

**Factores selectivos que afectan la tendencia a agruparse
en la araña colonial *Philoponella semiplumosa*
(Araneae; Uloboridae)**

por

E.J. Lahmann* y W.G. Eberhard**

(Recibido para su publicación el 18 de abril de 1979)

Abstract: The spider *Philoponella semiplumosa* in NW Costa Rica lives both alone and in colonial webs, with the relative numbers of solitary and colonial individuals differing in different habitats. Interactions between colonial individuals when prey fell in the web were sometimes competitive with larger spiders consistently dominating and sometimes altruistic, with larger ones allowing others to enter their webs and capture prey there. Solitary individuals constructed stabilimenta more frequently, and may thus be subject to greater predation than colonial spiders. Colonial spiders of large sizes spun smaller webs than equal-sized solitary individuals. Nevertheless, the rates of prey capture were the same for solitary and colonial individuals in one habitat, suggesting that colonial life may increase predatory efficiency. Migration rates into and away from colonies were high (averaging from 40-80% per day), but the tendencies for spiders of certain sizes to clump non-randomly suggest that members of colonies may tend to be relatively highly related genetically. The balance of selective factors favoring solitary or colonial life in this species is probably complex.

En las arañas, debido a su alimentación exclusivamente carnívora y a sus hábitos frecuentemente caníbales, son poco comunes las asociaciones, siendo posibles únicamente después de modificaciones sustanciales en sus instintos agresivos (Burgess, 1978). Sin embargo, la tendencia a vivir en grupos ha evolucionado muchas veces en las arañas (Shear, 1970; Kullman, 1972; Buskirk, 1975; Darchen y Ledoux, 1978; Burgess, 1978).

Probablemente la construcción de telas de captura juega un papel importante en la evolución de la sociabilidad, ya que es un recurso valioso que puede ser fácilmente compartido entre individuos y que permite la comunicación entre los diferentes miembros de una comunidad. Es así, como, por lo menos hasta ahora, no se conoce ninguna especie de araña que viva en grupos y que no construya telas (Burgess, 1978).

A pesar de la multitud de orígenes de las tendencias sociales en las arañas, los estudios hasta la fecha indican que pocas especies pasan de un nivel de sociabilidad relativamente bajo, cuando se compara con los insectos (Wilson, 1971). En este

* Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

** Departamento de Biología, Universidad del Valle, Cali, Colombia y Smithsonian Tropical Research Institute, Balboa, Canal Zone. Dirección actual: Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

estudio se informa sobre el ulobórido *Philoponella semiplumosa* (Simon), en donde los individuos se agrupan en colonias bajo ciertas circunstancias y son solitarios bajo otras. Se analiza algunas de las posibles ventajas y desventajas de la vida en grupo comparada con la vida solitaria y se dan algunas ideas sobre el por qué muchas arañas no han evolucionado hasta especies más avanzadas socialmente.

MATERIAL Y METODOS

Se trabajó los días comprendidos entre el 18 y el 23 de enero de 1978 en Palo Verde, Provincia de Guanacaste, Costa Rica ($10^{\circ} 20'$ latitud Norte y $85^{\circ} 20'$ longitud Oeste) en dos áreas donde *P. semiplumosa* abunda desde el nivel del suelo hasta alrededor de un metro de altura. La primera (Area 1) fue en un parche de cornezuelo (*Acacia costaricensis*, Leguminosae) donde el mantillo era muy abundante; no existió sotobosque, y la mayoría de las arañas se encontraron solitarias. La segunda, localizada en una zona de malezas al lado de un campo abierto, presentaba menos hojarasca. Aquí las arañas se encontraron predominantemente en colonias.

En ambas áreas se contó el número de telas solitarias y coloniales. Se determinó el área aproximada de las telas midiendo dos diámetros perpendiculares de espiral pegajoso. Se anotó, además, la presencia o ausencia de establecimiento. No se tomaron en cuenta los hilos que constituyen la maraña para la determinación del área de captura.

