

**FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DISPERSIÓN DE LA ARAÑA SUBSOCIAL
ANELOSIMUS VIERAE (THERIDIIDAE)**

LUIS CARLOS FERREIRA OJEDA



TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS-PEDECIBA

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

MONTEVIDEO, URUGUAY

2015

**FACTORES QUE INFLUYEN EN LA DISPERSIÓN DE LA ARAÑA SUBSOCIAL
ANELOSIMUS VIERAE (THERIDIIDAE)**

LUIS CARLOS FERREIRA OJEDA

Orientador:

Dra. MARÍA DEL CARMEN VIERA

Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay

Co-orientador:

Dr. DINESH RAO

INBIOTECA, Universidad Veracruzana, Xalapa, México

TESIS DE MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

FACULTAD DE CIENCIAS-PEDECIBA

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

MONTEVIDEO, URUGUAY

2015

DEDICATORIA

Dios, por estar siempre presente en mi vida.

***A mi Familia,
por su gran amor y constante apoyo,
en especial a mi Madre Amira Ojeda Moreno
a Cindy Ramírez Pacheco
y a Luis José.***

TABLA DE CONTENIDO

AGRADECIMIENTOS.....	5
RESUMEN.....	8
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	9
CAPÍTULO 1: INFLUENCIA DEL TAMAÑO DEL GRUPO SOBRE LA DISPERSIÓN DE <i>ANELOSIMUS VIERAE</i>	
Introducción.....	16
Materiales y métodos.....	18
Resultados.....	22
Discusión.....	28
CAPÍTULO 2: INFLUENCIA DE LA CANTIDAD DE ALIMENTO SOBRE LA DISPERSIÓN DE <i>ANELOSIMUS VIERAE</i>	
Introducción.....	32
Materiales y métodos.....	34
Resultados.....	35
Discusión.....	40
DISCUSIÓN GENERAL.....	44
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	47

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Resultados del GLM que evalúa el efecto del tamaño de grupo sobre la dispersión.....	24
Tabla 2. Resultados del GLM que evalúa el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión.....	26
Tabla 3. Resultados del GLM que evalúa el efecto del tamaño de grupo y del sexo de las arañas sobre la dispersión.....	27
Tabla 4. Resultados del GLM que evalúa el efecto de la cantidad de alimento sobre la dispersión de arañas en dos colonias con diferente nivel de alimentación.....	37
Tabla 5. Resultados del GLM que evalúa el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión.....	39
Tabla 6. Resultados del GLM que evalúa el efecto de la cantidad de alimento y del sexo de las arañas sobre la dispersión.....	40

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Hembra y macho adultos de la araña subsocial <i>A. viera</i>	15
Figura 2. a) Conformación de las colonias que fueron utilizadas en cada uno de los tratamientos. b) Invernadero donde se ubicaron los arbustos con las colonias de <i>A. viera</i> . c) Colonia encerrada con una malla de nylon. d) Individuos de <i>A. viera</i> alimentándose en su respectivo nido.....	21
Figura 3. Proporción de arañas que abandonaron el nido considerando los distintos tamaños de grupo.....	23
Figura 4. Proporción de arañas, diferenciadas por sexo, que abandonaron el nido considerando los distintos tamaños de grupo.....	25
Figura 5. Proporción de arañas que abandonaron el nido frente a distintas cantidades de alimento.....	36
Figura 6. Proporción de arañas, diferenciadas por sexo, que abandonaron el nido considerando distintas cantidades de alimento.....	38

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Ciencias de la Universidad de la República y al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) por aceptarme como estudiante y permitirme desarrollar el posgrado en Ciencias Biológicas.

A la Dra. Carmen Viera, por la confianza brindada al aceptar dirigir esta investigación y compartir sus conocimientos para llevarla a cabo. También por permitirme conocer más acerca de las arañas sociales y por su invaluable e incondicional apoyo durante el transcurso de esta investigación.

Al Dr. Dinesh Rao, por la confianza brindada al aceptar co-dirigir esta investigación. Igualmente por los aportes y correcciones realizadas al manuscrito durante el desarrollo de esta investigación.

A Fernando Costa, por los sabios consejos durante la realización de esta investigación, así como por la desinteresada colaboración.

A los integrantes del tribunal: Dr. Miguel Simó, Dr. Marco Benamú y Fernando Costa, por sus valiosos aportes y sugerencias, enriquecieron significativamente la tesis.

A la Dra. Beatriz Goñi, por compartir sus conocimientos acerca de la crianza de *Drosophila* spp. y por permitirme trabajar en el laboratorio de genética.

A Luis Fernando y Mariángeles, por su apoyo incondicional durante el desarrollo de esta investigación, además por los aportes y correcciones realizadas sobre el manuscrito.

A los integrantes del Laboratorio de Ecología del Comportamiento, por su acogida y desinteresada colaboración en el desarrollo de esta investigación.

Finalmente agradezco a todas aquellas personas que de una u otra manera han aportado en mi formación personal y profesional.

RESUMEN

En las arañas subsociales, algunas causas de dispersión desde la colonia son la dificultad al acceso de los recursos alimentarios, el tamaño del individuo y su estado nutricional. Se han evidenciado costos relacionados con la competencia dentro del grupo, por el acceso a los recursos, asociados con el tamaño del grupo y la cantidad de alimento. Investigamos experimentalmente la influencia del tamaño del grupo y la cantidad de alimento en la dispersión de la araña subsocial *Anelosimus viera*. Para ello, se conformaron tres colonias constituidas por juveniles entre el cuarto y quinto estadio de desarrollo, con los siguientes tamaños: pequeño (15 arañas), intermedio (30 arañas) y grande (60 arañas). La alimentación fue proporcional al número de arañas: cinco, diez y 20 moscas (*Drosophila* spp.) por cada tipo de colonia, respectivamente. Además, se conformaron dos colonias de 30 arañas, cada una asignada a un tratamiento diferente: alimento abundante (20 moscas) y alimento escaso (dos moscas). Cada colonia fue colocada en un árbol pequeño de Pitanga (*Eugenia uniflora*) plantado en una maceta. Después de 28 días, se extrajeron los nidos, se abrieron y se contaron las arañas que quedaban; mediante la diferencia con el número inicial de arañas, se determinó el número de individuos que abandonaron cada colonia. Mediante un modelo lineal generalizado (GLM) se evaluó el efecto del tamaño del grupo, la cantidad de alimento y del sexo sobre la dispersión. La proporción de arañas que abandonaron el nido fue significativamente alta en las colonias de tamaño intermedio y grande, siendo máxima en las colonias de tamaño grande. La proporción de arañas que abandonaron el nido, considerando diferentes cantidades de alimento fue significativamente mayor en las colonias que se encontraban en condiciones de escasez de alimento. La proporción de arañas que abandonaron el nido diferenciadas por sexo, al evaluar ambos factores (tamaño del grupo y cantidad de alimento), fue significativa para hembras y machos, siendo mayor en hembras. Se puede concluir que en las colonias de *A. viera*, constituidas por individuos juveniles grandes, el tamaño del grupo, la cantidad de alimento y el sexo de las arañas tienen una influencia significativa en la decisión de abandonar la colonia.

INTRODUCCIÓN GENERAL

El estilo de vida solitario caracteriza a la mayoría de las especies de arañas (Lubin & Bilde, 2007); sin embargo, algunas especies han desarrollado un cierto grado de comportamiento social (Avilés *et al.*, 2001). Este comportamiento puede ir desde el agrupamiento de telas individuales hasta la formación de nidos colectivos con cuidado comunitario de las crías (Buskirk, 1981; Avilés, 1997; Uetz & Hieber, 1997). Las arañas sociales se clasifican en cuatro categorías, de acuerdo a la presencia o ausencia de telas o “territorios” y si los miembros del grupo permanecen juntos durante parte o todo su ciclo vital (Avilés *et al.*, 2001). Se clasifican en: 1) Territoriales de sociabilidad periódica: agregaciones de telas individuales de individuos familiares que se dispersan antes del apareamiento. 2) Territoriales de sociabilidad permanente: agregaciones de telas individuales que pueden persistir por varias generaciones. 3) No territoriales de sociabilidad periódica: las crías de una hembra, en presencia o no de la madre, se mantienen juntas en un nido común por parte de su ciclo vital (“subsociales” o “materno-sociales”). 4) No territoriales de sociabilidad permanente: los miembros de los grupos sociales permanecen juntos en un nido común durante todo su ciclo de vida (“cuasisociales” o “cooperativas”).

La vida en colonias no territoriales es la forma más común de vida en las arañas sociales (Lubin & Bilde, 2007). Existen 53 especies de arañas coloniales o de agregación facultativa, distribuidas en 31 géneros y 13 familias (Whitehouse & Lubin, 2005). De las arañas que viven juntas en comunidad, sólo unas pocas cumplen el criterio principal de la sociabilidad, la cooperación en la captura de las presas y el cuidado de las crías (Foelix, 2011). Existen 31 especies de arañas subsociales (que muestran cuidado maternal) distribuidas en 14 géneros y siete familias. Asimismo, existen 23 especies de arañas sociales (cooperativas) distribuidas en nueve géneros y seis familias (Whitehouse & Lubin, 2005;

Agnarsson *et al.*, 2006; Lubin & Bilde, 2007; Agnarsson *et al.*, 2015). La mayoría de estas especies se encuentran dentro de la familia Theridiidae (Lubin & Bilde, 2007).

Evolutivamente han habido por lo menos 18 derivaciones independientes de la sociabilidad en arañas (Agnarsson *et al.*, 2006). Actualmente se asume que la evolución de un estilo de vida solitario a uno social se ha desarrollado a través de varios estados subsociales (Foelix, 2011). Se asume como más probable que las especies no territoriales de sociabilidad permanente se originaron a partir de ancestros periódico-sociales, en los que la fase de tolerancia intraespecífica se prolongó hasta incluir estadios adultos. El origen de la sociabilidad en las especies territoriales es menos claro y se sugiere una ruta agregativa o parasocial, en que individuos de una misma edad (no necesariamente emparentados) se asocian con fines de beneficio mutuo (Avilés *et al.*, 2001).

El comportamiento social de los animales genera costos y beneficios asociados a la vida en grupo. Generalmente, se asume que los sistemas sociales se mantienen porque los beneficios superan a los costos inherentes de la vida en grupo, es decir, la vida en grupo aumenta la eficacia biológica de los individuos que aceptan los perjuicios que implica la vida en grupo, por encima de la eficacia biológica de individuos solitarios (Alexander, 1974). Estos beneficios se asocian generalmente con ventajas en el forrajeo, defensas contra depredadores y establecimiento y mantenimiento de sitios o nidos. No obstante, la vida en grupo implica costos, asociados principalmente con la competencia por los recursos y conflictos por la reproducción (Alexander, 1974; Choe & Crespi, 1997).

