



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA
FACULTAD DE CIENCIAS

Tesis para optar al Título de Licenciado en Ciencias Biológicas

**Dinámica anual de una población de Opiliones epigeos
(*Acanthopachylus aculeatus*) en un área costera del
Río de la Plata**

María Laura Perrone Humedas

Orientadora: Dra. Lucía Ziegler

Co-orientador: Inv. Carlos A. Toscano-Gadea

Montevideo, Uruguay

2016

RESUMEN	1
INTRODUCCIÓN	3
HIPÓTESIS	7
OBJETIVO	7
MATERIALES Y MÉTODOS	8
1. Caracterización del área de estudio	8
2. Método de colecta	12
3. Método de marcado	12
4. Datos climáticos	13
5. Análisis de datos	14
5.1 Marcaje-Recaptura	14
5.2. Abundancia de individuos y factores abióticos.....	15
RESULTADOS.....	17
1. Cantidad de ejemplares capturados.....	17
1.1. Discriminación de ejemplares por Zona	17
1.1.1. Zona Sur.....	17
1.1.2. Zona Norte.....	17
2. Relación individuos capturados - refugios.....	22
2.1. Discriminación por zona	22
2.1.1. Zona Sur.....	22
2.1.2. Zona Norte.....	23
3. Marcaje recaptura	23
4. Estimación del tamaño poblacional	26

5. Abundancia de individuos y factores abióticos	26
6. Ejemplares muertos, predadores, fauna acompañante y agregaciones	32
DISCUSIÓN	33
BIBLIOGRAFÍA	40

RESUMEN

Los opiliones son arácnidos omnívoros generalistas, de hábitos nocturnos y se refugian en ambientes oscuros y húmedos. A pesar de ser un grupo diverso y ubicuo, son escasos los trabajos sobre su ecología, particularmente en cuanto a las especies de Uruguay. El objetivo de este trabajo fue estimar el tamaño poblacional y describir la dinámica anual de *Acanthopachylus aculeatus*, un Gonyleptidae epigeo común en muchos ambientes de Uruguay. Se realizó un estudio de marcaje y recaptura entre noviembre de 2006 y octubre de 2007 durante el cual se contaron y sexaron mensualmente adultos y juveniles. Adicionalmente, se obtuvieron datos mensuales de precipitación, humedad relativa, temperatura y fotoperiodo de bases de datos disponibles en internet. Los datos se analizaron con el método de Jolly-Seber para poblaciones abiertas. La dinámica anual en relación a los factores abióticos se analizó mediante modelos aditivos generalizados (GAM). El período de mayor abundancia (actividad) de adultos fue en primavera-verano, posiblemente vinculado con la actividad reproductiva. La proporción de sexos de los adultos fue de 2,3:1 a favor de las hembras. Las recapturas mostraron que las hembras fueron más abundantes que los machos a lo largo del estudio. Esto podría explicarse por la mayor vagilidad de los machos, lo cual los expondría a un mayor riesgo de depredación. Asimismo, se observó una mayor presencia de juveniles en otoño-invierno. La actividad de este estadio podría estar restringida a los meses más húmedos, para evitar la desecación debido a la ausencia de un exoesqueleto bien quitinizado. Adicionalmente, este desacople de la fenología de los adultos podría ayudar a reducir la predación intraespecífica de adultos sobre juveniles, ya reportada para esta especie. En línea con estos resultados, la variable de mayor incidencia sobre la actividad en los adultos resultó ser el fotoperiodo. Por su parte para el caso de los juveniles las variables de mayor incidencia fueron la temperatura y la humedad relativa. La baja tasa de dispersión y la estricta dependencia con las condiciones ecológicas del ambiente hacen que los

opiliones sean un grupo interesante para desarrollar estudios sobre dinámica poblacional y factores ambientales.

INTRODUCCIÓN

Los opiliones (Sundevall, 1833) son arácnidos que comprenden aproximadamente 6000 - 6500 especies. Se clasifican en cuatro subórdenes: Cyphophthalmi, Eupnoi, Dyspnoi y Laniatores y en 47 familias, siendo el tercer orden en importancia dentro de los arácnidos (Willemart & Gnaspini 2004 a, b; Giribet & Kury 2007; Pinto-da-Rocha et al. 2007; Giribet et al. 2010; Kury 2013), apenas menos diversos que los ácaros y las arañas (Kury 2013). Al contrario de ciertas especies de arañas y escorpiones, los opiliones son inofensivos para el ser humano y, en general, son poco conocidos. Esto se ha atribuido mayormente a sus hábitos criptozóicos y nocturnos (Pinto-da-Rocha 1999).

Cuentan con características únicas dentro de la Clase Arachnida: presentan fecundación directa y las hembras depositan varios huevos, inmediatamente después de copular o luego de varios meses. Asimismo, poseen glándulas que segregan sustancias químicas con función defensiva, carecen de glándulas de veneno, se alimentan principalmente de materia en descomposición y de pequeños artrópodos (Ferreira et al. 2009). Aunque son artrópodos omnívoros generalistas, varias especies muestran una tendencia a la carnivoría (Bristowe 1949; Cloudsley-Thompson 1958; Capocasale & Bruno-Trezza 1964; Anuradha & Parthasarathy 1976; Gnaspini 1995; Machado et al. 2000).

Se los puede encontrar en todos los continentes excepto en los polos, desde el Ecuador hasta altas latitudes (Cokendolpher & Dolly Lanfranco 1985). Prefieren hábitats húmedos, como la hojarasca, troncos de árboles caídos, piedras y cuevas (Edgar 1971). Mayoritariamente son de hábitos nocturnos. Durante el día se refugian en ambientes oscuros, húmedos, poco accesible con escasa o nula luminosidad. Pueden tener un comportamiento solitario o conformar agregaciones, algunas incluso muy numerosas, de hasta miles de individuos (Coddington et al. 1990; Willemart & Gnaspini 2004a; Pinto-da-Rocha et al. 2007).

A pesar de la diversidad de este grupo, son escasos los trabajos que aborden aspectos vinculados a la ecología de las especies de opiliones que viven en América del Sur. Estudios pioneros fueron realizados por Canals (1936), Ringuelet (1957; 1959) y Valentinis de Martinez (1974). Recientemente Gnaspini (1995) y Pinto-da-Rocha (1996) estudiaron la dinámica de algunas especies de Gonyleptidae que viven en cuevas. En el caso de especies epigeas, Acosta et al. (1995); Mestre & Pinto-da-Rocha (2004) y Guerrero (2011; 2012) han realizado los principales aportes sobre éstos aspectos. En Uruguay, hasta la fecha son pocos los estudios sobre este Orden de arácnidos que presentan un perfil ecológico (Capocasale & Bruno-Trezza 1964, Capocasale & Gudynas 1993, Toscano-Gadea & Simó 2004 y Simó et al. 2014).

Dentro de este panorama, la influencia de los factores físicos en particular ha sido muy poco estudiada. Los opiliones son muy susceptibles a la deshidratación y la necesidad de ambientes húmedos es probablemente un factor ecológico significativo (Pinto-da-Rocha et al. 2007). Asimismo, a diferencia de lo observado en especies que viven en cavernas, las cuales no presentan grandes variaciones en abundancia dentro y entre años (Cokendolpher & Lanfranco 1985), las especies epigeas parecerían tener poblaciones menos estables (Curtis & Machado 2007). Esto probablemente esté relacionado con la menor variación climática existente dentro de las cuevas, las cuales brindan refugio y concentraciones de humedad y temperatura más estables que las áreas abiertas (Mestre & Pinto-da-Rocha 2004).

Acanthopachylus aculeatus (Kirby 1818) es un opilión epigeo perteneciente a la familia Gonyleptidae cuya distribución abarca Uruguay, Argentina, Brasil y Paraguay (Kury 2003). Es una de las especies más grandes de la opiliofauna del Uruguay alcanzando los 1,5 cm de cefalotórax (Aisenberg et al. 2001). Se los puede encontrar en variedad de microambientes: suelo, musgo, pequeñas hojas, hierbas y escombros, entre otros (Capocasale & Brunno-Trezza 1964; Capocasale & Gudynas 1993). Los machos son algo más

grandes que las hembras y poseen un marcado dimorfismo sexual con espinas muy conspicuas en el área V del cuerpo y en las coxas de las patas IV, las cuales utilizan para competir con otros machos por el acceso a las hembras y como defensa frente a predadores (Capocasale & Bruno-Trezza 1964; Albín & Toscano-Gadea 2015; Segalerba & Toscano-Gadea 2016) (Figs. 1 y 2). Durante el día se mantienen inactivos, formando agregaciones de varias decenas de individuos en lugares protegidos que puedan brindarles resguardo y la posibilidad de defenderse contra potenciales predadores (Fig. 3). Si bien *A. aculeatus* es una especie muy común y abundante en nuestro país, poco se sabe de la biología de esta especie (Capocasale & Bruno-Trezza 1964; Acosta et al. 1995).

