- CARACO, THOMAS, UETZ. W. GEORGE, GILLESPIE. G. ROSEMARY Y GIRALDEAU, LUC – ALAIN. 1995. Resource Consumption Variance Within and Among Individuals: On Coloniality in Spiders. En: *Ecology*, 76 (1): 196 – 205. USA.
- CHRISTENSON. E. TERRY. 1984. Behaviour of Colonial and solitary Spiders of the Theridiid Species *Anelosimus eximius*. En: *Animal Behaviour*, 32: 725-734. New Orleans. USA.
- CRAIG, C. L. 1991. Physical Constraints on Group Foraging and Social Evolution: Observation on Web - Spinning spiders. En: *Functional Ecology*, 5: 649.654.
- DARCHEN, ROGER Y DARCHEN, BERNADETTE. 1986. Comparation of spider and Insect Societies. En: *The Journal of Arachnology*, 14: 227-238.
- DUEÑAS. NARVAEZ, José Vicente. 1997. Sinópsis histórica, Geográfica, Económica y Social del Departamento de Nariño. Editorial Kimpres LTDA. Bogotá. Colombia. 143 pp.
- DUNHAM , ARTHUR. E. 1981. Populations in a Fluctuating Environment: The Comparative Population Ecology of the Iguanid Lizards *Sceloporus merriami* and *Urosaurus ornatus*. En: *Miscellaneous Publications Museum of Zoology*. University of Michigan, No. 158. p. 72.
- EDWARDS G.B. 2006. *Cyrtophora citricola* (Araneae: Araneidae),a Colonial Tentweb Orbweaver Established in Florida. En: *Entomology Circular*, No. 411. p. 4.
- FERNÁNDEZ ARHEX VALERIA Y CORLEY. C. JUAN. 2004. La Respuesta Funcional: Una Revision y Guia Experimental. En: *Ecologia Austral*, 14 (1): 83: 93.
- FLOREZ EDUARDO, PINZÓN JAIME, SABOGAL ALEXANDER Y BARRETO NANCY. 2004. Selección de Presas y Composición de la Dieta de La Araña *Alpaida*

variabilis (Araneae: Araneidae) en Pastizales de la Sabana de Bogotá, Colombia. En: Revista Ibérica de Aracnología, 9: 241–248.

FOELIX, RAINER. 1996. Biology of Spiders. 2da. Ed. Oxford University Press. New Cork.330 pp.

FOWLER, HAROLD. 1993. Phylogenetic Inertia and the Limits of Evolution of Social Behavior in Spiders. En: Ciência e Cultura, 42 (2): 148 - 150. Brasil.

GILEDE, OSCAR, QUINTERO, JORGE Y AMAT, GERMÁN. 1995. Un Caso de Sociabilidad en Arañas (araneae: Nesticidae) del Parque Amacayacu, Amazonas. En: Universitas Scientiarum, Vol. 2 (2): 51-62. Bogotá. Colombia.

GIRALDO ALAYÓN GARCÍA., LUIS F. DE ARMAS Y ABRAHAM. J. ABUD ANTUN. 2001. Presencia de *Cyrtophora citricola* (Forskål, 1775) (Araneae: Araneidae) en las Antillas. En: Revista Ibérica de Aracnología, 4: 9-10.

HANSKI, I., 1997. Metapoblaciones: Conceptos y aplicaciones en la Biología de la Conservación. 1997. En: <http://orbita.starmedia.com/aldocova/metapo.htm> . Ingreso Junio 2006.

HOWELL, DALY., DOYEN, JHON Y PURCELL, ALEXANDER. 1998. Introduction to Insect Biology and Diversity. 2da Ed. Oxford University Press. New York.

JAKOB, ELIZABETH. 1991. Costs and Benefits of Group Living for Pholcid Spiderlings: Losing Food, Saving Silk. En: Animal Behavior, 41: 711-722. California. USA

JACKSON. R. ROBERT Y SMITH. E. SANDRA. 1978. Aggregations of *Mallos dyctina* (Araneae: Dictinidae) Population Characteristics. En: Psyche, 85 (1): 65 – 80.

JULIANO STEVEN. A. 2001. Non-linear curve fitting: Predation and functional response curves. In: Scheiner SM and Gurevitch J, editors. *Design and analysis of ecological experiments*. 2nd edition. 178–196. New York: Chapman and Hall.