En arañas se han evidenciado beneficios asociados a la vida en grupo. Algunas especies agregan sus telas individuales dentro de un andamiaje de sostén común,

lo que permite ubicar sus telas en zonas abiertas, que serían inaccesibles a individuos solitarios, y donde la abundancia de presas podría ser mayor (Uetz & Hieber, 1997; Powers & Avilés, 2007). En otras especies de arañas, los individuos ocupan un espacio común dentro de un nido colectivo, los miembros cooperan en la construcción y mantenimiento del nido y en la captura y consumo de las presas (Avilés *et al.*, 2001). Las crías de una o varias hembras pueden ser cuidadas; el cuidado consiste en la protección de sacos de huevos y juveniles contra depredadores y parásitos, el mantenimiento del nido y el aprovisionamiento de alimento por regurgitación o captura (Buskirk, 1981). Varios individuos pueden simultáneamente atacar a una misma presa, esto permite a estas arañas atrapar presas mucho más grandes que aquellas que podrían ser atrapadas por individuos solitarios (Nentwig, 1985; Pasquet & Krafft, 1992; Rypstra, 1993; Powers & Avilés, 2007). Otro beneficio de la vida en grupo podría ser el aumento en la probabilidad de la supervivencia de las crías (Avilés & Tufiño, 1998).

Igualmente, en arañas sociales se han evidenciado costos relacionados con la competencia por los recursos (Rypstra, 1993). Estos se pueden asociar con el tamaño del grupo y la cantidad de alimento. En nidos más grandes de arañas sociales, la competencia por los recursos aumenta con el incremento del tamaño del grupo (Ward, 1986; Seibt & Wickler, 1988a). La ingesta media de alimentos por araña disminuye con el aumento del tamaño del grupo. En nidos más grandes las arañas alcanzan tamaños más pequeños (Ward & Enders, 1985). El éxito reproductivo individual disminuye como resultado del aumento del tamaño de la colonia (Avilés & Tufiño, 1998; Bilde *et al.*, 2007). El aumento de la colonia conlleva a la vulnerabilidad a los depredadores y a los parásitos (Uetz & Hieber, 1997). La captura de presas por individuo disminuye con el aumento del tamaño del grupo (Jones & Parker, 2000). En nidos donde la cantidad de alimento disponible es menor que los requerimientos calóricos, las arañas alcanzan un menor tamaño en estado adulto o maduran más tarde (Bodasing *et al.*, 2002). Otro costo es la invasión de parásitos (heteroespecíficos) en nidos comunales con

dueños permisivos o tolerantes, como ha sido reportado en algunas arañas sociales (ver Seibt & Wickler, 1988b).

Considerando lo anterior, Lubin (1974) sugiere que es ventajoso para las arañas permanecer juntas en las colonias y compartir los recursos, ya que los beneficios son mayores que los costos potenciales (competencia por presas y el aumento de la agresión). Contrariamente, si los recursos son menores que las necesidades individuales es preferible abandonar la colonia natal, para mejorar la probabilidad de la obtención de recursos (Gillespie & Caraco, 1987). El principal beneficio de la dispersión es la posibilidad de alcanzar un parche rico, libre de competencia por los recursos esenciales. No obstante, sería beneficioso para el organismo retrasar o renunciar a la dispersión, si los parches disponibles son de mala calidad, los parches adecuados ya están ocupados, o la probabilidad de encontrar un compañero es baja (Koenig *et al.*, 1992; Emlen, 1994).

La dispersión y el establecimiento de una nueva colonia son etapas críticas de la historia de vida de las especies sociales. En la mayoría de las especies que viven en grupo, los animales se dispersan poco después que nacen o eclosionan, para obtener más alimento o espacio, (hipótesis fundador), o para escapar de la depredación, el hambre o las altas cargas parasitarias (hipótesis de escape) (Bodasing *et al.*, 2002). La dispersión contribuye al mantenimiento de la variabilidad genética y a la colonización de nuevos hábitats potenciales; disminuye el riesgo de endogamia, la competencia intersexual o por recursos, e influye en la dinámica de la población (Corcobado *et al.*, 2012). La decisión de dispersarse depende de una combinación de limitaciones ecológicas independientes de la cría (la disponibilidad de recursos y el tamaño del parche) y los costos y beneficios de la vida en grupo (Rao & Lubin, 2010).

En las arañas sociales, puede haber ventajas a la dispersión antes de la reproducción, cuando hay un gran aumento del número de individuos de la colonia, y cuando los efectos de la depredación o cargas parasitarias son demasiado altos (Bodasing *et al.*, 2001). De igual manera, las razones próximas que conducen a la decisión de dispersarse incluyen: escapar a la competencia intra-grupo, el acceso a los recursos alimentarios, el tamaño del individuo y su estado nutricional (Ward, 1986; Seibt & Wickler, 1988a; Miller & Miller, 1991; Miyashita, 1992; Henschel, 1998). Los recursos alimentarios se han propuesto como un estímulo proximal para la dispersión en las arañas (Bodasing *et al.*, 2002). Por otra parte, la distribución asimétrica del alimento en las colonias induce a una gran variación en el tamaño de las arañas del mismo nido (Rypstra, 1993; Ebert, 1998). La consecuencia, a corto plazo, de la reducción del tamaño de las arañas puede ser la dispersión (Miyashita, 1992). No obstante, es probable que los costos para dispersarse sean muy altos y las arañas pequeñas no tengan ninguna posibilidad de sobrevivir fuera del nido (Ward, 1986). Consecuentemente, la decisión de dispersarse de un organismo está determinada en base a los costos y beneficios que representa la vida en grupo y de las condiciones nutricionales de las arañas (Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2001).

Anelosimus viera Agnarsson, 2012 (Fig. 1) es una araña subsocial de Uruguay que se encuentra principalmente asociada a plantas nativas de hoja perenne y cítricos. Vive en nidos conformados por la madre con sus crías, que pueden alcanzar hasta 100 individuos, debido a la unión de varias colonias (Viera *et al.*, 2002). La proporción sexual primaria es 2:1 sesgada en favor de las hembras (Albo *et al.*, 2007; Viera *et al.*, 2007a). Los machos maduran en el sexto estadio post-emergencia, mientras que las hembras maduran en el sexto o séptimo estadio (Viera *et al.*, 2007a). La madurez temprana de los machos favorece su dispersión, minimizando así la endogamia (Viera *et al.*, 2002). Las hembras maduran de forma asincrónica y adoptan una de dos tácticas: pueden permanecer en el nido materno (nidos multi-hembras) o dispersarse como subadultas y

construir nidos individuales (Albo *et al.*, 2007). Las hembras adultas muestran cierto grado de intolerancia entre sí, sobre todo después del apareamiento (Viera *et al.*, 2007a). Los machos adultos son frecuentes durante la primavera (octubre-noviembre); han sido vistos durante octubre cohabitando nidos multi-hembra con pocas hembras adultas y muchas subadultas (Viera *et al.*, 2007a). Los machos reconocen la edad y el estado de las hembras, prefiriendo copular con hembras adultas maduras (Viera & Albo, 2008). Algunas hembras subadultas asumen el comportamiento de una hembra adulta receptiva y mantienen una pseudocópula. Los machos compiten por el acceso a las hembras realizando peleas notables, el ganador copula con la hembra, mientras que, el perdedor se mantiene como satélite a la espera poder copular (Albo *et al.*, 2007). Las hembras son madres devotas, abren el saco de los huevos y permiten que las crías puedan salir en perfecta sincronía entre la apertura del saco de los huevos y la eclosión de los huevos (Viera *et al.*, 2007b); también, protegen a las crías de las inclemencias del clima, de depredadores y de otros enemigos (parásitos, hongos y bacterias) (Viera, 2011). La madre muere cuando los juveniles están entre el cuarto o quinto estadio, por lo tanto, la regurgitación entre los juveniles juega un papel importante para la colonia, dado que, la transferencia de alimento de las hermanas subadultas a los machos subadultos contribuye a su madurez temprana, reduciéndose así la endogamia y ofreciéndoles ventajas competitivas para el apareamiento (Viera *et al.*, 2005; Gómez *et al.*, 2015).

A pesar del conocimiento que se tiene de la araña subsocial *A. viera*, aún se desconocen los aspectos biológicos, ecológicos y comportamentales que influyen en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal de esta especie. Considerando lo anterior, la presente investigación se llevó a cabo con el fin de evaluar la influencia de dos factores en la dispersión de la araña subsocial *A. viera*: 1) tamaño del grupo y 2) cantidad de alimento.



Figura 1. Hembra (arriba) y macho (abajo) adultos de la araña subsocial *A. viera*.

CAPÍTULO 1

INFLUENCIA DEL TAMAÑO DEL GRUPO SOBRE LA DISPERSIÓN DE *ANELOSIMUS VIERAE*

INTRODUCCIÓN

Los sistemas sociales se mantienen porque los beneficios superan a los costos inherentes de la vida en grupo, es decir, la vida en grupo aumenta la eficacia biológica de los individuos que aceptan los perjuicios de ese tipo de organización (Alexander, 1974). El tamaño óptimo de grupo se puede definir como el tamaño en el que la eficacia biológica de los miembros alcanza su máximo rendimiento; sin embargo, los grupos de tamaño óptimo son inestables (Sibly, 1983). Hay un tamaño de grupo estable, más grande que el tamaño del grupo óptimo, donde la eficacia biológica de los miembros del grupo es mayor que si el individuo decide quedarse solo (Sibly, 1983; Giraldeau & Gillis, 1985). La mayoría de los grupos en la naturaleza son más grandes que el tamaño óptimo (Ward & Enders, 1985; Purcell *et al.*, 2012). Un animal debe unirse a un grupo de tamaño supraóptimo para que su eficacia biológica sea mayor que si se queda solo. No obstante, más allá del tamaño de grupo estable, si los beneficios son demasiado pequeños o los costos son demasiado altos para compensar las ventajas de la vida en grupo, los individuos deben dispersarse (Kramer, 1985).

Las arañas sociales son raras, debido a sus características bien conocidas de agresividad y canibalismo (Agnarsson *et al.*, 2006). Sin embargo, algunas especies han desarrollado un cierto grado de comportamiento social (Avilés *et al.*, 2001). La mayoría de especies sociales se encuentran dentro de la familia Theridiidae (Lubin & Bilde, 2007) y, dentro de esta familia, el género *Anelosimus*, que actualmente tiene 63 especies descritas, presenta varias especies sociales

(Agnarsson *et al.*, 2006; Agnarsson *et al.*, 2015). *Anelosimus viera*, es una araña subsocial que construye sus nidos entre hojas secas, y son usados como refugio para ocultarse y protegerse. Cada nido contiene entre 30 y 100 individuos, principalmente juveniles, una única hembra adulta y algunos machos adultos (Viera, 2011). El número de arañas promedio por saco de huevos en esta especie es de 31,96 arañas (DE = 12,92; Rango = 0 - 74) (Viera *et al.*, 2007a). Sin embargo, en la naturaleza se pueden encontrar nidos de *A. viera* de diferentes tamaño de grupo (número de arañas): desde nidos pequeños, compuestos por una hembra penúltima con un macho adulto (Viera *et al.*, 2007a) hasta nidos de gran tamaño (100 arañas), que resultan de la unión de varias colonias (Viera *et al.*, 2002). Resulta importante destacar que los nidos de *A. viera* generalmente son más grandes que los nidos de *A. Studiosus* en Florida, pero más pequeños que los nidos de este mismo grupo de especies en Tennessee (ver Viera *et al.*, 2007a).

