

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

**Demografía de la araña social *Theridion nigroannulatum* Keyserling,
Reserva de Producción Faunística Cuyabeno,
Amazonía Ecuatoriana**

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado
en Ciencias Biológicas

GUSTAVO XAVIER CAÑAS VALLE

Quito, 23 de marzo de 2015

CERTIFICADO

Yo, Tjitte de Vries, Director de la disertación, CERTIFICO que el señor GUSTAVO XAVIER CAÑAS VALLE ha realizado la investigación sobre el tema “Demografía de la araña social *Theridion nigroannulatum* Keyserling, Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Amazonía Ecuatoriana” de acuerdo a las normas y técnicas establecidas. Una vez concluido el trabajo, conforme con las disposiciones reglamentarias, autorizo la presentación del informe respectivo.

Quito, 27 de febrero de 2015

.....

Director

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres por su paciencia, amor y dedicación, y a Dios, porque en su búsqueda me he sumergido en el estudio de la naturaleza.

Durante estos años hubo personas que en el camino generosamente me brindaron su apoyo técnico y humano. Aquí quiero dejar sentado mi sincero agradecimiento a Ian Stewart y Paulina Guarderas por su asistencia en el campo, a Marianita Valle por su dedicación en el laboratorio, a Pamela Hall, Hanna Tuomisto, Kalle Ruokolainen, Patricio Yáñez, y Cesar Chavez por compartir su conocimiento estadístico y apoyarme con mis preguntas metodológicas, a Alejandra Ortega por su apoyo técnico durante el proceso de redacción, a Rafael Polo y Ximena Grijalva por su apertura para discutir aspectos filosóficos, semánticos y lógicos y a Pablo Coronel por su apoyo incondicional.

Un agradecimiento sentido y especial a Jaime Lucio Jaramillo Azanza, campesino, shaman, amigo y compañero de caminatas. Espero que este trabajo honre nuestra amistad y a él por haber sido mi maestro y mentor.

En el plano profesional y de apoyo técnico, agradezco a Leticia Avilés por haberme incluido como asistente de campo en su proyecto de investigación realizado en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, dentro del cual realicé la presente investigación.

TABLA DE CONTENIDO

1. Resumen	1
2. Abstract	2
3. Introducción	3
4. Materiales y Métodos	10
4.1 Área de estudio y toma de datos	10
4.2 Definición de los estadios de vida	11
4.3 Determinación del tiempo de desarrollo entre estadios	12
4.4 Determinación de las Tasas de supervivencia entre estadios	15
4.5 Crecimiento de las telas	16
4.6 Densidad poblacional	16
4.7 Proporción de sexos	17
5. Resultados	18
5.1 Definición de los estadios de vida.	18
5.2 Determinación del tiempo de desarrollo entre estadios	19
5.3 Determinación de las tasas de supervivencia entre estadios	23
5.4 Crecimiento de las telas	24
5.5 Densidad poblacional	25
5.6 Proporción de sexos	28
5.7 Cópula: Observaciones de Comportamiento	29
5.8 Dispersión: Observaciones de Comportamiento	30
5.9 Múltiples cohortes formando un mismo grupo: Observaciones de Comportamiento	31
6. Discusión	32

7. Conclusiones	40
8. Literatura citada	42
9. Figuras	45
10. Tablas	57

LISTADO DE FIGURAS

Figura 1. Croquis de ubicación del Área de Estudio (A) dentro del círculo. En él está el Sendero A, de aproximadamente 700 metros de longitud, donde estuvieron las 131 telas de *Theridion nigroannulatum* estudiadas en este trabajo. El Área de Estudio está localizada al Sur Occidente del Puente del Río Cuyabeno, de la Carretera Tarapoa-Tipischa, dentro de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (RPFC). La RPFC está ubicada al E de Lago Agrio, en la Amazonía del Ecuador.

Figura 2. Hembra (izquierda) y Macho (centro) de *Theridion nigroannulatum*, dibujados a escala, mostrando la pata izquierda de cada par (PI, PII, PIII y PIV) y los pedipalpos (PpH = Pedipalpo de la Hembra, PpM = Pedipalpo del Macho). La PI en ambos sexos es utilizada para describir los ocho elementos anatómicos que la conforman (Tr-U = Tarso y Uña, M = Metatarso, Ti = Tibia, Pt = Patella, F = Femur, Tc = Trocanter, Cx = Coxa, enumerados en sentido distal-proximal). En el macho se describen además el Carapacho (Cr) y el Abdomen (Ab). La Tela de una Hembra Sola (Derecha) muestra la hoja doblada, elemento estructural del Refugio (Rf), y las líneas de seda de la Zona de Captura (ZC).

Figura 3. Desarrollo Post-embrionario de *Theridion nigroannulatum* Keyserling (Modelo de Canard adaptado de Canard y Stockmann, 1993) acompañado de una línea de tiempo para cuatro hitos en el ciclo de vida. Aquí se describen mudas previas no observadas (??) antes de la apertura del saco, los estadios (Categorías de Tamaño) sin diferenciación sexual (E1, E2, E3 y E4), enseguida los estadios descritos para Hembras (H5, H6 y H7) y para Machos (M5, M6 y M7), separados todos por las posibles mudas (m1 a m6). Se sugiere una muda adicional (m7?) antes de que las Hembras adultas tejan sus telas individuales (H8?), pues ellas parecen de mayor tamaño que las hembras H7. Los modos de alimentación, observados en el campo,

(Cañas Valle, G. datos no publicados) permiten diferenciar tres etapas de vida para la cohorte dentro de la tela materna, previas al momento en que se han registrado procesos de dispersión. Finalmente, se propone el período en que hubo casos observados de posible migración de machos entre telas.

Figura 4. Ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum* descrito como rangos de tiempo observados y estimados por evento sobre la base de los registros de presencia por estadio (categoría de tamaño). Las 36 cohortes estudiadas habitaron sus telas durante los seis primeros censos del estudio, octubre 1994 a enero de 1995. Los rangos de tiempo E1 a E4 corresponden a la presencia de estadios no sexualmente diferenciados. Los estadios diferenciados, M5 a M7 y H5 a H7, corresponden a la presencia de adultos, machos y hembras respectivamente. Adicionalmente, se presentan dos sumas de medias complementarias, obtenidas durante este análisis, integradas en E3 (101 días) y en E2 (107 días), las que describen dos intervalos posibles entre la presencia del saco de huevos y la dispersión de los individuos H7.

Figura 5. Abundancias de individuos estadio E1 por cohorte, descritas como frecuencias de cohortes observadas ($n = 16$). Los descriptores de las categorías de abundancia usadas en el gráfico son los valores más altos incluidos en cada intervalo.

Figura 6. Volúmenes ocupados por las telas de las cohortes de *Theridion nigroannulatum* con presencia de la hembra (media e intervalo de confianza [IC 95%]) y sin presencia de la hembra parental (media como columna), descritos para las categorías del ciclo de vida de la especie. Los códigos usados para las categorías son los siguientes: Hembra H7 en hoja doblada individual (H7F), H7F con su saco de huevos (H7F+S), H7F junto a su cohorte que crece entre E1 a E4 (H7F+E1, H7F+E2, H7F+E3, y H7F+E4) y cohortes de hembras sexualmente diferenciadas

(H5, H6 y H7). Para los datos por categoría de grupo con su hembra parental se presentan la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en cm³, provenientes de 112 telas medidas y censadas.

Figura 7. Espacio ocupado por la tela de *Theridion nigroannulatum* Keyserling, dividido para el número de individuos que la habitan, y descrito por cada una de las categorías del ciclo de vida (Para nomenclatura de las categorías ver Figura 6). Los datos por categoría se presentan con la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en cm³, provenientes de 112 telas medidas y censadas.

Figura 8. Valores de densidad de individuos de *Theridion nigroannulatum* por cada 1000 cm³ de espacio ocupado por su tela, descritos para cada categoría del ciclo de vida. (Para nomenclatura de las categorías ver Figura 6). Los datos por categoría se presentan como la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en números de individuos, provenientes de 112 telas medidas y censadas.

Figura 9. Gráfico de frecuencias para las proporciones de sexo reportadas por cohorte. Media de los datos 0,186 (IC 95% [0.118, 0.254]), 9:50 machos respecto de una cohorte dentro de la categoría c (46 a 53 individuos). Datos calculados a partir de 31 observaciones provenientes de un igual número de cohortes.

Figura 10. Esquemas que representan las distintas posturas que adoptan los individuos de *Theridion nigroannulatum*: **a**, posición de reposo con patas recogidas; **b**, posición mientras teje un hilo, similar a la de reposo con patas extendidas; y **c**, posición durante el apareamiento.

Figura 11. Rutas de dispersión de individuos de *Theridion nigroannulatum* descritas a partir tres telas y sus cohortes, observadas en los alrededores del área de estudio (PD2, PD3 y PD8). Desde el centro de un círculo de radio referencial de 100 cm, los vectores dibujados representan los hilos usados como vías de salida de arañas H7 y M7, trazados a escala y siguiendo los rumbos geográficos descritos en la tabla anexa. El norte se encuentra arriba, es decir en la marca 0° o 360°.

Figura 12. Esquema de la colonia PD3, realizado en el campo. La parte superior muestra una vista lateral de la colonia. La parte inferior representa una vista aérea del espacio y las hojas ocupadas. Escalas en centímetros resaltadas en recuadros adosados. Flechas rojas indican la ubicación de las hojas dobladas por hembras H7F.

LISTADO DE TABLAS

Tabla 1. . Descripción de los diferentes estadios de *Theridion nigroannulatum* a partir de los rangos descritos por los intervalos de confianza (IC 95%) de las medias del tamaño de la longitud combinada de la tibia y la patela de la Pata I, medidos en 306 individuos. Además de las medias se reportan las Desviaciones Estándar (DE).

Tabla 2. Tiempos de desarrollo para eventos del ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum*, descritos como intervalos expresados en días a partir del momento estimado para la puesta del saco de huevos. La duración de los estadios está descrita en días a partir del valor del intervalo calculado. Se reportan valores máximos, medias y desviaciones estándar (DE) en días.

Tabla 3. Tasas de supervivencia para estadios E1 a H7 tanto por el Método de Tabla de Vida (Rockwood, 2006) como por el Método Gráfico a partir de la composición de cada cohorte (Gad, 2007). La serie de datos por categoría de edad, en este caso por estadios de E1 a H7 (x), se encuentran junto a su tasa de supervivencia (lx). En la tabla inferior, separada, se reportan los valores de supervivencia únicamente para machos (M5 a M7), e inferior a esa los valores para las hembras (H5 a H7). En el caso del Método Geométrico o Análisis de Composición (Gad, 2007) los datos reportados en la tabla del recuadro son únicamente las medias armónicas (H) de la Supervivencia (lx) para la misma secuencia de estadios.

GLOSARIO

"La terminología más ampliamente usada para categorizar a la socialidad de insectos [la cual ha tenido profunda influencia en el desarrollo de conocimiento en Sociobiología] tuvo su punto de partida en Michener (1969) y fue ampliamente diseminada por Wilson (1971)" (Hunt, 2007, p. 189) y, eventualmente, ajustada en sus sucesivos trabajos (Wilson, 1975; Wilson, 2012).

Para algunos autores esta terminología tiene implicaciones teleológicas (Costa y Fitzgerald, 2005, citados en Lubin y Bilde, 2007) al describir los fenómenos que ocurren en los grupos de organismos *sensu lato* (Hunt, 2007). Esto crea situaciones en las que los conceptos se ven superados por la naturaleza que queremos observar y describir, es decir, los conceptos no son neutrales ni descriptivos. En este contexto se circunscribe la investigación de las arañas que experimentan vida grupal, descritas como "arañas sociales" (Kullman, 1972; Buskirk, 1981; D'Andrea, 1987; Avilés, 1997, Lubin y Bilde, 2007) y su nomenclatura.

Así, he preferido excluir el uso de cierta terminología de mis resultados y solamente citarla como parte de los aportes científicos dentro de los contextos de los autores incluidos en la literatura revisada para este trabajo. La siguiente recopilación de términos usados dentro de esta tesis tiene, por lo tanto, el propósito de contextualizar las explicaciones de procedimientos, la presentación de resultados y facilitar la discusión de los mismos tratando de no caer en implicaciones ni presunciones.

Cohorte: Grupo de individuos de *Theridion nigroannulatum* miembros de una misma F1, descendiente de una misma hembra parental.

Colonia: “Grupo de individuos que ocupan una estructura de seda continua y discreta que denominamos ‘nido’” (Avilés *et al.*, 2001).

Comportamiento Social, Socialidad: En este documento ambos términos serían sinónimos de grupalidad o comportamiento grupal, puesto que “si un término implica motivación o causa, debe ser reemplazado” (Hunt, 2007).

Datos censurados (Censored data): Datos de presencia de individuos a los cuales no se les pudo dar seguimiento en t_{n+1} luego del censo en t_n cuando se los registró. El motivo principal para en este estudio no poder darles seguimiento se debe a que fueron parte de las colecciones realizadas en t_n .

Grupo: Agregación de organismos de *Theridion nigroannulatum* que provienen de una o más cohortes. Para la selección natural en múltiples niveles, “los grupos relevantes son [...] diversos, desde una colonia social de insectos (como un superorganismo) o una bandada efímera de aves (a causa de las llamadas de advertencia), hasta grupos multigeneracionales (debido al uso prudente de recursos) o hasta una especie completa (para la reproducción sexual).” (Wilson y Wilson, 2007)

Nido: “Estructura de seda continua y discreta.” (Avilés *et al.*, 2001)

Tela: Es la estructura discreta elaborada por las arañas tejedoras, a partir de seda, que sirve como trampa o zona de captura de presas (Foelix, 2011).

Tasa de supervivencia: Probabilidad de que los individuos de un estadio n , no relacionado con una categoría de edad, sobreviva en el estadio n y, además, pase al estadio $n+1$ (Tasa de transición para Holsinger, 2011).

1. RESUMEN

El presente estudio describe por primera vez aspectos de la demografía y del ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum* Keyserling, en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (RPFC), a partir de un conjunto de 131 telas censadas y evaluadas periódicamente y de 283 individuos colectados. Se propone un modelo del ciclo de vida de la especie a partir de la descripción de diez categorías consecutivas de tamaño o estadíos, las cuales describen el proceso de desarrollo post-embriionario desde saco de huevos hasta machos y hembras. Se calculan las tasas de supervivencia para esos estadíos y se discute su relación con la proporción de sexos. Se utiliza el volumen ocupado por la tela, para analizarla como herramienta de una cohorte para sobrevivir, como un componente fundamental del cuidado parental que la hembra brinda a sus crías y como descriptor de la abundancia de individuos en una cohorte. Las telas censadas estudiadas estuvieron habitadas por una hembra sola y sus crías (98% de casos) o por dos o más hembras y sus cohortes (2% de los casos). Se documenta además en estas cohortes observaciones de los procesos de apareamiento y dispersión de los que participan los individuos adultos.

2. ABSTRACT

This document is the first detailed description of the demography and life cycle of *Theridion nigroannulatum* Keyserling, within the Reserva de Producción Faunística Cuyabeno based on data collected from 131 periodically evaluated webs and 283 collected individuals. A life cycle model for the species is presented here, which includes ten size classes or instars describing the postembryonic developmental process from egg sac to males and females. Calculated survival rates for those instars are presented, and their influence on the female biased sex ratio is discussed. The space occupied by the webs, as well as the fluctuations that occur on it as their cohorts are aging, are reported. The change in web volume is used here to discuss the function of the web as a tool for the survival of a cohort, as a main element of the extended maternal care, and as a descriptor of the abundance of individuals in a cohort. During this study, periodically evaluated webs sheltered a single female and its progeny (98% of the events reported) or a group of two or more females and their progeny (2% of the events reported). Observations of the mating and dispersion processes of those cohorts are also documented.

3. INTRODUCCIÓN

El fenómeno de la vida en comunidad, estudiado dentro de la teoría del comportamiento social (Wilson, 2012) está menos extendido en la Clase Arachnida que en la Clase Insecta (Taxonomía basada en Clowes, 2006). Dentro de las poco menos de 44.000 especies de arañas registradas hasta el momento (Platnick, 2012), el conjunto de conductas asociadas con distintos grados del comportamiento social ha sido descrito en 53 especies que representan a 12 familias (Whitehouse y Lubin, 2005 citado en Lubin y Bilde, 2007). De entre estas 53 especies, únicamente 23 viven en grupos que integran su comportamiento para la construcción y el mantenimiento de la tela, la captura de presas y el cuidado aloparental de la progenie (Agnarsson et al., 2006), calificadas genéricamente por sus autores como arañas de tipo “social”. Estas características corresponden a las arañas no-territoriales permanentemente sociales (Kullman, 1972; Buskirk, 1981; D'Andrea, 1987; Avilés, 1997).