Se determinó por inspección el tamaño aproximado de todos los individuos de cada tela, agrupándose en seis categorías de tamaño: 1 mm; 1,5 mm; 2 mm; 2,5 mm \geq 3 mm; y machos maduros.

Como otras especies de la familia Uloboridae, *P. semiplumosa* come con las patas delanteras abiertas en forma de "V" (Marples, 1962), y así es muy fácil determinar cuando una araña está comiendo, aún cuando la presa sea muy pequeña. Durante la noche, en el Area 2 se hicieron muestreos para determinar cuántos individuos de cada tamaño estaban comiendo, separándose las coloniales de las arañas solitarias. Este muestreo se hizo de noche para no perjudicar los datos en favor de las coloniales, que son más conspicuas durante el día. Así se obtuvo, además de las tasas de alimentación, una medida relativamente confiable del porcentaje de arañas solitarias en el Area 2.

En esta misma área se escogieron 19 colonias que diferían en su composición, y se revisaron diariamente por la mañana para determinar la tasa de migración. Fueron hechas además observaciones de comportamiento de caza en estas colonias.

Se aplicó el índice de Poisson, la prueba de Willcoxon de suma de ámbitos, y Chi cuadrado, según fuese necesario. Se aplicó el nivel de significancia de p así: $p > 0,05$ no significativo, $0,05 \geq p > 0,01$ significativo, y $p \leq 0,01$ altamente significativo.

RESULTADOS

Comportamiento de ataque e interacciones entre miembros de colonias:

Cuando se colocó una presa en la tela cerca de una araña, ésta respondió haciendo vibrar la tela; luego, si la presa era de un tamaño apropiado, se acercó, la palpó sucesivamente, y en caso de ser de su aceptación, la envolvió rápidamente, primero lanzando hilo con las cuartas patas desde cierta distancia y luego acercándose más y

manipulando la presa con las terceras patas como ha sido descrito para otros ulobóridos (Marples, 1962; Lubin *et al.*, 1978). No se observó en ningún caso que la presa fuera anestesiada porque los ulobóridos no poseen veneno.

Tampoco se observó ningún tipo de ataque colectivo; cuando varias arañas reaccionaron ante la caída de una presa en una tela colonial, al final una sola la atacó, la envolvió, y se la comió.

Se presentaron dos patrones generales de interacción entre los miembros de una colonia en cuanto a las presas que quedaron atrapadas en la tela. En varios casos se observó competencia por presas, con dos o más individuos acercándose a un insecto, presentándose en ciertas ocasiones una agresión aparente, con un individuo sacudiendo fuertemente la tela hacia otro. En algunos casos, una araña que se estaba alimentando respondió a la caída de una presa, la atacó y la envolvió, aunque había cerca otras arañas que no estaban alimentándose, y que perfectamente, por su tamaño, podían haber atacado la presa. En otras oportunidades se observó contraponiéndose al comportamiento anterior, que una araña mayor no respondió a la caída en su tela espiral de una nueva presa y permitió que ésta fuera capturada por otra que se encontraba más lejos. Se observó pues, la existencia aparente tanto de altruismo como de egoísmo en las relaciones dentro de una colonia. No logramos comprender el por qué algunos individuos mostraron preferencia por uno u otro comportamiento. Sin embargo, nunca compartieron el alimento ya capturado.

Dos factores posiblemente decisivos en un ataque colectivo son: el poseer veneno y/o la envoltura colectiva de la presa. Para envolver una presa, es necesario que la araña la haga con las terceras patas, lo que no es posible hacer en grupo.

En cuanto al comportamiento de ataque, se observó en todos los casos que el tamaño de la presa guardó proporción con el de la araña. No se encontraron arañas pequeñas con presas grandes, y aquellos casos en que se vio caer una presa grande en la tela de una araña pequeña, ésta no la atacó, sino que fue atacada por una araña grande que, aunque estuviera a varias telas de separación, pasaba sobre éstas, sin que se observasen reacciones agresivas de las dueñas, y llegaba sin problema a la presa.