En cuanto a la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal en *A. viera* sólo se conoce que la madurez temprana de los machos favorece su dispersión (Viera *et al.*, 2002), debido a que llegan a la edad adulta en el sexto estadio (Viera *et al.*, 2007a). Mientras que las hembras, que maduran de forma asincrónica, pueden permanecer en el nido materno (nido multi-hembra) o dispersarse como subadultas y construir nidos individuales (nido uni-hembra) (Albo *et al.*, 2007). Sin embargo, los aspectos biológicos, ecológicos y comportamentales, asociados al tamaño de grupo, que influyen sobre la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal en esta especie se desconocen.

Considerando lo anterior, se plantea como objetivo específico evaluar la influencia del tamaño del grupo sobre la dispersión de *A. viera*. Asimismo, se establece como hipótesis que en las colonias de mayor tamaño la proporción de dispersión será mayor que en las colonias de menor tamaño.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección y mantenimiento de individuos

Se recolectaron 50 nidos de *A. viera* en Montevideo (Uruguay), entre los meses de mayo y septiembre de 2013, época en la cual la proporción de individuos antepenúltimos y penúltimos es mayor (Viera *et al.*, 2007a). Los nidos fueron transportados al Laboratorio de Ecología del Comportamiento del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, donde se abrieron para contar los individuos y determinar su sexo y edad. Es importante destacar que, los individuos de *A. viera* se pueden sexar desde el antepenúltimo estadio: los machos subadultos pueden ser asignados al antepenúltimo o penúltimo estadio debido a diferencias inequívocas en el abultamiento del palpo (Viera *et al.*, 2007a). Asimismo, las hembras pueden ser asignadas al antepenúltimo o penúltimo estadio debido a diferencias en el epigino, que se pueden observar por la transparencia del tegumento. Los individuos de cada una de las colonias se mantuvieron juntos en cajas de petri a 22°C y 70% de humedad relativa. Se alimentaron *ad libitum* tres veces por semana con mosca de la fruta (*Drosophila* spp.) y se les suministró agua. Los individuos con desarrollo entre el antepenúltimo y penúltimo estadio post-emergencia, fueron utilizados en cada uno de los tratamientos.

Influencia del tamaño del grupo en la dispersión

Se conformaron colonias con tres tamaños de grupo, constituidas por juveniles entre el cuarto (antepenúltimos) y quinto (penúltimos) estadio post-emergencia (Fig. 2a). Las arañas de cada una de las colonias, conformadas en el laboratorio, provenían de un mismo nido recolectado en campo. Las colonias fueron de tamaño pequeño (15 arañas), intermedio (30 arañas) y grande (60 arañas). Los tamaños de grupos fueron definidos considerando el número de arañas promedio por saco de huevos de esta especie (31,96 arañas; DE = 12,92; Rango = 0 - 74) (Viera *et al.*, 2007a), es decir, la mitad de una camada, una camada y el doble de

una camada, respectivamente. Por lo tanto, se espera que las colonias de *A. viera*, en la naturaleza contengan en promedio un número similar de arañas. En cada una de las colonias se mantuvo la proporción de sexos que tenía naturalmente. Posteriormente, las colonias fueron colocadas en arbustos de Pitanga (*Eugenia uniflora*, Myrtaceae), ubicados en maceta, con una altura entre 60 - 80 cm. Los arbustos se establecieron en un invernadero (Fig. 2b), ubicado en una superficie de 100 m², para evitar cualquier efecto producido por el viento. Las macetas fueron dispuestas en varias filas y se ubicaron a una distancia mínima de 1,5 metros entre sí. La distancia entre las colonias se definió considerando la distancia promedio de dispersión de otra araña subsocial (86 - 124 cm) (Powers & Avilés, 2003). Por lo tanto, se considera que existe poca posibilidad de intercambio de individuos entre las colonias. Las colonias se encerraron, durante 48 horas, dentro de una fina malla de nylon para evitar que se escaparan las arañas, y se dejaron sin más intervenciones para fomentar la construcción del nido (Fig. 2c). Después se retiró la malla que cubría las colonias, con cuidado para no dañar el nido, para que las arañas tuvieran la posibilidad de dispersarse. En el caso que se observaron arañas fuera del nido común fueron reubicadas en el nido. Cada colonia se alimentó tres veces por semana, con mosca de la fruta y se roció agua sobre el nido. La alimentación fue proporcional al número de arañas de cada colonia: la colonia pequeña se alimentó con cinco presas, la intermedia con diez presas y la colonia grande con 20 presas (Fig. 2d). El criterio para establecer el número de presas por colonia, fue la densidad y complejidad de cada nido. Es importante destacar que la densidad y complejidad del nido está relacionada con el tamaño del grupo (Tietjen, 1986) y puede mejorar la capacidad del grupo para capturar presas (Kim *et al.*, 2005). Después de 28 días, se extrajeron los nidos y se abrieron en el laboratorio. Se registró el número de arañas que permanecieron en cada nido, mediante la diferencia con el número inicial de arañas de cada colonia, se estableció el número de individuos que se dispersaron en cada nido. Se realizaron 10 repeticiones simultáneas, de cada uno de los tamaños de grupo, sumando un total de 30 colonias.

Factores que influyen en la dispersión de *Anelosimus viera*

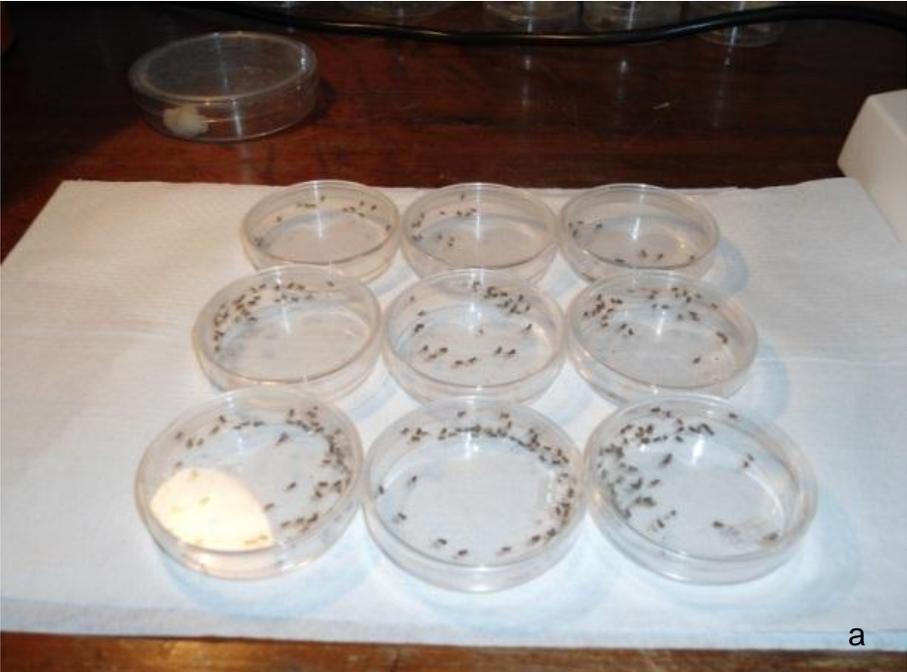




Figura 2. a) Conformación de las colonias que fueron utilizadas en cada uno de los tratamientos: 15 arañas en la fila más distante, 30 en la fila del medio y 60 arañas en la fila más próxima. b) Invernadero donde se ubicaron los arbustos con las colonias de *A. viera*. c) Colonia encerrada con una malla de nylon para evitar que se escaparan las arañas, y fomentar la construcción del nido. d) Individuos de *A. viera* alimentándose en su respectivo nido.

Análisis de datos

Mediante un modelo lineal generalizado (GLM), modelo binomial, se evaluó el efecto del tamaño del grupo y el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión, evaluándose también la interacción de ambos factores. Posteriormente, se determinó cuál de los modelos se ajustaba mejor los resultados obtenidos, mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC), índice que evalúa el ajuste del modelo a los datos y la complejidad del modelo, y permite comparar modelos

similares con distinto grado de complejidad. Cuanto más pequeño es el AIC mejor es el ajuste. También, se calculó la cantidad de varianza explicada por el modelo o la Devianza (comparando la Devianza del modelo nulo con la Devianza residual) para determinar cuál de los modelos explicaba mejor la variabilidad de los resultados. Los análisis se llevaron a cabo con el software R versión 3.0.2 (R Core Team, 2013).

RESULTADOS

La proporción de sexos registrada en los nidos recolectados para este tratamiento fue 65,35 - 73,96% sesgada hacia las hembras. Las colonias de tamaño pequeño utilizadas en este tratamiento estaban conformadas por 10,6 hembras (DE = 0,52; Rango = 10 - 11) y 4,4 machos (DE = 0,516; Rango = 4 - 5), las de tamaño intermedio constituidas por 20,5 hembras (DE = 0,53; Rango = 20 - 21) y 9,5 machos (DE = 0,53; Rango = 9 - 10) y las colonias de tamaño grande conformadas por 41,5 hembras (DE = 0,53; Rango = 41 - 42) y 18,5 machos (DE = 0,53; Rango = 18 - 19).

La proporción de arañas que abandonaron el nido, considerando diferentes tamaños de grupo, fue 80% (DE = 11,84; Rango = 60 - 93,33%) en nidos de tamaño pequeño, 76,67% (DE = 6,25; Rango = 66,67 - 86,67%) en nidos de tamaño intermedio y 88,33% (DE = 5,15; Rango = 78,33 - 93,33%) en nidos de tamaño grande (Fig. 3).

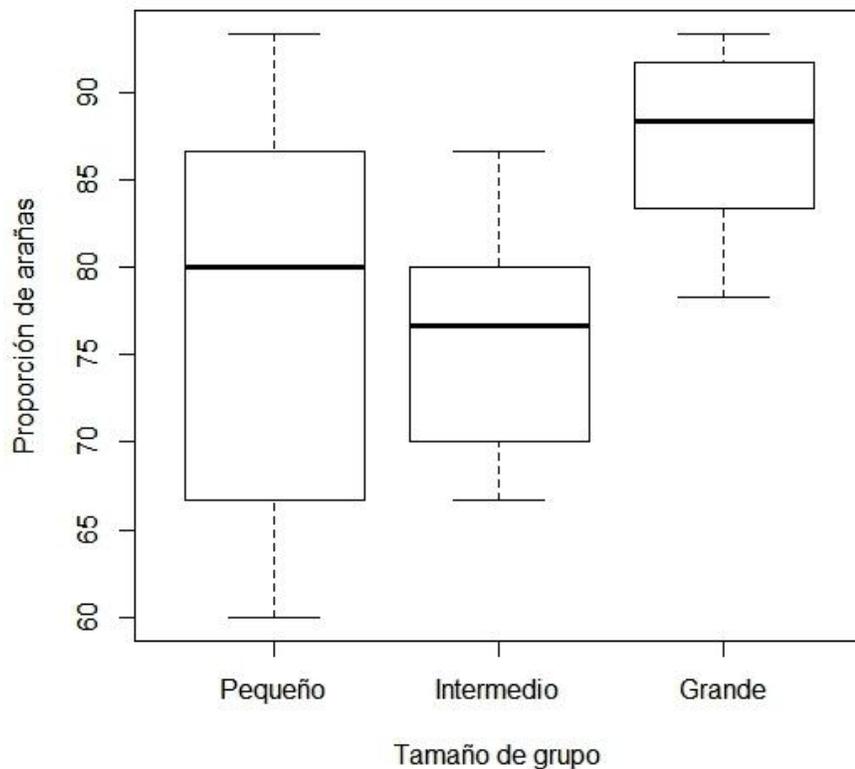


Figura 3. Proporción de arañas que abandonaron el nido considerando los distintos tamaños de grupo. Se proporcionan los valores de mediana, cuartiles y rango de los tres tamaños de grupos.

