

PONTIFICIA UNIVERSIDAD CATÓLICA DEL ECUADOR

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

Efecto de la alteración artificial del número de crías en la cantidad de biomasa adquirida y la tasa de crecimiento y extinción en colonias de la araña social *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae)

Disertación previa a la obtención del título de Licenciado

en Ciencias Biológicas

Diego Francisco Ramírez Castro

Quito, 2013

DECLARACIÓN Y AUTORIZACIÓN

Yo, **Diego Francisco Ramírez Castro**, con C.I. 172255169-2 autor del trabajo de graduación intitulado: “Efecto de la alteración artificial del número de crías en la cantidad de biomasa adquirida y la tasa de crecimiento y extinción en colonias de la araña social *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae)”, 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 a la 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 del autor.

2.- Autorizo a la Pontificia Universidad Católica del Ecuador a difundir a través de sitio web de la Biblioteca de la PUCE en referido trabajo de graduación, respetando las políticas de propiedad intelectual de la universidad.

Quito, 28 de Noviembre del 2013

Sr.

C.I.

CERTIFICADO

Yo, Tjitte de Vries Director de la Disertación, CERTIFICO: Que el Señor DIEGO FRANCISCO RAMÍREZ CASTRO ha realizado la investigación sobre el tema “Efecto de la alteración artificial del número de crías en la cantidad de biomasa adquirida y la tasa de crecimiento y extinción en colonias de la araña social *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae)” 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, 28 de Noviembre del 2013

.....

DIRECTOR

Dedicado a mis padres, hermano

y abuelitos...

AGRADECIMIENTOS

La presente tesis ha logrado ser culminada con la participación directa o indirecta de varias personas, leyendo, corrigiendo, opinando, brindando ánimos, acompañando en momento de crisis y felicidad.

Agradezco a la Dra. Leticia Avilés por financiar este trabajo como parte del Proyecto “Estudios ecológicos en arañas sociales del Género Anelosimus” de la Universidad de Columbia Británica, por haber confiado en mi persona, brindarme su amistad, conocimiento, paciencia, apoyo y dirección de esta tesis. Al Dr. Tjitte de Vries por el conocimiento y amistad brindada a lo largo de mi carrera universitaria y por la dirección del presente trabajo. De igual forma, mis reconocimientos a la Dra. Jennifer Guevara por la ayuda, paciencia, consistencia, guianza para realizar los análisis y correcciones debidas a este estudio; a la Dra. Ruth Sharpe, Lic. Germania Estévez, Lic. Gabriel Iturralde y Lic. Roberto Kaslin por la ayuda durante mi trabajo de campo. Al Centro de Comunicación Wawa Sumaco por acogerme durante el la fase de campo y recibir gran aprecio y amistad por parte de los guardaparques Mercedes y Wilson.

Gracias también a mis padres quienes me han brindado su amor, consejos, sabiduría y entendieron mis malos momentos a lo largo de esta travesía. A

mis abuelos por compartirme sus conocimientos empíricos sobre lo maravilloso de la vida; a mi hermano y primo que han compartido mis gustos y experiencias con la naturaleza. Gracias a mis amigos por el tiempo compartido en las aulas y fuera de ellas.

¡Gracias a todos!

TABLA DE CONTENIDOS**AGRADECIMIENTOS V****TABLA DE CONTENIDOS VI****LISTA DE FIGURAS VIII****LISTA DE TABLAS X****LISTA DE ANEXOS XI****1. RESUMEN 1****2. ABSTRACT 3****3. INTRODUCCIÓN 5****3.1 Competencia en grupos sociales 6****3.2 Arañas sociales, captura de presas y competencia 8****4. METODOLOGÍA 13****4.1 Área de estudio 13****4.2 Descripción de la especie 13****4.3 Formación de las colonias manipuladas “tripletes” 15**

4.4 Censos periódicos	15
4.5 Manipulación o translocación de los sacos de huevos	16
4.6 Captura de presas en colonias de arañas	16
4.7 Biomasa de insectos capturados	17
4.8 Pesaje y medición de los juveniles	17
4.9 Estadística	18
4.9.1 Modelos adicionales	19
5. RESULTADOS	20
5.1 Modelos adicionales	21
6. DISCUSIÓN	22
7. BIBLIOGRAFÍA	25
8. FIGURAS	34
9. TABLAS	49
10. ANEXOS	52

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1. Mapa de la localidad.. 35**
- Figura 2. Colonia de Anelosimus eximius 36**
- Figura 3. Individuos de Anelosimus eximius capturando presas de un tamaño mayor al de ellas. 37**
- Figura 4. Ciclo por estadios en Anelosimus eximius. 38**
- Figura 5. Segmentos del primer par de pata de Anelosimus eximius para reconocimiento de estadios 39**
- Figura 6. Medición y pesaje de juveniles 40**
- Figura 7. Variación de los juveniles para cada toma de datos en el tiempo de a) peso; b) longitud corporal; y c) tibia+patella 41**
- Figura 8 .Tasa de juveniles a hembras adultas y subadultas a lo largo del tiempo. 42**
- Figura 9. Tamaño de las colonias a través del tiempo para cada tratamiento 43**
- Figura 10. Figura sobre la biomasa total de presas per cápita entre tratamientos a lo largo del tiempo. 44**

Figura 11. Tasa de extinción de las colonias para cada tratamiento 45

Figura 12. Relación entre el número de insectos capturados per cápita con el tamaño de la

colonia 46

Figura 13. Relación entre el tamaño promedio de presas capturadas con el tamaño de la colonia. 47

Figura 14. Cantidad de biomasa per capita con relación al tamaño de la colonia. 48

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Total tripletes funcionales. Número de individuos para cada estadio y sexo para cada uno de los nidos que conforman un triplete. 50

Tabla 2. Proporción de sacos de huevos presentes en cada colonia para cada triplete presentando la proporción 2:1:0 para colonias con exceso de sacos, control y fuente respectivamente. 51

LISTA DE ANEXOS

Anexo 1. Distribución de la frecuencia del largo de la tibia+patela del par de patas I correspondiente a cada estadio. Tabla tomada del estudio de Avilés (1986). 53

Anexo 2. Análisis de medidas repetidas de la longitud corporal de los, en colonias control vs colonias con exceso de sacos de huevos.. 54

Anexo 3. Análisis de medidas repetidas de la tibia+patela de los juveniles entre tratamientos. 55

Anexo 4. Análisis de medidas repetidas del peso de los juveniles, en colonias control vs colonias con exceso de sacos de huevos.. 56

Anexo 5. Análisis de medidas repetidas en relación al número de juveniles a hembras adultas y subadultas a través del tiempo. 57

Anexo 6. Análisis de medidas repetidas en relación al tamaño de las colonias a través del tiempo entre los tratamientos 58

Anexo 7. Análisis de medidas repetidas en relación a la biomasa total de presas per cápita capturada por las colonias.. 59

Anexo 8. Análisis de supervivencia, en el cual se tomó en cuenta los siguientes factores: como evento de tiempo los “censos”, agrupados por “tratamientos” y controladas por “censuradas” y “no censuradas”. 60

Anexo 9. ANOVA de dos factores. Relación entre el número de insectos per cápita con el tamaño de la colonia. 61

Anexo 9. ANOVA de dos factores. Relación entre el tamaño promedio de los insectos capturados (\log_{10} peso seco en gramos) con el tamaño de la colonia 62

Anexo 10. ANOVA de dos factores. Relación entre la cantidad de biomasa captura per cápita en función al tamaño de la colonia. 63

Anexo 11. Cantidad de biomasa per cápita en relación al tamaño de la colonia. Datos tomados de Yip et al., 2008 64

1. RESUMEN

Varios retos y oportunidades surgen en la transición de individuos solitarios a grupos sociales. Una de las ventajas de la vida en grupo es el hecho de forrajear juntos obteniendo de esta manera recursos alimenticios para el grupo, pero muchas de las veces este recurso no es distribuido equitativamente entre todos los miembros, generándose competencia intraespecífica, y en algunos casos conllevando a la extinción del grupo social. El presente estudio analizó el efecto de cambios en la proporción de crías a madres en grupos sociales donde existe cuidado aloparental y el consecuente efecto en la tasa de crecimiento de la cría y la probabilidad de extinción de las colonias, tomando como organismo modelo a la araña social *Anelosimus eximius*.

Para esto, se establecieron colonias experimentales –tratamientos- en las cuales se manipuló la cantidad de sacos de huevos, teniendo colonias “control” y con “exceso de sacos de huevos”. Los resultados obtenidos muestran que los juveniles alcanzaron un menor tamaño –peso, longitud corporal y tibia+patella del par de patas I- a lo largo del tiempo en las colonias con un exceso de sacos de huevos. Puesto que no se obtuvieron diferencias significativas entre tratamientos en cuanto al número de presas capturadas. Estos resultados sugieren que las hembras no pudieron compensar por el exceso de crías capturando mayor cantidad de alimento y por lo tanto en colonias con un exceso de juveniles se daría una mayor competencia intraespecífica.

Por otro lado, de acuerdo a estudios anteriores, el número de presas capturadas per cápita decreció y el tamaño promedio de insectos capturados aumentó con el tamaño de la colonia, sin diferencia entre tratamientos. La biomasa capturada per cápita como función del

tamaño de la colonia, sin embargo, fue una relación relativamente plana, seguramente porque este estudio se llevó a cabo a una elevación en donde se espera que los insectos en el medioambiente sean en promedio más pequeños que los del bosque tropical bajo en donde se llevaron a cabo los estudios anteriores.

Palabras clave: *Anelosimus eximius*, biomasa, competencia intraespecífica, grupos sociales, recursos alimenticios, tasa de crecimiento.

2. ABSTRACT

Several challenges and opportunities have arisen in the transition from solitary individuals to social groups. One of the advantages is the fact of foraging together thereby obtaining food resources for the group. However, this resource is not often equally distributed among all members, generating intraspecific competition and in some cases leading to the extinction of the social group. The present research analyzed the existence of variation in the amount of captured food according to the proportion of juveniles in relation with their adult females. Moreover, we analyzed the growth rate of the young and the probability of extinction in social groups where there is alloparental care. We used *Anelosimus eximius* as our model organism.

We established experimental colonies were performed –treatments- in which the amount of eggs sacs was manipulated. We hence had colonies with surplus of eggs sacs and control colonies in which the number of the eggs was left altered. Results showed that juveniles reached a smaller size (weight, body length and tibia+patella), in colonies with an excess of eggs sacs. We found not significant differences between treatments in the number of captured preys which results suggest that females could not offset amount of food in colonies with a surplus of juveniles; occurring in this colonies more intraspecific competition.

On the other hand, our results corroborated previous studies in which the prey captured per capita number decreased and the average size of insects captured increased in relation to colony size with no differences between treatments. However, per capita captured biomass as a function of colony size showed a nearly lineal relationship. This could be related to the fact

that this study was performed at an elevation where insects are smaller in average than the lowland tropical forest where the other studies were performed.

Key words: *Anelosimus eximius*, biomass, food resources, growth rate, intraspecific competition, social groups.

3. INTRODUCCIÓN

Varios retos y oportunidades han surgido en la transición de individuos solitarios a grupos sociales (Chase *et al.*, 2002; Yip *et al.*, 2008). Una de las ventajas más aparentes de los grupos sociales, particularmente de aquellos que forrajean juntos, es una mayor efectividad para obtener recursos (Clark & Mangel, 1984) y así colonizar nichos no accesibles para individuos solitarios (Avilés, 1999). Por ejemplo, a) el forrajeo en grupo puede reducir la probabilidad que una presa escape dado que un número mayor de individuos participan en su captura (e.g., Scheel & Packer, 1991; Ripple & Beschta, 2004); b) un miembro del grupo puede alertar sobre la presencia de una presa (e.g., Clutton *et al.*, 2003); c) un miembro puede proveer información de un mejor mecanismo para capturar una presa (e.g., Caraco & Wolf, 1975); y d) la existencia de más miembros para capturar presas de mayor tamaño que especies solitarias (e.g., Rand, 1954, Nudds, 1978; Nentwig, 1985; Rypstra, 1990; Yip *et al.*, 2008). Por lo tanto, la distribución y abundancia de los recursos son factores importantes en la evolución de grupos sociales particularmente en aquellos que forrajean juntos (Caraco & Pulliam, 1984; Clark & Mangel, 1986). Pese a las ventajas de vivir en grupos y cooperar, pocos animales son sociales (Wilson, 1975, 2012).

Packer and Ruttan (1988) notan que los beneficios de la cooperación pocas veces sobrepasan las ventajas de cazar presas de manera solitaria. Esto se debe principalmente a que los miembros del grupo tienen que dividir la presa capturada, lo que no siempre ocurre equitativamente (Ranta *et al.*, 1996; Souza *et al.*, 2007) debido a diferencias entre individuos en su habilidad de adquirir y consumir los recursos (Ranta *et al.*, 1996; Rita *et al.*, 1997).

Siendo así, al compartir un espacio de forrajeo entre los miembros los recursos no deben ser despreciables o efímeros en cantidad (Caraco & Pulliman, 1984; Heinrich, 1988).

Inman (1990) realizó un estudio con *Sturnus vulgaris* en donde separó algunos individuos en dos diferentes parches con diferente cantidad de recursos en ambos para comprobar la competitividad y la distribución de los individuos; pese a que estas aves cooperan para obtener recursos, al final, la cantidad de individuos fue mayor en el parche con mayor cantidad de recursos, existiendo desplazamiento de los individuos del parche con menos recursos hacia el de mayor recursos. Adicionalmente, Vollrath (1986) demostró que en arañas sociales las presas capturadas no son distribuidas equitativamente, lo que causa que algunas hembras sean capaces de producir sacos de huevos y otras no. De todas maneras, la varianza entre individuos en la adquisición de alimento se tiende a reducir con la captura de un mayor número de presas o de presas de mayor tamaño (Caraco & Pulliam, 1984; Rypstra, 1990), reduciendo a su vez el riesgo de hambrunas (Caraco, 1981).

Ebert (1998) estudió la variación individual en el nivel nutricional en *Anelosimus eximius* demostrando que las hembras adultas de bajo peso corporal realizaban en su mayoría trabajos de construcción, mantenimiento y limpieza del nido, mientras que hembras adultas de un mayor peso corporal se dedicaban al cuidado de los sacos de huevos; así mismo hembras adultas con mayor peso eran las que lograban reproducirse.