Las características de *Acanthopachylus aculeatus* resultan muy interesantes para evaluar la flexibilidad de los opiliones en un ambiente modificado por el ser humano. Asimismo son organismos que brindan información acerca de la heterogeneidad ambiental y espacial e interesantes para evaluar patrones de historia de vida como por ejemplo momentos de actividad y reproducción. Es por ello que en el presente trabajo nos propusimos estudiar la dinámica poblacional, abundancia, composición y las interacciones intra e inter específicas de esta población de opiliones.



Figura 1. Macho de *Acanthopachylus aculeatus*).



Figura 2. Hembra de *Acanthopachylus aculeatus*.



Figura 3: Agregación de *Acanthopachylus aculeatus*, Punta Gorda, Montevideo.

HIPÓTESIS

La existencia de estacionalidad en el régimen de precipitaciones y temperatura favorece patrones de actividad variables a lo largo del año en poblaciones de *A. aculeatus*. Los adultos presentarán más actividad en los meses de verano relacionado a su comportamiento sexual y de forrajeo. Por su parte los juveniles serán más abundantes en los períodos de otoño-invierno por la mayor concentración de humedad necesaria para este estadio.

OBJETIVO

En el presente trabajo se pretende estimar el tamaño de una población de opiliones epigeos (*A. aculeatus*) en un área costera del Río de la Plata (Montevideo), a través de un estudio de marcaje y recaptura de un año de duración. Asimismo, este estudio busca comprender la dinámica anual de dicha población, particularmente en lo que respecta a los períodos de actividad, y si existe un efecto diferencial por sexo y/o estadio de desarrollo y su asociación con factores ambientales. Asimismo se busca estimar el tamaño poblacional y ciertas variables poblacionales como la tasa de migración para una población de esta especie. Se analizará el número de individuos adultos y juveniles y la proporción de sexos en las diferentes estaciones del año y la relación entre las variables ambientales, (específicamente: precipitación, porcentaje de humedad relativa, temperatura y fotoperiodo) y los patrones de actividad de *A. aculeatus*.

MATERIALES Y MÉTODOS

1. Caracterización del área de estudio

El área de estudio se ubica dentro del Departamento de Montevideo en el barrio Punta Gorda (34° 53'57.09" S – 56° 04'48.18" O) y comprende un área semi parquizada de aproximadamente 672 m² (42 metros de largo por 16 metros de ancho) (Fig. 4). El área de estudio (denominada Zona A, Fig. 5), es un área de acceso público e importante actividad humana. Fue modificada profundamente a mediados de la década de 1980 como consecuencia de la construcción del sistema de saneamiento de Montevideo. Metodológicamente el área de estudio se dividió en dos zonas, denominadas norte y sur, que fueron caracterizadas a partir de la vegetación y la disponibilidad de potenciales refugios criptozoicos (Fig. 5). La zona norte, ubicada junto al muro (Fig. 6), posee una vegetación alta, compuesta por cañaverales exóticos de *Arundodonax*, L. 1753 y pastos altos. La vegetación y la sombra que brinda el muro durante buena parte del día, genera una concentración de humedad más elevada en esta parte del área de estudio. La zona sur (Fig. 7), en cambio se observa más expuesta, carece de vegetación alta y presenta una matriz vegetal (pasto), lo cual determina una ausencia total de sombra durante todo el día. Asimismo, la zona de rompiente del Río de la Plata se encuentra entre los 40 y 50 metros del inicio de esta zona, lo cual afecta las condiciones ambientales de la misma. La vegetación está compuesta por pastos rastrojos que crecen no más allá de las piedras y por debajo de ellas.

Se determinó la presencia de *A. aculeatus* en zonas linderas al área de estudio, a los efectos de evaluar el posible flujo de ejemplares entre ellas. Operacionalmente se las denominó zonas B, C y D (Fig. 8). La zona B fue el área ubicada al oeste del área de estudio. Entre ambas existe una distancia de aproximadamente 145 metros. Es la zona con mayor presencia humana ya que en la misma se encuentra una planta de bombeo de aguas residuales. La zona C se ubica al norte del área de estudio. Mide aproximadamente 40 metros de

largo por 6,5 de ancho. Posee abundante vegetación como consecuencia de que uno de sus límites consiste en una pared de roca de la cual se filtra agua. Dada la altura de esta pared de roca, esta zona posee abundante sombra durante el día. El área de estudio y la zona C se encuentran separadas por una calle en dos sentidos (Rambla República de México). Por último la zona D se ubica al este del área de estudio y tiene una extensión de aproximadamente 65 metros de largo por 20 de ancho. Mantiene las características de las zonas anteriores por las actividades de recreación pero es la que posee menos cantidad de potenciales refugios.

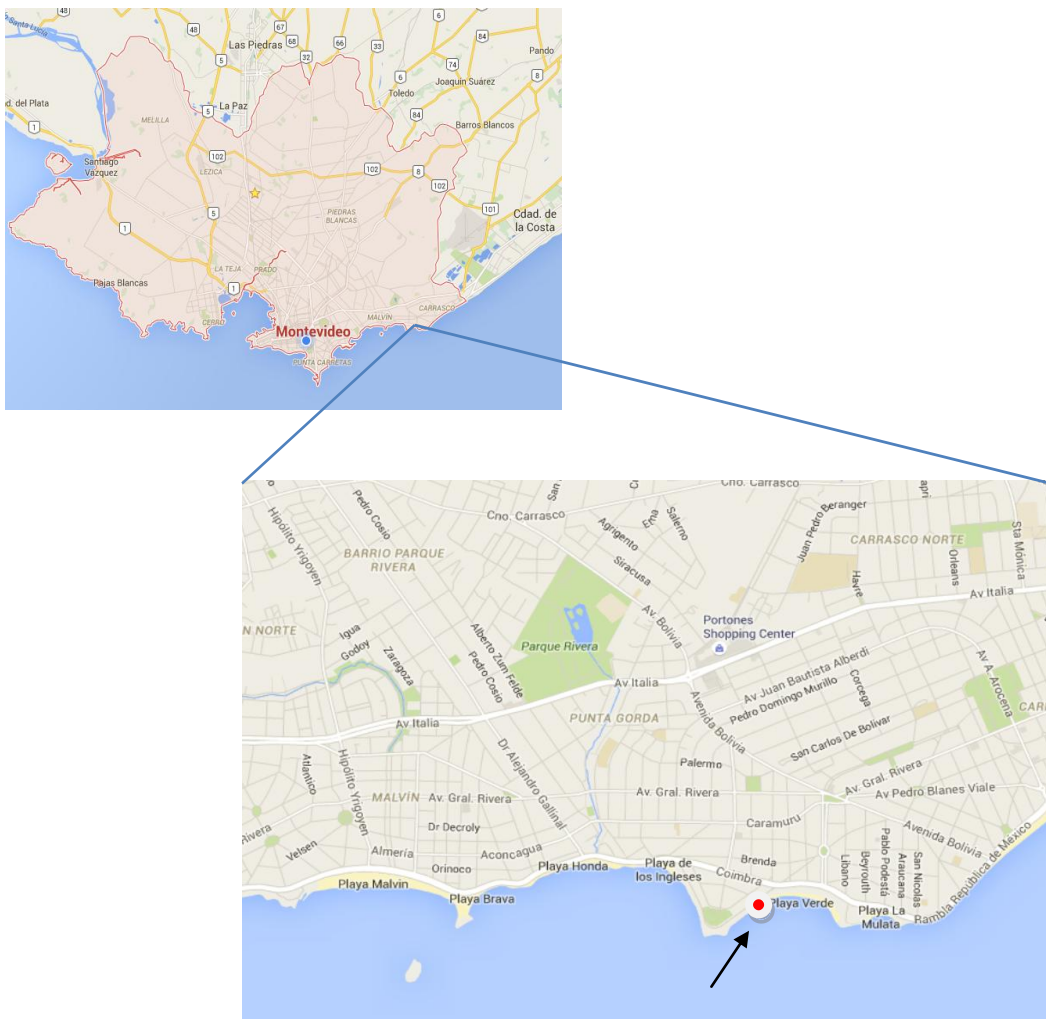


Figura 4: Mapa de Montevideo detallando sitio de muestro, Punta Gorda. El punto rojo y la flecha negra indican el área de estudio.



Figura 5: Zona de estudio: se puede visualizar la zona de estudio (zona A) así como la actividad humana. Se encuentran diferenciadas, en color rojo, la zona norte y la zona sur respectivamente.



Figura 6: Zona norte: se observa el muro y la sombra que proporciona así como también el tipo de vegetación circundante.



Figura 7: Zona sur: se observa tanto la rompiente del Río de la Plata, la ausencia de vegetación alta, los diferentes refugios de la zona y el tipo de vegetación.



Figura 8: Zona de estudio (rectángulo azul, foto central), con sus respectivos límites de los cuatro puntos cardinales: oeste (arriba a la izquierda), norte (arriba a la derecha), este (abajo a la derecha) y sur (abajo a la izquierda) respectivamente.