Al evaluar el efecto del tamaño del grupo mediante un GLM, se registró que la proporción de arañas que abandonaron el nido fue significativa en las colonias de tamaño intermedio y grande. Sin embargo, la proporción de arañas que abandonan el nido fue significativamente mayor en las colonias de tamaño grande. La proporción de arañas que abandonaron el nido en las colonias de tamaño pequeño no fue significativa, lo que indicaría que este tamaño de grupo tiene un efecto nulo sobre la dispersión de estas arañas subsociales (Tabla 1).

Tabla 1. Resultados del GLM que evalúa el efecto del tamaño de grupo sobre la dispersión. Código de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Intermedio	-0,37205	0,08906	-4,178	2,95e-05 ***
Grande	1,02389	0,12932	7,918	2,42e-15 ***
Pequeño	-0,25609	0,13658	-1,875	0,0608

Devianza nula: 316,75 de 59 grados de libertad

Devianza residual: 212,12 de 57 grados de libertad

AIC: 409,36

En las colonias de tamaño pequeño la proporción de hembras que abandonaron el nido fue 90,91% (DE = 12,16; Rango = 72,73 - 100%) y la de machos 37,5% (DE = 20,58; Rango = 25 - 75%), en las colonias de tamaño intermedio la proporción de hembras que abandonaron el nido fue 90,48% (DE = 5,70; Rango = 80,95 - 100%) y la de machos 44,44% (DE = 11,77; Rango = 22,22 - 55,56%) y en las colonias de tamaño grande la proporción de hembras que abandonaron el nido fue 88,09% (DE = 6,02; Rango = 73,81 - 92,86%) y la de machos 86,111% (DE = 7,96; Rango = 72,22 - 100%) (Fig. 4).

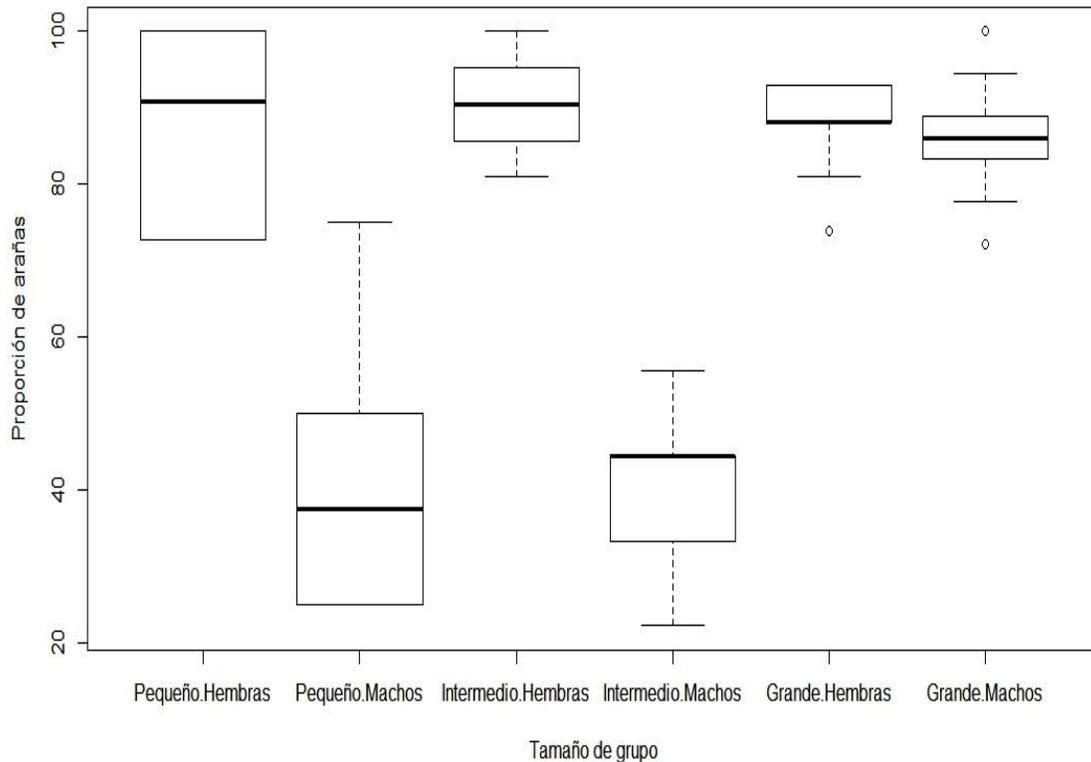


Figura 4. Proporción de arañas, diferenciadas por sexo, que abandonaron el nido considerando los distintos tamaños de grupo. Se proporcionan los valores de mediana, cuartiles y rango de los tres tamaños de grupo, diferenciados por sexo.

Al evaluar el efecto del sexo, considerando distintos tamaños de grupo, mediante un GLM, se registró que la proporción de arañas que abandonaron el nido fue significativa tanto para hembras como para machos. Sin embargo, la proporción de las hembras que abandonan el nido fue significativamente mayor en relación con la proporción de los machos (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados del GLM que evalúa el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión. Código de significancia: '****' 0,001 '***' 0,01 '*' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Hembras	0,24538	0,07262	3,379	0,000727 ***
Machos	-0,72123	0,10773	-6,694	2,16e-11 ***

Devianza nula: 316,75 de 59 grados de libertad

Devianza residual: 271,15 de 58 grados de libertad

AIC: 466,4

Al analizar simultáneamente el efecto del tamaño del grupo y del sexo, y su interacción sobre la dispersión de las arañas, se observó que el efecto del sexo fue significativo sobre la dispersión, específicamente los machos abandonan el nido en una proporción significativamente menor. Asimismo, la interacción de tamaño del grupo y el sexo fue significativa, concretamente los machos de las colonias de tamaño grande abandonan el nido en una proporción significativamente mayor que la de otros grupos (Tabla 3).

Tabla 3. Resultados del GLM que evalúa el efecto del tamaño de grupo y del sexo de las arañas sobre la dispersión. Código de significancia: '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Intercepto	0,2048	0,1173	1,747	0,0807
Grande	0,2630	0,1674	1,571	0,1161
Pequeño	-0,2492	0,1897	-1,314	0,1889
Machos	1,4491	0,1975	-7,337	2.18e-13 ***
Grande: Machos	1,9144	0,2773	6,904	5.05e-12 ***
Pequeño: Machos	0,3304	0,2917	1,133	0,2574

Devianza nula: 316,75 de 59 grados de libertad

Devianza residual: 119,18 de 54 grados de libertad

AIC: 322,42

Según el Criterio de Información de Akaike el modelo que mejor explica los resultados obtenidos es el que considera ambos factores y su interacción. En base a la Devianza el modelo que considera ambos factores y su interacción explica un 62,37% de la variabilidad. Por lo tanto, en las colonias de arañas subsociales el tamaño del grupo y el sexo de las arañas, tienen una influencia significativa en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos, permiten inferir que la dispersión es mayor en las colonias de tamaño grande de *A. viera*. Experimentalmente, esto podría atribuirse a que, la cantidad de alimento proporcionado (20 presas) no fue suficiente para el número de arañas (60 arañas) de este tamaño de grupo. Por otra parte, en nidos más grandes, con condiciones de disponibilidad de alimento proporcional al tamaño de la colonia, la competencia intra-grupo y la variabilidad en el acceso a los recursos es mayor (Schneider, 1995; Bodasing *et al.*, 2001). En los nidos de arañas sociales, la competencia por los recursos aumenta con el incremento del tamaño del grupo y las arañas son más cooperativas y menos competitivas en nidos pequeños (Ward, 1986; Seibt & Wickler, 1988a; Yip *et al.*, 2008). Hay una menor cantidad de alimentos disponibles para cada araña a medida que aumenta el tamaño del grupo (Ward, 1986; Seibt & Wickler, 1988a; Rystra, 1993). La ingesta media de alimentos, por araña, disminuye con el aumento del tamaño del grupo, y las arañas requieren más tiempo para obtener la misma cantidad de alimento en nidos más grandes. Por lo tanto, en nidos más grandes las arañas alcanzan tamaños más pequeños (Ward & Enders, 1985; Ward, 1986; Ruch *et al.*, 2009a), y cuanto más grande sea el grupo, menor es la masa corporal media de los individuos (Seibt & Wickler, 1988a; Schneider, 1995; Ruch *et al.*, 2009a). Considerando lo anterior, si los recursos son menores que las necesidades individuales, como consecuencia del aumento de la competencia intra-grupo y la variabilidad en el acceso a los recursos, es preferible dispersarse para mejorar la probabilidad de la obtención de recursos (Gillespie & Caraco, 1987).

Sin embargo, la dispersión puede ser físicamente exigente y riesgosa para las arañas jóvenes (Agnarsson *et al.*, 2006; Purcell *et al.*, 2012), y es probable que los costos para dispersarse sean muy altos y pueden desalentar a las arañas para abandonar sus grupos (Avilés & Tufiño, 1998). El costo de dejar el nido es mayor cuando la araña es de menor tamaño (Vollrath, 1980), por lo tanto, las arañas de menor tamaño no tendrían posibilidad de sobrevivir fuera del nido (Ward, 1986).

La dispersión implica un gran gasto energético, y es posible que los individuos más pequeños no se dispersen, porque no tienen las condiciones para hacerlo con éxito (Gonzaga & Vanconcellos-Neto, 2001; 2002). Por lo tanto, sólo las arañas previamente bien alimentadas pueden tener los recursos necesarios para dispersarse (Bodasing *et al.*, 2002). Los individuos que emigran de una colonia podrán estar en gran peligro por causa de los depredadores, el hambre, la desecación durante el movimiento o pueden ser incapaces de localizar nuevos hábitats adecuados (Seibt & Wickler, 1988a; Ruch *et al.*, 2009b; Purcell *et al.*, 2012). Por otra parte, para arañas en estado sub-adulto, que están cerca de la madurez sexual, la dispersión de una colonia con presas suficientes tendrá altos costos (Johannesen *et al.*, 2012). Un individuo que permanece en la colonia evita los costos de buscar un nuevo sitio y disminuye los riesgos de mortalidad durante el movimiento (Rao & Lubin, 2010).