3.1 COMPETENCIA EN GRUPOS SOCIALES

Si dos o más organismos presentan los mismos requerimientos (alimento, territorio), éstos se enfrentarán por los mismos, generándose competencia (Svanback & Bolnick, 2007). Se ha determinado dos tipos de competencia presentes en la naturaleza: (a) competencia

interespecífica y (b) competencia intraespecífica; siendo la primera la competencia surgida entre miembros de diferentes especies y la última generada entre individuos de la misma especie (Futuyma, 2005).

En la competencia intraespecífica, -uno de los mecanismos más importantes de regulación de densidad poblacional en varias especies (Begon & Mortimer, 1986; Jang, 2005)-, dos o más individuos de la misma especie compiten unos sobre otros cuando la oferta de recursos -alimento, pareja, lugar de anidación- es limitada (Nicholson, 1954; Jang, 2005) y éstos no alcanzan a satisfacer sus demandas inmediatas (Solomon, 1949; Liljethrom, 1993). De esta manera, puede afectar significativamente la tasa vital de crecimiento, fertilidad y tasa de supervivencia (Henson & Cushing, 1996).

De esta manera, los recursos presentan diferentes características que se encuentran asociadas con los distintos tipos de competencia intraespecífica, lo cual resultará en un impacto tanto en la cantidad de energía obtenida como en la aptitud de los individuos – “scramble competition” y “contest competition” -(Lomnicki, 2009; Heesen, et al., 2013). *Contest competition* ocurre cuando ciertos individuos pueden dominar o monopolizar los recursos y así aumentar su eficacia biológica a costa de los competidores más débiles. Por otro lado, *scramble competition* ocurre cuando no existen diferencias mayores en la habilidad de los individuos en adquirir un recurso, siendo éste dividido más o menos equitativamente entre los individuos; por lo tanto, cualquiera puede alterar la tasa vital del otro en la población (Jang, 2005).

Para que ambos tipos de competencia lleguen a suceder tienen que darse ciertas condiciones que difieren para cada caso: en *scramble competition* el alimento tiene que

agotarse en un lapso corto de tiempo, ser un territorio grande y el valor nutricional del recurso tiene que ser bajo o la distribución del mismo tiene que ser mayor a la de los individuos (Isbell *et al.*, 1998; Pruetz & Isbell, 2000); por otro lado, en *contest competition* el alimento debe agotarse en periodos largos de tiempo, el territorio debe ser pequeño, los recursos alimenticios con un valor nutricional alto o los recursos deben estar agrupados en relación a la distribución de los individuos (Isbell, 1991; Sterck *et al.*, 1997; Isbell & Pruetz, 1998 ; Koenig, 2002). Algunos ejemplos en poblaciones naturales se han llevado a cabo -en primates, Isbell, 1991; Heesen *et al.*, 2013; Vogel, 2005; en aves, Sol *et al.*, 1998 y Farine, 2012; en peces, Metcalfe, 2006-.

3.2 ARAÑAS SOCIALES, CAPTURA DE PRESAS Y COMPETENCIA

Las arañas sociales, y en particular especies del género *Anelosimus*, son un grupo ideal para investigar la relación entre la cantidad de alimento y la vida en grupo, por un lado, y la relación de la cantidad de alimento con la competencia intraespecífica, por el otro. Esto es debido a que las colonias de arañas sociales no son solamente grupos sociales, sino también poblaciones relativamente aisladas y autosuficientes que pueden ser monitoreadas con relativa facilidad (Avilés, 1997). Estas son las arañas clasificadas como especies “no territoriales de socialidad permanente” o simplemente “sociales”. En estas especies los individuos permanecen a través de toda su vida dentro del nido materno el cual se mantiene por varias generaciones (D’Andrea, 1987; Avilés, 1997; Avilés *et al.*, 2001). De esta manera las colonias crecen como una población hasta contener, según la especie, cientos, miles, o decenas de miles de individuos (Avilés, 1997).

Las arañas sociales son conocidas por su habilidad para capturar presas mayores a las que podría cazar una araña por su cuenta (Nentwing, 1985; Powers & Avilés, 2007; Yip, *et al.*, 2008). Sus nidos son estructuras tri-dimensionales con telas verticales para interceptar las presas haciendo que éstas caigan en el interior del nido y sean capturadas por el grupo de arañas (Yip *et al.*, 2008). Pasquet y Krafft (1992) señalan que la cooperación entre varios individuos incrementa la probabilidad de capturar presas de mayor tamaño, llegando su peso seco a ser en ocasiones 700 veces mayor al de una araña. Sin embargo, al ser sus nidos estructuras tridimensionales, las arañas están sujetas a un reto interesante: a medida que el tamaño de sus nidos y tela de captura aumentan, su volumen, que es proporcional al número de arañas que contiene el nido, crece a la tercera potencia, mientras que la superficie, que determina el número de presas interceptadas, lo hace a la segunda potencia (Yip *et al.*, 2008). El resultado es que el número de presas que caen en los nidos per cápita decrece a medida que las colonias crecen; constituyendo un desafío para estos organismos debido a que ellos requieren energía en función del volumen de las telas pero pueden adquirirla en base a su superficie (Yip *et al.*, 2008). No obstante, Yip *et al.*, (2008) muestra que en áreas donde existe una buena cantidad de insectos grandes, la cantidad de biomasa obtenida per cápita es maximizada en colonias de mediano tamaño. Esto sucede porque las colonias capturan insectos cada vez más grandes a medida que las colonias crecen (Yip *et al.*, 2008), siempre y cuando las colonias se encuentren en áreas donde exista una abundancia de insectos grandes, como es el bosque lluvioso tropical (Avilés *et al.*, 2007; Powers & Avilés, 2007). En áreas de mayor elevación o latitud no existe una cantidad suficiente de insectos grandes para que puedan formarse colonias tan grandes, explicando la ausencia de especies sociales en esas áreas (Avilés, *et al.*, 2007; Guevara & Avilés, 2007; Powers & Avilés, 2007; Guevara & Avilés, 2009). De todas maneras, el hecho de que la biomasa per cápita disminuya a partir de

colonias de cierto tamaño, aún en áreas con una abundancia de insectos grandes, demuestra que existe competencia intraespecífica dentro de las colonias.

En efecto, existe evidencia de que las colonias de arañas sociales están sujetas a denso-dependencia tanto positiva como negativa (Avilés & Tufiño, 1998; Bilde *et al.*, 2007; Salomon & Lubin, 2012).

La hipótesis generalmente aceptada establece que para que la vida en grupo se mantenga, el balance entre costos y beneficios de la sociabilidad debe resultar en una mayor eficacia biológica en individuos que viven en grupo en relación a aquellos que viven solos (Alexander, 1974; Emlen & Vehrencamp, 1985; Avilés & Tufiño, 1998). Avilés y Tufiño (1998) probaron esta hipótesis investigando la relación entre la eficacia biológica y el tamaño de la colonia en la araña social *Anelosimus eximius*, obteniendo evidencia de que la supervivencia de las crías aumenta con el tamaño de la colonia (denso-dependencia positiva), mientras que la probabilidad de reproducción de las hembras decrece a medida que el tamaño de la colonia aumenta (denso-dependencia negativa), obteniéndose una mayor eficacia biológica en las colonias de mediano tamaño. El que la probabilidad de reproducción de las hembras decrezca con el tamaño de la colonia es, nuevamente, evidencia de competencia intraespecífica dentro de las colonias, probablemente del tipo concurso (*contest competition*).

Por otro lado, las colonias de arañas sociales suelen extinguirse con relativa frecuencia, tanto por factores externos -i.e., eventos estocásticos- como por factores internos, como sería una dinámica poblacional inestable relacionada con una alta tasa de crecimiento de la colonia (Avilés, 1999). En poblaciones de *A. eximius* la tasa de extinción ocurre en un porcentaje relativamente alto, siendo del 21% por generación (Avilés, 1992). Se sospecha que esta alta

tasa de extinción pueda deberse a una excesiva producción de crías en relación a los recursos que la colonia pueda obtener en un momento dado. La extinción se daría, sobretodo, si la competencia entre las crías se diera por *scramble competition*, en lugar de, *contest competition*. Esto podría deberse a que el alimento capturado no es lo suficiente en cantidad para el número de crías presentes evitando que éstas logren llegar a la madurez y sobrelapar la generación paternal para mantener la colonia en buenas condiciones. Esta una posibilidad que se explora en este estudio.

El presente trabajo pretende usar colonias de la araña social *A. eximius* para analizar cómo la cantidad de alimento capturado varía en función de la proporción entre crías y madres en grupos sociales donde existe cuidado alopaparental y su consecuente efecto en la tasa de crecimiento de la cría y la probabilidad de extinción de las colonias.

A fin de responder a esta pregunta, utilizamos colonias experimentales en tripletes. En base a un diseño experimental detallado en su posterioridad, tuvimos las siguientes predicciones: Al tener un exceso de crías se esperarían dos posibilidades: (H1) que las hembras sean capaces de compensar por el exceso de crías adquiriendo el alimento suficiente para su sustento ó (H2) que las hembras no logren hacerlo. Si sucede el primer caso, se observarán diferencias en cuanto a la cantidad de biomasa capturada dependiendo del número de crías que se encuentren en cada colonia, la tasa de crecimiento será igual para todas las colonias de cada triplete. En el segundo caso (H2), se esperarían tener una tasa de crecimiento de la cría menor en las colonias con un exceso de crías. Se esperan dos posibles consecuencias de esta última posibilidad: (a) si el alimento capturado no es suficiente para el crecimiento de las crías y estas compiten por *scramble competition*, se predice que estas no crecerán lo suficientemente pronto como para reemplazar a las arañas de la generación maternal, llevando a la extinción de la

colonia., o (b) si las arañas de la generación hija compiten por *contest competition*, algunas de ellas lograrán capturar alimento suficiente para crecer en un tiempo adecuado para reemplazar a la generación maternal y la colonia no se extinguirá.

4. METODOLOGÍA

4.1 ÁREA DE ESTUDIO

La presente investigación se llevó a cabo a lo largo de la carretera Jondachi ($0^{\circ}43'54''\text{S} - 77^{\circ}47'09''\text{O}$) hacia la localidad de Wawa Sumaco ($0^{\circ}43'46''\text{S} - 77^{\circ}34'09''\text{O}$) en la provincia de Napo, en el este de Ecuador (Fig. 1). La zona se encuentra a una altitud entre los 1200-1400 m.s.n.m. y consiste de bosque nublado. El trabajo de laboratorio fue realizado en el Centro de Comunicación Wawa-Sumaco, cercana a la comunidad de Sumaco. El presente estudio fue llevado a cabo durante Mayo de 2011 – Junio 2013, con monitoreos constantes, cada 15 días, durante este período.

4.2 DESCRIPCIÓN DE LA ESPECIE

En el mundo existen alrededor de 42.750 especies de arañas (Platnick, 2012), de las cuales 23 son sociales (Agnarsson *et al.*, 2007). *Anelosimus eximius* (Keyserling 1884) (Fig. 2) es una de las especies de arañas sociales más estudiada y común de la Amazonía Ecuatoriana, siendo su distribución desde Panamá hasta el sur de Brasil en zonas de bosque lluvioso (Levi, 1963; Avilés *et al.*, 2001).

A. eximius puede ser encontrada en el interior del bosque, a lo largo de carreteras o ríos y a los márgenes de cultivos (Avilés *et al.*, 2001); sus colonias de formas tridimensionales, esféricas o irregulares – dependiendo de la vegetación- y líneas verticales o de captura, pueden constar de una hembra adulta grávida hasta varias decenas o miles de arañas (Avilés, 1986), presentando una vida relativamente corta - 6 a 12 meses- (Avilés, 1997). Los miembros de la colonia son totipotentes y se reproducen entre si produciendo crías que se desarrollarán, crecerán y agrandarán el nido original (Yip *et al.*, 2008). Los individuos de *A. eximius* una

vez eclosionado el saco de huevos se clasifican como “juveniles 1-4”, “subadultos machos y hembras” y “adultos” (Avilés, 1983, 1986). En el caso de las hembras experimentan dos estadios subadultos, mientras que los machos tan solo uno; así, las hembras presentan 6 estadios y los machos 5 estadios antes de alcanzar la madurez (Avilés, 1986; Vollrath, 1986).

Dentro de una colonia los miembros cooperan tanto en la construcción del nido, cuidado parental, caza de presas, y distribución del alimento (Powers & Avilés, 2007), los machos no aportan en éstas actividades, exceptuando en el mantenimiento de la colonia (Avilés, 1986); en cuanto a la caza de presas se ha demostrado que *A. eximius* con 5-6 mm de longitud caza presas de un tamaño varias veces mayor en relación al suyo (Nentwig, 1985; Powers & Avilés, 2007) (Fig. 3). Adicionalmente, Settepani *et al.*, (2012) comprueba que existe especialización en la caza de presas de acuerdo a sus estadios, siendo las hembras adultas y subadultas las que participan con mayor frecuencia a diferencia de las arañas juveniles.

Las colonias de *A. eximius* pueden durar menos de una a varias generaciones, con un cierto solapamiento entre las generaciones parental y filial, es decir, dentro de la colonia los miembros de la generación maternal no sobrevivirán hasta que las crías alcancen su edad reproductiva (Avilés, 1986). La proliferación o dispersión de las colonias se da cuando el nido ha alcanzado un tamaño relativamente grande, colonias con más de 1000 individuos, e involucra hembras grávidas solitarias o un grupo de hembras grávidas que se mudan en cercanía a la colonia original, mediante la formación de propágulos (Avilés, 1992; Venticinque *et al.*, 1993).

4.3 FORMACIÓN DE LAS COLONIAS MANIPULADAS “TRIPLETES”

Para la formación de los tripletes se procedió a encontrar colonias de tamaño grande (N=11 colonias; dimensiones promedio: 160 x 100 x 50 cm) de zonas cercanas a la carretera en donde las colonias de *A. eximius* tienden a ser de mayor tamaño (Purcell & Avilés, 2007).

Una vez localizada una colonia adecuada -que contuviera en su mayoría individuos adultos en relación a los demás estadíos (Fig. 4)-, se procedió a recolectarla evitando una pérdida significativa de individuos, tomando en cuenta que son muy susceptibles a los movimientos (Leticia Avilés, *com. pers*). Posteriormente se separaron los individuos por estadíos, sexo y sacos de huevos. La separación por estadíos se hizo en base a las dimensiones de la tibia+patella del par de patas I en milímetros (Fig. 5), según los datos publicados por Avilés (1986) (Anexo 1). Avilés (1986) y Avilés & Tufiño (1998) han demostrado que los estadíos son fácilmente reconocibles a simple vista en el campo.

