

Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, con notas sobre seis especies sociales no descritas previamente

Social spiders of the Ecuadorian Amazonia, with notes on six previously undescribed social species

LETICIA AVILÉS¹, WAYNE P. MADDISON¹, PATRICIO A. SALAZAR³, GERMANIA ESTÉVEZ², PAÚL TUFIÑO³ & GUSTAVO CAÑAS³

¹Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Arizona, Tucson, Arizona 85721, U.S.A., e-mail: laviles@u.arizona.edu

²Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, Casilla 1707-8976, Quito, Ecuador

³Departamento de Biología, Pontificia Universidad Católica del Ecuador, Quito, Ecuador

RESUMEN

La Amazonía ecuatoriana posee una excepcional diversidad y abundancia de arañas sociales. En esta zona están presentes tres de los cuatro tipos de sociabilidad descritos para arañas, incluyendo representantes de 10 géneros y siete familias diferentes. En este artículo revisamos brevemente la historia natural de las catorce especies con algún tipo de sociabilidad que hemos identificado en esta área, incluyendo seis especies –*Cyclosa* sp., *Plesiomete* sp., *Tapinillus* sp. 2, *Achaearanea* cf. *mundula*, una especie de la familia Pholcidae y otra de la familia Sparassidae– cuya sociabilidad no ha sido descrita previamente. En la introducción revisamos los distintos tipos de sociabilidad en arañas, anotando características únicas que les diferencian de los insectos sociales. En particular, notamos que las arañas sociales no han desarrollado castas reproductivas y que en las especies de sociabilidad más avanzada los grupos sociales son también poblaciones relativamente aisladas unas de otras. En la discusión consideramos cómo las arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana, en particular aquellas recientemente descubiertas, contribuyen a nuestro entendimiento de la evolución del comportamiento social en arañas. Discutimos también ciertos problemas evolutivos y ecológicos que las arañas sociales pueden ayudar a esclarecer, tales como la evolución de la proporción de sexos, los niveles de selección, y los patrones de crecimiento, extinción y recolonización de poblaciones locales en una metapoblación.

Palabras clave: comportamiento social, proporción de sexos, niveles de selección, metapoblaciones, evolución.

ABSTRACT

The Ecuadorian Amazon region is exceptionally rich in terms of the number and variety of social spiders it contains. In this area there are representatives of three of the four forms of social behavior described for spiders, comprising species in 10 genera and seven families. Here we review the natural history of the fourteen species from this area that we have identified as having some form of social behavior, including six species –*Cyclosa* sp., *Plesiomete* sp., *Tapinillus* sp. 2, *Achaearanea* cf. *mundula*, a pholcid, and a sparassid– whose sociality has not been previously described. In the introduction we review the characteristics of spider sociality, noting several significant differences with insect social systems. In particular, we note that social spiders have not developed reproductive castes and that in the species with the most complex social behaviors the social groups are also relatively isolated population lineages. We discuss how the Ecuadorian social spiders, in particular those recently discovered, may help test existing hypotheses for the evolution of sociality in spiders. We also outline some of the evolutionary and ecological problems that social spiders may help clarify, such as the evolution of female-biased sex ratios in subdivided populations, the levels of selection, and the patterns of extinction and dispersal of local populations in a metapopulation. An electronic Appendix with English descriptions of the six previously undescribed social species can be found at <http://www.scielo.cl/>

Key words: social behavior, sex ratio, levels of selection, metapopulations, evolution.

INTRODUCCIÓN

A pesar de la vida típicamente solitaria de las arañas, algunas especies han desarrollado un cierto grado de comportamiento social, desde la agrupación de telas individuales hasta la formación de nidos colectivos con cuidado comunitario de las

crías (Buskirk 1981, D'Andrea 1987, Avilés 1997, Uetz & Hieber 1997). En algunas especies, por ejemplo, los individuos agregan sus telas individuales dentro de un andamiaje de sostén común (Fig. 1A). El andamiaje común permite a estas especies ubicar sus telas en zonas abiertas que serían inaccesibles a individuos solitarios (sobre

riachuelos, por ejemplo), pero en donde la abundancia de presas podría ser mayor (Uetz & Hieber 1997). En estas especies, la construcción de la tela de captura, la captura de las presas, y el cuidado de las crías continúan siendo actividades individuales. En otras especies, en cambio, los individuos ocupan un espacio común dentro de un nido colectivo (Fig. 1B). Tales agrupaciones suelen consistir ya sea de una madre con sus crías, las crías ya en la ausencia de la madre, o, en un selecto grupo de especies, numerosos individuos adultos con sus crías (Buskirk 1981, D'Andrea 1987, Avilés 1997). Los miembros de un grupo social cooperan en la construcción y mantenimiento del nido colectivo y en la captura y consumo de las presas. Además, en aquellas especies en que los grupos consisten de varios individuos adultos, se da cuidado comunitario de las crías. Este último tipo de especies constituyen los casos más espectaculares de sociabilidad en arañas, con agrupaciones que pueden llegar a contener decenas de miles de individuos (D'Andrea 1987, Avilés 1997).

La arquitectura de la tela de captura parece ser la base de la dicotomía entre las especies que mantienen telas individuales y aquellas que comparten un nido común. Las especies con telas individuales construyen las telas orbiculares típicas de las familias Araneidae y Uloboridae (Fig. 1A). Se ha postulado que el estricto patrón geométrico de las telas orbiculares no permite la participación simultánea de más de un individuo en su construcción y uso (Lubin 1974, Krafft 1979, Buskirk 1981). Por lo tanto, la cooperación en estas especies está limitada a la construcción y mantenimiento de los hilos que sostienen el conjunto de telas individuales y, en algunos casos, de una zona común de refugio (Fig. 1A) (Uetz & Hieber 1997). Las especies que construyen nidos colectivos, en cambio, producen telas irregulares que pueden ser compartidas. En estas telas varios individuos pueden simultáneamente atacar a una misma presa. Esto permite a estas arañas atrapar presas mucho más grandes que aquellas que podrían ser atrapadas por individuos solos (Nentwig 1985, Rypstra 1990, Pasquet & Krafft 1992). Los

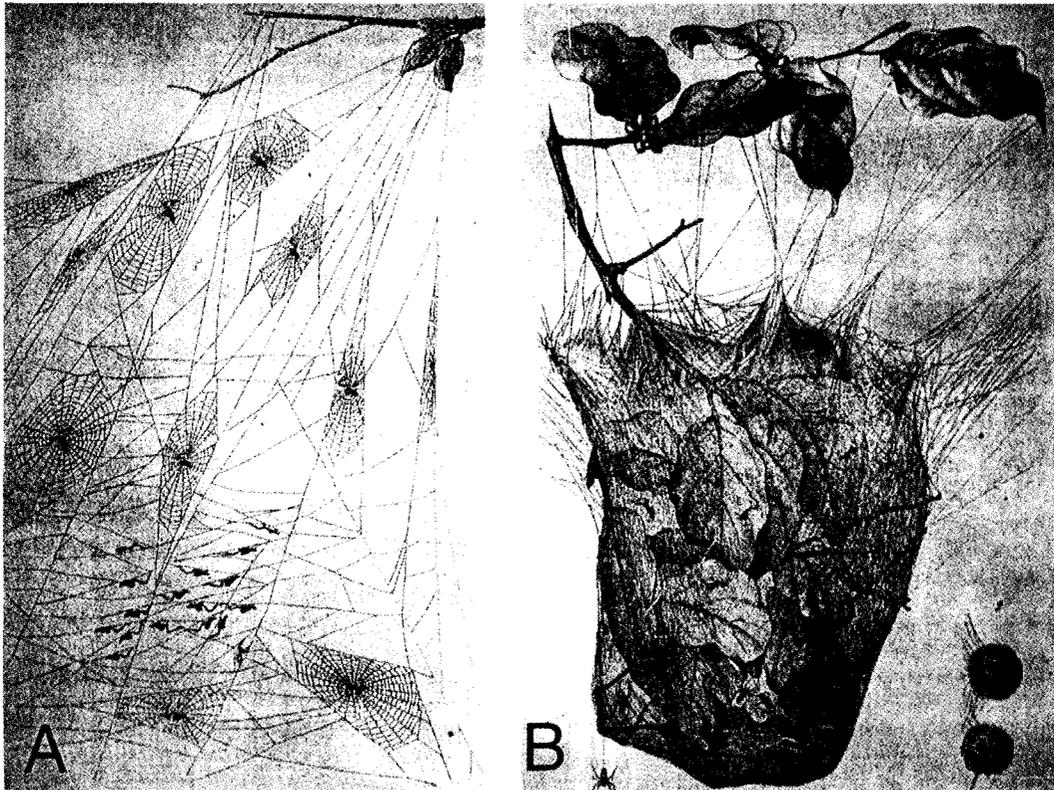


Fig. 1: (A) Nido de *Philoponella republicana* (Uloboridae) mostrando una zona de refugio central y redes orbiculares individuales. (B) Nido común de *Anelosimus eximius* ocupado por varias docenas de individuos (Theridiidae). Reproducido de Simon (1891).

(A) *Philoponella republicana* (Uloboridae) nest showing a central retreat area and individual orbicular webs. (B) Communal nest of *Anelosimus eximius* (Theridiidae) occupied by several dozen individuals. Reproduced from Simon (1891).

individuos cooperan además en el transporte de las presas hacia las zonas más protegidas del nido en donde son consumidas por varios miembros del grupo, hayan o no participado en su captura o transporte. Las telas irregulares también proveen un espacio común en el que las crías de una o varias hembras pueden ser cuidadas. El cuidado de las crías consiste en la protección de sacos de huevos y juveniles contra predadores y parásitos, el mantenimiento del nido, y el aprovisionamiento de alimentos ya sea por regurgitación o captura (Buskirk 1981).

Clasificación del comportamiento social en arañas

Puesto que la presencia o ausencia de telas o “territorios” individuales en los grupos sociales está fuertemente correlacionada con el tipo de comportamientos cooperativos posibles, éste es uno de los criterios utilizados en la clasificación de la sociabilidad en arañas. En base a este criterio se distinguen especies “territoriales” y “no territoriales”. El otro criterio utilizado es si los miembros del grupo social se mantienen juntos durante parte o todo su ciclo de vida. En las especies de “sociabilidad periódica” los grupos se dispersan antes de que sus miembros, típicamente las crías de una sola hembra, alcancen la madurez reproductiva. En las especies de “sociabilidad permanente”, en cambio, los grupos sociales persisten a través del período reproductivo de sus miembros de manera que varias generaciones pueden sucederse dentro de un nido.