La proporción de las hembras que abandonan el nido fue mayor en relación con la proporción de los machos. Sin embargo, se esperaba que los machos abandonarían el nido en una proporción mayor, dado que, la madurez temprana de los machos favorece su dispersión (Viera *et al.*, 2002). Los resultados obtenidos podrían atribuirse a que, en arañas subsociales, ambos sexos presentan mayor tendencia a dispersarse en nidos con un suministro de alimentos pobres y a permanecer en nidos con un buen suministro de alimentos. No obstante, las hembras son más sensibles a los niveles de alimento debido a que son más grandes que los machos (Ruttan, 1990). Igualmente, el éxito reproductivo de las hembras puede ser más dependiente del tamaño y de la disponibilidad de alimentos (Briceño, 1983; Ruttan, 1990), y existe una correlación entre el tamaño de las hembras con su fecundidad y con el tamaño de la nidada (Eberhard, 1979; Schneider, 1995; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2001; 2002). Las hembras con mayor tamaño tienen una ventaja competitiva sobre las más pequeñas, porque tienden a reproducirse más temprano (Ulbrich & Henschel, 1999) y ponen un mayor número de huevos en relación a las hembras más pequeñas (Gonzaga &

Vasconcellos-Neto, 2001; 2002). Las hembras que se dispersan como solitarias pueden tener un rendimiento reproductivo mayor que aquellas que deciden permanecer en grupos (Wickler & Seibt, 1993 citado por: Henschel, 1998). Debido a que, las hembras que permanecen en colonias exponen sus nidadas a una situación de competencia más intensa, mientras que, en nidos solitarios sus crías no tendrán competencia con las crías de otras hembras (Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2001). Por otra parte, las hembras, que son generalmente más agresivas, son las primeras que se dispersan y forman nuevas colonias (Pruitt *et al.*, 2011) y se ha evidenciado en *A. viera* cierto comportamiento agonístico entre hembras de la misma colonia (observación personal).

Por otra parte, las hembras de *A. viera* maduran de forma asincrónica y pueden permanecer en el nido materno (nidos mutihembras) o dispersarse como subadultas (Albo *et al.*, 2007). Los resultados obtenidos sugieren que las hembras asumen, preferiblemente, la táctica de dispersarse en estado subadulto, cuando existe mayor competencia intra-grupo y hay mayor variabilidad en el acceso a los recursos. Por otra parte, es probable que en *A. viera* se presente dispersión sesgada, sexualmente, como resultado de la competencia intersexual por el acceso a los recursos alimentarios, debido a que se han visto machos adultos capturando y monopolizando presas (observación personal). Cabe destacar, que la aparición de comportamiento depredador (agresión dirigida contra la presa) puede contribuir a comportamientos agonísticos contra hermanos, y provoca un debilitamiento de la cohesión del grupo y da lugar a una eventual dispersión (Kim, 2000). Igualmente, la desintegración completa de las colonias antes del periodo de reproducción y la construcción de nidos solitarios por hembras que se dispersan se observó anteriormente en varias especies de *Anelosimus* (ver Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2001). Por otra parte, algunas hembras dejan su nido natal poco antes de la maduración como consecuencia de una fuerte presión de selección para maximizar la ingesta de alimentos antes de la temporada de postura (Avilés & Gelsey, 1998).

No obstante, los machos de las colonias de tamaño grande abandonan el nido en una proporción significativamente mayor. Contrariamente, la dispersión es relativamente sesgada hacia los machos cuando la cantidad de alimento es abundante (Ruttan, 1990). Esto podría atribuirse a que, probablemente, en condiciones donde aumenta la competencia intra-grupo y hay mayor variabilidad en el acceso a los recursos, el comportamiento agonístico entre machos adultos puede ser más marcado y podría inducir la dispersión, debido a que la competencia por el alimento induce un aumento en el comportamiento agonístico (Krafft *et al.*, 1986). Además, el aumento de la agresividad puede servir para reducir la cohesión del grupo, y dar lugar a una eventual dispersión (Kim, 2000; Pruitt *et al.*, 2011). Por otra parte, el éxito reproductivo masculino está positivamente relacionado con el tamaño corporal. Los machos más grandes tienen más éxito, ya que se aparean con más frecuencia; por lo tanto, los machos deben crecer, tanto como sea posible, antes de la maduración para ganar durante los conflictos intersexuales (Maklakov *et al.*, 2004). Cabe destacar que, los machos de *A. viera* compiten por el acceso a las hembras realizando peleas, el ganador copula con la hembra (Albo *et al.*, 2007).

CAPÍTULO 2

INFLUENCIA DE LA CANTIDAD DE ALIMENTO SOBRE LA DISPERSIÓN DE *ANELOSIMUS VIERAE*

INTRODUCCIÓN

En la mayoría de especies de arañas, los individuos forrajean en solitario y responden agresivamente a los competidores. Sin embargo, el comportamiento de alimentarse en grupo ha evolucionado en algunas especies de arañas (Caraco *et al.*, 1995) y se considera que las arañas coloniales son un grupo de especies que constituyen sociedades para alimentarse (Whitehouse & Lubin, 2005). La capacidad de alimentarse en grupo puede ir desde la agregación de los individuos, en especies normalmente solitarias, cuando aumenta la abundancia o el tamaño de las presas (Nentwig, 1985; Pasquet & Krafft, 1992; Rypstra, 1993; Uetz & Hieber, 1997; Powers & Avilés, 2007) hasta la formación de colonias permanentes, en algunas especies de arañas sociales, donde individuos relacionados genéticamente ocupan nidos comunitarios, y cooperan en la captura y consumo de las presas (Avilés *et al.*, 2001).

Las principales ventajas evolutivas de la alimentación en grupo son: una mayor vigilancia y protección contra los depredadores, una mejor búsqueda en la presencia de alimento escaso, el aumento de la capacidad de capturar o someter la presa, defensa más eficaz de los recursos, y el aumento de la eficiencia en la explotación del alimento (Clark & Mangel, 1986). Igualmente, los miembros del grupo pueden alertar la presencia de las presas, y habrá más individuos para capturar presas más grandes que sus contrapartes solitarios (Rystra & Tirey, 1991). Sin embargo, los modelos de la teoría de juegos, indican que los beneficios de la cooperación en búsqueda de alimento rara vez superan a las ventajas de la

caza por sí sola, principalmente porque los grupos deben dividir sus presas entre todos los miembros (Packer & Ruttan, 1988).

Los factores que afectan la obtención de alimento incluyen las características del alimento (si está agrupado o disperso, o es fácil o difícil de obtener) y los métodos utilizados para capturarlo, consumirlo y distribuirlo entre miembros del grupo (Whitehouse & Lubin, 1999). Igualmente, la competencia tiene una gran influencia. Hay dos tipos principales de competencia: una donde todos los individuos tienen la misma probabilidad de adquisición de alimento y la cantidad de alimento que obtiene un individuo es una variable aleatoria dependiendo en gran medida del orden de llegada al recurso; y otra donde algunos individuos tienen una ventaja competitiva y obtienen una mayor proporción de recursos, ya sea mediante la exclusión de otros o porque disfrutan de un acceso privilegiado a los recursos (Nicholson, 1954 citado por: Whitehouse & Lubin, 1999). Por lo tanto, la obtención de alimento podría afectar el nivel de cooperación o interacciones sociales dentro del grupo.

La mayoría de los animales se dispersan para obtener más alimentos o espacio, o para escapar de la depredación, el hambre o las altas cargas parasitarias (Bodasin *et al.*, 2002). En animales sociales puede haber aumento de la competencia intra-grupo cuando se reducen los recursos (Ward, 1986; Whitehouse & Lubin, 1999). El nivel de los recursos disponibles puede ser crítico en la prolongación de la fase de grupos de las especies sociales (Avilés & Gesley, 1998) y la limitación de los recursos puede ser responsable de la desintegración de los grupos sociales (Powers & Avilés, 2003). En las arañas sociales, las razones que conducen a dispersarse incluyen escapar a la competencia intra-grupo, el acceso a los recursos alimentarios, el tamaño del individuo y su estado nutricional (Ward, 1986; Seibt & Wickler, 1988a; Miller & Miller, 1991; Miyashita, 1992; Henschel, 1998). Además, los recursos alimentarios se han propuesto como un estímulo proximal

para la dispersión en las arañas sociales (Bodasing *et al.*, 2002). Por otra parte, si los recursos son menores que las necesidades individuales es preferible abandonar la colonia natal, para mejorar la probabilidad de la obtención de recursos (Kramer, 1985; Gillespie & Caraco, 1987). Entonces, la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal puede estar relacionada con la disponibilidad de alimento.

En la araña subsocial *A. viera* se desconocen los aspectos biológicos, ecológicos y comportamentales, asociados a la cantidad de alimento, que influyen sobre la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal. Por lo tanto, se plantea como objetivo específico evaluar la influencia de la cantidad de alimento sobre la dispersión de *A. viera*. Asimismo, se establece como hipótesis que en las colonias con escasez de alimento la dispersión será mayor que en las colonias con abundancia de alimento.

MATERIALES Y MÉTODOS

En este tratamiento fueron utilizados individuos procedentes de nidos recolectados en Montevideo, que se mantuvieron juntos en cajas de petri (22°C y 70% de humedad relativa) y se alimentaron *ad libitum* tres veces por semana con mosca de la fruta y se les suministró agua (ver materiales y métodos del Capítulo 1). Se conformaron dos colonias de *A. viera* de 30 arañas cada una (número de arañas promedio que se espera que contengan las colonias naturalmente) (Viera *et al.*, 2007a), formadas por juveniles entre el cuarto (antepenúltimos) y quinto (penúltimos) estadio post-emergencia. En cada colonia se mantuvo la proporción de sexos que tenía naturalmente. Cada una de las colonias se asignó a uno de los siguientes tratamientos: alimento abundante, se proporcionaron 20 presas (*Drosophila* spp.), y alimento escaso, se proporcionaron dos presas. Posteriormente, las colonias fueron colocadas en arbustos de Pitanga, los cuales se establecieron en un invernadero, para evitar cualquier efecto del viento. Las

colonias se encerraron, durante 48 horas, dentro de una fina malla de nylon, para evitar que se escaparan las arañas y fomentar la construcción del nido. Después se retiró la malla que cubría las colonias para que las arañas tuvieran la posibilidad de dispersarse. Cada colonia se alimentó tres veces por semana y se roció agua sobre el nido. Después de 28 días, se extrajeron los nidos y se abrieron en el laboratorio, y se estableció el número de individuos que se dispersaron (ver materiales y métodos del Capítulo 1). Se realizaron 10 repeticiones simultáneas, de cada uno de los tratamientos, totalizando 20 colonias.

Análisis de datos

Mediante un GLM, modelo binomial, se evaluó el efecto de la cantidad de alimento y el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión, además se evaluó la interacción de ambos factores. Posteriormente, se determinó cuál de los modelos se ajustaba mejor los resultados obtenidos, mediante el AIC. También, se calculó la Devianza para determinar cuál de los modelos explicaba mejor la variabilidad de los resultados.

RESULTADOS

La proporción de sexo registrada en los nidos recolectados para este tratamiento fue 64,97 - 69,23% sesgada hacia las hembras; por lo tanto, las colonias utilizadas en este tratamiento estaban conformadas por 20,55 hembras (DE = 0,51; Rango = 20 - 21) y 9,45 machos (DE = 0,51; Rango = 9 - 10).