Terminada la clasificación por estadíos y sexo se procedió a asignar las arañas a tres colonias nuevas “tripletes” que contuvieran la misma proporción de individuos de los distintos estadíos y sexo que la colonia original (Tabla 1). Finalmente, a estas nuevas colonias se las transportó y estableció en sitios semejantes al de la colonia original, situándolas a una distancia mayor a 7 y 25 metros entre las colonias de cada triplete y entre tripletes respectivamente.

4.4 CENSOS PERIÓDICOS

Ya establecidos los tripletes se procedió a realizar censos dos veces por mes de cada colonia. Los censos fueron realizados durante la noche con linternas Mini Maglite, debido a que en la noche los individuos salen de sus refugios y son más fáciles de observar (Powers &

Avilés, 2007; Guevara & Avilés, 2007). Durante estos censos se tomaron distintos datos: número de arañas de los distintos estadíos mediante conteo por observación directa, tamaño de la colonia medida en centímetros (tres dimensiones; eje más largo x ancho x profundidad de la canasta), condición física de la colonia y líneas de captura –valores entre 0-4 siendo 0 cuando se extinguió la colonia y 4 cuando se encontraba en muy buenas condiciones.

4.5 MANIPULACIÓN O TRANSLOCACIÓN DE SACOS DE HUEVOS

Cuando las colonias de un triplete llegaron al estadio en que predominaban las hembras adultas y sacos de huevos (Fig. 4), se les asignó al azar a uno de los tratamientos: una colonia con un exceso de sacos de huevos, una colonia control, y una colonia fuente, en tales proporciones 2:1:0 respectivamente. De la colonia fuente se obtuvieron los sacos de huevos que fueron añadidos a la colonia con exceso se los mismos. Para esto, se extrajo o introdujo sacos de huevos con la ayuda de pinzas entomológicas. El objetivo fue tener dos colonias con el mismo número de individuos, pero diferente proporción de sacos de huevos (Tabla 2). Este procedimiento fue constante en todos los tripletes, a medida que fue posible. Hay que tomar en cuenta que este método asume que los sacos de huevos no han sido removidos por predadores o desechados por las mismas arañas antes o durante su fase de desarrollo.

4.6 CAPTURA DE PRESAS EN COLONIAS DE ARAÑAS

Al mismo tiempo que se realizaron los censos de las colonias se muestreó las presas que caían en las colonias durante dos días de observación al azar. Las observaciones se realizaron cada 1.5 horas de las 9:00 am hasta las 17:00 pm. Para cada colonia se revisó y registró todos los insectos (> 1mm) que habían sido envueltos en seda o que estaban siendo

consumidos por las arañas. Con la ayuda de una regla se midió la longitud corporal de cada nuevo insecto atrapado y se lo identificó hasta Orden.

4.7 BIOMASA DE INSECTOS CAPTURADOS

Para el cálculo de la biomasa de los insectos capturados se procedió a estimar su peso seco a partir de su longitud corporal, utilizando las ecuaciones derivadas por Sage (1982), que son específicas para cada orden. Los datos tomados para nuestro estudio se rigen a insectos que poseen una dimensión ≥ 1 mm de longitud.

4.8 PESAJE Y MEDICIÓN DE LOS JUVENILES

Las mediciones y pesajes se las realizó en dos ocasiones para cada triplete; la primera toma de datos se realizó cuando las crías de los primeros sacos manipulados llegaron a los estadíos de juveniles 3-4 y, posteriormente la segunda toma de datos se realizó cuando reiteradamente la mayor proporción de individuos dentro de la colonia en relación al estadío fueron juveniles 3-4. Se tomó al azar 20 individuos que se encuentren dentro de estos estadíos de cada colonia –en algunos casos la cantidad de juveniles pesados fue menor ya sea por la falta de juveniles o por la dificultad para obtenerlos-.

Para el pesaje de los individuos se utilizó una balanza de precisión (Balanza XS105DU MetlerToledo) (Fig. 6). Los valores obtenidos fueron el peso individual como el peso promedio del total de individuos analizados, ambos en gramos. Por otro lado, para la medición de los juveniles se tomó datos tanto de la longitud corporal como de la longitud de la tibia+patela par de patas I, a una precisión de 0.05 mm bajo un estereomicroscopio con regla de calibración a una escala de 0.5 mm igual a 100 micras (Fig. 6). Finalmente, se reinsertaron los juveniles a sus colonias originales.

4.9 ESTADÍSTICA

Todos los valores colectados en cuanto a peso, tamaño de los individuos y tamaños de la colonias, fueron transformados a logaritmos de base 10 (\log_{10}) para los respectivos análisis estadísticos. Para la comparación del tamaño de los juveniles entre las colonias con exceso de sacos de huevos y las control se utilizó un ANOVA univariado de medidas repetidas, que toma en cuenta que se tomaron medidas en las mismas colonias en dos ocasiones. El efecto entre sujetos fue el tratamiento “exceso de sacos” vs. “control” y el efecto dentro de los sujetos fue la ocasión de toma de datos (1era o 2da). Se incluyó en los modelos la identidad de la colonia como factor aleatorio.

Para determinar si los tratamientos tuvieron el efecto esperado en la tasa de juveniles a hembras adultas y subadultas se utilizó un ANOVA de medidas repetidas con los factores “tratamiento” (“exceso de sacos de huevos” y “control”), número de censo (1-13) y su interacción. Se utilizó la identidad de la colonia, anidada dentro tratamiento, como efecto aleatorio. Para determinar si los tratamientos afectaron el tamaño de las colonias a través del tiempo (censos) se utilizó el mismo modelo; para esto, se transformó a logaritmo natural (Log_{10}) tanto el número total de individuos y número de hembras adultas y asubadultas. De igual forma, se utilizó un ANOVA de medidas repetidas para analizar el efecto de estos factores sobre la biomasa total de presas per cápita capturada por las colonias (biomasa total de presas dividida para el número total de arañas en la colonia).

Para determinar si hubo diferencias entre tratamientos en la tasa de extinción de las colonias se realizó un Análisis de supervivencia, en el cual las colonias fueron agrupadas por “tratamientos” y se consideró como “censuradas” aquellas colonias que no se extinguieron

durante la duración del estudio o fueron destruidas por eventos externos y como “no censuradas” las colonias que se extinguieron por causas naturales.

4.9.1. MODELOS ADICIONALES

Para visualizar y entender de manera general cómo variaron en relación al tamaño de la colonia parámetros relacionados a la captura de la presa, se analizaron como variables de respuesta el número de insectos capturados per cápita, el tamaño promedio de los insectos capturados (\log_{10} peso seco en gramos), y la biomasa total de insectos capturados per cápita (\log_{10} biomasa total dividida para el número total de arañas en las colonias), ponderado por el número de insectos que entraron en su estimación. Se utilizaron como factores en los modelos “tratamiento”, “tamaño de la colonia”, la interacción “tratamiento” x “tamaño de la colonia”, y como factor aleatorio la identidad de la colonia.

Todos los análisis estadísticos fueron llevados a cabo con el Programa Estadístico JMP (Windows 7 versión 5.1 y 10.1).

5. RESULTADOS

Se encontró que los juveniles en las colonias manipuladas con un exceso de sacos de huevos tuvieron un tamaño menor que los juveniles en las colonias control en la segunda vez que fueron medidos (Figs. 7a-c), esto se evidenció por una interacción significativa entre los factores tiempo y tratamiento en los modelos de medidas repetidas para longitud corporal ($F= 8.01$; $P= 0.005$) (Fig. 7b; Anexo 2) y longitud de la tibia+patela par de patas I ($F= 15.99$; $P= <0.0001$) (Fig. 7c; Anexo 3). La tendencia en cuanto a peso fue en la misma dirección, pero no significativa ($F= 2.1$; $P= 0.15$) (Fig. 7a; Anexo 4).

En cuanto a la tasa de juveniles a hembras adultas y subadultas se observó un aumento en el número de juveniles por hembra adulta y subadulta (estadío 2) entre los censos 4 y 7, pero el efecto a través del tiempo no es significativo ($F= 1.48$; $P= 0.13$) (Fig. 8; Anexo 5). Adicionalmente, aunque las colonias manipuladas con un exceso de sacos de huevos tuvieron una tendencia a través del tiempo a ser un poco más grandes que las control (Fig. 8), esta tendencia no fue significativa en los análisis de medidas repetidas ($F= 0.71$; $P= 0.73$) (Fig. 9; Anexo 6). De igual forma, los análisis para la biomasa total de presas per cápita entre los tratamientos mostraron que no existen diferencias significativas entre los tratamientos ($F= 1.90$; $P= 0.39$) (Fig. 10; Anexo 7)

Todas las colonias manipuladas con un exceso de sacos de huevos se extinguieron durante el estudio, mientras que varias de las colonias control se mantuvieron hasta el final (Fig. 11). Esta diferencia, sin embargo, no fue significativa (logrank $X^2= 1.69$; $P= 0.19$; Wilcoxon $X^2= 0.62$, $P= 0.43$) (Anexo 8).

5.1 MODELOS ADICIONALES

No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos en la relación entre el tamaño de la colonia y el número de insectos capturados per cápita ($F= 1.04$; $P= 0.31$), su tamaño promedio ($F= 0.33$; $P= 0.56$) y la biomasa total de insectos capturados per cápita ($F= 0.05$; $P= 0.82$) (Anexo 9; Anexo 10; Anexo 11). Sin embargo, el tamaño de la colonia tuvo un efecto significativo en las dos primeras variables: a medida que el tamaño de la colonia aumenta, la cantidad de insectos per cápita disminuye ($F= 114.47$; $P= <0.0001$) (Fig. 12; Anexo 9), pero el tamaño promedio de insectos capturados aumenta ($F= 7.30$; $P= 0.008$); pero no se encontró diferencias significativas entre los tratamientos (Fig. 13; Anexo 10).

No hubo efecto del tamaño de la colonia en la biomasa capturada per cápita ($F= 1.74$; $P= 0.19$), siendo esta una relación esencialmente lineal para ambos tratamientos (Fig. 14; Anexo 11).

6. DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que el tamaño de los juveniles fue menor en las colonias manipuladas con un exceso de sacos de huevos en la segunda ocasión que estos fueron medidos, sugiriendo que las hembras adultas no logran capturar la cantidad de alimento suficiente para compensar por el exceso de crías impuesto por el experimento; aceptando de este modo nuestra segunda hipótesis (H2). Adicionalmente, al encontrar diferencias significativas entre los tratamientos en cuanto al peso y tamaño de los juveniles durante la segunda medición (Fig. 7a-c), se puede comprobar que existe una mayor competencia intraespecífica en colonias manipuladas con un mayor número de juveniles (Fig. 10; Anexo 6), pese a que el efecto en cuanto a la proporción de juveniles fue sólo temporal y no significativa a través del tiempo (Fig. 8). De igual forma, se evidencia podemos observar en la Figura 9 al notar que colonias con exceso de crías son ligeramente más grandes que las colonias control pese a no tener una diferencia significativa en este sentido.

Ulbrich & Henschel (1999) usando modelos matemáticos demostraron que en la especie de araña social, *Stegoduphus dumicola* (Eresidae), la variabilidad de la biomasa entre individuos produce *contest competition* por recursos alimenticios, además concluyeron que a niveles bajos de recursos la colonia presenta altos niveles de extinción debido a que un alto número de individuos no se reproducen o mueren.

En nuestro caso, pese a que no se obtuvo diferencias significativas, hubo una tendencia a que las colonias control sobrevivan por más tiempo que las colonias con exceso de juveniles (Fig. 11); la falta de un resultado con significación puede deberse a que durante la fase de

campo algunas de las colonias fueron destruidas por eventos externos, en ocasiones antropogénicos, lo cual conllevó a que la muestra no sea suficiente para su significancia.

Los estudios realizados en el pasado con arañas sociales (Ulbrich *et al.*, 1996; Ulbrich & Henschel, 1997; Ulbrich & Henschel, 1999) acerca de los mecanismos de competencia intraespecífica fueron realizados mediante modelos matemáticos, obteniendo que *contest competition* es el tipo de competencia ocurrente. Los resultados planteados en este trabajo no logran esclarecer algún tipo de competencia intraespecífica evidente. El hecho de que las colonias con un exceso de sacos de huevos se hayan extinto durante el estudio sugiere que ocurrió *scramble competition* ya que ninguno de los individuos sobrevivió, por lo tanto, no pudo existir individuos que dominen sobre el alimento en comparación a otros; sin embargo, para comprobar esto se necesitaría realizar una metodología más rigurosa que permita mantener un control de las colonias frente a los distintos eventos externos que puedan alterar directa o indirectamente el estudio y así permitirnos plantear nuevos argumentos a futuro.

Por otro lado, mediante los análisis realizados se logró corroborar los resultados del trabajo realizado por Yip *et al.*, (2008) que encontraron que la cantidad de insectos –presas- capturados per cápita disminuye (Fig.12) y que el tamaño promedio de los insectos capturados aumenta a medida que crecen la colonias (Fig. 13).

A diferencia del estudio de Yip *et al.*, (2008) (Anexo 12), sin embargo, la biomasa total capturada per cápita (número de insectos x biomasa de insectos/ número de arañas en la colonia), es una relación lineal, en lugar de convexa, en relación al tamaño de la colonia (Fig.14). Powers & Avilés (2007) y Guevara & Avilés (2007) muestran que el tamaño de artrópodos e insectos varía altitudinalmente, presentándose insectos de mayor tamaño a bajas

altitudes e insectos de menor tamaño a altas altitudes. La relación lineal, en vez de convexa mostrada en la Figura 14 puede deberse a que, el trabajo se llevó a cabo a una elevación bastante más alta que el estudio de Yip y colaboradores (1200 – 1400 m, en lugar de los 250 – 450 m de Yip *et al.*, 2008), en donde se espera que los insectos sean de un tamaño menor (Guevara & Avilés, 2007). Alternativamente, las colonias podrán no haber logrado llegar a un tamaño adecuado para poder observar un pico en la tendencia de la biomasa per cápita como función del tamaño de la colonia.