2. Método de colecta

El material de estudio fue colectado entre los meses de noviembre de 2006 y octubre de 2007. Se realizaron salidas mensuales donde se realizó marcaje y recaptura de individuos adultos y conteo de juveniles. Estos últimos no fueron marcados debido a que al mudar (cambio de exocutícula) pierden la marca. Los ejemplares fueron recolectados, contados, sexados, marcados y posteriormente liberados. Todos los muestreos tuvieron inicio entre las 14 y las 15 horas. La elección del horario se debe a que los opiliones son más activos en la noche y en el día se mantienen en refugios criptozoicos. Entre los potenciales refugios se consideraron piedras fijas, piedras móviles y huecos en el muro. De las piedras fijas que no pudieron darse vuelta, se revisó con detenimiento unos 2,0 cms. aproximadamente del área circundante de la misma, aplastando la vegetación que la rodeaba y/o las posibles oquedades existentes. Las piedras móviles fueron dadas vuelta y se revisaron ambas caras del refugio (el espacio libre y la cara inferior de la piedra). Los ejemplares recolectados en las zonas adyacentes fueron exclusivamente capturados en refugios (piedras fijas y móviles). El tiempo total de colecta en cada una de las zonas linderas al área de estudio (B, C y D) fue de una hora máximo. Se contabilizó la cantidad de individuos muertos, los potenciales predadores encontrados y las agregaciones observadas.

3. Método de marcado

En el primer muestreo los opiliones del área de estudio se marcaron con corrector de escritura de color blanco con base acuosa (BIC) el cual de acuerdo con Zuñiga et al. (2002) cumple con los requisitos fundamentales de las técnicas de marcaje, ya que no afecta la longevidad o el comportamiento de los animales bajo estudio, (Sothwood, 1978). Asimismo, una vez aplicado seca rápidamente lo cual reduce los daños por manejo y permanece en el exoesqueleto de los individuos, aún luego de su muerte. Para marcar los ejemplares de las zonas B, C y D se siguió lo indicado por Gnaspini (1995),

quien utilizó pintura de aerodelismo de diferente color según la zona: los de la zona B de color marrón, los de la zona C de color celeste y los de la zona D de color rojo. En todos los casos se marcó la región media del cefalotórax a la altura del segmento V. Tanto el marcador como la pintura de aerodelismo fueron testeados previamente en el laboratorio y no produjeron cambios en el comportamiento de los ejemplares. Las demás marcas se realizaron en diferentes sectores de los ejemplares tal como señala la Tabla 1. En el décimo segundo muestreo no se realizaron marcas, solo se tomaron datos.

Tabla 1: Ubicación corporal de las marcas durante los meses de los muestreos.

Salidas	Ubicación corporal de las marcas
Noviembre	Región media de cefalotórax (V segmento)
Diciembre	Cara dorsal de la coxa de la pata IV derecha
Enero	Cara dorsal de la coxa de la pata IV izquierda
Febrero	Detrás de ojos medios
Marzo	Medio del área ventral (detrás del opérculo genital)
Abril	Área V del prosoma (cara dorsal)
Mayo	Cara dorsal de la coxa de la pata III izquierda
Junio	Cara dorsal de la coxa de la pata III derecha
Julio	Cara ventral de la coxa de la pata IV derecha
Agosto	Cara ventral de la coxa de la pata IV izquierda
Setiembre	Área V del cuerpo (cara ventral)

4. Datos climáticos

Se obtuvieron datos mensuales de precipitación acumulada, humedad relativa media, temperatura media y fotoperiodo para el período de estudio. Tanto la precipitación como la humedad relativa fueron obtenidas de la página WeatherOnline (www.weatheronline.co.uk/SouthAmerica.htm). Esta página ofrece en forma gráfica los valores diarios obtenidos en la estación meteorológica del Aeropuerto Internacional de Carrasco, los cuales fueron

extraídos usando el software Plot Digitizer (Huwaldt 2013). La temperatura media mensual, por su parte, fue obtenida de la base de datos Weather Underground (www.wunderground.com/history/airport), también con datos del Aeropuerto Internacional de Carrasco.

5. Análisis de datos

5.1 Marcaje-Recaptura

Debido a que se carece de información previa respecto a la potencial conexión y movimiento de individuos desde y hacia esta población y que los mismos fueron marcados en eventos sucesivos de muestreo, se utilizó el método de Jolly-Seber para poblaciones abiertas (Krebs 1989). Para el análisis de los datos de captura - marcaje - recaptura se definen las siguientes variables: número de individuos marcados capturados en la muestra t (m_t), número de individuos no marcados capturados en la muestra t (u_t), total de individuos capturados en $t = m_t + u_t$ (n_t). Total de individuos liberados después de la muestra t , en otras palabras, $n_t - m_t$ - muerte o migraciones (s_t), número de individuos marcados capturados en t después de capturar una muestra r (m_{rt}). Número de individuos s_t liberados en la muestra t y capturados nuevamente en una muestra posterior (R_t) y número de individuos marcados antes de la muestra t , no capturados en la muestra t , pero sí capturados en muestras posteriores a t (representado por Z_t). En un programa intensivo de marca - recaptura, Z_t se aproxima a 0.

El tamaño poblacional se calcula como el tamaño de la población marcada dividido la proporción de individuos marcados. Esta última se calcula como $(m_t + 1 / n_t + 1)$. Por otra parte, el tamaño de la población marcada está conformado por dos componentes: i) individuos marcados y atrapados e ii) individuos marcados y presentes pero no capturados en t . Para el análisis del segundo componente es necesario tomar en cuenta el tamaño de la población

marcada definida por la ecuación $M_t = ((s_t + 1) Z / R_t + 1) + m_t$ y el tamaño de la población, la cual se expresa como: $N_t = M_t / \alpha_t$.

El método Jolly-Seber permite calcular otras variables poblacionales, como se la tasa de pérdida y la tasa de dilución. La tasa de pérdida hace referencia a la probabilidad de supervivencia desde la muestra en tiempo t hasta la muestra en tiempo $t + 1$ (ϕ_t). La población marcada es añadida durante cada tiempo de muestreo mientras nuevos individuos son marcados y liberados. De esta manera, la tasa de pérdida se calcula utilizando la siguiente ecuación: $\phi_t = M_t + 1 / M_{t+1} (s_t - m_t)$. La probabilidad de sobrevivir es determinada solamente por el muestreo de la población marcada. Los individuos que emigran se cuentan como pérdidas de la misma manera que las muertes. La tasa de dilución incluye a los nacimientos y las inmigraciones y se calcula como: $\lambda_t = N_{t+1} / \phi_t [N_t - (n_t - s_t)]$. A partir de una serie de estimaciones de población podemos definir la tasa de cambio de una población finita: $\phi_t \lambda_t = N_{t+1} / N_t$. Finalmente, la tasa de adición de una población también puede ser expresada como un número si definimos B_t como el número de ejemplares nuevos que se unen a la población entre el tiempo t y $t+1$ y que permanecen con vida al tiempo $t+1$. Tomando en cuenta esto $B_t = N_{t+1} - \phi_t [N_t - (n_t - s_t)]$.

5.2. Abundancia de individuos y factores abióticos

Para estudiar la relación entre los factores abióticos y la dinámica anual en abundancia de individuos se utilizó una aproximación a través de Modelos Aditivos Generalizados (GAM, por sus siglas en inglés). Estos modelos fueron creados por Hastie & Tibshirani (1990) y representan una extensión de los modelos tradicionales de regresión lineal para el análisis de los datos, que incorporan la no linealidad y la regresión no paramétrica. Para este análisis se consideró temperatura, humedad relativa, precipitación acumulada y fotoperiodo como variables explicativas, mientras que se tomó el número total de adultos y de juveniles como variables respuesta de manera independiente. Debido a que el fotoperiodo es una variable externa frecuentemente utilizada por los organismos para predecir períodos favorables para desarrollar sus

actividades, así como también para predecir cambios climáticos (Barrel et al. 2000; Dawson et al. 2001; Bradshaw & Holzapfel 2007), se procedió a realizar un análisis exploratorio para analizar la relación entre éste y las demás variables abióticas. La colinealidad o correlación entre variables puede ser un problema para la estimación de parámetros, ya que aumenta la varianza de los parámetros de regresión y podría por tanto llevar a la identificación errónea de los predictores relevantes en un modelo estadístico (Zuur et al. 2009). Luego de una inspección visual se utilizaron modelos lineales para comprender la relación entre el fotoperiodo y las restantes variables. En caso de que existiera una relación significativa entre el fotoperiodo y alguna de las restantes variables abióticas, se pasó a utilizar los residuos de dicha regresión como variable predictora, eliminando de esta manera el efecto cíclico de la variable original. En el caso de las variables respuesta (número de individuos adultos o juveniles) se procedió de igual forma.

Una vez definidas las variables, se procedió a construir los modelos aditivos generalizados. Debido al reducido número de datos, se optó por poner un límite superior al número de nudos o *splines* de los modelos ($k=4$), evitando de esta manera el sobreajuste, como función de suavizado se utilizaron *splines* cúbicas. Se utilizó la familia Poisson como función lineal y de enlace ya que las variables respuesta son conteos.