KRAFFT, B. A. HOREL Y J. M. JULITA. 1996. Influence of Food Supply on the Duration of the Gregarious Phase of a Maternal-Social Spider, *Coelotes terrestris* (Araneae: Agelenidae). En: Journal Arachnology, 14: 219 – 226.

KULLMANN, ERNST. 1959. Beobachtungen an der Raumnetzspinne *Cyrtophora citricola* FORSKAL auf Sardinien (Araneae, Araneidae). En: Deutsche Entomologische Zeitschrift, 6 (1-3): 65–81.

LAHMANN, E., Y W. G. EBERHARD. 1979. Factores selectivos que afectan la tendencia a agruparse en la araña colonial *Philoponella semiplumosa* (Araneae: Uloboridae). En: Revista de Biología Tropical, 27: 231–240.

- LEBORGNE, R., T. CANTARELLA, Y A. PASQUET. 1998. Colonial life versus solitary life in *Cyrtophora citricola* (Araneae, Araneidae). En: Insectes Sociaux, 45: 125-134.
- LORENZO, J.M. PRENDES, C., LORENZO, C.D. 2005. Seguimiento de la Dinámica poblacional de *Chrysodeixis Chalcites* (ESPER., 1789) (LEPIDOPTERA: NOCTUIDAE) EN *Musa Accuminata* COLLA. subgrupo cavendish cvs. Pequeña Enana al aire libre y Gran Enana en Invernadero. Grupo De Investigación CIPEV, Universidad De La Laguna. En: IV Congreso Nacional de Entomología Aplicada X Jornadas Científicas de la Sociedad Española de Entomología Aplicada. I Jornadas Portuguesas de Entomología aplicada Bragança. p. 249.
- LUBIN, YAEL Y TRINE BILDE. 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. En: Advances in the Study of Behaviour, 37: 83 -145.
- _____, _____. 1980. The Predatory Behavior of *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). En: Journal Arachnology, 8: 159-185.
- _____, _____. 1974. Adaptive advantages and the evolution of colony formation in *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). En: Zoological Journal of the Linnean Society, 54 (4): 321 -339.
- MANNION, C., D. AMALIN, J. PEÑA, AND G.B. EDWARDS. 2002. A new spider in Miami-Dade County: *Cyrtophora citricola*. University of Florida Extension. En: Horticultural Newsletter, 2(2): 3.
- MARQUEZ, EVELYN., JOÃO VASCONCELOS-NETTO Y BRITTO DE MELLO MAEVE. 1998. Life History and Social Behavior of *Anelosimus jabaquara* and *Anelosimus dubiosus* (Araneae, Theridiidae). En: The Journal of Arachnology, 26: 227 – 237.
- MATSUMOTO, TOSHIYA. 1998. Cooperative Prey Capture in the Communal Web Spider, *Philoponella raffrayi* (Araneae, Uloboridae). En: The Journal Arachnology, 26: 392-396.
- MIYASHITA, TADASHI. 1992. Food Limitation of Population Density in the Orb-Web Spider, *Nephila clavata*. En: Researches on Population Ecology, 34: 143 – 153.
- NENTWIG, WOLFGANG. 1985. Social Spiders Catch Larger Prey: A Study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). En: Behavioral Ecology and Sociobiology, 17: 69 – 85.
- RIECHERT, SUSAN. 1985. Why Do Some Spiders Cooperative? *Agelena consociate*. A Case of Study. Insect Behavioral Ecology. Insect Behav. Ecol . symp . 1984. En: Florida Entomologist, 17: 105-116.

_____, _____. 1981. The Consequences of Being Territorial: Spiders, a Case Study. En: The American Naturalist, 117 (6): 871 – 892.

RYPSTRA, ANN. 1989. Foraging Success of Solitary and Aggregated Spiders: Insights into Flock Formation. En: Animal Behaviour, 37 (2): 274 – 281.

_____, _____. 1986. High Prey Abundance and a Reduction in Cannibalism: The First Step to Sociality in Spiders (Arachnida). En: Journal Arachnology, 14: 193 – 200.