En definitiva, el presente estudio esclarece uno de los factores que pueden llevar a la extinción a distintos grupos sociales, en nuestro caso a *A. eximius*, como es la cantidad de alimento disponible. Se ha demostrado que a medida que la población aumenta en tamaño la intensidad de la competencia intraespecífica también incrementa.

El presente estudio abre las puertas a futuras investigaciones en la naturaleza para tener un mejor conocimiento acerca de las ventajas y desventajas en *A. eximius*, grupos sociales, cuando ocurre competencia intraespecífica por la cantidad de alimento disponible, sea ésta por “scramble competition” o “contest competition”; ya que estudios anteriores relacionados con arañas sociales Ulbrich *et al.*, (1996), Ulbrich & Henschel (1997), Ulbrich & Henschel (1999) han sido realizados mediante modelos matemáticos, concluyendo que *contest competition* actúa en dicha situación a diferencia de nuestro estudio que sugiere lo contrario. De esta forma, se recomienda realizar un trabajo minucioso, llevar a cabo una metodología más específica a fin de lograr tener obtener datos significativos.

7. BIBLIOGRAFÍA

- Agnarsson, I., Maddison, W. P., Avilés, L.. 2007. The phylogeny of the social *Anelosimus* spiders (Araneae: Theridiidae) inferred from six molecular loci and morphology. *Molecular phylogenetics and evolution* 43(3): 833-851.
- Alexander, R. 1974. The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5:325–383.
- Avilés, L. 1983. Interdemic selection and the sex ratio: A social spider perspective. *The American Naturalist* 142 (2): 320-345
- Avilés, L. 1986. Sex-ratio bias and possible group selection in the social spider *Anelosimus eximius*. *American Naturalist* 128: 1-12.
- Avilés, L. 1992. Metapopulation biology, levels of selection and sex ratio evolution in social spiders. Ph.D. dissertation. Harvard University, Cambridge. United States.
- Avilés, L. 1997. Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. Pages 476–498. En Choe, J. & Crespi, B. editors. *Social behavior in insects and spiders*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Avilés, L., Tufiño, P. 1998. Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *American Naturalist* 152 (3): 403-418
- Avilés, L. 1999. Cooperation and non-linear dynamics: An ecological perspective on the evolution of sociality. *Evolutionary Ecology* 1: 459-477.

- Avilés, L., Maddison, W., Salazar, P., Estévez, G., Tufiño, P., Cañas, G. 2001. Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente. *Revista chilena de historia natural* 74: 619-638.
- Begon, M., Mortimer, M., 1986. *Population ecology. A unified study of animals and plants.* Blackwell, Oxford, Pp. 220.
- Bilde, T., Coates, K., Birkhofer, K., Bird, T., Maklakov, A., Lubin, Y., Avilés, L. 2007. Survival benefits selected for groups living in a social spiders despite reproductive cost. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 2412-2426.
- Caraco, T., Wolf, L. 1975. Ecological determinants of group size of foraging lions. *American Naturalist* 109: 343-352.
- Caraco, T. 1981. Risk-sensitivity and foraging groups. *Ecology* 62: 527-531.
- Caraco, T., Pulliam H. 1984. Sociality and survivorship in animals exposed to predation. En: Price PW, Slobodchikoff CN, GaudWS. eds *A New Ecology.* Wiley-Interscience, New York, pp 279-309.
- Chase, I., Tovey, C., Spangler-Martin, D., Manfredonia, M. 2002. Individual differences versus social dynamics in the formation of animal dominance hierarchies. *Proceedings of the National Academy of Science* 99(8): 5744-5749.
- Clark, C. 1987. The lazy, adaptable lions: a Markovian model of group foraging. *Animal Behavior* 35: 361-368
- Clark, C., Mangel, M. 1984. Foraging and flocking strategies: information in an uncertain environment. *American Naturalist* 123: 626-64.

- Clark, C., Mangel, M. 1986. The evolutionary advantages of group foraging. *Theoretical Population Biology* 30: 45-75.
- Clutton, T., Russell, A., Sharpe, L. 2003. Meerkat helpers do not specialize in particular activities. *Animal Behaviour* 66: 531-540.
- D'Andrea, M. 1987. Social behaviour in spiders (Arachnida, Araneae). Monograph 3 of the *Monitore Zoologico Italiano*. IX: 156 pp.
- Ebert, D. 1998. Behavioral asymmetry in relation to body weight and hunger in the tropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 26: 70—80.
- Emlen, S., Vehrencamp, S. 1985. Cooperative breeding strategies among birds. Pages 359–374 en B. Holldobler & M. Lindauer, eds. *Experimental behavioral ecology*. Verlag, Stuttgart.
- Farine, D. 2012. Social network analysis of mixed-species flocks: exploring the structure and evolution of interspecific social behaviour. *Animal Behaviour* 84: 1271-1277
- Futuyma, D. 2005. *Evolution*. Sinauer Associates. Sunderland. USA.
- Guevara, J., Avilés, L. 2007. Multiple techniques confirm elevational differences in insect size that may influence spider sociality. *Ecology* 88(8): 2015-2023.
- Guevara, J., Avilés, L. 2009. Elevational changes in the composition of insects and other terrestrial arthropods at tropical latitudes: a comparison of multiple sampling methods and social spider diets. *Insect Conservation and Diversity* 2(2): 142-152.

- Heesen, M., Rogahn, S., Ostner, J., Schulke, O. 2013. Food abundance affects energy intake and reproduction in frugivorous female Assamese macaques. *Behavioral ecology and sociobiology* 67: 1053-1066
- Heinrich, B. 1988. Food sharing in the raven *Corvus corax*. En: Slobodchikoff CN. eds *The Ecology of Social Behavior*. Academic Press, Inc, San Diego, CA. pp. 285-311.
- Henschel, J., Lubin, Y., Schneider, J. 1995. Sexual competition in an inbreeding social spider, *Stegodyphus dumicola* (Aranea: Eresidae). *International Neuropsychological Society* 41: 1–8.
- Henson, S., Cushing, J. 1996. Hierarchical models of intra-specific competition: scramble versus contest. *Journal of Mathematical Biology* 34: 755-772
- Inman, A. 1990. Group foraging in starlings: distributions of unequal competitors. *Animal behaviour* 40: 801-810.
- Isbell, L. 1991. Contest and scramble competition: patterns of female aggression and ranging behavior among primates. *Behavioural Ecology* 2: 143–155.
- Isbell, L., Pruett, J. 1998. Differences between vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) in agonistic interactions between adult females. *International Journal of Primatology* 19: 837–855.
- Isbell, L., Pruett, J., Young, T. 1998. Movements of vervets (*Cercopithecus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) as estimators of food resource size, density, and distribution. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 42: 123–133.

- Jang, S. 2005. Contest and scramble competition with a dynamic resource. *Non-linear Analysis: Theory, Methods and Applications* 63 (5-7): 109-118.
- Koenig, A. 2002. Competition for resources and its behavioral consequences among female primates. *International Journal of Primatology* 23:759–783.
- Levi, H. 1963. The American spiders of the genus *Anelosimus* (Araneae, Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society* 82(1): 30-48.
- Liljestrom, G. 1993. Superparasitismo y competencia intraespecífica entre larvas del parasitoide *Trichopoda giacomellii* (Blanchard) (Diptera: Thachinidae). *Ecología Austral* 3: 43-48.
- Lomnicki, A. 1988. *Population ecology of individuals*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. USA.
- Lomnicki, A. 2009. Scramble and contest competition, unequal resource allocation, and resource monopolization as determinants of population dynamics. *Evolutionary Ecology Research* 11: 371-380.
- Nentwig, W. 1985. Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17(1): 79-85.
- Nicholson, A. 1954. An outline of the dynamics of animal populations. *Australian Journal of Zoology* 2: 9–65.
- Nudds, T. 1978. Convergence of group size strategies by mammalian social carnivores. *American Naturalist* 112: 957-960.

- Packer, C., Ruttan, L. 1988. The evolution of cooperative hunting. *American Naturalist* 132: 159-198.
- Pasquet, A., Krafft, B. 1992. Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Ethology* 90(2): 121-133.
- Platnick, N. 2012. The world spider catalog, version 12.5. American Museum of Natural History, online at <http://research.amnh.org/iz/spiders/catalog>.
- Powers, K., Avilés, L. 2007. The role of prey size and abundance in the geographical distribution of spider sociality. *Journal of Animal Ecology* 76(5): 995-1003.
- Pruetz, J. D., Isbell, L. 2000. Correlations of food distribution and patch size with agonistic interactions in female vervets (*Chlorocebus aethiops*) and patas monkeys (*Erythrocebus patas*) living in simple habitats. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 49: 38–47
- Purcell, J., Avilés, L. 2007. Smaller colonies and more solitary living mark higher elevation populations of a social spider. *Journal of Animal Ecology* 76: 590–603.
- Rand, A. 1954. Social feeding behaviour of birds. *Fieldiana Zoologica* 36: 1-71
- Ranta, E., Peuhkuri, N., Laurila, A., Rita, H., Metcalfe, N. 1996. Producers, scroungers and foraging group structure. *Animal Behaviour* 51: 171—175.
- Rita, H., Ranta, E., Peuhkuri, N. 1997. Group foraging, patch exploitation time and the finder's advantage. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 40: 35—39.

- Ripple, W., Beschta, R. 2004. Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems?. *Bioscience* 54(8): 755-766.
- Rypstra, A. 1990. Prey capture and feeding efficiency of social and solitary spiders: a comparison. *Acta Zoologica Fennica*. 190 : 339-343
- Rypstra, A. 1993. Prey size, social competition, and the development of reproductive division of labor in social spider groups. *American Naturalist* 142: 868—880.
- Rypstra, A., Tirey, S. 1991. Prey size, prey perishability and group foraging in a social spider. *Oecologia* 86: 25-30.
- Sage, R. 1982. Wet and dry-weight estimates of insects and spiders based on length. *American Midland Naturalist* 108:407–411.
- Salomon, M., Lubin, Y. 2012. Cooperative breeding increases reproductive success in the social spider *Stegodyphus dumicola* (Araneae, Eresidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(11): 1743-1750.
- Scheel, D., Packer, C. 1991. Group hunting behaviour of lions: a search for cooperation. *Animal Behaviour* 41: 697-709.
- Settepani, V., Grinsted, L., Grandfelt, J., Jensen, J., Bilde, T. 2012. Task specialization in two social spiders, *Stegodyphus sarasinorum* (Eresidae) and *Anelosimus eximius* (Theridiidae). *Journal of Evolutionary Biology* 26: 51-62.
- Solomon, M. 1949. The natural control of animal population. *Journal of Animal Ecology* 18: 1-35.

- Souza, A., Gonzaga, M., Vasconcellos-Neto, J. 2007. Prey Capture Behaviour in the Social Spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae): Responses to Prey Size and Type. *Ethology* 113 (9): 856-861.
- Sterck, E., Steenbeek, R. 1997. Female dominance relationships and food competition in the sympatric Thomas langur and long-tailed macaque. *Behaviour* 134:749–774
- Svanback, R., Bolnick, D. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within a natural population. *Proceeding of the Royal Society* 274: 839-844.
- Ulbrich, K., Henschel, J.R., Jeltsch, F., Wissel, C. 1996. Modelling individual variability in a social spider colony (*Stegodyphus dumicola*:Eresidae) in relation to food abundance and its allocation. *Revue Suisse Zoologie* 661–670.
- Ulbrich, K., Henschel, J. 1997. Competition in social spiders-an individual-based model. *Advances in Ethology*. Berlin 32: 268.
- Venticinque, E. M., Fowler, H., Silva, C. 1993. Modes and frequencies of colonization and its relation to extinctions, habitat and seasonality in the social spider *Anelosimus eximius* in the Amazon (Araneidae: Theridiidae). *Psyche Cambridge* 100:35–41.
- Vogel, E. 2005. Rank differences in energy intake rates in white-faced capuchin monkeys, *Cebus capucinus*: the effects of contest competition. *Behavioural ecology and sociobiology* 58: 333-344
- Vollrath, F. 1986. Eusociality and Extraordinary Sex Ratios in the Spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18(4): 283-287

Wilson, E. 1975. *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard University Press. Cambridge.

USA.

Wilson, E. 2012. *The social conquest of the earth*. Liveright. New York. USA.

Yip, E., Powers, K., Avilés, L. 2008. Cooperative capture of large prey solves calling challenge faced by spider societies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105:11818-11822.

8. FIGURAS

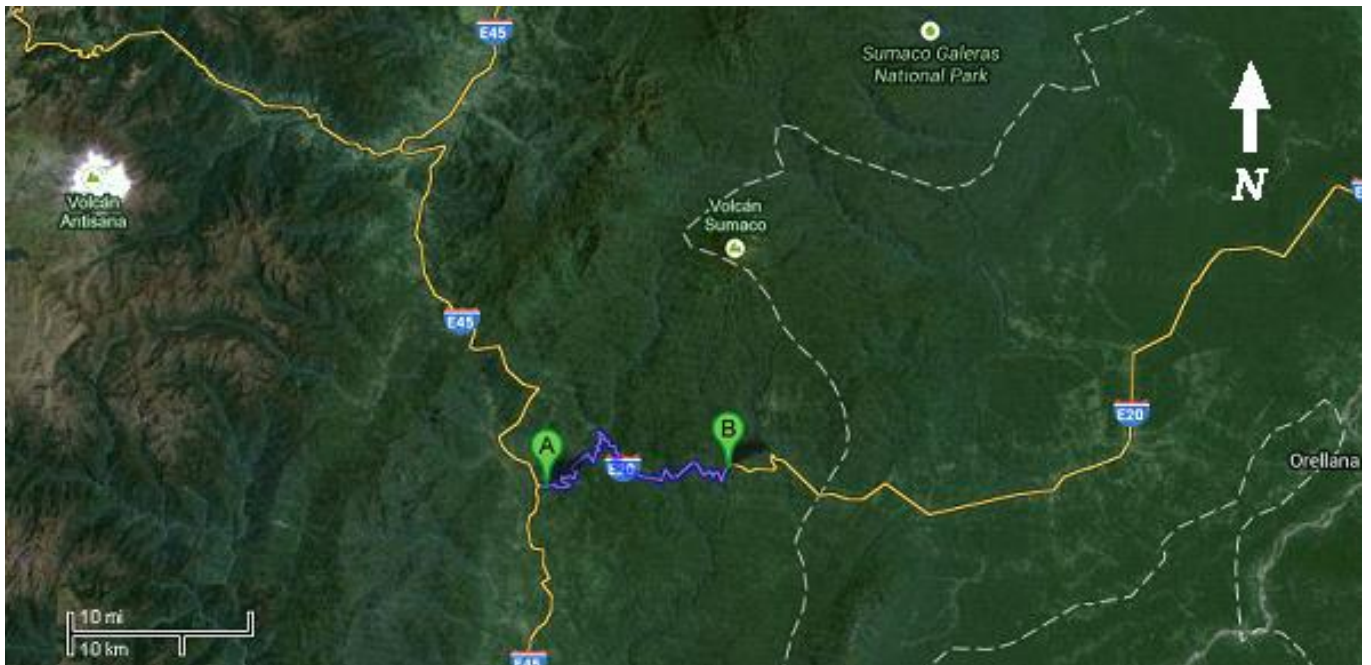


Figura 1. Mapa de localidad. Los puntos A (Jondachi) y B (Comuniad Wawa Sumaco) muestran los sitios entre los cuales se recolectó y ubicó las colonias experimentales y Estación Wawa Sumaco lugar de hospedaje y trabajo de laboratorio.