Este tipo de comportamiento posee ventajas para ambas arañas: las grandes pueden capturar presas en telas que no son suyas; y a la vez el hecho de que una presa grande sea rápidamente eliminada de la tela de una araña pequeña evita que la tela de ésta se dañe.

Tasa de alimentación: No hubo diferencia significativa en cuanto a la frecuencia de encontrar las arañas coloniales y las solitarias alimentándose en el Area 2 (N=442). Tanto las arañas coloniales, como las solitarias de tamaños 1 y 1,5 comieron menos que las de tamaño $\geq 2,5$ (p es significativa). De esto se deduce que en colonias, desde el punto de vista alimenticio, no se ven desfavorecidos los individuos de menor tamaño.

Construcción de telas: *Philoponella semiplumosa* generalmente construye su tela en espiral, con una maraña de algunos hilos pegajosos por encima y por debajo; se asemeja mucho a la tela de *Philoponella vicina* (Peters). La parte espiral es, generalmente, en forma de cúpula, siendo el centro la parte más alta (Fig. 1). Frecuentemente, pero no siempre, el centro está adornado con establecimiento de líneas de seda blanca (Fig. 2). Notamos que las telas por lo general fueron renovadas diariamente antes del amanecer. Como en *P. vicina* (Peters, 1953), la tela en espiral del día anterior (o por lo menos parte de ella) solía encontrarse abajo de la nueva (Fig. 1). Aunque no hicimos un estudio detallado, se observó la caída de detrito sobre las telas, el que en ningún momento fue removido.

Fueron consideradas dos facetas diferentes: el tamaño de las telas en espiral y la frecuencia de construcción de establecimiento.

Se encontró que algunas arañas, tanto solitarias como en colonias no construyen telas espirales. Probablemente utilizan la maraña, o en el caso de las coloniales, las telas espirales de otros miembros de la colonia. Así, fueron consideradas todas las arañas, construyeran o no tela, para establecer una comparación efectiva de las diferencias entre arañas coloniales y solitarias en cuanto a inversión de seda en telas espirales. Los machos no construyeron tela del todo, y fueron excluidos del análisis.

Existe una diferencia significativa en el área de la tela de captura entre las arañas coloniales y las solitarias de los tamaños 2 y $\geq 2,5$ (S. rang.= 284, $N_{sol.} = 15$, $N_{col.} = 31$, y S. rang.= 311, 5, $N_{sol.} = 15$, $N_{col.} = 37$, respectivamente. Para el tamaño 1,5 no hubo diferencia significativa (S. rang.= 584, $N_{sol.} = 21$, $N_{col.} = 41$).

Se encontró que la construcción de establecimiento fue menos común en las arañas coloniales que en las solitarias para los tamaños 1,5 ($N_{col.} = 7$, $N_{sol.} = 13$), 2 ($N_{col.} = 4$, $N_{sol.} = 19$) (ambas altamente significativas) y 2,5 ($N_{col.} = 3$, $N_{sol.} = 7$) (significativo). Se excluyó el tamaño 1 porque la muestra era muy pequeña. Para el tamaño 3,0 ($N_{col.} = 11$, $N_{sol.} = 9$) no hubo diferencia significativa.

CUADRO 1

Promedios del área (estimada) de captura en telas en espiral para todas las categorías de arañas solitarias y coloniales

Tamaño (Categoría, mm)	Solitarias (cm ²)	Coloniales (cm ²)
1	3,58 (N=2)	7,53 (N=6)
1,5	8,46 (N=21)	7,95 (N=41)
2	10,10 (N=15)	7,28 (N=31)
2,5	22,87 (N=15)	14,96 (N=37)

Estructura de la población: El Cuadro 2 muestra la composición de las colonias según el número de arañas en las áreas 1 y 2. En total se observaron 781 arañas, de las cuales 83,8% vivían en colonias (32 arañas en el Area #1 y 622 en el Area #2) y 16,2% vivían solitarias (57 arañas en el Area #1 y 70 en el Area #2).