_____, _____. 1985. Aggregations of *Nephila clavipes* (L.). (Araneae: Araneidae) in relation to prey availability. En: Journal Arachnology, 13: 71 – 78.

_____, _____. 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. En: Oecologia, 59:312-316. Berlin.

SMITH, DEBORAH. 1997. Notes on the reproductive Biology and Social Behaviour of two Sympatric Species of *Philoponella* (Araneae: Uloboridae). En: The Journal of Arachnology, 25: 11–19.

_____, _____ Y R. H. HAGEN. 1996. Population Structure and Interdemic Selection in the Cooperative Spider *Anelosimus eximius*. En: Journal of Evolutionary Biology, 9: 589 – 608.

STARR. K. CHRISTOPHER. 2005. Observaciones sobre *Cyrtophora citrícola* (araneae: Araneidae) en Haití. Carta Informativa de los Zoólogos de Invertebrados de Las Antillas. Número 15. Pág. 15.

UETZ, GEORGE. W., JAY BOYLE, CRAIG S. HIEBER Y R. STIMSON WILCOX. 2001. Antipredator Benefits of Group Living in Colonial Web-Building Spiders: The “Early Warning” Effect. En: Animal Behaviour, 63:445 – 442.

_____, _____. 1996. Risk Sensitivity and the Paradox of Colonial Web-Building in Spiders. En: American Zoologist, 36:459-470.

_____, _____. 1989. The “Ricochet Effect” and Prey Capture in Colonial Spiders. En: Oecologia, 81: 154 – 159.

_____, _____. 1988. Group Foraging in Colonial Web-Building Spiders: Evidence for Risk-Sensitivity. En: Behavioral Ecology and Sociobiology, 22: 265 – 270.

_____, _____ Y CANGIALOSI. K. R. 1986. Genetic Differences in Social Behavior and Spacing in Populations of *Metepeira spinipes* a Communal-Territorial Orb Weaver (ARANEAE, ARANEIDAE). En: Journal Arachnology, 14: 159 - 173.

_____, _____, KANE THOMAS. C., Y STRATTON. GAIL. E. 1982. Variation in the Social Grouping Tendency of a Communal Web-Building Spider. En: *Science*, 217: 547 – 549.

VALERIO, C. E. Y HERRERO. M. V. 1977. Tendencia social en adultos de la Arana *Leucauge*, sp . (Araneae, Araneidae) en Costa Rica. En: *Brenesia*, 10 (11): 69-79.

VOLLRATH, FRITZ. 1983. Subsocial and Social *Anelosimus* A Comparison, Especially of Nest Defense. IX International Congress Arachnology, p. 295 – 297. Panamá.

WHITE, M. J. D. 1958. *Citología Animal y Evolución*. Espasa – Calpe S.A. Traducido por Francisco Alberto Sáez. Talleres Gráficos Américalee. Argentina. 961 pp.

WHITEHOUSE, MARY Y YAEL, LUBIN. 2005. The functions of societies and the evolution of group living: spiders societies as a test case. En: *Biological Reviews* pp. 347 - 361.

Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales de Colombia. IDEAM, 2006.

ANEXOS

ANEXO A. UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LAS COLONIAS ESTUDIADAS

TRATAMIENTO	COORDENADAS	ALTURA (m.s.n.m)
A1	1° 24' 20.2'' Norte 77° 17' 25.1 '' Oeste	1788
A2	1° 24' 27.4'' Norte 77° 17' 26.7'' Oeste	1774
A3	1° 24' 26'' Norte 77° 17' 27.1'' Oeste	1778
A4	1° 24' 25.9'' Norte 77° 17' 27.1'' Oeste	1778
A5	1° 24' 26.1'' Norte 77° 17' 26.8'' Oeste	1776
B1	1° 24' 27.7'' Norte 77° 17' 25.2'' Oeste	1788
B2	1° 24' 25.7'' Norte 77° 17' 27.2'' Oeste	1774
B3	1° 24' 25.8'' Norte 77° 17' 26.7'' Oeste	1773
B4	1° 24' 26.2'' Norte 77° 17' 26.7'' Oeste	1778
B5	1° 24' 26.1'' Norte 77° 17' 26.8'' Oeste	1778
C1	1° 24' 23.4'' Norte 77° 17' 24.7'' Oeste	1779
C2	1° 24' 23.3'' Norte 77° 17' 24.6'' Oeste	1780
C3	1° 24' 32.6'' Norte 77° 17' 27'' Oeste	1780
C4	1° 24' 26.4'' Norte 77° 17' 27.9'' Oeste	1775
C5	1° 24' 25.2'' Norte 77° 17' 27.2'' Oeste	1785