La proporción de arañas que abandonaron el nido, considerando diferentes cantidades de alimento, fue 96,67% (DE = 7,2; Rango = 80 - 100%) en condiciones de escasez de alimento y 75% (DE = 5,07; Rango = 6,67 - 80%) en condiciones de abundancia de alimento (Fig. 5).

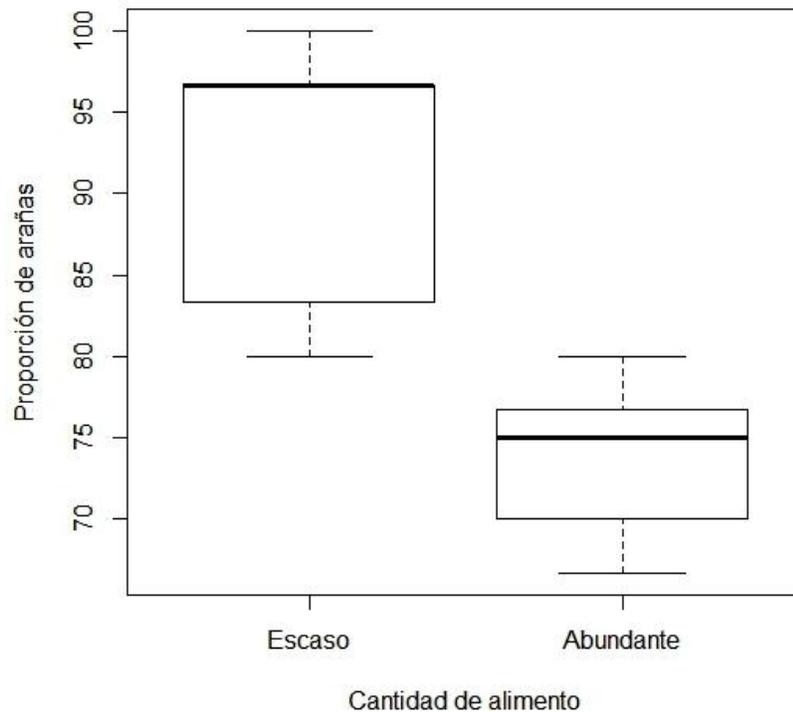


Figura 5. Proporción de arañas que abandonaron el nido frente a distintas cantidades de alimento. Se proporcionan los valores de mediana, cuartiles y rango de las dos cantidades de alimento.

Al evaluar el efecto de la cantidad de alimento mediante un GLM, se registró que la proporción de arañas que abandonaron el nido fue significativamente mayor en las colonias que se encontraban en condiciones de escasez de alimento. La proporción de arañas que abandonaron el nido en las colonias que se encontraban en condiciones de abundancia de alimento no fue significativa al análisis con GLM, lo que indicaría que esta cantidad de alimento tiene un efecto nulo sobre la dispersión de estas arañas subsociales (Tabla 4).

Tabla 4. Resultados del GLM que evalúa el efecto de la cantidad de alimento sobre la dispersión de arañas en dos colonias con diferente nivel de alimentación. Código de significancia: '****' 0,001 '***' 0,01 '**' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Abundante	-0,08701	0,10778	-0,807	0,41948
Escaso	0,55420	0,17290	3,205	0,00135 **

Devianza nula: 79,227 de 39 grados de libertad

Devianza residual: 68,814 de 38 grados de libertad

AIC: 183,59

En condiciones de escasez de alimento la proporción de hembras que abandonaron el nido fue 97,62% (DE = 1,73; Rango = 80,95 - 100%) y la de machos 88,89% (DE = 2,15; Rango = 6,67 - 100%), mientras que en condiciones de abundancia de alimento la proporción de hembras que abandonaron el nido fue 88,095% (DE = 2,10; Rango = 76,19 - 95,24%) y la de machos 44,44% (DE = 2,11; Rango = 11,11 - 55,56%) (Fig. 6).

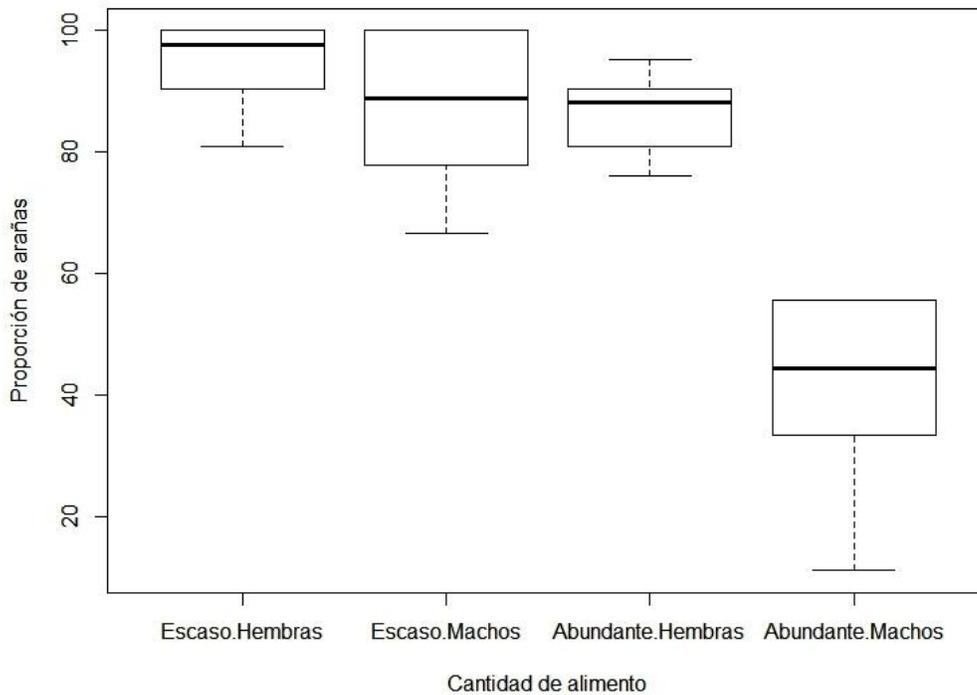


Figura 6. Proporción de arañas, diferenciadas por sexo, que abandonaron el nido considerando distintas cantidades de alimento. Se proporcionan los valores de mediana, cuartiles y rango de las dos cantidades de alimento, diferenciadas por sexo.

Al evaluar el efecto del sexo, considerando distintas cantidades de alimento, mediante un GLM, se registró que la proporción de arañas que abandonaron el nido fue significativa tanto para hembras como para machos. Sin embargo, la proporción de las hembras que abandonan el nido fue significativamente mayor en relación con la proporción de los machos (Tabla 5).

Tabla 5. Resultados del GLM que evalúa el efecto del sexo de las arañas sobre la dispersión. Código de significancia: '****' 0,001 '***' 0,01 '*' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Hembras	0,3004	0,1127	2,665	0,0077 **
Machos	-0,3792	0,1688	-2,247	0,0247 *

Devianza nula: 79,227 de 39 grados de libertad

Devianza residual: 74,160 de 38 grados de libertad

AIC: 188,93

Al analizar simultáneamente el efecto de la cantidad de alimento y del sexo, y su interacción sobre la dispersión de las arañas, se observó que el efecto del sexo fue significativo sobre la dispersión, específicamente los machos abandonan el nido en una proporción significativamente menor. La interacción de la cantidad de alimento y el sexo fue significativa, concretamente los machos de las colonias que se encontraban en condiciones de escasez de alimento abandonan el nido en una proporción significativamente mayor (Tabla 6).

Tabla 6. Resultados del GLM que evalúa el efecto de la cantidad de alimento y del sexo de las arañas sobre la dispersión. Código de significancia: '****' 0,001 '***' 0,01 '**' 0,05.

Coefficientes:

	Estimación	Error estándar	z valor	Pr(> z)
Intercepto	0,4055	0,1462	2,774	0,00554 **
Escaso	-0,2635	0,2303	-1,144	0,25250
Machos	-1,1592	0,2280	-5,083	3,71e-07 ***
Escaso: Machos	1,9201	0,3613	5,315	1,07e-07 ***

Devianza nula: 79,227 de 39 grados de libertad

Devianza residual: 34,146 de 36 grados de libertad

AIC: 152,92

Según el Criterio de Información de Akaike el modelo que mejor explica los resultados obtenidos es el que considera ambos factores y su interacción. En base a la Devianza el modelo que considera ambos factores y su interacción explica un 56,9 % de la variabilidad. Por lo tanto, en las colonias de arañas subsociales la cantidad de alimento y el sexo de las arañas, tienen una influencia significativa en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos, indican que la dispersión es mayor en las colonias que se encontraban en condiciones de escasez de alimento. Esto podría ser debido a que, en animales sociales puede haber aumento de la competencia intra-grupo

cuando se reducen los recursos (Ward, 1986; Whitehouse & Lubin, 1999). El nivel de los recursos disponibles en el entorno puede ser crítico en la prolongación de la fase de grupos de las especies periódico-sociales (Avilés & Gesley, 1998) y la limitación de los recursos puede ser responsable de la desintegración de los grupos sociales (Powers & Avilés, 2003). En arañas subsociales se presenta mayor tendencia a dispersarse en nidos con un pobre suministro de alimento y a permanecer en nidos con un buen suministro de alimento (Ruttan, 1990). En nidos donde la cantidad media de alimento disponible es menor que los requerimientos calóricos promedio las arañas alcanzan un menor tamaño en estado adulto o maduran más tarde (Bodasing *et al.*, 2002). En condiciones de escasez de alimento puede existir una variabilidad en el acceso a los recursos, debido a que, posiblemente los juveniles más grandes de la colonia se apropien de la presa capturada (Jones & Parker, 2000). La distribución asimétrica del alimento en las colonias induce a una gran variación en el tamaño de las arañas del mismo nido (Rypstra, 1993; Ebert, 1998). Cuando las diferencias de tamaño entre los miembros del mismo grupo son pequeñas, existen más probabilidades que las presas sean compartido entre los juveniles (Schneider, 1995).

La escasez de recursos alimentarios se han propuesto como un estímulo proximal para la dispersión en las arañas (Bodasing *et al.*, 2002), y actúa como un factor limitante independientemente de la densidad del grupo (Wise, 1983; Whitehouse & Lubin, 1999). La disponibilidad de presas y un equilibrio en las capacidades competitivas parecen ser los principales factores que inducen la competencia en las arañas sociales (Schneider, 1995). La dispersión del nido natal puede ser impulsada por la competencia por los recursos (Avilés & Gesley, 1998). La tasa de crecimiento y el tiempo de madurez de las arañas dependen de la oferta de alimentos, y con menor frecuencia, la tasa de supervivencia (Wise, 1983; Miyashita, 1992). La cantidad media de alimento obtenido por araña determina su tamaño y sus niveles de hambre (Miyashita, 1991). En bajas densidades de presa, las arañas podrían gastar más esfuerzo en la búsqueda de alimento y aceptarían

un mayor riesgo de lesión con el fin de interceptar mayor número de presas (Schneider, 1995; Lubin & Henschel, 1996), debido a que el valor de una presa debe ser mucho mayor para una araña hambrienta (Schneider, 1995). El aumento de la densidad de la presa puede causar que el depredador aumente o disminuya su esfuerzo de forrajeo, en función de cómo el cambio en la disponibilidad de alimento afecta los beneficios y costos de búsqueda de alimento (Schneider, 1995). Por otra parte, la variación intraespecífica en el tamaño de las arañas en la madurez sexual parece ser una función de la variación local en la disponibilidad de alimento, y el rendimiento reproductivo de las arañas es una función de la ingesta de alimentos (Craig, 1987 citado por: Seibt & Wickler, 1988a). Asimismo, la agresividad aumenta con la disminución de la disponibilidad de alimento (Kim *et al.*, 2005; Pruitt *et al.*, 2011) y el aumento de la agresividad puede reducir la cohesión del grupo, y dar lugar a una eventual dispersión (Kim, 2000; Pruitt *et al.*, 2011). Consecuentemente, las arañas privadas de alimento, tendrían menos reservas; por lo tanto, pasar hambre obligaría a los individuos a trasladarse para encontrar un sitio alternativo donde puedan encontrar comida (Bodasing *et al.*, 2002).