No existe una diferencia significativa en la tendencia de cada uno de los diferentes tamaños a vivir en forma colonial en ambas áreas en conjunto. La relación "individuos-coloniales/individuos-solitarios" es de 5,91 para el tamaño 1; 6,47 para 1,5; 4,8 para 2,0; 3,63 para 2,5 y 6,33 para 3.

La distribución de los individuos entre las colonias en el Area #2 correspondió a la distribución de Poisson únicamente para la categoría ≥ 3 (los valores de χ^2 para los otros fueron 25,6 [df 2] para 1; 46,9 [df 4] para 1,5; 29,2 [df 3] para 2, y 5,32 [df 2] para 2,5). En general, las arañas de un tamaño dado tendrían a encontrarse juntas más de lo esperado (Cuadro 3).

CUADRO 2

Composición de las colonias según el número de arañas
(N=número de las arañas encontradas)

Arañas/Colonia	2-5	6-10	11-15	16-20	>20	Total
No. de colonias	80	25	8	2	3	118
	(N=238)	(N=180)	(N=95)	(N=32)	(N=105)	(N=654)

La tendencia no asociativa entre las arañas de los tamaños 1 y 1,5 es interesante, ya que se mostró arriba que en el tamaño 1,5 no existe una diferencia significativa entre el tamaño de la tela solitaria y la colonial. La categoría 1 construye telas con área de captura mayor cuando están en colonias. Esto sugiere que ambas están más necesitadas de comida en comparación con las de los otros tamaños, y que posiblemente haya competencia por alimentación entre las dos. Otra posibilidad es que las duraciones de los estadios que corresponden a los tamaños 1 y 1,5 no son largas, y que la demora entre posturas, más la duración del estadio nuevo es generalmente mayor a la suma de los dos.

CUADRO 3

Tendencias asociativas de todos los tamaños de arañas
(± significativa, ++altamente significativa,
-no significativa)

Tamaños	1	1,5	2	2,5	3
1	++		+	-	+
1,5		++	++	+	++
2			++	+	++
2,5				+	+
3					-

Se observó además la tendencia no asociativa entre las categorías 1 y 2,5. Las arañas de tamaño 2,5 son, o hembras vírgenes o hembras en período de gestación, y de acuerdo con lo analizado anteriormente de la existencia de cierta relación de parentesco en las colonias, sería menos probable encontrar estos dos tamaños asociados.

Se encontró además una preferencia altamente significativa de los machos por las colonias, y dentro de las colonias por aquellas en las cuales había arañas de tamaño $\geq 2,5$. Por razones obvias, desde un punto de vista, la asociación de un macho con hembras grandes en una colonia es ventajosa para él, ya que se presentarán más oportunidades de cópula. Pero la presencia del macho puede representar una desventaja para los otros miembros de la colonia, ya que él captura algunas de las presas enredadas allí sin fabricar tela propia.

Desplazamientos poblacionales: Para medir la tasa de migración, se compararon los números de individuos de cada tamaño que estuvieron presentes en cada colonia en días consecutivos. Se calculó conservadoramente que cada cambio de número representó el movimiento de igual número de individuos. Así por ejemplo, un aumento de 5 individuos se contó como 5 migrantes, aunque pudo haber sido el resultado de más cambios, como por ejemplo, la entrada de 7 y la salida de 2. Así, nuestros datos son posiblemente subestimaciones de las tasas reales.

Sumando los datos de los cinco días de observación, se ve que existió una alta tasa de migración, ya que se contaron 265 casos de arañas que cambiaron de colonia y 233 arañas que se mantuvieron siempre dentro de la misma colonia, lo que da una tasa diaria de 53% de migración. No hubo clara relación entre el tamaño de la araña y la tendencia a migrar, a excepción de una tasa significativamente menor ($p < .01$) para el tamaño 1,5; y una tasa mayor para los machos maduros. Varió fuertemente la tasa de migración (de todos los tamaños sumados) de un día al otro ($p < .01$) durante el tiempo de estudio.

Las colonias no son permanentes, y se observó el abandono de 6 de las 19 estudiadas en el período de cinco días y todas mostraron cambios en el número de individuos. Desafortunadamente, no se observó el proceso de fundación de ninguna colonia.