Figura 2. Forma tri-dimensional de una colonia de *Anelosimus eximius*; base con tela densa y líneas verticales o de captura. Hembra y macho en estadio adulto; machos presentan palpos negros más gruesos que las hembras.



Figura 3. Individuos de *A. eximius* capturando presas de un tamaño mayor al de ellas. Hembras adultas y subadultas capturan la presa, machos no intervienen en esta labor.

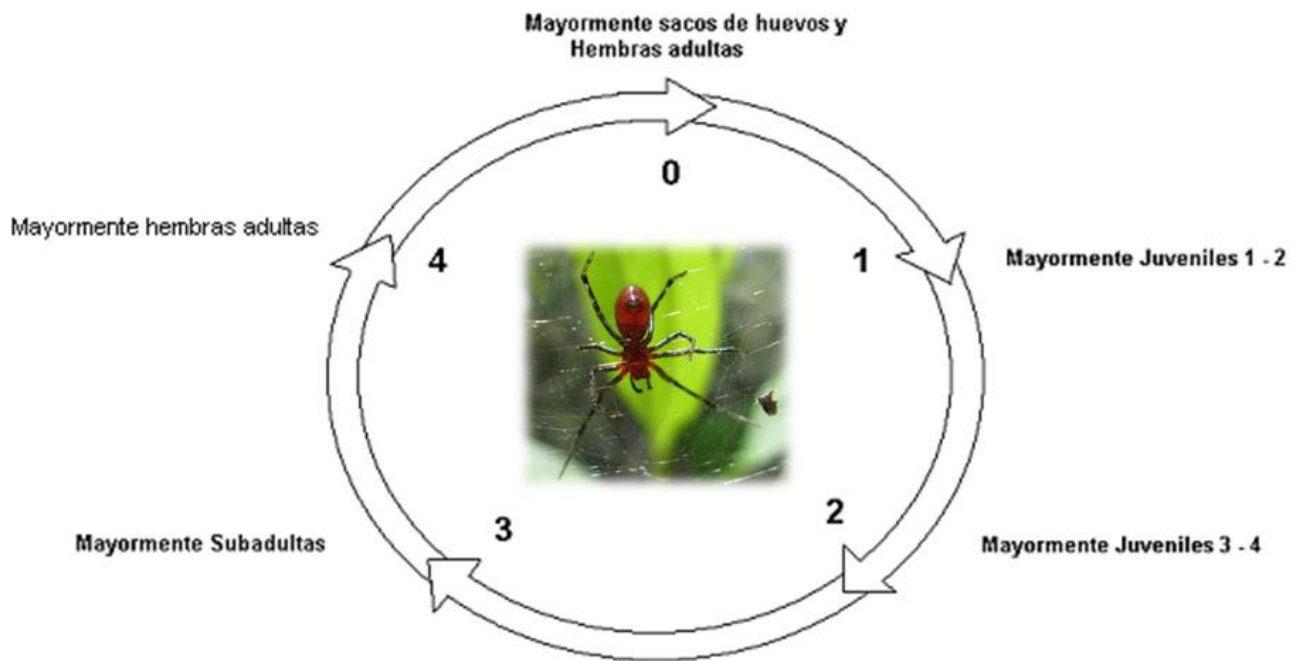


Figura 4. Ciclo de una colonia por estadios en *A. eximius*.

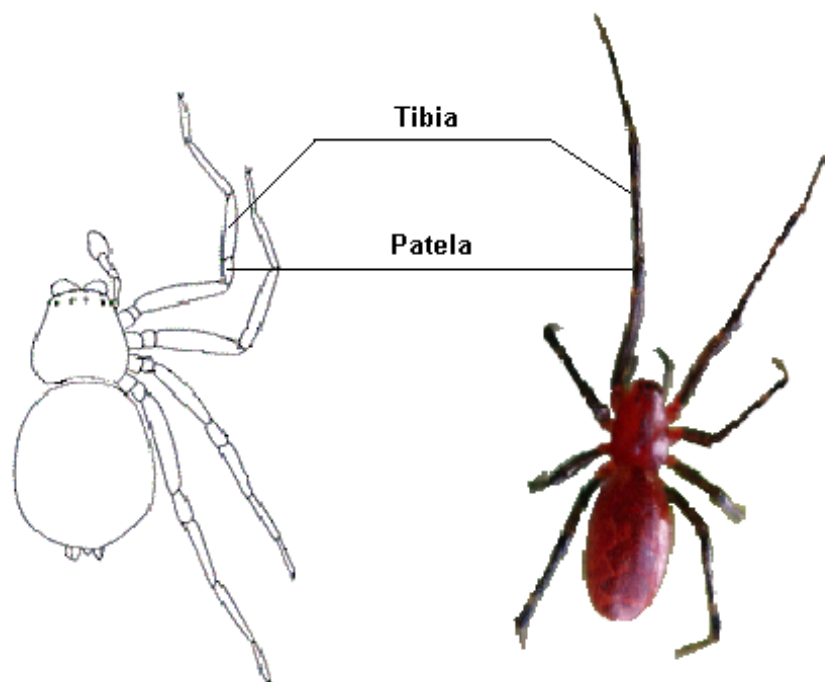


Figura 5. Segmentos del par de patas I de *Anelosimus eximius* utilizados para reconocimiento de los diferentes estadios. Para la identificación de los individuos se realizó por observación directa puesto que son fácilmente identificables. Las medidas promedio de cada estadio se encuentran en estudios previos (Avilés, 1986)

a)



b)



Figura 6. Medición y pesaje de juveniles. a) Medición bajo el estereomicroscopio con ayuda de una regla de calibración. b) Balanza de precisión utilizada para medición de juveniles en gramos.

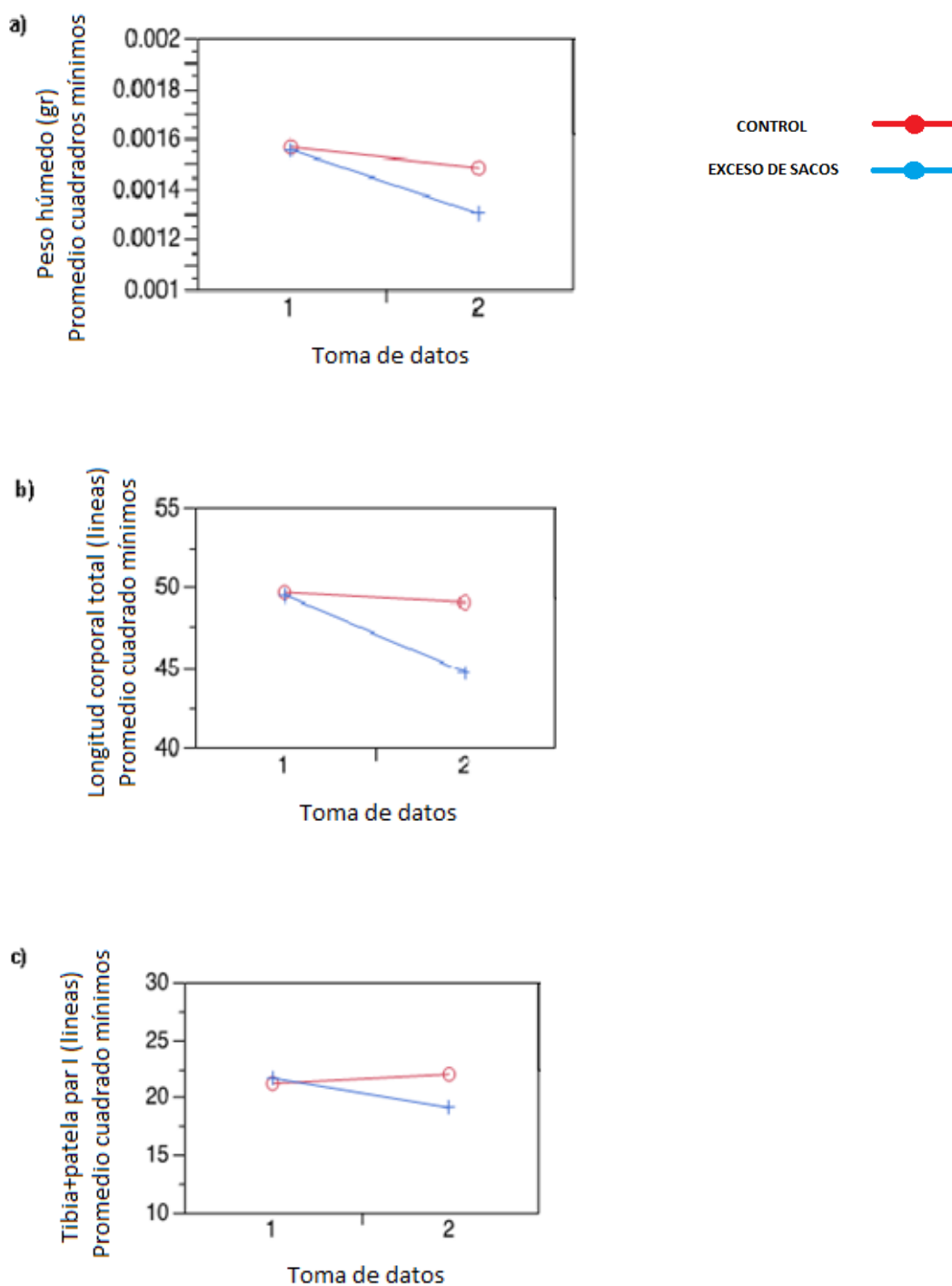


Figura 7. Variación de los juveniles para cada toma de datos en el tiempo. Valores estadísticos obtenidos para a) peso ($F= 2.1$; $P= 0.15$); b) longitud corporal ($F= 8.01$; $P= 0.005$); y c) tibia+patella ($F= 15.99$; $P= <0.0001$) entre tratamientos.

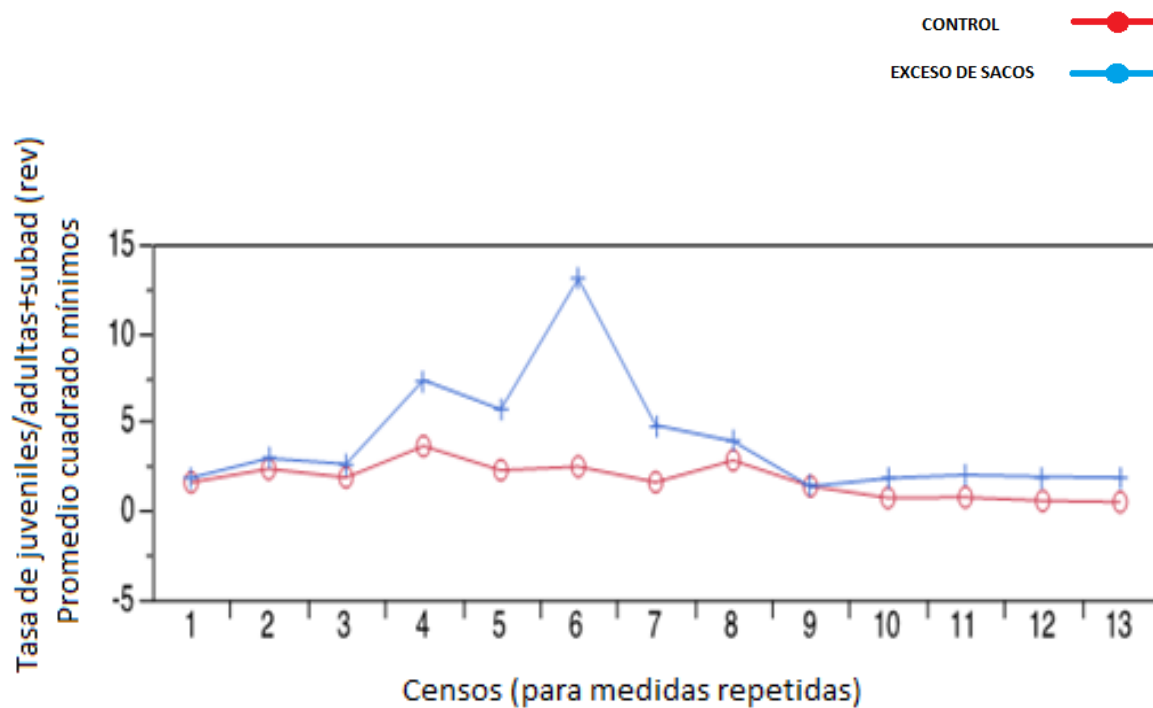


Fig. 8 Tasa de juveniles a hembras adultas y subadultas a lo largo del tiempo. Los valores obtenidos muestran una no significancia entre los tratamientos ($F= 1.48$; $P= 0.13$); pese a esto, se muestra que si existió una ligera desproporción entre los tratamientos siendo más pronunciado dentro de los censos 4 y 7.