De acuerdo a estos dos criterios, las arañas sociales pueden ser asignadas a una de cuatro categorías relativamente discretas (Krafft 1979, D’Andrea 1987, Avilés 1997):

(1) Territoriales de sociabilidad periódica. Son especies en las que las agregaciones de telas individuales consisten de grupos familiares que se dispersan antes del apareamiento. D’Andrea (1987) cita solamente un ejemplo de este tipo, el aranéo *Parawixia bistriata* (= *Eriophora bistriata*) del Paraguay (Fowler & Diehl 1978).

(2) Territoriales de sociabilidad permanente. Son especies en las que las agregaciones de telas individuales pueden persistir por varias generaciones. Los ejemplos más notables de este tipo de sociabilidad los encontramos en las familias Araneidae –géneros *Cyrtophora* (3 especies), *Metabus* (1 especie), y *Metepeira* (2 especies)– y Uloboridae (por lo menos 4 especies en el género *Philoponella*) (Buskirk 1981, D’Andrea 1987, Uetz & Hieber 1997). A las especies territoriales de sociabilidad ya sea periódica o permanente se

les conoce también como “coloniales” (Uetz & Hieber 1997) o “comunales” (Lubin 1980).

(3) No territoriales de sociabilidad periódica. Son especies en las que las crías de una hembra, en la presencia o no de la madre, se mantienen juntas en un nido común por parte de su ciclo vital (Kullmann 1972, Buskirk 1981). A estas especies se les conoce también como “subsociales” (Wilson 1971) o “materno-sociales” (Burgess 1978). Se han descrito especies con este tipo de sociabilidad en las familias Agelenidae (género *Coelotes*), Amaurobiidae (*Badumna*), Clubionidae, Dysderidae, Eresidae (*Eresus*, *Stegodyphus*), Gnaphosidae, Loxoscelidae, Oxyopidae, Pholcidae, Segestriidae, Sicariidae, Scytodidae, Sparassidae (*Isopoda*, *Pediana*, *Olios*), Theridiidae (*Achaearana*, *Anelosimus*, *Theridion*), y Thomisidae (*Diaea*) (Avilés 1997 y referencias ahí citadas).

(4) No territoriales de sociabilidad permanente. Son especies en las que los miembros de los grupos sociales permanecen juntos en un nido común durante todo su ciclo de vida (Avilés 1997). Estas especies, también conocidas como “cuasisociales” (Wilson 1971) o “cooperativas” (Riechert 1985), son las únicas en las que se da cuidado comunitario de las crías. Se han descrito 17 especies de este tipo, representando seis familias y nueve géneros (Avilés 1997). Estas especies tienen una distribución tropical o subtropical (Avilés 1997), a diferencia de las especies de los otros tres tipos que pueden encontrarse también en las zonas templadas.

Aspectos únicos de la sociabilidad en arañas

Existen diferencias fundamentales entre las arañas de sociabilidad más compleja –las no territoriales de sociabilidad permanente– y los insectos denominados “verdaderamente” sociales, tales como las abejas, hormigas, y termitas. Por un lado, en ninguna de las arañas sociales conocidas existen castas reproductivas; todos los miembros de un grupo social trabajan y tienen la capacidad de reproducirse. Esto no elimina, por supuesto, la posibilidad de competencia dentro de los grupos que lleve a la falla reproductiva de algunos de sus miembros (Vollrath 1986b, Rypstra 1993, Avilés & Tufiño 1998). Por otro lado, la unidad poblacional y genética (= deme) en los insectos verdaderamente sociales la constituyen los numerosos grupos sociales de un área geográfica que contribuyen reproductores a un mismo acervo genético. Como explicamos a continuación, en la mayoría de arañas no territoriales de sociabilidad permanente los grupos socia-

les son también unidades poblacionales y genéticas.

En efecto, los grupos sociales de la mayoría de arañas no territoriales de sociabilidad permanente constituyen poblaciones relativamente aisladas que en su conjunto forman parte de una metapoblación (sensu Levins 1970 y Hanski 1991). Con contadas excepciones (especies en los géneros *Delena* y *Tapinillus*), los grupos sociales de estas arañas muestran tal grado de cohesión que ni hembras ni machos abandonan el nido natal en busca de pareja (Avilés 1997 y sus referencias). Generaciones sucesivas, así producidas endogámicamente, continúan formando parte de un mismo grupo social o "colonia". Las colonias que alcanzan un tamaño relativamente grande dan lugar a colonias hijas ya sea por fisión (división de la colonia en dos o más partes), yemación (individuos, usualmente hembras fecundadas, abandonan en grupo el nido materno), o la producción de pequeños propágulos (hembras fecundadas abandonan separadamente el nido materno y se establecen solas o en compañía de unas pocas hembras adicionales). Al mismo tiempo, las colonias suelen estar sujetas a una tasa relativamente alta de extinción que, junto con los procesos de iniciación de colonias ya mencionados, se traduce a una tasa relativamente alta de renovación de colonias (Avilés 1997). Estudios moleculares de la estructura poblacional de varias especies (Smith 1986, Riechert & Roeloffs 1993, Smith & Engel 1994, Smith & Hagen 1996) sugieren que estos procesos tienen lugar sin que se dé migración entre colonias. Las mayoría de arañas no territoriales de sociabilidad permanente, por lo tanto, constituyen metapoblaciones en las que las poblaciones locales (= colonias) están aisladas en el espacio pero conectadas en el tiempo mediante los procesos de extinción y recolonización.

Otra característica notable de las arañas no territoriales de sociabilidad permanente con esta estructura poblacional es la presencia de un 70 a 90 % de hembras en sus colonias (Avilés 1997). Se ha confirmado en varios casos que este sesgo en la proporción de sexos está ya presente a nivel de embriones (Avilés & Maddison 1991, Rowell & Main 1992, Avilés et al. 1999) y que representa una violación del principio de Fisher (1930). Este principio establece que el porcentaje de hembras y machos evolutivamente estable es del 50 %. Se ha planteado que estas arañas sociales violan el principio de Fisher puesto que, a más de selección a favor de un igual porcentaje de hembras y machos dentro de sus colonias, se daría también selección entre colonias (selección de grupo) a favor de una mayor producción de hembras (Avilés 1986, 1993b). Aquellas colonias que produzcan

un mayor porcentaje de hembras se verían favorecidas porque crecerían más rápidamente y, por ende, producirían colonias hijas con mayor frecuencia. La posibilidad de que se dé selección a nivel de grupos –en este caso, interdémica, puesto que en estas arañas una colonia es equivalente a un deme– ha sido sumamente controversial (Maynard Smith 1964, 1975, Lewontin 1970, Wade 1978, Leigh 1983, Wilson 1983, Dugatkin & Reeve 1994). Sin embargo, la evidencia disponible sugiere que la dinámica y estructura poblacional de estas especies –presencia de colonias con una alta tasa de renovación, ausencia de flujo génico entre colonias, y fundación por relativamente pocos individuos– cumplen con las condiciones que se ha estipulado serían necesarias para que se dé selección entre grupos capaz de contrarrestar la acción de la selección individual dentro de los grupos (e.g., Maynard Smith 1964, 1975, Leigh 1983).

La demografía y estructura poblacional de las especies territoriales de sociabilidad permanente es menos conocida. Sin embargo, la presencia de un igual número de hembras y machos en las especies estudiadas (Lubin 1980) sugiere la existencia de flujo génico entre colonias que impediría la acción de la selección entre grupos (para una explicación completa de este tópico, véase Avilés 1993b).

Arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana

La Amazonía ecuatoriana (AE) es una zona excepcionalmente rica en cuanto al número y diversidad de especies de arañas sociales. Por ejemplo, de las 17 especies de arañas no territoriales de sociabilidad permanente descritas en el mundo (Avilés 1997), seis se encuentran en esta zona. La sociabilidad de tres de estas especies fue descubierta en el curso de los estudios aquí descritos (dos especies adicionales en el género *Anelosimus*, no incluídas aquí ni en Avilés 1997, fueron recientemente descubiertas por el primer autor y colaboradores en la cordillera de los Guacamayos, Provincia del Napo, Ecuador). Revisamos aquí la historia natural de estas seis especies basándonos principalmente en observaciones, la mayor parte ya publicadas, del primer autor y colaboradores (Avilés 1986, 1992, 1993a, 1994, 2000, Avilés & Maddison 1991, Avilés & Tufiño 1998, Avilés & Salazar 1999). Solamente una de estas seis especies –*Anelosimus eximius* (Theridiidae)– ha sido estudiada por otros autores en distintas zonas de América tropical (Brach 1975, Tapia & De Vries 1980, Overal & Ferreira 1982, Vollrath 1982, 1986a, 1986b, Smith 1986,

Vollrath & Rohde-Arndt 1983, Christenson 1984, Nentwig 1985, Pasquet & Krafft 1989, 1992, Cangialosi 1990a, 1990b, Krafft & Pasquet 1991, Veinticinque et al. 1993, Leborgne et al. 1994, Smith & Hagen 1996, Pasquet et al. 1997, Saffre et al. 1999). Incluimos además notas no publicadas sobre seis especies cuya sociabilidad no ha sido previamente descrita: dos territoriales de sociabilidad permanente en los géneros *Cyclosa* (Araneidae) y *Plesiometa* (Tetragnathidae), una especie no territorial de sociabilidad periódica en el género *Tapinillus* (Oxyopidae), y tres cuyo tipo de sociabilidad no hemos definido todavía en el género *Achaearanea* (Theridiidae) y las familias Pholcidae y Sparassidae. Finalmente, incluimos observaciones sobre dos especies –una territorial de sociabilidad permanente en el género *Philoponella* (Uloboridae) y una no territorial de sociabilidad periódica en el género *Anelosimus* (Theridiidae)– sobre las que existen estudios en otras zonas de América tropical (Lubin 1980, Nentwig & Christenson 1986).

En la Discusión, brevemente consideramos la relevancia de la arañas sociales de la AE para el estudio de tres importantes problemas de la ecología y la biología evolutiva: (1) la evolución del comportamiento social, (2) la evolución de la proporción de sexos y los niveles de selección, y (3) la dinámica de poblaciones locales en una metapoblación.