La familia que incluye al mayor número de especies calificadas así como “sociales” es Theridiidae, con 12 especies en los géneros *Achaearanea*, *Anelosimus*, y *Theridion* (Agnarsson et al., 2006). La familia Theridiidae, Sundevall 1833, es el grupo de las arañas de patas con peine (comb-footed spiders) por la presencia de un peine ventral aserrado sobre el tarso IV (Roth, 1993; Kaston, 1978). En esta familia el tamaño de los individuos va de 1 – 14 mm, la mayoría menor a 8 mm. Poseen telas irregulares y se encuentran en la vegetación y en la hojarasca, bajo piedras, o sobre construcciones (D'Andrea, 1987). Theridiidae está compuesta por alrededor de 2000 especies en 45 géneros y tiene distribución global (Levi, 1982). La taxonomía molecular actual ha reorganizado la estructura de las familias de arañas y, por lo tanto, los números de especies y géneros seguramente han variado (Para datos actualizados ver Platnick, 2012). En *Theridion* la taxonomía ha sido revisada durante los últimos 20 años; sin embargo, la única especie social reportada hasta el momento para el

género es *Theridion nigroannulatum* Keyserling (Arnedo et al., 2007; Agnarsson et al., 2006).

Las *Theridion* sudamericanas parecen tener rangos de distribución estrechos o son organismos poco frecuentes (Levi 1963). El rango de distribución de *T. nigroannulatum*, por ejemplo, sobre la base de los pocos registros disponibles a la fecha, se encuentra comprendido entre los paralelos 6° Norte y 9° 30' Sur, por debajo de los 1912 msnm, en Perú (Moyobamba -860 msnm, Huánuco -1912 msnm y Tingo María -680 msnm), en Venezuela (San Carlos -San Carlos de Río Negro, Departamento Amazonas, baja Amazonía) (Levi, 1963) y en Ecuador (R.P.F. Cuyabeno, Prov. de Sucumbíos -243 msnm, P.N. Yasuní, Prov. de Orellana -200 msnm, Limón, Prov. de Morona Santiago -1000 msnm y Est. Jatun Sacha -400 msnm, Prov. del Napo) (Cañas Valle G. datos no publicados y Avilés et al., 2006).

Dentro del bosque nublado y tropical de la Alta Amazonía de Ecuador, Perú, y Venezuela, las colonias de la araña *Theridion nigroannulatum* Keyserling, aunque muy poco frecuentes, pueden ser fácilmente identificadas en medio de la vegetación del sotobosque puesto que mantienen una profusa estructura de hilos que desciende desde el refugio de la tela hacia el suelo del bosque (Levi, 1963; H. Levi com. pers. citado en Avilés, 1997; Avilés et al., 2006; Cañas Valle, G. datos no publicados).

Las especies de arañas denominadas “sociales” presentan parámetros demográficos particulares y una dinámica poblacional característica. El ciclo de vida de una araña social dura menos de un año. En el caso de especies sociales estudiadas en el Ecuador, el ciclo de vida puede durar entre 21 hasta un poco más de 26 semanas (*Anelosimus eximius* -Brach,

1975; Avilés, 1986), 28 a 31 semanas (*Aebutina binotata* -Avilés, 2000) o aproximadamente 17 semanas (*Anelosimus rupununi* -Avilés y Salazar, 1999). Como referencia, 52 semanas es la duración promedio del ciclo de vida de la mayoría de arañas, es decir, un año (Foelix, 2011).

El número de estadíos descritos para especies sociales ha sido reportado hasta el momento para *Anelosimus eximius* (Avilés, 1986) y existen datos preliminares en *Anelosimus domingo* (Avilés y Salazar, 1999). *A. eximius* presenta: 4 estadíos juveniles, y para individuos sexualmente diferenciados 3 estadíos de hembras y 2 de machos. A diferencia de como ocurre en los vertebrados, los estadíos discretos que representan los momentos entre mudas del exoesqueleto corresponden a categorías de tamaño y no de edad.

Las hembras de arañas “sociales” parecen reproducirse una sola vez en la vida: son semélparas, pues la mayor longevidad para un individuo hembra desde el momento de la eclosión va de 20 a 24 semanas (*Anelosimus eximius* –Avilés, 1986).

En cuanto a eventos de migración, un intercambio poco frecuente o casi casual entre poblaciones de la misma especie es suficiente para preservar la diversidad genética (Eberhardt, 2007). Precisamente, ésta es la suposición que surge de la estructura de las metapoblaciones de las colonias de las arañas “sociales”: baja migración intercolonial. En el caso de una metapoblación de demes multigeneracionales, la selección natural favorece el que los grupos que conforman la metapoblación, con baja migración entre ellos, compitan por crecer y alcanzar el momento de reproducirse y, por lo tanto, experimenten una presión de selección que favorezca la presencia de más hembras que machos dentro de cada deme (Avilés, 1986). Se espera entonces que las arañas no-territoriales permanentemente sociales

al formar grupos aislados presenten tanto una estructura de metapoblación como una proporción de sexos desviada hacia las hembras, ambas características asociadas con bajas tasas de migración entre grupos.

Sin embargo, el aislamiento de pequeños grupos reproductivos puede también generar una proporción de sexos desviado hacia las hembras (Hamilton, 1967). Al originarse un grupo a partir de una sola hembra fundadora, la ventaja reproductiva individual de la hembra se basa en que ella produzca menos machos, pues son las F1 hembras las que asegurarán una progenie más numerosa y, por lo tanto, un mayor número de grupos fundados por cada una de ellas y así una mayor eficacia biológica.

Se ha construido un marco teórico del fenómeno de la vida en grupo a partir de hitos biológicos comportamentales comunes entre las especies observadas hasta el momento: arañas que luego de eclosionar persisten en su tela materna formando grupos con distintos grados de permanencia. El fenómeno de la vida en grupos, bajo la denominación de comportamiento social, está representado en Theridiidae por organismos que tienen en común la característica del cuidado parental de la progenie por parte de la madre (Agnarsson et al. 2006). Cinco especies de *Theridion* hasta el momento presentan registros de cuidado maternal: *T. frondeum*, *T. longipedatum*, *T. pictum*, *T. varians* (Agnarsson et al., 2006) y *T. nigroannulatum* (Cañas-Valle G. datos no publicados). La asociación de individuos adultos dentro del nido materno luego de la madurez reproductiva es el hito de referencia que Agnarsson et al. (2006) usan en la historia natural de las especies consideradas para definir las o no como “sociales” y cuya consecuencia es que los nidos alberguen múltiples hembras junto a sus progenies.

Una estrategia de supervivencia grupal, de socialidad cooperativa con una estructura de población fuertemente subdividida ha sido reportada para *T. nigroannulatum*. La estrategia es descrita a partir de la observación de la presencia de una tela comunitaria, de conductas grupales de captura de presas, de participación de múltiples individuos en el aprovechamiento de la comida, de una proporción de sexos altamente desviada hacia las hembras en los estadios sexualmente diferenciados y de una proliferación explosiva de colonias grandes (Avilés et al., 2006). Se han documentado nidos que incluyen hojas no dobladas habitadas por grupos de hembras adultas, sus sacos y eventualmente sus múltiples progenies (rango: 10 a ~3100 hembras adultas, $n = 16$, 13.1% del total de colonias reportadas). Para la construcción de sus telas, las arañas ocupan hojas de plantas vivas como zona de refugio. El cuidado aloparental aunque no ha sido reportado directamente debería ocurrir en las telas habitadas por cohortes de múltiples hembras y sus crías.

En esta especie, los grupos de hembras adultas así como las hembras solas y sus progenies presentan tres de las cuatro características descritas como clave para las especies no-territoriales permanentemente sociales (Avilés et al., 2006; Cañas Valle, G. datos no publicados): conductas de captura y transporte grupal de la presa, así como aprovechamiento grupal de la comida. Desde la primera descripción disponible de las arañas de esta especie en la revisión del Género *Theridion* de America, Levi (1963) sugiere que *T. nigroannulatum* debería ser colonial o que presenta poblaciones densas, dado que “todas sus colecciones están formadas por muchos individuos”. En este contexto, información nueva sobre las telas y cohortes de esta especie aporta al mejor conocimiento de su historia natural.

Todas las colecciones, evaluadas durante la revisión del género, tuvieron muchos individuos. Incluso hubo una muestra de varios individuos de una misma tela: Tingo María, Perú (Levi

1963). Eventualmente, observaciones de telas habitadas desde por una hembra hasta por cerca de 4000 individuos: un registro en Cuyabeno, Ecuador, confirmaron que el hábito de formar grupos numerosos era una característica de esta especie. Así, *Theridion nigroannulatum* presenta telas habitadas por múltiples cohortes durante más de una generación, lo que la califica como una araña no-territorial y permanentemente social (Kullman, 1972; Buskirk, 1981; D'Andrea, 1987; Avilés, 1997) o de sociabilidad permanente (Avilés et al., 2001).

Aquí se reporta que *Theridion nigroannulatum* presenta grupos numerosos de individuos cohabitando una misma tela, los cuales proceden tanto de hembras fundadoras solas como de grupos que persisten en una misma colonia (Cañas Valle, G. datos no publicados y datos publicados en Avilés et al., 2006). Así, miembros de grupos de solamente una misma F1 o de varias F1 cohabitando construyen juntos la tela, a la cual le dan mantenimiento y la que usan para capturar de manera conjunta a las presas (no-territoriales). Allí, en su tela, se aparean antes de dispersarse y quienes no se dispersan usan la tela materna para albergar a su progenie (permanentemente sociales) (Cañas Valle, G. datos no publicados). Bajo estas consideraciones, *T. nigroannulatum* es calificada como “social” (Agnarsson et al., 2006).

El presente estudio, además de confirmar información previa, aporta datos a parámetros de la biología de la especie previamente descritos. Avilés et al. (2006) reporta proporciones de sexos en individuos subadultos desviadas hacia las hembras en las telas evaluadas, dimorfismo sexual en el tamaño de las hembras y presencia de colonias volátiles. En este estudio, así como en observaciones de campo posteriores a él, las telas de esta especie aparecen poco frecuentemente, de manera no predecible y en agregaciones asentadas usando condiciones ambientales todavía no descritas (Cañas Valle, G. datos no publicados). Las

telas de una o de varias hembras duran ya sea por una o por varias generaciones completas (Avilés et al., 2006 y Cañas Valle, G datos no publicados).

Antes de la presente investigación, las observaciones sobre la demografía y la dinámica poblacional realizadas para los nidos observados de *Theridion nigroannulatum* se centraron en datos reportados de distribución y de evaluación no consecutiva de aproximadamente 16 colonias cuyo rango de población va de 10 a 4000 individuos, de las cuales se describen su composición, la proporción de sexos, su estrategia de crecimiento y su mecanismo de dispersión (Avilés, 1997; Avilés et al., 2006).

El presente estudio describe por primera vez la demografía y el ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum* Keyserling en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, RPFC, a partir del estudio de 131 telas, en las que se evaluaron sus cohortes mediante 17 censos ocurridos en un período de 14 meses: entre octubre de 1994 y diciembre de 1995. Para ello, se definieron los diferentes estadios de vida de las arañas, se determinó la tasa de supervivencia para cada uno de ellos, se analizó la persistencia y los patrones de dispersión de los individuos respecto de sus telas maternas, se midió el crecimiento de las telas y el cambio de composición de las cohortes y se determinó, preliminarmente, la posibilidad de migración entre las cohortes.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 Área de estudio y toma de datos

El estudio se realizó en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (RPFC) (0° 1' S y 76° 19' W), en un área de aproximadamente 1622 m², ubicada a 600 metros del caserío asentado junto al puente del río Cuyabeno, de la vía Lago Agrio – Tarapoa – Tipishca (Figura 1). Allí se realizaron 17 censos con intervalos promedio de 18 días entre ellos, entre octubre de 1994 y diciembre de 1995.

Dentro de cada una de las telas, se contó el número de individuos presentes y se agruparon por categorías de tamaño. Para que exista consistencia en la toma de datos, las categorías establecidas *a priori* requirieron del uso de muestras referenciales colectadas en las cohortes más abundantes, presentes durante el primer censo. Las categorías fueron preliminarmente establecidas por inspección visual a partir de la descripción morfológica: el tamaño total del cuerpo con las patas delanteras y posteriores extendidas (posición de descanso), el volumen del abdomen y la longitud total de las patas del par I (Figura 2). Las patas del par I, o delanteras, son las de mayor crecimiento y más evidentes en los individuos en posición de descanso. Los individuos colectados inicialmente para la descripción de los censos correspondieron a juveniles sexualmente indiferenciados y a hembras pequeñas; únicamente se colectó adultos (machos y hembras) y sacos de huevos al final del estudio debido a la rareza de estos en el área de trabajo, en las cohortes observadas, y a la importancia de ellos en los procesos reproductivos de las colonias en seguimiento. Posteriormente, se describieron los estadios definitivos y a partir de ellos se ajustó los censos.

Los individuos de *T. nigroannulatum* estudiados en el presente trabajo corresponden a 131 telas registradas en el área de estudio. Este grupo de elementos estudiados estuvo formado

por 12 telas del Sendero A en el sitio CNR-CR localizadas por L. Avilés y seguidas por G. Cañas Valle (abril de 1994 a mayo de 1995), 104 telas localizadas y seguidas por G. Cañas Valle (septiembre de 1994 a mayo de 1995), y 15 telas de zonas fuera del área del Sendero A localizadas y seguidas por G. Cañas Valle entre agosto y diciembre de 1995.

4.2 Definición de los estadios de vida

Los datos para este análisis provinieron de las cohortes con mayor número de individuos disponibles en cada censo, de telas con individuos parasitados y de exhubias de individuos mantenidos en laboratorio. De esta forma, se realizó medición de 283 muestras: 260 individuos sexualmente indiferenciados, hembras diferenciadas y exhubias y 23 individuos machos. Las colecciones se hicieron en 44 telas.

En el laboratorio, 46 individuos (7 machos y 39 hembras) recolectados de una misma tela fueron criados siguiendo la metodología de alimentación sugerida por Robinson y Robinson, 1978. Las arañas siempre fueron mantenidas en lugares con iluminación indirecta, con una humedad cercana al 100% y a una temperatura ambiente promedio de 20°C. En este grupo se realizaron observaciones adicionales de comportamiento. Las muestras de las arañas criadas en laboratorio, con sus mudas, fueron preservadas con alcohol al 70% en frascos separados por fecha.

La variable para clasificar los diferentes estadios fue la suma de las mediciones del conjunto de la tibia y la patela de la pata derecha del par I (Figura 2) tanto en individuos sacrificados como en exhubias, ya que es el elemento que más fácilmente se puede estimar en los individuos vivos tanto en posición de descanso como de defensa. Luego, estos datos fueron analizados en dos tablas de frecuencias, una para juveniles y hembras y otra para machos.

Los grupos, marcadamente separados entre sí, observados en las tablas de frecuencias se escogieron como los diferentes estadios de desarrollo ontogenético. Así, los datos de las mediciones se agruparon y se obtuvo el número total de individuos medidos por cada estadio y las medias de longitud de la tibia más la patela, con sus intervalos de confianza (IC 95%). Seguidamente los censos se ajustaron dentro de estos diez estadios definidos a posteriori.

4.3 Determinación del tiempo de desarrollo entre estadios

Para el cálculo de las etapas del ciclo de vida de la especie, se usaron dos puntos de referencia: (1) el punto medio del proceso de incubación de los huevos y (2) el final del proceso de vida grupal de la cohorte –identificado ya sea por dispersión o por fundación. La incubación, hasta la eclosión de los huevos, puesto que ocurre dentro del saco y no es observada, se describe en esta investigación como el tiempo hasta la apertura del saco.

La determinación de los tiempos utilizando estos dos hitos del ciclo de vida se sostiene en las siguientes premisas. Ni la puesta ni la apertura del saco donde se alberga la puesta fueron eventos observados directamente –salvo en dos casos en que se registró solamente el proceso de salida de las arañitas de su saco. Entonces, se calculó los tiempos de incubación, es decir, de no apertura del saco, a partir de períodos, entre censos, de permanencia del saco viable (capullo sellado con huevos y protegido por la hembra) y hasta eventos observados de apertura activa del saco. Con los restantes sacos evaluados, asumo que los primeros encuentros en t_0 con cada uno de ellos se dan al azar a lo largo de su respectivo período de incubación. Entonces, asumo para el conteo del tiempo el día en el cual “en promedio” se dan todos esos primeros encuentros. Este día promedio será el punto medio del período de incubación estimado y descrito previamente mediante el procedimiento arriba indicado. Así,

todos los tiempos medidos a partir del encuentro con un saco de huevos viable fueron considerados como registrados en el punto medio del período de incubación. Por lo tanto se añadieron siempre ocho días al resultado final de los tiempos medidos usando la presencia del saco como hito de referencia.