RESULTADOS

1. Cantidad de ejemplares capturados

En total se capturaron 5370 individuos, de los cuales 4891 fueron juveniles (91,1%) y 479 adultos (8,9%). De éstos, 332 fueron hembras (69%) y 147 fueron machos (31%). La muestra de adultos arrojó una proporción de sexos cercana a 2,3:1, con sesgo hacia las hembras (Tablas 2 y 3), (Figs. 9 y 10)

1.1. Discriminación de ejemplares por Zona

1.1.1. Zona Sur

Con un total de 1426 individuos, la zona sur aportó el 26,5% del total de ejemplares recolectados. De éstos, el 96% correspondió a los juveniles (n=1373) y el 3,7% a los adultos (n=53). Dentro de los adultos las hembras (n=39) fueron más abundantes que los machos (n=14). La mayor cantidad de ejemplares adultos capturados ocurrió en agosto (10 individuos). La mayor cantidad de hembras capturadas se observó en los meses de marzo y junio (7 individuos en cada mes), mientras que para los machos fueron los meses de agosto y octubre (4 individuos en cada mes). Para los juveniles el mes de mayor presencia en la muestra fue agosto con 440 ejemplares (Tabla 2).

1.1.2. Zona Norte

En esta zona el total de ejemplares capturados fue de 3944 individuos. Los juveniles representaron el 89,1%, (n=3581) y el 10,8%, (n=426) restante fueron adultos. Del total de adultos capturados el 64% correspondió a las hembras (n=293) y el 36% a los machos (n=133) (Tabla 2). En esta zona, la

mayor cantidad de ejemplares adultos capturados ocurrió en noviembre (77 individuos). La mayor cantidad de hembras capturadas se observó en el mes de diciembre (48 individuos), mientras que para los machos fue en noviembre (30 individuos). La mayor cantidad de juveniles encontrados fue en el mes de setiembre (888 individuos) (Tabla 2).

Tabla 2: Número de individuos capturados para la zona sur y norte en función de los meses del estudio. NACS: número de adultos capturados en sur; **NMCS:** número de machos capturados en sur; **NHCS:** número de hembras capturadas en sur; **NJCS:** número de juveniles capturados en sur; **NACN:** número de adultos capturados en norte; **NMCN:** número de machos capturados en norte; **NHCN:** número de hembras capturadas en norte; **NJCN:** número de juveniles capturados en norte; **NTAC:** número total de adultos capturados; **NTJC:** número total de juveniles capturados.

Salidas	NACS	NMCS	NHCS	NJCS	NACN	NMCN	NHCN	NJCN	NTAC	NTJC
Noviembre	7	2	5	15	77	30	47	95	84	110
Diciembre	0	0	0	0	69	21	48	21	69	21
Enero	0	0	0	0	30	12	18	9	30	9
Febrero	0	0	0	0	64	22	42	31	64	31
Marzo	7	0	7	5	11	2	9	17	18	22
Abril	8	2	6	31	38	7	31	71	46	102
Mayo	3	1	2	129	21	4	17	224	24	353
Junio	7	0	7	113	20	2	18	499	27	612
Julio	2	1	1	297	22	5	17	511	24	808
Agosto	10	4	6	440	26	6	20	663	36	1103
Setiembre	3	0	3	322	16	7	9	888	19	1210
Octubre	6	4	2	21	32	15	17	489	38	510
Total	53	14	39	1373	426	133	293	3518	479	4891

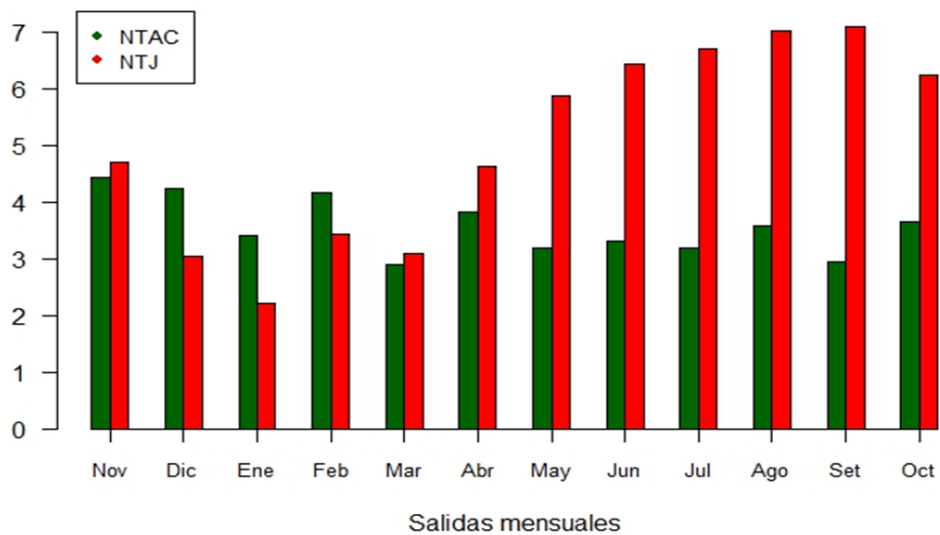


Figura 9: Total de individuos adultos (NTAC) y juveniles (NTJ) a lo largo de todos los meses de estudios. Se observa la diferencia entre los meses de otoño - invierno (estaciones de mayor captura de juveniles) y primavera - verano (estaciones de mayor captura de adultos).

Tabla 3: Número totales de adultos capturados con los respectivos porcentajes de machos y hembras en función de los meses del estudio. NTAC: número total de adultos capturados; NTMC: número total de machos capturados; NTHC: número total de hembras de capturadas.

Salidas	NTAC	NTMC	NTHC	% MACHOS	% HEMBRAS
Noviembre	84	32	52	38,1	61,9
Diciembre	69	21	48	30,4	69,6
Enero	30	12	18	40	60
Febrero	64	22	42	34,4	65,6
Marzo	18	2	16	11,11	88,89
Abril	46	9	37	19,6	80,4
Mayo	24	5	19	20,8	79,2
Junio	27	2	25	7,4	96,2
Julio	24	6	18	25	75
Agosto	36	10	26	27,8	72,2
Setiembre	19	7	12	36,8	63,2
Octubre	38	19	19	50	50
Total	479	147	332	30,7	69,3

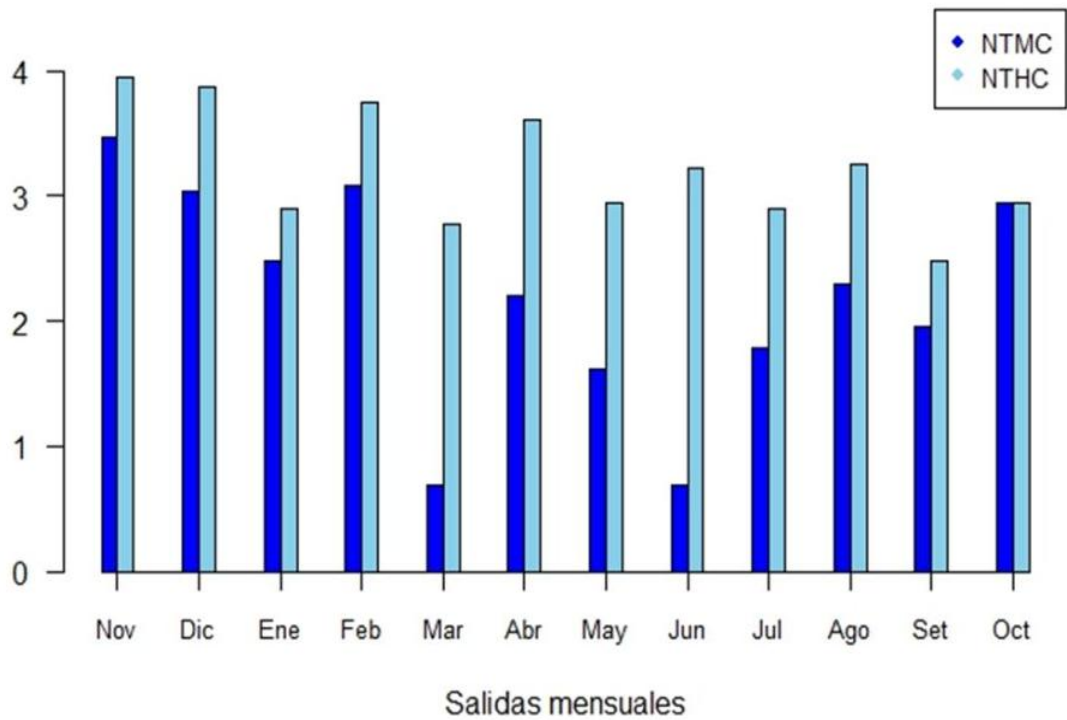


Figura10: Total de machos (NTMC) y hembras (NTHC) capturadas. Se observa que durante todos los meses del estudio, las hembras fueron más abundantes que los machos.