DISCUSION

Los datos del presente estudio aclaran en parte algunas de las preguntas sobre las fuerzas de selección natural bajo las cuales *P. semiplumosa* vive. Se ve que la agrupación en colonias presenta ciertas ventajas y algunas desventajas.

Por ejemplo, los datos sobre los establecimientos sugieren conclusiones con respecto a diferencias en las tasas de depredación. De acuerdo con Eberhard (1973), el establecimiento posee función defensiva contra depredadores. Así, podría deducirse que la menor incidencia de establecimientos en las telas coloniales indica que las colonias brindan mayor protección a sus moradores, por lo menos contra algunos depredadores de orientación visual. En otro ulobórido, *Uloborus diversus*, se ha mostrado que una mayor iluminación nocturna induce a una mayor producción de establecimientos (Eberhard, 1973), pero ésta no puede ser la explicación para los resultados de nuestro estudio, ya que las arañas solitarias construyeron más establecimientos y vivieron en su mayoría en sitios más oscuros (bosque). Con base en estos datos, podemos deducir que las arañas coloniales invierten una menor cantidad de energía en la producción de seda destinada exclusivamente a funciones defensivas.

La tendencia de las arañas coloniales a reducir el tamaño de la tela en espiral, combinada con las tasas iguales de alimentación de las coloniales y las solitarias en el mismo habitat, argumenta que las coloniales obtienen igual cantidad de alimento con menor inversión individual de seda. Además, aunque no medimos las marañas al lado de las telas en espiral, tuvimos la clara impresión que las arañas solitarias construyen marañas más extensas.

CUADRO 4

Factores selectivos que pueden influir en la tendencia a vivir en grupos en la araña *P. semiplumosa* *

Arañas pequeñas	Factor	Arañas grandes
+	1. Menor depredación (·)	
+	2. Menor inversión de seda en establecimiento y en tela en espiral (·)	+
-	3. Más robo de presas en telas de otros (·)	+
-	4. Más robo de presas por machos maduros (·)	-
+	5. Oportunidad de construir en sitios donde los soportes son demasiado apartados para una sola tela (p).	+
-	6. Telas periféricas interceptan presas antes de que lleguen a las centrales (p)	-
-	7. Telas más visibles y por lo tanto más fácilmente evitadas por presas (p)	-
+	8. Telas centrales sufren menos daños por la caída de detritus (p)	+
+	9. Telas sufren menos daños por presas demasiado grandes para el dueño (·)	
	10. Mayor tasa de parasitismo de huevos (S).	-

* Los que son derivados de datos de este estudio son marcados con (·); los que aparecen probables pero no han sido comprobados, con (p), y el que se demostró en un estudio (en preparación) realizado por D. Smith con (S). Los que favorecen la agrupación se indican con (+) y los que la desfavorecen con (-).

Las observaciones del comportamiento dentro de las colonias sugieren que el factor alimento representa un equilibrio de ventajas y desventajas: si bien la caza se facilita, el parasitismo de los machos, que comen sin tejer, es mayor en las colonias; el robo de presas atrapadas en las telas de otros individuos, a la vez favorece a las arañas grandes y desfavorece a las pequeñas. Este último factor tiene una implicación más, ya que la distribución de individuos de diferentes tamaños entre las colonias no fue al azar, sino que los del mismo tamaño tendían a agruparse, sugiriendo que puede haber, a pesar de las frecuentes migraciones, una tendencia familiar entre los miembros de los grupos. En este caso particular, las ventajas y desventajas del robo de presas se reducen de acuerdo con el grado de relación entre los individuos involucrados (West Eberhard, 1975).

A estas consideraciones, derivadas de los resultados del presente trabajo, se pueden añadir todavía otras que se pueden deducir como probables, o que se derivan de otros estudios (Cuadro 4). Aún con esta larga lista no podemos pretender haber considerado todos los factores que pueden operar en esta especie. Se deduce de esta información que la situación es compleja, y que cambios en los factores

ecológicos, tales como la abundancia de presas o depredadores, podrían alterar el balance a favor o en contra de la vida social.