En relación a los conteos del tiempo hasta el segundo hito de referencia, la medición comenzó con la presencia de individuos de la cohorte evaluada, la cual define el estadio al que corresponde el dato. En ninguno de estos casos se observó el saco de huevos. Si un estadio no fue observado en ninguno de los censos, pero sí se observaron los estadios inmediatos anterior y posterior en censos sucesivos, se asumió que su presencia ocurrió en la mitad del período entre esos censos. Del mismo modo actué para determinar el punto de terminación de los procesos de dispersión no observados activamente. Para cada rango de tiempo se cuenta con varias observaciones. Se considera terminado el conteo del tiempo en cada medición cuando se observa la ausencia efectiva de todos los individuos del estadio H7 o por la presencia de una o más hembras de ese estadio en hojas dobladas o acompañadas de un saco de huevos.

Finalmente, para describir la secuencia completa del ciclo de vida de la especie, sumé las medias de las secuencias de tiempo complementarias calculadas independientemente y, por lo tanto, relacioné sus valores máximos y mínimos, previamente establecidos mediante los intervalos de confianza (IC 95%) asociados con cada media.

Todos los datos de tiempo para cada estadio fueron descritos usando media, desviación estándar, intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior y el rango entre ambos límites del calculado. Este último valor lo asumo como el tiempo de duración del estadio. Los

intervalos de tiempo utilizados son mediciones únicas en el 75 % de los casos y son sumas de dos períodos entre censos en el 25 % restante.

4.4 Determinación de las tasas de supervivencia entre estadios

Desde un punto de vista evolutivo, la supervivencia y la eficacia biológica de los individuos de una especie pueden verse afectadas por el número y el tipo de interacciones que surgen entre ellos (Wilson y Wilson 2007). Entonces, es importante para especies calificadas como sociales reportar las posibles diferencias de tamaño y de composición de los grupos en los que habitan al mismo tiempo que sus tasas de supervivencia. Así, a partir de conteos y de observaciones directas e indirectas, las cohortes que habitaron las telas observadas durante este estudio fueron clasificadas por tamaño del grupo durante el estadio E1 y por el número de hembras parentales que las acompañaron en ese mismo momento.

Para cada tela en las que sus cohortes fueron observadas durante la mayor parte de su ciclo vital ($n = 25$), se realizó un análisis gráfico de abundancia neta de individuos por estadio: Análisis de Composición (Gad, 2007). Puesto que las cohortes no presentaron mudas sincronizadas de sus miembros, el estadio de cada cohorte fue calculado como el valor promedio del estadio, considerado como edad de los individuos que habitaban cada tela analizada. Las abundancias netas aquí calculadas y asignadas a un estadio promedio incluyen la consideración de que los datos censurados hacia la derecha (right censored data), provenientes de las colecciones realizadas, estuvieron presentes hasta el punto medio entre censos.

Al calcular la pendiente de las curvas así descritas se estableció el número medio de individuos que progresivamente desaparecen a lo largo de la secuencia de estadios. De este

modo usando el valor de la pendiente del gráfico se calculó las tasas de desaparición que combinan la mortalidad y la emigración (Gad, 2007) para cada estadio. Por diferencia obtuve las tasas de supervivencia que son complementarias y que en este caso describen a los individuos que permanecieron en la colonia durante cada estadio promedio al que representan. Los valores obtenidos de este modo por estadio para cada categoría de tamaño de cohorte se describieron como Medias Armónicas.

Como punto de referencia adicional se elaboró una Tabla de Vida (Life Table: Rockwood, 2006) para el conjunto más numeroso de colonias observadas: 114, que correspondió al intervalo más largo de censos consecutivos.

4.5 Crecimiento de las telas

Las medidas para este análisis fueron tomadas durante cada censo como valores **x**, **y** y **z**, de los ejes en el espacio ocupado por cada tela. Al mismo tiempo, se registraba la composición de la cohorte que la habitaba. La presencia tanto de los machos como de las hembras fue considerada como la ocupación de la tela por un individuo independientemente de su sexo, el cual aporta al estado de la tela habitada por la cohorte.

El espacio ocupado por la tela fue descrito para cada una de las categorías de ocupación. Fueron consideradas nueve categorías de tipo de cohorte u ocupación de la tela: desde H7F (la hembra fundadora adulta en su hoja doblada) hasta H7 (hembras adultas en el estadio de tamaño mayor para las colonias observadas) Figura 6. La forma del nido con la descripción y ubicación del refugio (Rf): la hoja doblada y la zona de captura de presas (ZC) se muestra en la Figura 2.

Los valores de volumen ocupado por la tela se calcularon para cada categoría de cohorte u ocupación de la tela y para el número de individuos que la habitan. Las mismas categorías de cohorte descritas para la Figura 6 fueron igualmente utilizadas en los siguientes análisis: Espacio disponible por habitante (Figura 7) y Densidad poblacional (Figura 8).

4.6 Densidad poblacional

En el tema de la densidad poblacional se vuelven fundamentales dos aspectos, (1) cuánto espacio estuvo destinado al servicio de un individuo: Espacio disponible por habitante (Figura 7), y (2) la Densidad Poblacional *per se* que es la tasa de habitabilidad del espacio, en este caso expresada como número de individuos por cada 1000 cm³ (Figura 8). Para observar cómo estas variables cambian con el tiempo, es necesario relacionarlas con los distintos momentos por los que atraviesan las cohortes, es decir, con el tipo de cohorte u ocupación que presenta cada tela evaluada.

Cuando es necesario describir el tamaño de una cohorte, los análisis presentan situaciones problemáticas de estimación del estadio de vida de dicha cohorte. Para resolver estos problemas se consideró los siguientes procedimientos. Primero, para los casos en los que la cohorte estuvo dispersa entre dos o más estadios se tomó como descriptor de estadio aquel en el que hubo un mayor número de individuos presente. Segundo, en el caso de ausencia de individuos de una cohorte en una categoría intermedia entre dos categorías con presencia de individuos, se asumió que el estadio descriptor de esta cohorte fue el estadio ausente. En especial, se aplicó esta segunda estrategia cuando fue a ese estadio ausente al que le correspondía estar presente en la secuencia de registros.

En la descripción del espacio disponible por habitante, el volumen ocupado por la tela se dividió para el número de individuos presentes en ella. Luego se agrupó los valores obtenidos de acuerdo al tipo de cohorte que la habitaba (Figura 6)

Para calcular la densidad poblacional se tuvo en cuenta el número de telas y la abundancia de individuos en cada una de ellas. Se describió a la densidad, por facilidad de interpretación, como el número de individuos de una cohorte de estadio determinado por cada 1000 cm³ de espacio ocupado por la tela (Figura 7).

En ambos casos, tanto para el espacio disponible por habitante como para la densidad poblacional las descripciones incluyeron cálculo de media, desviación estándar e intervalo de confianza superior e inferior para una p de 0.95.

4.7 Proporción de Sexos

A partir de los censos de 31 colonias, se calculó la proporción de sexos dividiendo el número de machos para el número total de individuos observados, machos y hembras. Los censos para este cálculo fueron seleccionados considerando el momento de mayor abundancia de machos para el total de hembras disponibles. Se calculó inicialmente los valores para las colonias en las categorías **a**, **b**, **c** y **d**. Luego se calculó el valor global para las 31 colonias con datos disponibles.

5. Resultados

5.1 Definición de los estadios de vida

Las 283 mediciones del segmento tibia - patela agrupadas en las dos tablas de frecuencias, para juveniles y hembras y para machos, produjeron 10 categorías de tamaño (Tabla 1). Las categorías fueron consideradas en este estudio como estadios del ciclo de vida e identificadas con las letras E (juveniles indiferenciados: E1 a E7), H (hembras: H5 a H7) y M (machos: M5 a M7). El número que acompaña a la letra corresponde a la posición del estadio en cada gradiente de tamaño.

En la Tabla 1 se describen en detalle las medias, la desviación estándar y los intervalos de confianza (IC 95%) calculados para cada categoría descrita. Allí, los siguientes rangos de tamaño del segmento tibia-patela describen a los individuos sexualmente indiferenciados: de 0.35 a 0.37 mm (E1), de 0.57 a 0.61 mm (E2), de 1.00 a 1.04 mm (E3) y de 1.71 a 1.79 mm (E4). En el caso de las hembras los rangos de tamaño son 2.83 a 2.91 mm (H5), 4.29 a 4.39 mm (H6) y 4.60 a 4.82 (H7). Finalmente, los rangos que describen a los machos son 1.52 a 2.14 mm (M5), 2.63 a 2.79 mm (M6) y 4.09 a 4.33 mm (M7). Los machos presentan categorías de tamaño equivalentes a las de las hembras pero ligeramente más pequeñas. El tamaño total de los individuos adultos vivos en posición de descanso (patas extendidas) fue 1.84 cm (n=6). El estadio con mayor número de individuos colectados fue el cuarto estadio sexualmente indiferenciado (E4), seguido del primer estadio reproductivo de las hembras (H5).

A partir de los datos aquí presentados, el desarrollo post-embrionario teórico de *Theridion nigroannulatum* fue resumido usando el Modelo de Canard (Canard y Stockmann, 1993). Estos autores realizaron una sistematización y unificación de terminología, a partir de varios

grupos de arácnidos, para presentar un modelo general de desarrollo post-embrionario. Así, la Figura 3 resume las siete etapas por las que pasa un individuo ya sea macho o hembra: individuos sexualmente indiferenciados (estadios E1 a E4), hembras (H6 a H7) y machos (estadios M5 a M7), desde la presencia del saco de huevos hasta el estadio en el que se ha observado tanto el apareamiento de los individuos como su dispersión.

Durante el trabajo de campo se observó, además, que ni las manchas negras, ni el color del abdomen concordaron completamente con la descripción de la especie (Cañas Valle, G. Datos no publicados). El lectotipo de *T. nigroannulatum*, Keyserling 1884, posee un abdomen de “...coloración brillante, de tonalidad café con manchas negras, y patas con anillos negros del ancho de anillos ligeros...” (Levi, 1963). Igualmente, todos los sintipos usados para la descripción de Levi mostraron esas mismas manchas negras en el abdomen. Sin embargo, de las 131 telas observadas, 27 de las cuales generaron cohortes que sobrevivieron durante la mayor parte de su ciclo de vida, solamente 2 presentaron las mencionadas manchas oscuras en la parte posterior del abdomen.

5.2 Determinación del tiempo de desarrollo entre estadios

Usando la secuencia ininterrumpida de censos más extensa del estudio que incluye el mayor número posible de grupos observados ($n = 36$ cohortes observadas en 6 censos sucesivos por un lapso de 86 días) se estimó la duración de cada uno de los 10 estadios descritos aquí para la especie (Tabla 1) y se determinó la secuencia en que cada uno de ellos estuvo presente durante el ciclo de vida (Figura 4). Así mismo se obtuvo dos estimaciones de duración del ciclo de vida: 101 días (medias integradas en E2) y 107 días (medias integradas en E3), desde la presencia del saco hasta que se completa la dispersión de los individuos del último estadio adulto. Los datos tomados de las 36 cohortes estudiadas no abarcaron en ningún caso el

proceso completo de desarrollo de una cohorte desde la presencia de la hembra H7 en la hoja doblada con su saco hasta que la F1 de esa hembra llegue a ser un grupo de adultos de estadio 7 (M7 o H7).

Cada una de las 36 cohortes usadas en este análisis fue observada por primera vez en momentos distintos de su ciclo de vida y por períodos de distinta duración. Por este motivo, fue necesario referenciar los datos de tiempos de permanencia de las cohortes en los estadios descritos, en unos casos usando el momento de la presencia del saco de huevos y en otros con el último registro probable de presencia de individuos de la cohorte en el último estadio adulto. Para los tiempos hasta y desde cada estadio hubo repeticiones, para un total de 86 datos usados en todo el análisis.

Comenzando desde el momento de la incubación, los ciclos de vida fueron observados de manera incompleta en 23 telas con sus cohortes. Los individuos nacidos dentro de estas telas fueron monitoreados hasta que experimentaron mudas previas al proceso de diferenciación sexual. Otras 17 telas estudiadas durante el mismo período fueron, por el contrario, observadas desde distintos estadios iniciales —en ningún caso desde la presencia del saco— hasta que los individuos de tamaño mayor, de las cohortes que albergaban, estuvieron sexualmente diferenciados y se dispersaron o doblaron una hoja en la planta donde estaba su tela materna. Estos individuos, únicamente hembras, luego de doblar solas la hoja para el refugio tejieron su saco de huevos. El primer registro de cada una de las cohortes de este segundo grupo de telas corresponde a momentos distintos del ciclo de vida de la especie, a partir del segundo estadio luego de la eclosión del saco. Estas cohortes no fueron observadas ni como saco ni durante el tiempo de incubación, sino a partir de los estadios E2, E3 y E4.

En la Tabla 2 se reportan las medias aritméticas calculadas para el número de días que transcurrió, para cada cohorte, entre la presencia del saco y un estadio determinado. Las medias calculadas con estos datos fueron integradas en E3 con aquellas calculadas a partir del número de días que cada cohorte vive desde un estadio determinado hasta la última presencia de individuos adultos no-reproductivos. Esta última afirmación no quiere decir que los individuos cuyas cohortes se evaluaron no se aparearon, sino que, simplemente, ese evento no fue observado en esas colonias. El apareamiento sí se observó en otras colonias de la especie antes de la dispersión y esos eventos se reportarán en la sección 5.7 de este documento. Los valores de tiempo que toma llegar a cada estadio en días se reportan en la Tabla 2 como medias con su desviación estándar y sus intervalos de confianza (IC 95%). Igualmente se reporta allí el tiempo de duración de cada estadio como el rango de días entre los intervalos de confianza para cada media. Valores máximos por categoría permiten determinar la máxima duración de cada estadio a partir de datos crudos.

En la Figura 4 se reporta que el proceso de muda no es sincronizado dentro de una misma cohorte y por lo tanto las cohortes presentan estadios que se solapan entre sí. Del mismo modo se observa que la diferenciación sexual ocurrió primero para los machos y luego para las hembras.

A partir del proceso de análisis de tiempos de desarrollo, se observó que, aunque en el caso de las hembras de *Theridion nigroannulatum* se espera que permanezcan en la tela materna y tejan allí su saco de huevos, solamente siete cohortes (cinco casos de una hembra cada uno y dos de dos hembras cada uno) presentaron este comportamiento de entre 17 posibles: un 35.3 % de las cohortes. Valorando estas siete observaciones, en función de una estimación conservadora del número de hembras que probablemente podían presentar este

comportamiento, se obtuvo que nueve de 108 hembras (8.3%) mostraron fidelidad a su tela materna. De esas nueve hembras, fueron siete las que incluso tejieron su saco de huevos allí. Las 108 hembras son el resultado de la suma del valor único más alto de hembras estadio H7 registradas en cada una de las 17 cohortes analizadas.

En el conjunto global de telas y tiempos de desarrollo analizados, la duración del período entre el punto medio de la presencia del saco de huevos en la tela materna y el último registro de presencia de hembras estadio H7 produjo dos medias: una de 101.3 días ($n = 15$, IC 95% [94.5, 108.1]) y otra de 107.4 ($n = 15$, IC 95% [100.7, 114.1]). El tiempo máximo reportado para este mismo intervalo es de 100 días, al integrar tanto en E2 como en E3 a los valores observados. Una tela no considerada en este análisis, por la falta de secuencia entre los censos que la describen, presentó una hembra F1 en hoja doblada 146 días después del registro inicial de su saco de huevos junto a la hembra parental. Como punto de comprobación de esta descripción se usó telas observadas fuera del área de estudio y no incluidas en este análisis. Este mismo período para dos telas que serán consideradas posteriormente en los eventos de dispersión: PD2 y PD3, duró 86 y 115 días respectivamente. Entonces, en promedio, en el transcurso de un año pueden ocurrir entre 3.1 y 3.3 ciclos de vida de esta especie.