Cabe resaltar que, el momento de la dispersión puede ser flexible y está influenciado por la disponibilidad de presas en el nido (Krafft *et al.*, 1986; Ruttan, 1990). La abundancia de alimento reduce el costo de competencia por los recursos y aumenta los beneficios de forrajeo grupo. Algunos estudios han demostrado que arañas subsociales reducen o retrasarán la dispersión si se presenta un aumento en la disponibilidad de alimento (Krafft *et al.*, 1986; Ruttan, 1990; Mestre & Lubin, 2011). Por otra parte, una alta concentración de alimento puede dar lugar a un comportamiento gregario y se ha considerado un requisito importante en la evolución de la sociabilidad (Rypstra, 1986).

Al analizar el efecto del sexo sobre la dispersión se evidenció que la proporción de las hembras que abandonan el nido fue mayor en relación con la proporción de los machos. Esto podría atribuirse a que, las hembras son más sensibles a los niveles de alimento debido a que son más grandes que los machos (Ruttan, 1990) y su éxito reproductivo puede ser más dependiente del tamaño y de la disponibilidad de alimentos (Briceño, 1983; Ruttan, 1990). Existe una correlación entre el tamaño de las hembras con su fecundidad y con el tamaño de la nidada (Eberhard, 1979; Schneider, 1995; Gonzaga & Vasconcellos-Neto, 2001; 2002). Las hembras que se dispersan solas pueden tener un rendimiento reproductivo mayor que aquellas que deciden hacerlo en grupos (Wickler & Seibt, 1993 citado por: Henschel, 1998). No obstante, los machos de las colonias que se encontraban en condiciones de escasez de alimento abandonan el nido en una proporción mayor que los machos con alimentación abundante. Esto podría atribuirse a que, en condiciones donde aumenta la competencia intra-grupo y hay mayor variabilidad en el acceso a los recursos, el comportamiento agonístico entre machos puede ser más marcado e inducir la dispersión (Krafft *et al.*, 1986). El éxito reproductivo masculino está positivamente relacionado con el tamaño corporal, debido a que los machos más grandes se aparean con más frecuencia (Maklakov *et al.*, 2004) (ver discusión del Capítulo 1).

DISCUSIÓN GENERAL

Los resultados de este estudio sugieren que, en las colonias de *A. viera* tanto el tamaño del grupo, la cantidad de alimento y el sexo de las arañas, tienen una influencia significativa en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal. La dispersión del nido natal en esta especie puede atribuirse principalmente a los factores internos relacionados con el desarrollo (factores intrínsecos), a la competencia intra-grupo y al acceso a los recursos. Además, contribuye a minimizar la depresión endogámica que produce la fisión y extinción de nidos (Avilés & Bukowski, 2006; Agnarsson *et al.*, 2006).

En las colonias de tamaño grande y en aquellas donde la cantidad de alimento es limitada, la competencia intra-grupo y la variabilidad en el acceso a los recursos es mayor. Consecuentemente, los recursos en estas colonias pueden ser menores que las necesidades individuales. Por lo tanto, para las arañas que se encuentran bajo estas condiciones es preferible abandonar la colonia natal para mejorar la probabilidad de la obtención de recursos.

En las arañas subsociales, ambos sexos presentan mayor tendencia a dispersarse en nidos donde la competencia intra-grupo y la variabilidad en el acceso a los recursos es mayor; ya que, estas condiciones, inducen a una gran variación en el tamaño de las arañas pertenecientes al mismo nido. Este hecho podría tener un impacto sobre el éxito reproductivo de los individuos, porque, el tamaño de las arañas en la madurez sexual es una función de la variación local en la disponibilidad de alimentos, y el rendimiento reproductivo, de las arañas está vinculado a la ingesta de alimentos. Las hembras mejor alimentadas ponen más huevos, aumentado su fitness reproductivo, y los machos más grandes se aparean con más frecuencia. Cabe resaltar, que la proporción de hembras de *A. viera* que

se dispersaron fue mayor en relación con la de los machos (en ambos tratamientos). Contrariamente, la dispersión de los machos ocurre antes que la de las hembras para evitar endogamia y tener más posibilidades de encontrar hembras cuando muden a adultos y puedan copular con el mayor número de hembras posible (Viera *et al.*, 2002).

Los resultados, al analizar el efecto del tamaño del grupo sobre la dispersión, difieren con los registrados para la araña social *Stegodyphus mimosarum* Pavesi, 1883 (Eresidae), en los cuales el tamaño del grupo no tuvo influencia significativa sobre la dispersión (Bodasin *et al.*, 2001). Sin embargo, los resultados al analizar el efecto de la cantidad de alimento sobre la dispersión, son congruentes con los registrados para la araña subsocial *Coelotes terrestris* Wider, 1834 (Agelenidae), donde los juveniles que son insuficientemente alimentados por su madre, comienzan a dispersarse antes que los bien alimentados (Krafft *et al.*, 1986). No obstante, este resultado difiere con lo registrado para *S. mimosarum*, en que un número significativamente mayor de arañas se dispersan desde las colonias con abundante alimento (Bodasin *et al.*, 2002). Igualmente, difieren con los registrados para la araña subsocial *Amaurobius ferox* Walckenaer, 1820 (Amaurobiidae), donde el número de individuos dispersos fue algo mayor en la condición bien alimentado (Kim, 2000).

Se puede concluir que, en las arañas sociales, el tamaño del grupo y la disponibilidad de alimentos, así como, el tamaño del cuerpo, el estado de madurez y la época del año (temporada), son factores que influyen en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal. Por lo tanto, estos factores desempeñan un papel fundamental en el flujo de genes y la estructura genética de las arañas sociales.

Cabe destacar que, este es el primer trabajo experimental en condiciones de semicautividad realizado con *A.viera*, en el que se investigan algunos de los factores que pueden influir en la decisión de permanecer o abandonar la colonia natal. Contribuyendo al conocimiento de la dinámica poblacional de esta especie y al entendimiento algunos aspectos relacionados con la evolución de la sociabilidad en las arañas, dado que, las arañas subsociales constituyen un modelo ideal para entender la transición de la vida solitaria a la vida en grupo en las arañas.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agnarsson, I., L. Avilés, J. A. Coddington & W. P. Maddison. 2006. Sociality in theridiid spiders: Repeated origins of an evolutionary dead end. *Evolution* **60**, 2342-2351.

Agnarsson, I., B. B. Jencik, G. M. Veve, S. Hanitriniaina, D. Agostini, S. P. Goh, J. Pruitt & M. Kuntner. 2015. Systematics of the Madagascar *Anelosimus* spiders: remarkable local richness and endemism, and dual colonization from the Americas. *ZooKeys* **509**, 13-52.

Albo, M. J., C. Viera & F. Costa. 2007. Pseudocopulation and male-male conflict elicited by subadult females of the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae). *Behaviour* **144**, 1217-1234.

Alexander, R. D. 1974. The evolution of social behaviour. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 325-383.

Avilés, L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. In: Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* 476-498.

Avilés, L. & G. Gelsey. 1998. Natal dispersal and demography of a subsocial *Anelosimus* species and its implications for the evolution of sociality in spiders. *Can. J. Zool.* **76**, 2137-2147.

Avilés, L. & P. Tufiño. 1998. Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *Am. Nat.* **152**, 403-418.

Avilés, L. & T. C. Bukowski. 2006. Group Living and Inbreeding Depression in a Subsocial Spider. *Proceedings: Biological Sciences* **273** (1583), 157-163.

Avilés, L., W. P. Maddison, P. A. Salazar, G. Estévez, P. Tufiño & G. Cañas. 2001. Arañas sociales de la Amazonía equatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. *Rev. Chilena de Historia Natural* **74**, 619-638.

Bilde, T., K. S. Coates, K. Birkhofer, T. Bird, A. A. Maklakov, Y. Lubin & L. Aviles. 2007. Survival benefits select for group living in a social spider despite reproductive costs. *J. Evol. Biol.* **20**, 2412-2426.

Bodasing, M., R. Slotow & T. Crouch. 2001. The influence of group size on dispersal in the social spider, *Stegodyphus mimosarum* (Araneae, Eresidae). *The J. Arachnol.* **29**, 56-63.

Bodasing, M., T. Crouch & R. Slotow. 2002. The influence of starvation on dispersal in the social spider, *Stegodyphus mimosarum* (Araneae, Eresidae). *The J. Arachnol.* **30**, 373-382.

Briceño, R. D. 1983. Como las arañas determinan el tamaño de camada. In: Eberhard W.G., Y. D. Lubin & B. C. Robinson, (Eds.) *Proc. Int. Congr. Arachnol.* Smithsonian Institution Press, Washington, D. C. 333 pp.

Buskirk, R. E. 1981. Sociality in the Arachnida. In: Hermann, H. (Ed.) *Social Insects* **2**, 281-367.

Caraco, T., G. W. Uetz, R. G. Gillespie & L. Giraldeau. 1995. Resource consumption variance within and among individuals: on coloniality in spiders. *Ecology* **76** (1), 196-205.

Choe, J. C. & B. J. Crespi. 1997. Explanation and evolution of social systems. In: Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids* 499-524.

Clark, C. W., & M. Mangel. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology* **30**, 45-75.

Corcobado, G., M. A. Rodríguez-Gironés, J. Moya-Larriño & L. Avilés. 2012. Sociality level correlates with dispersal ability in spiders. *Functional Ecology* **26**, 794-803.

Craig, C. L. 1987. The significance of spider size to the diversification of spider-web architectures and spider reproductive modes. *American Nat.* **129**, 47-68.

Eberhard, W. 1979. Rates of egg production by tropical spiders in the field. *Biotropica* **11** (4), 292-300.

Ebert, D. 1998. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *The J. Arachnol.* **26**, 70-80.

Emlen, S. T. 1994. Benefits, constraints and the evolution of the family. *Trends. Ecol. Evol.* **9** (8), 282-285.

Foelix, R. F. 2011. *Biology of spiders*. Oxford, University Press, 3rd edition, 419 pp.

Gillespie R. G. & T. Caraco. 1987. Risk-sensitive foraging strategies of two spider populations. *Ecology* **68**, 887-899.