Descripción de especies

La información presentada a continuación se basa principalmente en observaciones realizadas por los autores durante visitas periódicas a la AE a partir de 1982 (L. Avilés 1982-1999; W. Maddison 1988, 1989, 1994; G. Estévez 1989-1993; P. Tufiño 1993-1994; G. Cañas 1994-1995; P. Salazar 1997-1998). Estas visitas tuvieron como objetivo principal el estudio de la historia natural y aspectos de la biología de poblaciones de las especies no territoriales de sociabilidad permanente. Sólo secundariamente tomamos nota de la presencia de otras especies sociales en las áreas de estudio. Los estudios se llevaron a cabo en áreas de bosque húmedo tropical en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno (RPFC, Provincia de Sucumbíos), el Parque Nacional Yasuní (PNY, Provincia del Napo), y la Estación Biológica Jatun Sacha (EBSJ, Provincia del Napo). En la RPFC realizamos observaciones en las zonas del río Tarapuy (00° 08' S, 76° 16' O, 210 m de elevación, de 1982 a 1984), las lagunas del Cuyabeno (00° 01' N, 76° 11' O, 240 m, de 1984 a 1989), y el río Cuyabeno cerca de su intersección

con la vía a Tipishca (00° 02' S, 76° 20' O, 200-300 m, de 1993 a 1995). En el PNY, visitamos la Estación Científica Yasuní (Pontificia Universidad Católica del Ecuador) cerca de la confluencia de los ríos Tiputini y Tivacuno (0° 41' S, 76° 24' O, 210-250 m de elevación, julio de 1997). En la EBSJ (01° 04' S, 77° 36' O, 450 m, julio 1997 - julio 1998 y agosto 1999) visitamos las áreas de bosque protegido de la estación y zonas a lo largo de la carretera Baeza-Tena-El Ahuano.

Los métodos utilizados en el estudio de las especies no territoriales de sociabilidad permanente están descritos en detalle en Avilés (1986, 1992, 1993a, 1994, 2000), Avilés & Maddison (1991), Avilés & Tufiño (1998) y Avilés & Salazar (1999). Utilizamos métodos similares, aunque aplicados de una manera menos intensiva, en las especies restantes. Definimos como “colonia” al grupo de individuos que ocupan una estructura de seda continua y discreta que denominamos “nido”. El número de individuos de una colonia fue calculado ya sea por conteo directo en el campo o la recolección total o parcial del nido. En base a su tamaño y el grado de desarrollo de los caracteres sexuales secundarios distinguimos individuos (de pequeños a grandes): “juveniles” (hembras y machos no pueden ser diferenciados), “subadultos” (machos con palpos ya ensanchados pueden diferenciarse de las hembras del tamaño correspondiente), y “adultos” (epiginio, en hembras, o palpos, en machos, bien desarrollados). Puesto que las hembras de las arañas suelen tener dos cromosomas más que los machos (White 1973), utilizamos preparaciones citológicas para calcular la proporción de sexos en embriones, según el método de Avilés & Maddison (1991). Especímenes de las distintas especies fueron identificados por Herbert W. Levi del Museum of Comparative Zoology de la Universidad de Harvard (especies de los géneros *Aebutina*, *Anelosimus*, *Theridion* y *Plesiometa*), Brent Opell de la Universidad de Virginia (especies del género *Philoponella*), e Ingi Angarsson de George Washington University (especies del género *Anelosimus*). Estos especímenes han sido depositados en las colecciones del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales.

ARAÑAS TERRITORIALES DE SOCIABILIDAD PERMANENTE

Cyclosa sp. (Araneidae)

Es una araña de forma elongada y un largo total de 5,6 mm (mediana; rango = 5,4 - 6.0 mm, n = 3 hembras adultas). Su coloración café jaspeada

con blanco mimetiza los detritos que, como es típico del género, se acumulan a lo largo de una línea vertical que bisecciona sus redes orbiculares (Fig. 2). Observamos dos agregaciones de esta especie en zonas de Tierra Firme (Valencia et al. 1994) de la RPF, una en 1986 y otra en 1989 (L. Avilés y W. Maddison, resultados no publicados). Ambos conjuntos estuvieron ubicados a nivel del suelo y consistieron de entre veinte y treinta telas individuales ubicadas a pocos centímetros unas de otras (Fig. 2). Cuatro hembras adultas que recolectamos del conjunto visto en 1989 guardaban de uno a tres sacos de huevos cada una. Examinamos cuatro sacos que contuvieron de nueve a 11 huevos cada uno. Buskirk (1981) y D'Andrea (1987) mencionan la existencia de dos especies coloniales en este género, una en Australia, Nueva Zelanda, y Tasmania, y otra en Costa Rica.

Philoponella republicana Simon 1891
(*Uloboridae*)

Es la especie de sociabilidad más avanzada dentro la familia Uloboridae (Shear 1970). Las hembras adultas miden de 6,6 a 7,2 mm de largo

(mediana = 7,0 mm, n = 4), son de coloración negruzca y su abdomen, visto de perfil, es de forma triangular (Fig. 3). Los machos son de menor tamaño (rango = 3,8 – 4,3 mm, mediana = 4,1 mm de largo, n = 3) y de una coloración rojiza (L. Avilés resultados no publicados). *Philoponella vittata*, una segunda especie colonial de este género presente en la AE, es de una coloración gris o café verdusca con hembras adultas que alcanzan sólo 5 mm (n = 1). *Philoponella republicana* ha sido recolectada en bosques tropicales de Cuba, Panamá, Trinidad y el norte de América del Sur (Opell 1979, citado en Smith 1985). En la RPF encontramos colonias de esta especie en bosque de Tierra Firme. La descripción dada a continuación se basa en nuestras observaciones y los estudios de Lubin (1980) y Smith (1985) realizados en Panamá y Surinam, respectivamente (véase además Binford & Rypstra 1992).

Los nidos de esta especie son agregaciones de telas orbiculares sostenidas por hilos comunes dentro de una estructura tridimensional con un refugio central (Fig. 1A). Se encuentran en áreas abiertas del interior del bosque, muy rara vez a más de 2 m del suelo (Lubin 1980). La vegetación adyacente no es usada como parte estructural del nido, sino solamente como anclaje de los hilos de

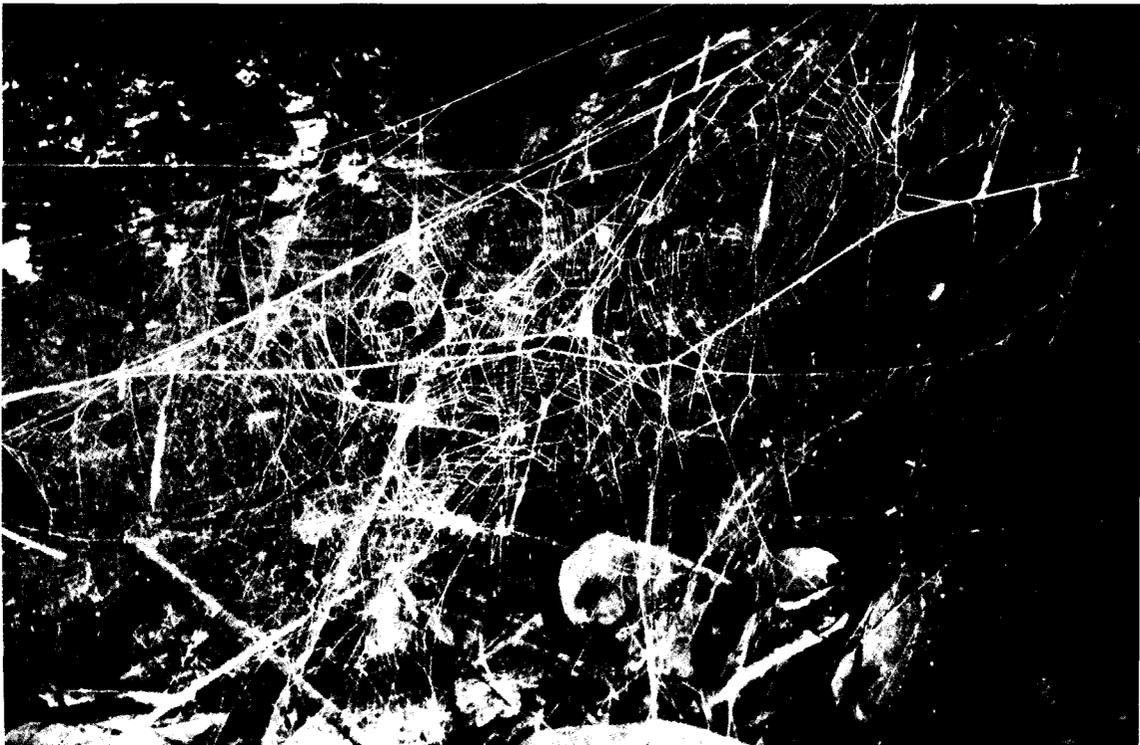


Fig. 2: Colonia de *Cyclosa* sp. mostrando un conjunto de telas orbiculares, cada tela con la línea vertical central característica del género.

A *Cyclosa* sp. complex of orbicular webs, each web bisected by the characteristic debris line typical of the genus.

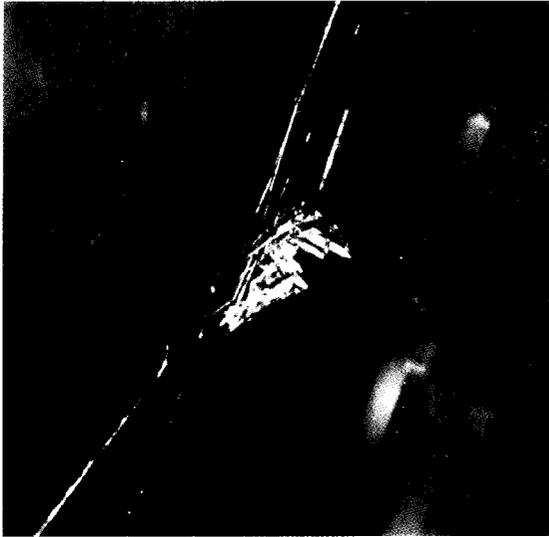


Fig. 3: Hembra adulta de *Philoponella republicana* Simon en su red. Nótese la forma triangular de su abdomen cuando visto de perfil.

A *Philoponella republicana* Simon adult female in her web. Note the triangular shape of its abdomen when seen from the side.

sostén. Las colonias pueden contener desde una o dos docenas hasta varios cientos de individuos, como una colonia observada en Cuba de 2-3 m de ancho, 2 m de altura y 1 m de profundidad (Schwarz 1904, citado en D'Andrea 1987). En tres ocasiones, Lubin (1980) observó nidos que contenían una hembra solitaria con su saco de huevos.