Finalmente, la continuidad en la ocupación de una misma tela por una misma cohorte puede superar el período máximo calculado aquí de 107 días hasta la desaparición o dispersión de sus miembros adultos. Durante los seis primeros censos, en las 36 cohortes observadas, hubo cuatro casos de una hembra F1 cuyo saco de huevos se abrió y liberó crías en la misma planta donde ella se había criado. Aunque en estos casos hubo apertura del saco y liberación de

crías, no hubo continuidad de la presencia de la colonia 124 días después de que las crías salieran.

5.3 Determinación de las tasas de supervivencia entre estadios

Las observaciones realizadas durante el estadio E1 a los grupos de arañas estudiados fueron agrupadas en cuatro categorías de tamaño a lo largo de una gradiente de número de individuos presentes por cohorte. Todas ellas tuvieron solamente una hembra adulta presente al momento del registro. Por otro lado, dos cohortes que no fueron observadas en ese momento del ciclo de vida sino en el estadio E4, sin hembra adulta parental identificable, presentaron ambas un tamaño dos o más veces mayor que los valores para las cohortes individuales de las tres categorías descritas inicialmente. Estas dos cohortes formaron la categoría con mayor número de individuos y que se asumió formada por más de una cohorte al mismo tiempo, es decir, por más de una hembra.

Entonces, las cohortes de distintos tamaños estuvieron acompañadas de una o más hembras parentales y se agruparon en cuatro categorías, **a**, **b**, **c** y **d**. A partir del número de individuos presentes en el estadio E1 observados en 16 colonias fundadas por una hembra sola (observaciones directas) fue posible describir las tres primeras categorías. La categoría adicional: **d**, corresponde a las telas donde el tamaño del grupo vivo en estadio E4 o en estadios mayores puso en evidencia la presencia de más de una cohorte al momento de su fundación (suposiciones plausibles).

En la Tabla 3, se presentan las *tasas de supervivencia* calculadas para cada estadio utilizando el Método de tabla de vida y, como referencia adicional, por el Método gráfico. Posibles fuentes de error para el primer método serían las colecciones que no pudieron ser incluidas

en el cálculo y el hecho de que el seguimiento entre puntos de observación ocurrió a intervalos de 18 días (a partir de Avilés, 1986). En cuanto a las fuentes de error en el segundo procedimiento, principalmente es la estimación de la edad promedio que sirve para describir las abundancias por cohorte. En este segundo procedimiento sí pude incluir los datos censurados (censored data) para los cálculos. Estos valores corresponden a la media armónica de las probabilidades de ser registrado en la cohorte mientras se da el proceso de crecimiento entre el estadio n y el estadio $n+1$. Para el cálculo de las probabilidades de paso de un estadio a otro, se aplicó la ecuación de la línea recta a curvas de abundancia en función de estadio promedio. Las curvas fueron elaboradas a partir de 11 colonias con más de tres puntos censales.

Las tasas de supervivencia calculadas por el Método de tabla de vida son más conservadoras que las reportadas por el Método gráfico. Se observa que los valores de supervivencia de individuos están por encima de 0.50 en los estadios antes de la diferenciación sexual mientras que luego los valores caen por debajo de 0.40 en la curva conjunta de individuos sexualmente indiferenciados y hembras. Es interesante ver que las tasas de supervivencia de curvas independientes por sexo para organismos sexualmente diferenciados presentan valores de supervivencia mayores para machos que para hembras.

5.4 Crecimiento de telas

La identidad de la cohorte parece determinar el volumen de la tela que ocupa. En *Theridion nigroannulatum*, el cambio en el tamaño de la cohorte, discutido en el inciso siguiente, y en su composición son directamente proporcionales a las modificaciones del volumen de la tela que ella ocupa. En la Figura 6 se observa que el volumen de la tela se incrementa mientras cambia la composición de la cohorte que ella alberga: a mayor tamaño del estadio presente

en la cohorte mayor volumen ocupado por la tela. Igualmente, en la Figura 6, en los tres primeros estadios de las cohortes observadas, las telas con presencia de la hembra parental o fundadora, H7F, mantienen un volumen mayor (media descrita con intervalos de confianza) que el de aquellas telas donde la cohorte se encuentra sin ella (media presentada en el gráfico como columnas). Al aplicar un Test de Wilcoxon para la diferencia entre ambas medias, se mostró que hubo diferencias estadísticamente significativas (Test de Wilcoxon $C = 15$, $C > U_{0.10[4,4]}$, $p < 0.10$). Entonces, mientras las cohortes filiales se encuentran entre los estadios E1 al E3, las telas con presencia de la hembra parental mantienen un volumen promedio estadísticamente mayor que la media de aquellas telas donde la cohorte sobrevive sin su hembra parental. Cuando las cohortes observadas corresponden al estadio E4, los valores medios parecen ser similares independientemente de la presencia o no de la hembra. En este caso los valores para este estadio son insuficientes como para realizar una comparación estadística (Con H7F $n = 2$, Sin H7F $n = 7$)

Hasta antes de la diferenciación sexual que ocurre en el estadio E4, el volumen ocupado por las telas, para cohortes con y sin hembra, fluctúa poco (5920 cm^3 entre las medias de los estadios E1 al E3) con respecto al rango entre las medias de los estadios E5 al H7 (29435 cm^3), es decir, el primer rango representa un 20% del valor del segundo. Entonces, luego de la diferenciación sexual, el volumen observado fluctúa más. La media del volumen continúa creciendo, hasta alcanzar su punto máximo con las cohortes del estadio H6 (45749 cm^3). Finalmente en el estadio H7, la fluctuación del volumen vuelve a estrecharse y la media de volumen desciende a un valor similar al del estadio H5 (Figura 6).

5.5 Densidad poblacional

Al analizar el número de individuos por colonia, se evidenció la presencia de dos categorías principales de tamaño de las telas analizadas: 1) aquellas en las que solo hay una cohorte con determinado número de individuos y, 2) aquellas en las que puede haber más de una cohorte, categoría **d)** para la secuencia de categorías que se mencionan a continuación. Dentro de las primeras, se observó que para la abundancia de individuos estadio E1 ($n = 16$ cohortes) hay tres categorías de tamaño de cohorte eclosionada dentro del rango entre 18 y 52 individuos por registro: **a)** cohortes de entre 18 y 27 individuos, **b)** cohorte de entre 36 y 40 individuos y **c)** cohorte de entre 46 y 52 individuos.

El que las cohortes fluctúen entre 18 y 52 individuos sugiere que las telas habitadas por un número de individuos cercano al doble del rango de estos valores, y cuyo establecimiento no hubiese sido observado, pudo haber albergado a más de una cohorte. De las telas evaluadas que presentan una secuencia mayor a tres censos consecutivos ($n = 36$ telas) solamente el 7 % de ellas corresponden a la categoría de múltiples cohortes. El 93% restante corresponde a telas habitadas por grupos dentro del rango de tamaño de una sola cohorte, o descritos como tales además porque la salida de las crías del saco en ellas estuvo acompañada de una sola hembra o tuvo su origen en un único saco observado y dentro de una hoja doblada.

La Figura 5 describe la forma en que las 16 cohortes con individuos estadio E1 se agrupan en categorías de frecuencia que representan la abundancia de individuos por tela. De esta manera los datos crudos del tamaño de la cohorte antes mencionados producen en el gráfico barras asociadas en tres grupos dentro de los siguientes rangos: telas con (a) 18 hasta 29 individuos, (b) 34 a 41 individuos, y (c) 46 a 53 individuos. Un grupo adicional de telas observadas está formado con dos cohortes que seguramente comenzaron con más de 52

individuos, puesto que presentaron de 85 a 91 individuos en los estadíos E4 y H5-M5. Este tipo de tela sería entonces una tela-producto, pues alberga muy probablemente a una cohorte, que es el producto de las aperturas de más de un saco de huevos: cohorte-producto. Para este evento, los eventos de apertura del saco debieron ocurrir lo suficientemente cerca una de otra como para eventualmente derivar en una asociación entre los organismos nacidos de ellas. Estas categorías fueron usadas para el cálculo de proporción de sexos durante el presente estudio.

En la Figura 7 es posible observar como las cohortes E1 a E4, acompañadas de la hembra parental o descrita aquí como fundadora (H7F) presentaron telas con una disponibilidad de espacio por debajo de los 400 cm^3 (rango: 230 a 370 cm^3) para cada individuo. Al superar el período de diferenciación de sexos, las medias de disponibilidad de espacio por individuo fluctúan entre 1300 y 3400 cm^3 . Una hembra acompañando a su saco de huevos tiene disponible un volumen de 5750 cm^3 .

Al observar todo el ciclo de vida, los valores de densidad de individuos por tela fueron mayores en el grupo de cohortes cuyos individuos no estuvieron sexualmente diferenciados que en aquellos que mostraron madurez sexual (Test de Wilcoxon para dos muestras, 23.77, $P < 0.001$) (Figura 8).

Las cohortes durante su ciclo de crecimiento habitan progresivamente telas de mayor tamaño. Sin embargo, en el estadío H7 el tamaño promedio de la tela disminuye. Entre los estadíos H5 al H7, la densidad de individuos por tela se ha mantenido sin mayor variación.

Los números de individuos presentes en cada tela fueron descritos de acuerdo con el tipo de composición de la cohorte observada, utilizando estadíos de desarrollo generalizados para machos y hembras, dentro de un análisis global para todas las telas observadas durante la primera parte del estudio.

5.6 Proporción de sexos

Para el análisis de la proporción de sexos se evaluó si existían diferencias entre los valores de los distintos tamaños de cohortes, considerando las categorías a, b, c y d descritas previamente. Para las cuatro categorías de tamaño de cohorte, las proporciones fueron las siguientes: **a** presentó 0.111 (7:50 machos, $n = 1$), **b** registra 0.176 y 0.5 (9 a 25 machos por 50 individuos, $n = 2$), **c** tuvo 0.154 (8:50 machos, $n = 1$) y **d** presentó 0.061 y 0.188 (3 a 9 machos por 50 individuos, $n = 2$). Cinco de las 16 telas parte de este análisis presentaron censos que se extendieron más allá del estadío E1.

Sin embargo, el análisis global de las cohortes estudiadas no discriminadas por tamaño inicial de cohorte ($n = 31$) produjo una distribución de frecuencias de los valores de la proporción de sexos con tres picos. Los rangos descritos fueron los siguientes (1) entre 0.059 y 0.083 (3 a 4 machos por 50 individuos, $n = 6$), (2) entre 0.108 y 0.143 (5 a 7 machos por 50 individuos, $n = 10$), y (3) entre 0.154 y 0.250 (8 a 12 machos por 50 individuos, $n = 12$). Hubo dos registros fuera de rango, 0.40 y 0.50.

La proporción de sexos media del conjunto total de las telas muestreadas es de 0,186 (IC 95% [0.118, 0.254]), 9:50 machos respecto de una cohorte dentro de la categoría **c** (46 a 53 individuos).

5.7 Cópula: Observaciones de Comportamiento

Los eventos de cópula observados duraron tres minutos en promedio, y corresponden a la colonia PD3. La hembra y el macho se encuentran frente a frente: apenas se tocan con los palpos. El macho se acerca. La hembra mantiene el par I recogido y los dos metatarsos de estas extremidades separados (Figura 10c). El par I de patas del macho se encuentra sobre el par I de la hembra; el resto de patas están hacia atrás del cuerpo. La hembra eleva el cefalotorax permitiendo que el macho coloque entonces su cefalotorax debajo del cefalotorax de la hembra. Luego, el macho estira el pedipalpo izquierdo y lo coloca en el órgano sexual de la hembra (Figura 10c). El macho se separa por un instante, mientras que la hembra se queda estática. El macho entonces pasa las patas del par I por la parte antero-inferior del cefalotorax de su cuerpo. El único preámbulo aparente es la realización, por parte del macho, de un ligero golpeteo en el cuerpo de la hembra, mediante los palpos. En ocasiones las uñas de las patas de los pares II y III de la hembra apuntan al extremo del abdomen.

Cuando el macho se acerca nuevamente y repite la operación coloca el pedipalpo derecho en lugar del izquierdo. El macho, sin embargo, puede conectar el pedipalpo izquierdo al epigíneo de una hembra al inicio de la cópula. En este caso, el pedipalpo que permite la cópula en segundo lugar es el derecho.

Un evento fortuito provocó que la hoja donde estaba la pareja fuera movida y la hembra trató de alejarse. Esto permitió demostrar que el macho está definitivamente ligado a la hembra pues el pedipalpo no se separó del epigíneo. La porción antero-inferior del abdomen de la hembra se encontraba de frente al macho.

5.8 Dispersión: Observaciones de Comportamiento

Observaciones realizadas en tres colonias (PD2, PD3 y PD8) por un total de 16 horas, permitieron determinar que los individuos adultos se dispersan individualmente luego de aparearse. Aunque durante la dispersión machos y hembras adultos: M7 y H7, generaron rutas de seda que fueron seguidas por otros individuos, las arañas en todos los casos realizaron el proceso de dispersión seleccionando la ruta de salida de manera individual. En todos los casos relacionados con una misma colonia las rutas principales de salida siguieron direcciones diferentes (Figura 11). Incluso las direcciones de salida fueron completamente opuestas unas de otras. Las distancias de las rutas iniciales de salida y sus rumbos están descritas en la tabla que acompaña a la figura.

Durante las doce horas y media anteriores al evento de dispersión, ocurrieron cuatro eventos de cópula entre los miembros de una cohorte. No fue posible determinar si los eventos involucraron a distintos individuos, puesto que ni los machos ni las hembras de la cohorte observada estuvieron marcados. La proporción de sexos en la cohorte fue 0,105 (2 machos por 17 hembras).

Es posible observar líneas de seda saliendo de las telas cuyas cohortes de individuos adultos disminuyen día con día. Estas se continúan con la tela que se extiende hacia abajo y se originan en la parte alta de la tela. Inicialmente, se extienden horizontalmente alejándose del nido. Los hilos de salida se aseguran en las plantas adyacentes.

Los dos eventos de migración observados directamente (PD3 y PD8) ocurrieron durante la noche y duraron una mediana de 56 minutos. Los hilos de salida dejados por estos eventos

coincidieron con la apariencia y posición de los hilos encontrados en la tela PD2 cuando quedaba allí solamente 1 individuo H6.

5.9 Múltiples cohortes formando un mismo grupo: Observaciones de Comportamiento

La tela PD3 es el único ejemplo entre 131 telas monitoreadas en este estudio, observado de manera directa, del establecimiento de hembras adultas en hojas dobladas: hojas preparadas para servir de refugio a la madre y su cohorte, dentro de un área tan estrecha que eventualmente compartieron hilos y las cohortes que eclosionaron finalmente se mezclaron.

La colonia PD3 fue un conjunto de cuatro hojas dobladas observado dentro de un área de menos de 50 cm²: (Figura 12). Los hilos de las hojas dobladas se topaban entre sí; cada par de ellas se encontraba en una misma planta pero en diferentes hojas. En el caso de esta colonia, se observó entre las hojas que fueron puntos de fundación de colonia una distancia máxima de 6.6 cm y una distancia mínima de 1.4 cm; el promedio de distancia entre colonias fue de 4.9 cm. Los tres sacos de huevos, que finalmente estuvieron presentes allí, dieron lugar a una sola colonia. Esta se convirtió en el conjunto de arañas más numeroso registrado en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno durante este estudio: 120 individuos de más de tres categorías de tamaño y provenientes de tres cohortes diferentes.

6. Discusión

A partir de las observaciones realizadas durante esta investigación en un conjunto de 131 colonias observadas a orillas del Río Cuyabeno, dentro de la Reserva de producción Faunística Cuyabeno, ha sido posible proponer, de manera preliminar, los elementos constitutivos del proceso de Desarrollo post-embrionario de *Theridion nigroannulatum*: el número teórico de mudas requeridas para que las hembras y los machos alcancen la madurez reproductiva, con los tiempos de desarrollo asociados al proceso. El análisis de los censos realizados a las colonias estudiadas produjo una estimación de las tasas de supervivencia de los individuos machos, hembras y sexualmente indiferenciados de las cohortes observadas, permitió medir el crecimiento de las telas y sus cohortes asociadas, y realizar observaciones preliminares de eventos de migración entre ellas. Es decir, los cinco objetivos propuestos para describir de manera preliminar la Demografía de *Theridion nigroannulatum* han sido cumplidos. Adicionalmente, este estudio aporta con nuevos detalles sobre las estrategias de supervivencia y el comportamiento de una araña descrita como no-territorial y permanentemente “social” (Avilés, 1997).

Durante el presente estudio, la composición de los grupos que habitan las telas, el comportamiento de persistencia de los individuos dentro de ellas, así como ciertos aspectos de la morfología de *T. nigroannulatum* concordaron parcialmente con la información de las descripciones taxonómicas y de historia natural reportadas hasta la fecha para la especie: Levi (1963) y Avilés *et al.* (2006).