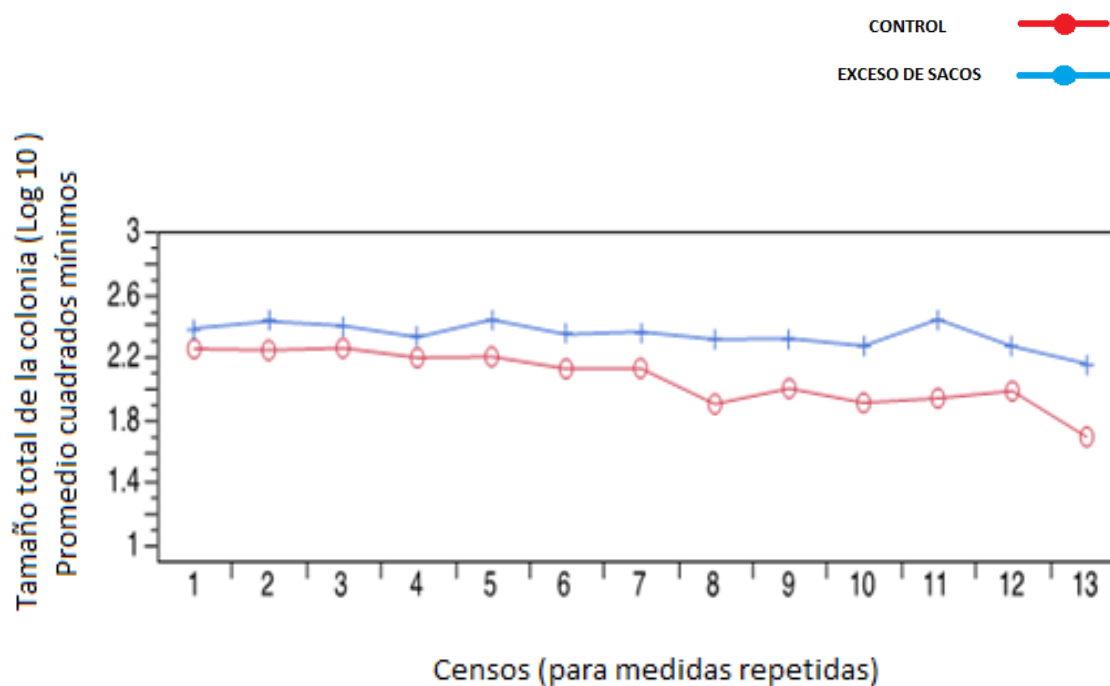


Figura 9. Tamaño de las colonias a través del tiempo para cada tratamiento. Valores estadísticos no indican significancia entre los tratamientos ($F= 0.71$; $P= 0.73$). Pese a esto, la figura muestra que si hubo diferencia en el tamaño de la colonia entre ambos a lo largo del tiempo.

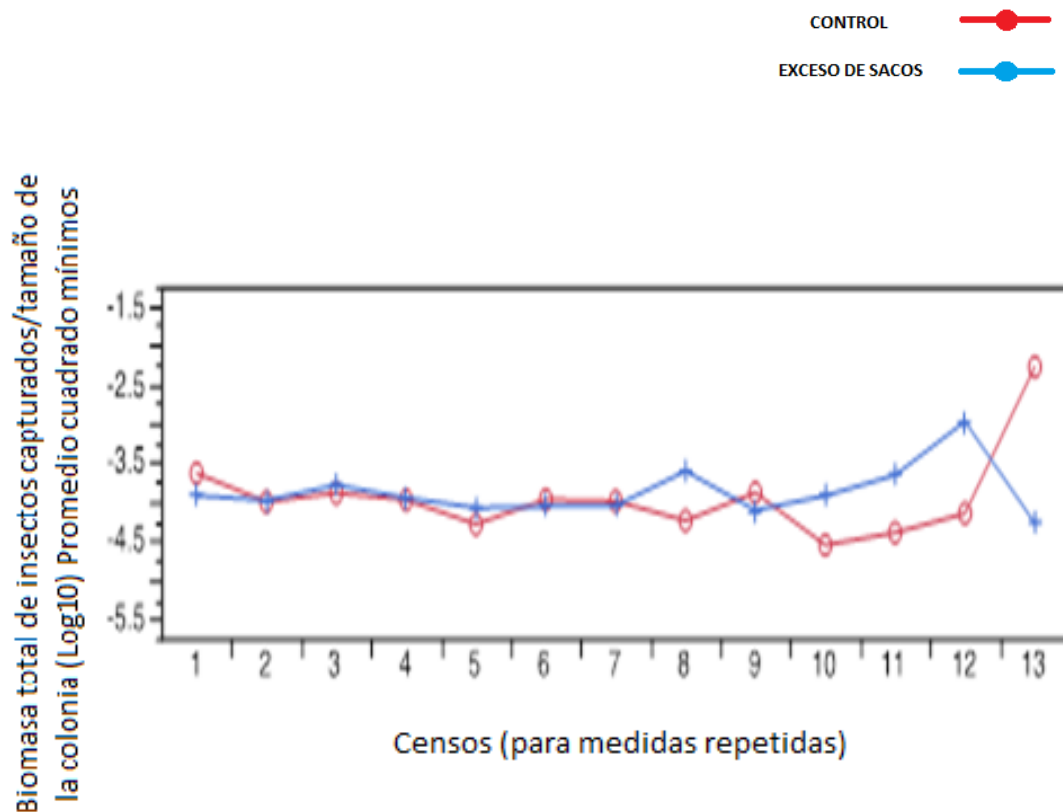


Figura 10. Figura sobre la biomasa total de presas per cápita entre tratamientos a lo largo del tiempo. Valores obtenidos muestran no significancia entre tratamientos a lo largo del tiempo ($F= 1.90$; $P= 0.39$). La figura muestra una tendencia de ambos tratamientos por una similar cantidad de biomasa capturada per cápita.

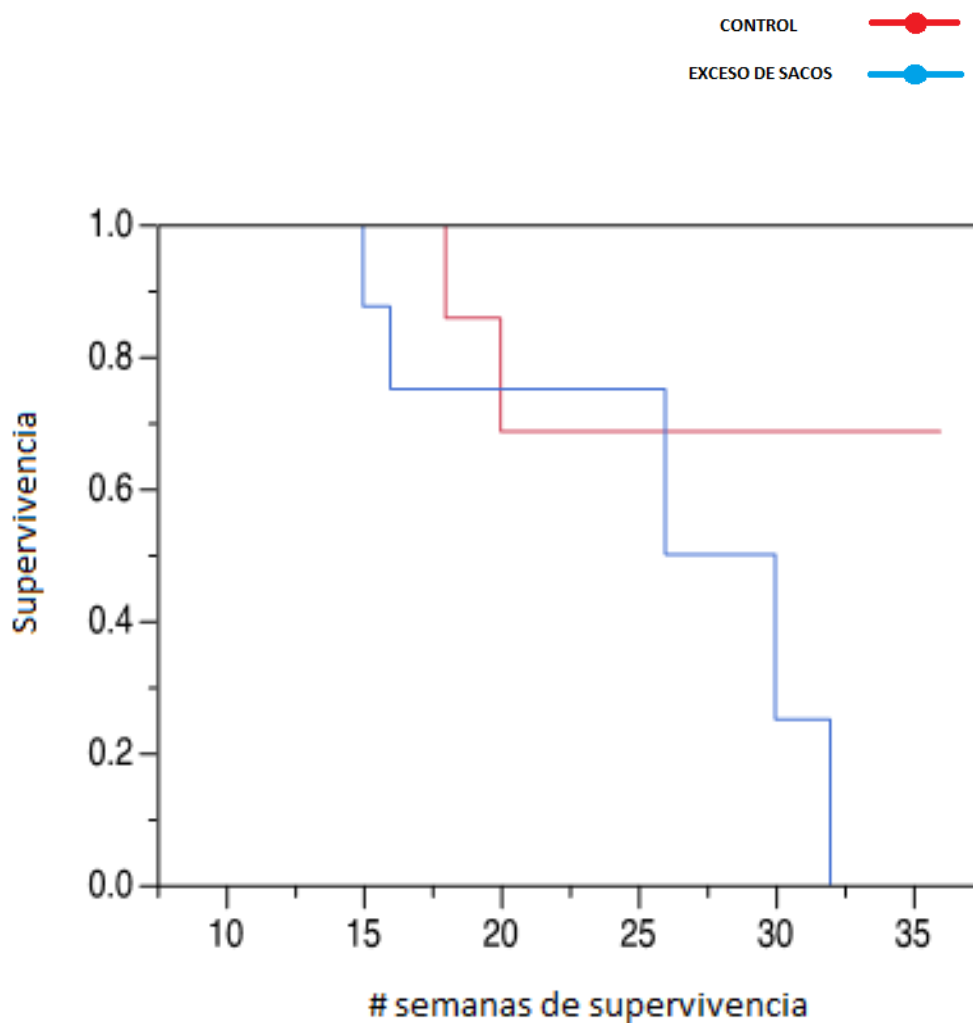


Figura 11. Tasa de extinción de las colonias para cada tratamiento. Las colonias con tenían un mayor número de juveniles, sacos de huevos, se extinguieron; mientras que, las colonias control permanecieron vivas. Pese a esto, los valores estadísticos fueron no significativos (logrank $X^2 = 1.69$; $P = 0.19$; Wilcoxon $X^2 = 0.62$, $P = 0.43$).

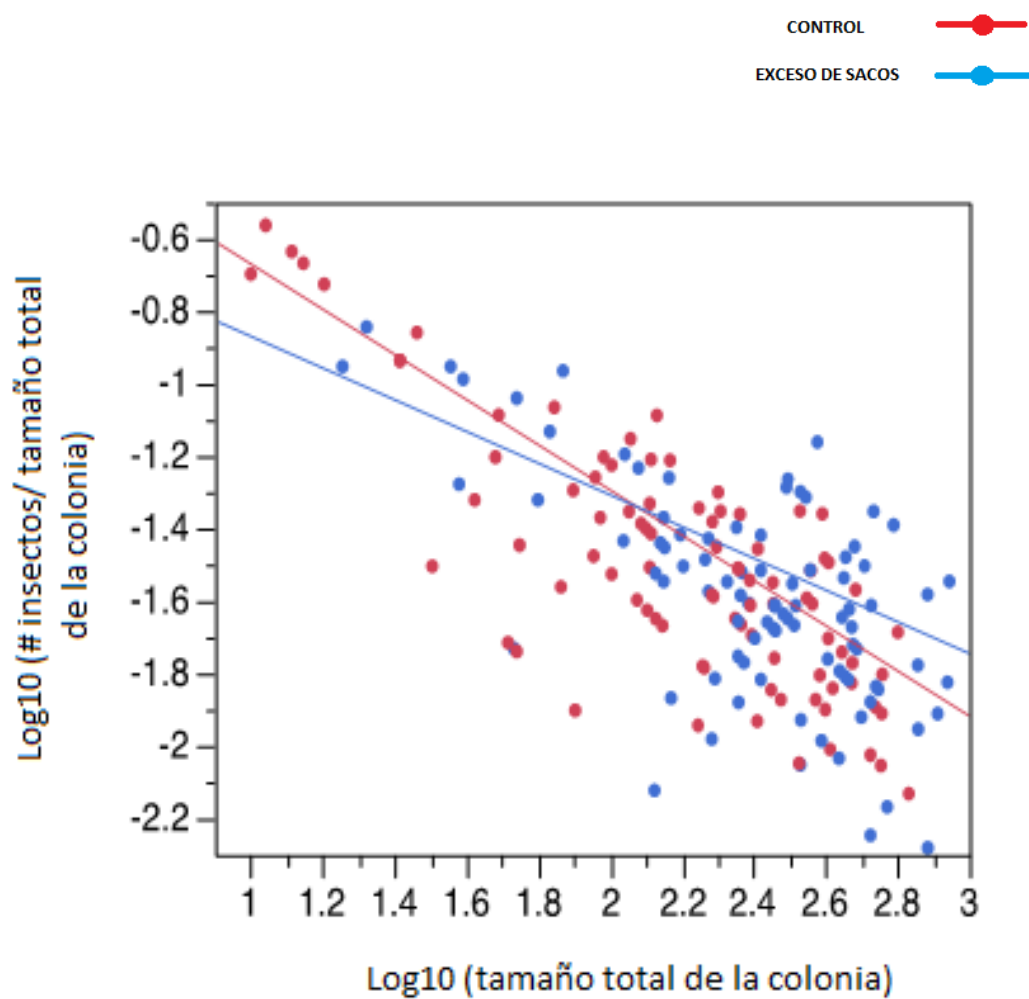


Figura 12. Relación entre el número de insectos capturados per cápita con el tamaño de la colonia. La relación fue significativa ($F= 114.47$; $P= <0.0001$) en cuando a que a medida que la colonia crece el número de insectos capturados per cápita disminuye.

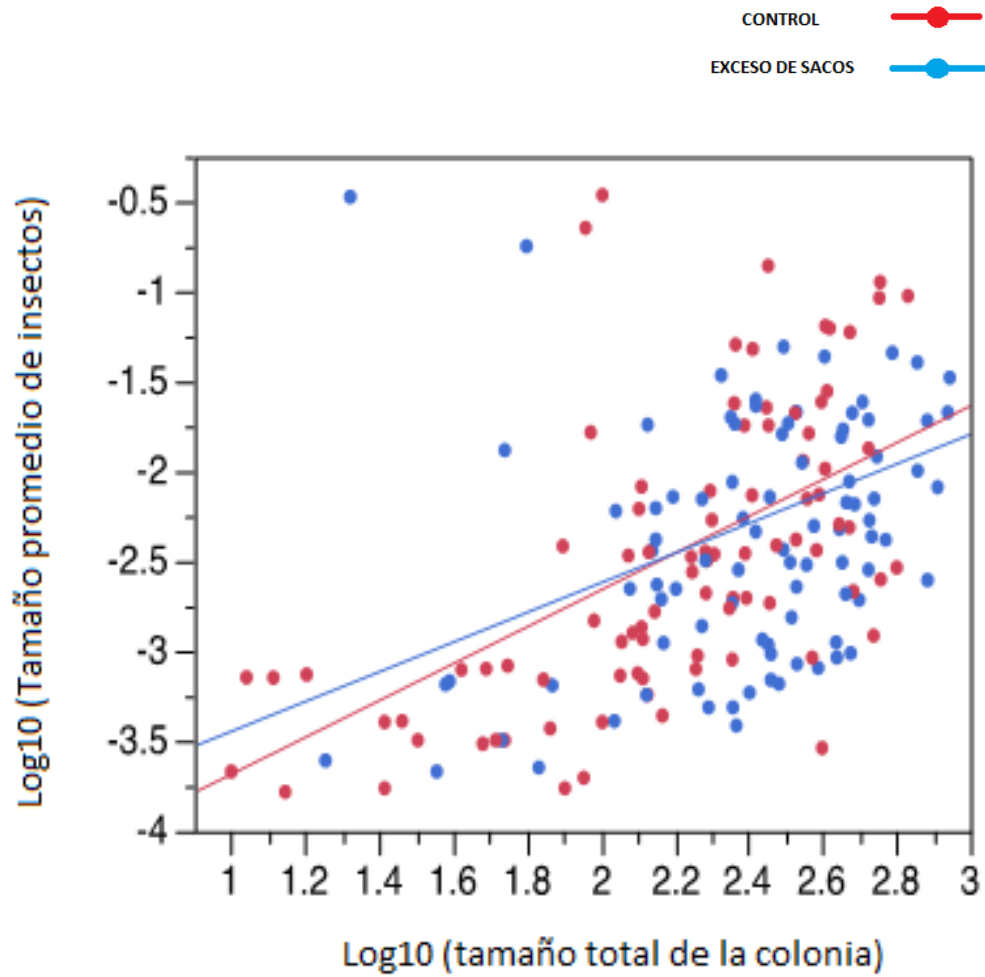


Fig. 13 Relación entre el tamaño promedio de presas capturadas con el tamaño de la colonia.