Las colonias contienen ya sea juveniles de un estadio más o menos homogéneo o hembras adultas y su progenie. Colonias nuevas se originan a partir de juveniles que se dispersan juntos del nido materno o a partir de hembras adultas fecundadas que se dispersan solitariamente (Lubin 1980). Las colonias aumentan de tamaño por el reclutamiento de su progenie, aunque pueden hacerlo también por inmigración, o, muy raramente, por fusión con otras colonias. Pueden darse hasta tres generaciones por año (Lubin 1980), con muy poca sobreposición dentro de una colonia entre generaciones sucesivas (Smith 1985). La presencia de un número similar de hembras y machos en los nidos (Lubin 1980) sugiere que existe flujo genético entre colonias (véase Introducción y Discusión y Avilés 1993b). La mayoría de las colonias observadas por Yael Lubin en la Isla Barro Colorado de Panamá persistieron por menos de una generación (< 40 días). Sólo una colonia persistió por dos generaciones.

Plesiometa sp. (Tetragnathidae)

La sociabilidad de esta especie no ha sido descrita previamente. Es una araña grande (largo del abdomen en machos adultos: rango 5-8 mm, mediana = 7 mm, n = 4) de color negro con parches rojos y amarillos en el abdomen (Fig. 4). Taxonómicamente es cercana, pero no idéntica, a *Leucage argyra* (= *Plesiometa argyra*) (H. Levi comunicación personal). Hemos observado colonias de esta especie sobre riachuelos de interior de bosque en la RPFC y la EBJS. Los nidos consisten de agregaciones de telas orbiculares que en su conjunto pueden llegar a ocupar hasta 3 m³ (G. Estévez, resultados no publicados). Un nido de 1.5 m de largo x 1.4 m de ancho y 0.6 m de altura contuvo 25 arañas, entre juveniles y adultas. Cada tela orbicular es ocupada por un individuo solo. Sin embargo, al ser sacudido su nido las arañas corren a refugiarse juntas bajo las hojas superiores que sirven de anclaje a los hilos de sostén del nido.

ARAÑAS NO TERRITORIALES DE SOCIABILIDAD PERIÓDICA

Anelosimus cf. *jucundus* (Theridiidae)

En este momento no es posible confirmar el nombre específico de esta especie cercana a *Anelosimus jucundus* O. P. Cambridge 1896 (I. Angarsson comunicación personal). En la AE encontramos poblaciones de esta especie a lo largo de la carretera Baeza-Tena y, en menor abundancia, en la EBJS. Los nidos son de una



Fig. 4: Hembra adulta de *Plesiometa* sp.
Plesiometa sp. adult female.

apariencia similar a los de hembras solitarias o grupos pequeños de *Anelosimus eximius*. En agosto de 1997 encontramos 11 nidos que contuvieron ya sea individuos adultos solitarios de ambos sexos ($n = 4$ nidos), una hembra con uno o dos machos adultos ($n = 2$), una hembra con un saco de huevos ($n = 2$), o grupos de juveniles o subadultos sin su madre ($n = 3$). Dos nidos adicionales contuvieron una hembra adulta y, respectivamente, 85 y 49 individuos de, al parecer, tres cohortes (recién eclosionados, juveniles, y subadultos). Entre los individuos subadultos de este último nido hubieron 11 machos y 10 hembras, una proporción que no es estadísticamente diferente de 0.5 (prueba de chi-cuadrado, $\chi^2 = 0.05$, $P = 0.83$). El nido con 85 individuos preadultos, el más grande registrado, midió 20 cm de largo x 12 cm de ancho x 10 cm de altura. Los únicos estudios de *A. jucundus* son de poblaciones de Panamá (Nentwig & Christenson 1986) y Arizona (Avilés & Gelsey 1998), aunque la población de Arizona probablemente pertenece a una especie nueva dentro del grupo de *jucundus* (I. Angarsson comunicación personal).

Tapinillus sp. 2 (*Oxyopidae*)

Esta es una especie de apariencia similar al *Tapinillus* de sociabilidad permanente descrito por Avilés (1994) (véase *Tapinillus* sp. 1), excepto que tanto hembras como machos adultos alcanzan un tamaño mayor y su abdomen posee franjas amarillas contrastantes (Fig. 5) (largo total, rango y mediana: hembras: 9.0-10.6 mm, 9.8 mm, $n = 3$; machos: 7.0-7.3 mm, 7.2 mm, $n = 2$) (W. Maddison & L. Avilés, resultados no publicados). Hemos encontrado nidos de esta especie sobre las



Fig. 5: *Tapinillus* periódico-social de la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno.
Periodic-social *Tapinillus* of the Cuyabeno Nature Reserve.

ramas bajas de árboles y arbustos en zonas de filo de bosque de la RPFC y la EBJS. Los nidos —una tela irregular ligera que rodea la parte distal de una rama— son similares a los del *Tapinillus* social (véase *Tapinillus* sp. 1), pero sin exceder los 20 cm de largo. De 21 nidos examinados en la RPFC en 1988, 1989 y 1994, ocho contuvieron una hembra adulta con su cría, sea esta un saco de huevos ($n = 2$ nidos), juveniles pequeños (< 2.3 mm de largo) ($n = 5$ nidos), o juveniles más un saco ($n = 1$ nido). Los nidos restantes contuvieron individuos solitarios, ya sea hembras y machos adultos o juveniles de ≥ 2.7 mm de largo. En dos ocasiones, los juveniles se dispersaron del nido materno cuando por su tamaño —1.8 mm de largo— parecían haber mudado por lo menos una vez luego de emerger del saco. Una vez dispersados los juveniles, la madre de uno de estos nidos depositó un segundo saco de huevos. Otra especie de este género en que la cría permanece por un tiempo en el nido materno fue recolectada por Wayne Maddison (resultados no publicados) en Charapotó, provincia de Manabí. Es posible que la especie observada por Griswold (1983) en Costa Rica sea también periódico-social puesto que uno de los nidos observados contuvo varios individuos jóvenes.

ARAÑAS NO TERRITORIALES DE SOCIABILIDAD PERMANENTE

Aebutina binotata Simon 1892 (*Dictynidae* [?])

La ubicación de esta especie dentro de la familia Dictynidae es incierta (Lehtinen 1967; C. Griswold, comunicación personal). Los individuos se caracterizan por poseer un abdomen romboidal con un par de puntos negros sobre un fondo amarillo intenso (Fig. 6), de ahí su nombre específico. Las hembras adultas miden alrededor de 5 mm de largo (media \pm intervalo de confianza del 95 % = 4.7 ± 0.16 , $n = 7$) (Avilés 2000). Con anterioridad a nuestros estudios, los únicos especímenes conocidos de esta especie fueron recolectados por Simon (1892) en la provincia Amazonas del Brasil. Hemos encontrado nidos de esta especie únicamente en dos ocasiones, ambas en zonas de bosque primario en orillas de ríos secundarios tales como el Tarapuy (Avilés 1993a, 2000) y el Cuyabeno alto ($00^\circ 02' S$, $76^\circ 20' O$, una colonia recolectada por G. Cañas en 1995). Los nidos consisten de una o un conjunto de hojas contiguas cubiertas en sus dos caras por una capa de seda fina y superficie sumamente pegajosa (Fig. 7). Las arañas se ubican en el envés de las hojas, las hembras adultas alineadas a los fillos y



Fig. 6: Hembras adultas de *Aebutina binotata* Simon despedazando una presa capturada cooperativamente.

Aebutina binotata Simon females dismembering a cooperatively-caught prey.

las crías hacia el centro. Diez y nueve nidos observados al inicio del período de puesta contuvieron de 14 a 106 hembras adultas más sus crías (media = 46.7 ± 11.8) (Avilés 1993a).

Las colonias de esta especie alternan fases sedentarias y nomádicas durante su ciclo vital, un

fenómeno único entre las arañas sociales (Avilés 2000). La fase sedentaria se inicia con la puesta y termina cuando miembros de la generación hija, que reemplaza a la materna, alcanzan la madurez reproductiva. La fase nomádica, durante la cual tiene lugar el apareamiento, puede durar varias semanas. Los machos mueren una vez que se ha iniciado la puesta. El porcentaje de machos entre individuos subadultos es del 8 % ($n = 177$ individuos de cuatro colonias, Avilés 2000). La colonias se propagan por fisión (Avilés 2000).

Anelosimus eximius Keyserling 1884
(*Theridiidae*)

Anelosimus eximius es una de las arañas sociales más estudiadas y la más común de la AE. Las arañas son de coloración café rojiza. Las hembras adultas miden de 4,4–5,0 mm de largo (mediana = 4,7 mm, $n = 5$) (Fig. 8). Esta especie se encuentra en zonas de bosque lluvioso tropical desde Panamá hasta el sur de Brasil (Levi 1963a). En Ecuador se encuentra a ambos lados de los Andes. En la AE registramos colonias de esta especie en la RPFC, el PNY y la EBJS, tanto en el interior del bosque como en la vegetación a lo



Fig. 7: Nido de *Aebutina binotata* visto cerca del Río Tarapuy en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. Reproducida con autorización de *Journal of Arachnology* 21: 184-193 (Avilés 1993a).

Nest of *Aebutina binotata* seen by the Tarapuy river in the Cuyabeno Nature Reserve. Reprinted with permission from *Journal of Arachnology* 21: 184-193 (Avilés 1993a).