2.Relación individuos capturados - refugios

Mientras la zona norte presentó 114 potenciales refugios criptozoicos la sur presentó solamente 37. Se contabilizó la cantidad de ejemplares encontrados en los diferentes refugios de ambas zonas. En las Tablas 4 y 5 se discriminan los refugios para cada zona del área de estudio.

2.1. Discriminación por zona

2.1.1. Zona Sur

Tabla 4. Número de ejemplares encontrados en cada refugio de la zona Sur para cada muestreo del estudio.

Muestreos	Piedras	Piedras/Pasto
Noviembre	11	2
Diciembre	7	4
Enero	6	2
Febrero	8	3
Marzo	3	0
Abril	2	0
Mayo	1	0
Junio	0	0
Julio	0	0
Agosto	0	0
Setiembre	1	0
Octubre	2	1
Total	41	12

2.1.2. Zona Norte

Tabla 5: Número de ejemplares encontrados en cada refugio de la zona norte para cada muestreo del estudio.

	Refugio 1	Refugio 2	Refugio 3	Refugio 4	Refugio 5	Refugio 6	Piedras	Muro/Pasto	Piedras/Pasto
Noviembre	0	0	7	6	6	0	40	15	3
Diciembre	6	4	12	0	14	0	27	5	1
Enero	9	0	7	5	4	0	3	2	0
Febrero	5	3	14	6	9	2	21	4	0
Marzo	0	0	2	0	3	0	6	0	0
Abril	4	0	4	0	2	0	19	7	2
Mayo	0	0	4	0	0	0	15	2	0
Junio	2	1	2	0	0	2	9	4	0
Julio	0	0	2	0	0	0	15	5	0
Agosto	1	1	2	0	0	0	17	4	1
Setiembre	0	0	1	1	0	0	11	3	0
Octubre	1	1	1	0	3	0	25	1	0
Total	28	10	58	18	41	4	208	52	7

3. Marcaje recaptura

Los datos obtenidos de ejemplares recapturados se pueden observar en la Tabla 6. El muestreo dio inicio en el mes de noviembre, por lo cual para ese evento no se obtienen datos de recaptura. De un total de 479 adultos marcados únicamente fueron recapturados 93 individuos (19%). Utilizando un test de chi cuadrado se encontraron diferencias significativas entre las zonas sur y norte, siendo el total de ejemplares recapturados para la zona sur de 23 (24,7%) individuos mientras que para la zona norte de 70 individuos (75,3%) ($\chi^2 = 47,5$;

$p < 0,001$). Para el caso de los machos y las hembras también fueron significativas las diferencias encontradas entre ambas zonas. En la zona sur se recapturaron un total de 2 machos y 21 hembras, mientras que en la zona norte 18 machos y 52 hembras.

Tabla 6: Número de individuos recapturados en función de los meses del estudio. NMRS: número de machos recapturados en sur; **NHRS:** número de hembras recapturados en sur; **NMRN:** número de machos recapturados en norte; **NHRN:** número de hembras recapturados en norte; **NTARS:** número total de adultos recapturados en sur; **NTARN:** número total de adultos recapturados en norte.

Salidas	NMRS	NHRS	NMRN	NHRN	NTARS	NTARN
Noviembre	-	-	-	-	-	-
Diciembre	0	0	2	4	0	6
Enero	0	0	5	4	0	9
Febrero	0	0	4	12	0	16
Marzo	0	1	1	3	1	4
Abril	0	8	1	3	8	4
Mayo	1	2	1	5	3	6
Junio	0	4	1	7	4	8
Julio	0	1	2	5	1	7
Agosto	1	4	1	5	5	6
Setiembre	0	1	0	3	1	3
Octubre	0	0	0	1	0	1
Total	2	21	18	52	23	70

La Tabla 7 representa un resumen de los individuos marcados y recapturados en el transcurso del estudio. Para el mes de octubre del 2007 no figuran datos, ya que fue el último muestreo. En base a estos datos se realizó la estimación del tamaño poblacional y demás parámetros asociados (ver Materiales y Métodos).

Tabla 7: Tiempo de captura de los individuos en función del último mes de captura.

	Noviembre	Diciembre	Enero	Febrero	Marzo	Abril	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Setiembre	Octubre
Noviembre		6	7	11	0	5	0	1	1	0	1	0
Diciembre			2	4	1	0	1	1	2	1	0	0
Enero				1	0	3	2	0	0	1	0	0
Febrero					4	3	3	0	0	0	1	0
Marzo						1	1	2	0	1	0	0
Abril							2	1	0	2	0	0
Mayo								7	1	0	0	0
Junio									4	4	0	0
Julio										2	0	0
Agosto											2	1
Setiembre												0
Octubre												
Total de marcados	0	6	9	16	5	12	9	12	8	11	4	1
Total de no marcados	84	63	21	48	13	34	15	15	16	25	15	37
Total de capturados	84	69	30	68	18	46	24	27	24	36	19	38
Total de liberados	84	69	27	63	13	38	18	24	22	35	19	38

4. Estimación del tamaño poblacional

Se estimó el tamaño poblacional en dos puntos del muestreo, correspondiendo a los meses de abril y setiembre (meses representantes de las estaciones de otoño-invierno y primavera-verano). En abril el tamaño poblacional fue de 490 individuos. La estimación de la proporción de individuos marcados fue de 0,27 y el tamaño de la población marcada de 135 individuos. La tasa de pérdida (probabilidad de sobrevivir de tiempo t a tiempo $t + 1$) fue de 0,25. La tasa de dilución, que incluye nacimientos e inmigraciones fue de 0,84 y por su parte la tasa de adición fue de 1,6.

Hacia el final del período de estudio (setiembre de 2007) el tamaño poblacional fue de 96 individuos. La estimación de la proporción de individuos marcados obtuvo un valor de 0,13, mientras que el tamaño de la población marcada fue de 24 individuos. El valor obtenido para la tasa de pérdida fue de 0,3. Por su parte la tasa de dilución y la tasa de adición no fueron halladas para éste mes debido a que no se cuenta con los datos del mes de octubre.

5. Abundancia de individuos y factores abióticos

Los valores obtenidos para cada mes de muestreo de las variables abióticas se observan en la Tabla 8. Tanto para temperatura, humedad relativa y precipitación se realizaron los promedios correspondientes por mes de estación. Para el caso del fotoperiodo los datos fueron obtenidos basándose en el décimo quinto día de cada mes. Los resultados de la exploración de las variables abióticas mostraron que fotoperiodo y temperatura fueron las variables más correlacionadas (Fig. 11). El análisis de regresión lineal, por su parte, corroboró los resultados obtenidos anteriormente. Para el caso de fotoperiodo y temperatura el modelo fue significativo, $p < 0,0001$ ($F_{(10,12)} = 33,19$) y $r^2 = 0,75$. La relación entre humedad relativa y fotoperiodo no fue significativa $r^2 = 0,27$, $F_{(10,12)} = 5,06$ y $p < 0,05$. Por su parte los resultados obtenidos para lluvia acumulada y fotoperiodo arrojaron un $r^2 = -0,05$, un estadístico, ($F_{(10,12)} = 0,47$) y un $p < 0,50$.

Por su parte la información obtenida de los análisis GAM mostró que las variables de mayor influencia para los juveniles fueron la temperatura y la humedad relativa ($p < 0,001$), (Fig. 12 y 13), mientras que la lluvia acumulada no fue significativa (Fig. 14). Asimismo para el caso de los adultos los resultados indican que la variable de mayor influencia fue el fotoperiodo con un $p < 0,03$ (Fig. 15). En las Fig. 16 y 17 se observa la relación entre adultos y humedad relativa y lluvia acumulada.

Tabla 8: Promedios de precipitación (mm), porcentaje de humedad relativa y temperatura (°C) analizados para cada mes del trabajo. Entre paréntesis se detalla el desvío estándar para cada salida. Los datos de fotoperiodo fueron calculados a partir de décimo quinto día de cada salida y no presenta desvío estándar.