Avilés *et al.* (2006) habían reportado dimorfismo de tamaño en las hembras adultas y sugerido tanto la posibilidad de estrategias de supervivencia alternativas, competencia intracolonia o la presencia de un incipiente sistema de castas como posibles explicaciones.

Sin embargo el rango de tamaño reportado para ambos grupos de hembras no se solapa con ninguna de las categorías de los datos recogidos en este estudio. De hecho, ambos rangos de tamaño descritos: Hembras grandes (3.94 a 4.04 mm) y Hembras pequeñas (2.98 a 3.04 mm) están ubicados entre los estadíos H5 (2.91 a 2.83 mm, n = 72) y H6 (4.29 a 4.39 mm, n=14) reportados aquí. Una explicación sencilla para este evento sería que las muestras reportadas por Avilés *et al.* (2006) podrían ser variaciones de tamaño normales para los estadíos H5 y H6.

De acuerdo con los datos recogidos en la presente investigación, *Theridion nigroannulatum* presenta seis mudas durante su vida fuera del saco de huevos, lo que determina siete categorías de tamaño. Luego de la cuarta muda, los individuos muestran las características sexuales secundarias que determinan la diferenciación sexual: epigineo y pedipalpos desarrollados (Figuras 2 y 3).

En este estudio, por primera vez, se postula un esquema de Desarrollo Post-embriionario para *Theridion nigroannulatum* Keyserling, a partir del Modelo de Canard propuesto por Canard y Stockmann (1993) para ser usado en arácnidos. El modelo plantea líneas futuras de investigación pues mediante datos de observaciones de comportamiento (Cañas Valle, G. datos no publicados) plantea los mecanismos de sustento de los individuos en la cohorte y un posible momento de migración de machos entre telas.

Una de las características morfológicas descritas para la especie: la presencia de manchas en el abdomen, no fue constante entre las colonias observadas. *T. nigroannulatum*, Keyserling 1884, lectotipo, posee un abdomen de “...coloración brillante, de tonalidad café con manchas negras, y patas con anillos negros del ancho de anillos ligeros,...” (Levi, 1963). Todos los

sintipos usados para la descripción de Levi mostraron las manchas negras en el abdomen. Sin embargo, durante el trabajo de campo se observó que ni las manchas negras, ni el color del abdomen (Cañas Valle, G. Datos no publicados) fueron constantes. Esta puede ser una variación morfológica particular del conjunto de cohortes evaluadas en esta investigación, es decir, puede ser que la presencia de las manchas sea un carácter polimórfico y sus alelos involucrados estuvieron presentes en las cohortes evaluadas en una combinación tal que la expresión de la característica ocurrió solamente en el 1.5% de todas las telas observadas y en el 7.4% de las cohortes que sobrevivieron durante la mayor parte de su ciclo de vida.

Queda como línea futura de investigación el determinar cómo varía la presencia de manchas abdominales en distintos conjuntos de colonias dentro de la misma localidad o entre localidades y saber si este fenotipo puede estar asociado a patrones de supervivencia o a estrategias de comportamiento específicas.

El comportamiento de cuidado parental por parte de la hembra, prerrequisito para la evolución del comportamiento social en arañas (Agnarsson *et al.*, 2006) es también observado en el conjunto de cohortes analizadas aquí. Incluso parece ser que la presencia de la hembra pudiera influir en la capacidad de captura de presas de su cohorte, ya que hay diferencias significativas entre las medias del tamaño de la tela con y sin hembra durante los estadíos E1 a E3.

La tela es muy importante para las arañas tejedoras tanto solitarias como de vida grupal, pues es el recurso fundamental para la alimentación de ambas (Foelix, 2011) y es el vínculo que mantiene la relación entre las segundas (Yip y Rayor, 2011; Lubin y Bilde, 2007; Avilés, 1997). “Es probable que el espacio que una tela ocupa es aproximadamente tan grande como

es necesario para satisfacer los requerimientos energéticos mínimos del animal” (Riechert, 1974, citado en Foelix, 2011). Por lo tanto En el caso de una especie con cuidado parental extendido prodigado por la hembra, es plausible que la diferencias en disponibilidad de tela para el servicio de alimentación de las crías tengan impacto en su capacidad de desarrollarse de manera normal y aún de sobrevivir.

El impacto de la presencia de la hembra junto a su cohorte así planteado puede discutirse a la luz de los valores de densidad de individuos por tela y del tamaño total de la tela para una cohorte dada. Durante el ciclo de vida de *T. nigroannulatum*, el estadio E1 es el período con el dato de mayor densidad de individuos por volumen ocupado por la tela: 0.09 individuos por cm^3 u 11,61 individuos por cada 1000 cm^3 (Figura 5). Durante esta etapa del ciclo de vida, el espacio ocupado por la tela está en proceso de ajuste entre las dimensiones que tuvo la tela para alimentar a la hembra durante la incubación de los huevos y el momento en que la presencia de los recién nacidos genera una demanda de alimento repentina. El incremento en la media del volumen de la tela apunta a que esta demanda de alimento empuja a la hembra a incrementar el volumen de la tela progresivamente. La tela crece a pesar de que los individuos de los primeros tres estadios nunca fueron observados participando de tareas de tejido. El incremento del volumen de la tela y su mantenimiento constante, del que participa la hembra durante los tres primeros estadios parece formar parte del comportamiento de cuidado parental. Así se mejoraría las condiciones de captura de la tela, pues de su capacidad de construir y mantener los hilos del área de captura de la tela depende la provisión de alimento y la supervivencia de las crías y la suya propia. Además, en los estadios previos a la diferenciación sexual, las telas sin hembra ocuparon un espacio menor que las telas con hembra, lo que redundo en una menor probabilidad de captura de insectos y un menor tamaño de presas (Yip y Rayor, 2011).

Así, la característica más importante de las cohortes estudiadas de esta especie es la hembra parental. Su presencia acompaña a la existencia de altas densidades de individuos por espacio ocupado de las telas, densidades estadísticamente diferentes de aquellas calculadas para los estadíos posteriores al momento en que los individuos se han diferenciado sexualmente. Esta afirmación es plausible si consideramos que incluso para arañas que no viven en grupos “las densidades en el campo de las arañas tejedoras son determinadas por algunas combinaciones de estructura del hábitat [seleccionada por la hembra en este caso] y de actividad de las presas (Rypstra, 1983).

La presencia de la hembra y el cuidado parental son considerados como pre-requisitos fundamentales para la evolución de organismos calificados como sociales (Agnarsson *et al.*, 2006). Por lo tanto, los datos presentados hasta aquí dejan abierta la puerta para posteriores análisis sobre la importancia de la presencia de la hembra en esta especie como aporte para la eficacia biológica de los miembros de las cohortes antes de la diferenciación sexual, puesto que parece influir en el volumen ocupado por la tela de las cohortes sexualmente indiferenciadas.

En cuanto a la descripción de los tamaños de las cohortes, 15 de las 16 cohortes que presentan observaciones en estadio E1 tuvieron una hembra adulta sola acompañándoles durante el registro. También, no todas las telas de las 16 evaluadas pueden vincularse directamente con un único saco de origen para su cohorte. De todos modos, al menos 2 cohortes de cada categoría de abundancia presentaron observaciones previas de la presencia de sacos: un solo saco en cada caso. También, en todas las observaciones de hembras con saco ($n = 41$), el número de sacos presentes junto a la hembra fue uno. El 93 % de las telas evaluadas, las

cuales presentan una secuencia mayor a tres censos consecutivos ($n = 36$ telas), corresponde a colonias dentro del rango de una sola cohorte, característica establecida por que la apertura del saco en ellas estuvo acompañada de una sola hembra u originada por un único saco, dentro de una hoja doblada. Finalmente en laboratorio, las arañas bajo condiciones de escasas de alimento consumieron su único saco de huevos solamente para ponerlo nuevamente cuando las condiciones de disponibilidad de alimento mejoraran. Es decir, hay datos que respaldan la suposición de que un solo saco de huevos, puesto por una única hembra, puede dar origen a cohortes en tres categorías de abundancia de individuos en el estadio E1 que no se solapan entre sí. Igualmente, la presencia de cohortes en el contexto general del estudio dentro del rango de abundancia **d**, es decir, de 85 a 91 individuos, puede ser explicado fácilmente como consecuencia de la agregación de dos o más sacos, puestos por dos o más hembras.

De manera conservadora, y siguiendo la descripción de Avilés *et al.*, 2006, podríamos decir que las telas de una sola hembra que fueron observadas construyendo un nuevo espacio para sus crías, fueron gémulas de alguna colonia multigeneracional y permanentemente social no observada en los alrededores del área de estudio. Entonces, las cohortes de hembras solas observadas serían una excepción pues no debían ser tan frecuentes ni debían lograr dejar descendencia que iniciara un nuevo ciclo de vida. Las colonias solitarias de especies sociales se suponen más frecuentes a mayores altitudes (Purcell y Avilés, 2007). Por otro lado, la grupalidad expresada entre hembras adultas debía favorecer el desarrollo de las cohortes de esta araña “social”. Sin embargo, 22 de 126 cohortes establecidas por una hembra sola, llegaron a tener individuos de estadio H7-M7 y plausiblemente produjeron similares telas fundadas por 1 hembra en lugares no observados.

Entonces la estrategia de reproducción mediante hembras solas fundadoras produce individuos adultos que eventualmente se aparean, se dispersan y reproducen durante el estadio H7-M7. Al parecer, esta estrategia reproductiva sería al menos igual de importante que la estrategia de telas multigeneracionales, pues permite el establecimiento de telas y cohortes reproductivas de la especie. Estas telas lograron establecerse en el área de estudio durante un período de tiempo mayor a la duración de un ciclo de vida (101 días) y sin formar agregaciones permanentes de más de una hembra.

La única observación directa de la formación de una cohorte producto de la combinación de los descendientes de varias hembras diferentes se dio en la tela PD3. La presencia de telas dobladas por cuatro hembras, que no compartían hilos comunes pero que se encontraban muy próximas entre sí, permitió eventualmente que las cohortes se asociaran y que formaran una tela común. De las cuatro hembras fundadoras solamente tres tuvieron cohortes que fueron parte de este proceso que concluyó con la dispersión de la mayor parte de los individuos.

En cuanto a observaciones de comportamiento, el apareamiento dentro de la misma cohorte materna y la dispersión luego del apareamiento mencionadas en el párrafo anterior fueron observadas directamente en una y dos colonias de esta especie, respectivamente. Queda pendiente el registrar réplicas de estas observaciones para sustentar el hecho de que en *Theridion nigroannulatum* el apareamiento endogámico es una práctica regular previa a la dispersión.

Al analizar la proporción de sexos, de machos respecto de las hembras, el rango de dispersión de los valores estuvo entre 0.063 y 0.286, con una media de 0.220. Es decir, el sexo con

mayor número de individuos son las hembras, lo que concuerda con lo reportado por Avilés *et al.*, 2006 (Proporción de sexos calculada a partir de la media ponderada = 0.127), a pesar de que el valor reportado en este estudio es mayor. La falta de datos de proporción de sexos para las cuatro categorías de tamaño de cohorte no permitió determinar el comportamiento de este parámetro poblacional para distintos tamaños de cohorte. Un seguimiento más cercano de cohortes de distintos tamaños durante varios ciclos de vida es recomendable.

Finalmente los valores de proporción de sexos no serían afectados por una mortalidad diferencial de los machos pues los valores de supervivencia de machos son mayores comparados con sus equivalente en las hembras (Tabla 3).

7. Conclusiones

Dos estrategias de supervivencia: una grupal y otra solitaria, están presentes en esta especie (Cañas Valle, G. datos no publicados; Avilés, 1997; Avilés *et al.*, 2001; Avilés *et al.*, 2006). La primera descrita en la literatura, y observada en el campo también por el investigador fuera del área de estudio, son nidos que incluyen hojas no dobladas habitadas por grupos de hembras adultas, sus sacos y eventualmente sus progenies, los cuales permanecen juntos por más de una generación en el mismo sitio, generando eventualmente gémulas en los alrededores de lo que se ha denominado como “colonia”, concordando con el léxico usado hasta el momento en arañas “sociales”. La segunda, reportada como una estrategia estable de supervivencia de individuos hasta que llegan a reproducirse, que corresponde a nidos contruidos en hojas independientes, dobladas por hembras solitarias como preparación a la puesta del saco de huevos o cámara de eclosión, es descrita aquí por primera vez. Previamente, puesto que estas “colonias” no fueron fundadas por más de una hembra, Avilés (1997) consideraba que eran entidades de corta duración y con una alta tasa de extinción y las excluía de los análisis (Avilés *et al.*, 2006). En ambas estrategias las arañas ocupan hojas de plantas vivas como zona de refugio. Por otro lado, en este estudio se confirmaron características descritas para las cohortes de esta especie. En *Theridion nigroannulatum*, los grupos de hembras adultas así como las hembras solas y sus progenies presentaron tres de las cuatro características descritas como clave para las especies no-territoriales permanentemente sociales (Avilés *et al.*, 2006; Cañas Valle, G. datos no publicados): conductas de captura y transporte grupal de la presa, así como aprovechamiento grupal de la comida. Sin embargo, la formación de nidos comunales con presencia de múltiples hembras adultas y sus progenies no ocurrió de manera activa en el caso de los grupos establecidos por hembras solas observados en este estudio. Por el contrario, son poco frecuentes los grupos de hembras que ponen sus sacos en proximidad una de la otra y que eventualmente confluyen

en lo que se ha descrito aquí como cohorte-producto, dentro de una tela-producto. Claro que en esta especie así como en otras especies de arañas que presentan pocos casos de migración intercolonial se cumple que la proporción de sexos está desviada hacia las hembras, una de las características que podría ser seleccionada a nivel de grupo (a partir de Wilson y Wilson, 2007). La descripción de las *Theridion* de América (Levi, 1963) sugiere que *T. nigroannulatum* debería ser colonial o que presenta poblaciones densas, dado que “todas sus colecciones están formadas por muchos individuos”. Ante lo descrito hasta aquí, la presencia de la estrategia solitaria reportada por primera vez dentro del presente estudio aporta a la comprensión de la historia natural de *T. nigroannulatum* y presenta la hipótesis de que el comportamiento descrito como cooperativo en esta especie no ocurre de manera permanente ni es buscado activamente como es reportado hasta ahora.

8. Literatura Citada

- Agnarsson, I., Avilés L., Coddington, J.A., y Maddison, W.P. 2006. Sociality in the Theridiid Spiders: Repeated origins of an evolutionary dead end. *Evolution*. 60 (11): 2342-2351.
- Arnedo, M.A., Agnarsson, I. y Gillespie, R.G. 2007. Molecular insights into the phylogenetic structure of the spider genus *Theridion* (Araneae, Theridiidae) and the origin of the Hawaiian *Theridion*-like fauna. *Zoologica Scripta*, 36 (4): 337–352.
- Avilés, L. 1986. Sex-ratio bias and possible group selection in the social spider *Anelosimus eximius*. *The American Naturalist* 128 (1): 1-12.
- Avilés, L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. (J. Choe y B. Crespi, eds) pp. 476-497. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Avilés, L., Maddison, W.P., y Agnarsson, I. 2006. A New Independently Derived Social Spider with Explosive Colony Proliferation and a Female Size Dimorphism. *BIOTROPICA* 38(6): 743–753
- Avilés, L., Maddison, W.P., Salazar, P.A., Estévez, G., Tufiño, P. y Cañas G. 2001. Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 74 (3): 619–638.
- Avilés, L. y Salazar, P.A. 1999. Notes on the social structure, life cycle, and behavior of *Anelosimus rupununi*. *Journal of Arachnology* 27: 497-502
- Buskirk, R.E. 1981. Sociality in the Arachnida. En *Social Insects*, vol 4. (H.R. Hermann ed.) pp. 282-367. Academic Press, New York, U.S.A.
- Canard, A. y Stockmann R. 1993. Comparative postembryonic development of arachnids. *Memoirs of the Queensland Museum*, 33(2), 461-468.