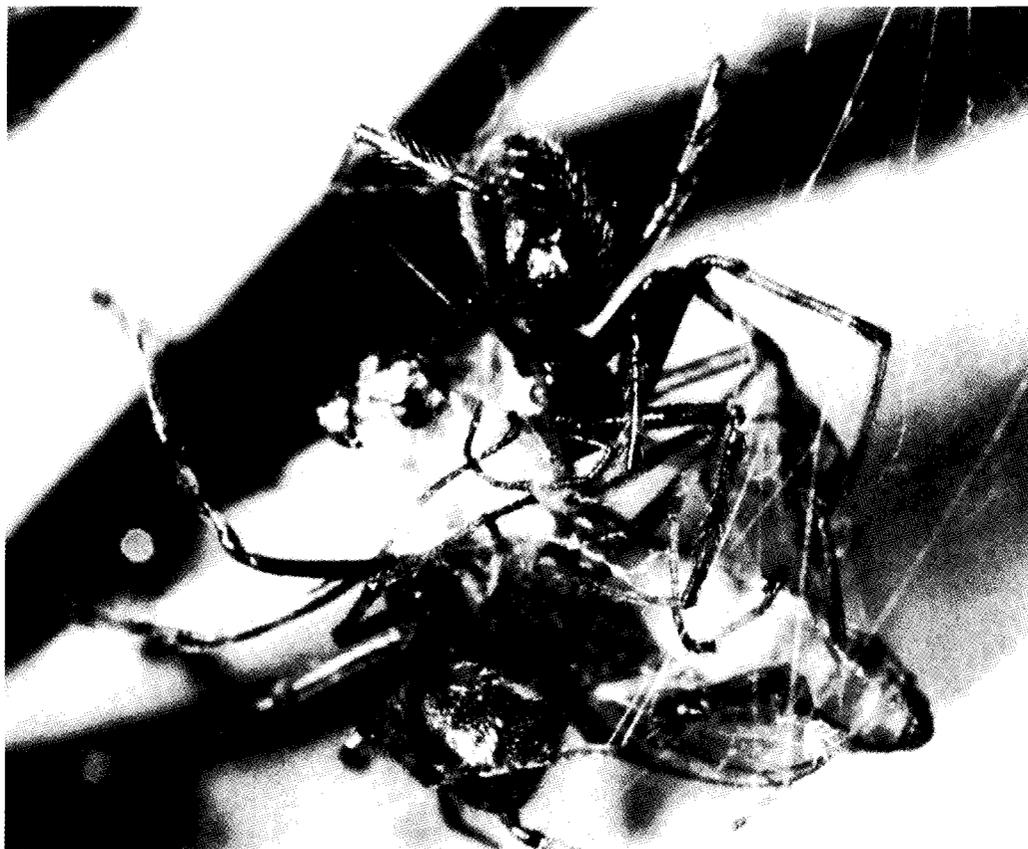


Fig. 8: Hembras adultas de *Anelosimus eximius* capturando una presa.

Adult females of *Anelosimus eximius* capturing their prey.

largo de las vías fluviales, carreteras y en zonas cultivadas.

Sus nidos son tridimensionales, semiesféricos o irregulares, de acuerdo a la vegetación que les sirve de sustrato (Fig. 9). Los nidos consisten de una tela base densa, de un interior entretejido en donde se acumulan hojas secas, y de hilos de captura de hasta varios metros que se extienden desde el nido central hasta la vegetación superior (Fig. 9). Los nidos pueden contener desde una hembra con su cría hasta varios miles o decenas de miles de arañas, llegando a cubrir copas enteras de árboles. Una generación dura alrededor de ocho meses, con una sobreposición entre la generación parental y filial de alrededor de tres meses (Avilés 1986). El porcentaje de machos es del 10 % entre individuos subadultos ($n = 887$ individuos de 11 colonias, Avilés 1986) y del 9 % en embriones ($n = 172$ embriones de cuatro sacos, Avilés & Maddison 1991).

Colonias de más de 1000 individuos pueden dar lugar a colonias hijas sea por yemación o la producción de propágulos con una a cinco hembras fecundadas (Vollrath 1982, Avilés 1992). La

probabilidad de supervivencia de tales propágulos es baja ($< 10\%$ cuando establecidos por una sola hembra), pero aumenta con su tamaño (Vollrath 1982, Avilés 1992, Veinticinque et al. 1993). La tasa de extinción de colonias ya establecidas puede alcanzar el 21 % por generación, lo que equivale a una vida media de las colonias de 4,8 generaciones (Avilés 1992). Observaciones de campo y resultados de electroforesis de aloenzimas sugieren que cada colonia constituye un linaje endogámico aislado (Vollrath 1982, Smith 1986, Avilés 1992, Smith & Hagen 1996).

Anelosimus domingo Levi 1963 (*Theridiidae*)

Las arañas son de una apariencia muy similar a *A. eximius*, pero de tamaño mucho menor (rango = 3,0-3,9 mm, mediana = 3,2 mm de largo, $n = 5$ hembras adultas) (L. Avilés, resultados no publicados). Esta especie ha sido registrada en Ecuador, Perú y Surinam, (Levi 1963, Levi & Smith 1982, Rypstra & Tirey 1989). *Anelosimus saramacca*, descrita de una colonia observada en



Fig. 9: Nido de *Anelosimus eximius* fotografiado en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno.

Nest of *Anelosimus eximius* photographed in the Cuyabeno Nature Reserve.

Surinam (Levi & Smith 1982) parece ser sinónima o gemela de *A. domingo* (H. Levi, comunicación personal). Hemos localizado esta especie en las tres zonas de la AE pero, a diferencia de *A. eximius*, sólo en interior de bosque. También la hemos encontrado al occidente de los Andes, en los restos de bosque primario existentes cerca de Pérez Intriaño (0° 6' N, 79° 5' O), Provincia de Pichincha.

Los nidos tienen una forma muy similar a los de *A. eximius*, pero con una menor acumulación de hojas secas, una tela más ligera, y un tamaño no mayor a los 0,6 m de diámetro. Pueden contener desde una hembra con su cría hasta cerca de 2.000 arañas (L. Avilés & P. Salazar, resultados no publicados). El porcentaje de machos en embriones es de 8 % (n = 50 huevos de cuatro sacos, Avilés & Maddison 1991).

Anelosimus rupununi Levi 1956 (*Theridiidae*)

Anelosimus rupununi es una araña aún más pequeña que *A. domingo* y de una coloración café oscura o negruzca (media \pm error estándar = 1,81

\pm 0,01 mm de largo, n = 10 hembras adultas, Avilés & Salazar 1999). Ha sido registrada en Trinidad, Guyana Británica, Perú, Brasil y Paraguay (Levi 1963) y, más recientemente, en Ecuador (Avilés & Salazar 1999). En la AE encontramos un nido en el PNY y siete en la EBJS, todos en zonas abiertas o de filo de bosque (Avilés & Salazar 1999).

A diferencia de los nidos de *A. eximius* y *A. domingo*, los nidos de *A. rupununi* carecen de una clara polaridad dorso-ventral y de hilos que se extiendan hacia la vegetación superior. Su seda es de una apariencia más blanca y densa que la de estas otras especies (véase foto en Levi 1972). Los nidos observados contuvieron desde una hembra solitaria hasta aproximadamente 3.000 arañas y un 8 % de machos entre subadultos y adultos (n = 273 individuos de una colonia, Avilés & Salazar 1999). Hemos confirmado que este sesgo en la proporción de sexos está ya presente a nivel de embriones (L. Avilés & A. Cutter, resultados no publicados). Una característica única de esta especie es que sus sacos de huevos son cuidados en grupos de hasta siete. Parece ser que esta especie dejará de pertenecer al género *Anelosimus* una vez que se haya completado la revisión del género (I. Angarsson, comunicación personal).

Tapinillus sp.1 (*Oxyopidae*)

Esta especie, cuya sociabilidad fue descrita por primera vez en 1994 (Avilés 1994), representa el caso de comportamiento social más avanzado entre las arañas lince (familia Oxyopidae). Perteneció al único género de esta familia en el que el uso de una tela para la captura de la presa ha sido descrito (Griswold 1983, Mora 1986). Son arañas de forma elongada (Fig. 10) y coloración café rojiza. Las hembras adultas miden alrededor de 8 mm de largo (media \pm intervalo de confianza del 95 % = 7,8 \pm 0,29, n = 13) y los machos 6 mm (6,1 \pm 0,45, n = 5) (Avilés 1994). Como es característico del género, las arañas se posan con los tres primeros pares de patas hacia los lados y el cuarto hacia atrás (Fig. 10) (véase también Fig. 5 y Griswold 1983).

Esta especie es relativamente común en RPFC en donde la hemos encontrado en zonas de bosque de Tierra Firme (Valencia et al. 1994), a alturas desde 1,3 a 15 m del suelo. Sus nidos son estructuras tridimensionales de una tela irregular ligera que rodea las partes distales de ramas de árboles (Fig. 11). Los 17 nidos que examinamos contuvieron desde siete hasta cerca de 800 individuos, incluyendo adultos, juveniles, y sacos de huevos (Avilés 1994). Un estudio de electroforesis de



Fig. 10: Hembras adulta y subadulta del *Tapinillus* social permanente. Reproducida de Avilés L (1994) Social behaviour in a web-building lynx spider, *Tapinillus* sp. (Araneae: Oxyopidae), Biological Journal of the Linnean Society 51: 163-176, con autorización de la editorial Academic Press, Londres, Reino Unido.

Adult and subadult females of the permanent-social *Tapinillus*. Reprinted from Avilés L (1994). Social behaviour in a web-building lynx spider, *Tapinillus* sp. (Araneae: Oxyopidae), Biological Journal of the Linnean Society 51: 163-176, by permission of the publisher Academic Press, London, United Kingdom.

aloenzimas (L. Avilés, resultados no publicados) sugiere que, a diferencia de otras especies de este tipo de sociabilidad, existe flujo genético entre las colonias de esta especie. El porcentaje de machos entre subadultos y embriones es de 50 % ($n = 65$ individuos de 16 colonias ó 30 embriones de tres sacos, Avilés 1994). Este porcentaje se reduce al 20 % ($n = 125$ individuos) en adultos debido posiblemente a la migración y mayor mortalidad de los machos (Avilés 1994). A pesar de estas diferencias, el comportamiento social de esta especie es muy similar al de otras arañas no territoriales de sociabilidad permanente.

Theridion nigroannulatum Keyserling 1884
(*Theridiidae*)

Las arañas poseen un abdomen globular de color café claro o crema y patas anilladas en blanco y negro (Fig. 12), de ahí su nombre específico. Las

hembras adultas miden de 3,4 a 5,0 mm de largo (mediana = 3,9, $n = 9$). La especie ha sido recolectada previamente en Venezuela (H. Levi, comunicación personal) y en las faldas orientales de los Andes del Perú (Levi 1963b). La sospecha de Levi (1963b) de que esta especie fuera social –debido al número de individuos en muestras de museo– no había sido confirmada con anterioridad a nuestros estudios. Encontramos poblaciones de esta especie en la RPFC (L. Avilés y W. Maddison resultados no publicados) y el PNY (G. Cañas resultados no publicados), en zonas bajas y oscuras cerca de riachuelos de interior de bosque.