Giraldeau, L. & D. Gillis. 1985. Optimal group size can be stable. A reply to Sibly. *Animal Behaviour* **33**, 666-667.

Gómez, D., C. Rojas-Buffet & C. Viera. 2015. The influence of regurgitation by sisters on male growth in the subsocial spider *Anelosimus viera*e (Araneae, Theridiidae). *Arachnology* **16** (7), 252-254.

Gonzaga, M. O. & J. Vasconcellos-Neto. 2001. Female body size, fecundity parameters and foundation of new colonies in *Anelosimus jabaquara* (Araneae, Theridiidae). *Insectes soc.* **48**, 94-100.

Gonzaga, M. O. & J. Vasconcellos-Neto. 2002. Influence of collective feeding on weight gain and size variability of *Anelosimus jabaquara* Levi 1956 (Araneae: Theridiidae). *Behaviour* **139** (11/12), 1431-1442.

Henschel, J. R. 1998. Predation on social and solitary individuals of the spider *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *J. Arachnol.* **26** (1), 61-69.

Johannesen, J. & J. T. Wennmann & Y. Lubin. 2012. Dispersal behaviour and colony structure in a colonial spider. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **66**, 1387-1398.

Jones, T. C. & P. G. Parker. 2000. Costs and benefits of foraging associated with delayed dispersal in the spider *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae). *The J. Arachnol.* **28**, 61-69.

Koenig, W. D., F. A. Pitelka, W. J. Carmen., R. L. Mumme & M. T. Stanback. 1992. The evolution of delayed dispersal in cooperative breeders. *Q. Rev. Biol.* **67** (2), 111-150.

Kim, K. W. 2000. Dispersal behaviour in a subsocial spider: group conflict and the effect of food availability. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **48**, 182-187.

Kim, K. W., B. Krafft & J. C. Choe. 2005. Cooperative prey capture by young subsocial spiders: I. Functional value. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **59**, 92-100.

Krafft, B., A. Horel & J. M. Julita, 1986. Influence of food-supply on the duration of the gregarious phase of a maternal-social spider *Coelotes terrestris* (Araneae, Agelenidae). *J. Arachnol.* **14**, 219-226.

Kramer, D.L. 1985. Are colonies supraoptimal groups? *Animal Behaviour* **33**, 1031-1032.

Lubin, Y. D. 1974. Adaptive advantages and the evolution of colony formation in *Cyrtophora* (Araneae: Araneidae). *Zool. J. Linn. Soc.* **54**, 321-339.

Lubin, Y. & J. Henschel 1996. The influence of food supply on foraging behaviour in a desert spider. *Oecologia* **105**, 64-73.

Lubin, Y. & T. Bilde. 2007. The Evolution of sociality in spiders. *Advances in the Study of Behavior* **37**, 83-145.

Maklakov, A. A., T. Bilde & Y. Lubin. 2004. Sexual selection for increased male body size and protandry in a spider. *Animal Behaviour* **68** (5), 1041-1048.

Mestre, L. & Y. Lubin. 2011. Settling where the food is: prey abundance promotes colony formation and increases group size in a web-building spider. *Animal Behaviour* **81**, 741-748.

Miller, P. R. & G. I. Miller. 1991. Dispersal and survivorship in a population of *Geolycosa turricola* (Araneae, Lycosidae). *J. Arachnol.* **19**, 49-54.

Miyashita, T. 1991. Direct evidence of food limitation for growth rate and body size in the spider *Nephila clavata*. *Acta Arachnol.* **40**, 17-21.

Miyashita, T. 1992. Feeding rate may affect dispersal in the orb-web spider, *Nephila clavata*. *Oecologia* **92**, 339-342.

Nentwig, W. 1985. Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **17**, 79-85.

Nicholson, A. J. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* **2**, 9-65. In: Whitehouse, M. E. A. & Y. Lubin. 1999. Competitive foraging in the social spider *Stegodyphus dumicola*. *Animal Behaviour* **58**, 677-688.

Packer, C. & L. Ruttan. 1988. The evolution of cooperative hunting. *American Naturalist* **132**, 159-198.

Pasquet, A. & B. Krafft. 1992. Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius*. *Ethology* **90**, 121-133.

Powers, K. S. & L. Avilés. 2003. Natal dispersal patterns of a subsocial spider *Anelosimus cf. jucundus* (Theridiidae). *Ethology* **109**, 725-737.

Powers, K. & L. Avilés. 2007. The role of prey size and abundance in the geographical distribution of spider sociality. *Journal of Animal Ecology* **76**, 995-1003.

Pruitt, J. N., G. Iturralde, L. Avilés & S. E. Riechert. 2011. Amazonian social spiders share similar within-colony behavioural variation and behavioural syndromes. *Animal Behaviour* **82**, 1449-1455.

Purcell, J. & L. Avilés. 2008. Gradients of precipitation and ant abundance may contribute to the altitudinal range limit of subsocial spiders: insights from a transplant experiment. *Proc. R. Soc. B.* **275**, 2617-2625.

Purcell, J., A. Brelsford & L. Avilés. 2012. Co-evolution between sociality and dispersal: The role of synergistic cooperative benefits. *Journal of Theoretical Biology* **312**, 44-54.

R Core Team. 2013. R: A language and environment for statistical computing. *R Foundation for Statistical Computing*, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rao, D. & Y. Lubin. 2010. Conditions favoring group living in web-building spiders in an extreme desert environment. *Israel Journal of Ecology & Evolution* **56**, 21-33.

Ruch, J., L. Heinrich, T. Bilde & J. M. Schneider. 2009a. Relatedness facilitates cooperation in the subsocial spider, *Stegodyphus tentoriicola*. *BMC Evolutionary Biology* **9**, 257.

Ruch, J., L. Heinrich, T. Bilde & J. M. Schneider. 2009b. The evolution of social inbreeding mating systems in spiders: limited male mating dispersal and lack of pre-copulatory inbreeding avoidance in a subsocial predecessor. *Biological Journal of the Linnean Society* **98**, 851-859.

Ruttan, L. M. 1990. Experimental manipulations of dispersal in the subsocial spider, *Theridion pictum*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **27**, 169-173.

Rypstra, A. L. 1986. High prey abundance and reduction in cannibalism: the first step to sociality in spiders (Arachnida). *J. Arachnol.* **14**: 193-200.

Rypstra, A. L. 1993. Prey size, social competition, and the development of reproductive division of labor in social spider groups. *The American Naturalist*. Vol. **142** (5), 868-880.

Rypstra, A. L. & R. S. Tiley. 1991. Prey size, prey perishability and group foraging in a social spider. *Oecologia* **86** (1), 25-30.

Schneider, J. M. 1995. Survival and growth in groups of a subsocial spider (*Stegodyphus lineatus*) *Ins. Soc.* **42**, 237-248.

Schneider, J. M. & T. Bilde. 2008. Benefits of cooperation with genetic Kin in a subsocial spider. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. **105** (31), 10843-10846.

Seibt, U. & W. Wickler. 1988a. Why do "Family Spiders", *Stegodyphus* (Eresidae), live in colonies? *J. Arachnol.* **16**, 193-198.

Seibt, U. & W. Wickler. 1988b. Interspecific tolerance in social *Stegodyphus* spiders (Eresidae, Araneae). *J. Arachnol.* **16**, 35-39.

Sibly, R. M. 1983. Optimal group size is unstable. *Animal Behaviour* **31**, 947-948.

Tietjen, W. J. 1986. Effects of colony size on web structure and behavior of the social spider *Mallos gregalis* (Araneae, Dictynidae). *J. Arachnol.* **14** (2): 145-157.

Uetz, G. W. & C. S. Hieber. 1997. Colonial web-building spiders: Balancing the costs and benefits of group living. In: Choe, J. C. & B. J. Crespi (eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*: 458-475.

Ulbrich, K. & J. R. Henschel. 1999. Intraspecific competition in a social spider. *Ecological Modelling* **115**, 243-251.

Ulbrich, K., J. R. Henschel, F. Jeltsch & C. Wissel. 1996. Modelling individual variability in a social spider colony in relation to food abundance and its allocation. *Proceedings of the International Congress of Arachnology, Revue Suisse de Zoologie*. **13**, 661-670.

Viera, C. 2011. Sociedades de arañas. En: Viera, C. (Ed.). *Arácnidos de Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología*. Banda Oriental, Montevideo, Uruguay, 135-148

Viera, C. & M. J. Albo. 2008. Males of a subsocial spider choose among females of different ages and the same reproductive status. *Ethology Ecology & Evolution* **20**, 35-41.

Viera, C., M. A. Benamú & F. G. Costa. 2002. Fenología y desarrollo de la araña social *Anelosimus studiosus* (Araneae, Theridiidae) en Uruguay. *Actas III Encuentro de Aracnólogos del Cono Sur, Córdoba, Argentina*, 64.

Viera, C., S. Ghione & F. G. Costa. 2005. Regurgitation among penultimate juveniles in the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Theridiidae): are males favored? *J. Arachnol.* **34**, 258-260.

Viera, C., F. G. Costa, S. Ghione & M. A. Benamú-Pino. 2007a. Progeny, development and phenology of the sub-social spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae, Theridiidae) from Uruguay. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **42** (2), 145-153.

Viera, C., S. Ghione & F. G. Costa. 2007b. Mechanisms underlying egg-sac opening in the subsocial spider *Anelosimus* cf. *studiosus* (Araneae Theridiidae). *Ethology Ecology & Evolution* **19**, 61-67.

Vollrath, F. 1980. Male body size and fitness in the web-building spider *Nephila clavipes*. *Z. Tierpsychol.* **53**, 61-78.

Vollrath, F. 1982. Colony foundation in a social spider. *Z. Tierpsychol.* **60**, 313-324.

Ward, P. I. 1986. Prey availability increases less quickly than nest size in the social spider *Stegodyphus mimosarum*. *Behaviour* **97**, 213-225.

Ward, P. I. & M. M. Enders. 1985. Conflict and cooperation in the group feeding of the social spider *Stegodyphus mimosarum*. *Behaviour* **94**, 167-182.

Whitehouse, M. E. A. & Y. Lubin. 1999. Competitive foraging in the social spider *Stegodyphus dumicola*. *Animal Behaviour* **58**, 677-688.

Whitehouse, M. E. A. & Y. Lubin. 2005. The functions of societies and the evolution of group living: Spider societies as a test case. *Biol. Rev.* **80**, 1-15.

Wickler, W. & U. Seibt. 1993. Pedogenetic sociogenesis via the "sibling-route" and some consequences for *Stegodyphus* spiders. *Ethology* **95**, 1-18. In: Henschel, J. R. 1998. Predation on social and solitary individuals of the spider *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *J. Arachnol.* **26** (1), 61-69.

Wise, D. H. 1983. Competitive mechanisms in a food-limited species: relative importance of interference and exploitative interactions among labyrinth spiders (Araneae: Araneidae). *Oecologia* **58**, 1-9.

Yip, E. C., K. S. Powers & L. Avilés. 2008. Cooperative capture of large prey solves scaling challenge faced by spider societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105** (33), 11818-11822.