Salidas	Precipitación (mm)	%Humedad Relativa	Temperatura (°C)	Fotoperiodo
Noviembre	2 (37,7)	66 (8,7)	18 (3,1)	13,9
Diciembre	5 (18,3)	67 (10,2)	22 (3,1)	14,5
Enero	1 (10,1)	66 (11,7)	22 (2,8)	14,3
Febrero	5 (11,6)	73 (11,4)	23 (2,5)	13,4
Marzo	6 (15)	77 (8,9)	21 (1,8)	12,4
Abril	3 (20,9)	77 (9,3)	18 (3,2)	11,2
Mayo	2 (12,6)	70 (9,3)	12 (3,6)	10,3
Junio	1 (13,1)	79 (13,8)	9 (2,4)	9,8
Julio	4 (3,6)	70 (9,7)	8 (2,9)	10
Agosto	5 (12)	77 (11)	9 (2,7)	10,8
Setiembre	6 (15,9)	79 (10,1)	15 (4,5)	11,8
Octubre	6 (17,6)	73 (12,3)	17 (2,9)	12,9

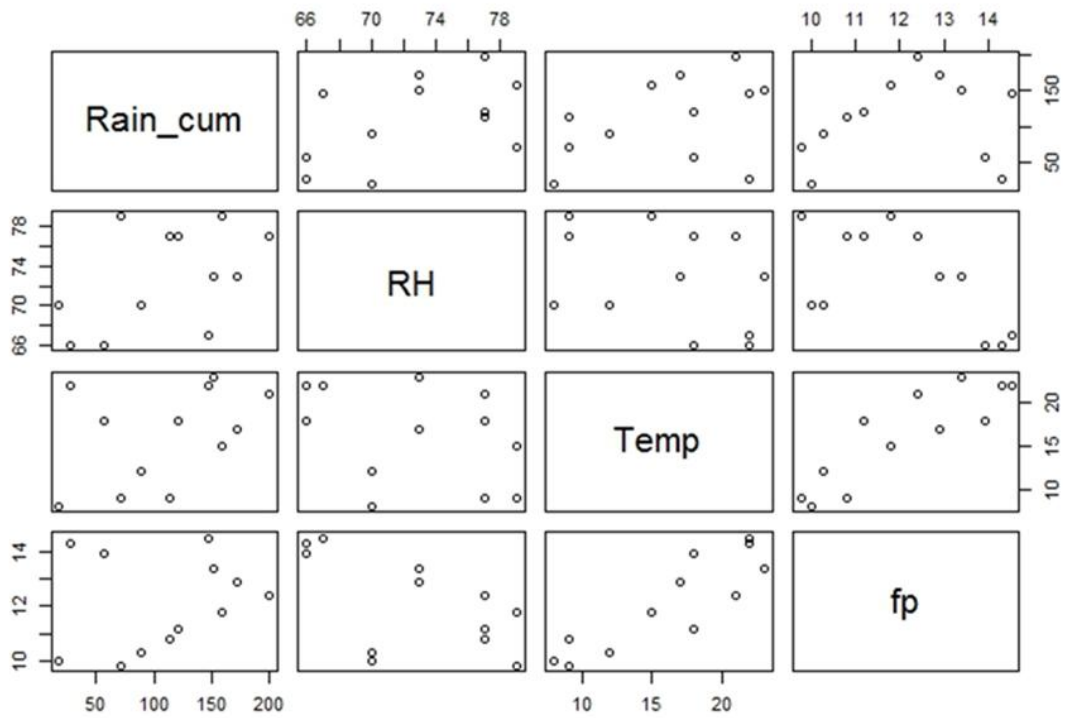


Figura 11. Relación entre las variables abióticas. Rain_cum: lluvia acumulada, RH: humedad relativa, Temp: temperatura y fp: fotoperiodo. Se observa la relación entre temperatura y fotoperiodo.

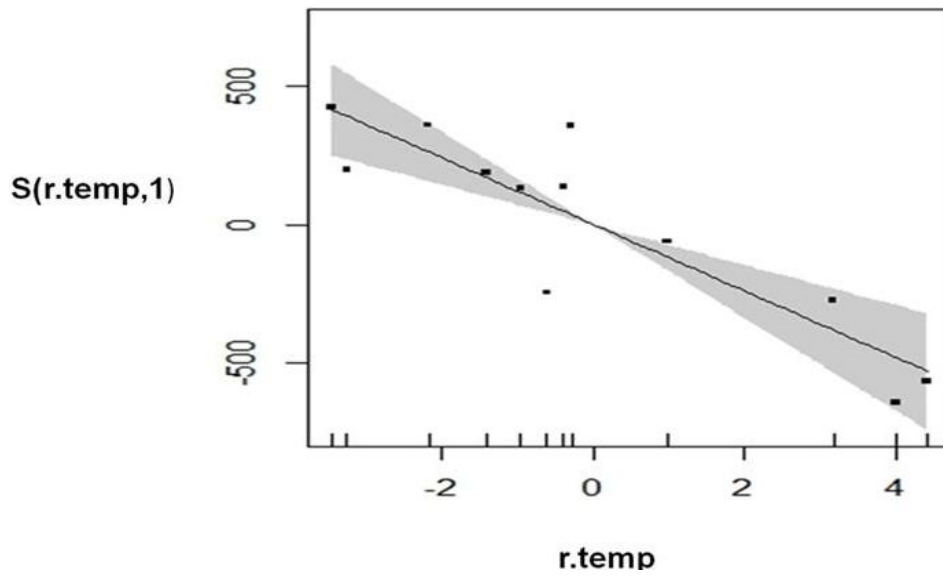


Figura 12: Describe el comportamiento de los juveniles en función de la temperatura (N = 12, $p < 0,0001$).

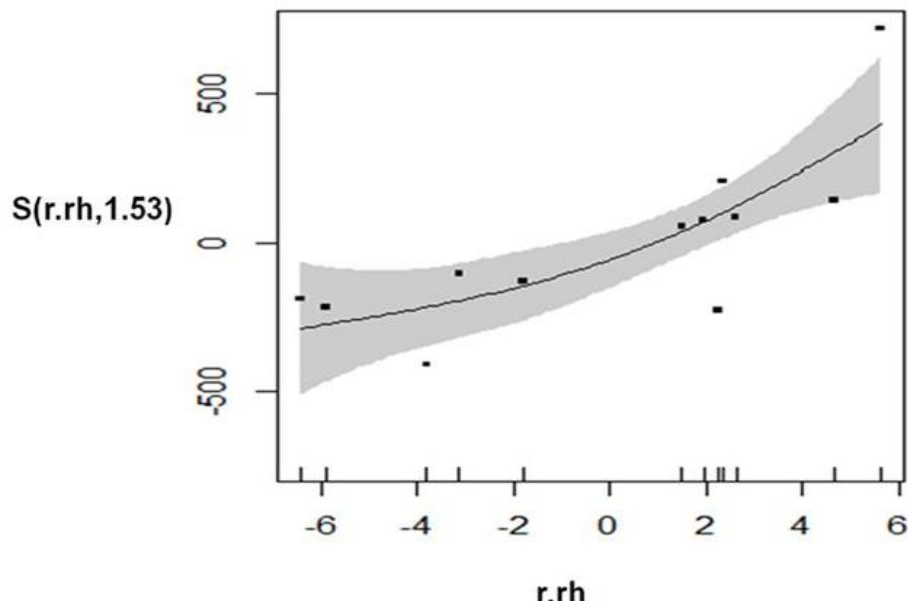


Figura 13: Número de juveniles en función de la humedad relativa (N = 12 y $p < 0,01$).

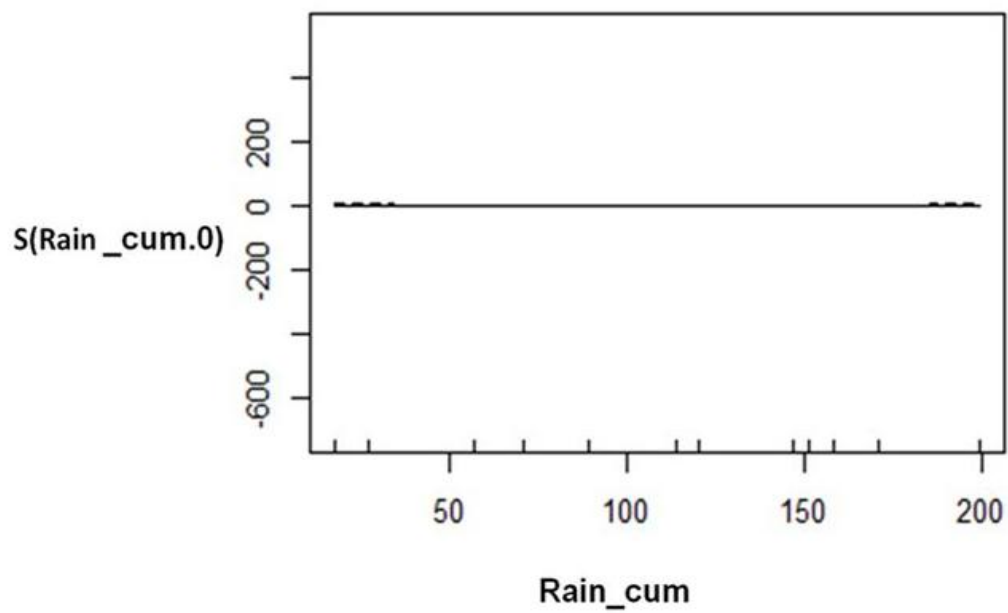


Figura 14: Se observa como la lluvia acumulada no mostró efecto en los juveniles (N = 12, $p > 0,6$).