Los nidos consisten de hilos muy finos que comunican hojas bajas de la vegetación de sotobosque con el suelo bajo ellas. Pueden contener desde una hembra con sus crías hasta varios miles de arañas. Nidos con hembras solas consisten de una sola hoja doblada sobre si misma. El nido más grande, observado en la RPFC en 1989, midió 3,5 x 2,5 x 4,0 m (largo x ancho x altura) y se estimó contenía



Fig. 11: Nido del *Tapinillus* social permanente visto en la Reserva de Producción Faunística Cuyabeno. Reproducida de Avilés L (1994) Social behaviour in a web-building lynx spider, *Tapinillus* sp. (Araneae: Oxyopidae), *Biological Journal of the Linnean Society* 51: 163-176, con autorización de la editorial Academic Press, Londres, Reino Unido.

Nest of the permanent-social *Tapinillus* seen in the Cuyabeno Nature Reserve. Reprinted from Avilés L (1994), Social behaviour in a web-building lynx spider, *Tapinillus* sp. (Araneae: Oxyopidae), *Biological Journal of the Linnean Society* 51: 163-176, by permission of the publisher Academic Press, London, United Kingdom.



Fig. 12: Grupo de hembras y machos en una colonia de *Theridion nigroannulatum* Keyserling.
A group of females and males in a *Theridion nigroannulatum* nest.

unas 4.000 arañas. El porcentaje de machos entre 187 individuos adultos y subadultos de una de las colonias colectadas fue del 13 %.

Otras especies sociales de la Amazonía ecuatoriana

Las siguientes son especies que hemos encontrado en agregaciones lo bastante estrechas como para considerarlas sociales o coloniales, pero sobre las que no conocemos suficientes detalles como para asignarlas a uno u otro tipo de sociabilidad:

Una especie del género *Achaearanea*, muy cercana a *Achaearanea mundula* (= *tesselata*) (Theridiidae) (H. Levi comunicación personal), fue vista a orillas del Río Cuyabeno en grupos de individuos adultos de ambos sexos, juveniles y sacos de huevos. Los nidos fueron telas tridimensionales ligeras que parecían resultar de la agregación de refugios ocupados por una hembra y compartidos por machos y juveniles. Como es característico del género *Achaearanea*, los refugios consistieron de hojas ligeramente enrolladas y colgadas en posición vertical (Fig. 13). Entre 1988 y 1989 encontramos 18 nidos formando parte de cuatro conjuntos de dos, tres, cuatro, y nueve nidos, respectivamente. El volumen de

los nidos varió desde 1 dm³ hasta alrededor de 1 m³. Examinamos el contenido de siete nidos. Un nido de 1,4 x 0,4 x 0,4 m contuvo 10 hembras y seis machos adultos, cinco sacos de huevos, y una docena de hembras preadultas de varios estadios. Tres nidos de alrededor de 3 dm³ contuvieron ya sea una hembra preadulta solitaria, una preadulta más dos machos adultos, o una adulta más 4 machos adultos. No se pudo determinar si se da cooperación en la captura de la presa. *Achaearanea tesselata*, especie sinónima de *A. mundula*, ha sido descrita como solitaria en Colombia (Eberhard 1972). En el género *Achaearanea* existen tres especies no territoriales de sociabilidad permanente, dos en Nueva Guinea (Lubin 1991) y una en Gabón (Darchen 1968). La especie gabonesa es, según Darchen & Ledoux (1978), idéntica morfológicamente a *A. tesselata*.

Una especie aparentemente social de la familia Pholcidae fue observada a orillas de los canales que ingresan a la Laguna de Canangüeno en la RPFC (L. Avilés, resultados no publicados). En agosto de 1989 la vegetación de esta zona estuvo cubierta por una alta concentración de nidos aparentemente comunales de esta especie. Los nidos consistieron de una tela tridimensional ligera que rodeaba un pedazo de vegetación. Por ejemplo, un nido de 1,8 m de largo que se calcula ocuparía unos 200 dm³ contuvo alrededor de una centena de individuos, incluyendo 20 machos (adultos y subadultos), 17 hembras adultas de un tamaño variable, pero menor al tamaño de los machos adultos, cinco sacos de huevos y alrededor de 60 juveniles de varios estadios. Un segundo nido contuvo siete machos y seis hembras, entre adultos y subadultos. También se observó un nido con un adulto y sus crías (Fig. 14). Algún tipo de comportamiento gregario o social se ha observado en por lo menos seis géneros de fólcidos (Eberhard 1983, Jakob 1991).

El caso más extraño de sociabilidad en la RPFC podría constituirlo una especie de la familia Sparassidae. En tres ocasiones observamos 22, 70 o 131 juveniles desplazándose en grupo (W. Maddison & L. Avilés, resultados no publicados). Los grupos consistieron de juveniles de un estadio homogéneo que por su tamaño (2,3-3,3 mm de largo) parecían haber mudado una o dos veces luego de su eclosión del saco. Rowell & Avilés (1995) describen un sparásido social Australiano en el género *Delena* que vive bajo la corteza de árboles caídos en grupos de hasta nueve hembras adultas y 300 juveniles. Según comentamos en la Discusión (véase también Rowel & Avilés 1995), los sparásidos sociales podrían representar un nuevo tipo de sociabilidad en arañas, distinto de los aquí considerados.



Fig. 13: Hembra de *Achaearanea* cf. *mundula* llevando una presa a la hoja que le sirve de refugio en su nido.

A female of *Achaearanea* cf. *mundula* carrying a prey towards the rolled leaf that serves as her refuge within the nest.



Fig. 14: Hembra del fólcido social y sus crías.
A social folcid female with her offspring.

DISCUSIÓN

Por su diversidad y abundancia, las arañas sociales de la Amazonía ecuatoriana ofrecen la oportunidad de investigar problemas evolutivos y ecológicos de interés general. Aquí resumimos algunas de estas posibilidades en el interés de estimular este tipo de estudios en el Ecuador u otros países de América en donde estas especies también se encuentran.

Evolución del comportamiento social en arañas

La exploración del por qué y cómo del comportamiento social requiere investigar tanto el valor adaptativo —el balance entre costos y beneficios— de la vida en comunidad como las posibles rutas evolutivas y los factores filogenéticos que facilitarían o limitarían la evolución de grados de sociabilidad más avanzados.

Desde el punto de vista adaptativo es posible investigar el efecto neto de la vida en grupo sobre la eficacia biológica de los miembros de un grupo social. Los estudios de Uetz & Hieber (1997) en *Metepeira incrassata*, una especie territorial de sociabilidad permanente de la familia Araneidae, y de Avilés y Tufiño (1998) en *A. eximius* son

ejemplos de la aplicación de esta metodología. Ambos estudios demuestran que individuos en grupos de tamaño intermedio tienen una mayor eficacia biológica que individuos en grupos muy pequeños o muy grandes, demostrando así la existencia de un beneficio neto de la sociabilidad en especies tanto territoriales como no territoriales. Otra posibilidad es investigar los aspectos medioambientales responsables de este patrón. Uetz y colaboradores (revisado en Uetz & Hieber 1997), en especies territoriales, y Rypstra (1990) y Pasquet & Krafft (1992), en especies no territoriales, han encontrado que individuos en grupos sociales logran capturar presas más grandes y con mayor eficiencia que individuos solitarios. En las especies territoriales, este beneficio se debe al efecto de Ricochet: una presa que logra escapar de una tela puede ser atrapada por una tela vecina. En las especies no territoriales, el beneficio se debe a que la caza colectiva permite la captura de presas mucho más grandes que aquellas que pueden ser capturadas por individuos solos (Rypstra 1990, Pasquet & Krafft 1992). Otro beneficio de la vida en comunidad podría resultar del ahorro de energía y recursos que representa el compartir los hilos de sostén, en las especies territoriales, o la tela común, en las no territoriales. Al parecer, estos beneficios sólo se manifiestan en sitios en

donde hay una gran abundancia de presas (Avilés 1997) y en donde el costo de producción de las telas podría ser mayor, quizás por su frecuente destrucción por las lluvias (Riechert 1985). Estas observaciones podrían explicar la distribución exclusivamente tropical y subtropical de las arañas de sociabilidad más avanzada.

Las especies de la AE, en particular aquellas recientemente descubiertas, pueden contribuir también a nuestro entendimiento de los factores filogenéticos y las rutas evolutivas que llevarían a los distintos tipos de sociabilidad en arañas. Se ha planteado, por ejemplo, que la tela de captura constituye una preadaptación para la sociabilidad en arañas puesto que provee un medio de comunicación (Shear 1970), facilita la cohesión del grupo (Luczar 1971, citado en Buskirk 1981, Krafft 1979) y, debido a su alto costo de producción, provee un incentivo para la cooperación (Buskirk 1981, Riechert 1985). En efecto, con la única excepción del sparásido social, todas las arañas sociales de la AE construyen una tela para la captura de la presa. *Tapinillus* es de sumo interés en este contexto puesto que resulta ser el único género de la familia Oxyopidae –las arañas lince, clásicas cazadoras sin tela– que construye una tela para la captura de la presa (Griswold 1983, Mora 1986, Avilés 1994). El sparásido social, por carecer de tela de captura, representa una notable excepción a esta regla. Esta especie, junto con el sparásido social Australiano que vive bajo la corteza de árboles, podrían representar un tipo nuevo de sociabilidad en arañas en el que los esquemas propuestos para las otras especies no se aplican (véase Rowell & Avilés 1995).

Las especies de la AE también apoyan la noción de que la tela orbicular representa una barrera para la evolución de comportamientos cooperativos avanzados tales como la caza colectiva o el cuidado comunitario de las crías (véase la Introducción). Además de las especies del género *Anelosimus*, las tres especies recientemente descubiertas en la AE que exhiben tales comportamientos –en los géneros *Aebutina*, *Tapinillus* y *Theridion*– pertenecen a familias (o géneros) que se caracterizan por la construcción de telas irregulares; las especies que no cooperan en este tipo de actividades, *P. republicana* o *Plesiometa* sp., en cambio, construyen una tela orbicular.

Se ha planteado que las especies no territoriales de sociabilidad permanente se originaron a partir de ancestros periódico-sociales en los que la fase de tolerancia intra-específica característica de los estadios jóvenes se vio prolongada hasta incluir estadios adultos (Kullmann 1972, Brach 1977, Burgess 1978, Horel et al. 1996). Desde este punto de vista, es interesante el descubri-

miento de una especie no territorial de sociabilidad permanente en el género *Theridion*, uno de los géneros con el mayor número conocido de especies de sociabilidad periódica (Buskirk 1981, D'Andrea 1987). Así mismo, es interesante que junto con el *Tapinillus* de sociabilidad permanente se haya descubierto también una especie periódico-social en el mismo género.