- D'Andrea, M. 1987. Social behaviour in spiders (Arachnida Araneae). *Monitore zoologico italiano*. N.S. Monografia 3.
- Dial, R.J., M.D.F. Ellwood , E.C. Turner, and W.A. Foster. 2006. Arthropod Abundance, Canopy Structure, and Microclimate in a Bornean Lowland Tropical Rain Forest. *Biotropica* 38 (5): 643-652.
- Gad, A. 2007. Principles of Demography. <http://faculty.ksu.edu.sa/Ashry/lectures/PRINCIPLES%20OF%20DEMOGRAPHY.pdf> (visitado 10 de diciembre del 2012)
Fecha de elaboración del documento: 31 de octubre del 2011
- Eberhardt, L.L. 2007. A Course in Quantitative Ecology. The Pennsylvania State University.
[www.afsc.noaa.gov]
- Foelix, R. F. 2011. *Biology of Spiders (Third Edition)*. Oxford University Press. New York, USA.
- Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. *Science* 156: 477-488.
- Holsinger, K. 2011. Lefkovich Matrix Models. <http://darwin.eeb.uconn.edu/eeb310/lecturenotes/pva/node5.html> (visitado 10 de diciembre del 2012) Fecha de elaboración del documento: 19 de septiembre del 2011
- Hunt, J. 2007. *The Evolution of Social Wasps*. Oxford University Press, Inc., New York, USA
- Kullmann, E.J. 1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae) *Am. Zool.* 12: 419-426.
- Levi, H. 1963. American spiders of the genus *Theridion* (Araneae, Theridiidae) *Bull. Mus. Comp. Zool.* 129: 481-589.
- Lubin, Y. y Bilde, T. 2007. The Evolution of Sociality in Spiders. *Advances in the Study of Behavior*, Vol. 37: 83-145.

- Robinson, M.H. y B. Robinson.1978. Culture Techniques for *Acanthops falcata* a neotropical mantid suitable for biological studies (with notes on rising web building spiders). *Psyche* 85(2-3): 239-247.
- Rockwood, L. L. 2006. Introduction to population ecology. Blackwell Publishing. Malden, USA.
- Rypstra, A.L. 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities; a test using field enclosures. *Oecologia* 59:312-316
- Wilson, D.S. y Wilson, E.O. 2007. Rethinking the Theoretical Foundation of Sociobiology. *The Quart. Rev. Biol.* 82: 327-348
- Wilson, E.O. 1975. Sociobiología: La Nueva Síntesis (Edición Española, 1980, de la Edición Original por The Belknap Press of Harvard University Press de Cambridge, Massachusetts, USA), Ediciones Omega, Barcelona, España.
- Wilson, E.O. 2012. La Conquista Social de la Tierra. Editorial Debate, Madrid, España.
- Yip, E.C. y Rayor, L.S. 2011. Do social spiders cooperate in predator defense and foraging without a web? *Behav. Ecol. Sociobiol.* 65(10), 1935-1947

9. Figuras

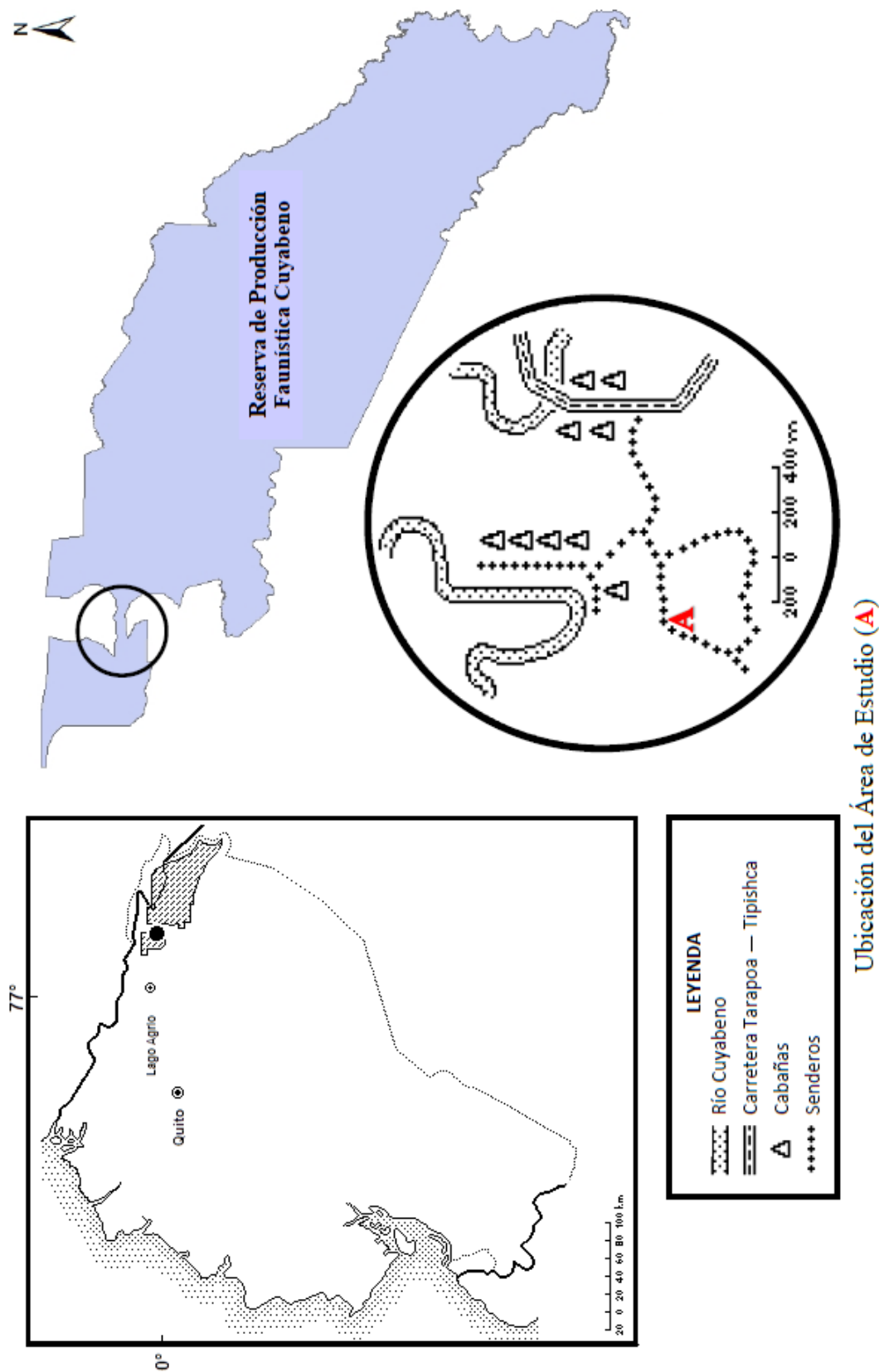


Figura 1. Croquis de ubicación del Área de Estudio (A) dentro del círculo. En él está el Sendero A, de aproximadamente 700 metros de longitud, donde estuvieron las 131 telas de *Theridion nigroannulatum* estudiadas en este trabajo. El área de estudio estuvo localizada al Sur Occidente del Puente del Río Cuyabeno, de la Carretera Tarapoa-Tipishca, dentro de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (RPFC). La RPFC está ubicada al E de Lago Agrio, en la Amazonía del Ecuador.

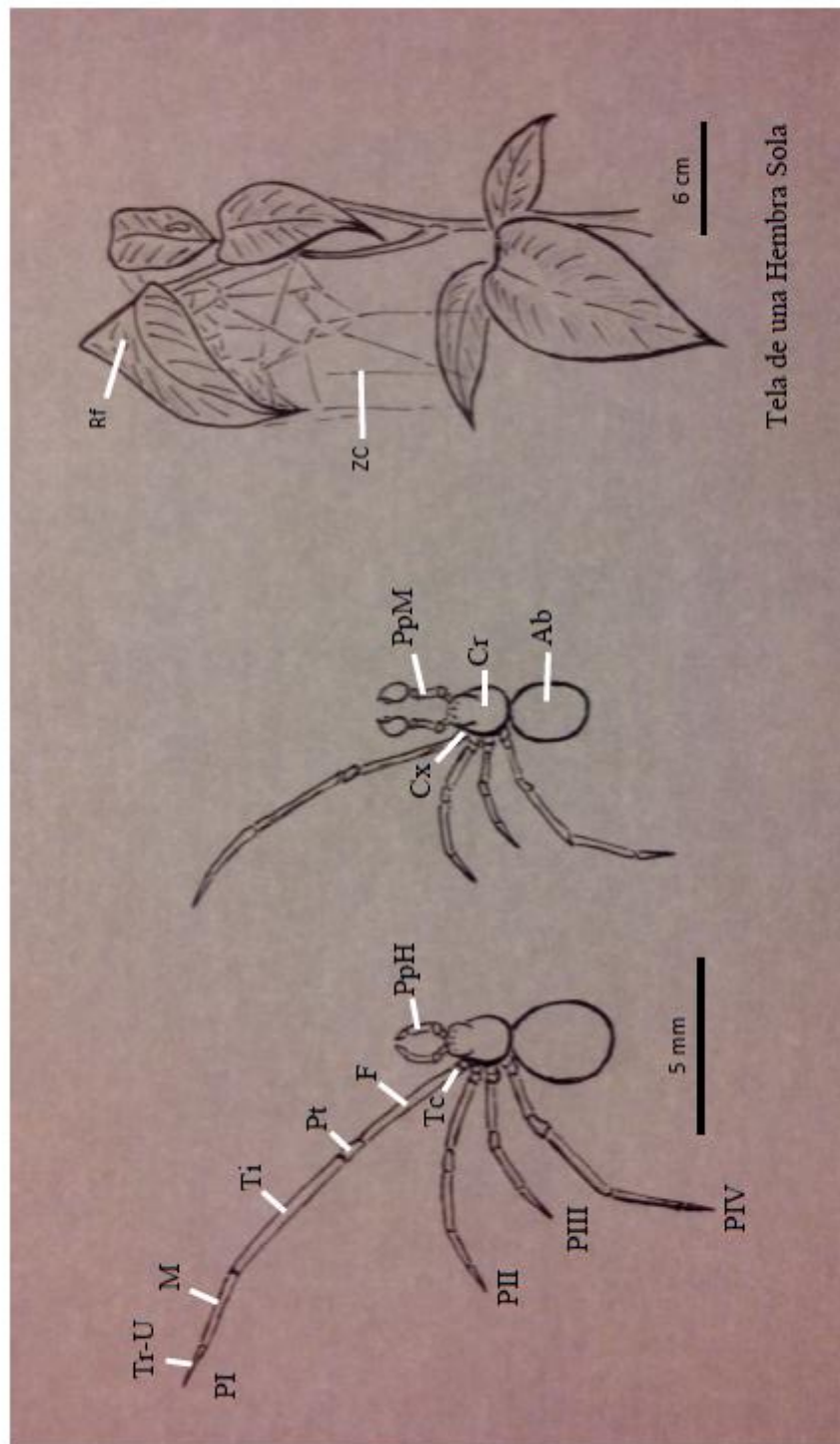


Figura 2. Hembra (izquierda) y Macho (centro) de *Theridion nigroannulatum*, dibujados a escala, mostrando la pata izquierda de cada par (PI, PII, PIII y PIV) y los pedipalpos (PpH = Pedipalpo de la Hembra, PpM = Pedipalpo del Macho). La PI en ambos sexos es utilizada para describir los ocho elementos anatómicos que la conforman (Tr-U = Tarso y Uña, M = Metatarso, Ti = Tibia, Pt = Patella, F = Femur, Tc = Trocanter, Cx = Coxa, enumerados en sentido distal-proximal). En el macho se describen además el Carapacho (Cr) y el Abdomen (Ab). La Tela de una Hembra Sola (derecha) muestra la hoja doblada, elemento estructural del Refugio (Rf) y las líneas de seda de la Zona de Captura (ZC).

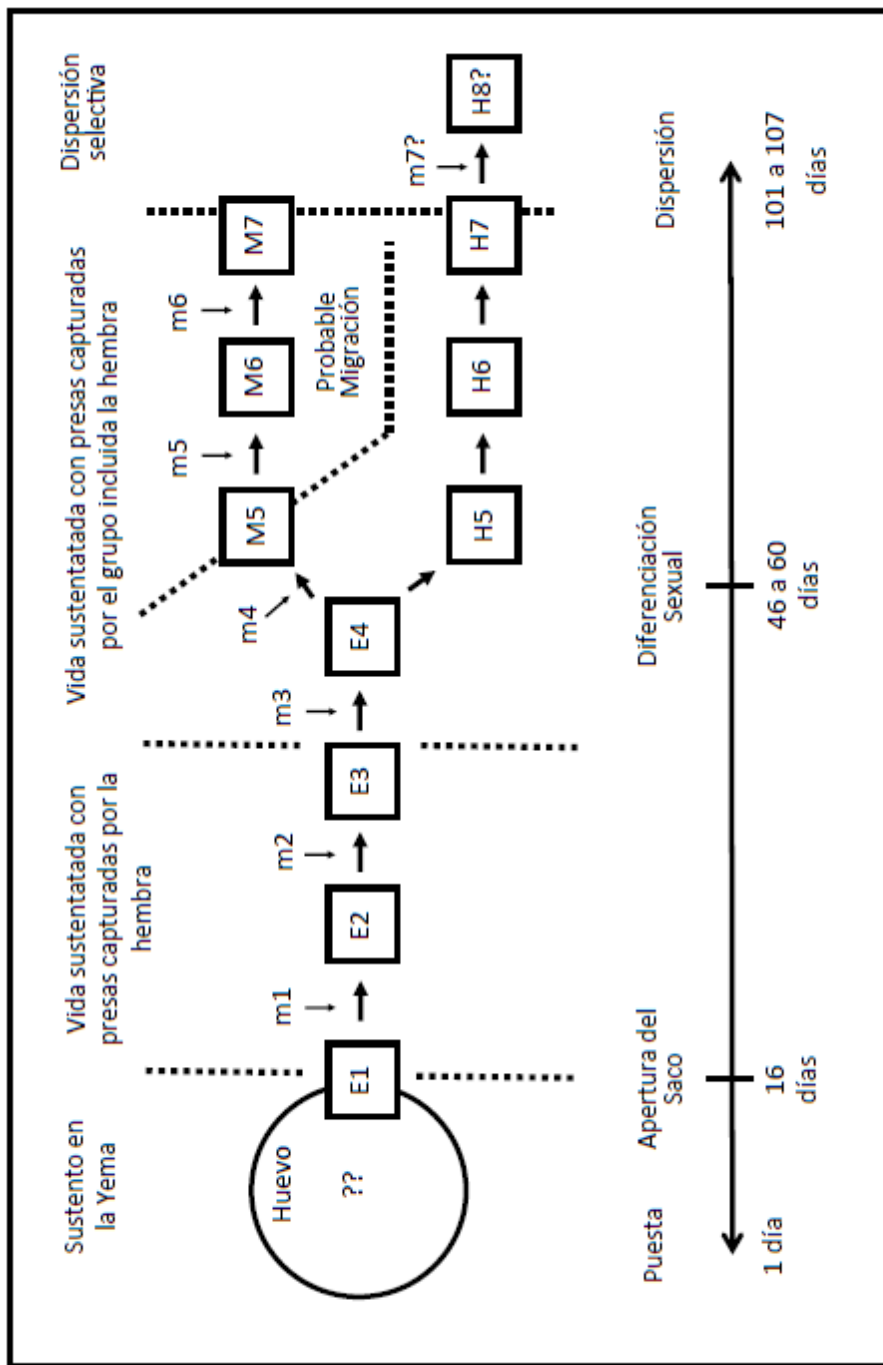


Figura 3. Desarrollo Post-embriionario de *Theridion nigroannulatum* (Modelo de Canard adaptado de Canard y Stockmann, 1993) acompañado de una línea de tiempo para cuatro hitos en el ciclo de vida. Aquí se describen mudas previas no observadas (??) antes de la apertura del saco, los estadios (categorías de tamaño) sin diferenciación sexual (E1, E2, E3 y E4), enseguida los Estadios descritos para hembras (H5, H6 y H7) y para machos (M5, M6 y M7), separados todos por las posibles mudas (m1 a m6). Se sugiere una muda adicional (m7?) antes de que las hembras adultas tejan sus telas individuales (H8?), pues ellas parecen más grandes que las hembras H7. Los modos de alimentación, observados en el campo (Cañas Valle, G datos no publicados), permiten diferenciar tres etapas de vida para la cohorte dentro de la tela materna, previas al momento en que se han registrado procesos de dispersión. Finalmente, se propone el período en que hubo casos observados de posible migración de machos entre telas.