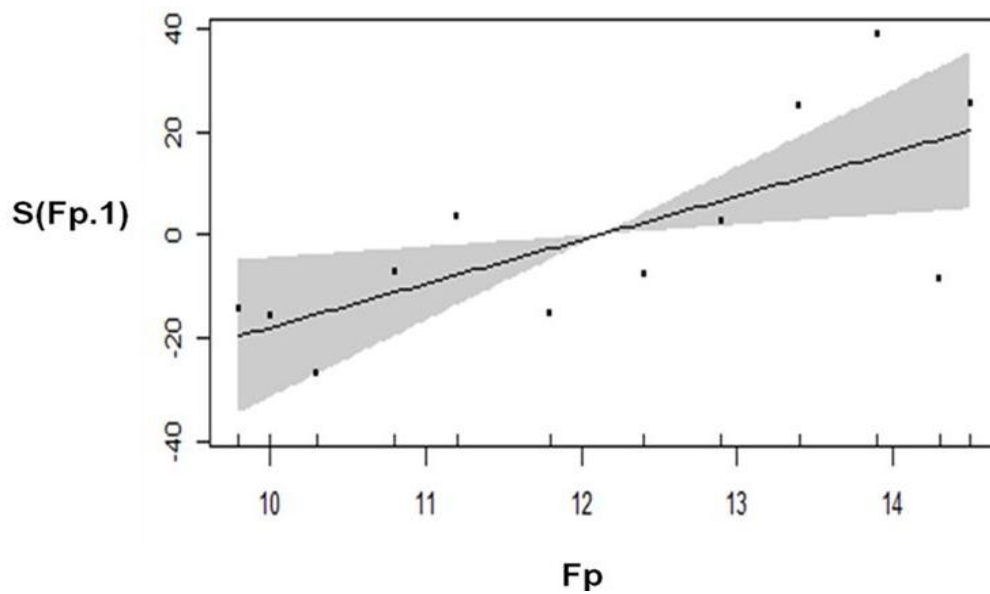


Figura 15: Detalla al fotoperiodo como única variable de influencia sobre los adultos. N = 12 $p < 0,05$

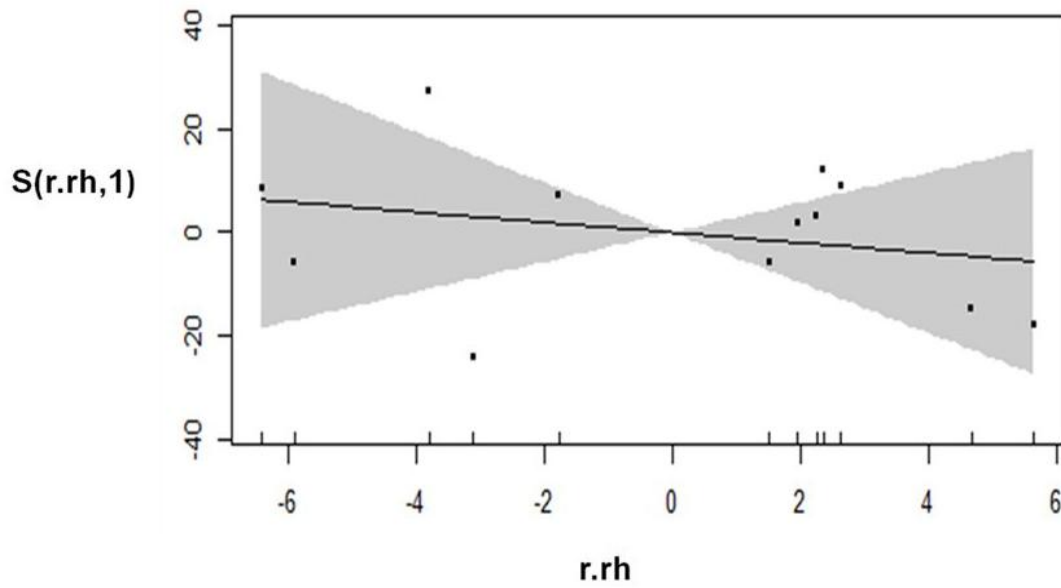


Figura 16: Número de adultos en función de humedad relativa. No muestra efecto de humedad relativa en adultos ($N = 12$, $p > 0,6$).

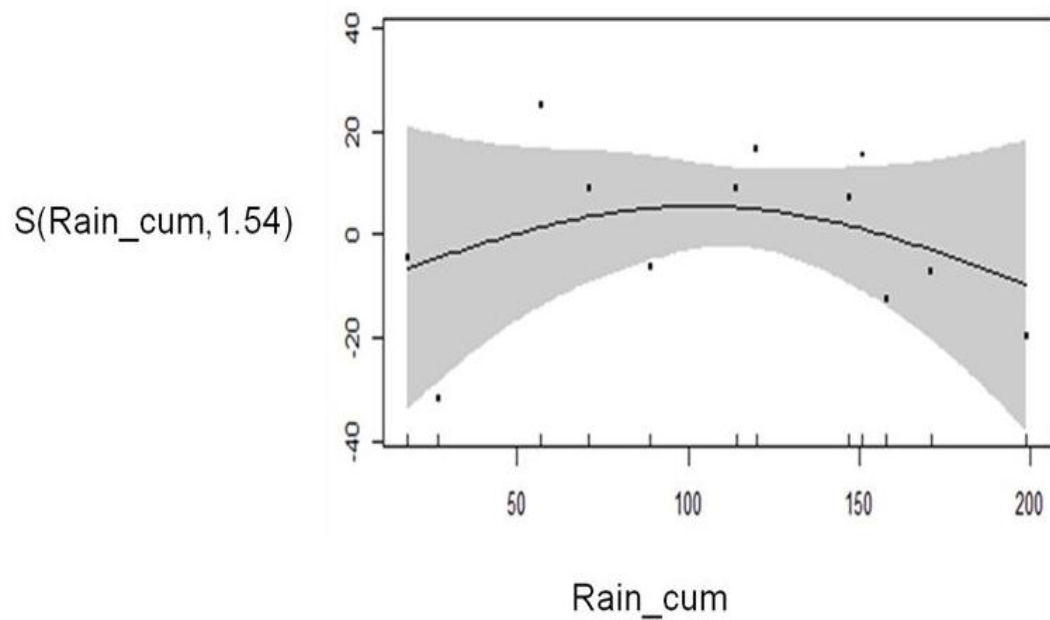


Figura 17: Número de adultos en función de la lluvia acumulada ($N = 12$, $p < 0,5$).

6. Ejemplares muertos, predadores, fauna acompañante y agregaciones

Durante el período de estudio se encontraron en total 33 ejemplares muertos de los cuales 29 (87,9%) no presentaron marcas visibles mientras que 4 (12,1%) presentaron por lo menos una marca. Del total de ejemplares muertos 26 (78,8%) fueron machos mientras que 7 (21,2%) fueron hembras. Ocho de estos ejemplares fueron encontrados en refugios de *Steatoda grossa* (Theridiidae) (C.L. Koch 1838) de los cuales 7 (87,5 %) fueron machos y la restante hembra (12.5%).

Dentro de la fauna acompañante se destaca la presencia de otro Gonyleptidae, *Pachyloides thorellii* y el escorpión Buthidae (*Tityus uruguayensis*). Asimismo, arañas pertenecientes a las familias Amphinectidae (*Metaltella simoni*), Lycosidae (*Lycosa carbonelli* y *L. thorelli*), Dysderidae (*Dysdera crocata*), Theridiidae (*Steatoda grossa*), Desidae (*Badumna longinqua*). Dentro de los repíteles se destacó la familia Anguidae (*Ophiodes vertebralis*) la familia Amphisbaenidae (*Anphisbaena darwini*).

Del total de individuos adultos colectados en el presente estudio 333 (69,5 %) fueron encontrados formando agregaciones. En estas agregaciones se observó un sesgo hacia las hembras (n=238) frente a los machos (n=95). La mayor cantidad de agregaciones observadas fue en primavera y verano: octubre (4), noviembre (6), diciembre (3), enero (5) y febrero (4). Estas agregaciones estuvieron conformadas por un total de 68 ejemplares (noviembre y diciembre) y un mínimo de 9 (marzo y setiembre).

DISCUSIÓN

Según los datos obtenidos de los individuos capturados de *Acanthopachylus aculeatus*, se puede observar una notoria diferencia de la actividad entre juveniles y adultos encontrados a lo largo de los meses de estudio. Los juveniles mostraron una mayor actividad en los meses de invierno mientras que los adultos lo hicieron en los meses de verano. De la misma forma, como se observó en otra especie (*Ilhaia cuspidata*, 1913 Mestre & Pinto-da-Rocha 2004), *A. aculeatus* mostró una gran variación estacional en el tamaño poblacional, relacionado con las condiciones de los hábitat epigeos (Culver 1982). Esto puede deberse a las características propias de los opiliones. Los juveniles carecen de exoesqueleto fuertemente quitinizado (Gnaspini 2007) y son muy dependientes de la concentración de humedad del medio. Estos dos factores pueden cumplir un rol fundamental en marcar los períodos en que los juveniles pueden estar activos, los cuales intentarán cubrir sus necesidades en períodos en los cuales los adultos sean menos activos, evitando de esta forma competir por recursos con ellos y disminuir la predación (Pinto-da-Rocha et al. 2007).