El origen del comportamiento social en las especies territoriales es menos claro. Se ha sugerido una ruta agregativa o parasocial, en que individuos de una misma edad, no necesariamente emparentados, se asocian con fines de beneficio mutuo (Shear 1970, Krafft 1979, D'Andrea 1987, Uetz & Hieber 1997). En algunos géneros, sin embargo, una ruta familiar o subsocial también parece posible (Krafft 1979, Lubin 198, Uetz & Hieber 1997). Un estudio comparativo de la historia natural y fenología de las especies de la AE en los géneros *Philoponella*, *Plesiometa* y *Cyclosa*, podría clarificar las posibles rutas para el origen de este tipo de sociabilidad.

Evolución de la proporción de sexos y la selección de grupo

Como ya se anotó en la Introducción, la proporción de sexos altamente sesgada en favor de las hembras característica de la mayoría de arañas no territoriales de sociabilidad permanente podría reflejar la acción de la selección natural al nivel de colonias. Mediante simulaciones de computadora, Avilés (1993b) demostró que la selección intercolonial puede ser, en efecto, una fuerza evolutiva capaz de contrarrestar la acción del principio de Fisher dentro de las colonias, siempre y cuando la migración intercolonial sea baja o inexistente, el tamaño de las colonias hijas sea relativamente pequeño, y la tasa de renovación de colonias sea relativamente alto.

Las arañas sociales de la AE permiten verificar las predicciones generales y específicas de este modelo. Por un lado, es posible determinar si aquellas especies que sobreproducen hembras en efecto cumplen con las condiciones estipuladas, mientras que aquellas con igual número de hembras y machos violan una o más de estas condiciones. Por ejemplo, el grado de sociabilidad y la permanencia de las colonias del *Tapinillus* social parecerían indicar una estructura poblacional subdividida, tal como en las otras especies no territoriales de sociabilidad permanente. Sin embargo, electroforésis de aloenzimas sugiere que existe migración entre colonias en esta especie (L. Avilés, resultados no publicados), explicando así su producción de un igual número de hembras y

machos (Avilés 1994). Una situación similar podría aplicarse a otras especies que carecen de un sesgo en su proporción de sexos, tales como *P. republicana* y otras especies territoriales de sociabilidad permanente. Por otro lado, puesto que en la AE existen especies con una mayor o menor preponderancia de hembras, es posible investigar si su proporción de sexos corresponde, según predice el modelo de Avilés (1993b), a distintos grados de migración, tamaño de las colonias hijas, y/o tasas de renovación de las colonias. Estamos en proceso de coleccionar datos cuantitativos que nos permitan verificar tales predicciones.

Dinámica de poblaciones locales en una metapoblación

Según se anotó en la Introducción, las colonias de la mayoría de arañas no territoriales de sociabilidad permanente no sólo constituyen grupos sociales sino también poblaciones que se mantienen relativamente aisladas unas de otras. Puesto que en zonas como la RPFC o el PNY existen cientos o miles de colonias de estas especies, desde muy pequeñas a muy grandes, es posible investigar en estas arañas aspectos fundamentales dentro de la ecología de poblaciones. Un ejemplo es la controversia sobre la importancia relativa de los factores dependientes e independientes de la densidad en la regulación del crecimiento y la dinámica de las poblaciones naturales (Nicholson 1933, Andrewartha & Birch 1954, May 1986, Leirs et al. 1997, Bonsall et al. 1998). Utilizando como modelos colonias de dos especies del género *Anelosimus*, estamos en el proceso de explorar cómo el tamaño de una colonia afecta su tasa de crecimiento per cápita y la posibilidad de que factores denso-dependientes intrínsecos a las colonias puedan ser responsables por oscilaciones de su tamaño. Interrogantes adicionales en esta área tienen que ver con las causas de la extinción frecuente de colonias en ciertas especies y con los factores que llevan a los eventos de dispersión durante la proliferación de colonias. Puesto que estos eventos influyen el número de colonias presentes en una zona, su estudio nos permitirá determinar cómo fenómenos de carácter local pueden influenciar patrones de abundancia y distribución de poblaciones (= colonias) a nivel global. Este tipo de interrogantes son centrales dentro de la nueva ciencia de la biología de metapoblaciones (Levins 1970, Hanski 1991) para cuyo estudio las arañas no territoriales de sociabilidad permanente pueden servir de modelo.

Las arañas sociales y por ende la Amazonía ecuatoriana, que las posee en diversidad y abun-

dancia excepcionales, constituyen una mina de oro para estudios en estos campos de la ciencia. Esta riqueza biológica, sin embargo, se encuentra en peligro de perderse: dada su especial estructura poblacional, las arañas sociales parecen ser particularmente susceptibles a la fragmentación y reducción de su hábitat. *Anelosimus eximius*, por ejemplo, aparentemente se ha extinguido en la Estación Científica Río Palenque, en la provincia de Los Ríos, donde anteriormente era muy común (T. de Vries, comunicación personal). También, a pesar de repetidas búsquedas, hemos encontrado solamente un nido de *A. binotata* desde que fue talada el área en la que el estudio de Avilés (1993, 2000) fue realizado. Es posible que otras especies, cuya biología es todavía menos conocida, sean igualmente susceptibles.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Departamento de Biología de la Pontificia Universidad Católica del Ecuador (PUCE) por haber facilitado la participación de P. Tufiño, G. Cañas y P. Salazar en estos estudios. Los viajes a la Amazonía ecuatoriana fueron posibles gracias al apoyo logístico del Museo Ecuatoriano de Ciencias Naturales, el Departamento de Biología de la PUCE, las compañías petroleras City Ecuatoriana y PetroEcuador, las agencias de viajes Nuevo Mundo y Neotropic, y la Fundación Jatun Sacha. La National Geographic Society (grant 3913-88 to L. Avilés), Sigma Xi (1989), Harvard University (1986, 1989), la University of Arizona (1994, 1999) y la National Science Foundation de los Estados Unidos (grant DEB-9707474 to L. Avilés) financiaron varios aspectos de estos estudios. En el campo contamos con la asistencia de María Eugenia Ordóñez, Cecilia Estévez, Anne Ingley, Gustavo Morejón, Geovany Quesada, Fernando Rodríguez, Raúl Ramírez, Alfredo Salazar, Janeth Ulloa, Juan José Váscón, Sabine Weisser, Morten Boye Hansen, Marinus Gerst, Norma Gallegos y Patricia Salazar. Agradecemos a Brent Opell, Herbert W. Levi, y Laura Liebensperger por la determinación de especímenes y al Instituto Ecuatoriano Forestal y de Vida Silvestre por los permisos de investigación y colección. Agradecemos la hospitalidad de Roberto y Maruja Aguirre en la zona de Tarapoa y de Doña Zulema Llori y la agencia de viajes Nuevo Mundo en la zona del río Cuyabeno. Finalmente, agradecemos a los nativos de las tres zonas de la AE y muy especialmente a Don Victoriano Criollo, su familia y el resto de la comunidad Siona, en la zona de la RPFC, y a Don Gabriel Tapuy y la comunidad Quichua en la zona

de la EBJS, por su sabiduría, su invaluable ayuda en el campo y por habernos recibido como a uno de ellos.

LITERATURA CITADA

- ANDREWARTHA HG & LC BIRCH (1954) The distribution and abundance of animals. University of Chicago Press, Chicago, Illinois. 782 pp.
- 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. Tesis de Doctorado, Harvard University, Cambridge, Massachusetts. 204 pp.
- AVILÉS L (1993a) Newly-discovered sociality in the neotropical spider *Aebutina binotata* Simon (Dictynidae?). *Journal of Arachnology* 21: 184-193.
- AVILÉS L (1993b) Interdemic selection and the sex ratio: a social spider perspective. *American Naturalist* 142: 320-345.
- AVILÉS L (1994) Social behavior in a web building lynx spider, *Tapinillus* sp. (Araneae, Oxyopidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 51: 163-176.
- AVILÉS L (1997) Causes and consequences of cooperation and permanent-sociality in spiders. En: Choe J & B Crespi (eds) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*: 476-498. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- AVILÉS L (2000) Nomadic behavior and colony life cycle in a cooperative spider. *Biological Journal of the Linnean Society* 70: 325-339.
- AVILÉS L & W MADDISON (1991) When is the sex ratio biased in social spiders?: chromosome studies of embryos and male meiosis in *Anelosimus* species (Araneae: Theridiidae). *Journal of Arachnology* 19: 126-135.
- AVILÉS L & P SALAZAR (1999) Notes on the social structure, life cycle, and behavior of *Anelosimus rupununi*. *Journal of Arachnology* 27: 497-502.
- AVILÉS L & G GELSEY (1998) Natal dispersal and demography of a subsocial *Anelosimus* species and its implications for the evolution of sociality in spiders. *Canadian Journal of Zoology* 76: 2137-2147.
- AVILÉS L & P TUFÍÑO (1998) Colony size and individual fitness in the social spider *Anelosimus eximius*. *American Naturalist* 152: 403-418.
- AVILÉS L, C VARAS & E DYRESON (1999) Does the African social spider *Stegodyphus dumicola* control the sex of individual offspring? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 46: 237-243.
- BINFORD GJ & A RYPSTRA (1992) Foraging behavior of the communal spider *Philoponella republicana* (Araneae: Uloboridae). *Journal of Insect Behavior* 5: 321-335.
- BONSALL MB, DH JONES & JN PERRY (1998) Determinants of dynamics: population size, stability and persistence. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 174-176.
- BRACH V (1975) The biology of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences* 74: 37-41.
- BRACH V (1977) *Anelosimus studiosus* (Araneae: Theridiidae) and the evolution of quasisociality in theridiid spiders. *Evolution* 31: 154-161.
- BURGESS JW (1978) Social behavior in group living spider species. *Symposium of the Zoological Society of London* 42: 69-78.
- BUSKIRK R (1981) Sociality in the Arachnida. En: Hermann HR (ed) *Social insects*: 282-367. Academic Press, New York, New York.
- CANGIALOSI KR (1990a) Kleptoparasitism in colonies of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Acta Zoologica Fennica* 190: 51-54.
- CANGIALOSI KR (1990b) Social spider defense against kleptoparasitism. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 27: 49-54.
- CHRISTENSON T (1984) Behaviour of colonial and solitary spiders of the theridiid species *Anelosimus eximius*. *Animal Behaviour* 32: 725-734.
- D'ANDREA M (1987) Social behaviour in spiders (Arachnida, Araneae). Monograph 3 of the *Monitore Zoologico Italiano*. ix + 156 pp.
- DARCHEN R (1968) Ethologie d' *Achaearanea disparata* Denis, Araneae, Theridiidae, araignée sociale du Gabon. *Biologica Gabonica* 4: 5-25.
- DARCHEN R & C LEDOUX (1978) *Achaearanea disparata*, araignée sociale du Gabon, synonyme ou espèce jumelle de *Achaearanea tessellata*, solitaire. *Revue Arachnologique* 1: 121-132.
- DUGATKIN LA & HK REEVE (1994) Behavioral ecology and levels of selection: dissolving the group selection controversy. *Advances in the Study of Behavior* 23: 101-133.
- EBERHARD WG (1972) Observations on the biology of *Achaearanea tessellata* (Araneae: Theridiidae). *Psyche* 79: 209-212.
- EBERHARD WG (1983) Chivalry in pholcid spiders. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 13: 189-195.
- FISHER R (1930) *The genetical theory of natural selection*. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom. 291 pp.
- FOWLER HG & J DIEHL (1978) Biology of a Paraguayan colonial orb-weaver *Eriophora bistrata* (Rengger) (Araneae, Araneidae). *Bulletin of the British Arachnological Society* 4: 241-250.
- FOWLER GH & HW LEVI (1979) A new quasisocial *Anelosimus* spider (Araneae, Theridiidae) from Paraguay. *Psyche* 86: 11-17.
- GRISWOLD C (1983) *Tapinillus longipes* (Taczanowski), a web-building lynx spider from the American tropics (Araneae: Oxyopidae). *Journal of Natural History* 17: 979-985.
- HANSKI L (1991) Single species metapopulation dynamics: concepts, models, and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17-38.
- HOREL A, B KRAFFT & S ARON (1996) Socialisation processes and behavioural preadaptations in spiders. *Bulletin de la Societe Zoologique de France-Evolution et Zoologie* 121: 31-37.