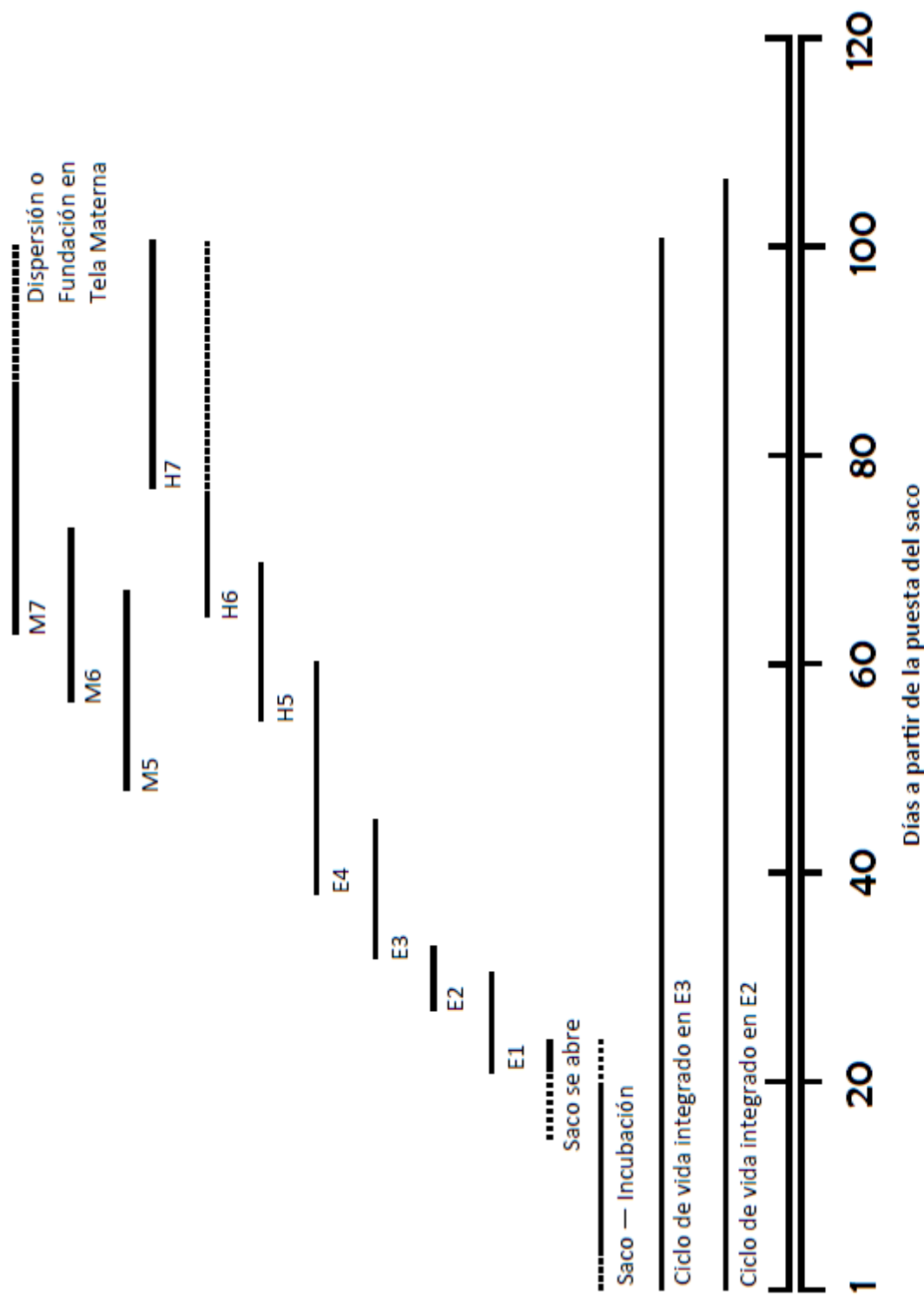


Figura 4. Ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum* descrito como rangos de tiempo observados (—) y estimados (.....) por evento sobre la base de los registros de presencia de las cohortes en sus telas, por estadio (categoría de tamaño). Las 36 cohortes estudiadas habitaron sus telas durante los seis primeros censos del estudio, octubre 1994 a enero de 1995. Los rangos de tiempo E1 a E4 corresponden a la presencia de estadios no sexualmente diferenciados. Los estadios diferenciados, M5 a M7 y H5 a H7, corresponden a la presencia de adultos, machos y hembras respectivamente. Adicionalmente, se presentan dos sumas de medias complementarias, obtenidas durante este análisis, integradas en E3 (101 días) y en E2 (107 días), las que describen dos intervalos posibles entre la presencia del saco de huevos y la dispersión de los individuos H7.

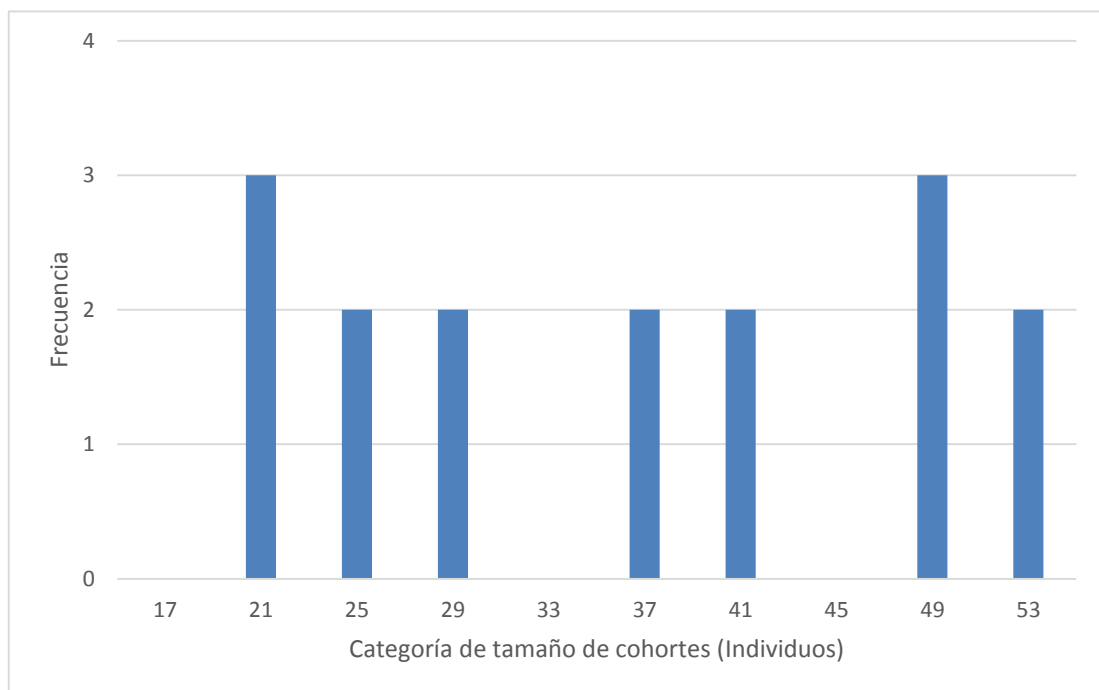


Figura 5. Abundancias de individuos estadio E1 por cohorte, descritas como frecuencias de cohortes observadas ($n = 16$). Los descriptores de las categorías de abundancia usadas en el gráfico son los valores más altos incluidos en cada intervalo.

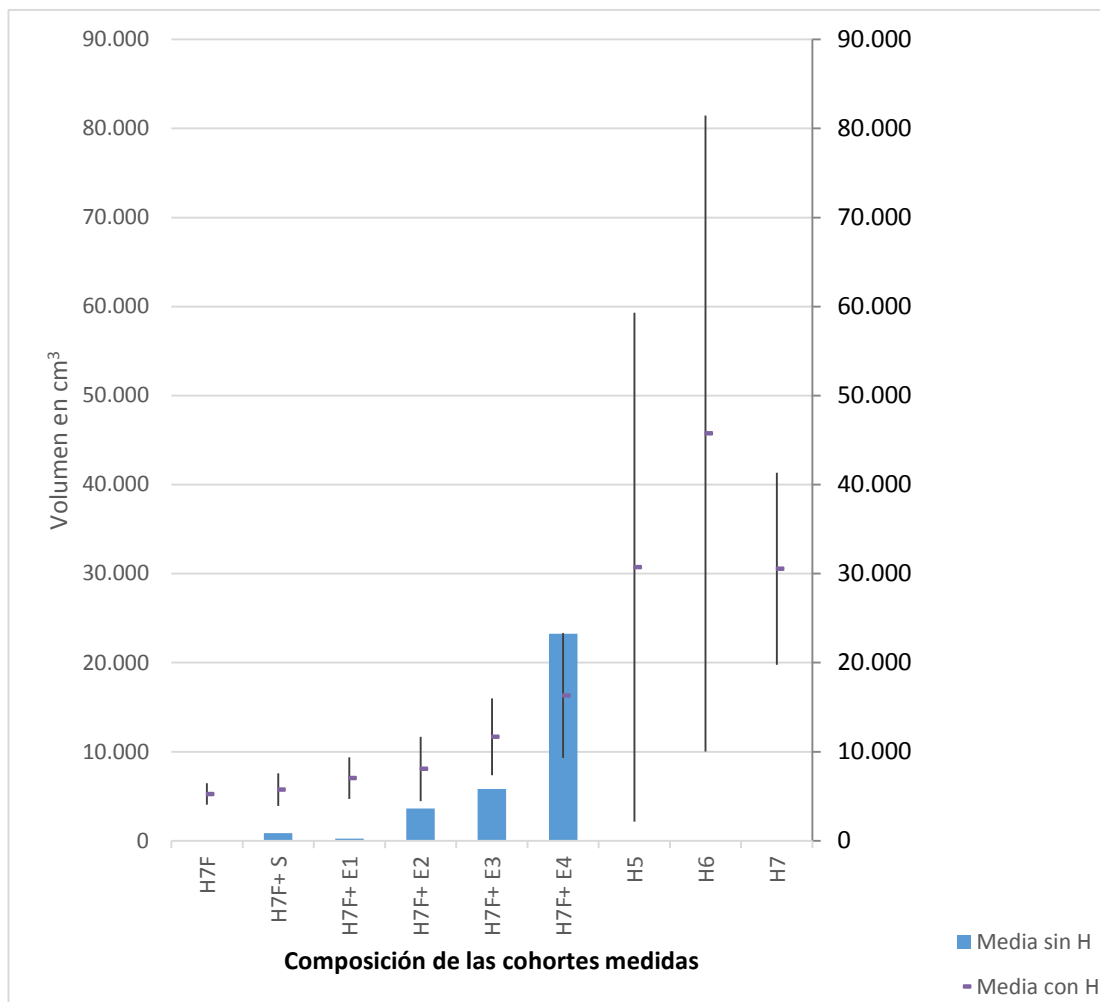


Figura 6. Volúmenes ocupados por las telas de las cohortes de *Theridion nigroannulatum*, con presencia de la hembra (media e intervalo de confianza [IC 95%]) y sin presencia de la hembra parental (media como columna), descritos para las categorías del ciclo de vida de la especie. Los códigos usados para las categorías son los siguientes: Hembra H7 en hoja doblada individual (H7F), H7F con su saco de huevos (H7F+S), H7F junto a su cohorte que crece entre E1 a E4 (H7F+E1, H7F+E2, H7F+E3, y H7F+E4) y cohortes de hembras sexualmente diferenciadas (H5, H6 y H7). Para los datos por categoría de grupo con su hembra parental se presentan la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en cm^3 , provenientes de 112 telas medidas y censadas.

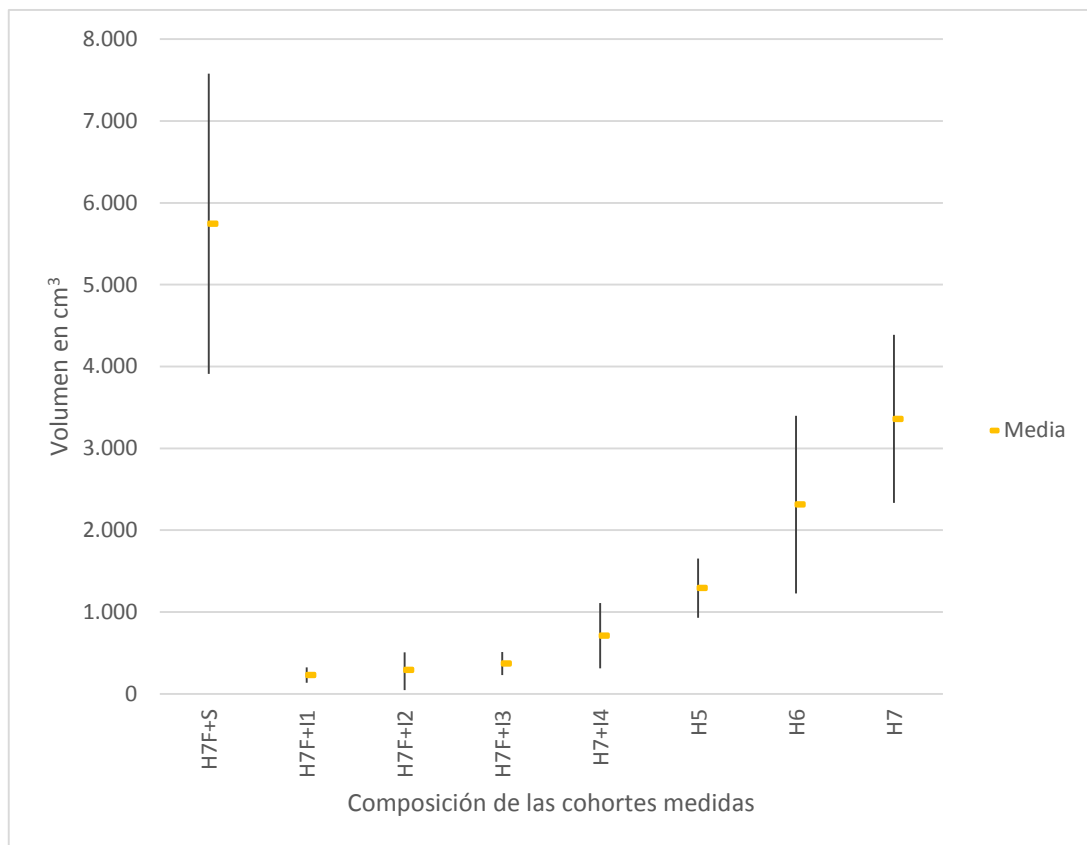


Figura 7. Espacio ocupado por la tela de *Theridion nigroannulatum*, dividido para el número de individuos que la habitan, y descrito por cada una de las categorías del ciclo de vida (Para nomenclatura de las categorías ver Figura 6). Los datos por categoría se presentan con la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en cm^3 , provenientes de 112 telas medidas y censadas.

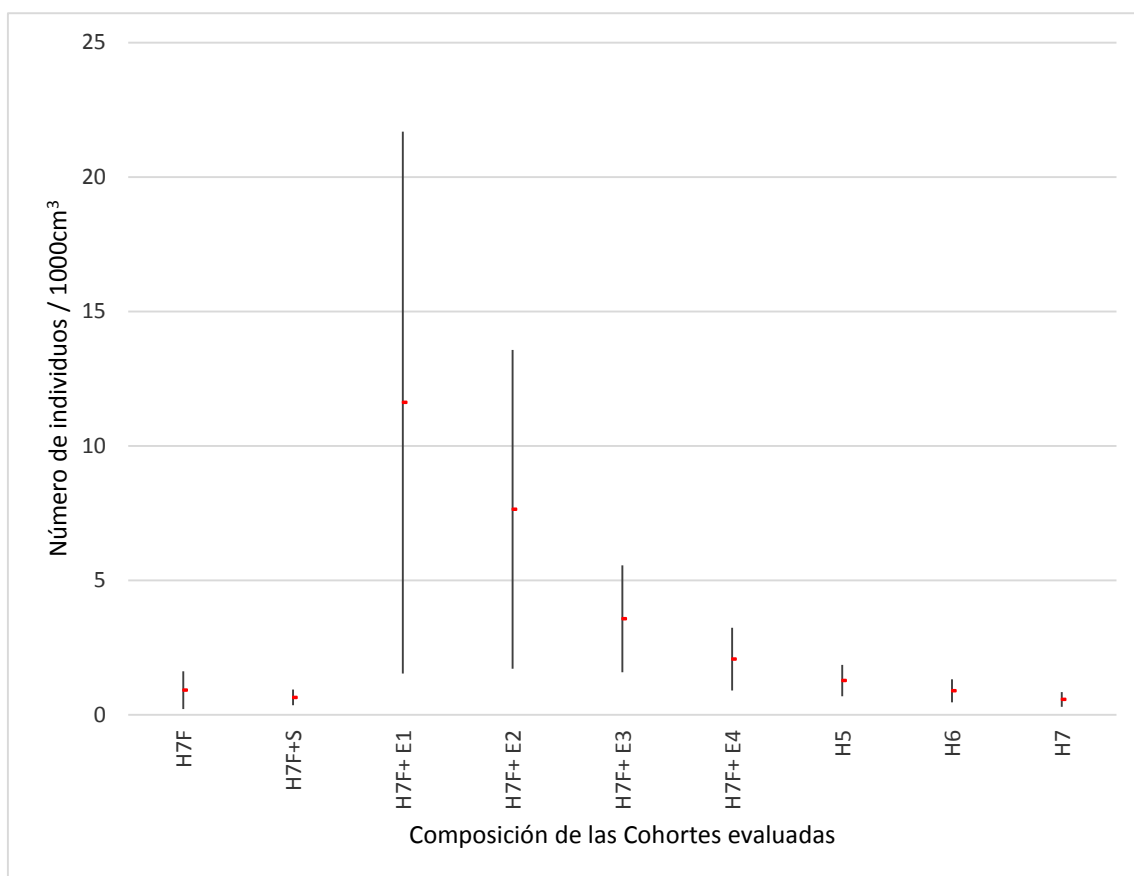


Figura 8. Valores de densidad de individuos de *Theridion nigroannulatum* por cada 1000 cm³ de espacio ocupado por su tela, descritos para cada categoría del ciclo de vida. (Para nomenclatura de las categorías ver Figura 6). Los datos por categoría se presentan como la media y sus intervalos de confianza (IC 95%) superior e inferior dibujados con línea continua. Datos, presentados en números de individuos, provenientes de 112 telas medidas y censadas.