El tamaño promedio de insectos capturados aumenta a medida que la colonia crece en tamaño.

Se muestran los valores obtenidos sin diferenciar entre los tratamientos ($F= 7.30$; $P= 0.008$)

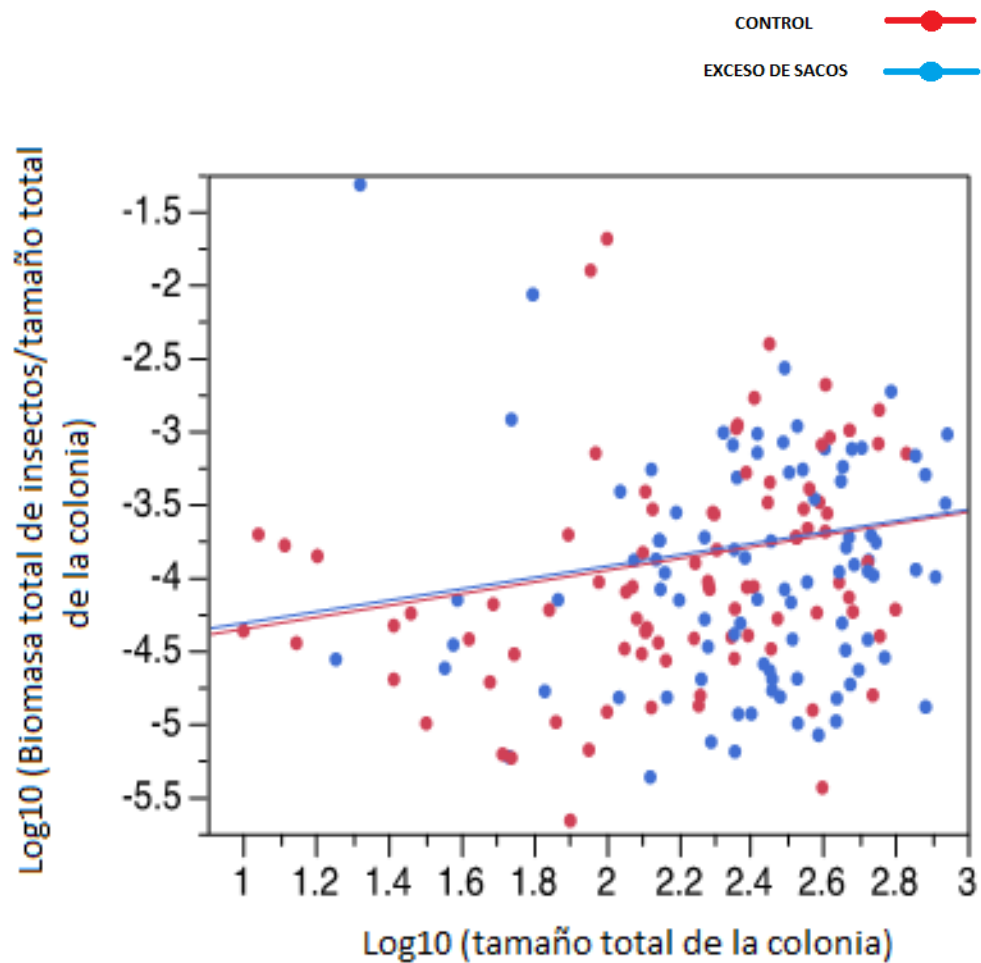


Fig. 14 Cantidad de biomasa per capita con relación al tamaño de la colonia. No se obtuvo significancia ($F= 1.74$; $P= 0.19$) obteniendo una relación lineal a diferencias de estudios anterior por Yip *et al.*, (2008) en el cual se presenta una tendencia convexa.

9. TABLAS

Tabla 1. Total tripletes funcionales (N=11). Número de individuos para cada estadio y sexo para cada uno de los nidos que conforman un triplete.

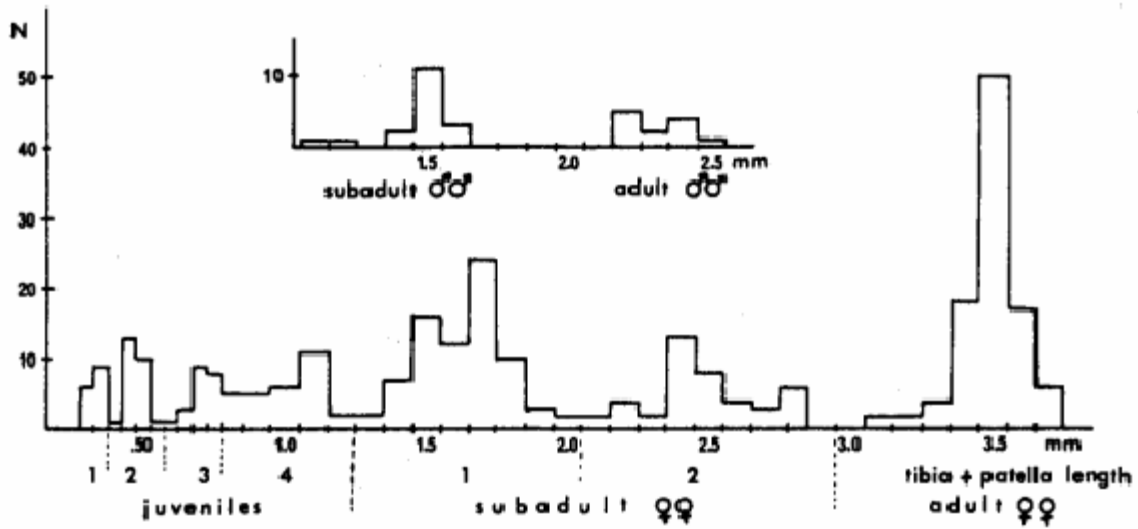
Colonia	Colonia ID	Tratamiento	Tamaño Total inicial (# individuos)	Hembras adultas	Subadult 2	Subadult 1	Juvs 3-4	Juvs 1-2	Machos
1	22.0TP01	Control	280	68	27	23	141	16	5
		Exceso sacos	276	68	26	23	138	16	5
2	22.0TP02	Fuente	273	68	26	23	138	13	5
		Control	176	70	19	33	36	13	5
3	44.4TP01	Exceso sacos	179	71	20	32	35	16	5
		Fuente	178	71	19	32	35	16	5
4	44.8TP01	Control	357	46	7	13	12	275	4
		Exceso sacos	357	48	6	10	8	281	4
5	44.83TP01	Fuente	353	42	7	13	12	275	4
		Control	253	120	45	36	25	18	9
6	44.85TP01	Exceso sacos	252	120	45	35	25	18	9
		Fuente	252	120	45	35	25	18	9
7	44.87TP01	Control	226	112	24	5	2	77	6
		Exceso sacos	405	116	28	5	18	231	7
8	45.0TP03	Fuente	224	113	21	5	2	77	6
		Control	426	139	52	54	81	81	19
9	45.7TP01	Exceso sacos	426	139	52	54	81	81	19
		Fuente	426	139	52	54	81	81	19
10	45.7TP02	Control	563	88	79	65	207	102	22
		Exceso sacos	563	88	79	65	207	102	22
11	FSINC01	Fuente	563	88	79	65	207	102	22
		Control	345	193	41	31	35	32	13
11	FSINC01	Exceso sacos	349	193	42	31	37	32	14
		Fuente	342	186	42	31	37	32	14
11	FSINC01	Control	407	243	46	53	53	3	9
		Exceso sacos	403	242	48	52	53	0	8
11	FSINC01	Fuente	403	242	48	52	53	0	8
		Control	251	104	35	19	60	25	8
11	FSINC01	Exceso sacos	249	105	33	18	62	24	7
		Fuente	245	104	35	19	54	25	8

Tabla 2. Proporción de sacos de huevos presentes en cada colonia para cada triplete presentando la proporción 2:1:0 para colonias con exceso de sacos, control y fuente respectivamente.

Colonia	Colonia ID	Tratamiento	Total sacos de huevos
1	22.0TP01	Control	2
		Exceso sacos	5
		Fuente	0
2	22.0TP02	Control	0
		Exceso sacos	6
		Fuente	0
3	44.4TP01	Control	1
		Exceso sacos	6
		Fuente	0
4	44.8TP01	Control	3
		Exceso sacos	10
		Fuente	0
5	44.83TP01	Control	5
		Exceso sacos	11
		Fuente	0
6	44.85TP01	Control	7
		Exceso sacos	19
		Fuente	0
7	44.87TP01	Control	6
		Exceso sacos	2
		Fuente	0
8	45.0TP03	Control	1
		Exceso sacos	10
		Fuente	0
9	45.7TP01	Control	16
		Exceso sacos	40
		Fuente	0
10	45.7TP02	Control	14
		Exceso sacos	29
		Fuente	0
11	FSNC01	Control	4
		Exceso sacos	16
		Fuente	0

10. ANEXOS

Anexo 1. Distribución de la frecuencia del largo de la tibia+patela del par de patas I correspondiente a cada estadio. Tabla tomada del estudio de Avilés (1986).



Tomado de Avilés, 1986

Anexo 2. Análisis de medidas repetidas de la longitud corporal de los juveniles (precisión de 0.05 mm y regla de calibración 1mm equivale a 21 líneas de la regla de calibración), en colonias control vs colonias con exceso de sacos de huevos. El factor como identidad de colonia, anidado dentro de tratamiento, fue utilizado como factor aleatorio en el modelo.

Summary of Fit

RSquare	0.234067
RSquare Adj	0.230192
Root Mean Square Error	7.240777
Mean of Response	48.60134
Observations (or Sum Wgts)	597

Parameter Estimates

Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t
Intercept	49.575577	0.853888	21.31	58.06	<.0001*
treatment[Control]	0.0755769	0.853888	21.31	0.09	0.9303
time measured[2-1]	-2.699368	0.735406	591.9	-3.67	0.0003*
treatment[Control]*time measured[2-1]	2.0812834	0.735406	591.9	2.83	0.0048*

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var			Pct of Total	
		Component	Std Error	95% Lower		95% Upper
colony[treatment]	0.2465442	12.92603	4.8278764	3.4635667	22.388494	19.778
Residual		52.428857	3.0960714	46.852973	59.068371	80.222
Total		65.354888	5.6668328	55.528976	78.055879	100.000

-2 LogLikelihood = 4091.862339

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 65.354888

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
treatment	1	1	21.31	0.0078	0.9303
time measured	1	1	591.9	13.4732	0.0003*
treatment*time measured	1	1	591.9	8.0095	0.0048*

treatment*time measured

Least Squares Means Table

Level	Least Sq Mean	Std Error
Control,1	49.651154	1.2260069
Control,2	49.033069	1.4667155
TooMany,1	49.500000	1.1888678
TooMany,2	44.719348	1.3914880

Anexo 3. Análisis de medidas repetidas de la tibia+patela de los juveniles (precisión de 0.05 mm y regla de calibración 1mm equivale a 21 líneas), en colonias control vs colonias con exceso de sacos de huevos. El factor como identidad de colonia, anidado dentro de tratamiento, fue utilizado como factor aleatorio en el modelo.

Summary of Fit

RSquare	0.251384
RSquare Adj	0.247597
Root Mean Square Error	0.20037
Mean of Response	3.046726
Observations (or Sum Wgts)	597

Parameter Estimates

Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t
Intercept	3.0635345	0.026587	20.86	115.23	<.0001*
treatment[Control]	-0.01079	0.026587	20.86	-0.41	0.6890
time measured[2-1]	-0.044438	0.020423	593	-2.18	0.0300*
treatment[Control]*time measured[2-1]	0.0816771	0.020423	593	4.00	<.0001*

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var			95% Upper	Pct of Total
		Component	Std Error	95% Lower		
colony[treatment]	0.3266547	0.0131146	0.0047457	0.0038131	0.022416	24.622
Residual		0.0401481	0.0023713	0.0358775	0.0452335	75.378
Total		0.0532626	0.005258	0.0442916	0.0652805	100.000

-2 LogLikelihood = -157.9020883

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 0.0532626

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
treatment	1	1	20.86	0.1647	0.6890
time measured	1	1	593	4.7345	0.0300*
treatment*time measured	1	1	593	15.9940	<.0001*

treatment*time measured

Least Squares Means Table

Level	Least	
	Sq Mean	Std Error
Control,1	21.173369	0.03811543
Control,2	21.976704	0.04424791
TooMany,1	21.635269	0.03707726
TooMany,2	19.071773	0.04219487

* Std Errors are on transformed Y's

Anexo 4. Análisis de medidas repetidas del peso de los juveniles (gramos), en colonias control vs colonias con exceso de sacos de huevos. El factor como identidad de colonia, anidado dentro de tratamiento, fue utilizado como factor aleatorio en el modelo.