- JAKOB EM (1991) Costs and benefits of group living for pholcid spiderlings: losing food, saving silk. *Animal Behaviour* 41: 711-722.
- KRAFFT B (1979) Organisation et évolution des sociétés d'araignées. *Journal de Psychologie* 1: 23-51.
- KRAFFT B & A PASQUET (1991) Synchronized and rhythmical activity during the prey capture in the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Insectes Sociaux* 38: 83-90.
- KULLMANN EJ (1972) Evolution of social behavior in spiders. *American Zoologist* 12: 419-426.
- LEBORGNE R, B KRAFFT & A PASQUET (1994) Experimental study of foundation and development of *Anelosimus eximius* colonies in the tropical forest of French-Guiana. *Insectes Sociaux* 41: 179-189.
- LEHTINEN P (1967) Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. *Annales Zoologici Fennici* 4: 209.
- LEIGH EG Jr (1983) When does the good of the group override the advantage of the individual? *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 80: 2985-2989.
- LEIRS H, NC STENSETH, JPD NICHOLS, JE HEINES, R BERHAGEN & W BERHEYEN (1997) Stochastic seasonality and nonlinear density-dependent factors regulate population size in an African rodent. *Nature* 389: 176-180.
- LEVI HW (1963a) The American spiders of the genus *Anelosimus* (Araneae: Theridiidae). *Transactions of the American Microscopical Society* 82: 30-48.
- LEVI HW (1963b) American *Theridion*. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 129: 539-540.
- LEVI HW (1972) Taxonomical-nomenclatural notes on misplaced theridiid spiders (Araneae: Theridiidae), with observations on *Anelosimus*. *Transactions of the American Microscopical Society* 91: 533-538.
- LEVI HW & DR SMITH (1982) A new colonial *Anelosimus* spider from Suriname (Araneae: Theridiidae). *Psyche* 89: 3-4.
- LEVINS R (1970) Extinction. *Lectures on Mathematics in the Life Sciences* 2: 75-107.
- LEWONTIN RC (1970) The units of selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 1: 1-18.
- LUBIN YD (1980) Population studies of two colonial orb-weaving spiders. *Zoological Journal of the Linnean Society* 70: 265-287.
- LUBIN YD (1991) Patterns of variation in female-biased colony sex ratios in a social spider. *Biological Journal of the Linnean society* 42: 297-311.
- MAYNARD-SMITH J (1964) Group selection and kin selection. *Nature* 201: 1145-1147.
- MAYNARD-SMITH J (1975) Group selection. *Quarterly Review of Biology* 51: 277-283.
- MAY RM (1986) The search for patterns in the balance of nature: advances and retreats. *Ecology* 67: 1115-1126.
- MORA G (1986) Use of web by *Tapinillus longipes* (Araneae: Oxyopidae). En: Eberhard W, Y Lubin & B Robinson (eds) *Proceedings of the ninth international congress of arachnology*: 173-175. Smithsonian Institution, Washington, District of Columbia.
- NENTWIG W (1985) Social spiders catch larger prey: a study of *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 17: 79-85.
- NENTWIG W & TE CHRISTENSON (1986) Natural History of the non-solitary sheetweaving spider *Anelosimus jucundus* (Araneae: Theridiidae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 87: 27-35.
- NICHOLSON A (1933) The balance of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 2: 132-178.
- OVERAL WL & PR FERREIRA-DA-SILVA (1982) Population dynamics of the quasisocial spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). En: Breed ME (ed) *The biology of social insects*: 181-182. Westview Press, Boulder, Colorado.
- PASQUET A & B KRAFFT (1989) Colony distribution of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae) in French Guyana. *Insectes Sociaux* 36: 173-182.
- PASQUET A & B KRAFFT (1992) Cooperation and prey capture efficiency in a social spider, *Anelosimus eximius*. *Ethology* 90: 121-133.
- PASQUET A, M TRABALON, AG BAGNERES & R LEBORGNE (1997) Does group closure exist in the social spider *Anelosimus eximius*? Behavioural and chemical approach. *Insectes Sociaux* 44: 159-169.
- RIECHERT SE (1985) Why do some spiders cooperate? *Agelena consociata*, a case study. *Florida Entomologist* 68: 105-116.
- RIECHERT SE & RM ROELOFFS (1993) Evidence for and consequences of inbreeding in the cooperative spiders. En: Thornhill NW (ed) *The natural history of inbreeding and outbreeding*: 283-303. The University of Chicago Press, Chicago, Illinois.
- ROWELL DM & BY MAIN (1992) Sex ratio in the social thomisid, *Diaea socialis*. *Journal of Arachnology* 20: 200-206.
- ROWELL D & L AVILÉS (1995) Sociality in an Australian huntsman spider, *Delena cancerides* (Araneae: Sparassidae). *Insectes Sociaux* 42: 287-302.
- RYPSTRA AL (1990) Prey capture and feeding efficiency of social and solitary spiders: a comparison. *Acta Zoologica Fennica* 190: 339-343.
- RYPSTRA AL (1993) Prey size, social competition, and the development of reproductive division of labor in social spider groups. *American Naturalist* 142: 868-880.
- RYPSTRA AL & RS TIREY (1989) Observations on the social spider, *Anelosimus domingo* (Araneae, Theridiidae), in Southwestern Perú. *Journal of Arachnology* 17: 368-371.
- SAFFRE F, AC MAILLEUX & JL DENEUBOURG (1999) Dragline attachment pattern in the neotropical social spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Journal of Insect Behavior* 12: 277-282.
- SHEAR W (1970) The evolution of social phenomena in spiders. *Bulletin of the British Arachnological Society* 1: 65-75.
- SIMON E (1891) Observations biologiques sur les arachnides. *Annales de la Société Entomologique Française* 60: 6-14.
- SIMON E (1892) Histoire naturelle des araignées. Tome I. Librairie Encyclopedique de Roret, Paris, France. 256 pp.

- SMITH DR (1982) Reproductive success of solitary and communal *Philoponella oweni* (Araneae: Uloboridae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 11: 149-154.
- SMITH DR (1985) Habitat use by colonies of *Philoponella republicana* (Araneae, Uloboridae). *Journal of Arachnology* 13: 363-373.
- SMITH DR (1986) Population genetics of *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 14: 201-217.
- SMITH D & B HAGEN (1996) Population structure and interdemec selection in the cooperative spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Journal of Evolutionary Biology* 9: 589-608.
- TAPIA Y & T DE VRIES (1980) Tolerancia y cooperación en la araña social *Anelosimus jucundus* del bosque tropical Río Palenque, Ecuador. *Revista de la Universidad Católica* (Ecuador) 8: 51-74.
- UETZ GW & CS HIEBER (1997) Colonial web-building spiders: balancing the costs and benefits of group living. En: Choe J & B Crespi (eds) *The evolution of social behavior in insects and arachnids*: 458-475. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.
- VALENCIA R, H BALSLEV & T. PAY Y MIÑO (1994) High tree alpha-diversity in Amazonian Ecuador. *Biodiversity and Conservation* 3: 31-28.
- VEINTICINQUE EM, HG FOWLĒR & CA SILVA (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* 100: 35-41.
- VOLLRATH F (1982) Colony foundation in a social spider. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 60: 313-324.
- VOLLRATH F (1986a) Environment, reproduction and the sex ratio of the social spider *Anelosimus eximius* (Araneae, Theridiidae). *Journal of Arachnology* 14: 266-281.
- VOLLRATH F (1986b) Eusociality and extraordinary sex ratios in the spider *Anelosimus eximius* (Araneae: Theridiidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 283-287.
- VOLLRATH R & D ROHDE-ARNDT (1983) Prey capture and feeding in the social spider *Anelosimus eximius*. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 61: 334-340.
- WADE MJ (1978) A critical review of the models of group selection. *The Quarterly Review of Biology* 53: 101-114.
- WHITE MJD (1973) *Animal cytology and evolution*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. 961 pp.
- WILSON DS (1983) The group selection controversy: history and current status. *Annual Review of Ecology and Systematics* 14: 159-187.
- WILSON EO (1971) *The insect societies*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 548 pp.
- An electronic Appendix with descriptions in English of the six previously undescribed social species—*Cyclosa* sp., *Plesiometa* sp., *Tapinillus* sp. 2, *Achaearanea* cf. *mundula*, a pholcid and a Sparassid—can be found at <http://www.scielo.cl/>

Editor Asociado: P. Marquet

Recibido el 14 de marzo de 2000; aceptado el 5 de febrero de 2001