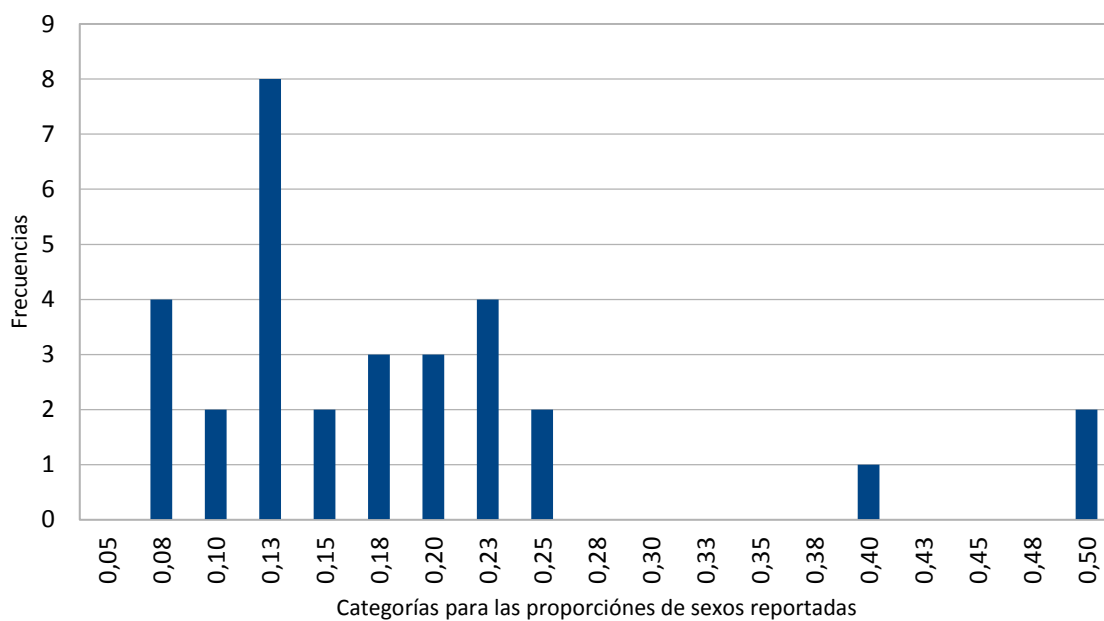


Figura 9. Gráfico de frecuencias para las proporciones de sexo reportadas por cohorte. Media de los datos 0,186 (IC 95% [0.118, 0.254]), 9:50 machos respecto de una cohorte dentro de la categoría c (46 a 53 individuos). Datos calculados a partir de 31 observaciones provenientes de un igual número de cohortes.



Figura 10. Esquemas que representan las distintas posturas que adoptan los individuos de *Theridion nigroannulatum*: **a**, posición de reposo con patas recogidas; **b**, posición mientras teje un hilo, similar a la de reposo con patas extendidas; y **c**, posición durante el apareamiento.

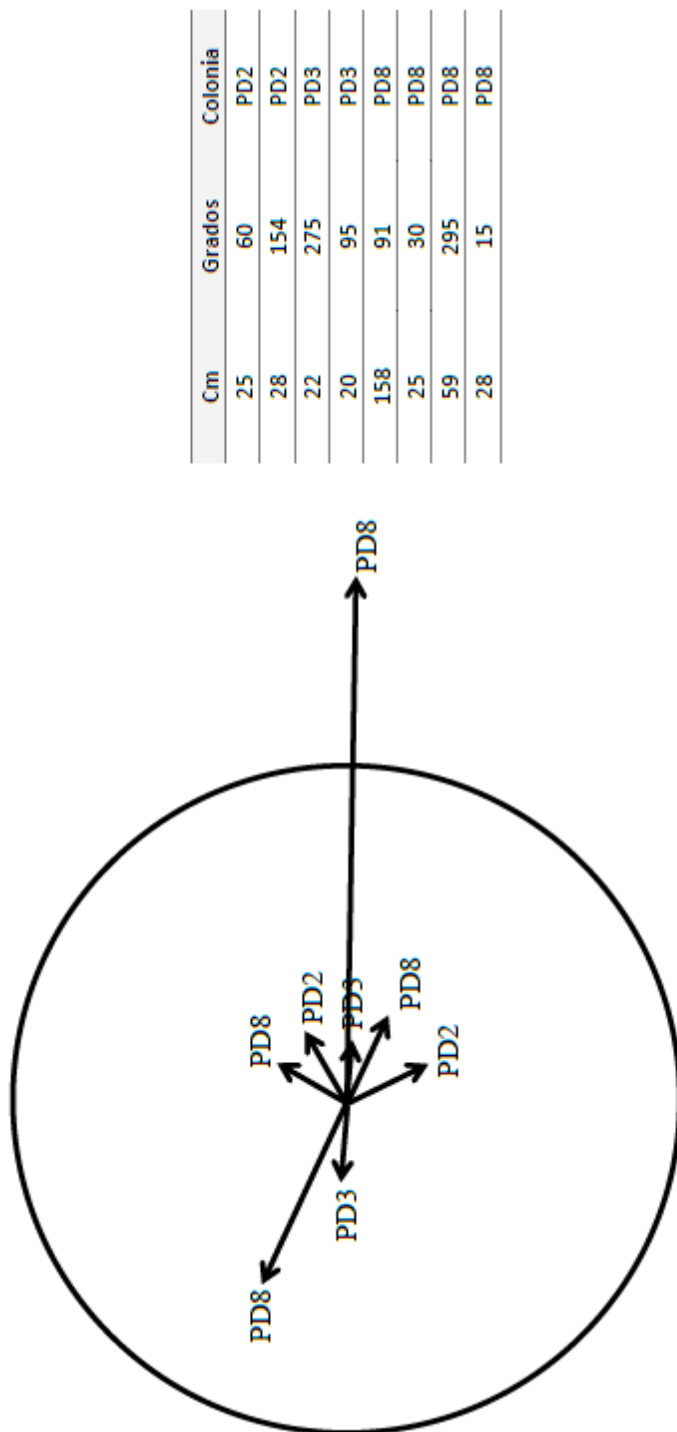


Figura 11. Rutas de dispersión de individuos de *Theridion nigroannulatum* descritas a partir tres telas y sus cohortes, observadas en los alrededores del área de estudio (PD2, PD3 y PD8). Desde el centro de un círculo de radio referencial de 100 cm, los vectores dibujados representan los hilos usados como vías de salida de arañas H7 y M7, trazados a escala y siguiendo los rumbos geográficos descritos en la tabla anexa. El norte se encuentra arriba, es decir en la marca 0° o 360°.

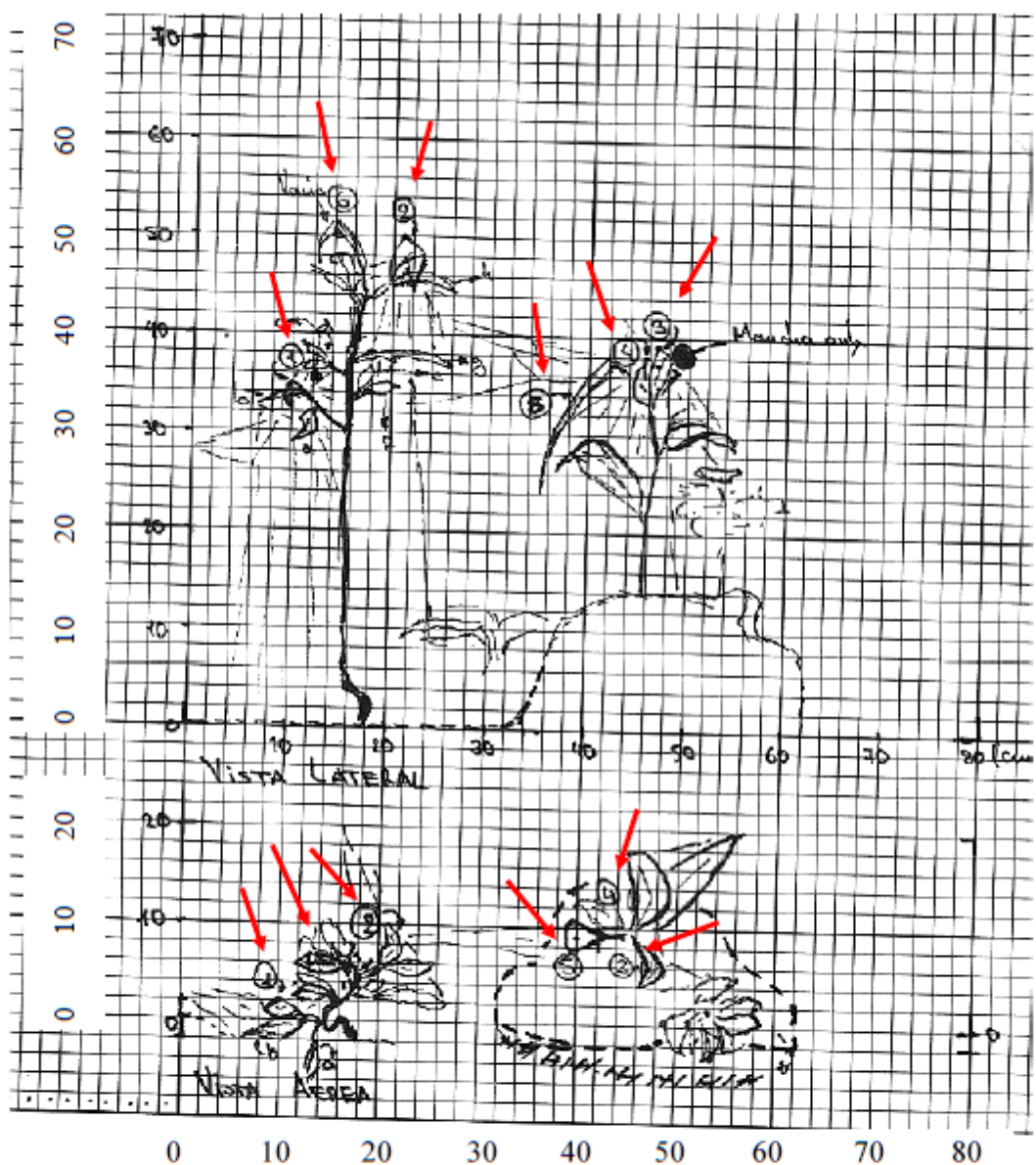


Figura 12. Esquema de la colonia PD3, realizado en el campo. La parte superior muestra una vista lateral de la colonia. La parte inferior representa una vista aérea del espacio y las hojas ocupadas. Escalas en centímetros resaltadas en recuadros adosados. Flechas rojas indican la ubicación de las hojas dobladas por hembras H7F

10. Tablas

Tabla 1. Descripción de los diferentes estadios de *Theridion nigroannulatum* a partir de los rangos descritos por los intervalos de confianza (IC 95%) de las medias del tamaño de la longitud combinada de la tibia y la patela de la Pata I, medidos en 306 individuos. Además de las medias se reportan las Desviaciones Estándar (DE).

Estadios	n	Rango (mm)	Media (mm)	DE
Indiferenciados				
E1	26	0.35 - 0.37	0.36	0.02
E2	32	0.57 - 0.61	0.59	0.06
E3	51	1.00 - 1.04	1.02	0.09
E4	79	1.71 - 1.79	1.75	0.17
Hembras				
H5	72	2.83 - 2.91	2.87	0.18
H6	14	4.29 - 4.39	4.34	0.10
H7	9	4.60 - 4.82	4.71	0.17
Machos				
M5	4	1.52 - 2.14	1.83	0.32
M6	12	2.63 - 2.79	2.71	0.14
M7	7	4.09 - 4.33	4.21	0.16

Tabla 2. Tiempos de desarrollo para eventos del ciclo de vida de *Theridion nigroannulatum*, descritos como intervalos expresados en días a partir del momento estimado para la puesta del saco de huevos. La duración de los estadíos está descrita en días a partir del valor del intervalo calculado. Se reportan valores máximos, medias y desviaciones estándar (DE) en días.

Evento	n	Intervalo	Max	Media	DE	Duración
Incubación	4	1 - 15.4	16	21.8	1.71	16
Apertura Saco	2	1 - 24.5	24	23.5	0.71	<24.5
E1	6	22.5 - 30.5	34	26.5	5.02	8
E2	11	27.2 - 33.5	38	30.4	5.34	6.3
E3	7	31.7 - 45.2	50	38.4	9.12	13.5
E4	13	38.2 - 60.0	59	49.1	20.0	21.8
M5	17	47.7 - 63.3	80.3	55.5	16.5	15.6
M6	17	55.8 - 71.7	86.3	63.7	16.7	15.9
M7	18	62.8 - 74.0	85.3	68.4	12.2	11.2
H5	14	54.6 - 69.8	79	62.2	14.5	15.2
H6	16	64.3 - 75.7	86	70.0	11.6	11.4
H7	16	77.0 - 101.3	108	101.3	11.6	24.3

Tabla 3. Tasas de supervivencia para estadíos E1 a H7 tanto por el Método de Tabla de Vida (Rockwood, 2006) como por el Método Gráfico a partir de la composición de cada cohorte (Gad, 2007). La serie de datos por categoría de edad, en este caso por estadíos de E1 a H7 (x), se encuentran junto a su tasa de supervivencia (lx). En la tabla inferior, separada, se reportan los valores de supervivencia únicamente para machos (M5 a M7), e inferior a esa los valores para las hembras (H5 a H7). En el caso del Método Geométrico o Análisis de Composición (Gad, 2007) los datos reportados en la tabla del recuadro son únicamente las medias armónicas (H) de la Supervivencia (lx) para la misma secuencia de estadíos.

Datos de Supervivencia (Rockwood, 2006)			Análisis de Composición (Gad, 2007)	
x	nx	lx	H de lx	sample (n)
E1	3279	1	0,86	11
E2	2820	0,86	0,83	11
E3	2125	0,65	0,80	11
E4	1702	0,52	0,72	11
H5	1228	0,37	0,69	10
H6	842	0,26	0,48	10
H7	481	0,15	0,25	7

x	nx	lx
M5	139	1,00
M6	101	0,73
M7	69	0,50

x	nx	lx
H5	1228	1,00
H6	842	0,69
H7	481	0,39

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, Gustavo Xavier Cañas Valle, C.I. 1709774804, autor del trabajo de graduación intitulado: Demografía de la araña social *Theridion nigroannulatum* Keyserling, Reserva de Producción Faunística Cuyabeno, Amazonía Ecuatoriana, previa a la obtención del grado académico de LICENCIADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS en la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales:

- 1.- Declaro tener pleno conocimiento de la obligación que tiene la Pontificia Universidad Católica del Ecuador, de conformidad con el artículo 144 de la Ley Orgánica de Educación Superior, de entregar al SENESCYT en formato digital una copia del referido trabajo de graduación para que sea integrado al Sistema Nacional de Información de la Educación Superior del Ecuador para su difusión pública respetando los derechos de autor.
- 2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través del sitio web de la Biblioteca de la PUCE el referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la Universidad.

Quito, 27 de marzo de 2015

Sr. Gustavo X. Cañas Valle

C.I. 1709774804