Uno se pregunta si en una especie como *P. semiplumosa*, en la que existen ambos modos de vida disponibles, las arañas sean capaces de medir algunas de las variables importantes y así escoger ventajosamente en circunstancias diferentes, como se ha demostrado en algunos insectos (por ejemplo algunas avispas y abejas: Wilson, 1971).

Puede que aquí radique la explicación del por qué *P. semiplumosa* en el Area 1 fue más solitaria y en el Area 2 más colonial. Sin embargo, sospechamos que la explicación verdadera podría ser otra todavía diferente: en el Area 1 casi no había sitios con soportes lo suficientemente distantes para sostener una tela colonial, mientras en el Area 2 tales sitios eran abundantes. Además, la densidad de la población de arañas fue mayor en el Area 2.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo es parte del curso "Biología de Arácnidos Tropicales" organizado por el Dr. Carlos E. Valerio, Escuela de Biología, Universidad de Costa Rica.

Damos gracias al Dr. Valerio, al personal de la estación "Palo Verde" y al Sr. Néstor Aguilar A. por haber facilitado nuestras actividades de campo; al Dr. D.C. Robinson y a la Prof. María Elia de Sibaja, por haber leído la versión preliminar del manuscrito y por sus útiles sugerencias, y al Dr. Brent Opell por la identificación de las arañas.

RESUMEN

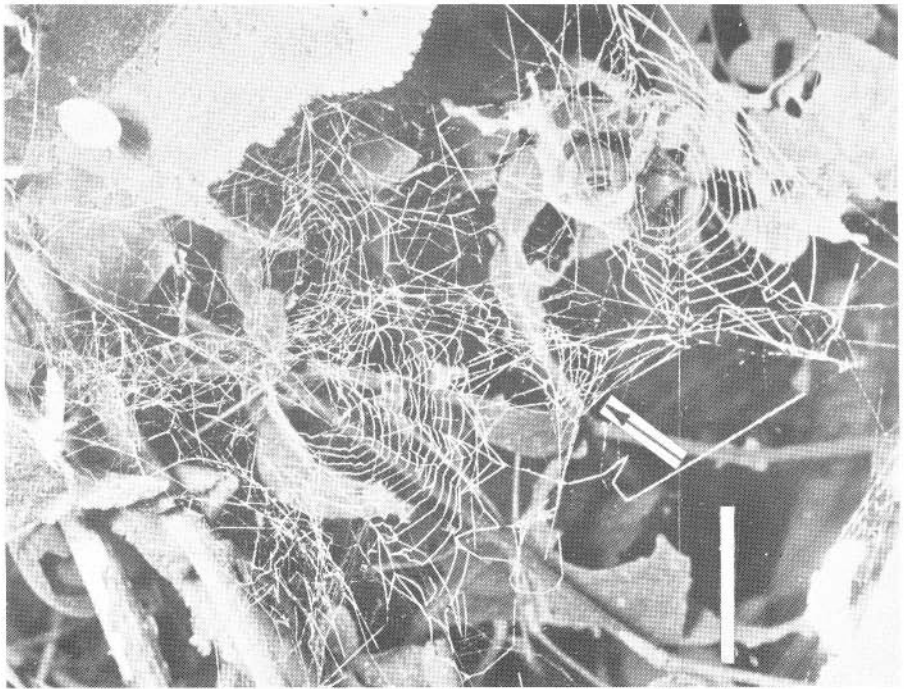
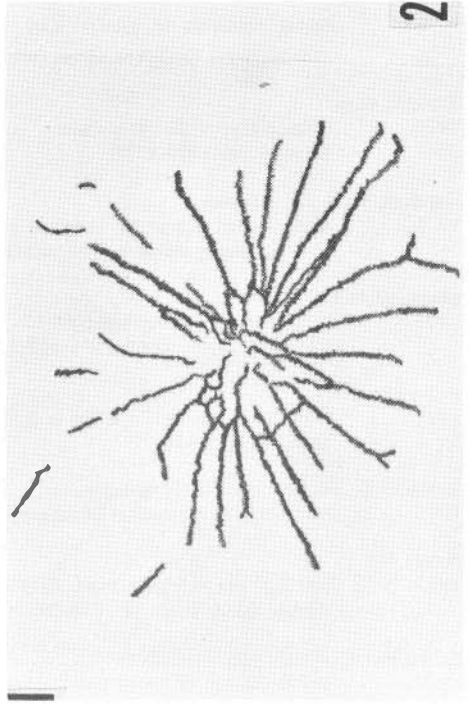
La araña *Philoponella semiplumosa* vive en el NO de Costa Rica tanto en forma solitaria como colonial. Las interacciones entre individuos coloniales, al caer una presa en su tela, fueron algunas veces competitivas, dominando las arañas de mayor tamaño, y en otras ocasiones altruísticas, permitiendo las mayores la entrada de arañas de menor tamaño a su tela y la captura de la presa ahí mismo. Los individuos solitarios construyen establecimiento más frecuentemente, por ser más propensos a una mayor depredación que las arañas coloniales. Las arañas coloniales de mayor tamaño tejen telas de menor área que las solitarias del mismo tamaño. Sin embargo, las tasas de captura de presas fueron similares para individuos solitarios y coloniales en un mismo habitat, lo que sugiere que la vida colonial puede aumentar la eficiencia depredadora.