Summary of Fit

RSquare	0.424037
RSquare Adj	0.421124
Root Mean Square Error	0.41759
Mean of Response	-6.54646
Observations (or Sum Wgts)	597

Parameter Estimates

Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t
Intercept	-6.462527	0.072543	20.68	-89.09	<.0001*
treatment[Control]	0.0038702	0.072543	20.68	0.05	0.9580
time measured[2-1]	-0.118001	0.042794	589	-2.76	0.0060*
treatment[Control]*time measured[2-1]	0.0620164	0.042794	589	1.45	0.1478

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Component	Std Error	95% Lower	95% Upper	Pct of Total
colony[treatment]	0.6003697	0.1046934	0.0357085	0.034706	0.1746807	37.514
Residual		0.1743815	0.0102993	0.1558332	0.1964686	62.486
Total		0.2790749	0.0370455	0.2186353	0.3687097	100.000

-2 LogLikelihood = 723.91786595

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 0.2790749

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
treatment	1	1	20.68	0.0028	0.9580
time measured	1	1	589	7.6034	0.0060*
treatment*time measured	1	1	589	2.1001	0.1478

treatment*time measured

Least Squares Means Table

Level	Sq Mean	Std Error
Control,1	0.00156690	0.10363277
Control,2	0.00148159	0.11401302
TooMany,1	0.00155482	0.10153928
TooMany,2	0.00129867	0.11003362

* Std Errors are on transformed Y's

Anexo 5. Análisis de medidas repetidas en relación al número de juveniles a hembras adultas y subadultas a través del tiempo. Se utilizó los factores “tratamiento” –“exceso de sacos de huevos” y “control”-, “número de censo” y su interacción; además se utilizó la identidad de la colonia, anidada dentro tratamiento, como efecto aleatorio

Summary of Fit

RSquare	0.298015
RSquare Adj	0.186942
Root Mean Square Error	6.583311
Mean of Response	3.005796
Observations (or Sum Wgts)	184

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var		95% Lower	95% Upper	Pct of Total
		Component	Std Error			
Colony/TrapID[Treatment]	0.1498432	6.4942034	4.213517	-1.764138	14.752545	13.032
Residual		43.339986	5.2584902	34.632456	55.819567	86.968
Total		49.83419	6.0161028	39.864193	64.097129	100.000

-2 LogLikelihood = 1122.2226482

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 49.83419

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Treatment	1	1	137.2	0.0075	0.9312
Census (for repeated measures)	12	12	140.4	1.2370	0.2638
Treatment*Census (for repeated measures)	12	12	140.4	0.7035	0.7461

Effect Details

Treatment

Least Squares Means Table

Level	Least	
	Sq Mean	Std Error
Control	1.5615434	2.1284691
TooMany	1.8218347	2.1284691

Anexo 6. Análisis de medidas repetidas en relación al tamaño de las colonias a través del tiempo entre los tratamientos. Se utilizó los factores “tratamiento” –“exceso de sacos de huevos” y “control”-, “número de censo” y su interacción; además se utilizó la identidad de la colonia, anidada dentro de la colonia, como efecto aleatorio.

Summary of Fit

RSquare	0.786839
RSquare Adj	0.753111
Root Mean Square Error	0.221994
Mean of Response	2.282258
Observations (or Sum Wgts)	184

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var		95% Lower	95% Upper	Pct of Total
		Component	Std Error			
Colony/TrapID[Treatment]	2.3177602	0.1142225	0.037993	0.0397576	0.1886873	69.859
Residual		0.0492814	0.0059239	0.0394575	0.0633136	30.141
Total		0.1635038	0.0383656	0.1083064	0.2751494	100.000

-2 LogLikelihood = 93.817499671

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 0.1635038

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Treatment	1	1	36.32	0.5572	0.4602
Census (for repeated measures)	12	12	139	1.9517	0.0332*
Treatment*Census (for repeated measures)	12	12	139	0.7182	0.7318

Effect Details

Treatment

Least Squares Means Table

Level	Least	
	Sq Mean	Std Error
Control	2.2481491	0.12191795
TooMany	2.3768542	0.12191795

Anexo 7. Análisis de medidas repetidas en relación a la biomasa total de presas per cápita capturada por las colonias. Se utilizó los factores “tratamiento” –“exceso de sacos de huevos” y “control”-, “número de censo” y su interacción; además se utilizó la identidad de la colonia, anidada dentro tratamiento, como efecto aleatorio.

Summary of Fit

RSquare	0.524039
RSquare Adj	0.446268
Root Mean Square Error	1.419455
Mean of Response	-3.76811
Observations (or Sum Wgts)	1237

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var Component	Std Error	95% Lower	95% Upper	Pct of Total
Colony/TrapID[Treatment]	0.0780839	0.1573276	0.0632477	0.0333644	0.2812907	7.243
Residual		2.0148524	0.2447812	1.6096028	2.5959273	92.757
Total		2.17218	0.2493349	1.7557457	2.7574436	100.000

-2 LogLikelihood = 683.7191489

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 2.17218

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
Treatment	1	1	88.8	0.9072	0.3434
Census (for repeated measures)	12	12	138	1.0993	0.3656
Treatment*Census (for repeated measures)	12	12	138	1.9044	0.0387*

Effect Details

Treatment

Least Squares Means Table

Level	Least Sq Mean	Std Error
Control	-3.638923	0.20695837
TooMany	-3.923638	0.21568411

Anexo 8. Análisis de supervivencia, en el cual se tomó en cuenta los siguientes factores: como evento de tiempo los “censos”, agrupados por “tratamientos” y controladas por “censuradas” aquellas colonias que no se extinguieron durante la duración del estudio o fueron destruidas por eventos externos y como “no censuradas” las colonias que se extinguieron por causas naturales.

Time to event: # weeks survival

Censored by censored

Censor Code 1

Grouped by treatment

Summary

Group	Number failed	Number censored	Mean		Std Error
Control	2	9	19.7143	Biased	0.37409
TooMany	5	6	25.875		2.65977
Combined	7	15	26.9397	Biased	1.83754

Quantiles

Group	Median Time	Lower 95%	Upper 95%	25% Failures	75% Failures
Control	.	18	.	20	.
TooMany	28	15	32	21	31
Combined	30	20	.	20	.

Tests Between Groups

Test	ChiSquare	DF	Prob>ChiSq
Log-Rank	1.6897	1	0.1936
Wilcoxon	0.6205	1	0.4309

Anexo 9. ANOVA de dos factores. Relación entre el número de insectos per cápita con el tamaño de la colonia. Se utilizó como variable de respuesta al número de insectos capturados per cápita (\log_{10}) estimado para cada colonia y ponderado por el número de insectos que entraron; como factores “tratamiento”, “tamaño de la colonia”, y la interacción tratamiento x tamaño de la colonia, y como efecto aleatorio la identidad de la colonia. Como factor peso se utilizó al factor “número de insectos capturados por colonia”

Weight: # insects (use as weight)

Summary of Fit

RSquare	0.546409
RSquare Adj	0.538633
Root Mean Square Error	0.493144
Mean of Response	-1.5236
Observations (or Sum Wgts)	1237

Parameter Estimates

Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t
Intercept	-0.015963	0.14119	70.92	-0.11	0.9103
log10 tl colony size	-0.636154	0.059458	64.16	-10.70	<.0001*
Treatment[Control]	-0.02918	0.026631	13.88	-1.10	0.2919
Treatment[Control]*(log10 tl colony size-2.44594)	-0.06068	0.059458	64.16	-1.02	0.3113

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var		95% Lower	95% Upper	Pct of Total
		Component	Std Error			
colonyID+treatment	0.0321699	0.0078235	0.0048753	-0.001732	0.0173788	3.117
Residual		0.2431914	0.0277915	0.1967436	0.308371	96.883
Total		0.2510148	0.0272998	0.205055	0.3144552	100.000

-2 LogLikelihood = 290.29050729

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 0.2510148

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
log10 tl colony size	1	1	64.16	114.4752	<.0001*
Treatment	1	1	13.88	1.2006	0.2919
Treatment*log10 tl colony size	1	1	64.16	1.0415	0.3113

Anexo 10. ANOVA de dos factores. Relación entre el tamaño promedio de los insectos capturados (\log_{10} peso seco en gramos) con el tamaño de la colonia; como factores “tratamiento”, “tamaño de la colonia”, y la interacción tratamiento x tamaño de la colonia, y como efecto aleatorio la identidad de la colonia. Como factor peso se utilizó al factor “número de insectos capturados por colonia”

Weight: # insects (use as weight)

Summary of Fit

RSquare	0.477219
RSquare Adj	0.468258
Root Mean Square Error	1.342066
Mean of Response	-2.24451
Observations (or Sum Wgts)	1237

Parameter Estimates

Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t
Intercept	-3.558211	0.421314	112.6	-8.45	<.0001*
log10 tl colony size	0.4804368	0.177776	113.1	2.70	0.0079*
Treatment[Control]	-0.015733	0.093827	20.72	-0.17	0.8685
Treatment[Control]*(log10 tl colony size-2.44594)	0.1034942	0.177776	113.1	0.58	0.5616

REML Variance Component Estimates

Random Effect	Var Ratio	Var		95% Lower	95% Upper	Pct of Total
		Component	Std Error			
colonyID+treatment	0.0704931	0.1269679	0.0538854	0.0213544	0.2325815	6.585
Residual		1.801141	0.2030934	1.4610313	2.2762506	93.415
Total		1.928109	0.2064985	1.5796994	2.4066596	100.000

-2 LogLikelihood = 650.47837828

Note: Total is the sum of the positive variance components.

Total including negative estimates = 1.928109

Fixed Effect Tests

Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F
log10 tl colony size	1	1	113.1	7.3034	0.0079*
Treatment	1	1	20.72	0.0281	0.8685
Treatment*log10 tl colony size	1	1	113.1	0.3389	0.5616

Effect Details

log10 tl colony size

Treatment

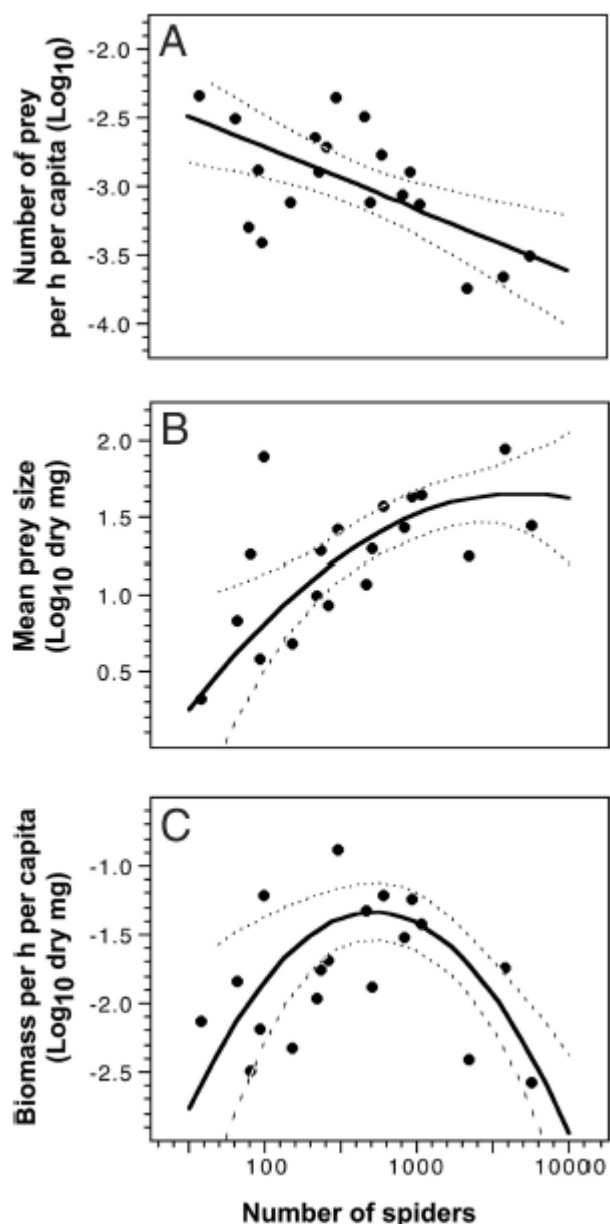
Least Squares Means Table

Level	Least	
	Sq Mean	Std Error
Control	-2.398824	0.13999163
TooMany	-2.367357	0.12496594

Anexo 11. ANOVA de dos factores. Relación entre la cantidad de biomasa captura per cápita en función al tamaño de la colonia. Se utilizó como variable de respuesta la biomasa total dividida por le tamaño de la colonia (\log_{10} biomasa total dividida para el número total de arañas en las colonias); como factores “tratamiento”, “tamaño de la colonia”, y la interacción tratamiento x tamaño de la colonia, y como efecto aleatorio la identidad de la colonia. Como factor peso se utilizó al factor “número de insectos capturados por colonia”

Response log10(tl insect biomass/tl colony size)						
Weight: # insects (use as weight)						
Summary of Fit						
RSquare	0.412014					
RSquare Adj	0.401934					
Root Mean Square Error	1.467039					
Mean of Response	-3.76811					
Observations (or Sum Wgts)	1237					
Parameter Estimates						
Term	Estimate	Std Error	DFDen	t Ratio	Prob> t	
Intercept	-3.337127	0.477527	123.1	-6.99	<.0001*	
log10 tl colony size	-0.26587	0.201325	128.2	-1.32	0.1890	
Treatment[Control]	-0.053353	0.114324	20.3	-0.47	0.6457	
Treatment[Control]*(log10 tl colony size-2.44594)	0.0450486	0.201325	128.2	0.22	0.8233	
REML Variance Component Estimates						
Random Effect	Var Ratio	Component	Std Error	95% Lower	95% Upper	Pct of Total
colonyID+treatment	0.0943666	0.2030961	0.0830882	0.0402462	0.365946	8.623
Residual	2.1522043	0.2436675	1.7443943	2.7226687		91.377
Total		2.3553004	0.2517922	1.9303605	2.9386291	100.000
-2 LogLikelihood = 685.89448962						
Note: Total is the sum of the positive variance components.						
Total including negative estimates = 2.3553004						
Fixed Effect Tests						
Source	Nparm	DF	DFDen	F Ratio	Prob > F	
log10 tl colony size	1	1	128.2	1.7440	0.1890	
Treatment	1	1	20.3	0.2178	0.6457	
Treatment*log10 tl colony size	1	1	128.2	0.0501	0.8233	
Least Squares Means Table						
Level	Least Sq Mean	Std Error				
Control	-4.040782	0.16964486				
TooMany	-3.934076	0.15329751				
Treatment*log10 tl colony size						

Anexo 12. Figuras obtenidas en el trabajo de Yip *et al.*, (2008). EN la figura "C" se muestra una curva convexa en cuanto a la cantidad de biomasa per cápita en relación al tamaño de la colonia; a diferencia de los resultados obtenidos en el presente trabajo los cuales presentaron una tendencia lineal.



Tomado de Yip *et al.*, 2008