ANEXO B. EJEMPLARES DE PRESAS CONSUMIDAS EN CAMPO

CLASE: ARACHNIDA



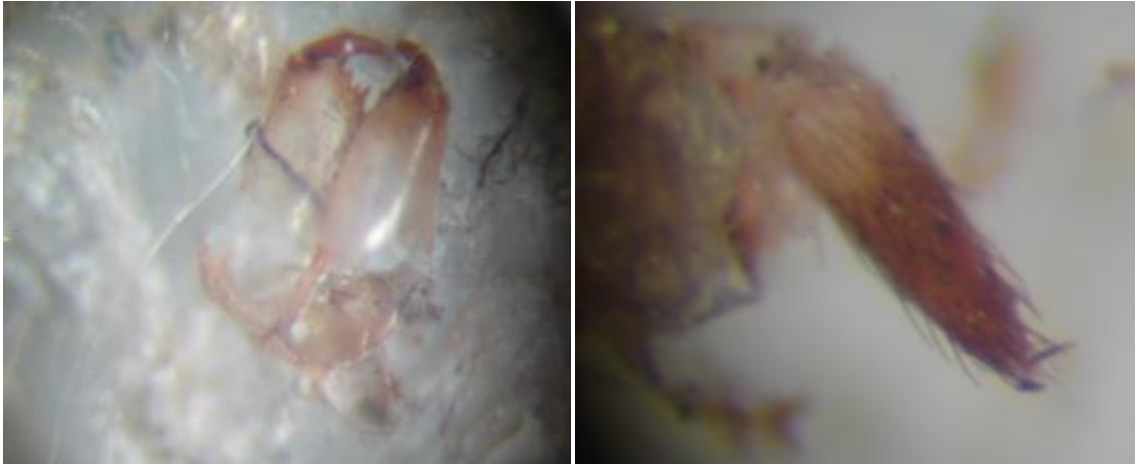
Fuente: De esta investigación

Familia Araneidae: *Cyrtophora citrícola*



Familia Theridiidae – *Argyrodes sp.*
Fuente: De esta investigación.

INDETERMINADOS



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

CLASE: DIPLOPODA

ORDEN: POLYDESMIDA



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

CLASE: INSECTA
ORDEN: COLEOPTERA
INDETERMINADOS



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Familia: Coccinellidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Cerambycidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Curculionidae



Fuente: De esta investigación.



Subfamilia: Rhynchophorinae

Familia: Melolonthidae



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Familia: Scolytidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Dynastidae



Ancognatha

Fuente: De esta investigación.

ORDEN: HEMIPTERA

Familia: Aphididae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Cercopidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Cicadellidae



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta Investigación.



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Familia: Coreidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Cydnidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Lygaeidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Membracidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Myridae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Pentatomidae



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Familia: Pyrrhocoridae



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

ORDEN: DIPTERA

INDETERMINADOS



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Familia: Bibionidae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Drosophilidae



ORDEN: HYMENOPTERA

Familia: Apidae



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.



Apis mellifera

Fuente: De esta investigación.

Familia: Chalcididae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Formicidae

INDETERMINADOS



Fuente: De esta investigación.



Fuente: De esta investigación.

Género: *Ata*

Género: *Pseudomyrmex*



Fuente: De esta investigación.

Subfamilia: Myrmicinae



Fuente: De esta investigación.

Familia: Vespidae

Género: Polistes



Fuente: De esta investigación.

Género: Polybia



Fuente: De esta investigación.

ORDEN: LEPIDOPTERA

Familia: Gelechiidae



Fuente: De esta investigación.

Superfamilia: Noctuoidea



Fuente: De esta investigación.

Familia: Arctiidae



Fuente: De esta investigación.

Subfamilia: Ctenuchinae



Fuente: De esta investigación.

OTROS INDETERMINADOS



Fuente: De esta investigación.