Las tasas de migración hacia y desde las colonias fueron altas (entre 40-80% por día), pero las tendencias de las arañas de ciertos tamaños a agruparse de una manera determinada, no al azar, sugiere que los miembros de las colonias tienden a poseer una relación genética relativamente alta.

El balance de los factores selectivos que favorecen la vida colonial o la solitaria en esta especie es, probablemente, complejo.

Fig. 1. Telas de una colonia de *P. semiplumosa* (izquierda); (barra = 2 cm), y tela de arañas solitarias (derecha) de una hembra madura (barra = 1 cm). La flecha en la colonia indica una tela vieja (del día anterior probablemente) desocupada abajo de la nueva. En ambas fotos las líneas pegajosas se ven mucho más blancas que las no pegajosas debido a que la maizena que se les aplicó se adhiere mejor a las líneas pegajosas.

Fig. 2. Dibujo (de una foto) del centro de una tela en espiral de *P. semiplumosa*. Se indican únicamente las líneas de establecimiento, que en la naturaleza son blancas.



REFERENCIAS

Burgess, J.W.

1978. Social behavior in group-living spider species, p. 69-78. *In* P. Merrett (ed.). Arachnology. Academic Press, New York.

Buskirk, R.E.

1975. Coloniality, activity patterns and feeding in a tropical orb-weaving spider. *Ecology*, 56:1314-1328.

Darchen, R., & J.C. Ledoux

1978. *Achaearanea disparata*, araignée sociale du Gabon, synonyme ou espèce jumelle d'*A. tessellata*, solitaire. *Rev. Arachnol.*, 1:121-132.

Eberhard, W.G.

1973. Stabilimenta on the webs of *Uloborus diversus* (Araneae:Uloboridae) and other spiders. *J. Zool., Lond.*, 171:367-384.

Kullmann, E.

1972. Evolution of social behavior in spiders (Araneae; Eresidae and Theridiidae). *Amer. Zool.*, 12:419-426.

Lubin, Y.D., W. Eberhard, & G. Montgomery

1978. Webs of *Miagrammopes* (Araneae:Uloboridae) in the neotropics. *Psyche*, 85:1-23.

Peters, H.

1953. Beiträge zur vergleichenden Ethologie und Ökologie tropischer Webespinnen. *Z. Morph. Okol. Tiere.*, 42:278-306.

Shear, W.

1970. The evolution of social phenomena in spiders. *Bull. Brit. Arachnol. Soc.*, 1:65-76.

West Eberhard, M.J.

1975. The evolution of social behavior by kin selection. *Quart. Rev. Biol.*, 50:1-33.

Wilson, E.O.

1971. The insect societies. Belknap Press, Cambridge, Mass. 548 p.