Estudios en desarrollo, relacionados con el comportamiento predador en opiliones muestran la existencia de canibalismo intraespecífico e interespecífico, particularmente en *A. aculeatus*, Toscano-Gadea *com. pers.* Una estrategia para evitar esto es que los organismos de la misma especie pero con diferentes estadios (adultos y juveniles) separen sus localidades y las actividades espacial y temporalmente. Esta estrategia puede reducir el canibalismo y/o la competencia intraespecífica por los recursos (Allard & Yeorgan 2005). Asimismo el hecho de que tanto insectos, arañas y reptiles, potenciales predadores de opiliones (Pinto-da-Rocha et al. 2007) presentes en el área de estudio, disminuyan sus actividades en períodos de bajas temperaturas puede significar una ventaja para la supervivencia de los juveniles.

Por su parte, los adultos mostraron una mayor abundancia en los meses de verano, tal comportamiento puede estar relacionado con las condiciones climáticas favorables para los ciclos reproductivos (Zampaulo et al. 2007). Por

otro lado es importante mencionar que el hecho de que sean más abundantes en los meses de verano puede estar dado también para evitar el estrés fisiológico que generan las estaciones más frías (Gnaspini 2007).

Con respecto a la distribución espacial de los individuos en el área de estudio, tanto los juveniles como los adultos fueron más abundantes en la zona norte que en la sur. Esto puede estar relacionado con las condiciones ambientales de cada zona. La zona norte parece poseer condiciones más adecuadas para el desempeño de las actividades de los opiliones. Es posible que la presencia del muro brinde sombra durante períodos prolongados de tiempo y de esta forma ayude mantener las concentraciones de humedad y de temperatura más estables. Por su parte la zona sur se encuentra más expuesta, haciendo que los factores físicos sean más variables. Asimismo, la zona sur está influenciada por las variaciones en el Río de la Plata por su cercanía a la rompiente, la cual con sus crecientes invade parcial o totalmente la zona, anegando los refugios utilizados por los opiliones, lo cual también puede alterar las condiciones del medio.

Otro factor que puede explicar la mayor cantidad de ejemplares encontrados en la zona norte en comparación con la sur, puede estar relacionado con el tipo de vegetación presente. En la zona norte la vegetación es más alta que en la zona sur y probablemente esto sirve como estrategia para evitar ser predadores (Halaj & Cady 2000). Asimismo, la presencia de esta vegetación y la sombra aportada por el muro, aporten una mayor humedad relativa y menor incidencia de la luz. Ambos factores - cobertura vegetal e incidencia de luz - son conocidos como determinantes en la distribución de los opiliones y otros arácnidos (Capocasale & Gudynas 1993; Toscano-Gadea & Simó 2004; Avalos et al. 2007).

Finalmente la mayor cantidad de refugios observada en la zona norte, puede tener incidencia en los resultados obtenidos en cuanto al mayor número de individuos encontrado en esta zona. La presencia de refugios es indispensable para los opiliones ya que su actividad es, generalmente, nocturna y durante el día se mantienen inactivos debajo de los mismos (Sankey 1949; Todd 1949; Phillipson 1960; Williams 1962; Edgar & Yuan 1968,

Capocasale & Gudynas 1993; Toscano-Gadea & Simó 2004). Asimismo, las preferencias por los refugios observados en esta zona coinciden con lo observado por Mestre & Pinto-da-Rocha (2004) en relación a las condiciones microambientales que brindarían estos materiales para los opiliones lo cual se cumple particularmente en aquellos refugios conformados por los huecos del muro.

En cuanto a la proporción de sexos, ésta es similar a la observada por Capocasale & Bruno-Trezza (1964) y por Chelini et al. (2012). Esta diferencia favorece a la hembras quienes fueron encontradas en mayor proporción que los machos, lo cual es coincidente con lo observado en otros arácnidos (Elias et al. 2011). El sesgo observado a favor de las hembras puede explicarse por una predación diferencial entre los sexos. Capocasale & Gudynas (1993) y Toscano-Gadea & Simó (2004), utilizando trampas de caída, observaron una mayor actividad de superficie de los machos de *A. aculeatus* que de las hembras, lo cual los expone a una potencial mayor predación. Nuestros resultados parecen apoyar esta interpretación ya que la mayoría de los ejemplares muertos encontrados fueron machos. Otros factores que pueden explicar los resultados observados, estarían relacionados con la mayor longevidad de las hembras sobre los machos. Arañas pertenecientes a la familia Theraphosidae muestran este patrón diferencial de longevidad (Costa & Pérez-Miles 2002). Lo mismo se observa en escorpiones pertenecientes a la familia Bothriuridae (Toscano-Gadea 2015), pudiendo las hembras vivir durante dos o más períodos reproductivos. Estudios futuros buscaran determinar si existe una maduración diferencial en *A. aculeatus* que pueda explicar nuestros resultados.

El porcentaje de opiliones recapturados (19% del total de todos los organismos marcados) fue similar a lo observado por Gnasipini (1996) para *Goniosoma spelaeum* (Mello-Leitao 1933) y por Mestre & Pinto-da-Rocha (2004) para *Ilhaia cuspidata* Roewer 1913, ambos Gonyleptidae. Asimismo, al considerar los ejemplares recapturados, también se cumple el patrón de hembras y machos discutido anteriormente. Las hembras fueron más abundantes que los machos, inclusive en las recapturas. En los meses de

invierno si bien los adultos no se encuentran muy activos (Capocasale & Bruno-Trezza 1964) la recaptura de los mismos se mantiene constante. Esto podría explicarse por la poca movilidad que tiene, por la actividad deferencial entre los sexos y por un posible reclutamiento de juveniles que amortigüe cambios en el número de adultos.

Otro factor a considerar es que no se encontraron datos que indiquen que existió migración entre las zonas de estudio, lo que respalda el hecho de que la cantidad de recapturas se pueda deber a lo mencionado anteriormente. Estos resultados apoyan lo observado por Acosta (2002) y Mestre & Pinto-da-Rocha (2004) sobre la escasa dispersión de algunas especies de Gonyleptidae. Por otro lado, es probable que los juveniles que hayan llegado a la adultez en las estaciones de otoño e invierno, desplacen a los otros adultos al competir por territorio, refugios y alimentación.

Holmberg et al. (1984) y Machado et al. (2000) proponen tres explicaciones para el comportamiento de agregación en los opiliones: a) mayor capacidad defensiva contra potenciales predadores, b) mejora en el éxito reproductivo (al encontrarse juntos esto podría asegurar el encuentro entre macho y hembra) y, finalmente, c) la hipótesis fisiológica, que propone que al mantenerse juntos evitarían la deshidratación. La presencia de una mayor cantidad de agregaciones y la mayor cantidad de ejemplares que conformaron esas agregaciones observados en el presente estudio, parecen ajustarse a la hipótesis fisiológica. Los opiliones son más susceptibles a la deshidratación que otros arácnidos (Machado & Macías-Ordoñez 2007) y una forma de combatirlo sería mantener los cuerpos en contacto, disminuyendo las corrientes de aire y reduciendo la pérdida de agua. Nuestros resultados parecen apoyar esto, ya que observamos que las agregaciones fueron más abundantes durante la primavera y verano, período en el cual se observó un aumento en la temperatura.

Si bien no podemos descartar otras explicaciones que se ajustan a las restantes hipótesis sobre las agregaciones (mayor capacidad defensiva contra potenciales predadores y mejora en el éxito reproductivo), en el área de estudio no se observaron potenciales predadores que pudieran preda sobre los

estadios adultos de *A. aculeatus* (Cokendolpher & Mitov 2007; Albín & Toscano-Gadea 2015; Segalerba & Toscano-Gadea 2016) y estudios en desarrollo han determinado que las cópulas de esta especie ocurren siempre en la noche, cuando la ausencia de luz es total y no ocurren dentro de refugios sino que se realizan sobre la vegetación del suelo. Sin embargo, más estudios deberán llevarse a cabo para esclarecer este punto. Aunque las agregaciones observadas en el presente estudio, presentaron una proporción de sexos levemente superior a la señalada por Capocasale & Bruno-Trezza (1964) y a la observada al considerar todos los ejemplares marcados en el presente estudio (formado o no agregaciones), esto es coincidente con lo señalado por Willemart & Gnaspini (2004b) para el Gonyleptidae *Goniosoma albiscriptum* Mello-Leitao 1932 y por Lopes Ferreira et al. (2005) para *Goniosoma* sp. Otras características, como la cantidad de ejemplares que conforman las agregaciones y la presencia de sub adultos y adultos en las mismas fueron similares a las reportadas en la bibliografía existente para la familia Gonyleptidae (Machado & Macías-Ordoñez 2007).

Las actividades humanas han causado severos cambios en la composición y la diversidad de la mayoría de los ecosistemas conocidos (Barnes et al. 1997), llevando a la modificación de las poblaciones, la distribución de las especies, la estructura y el funcionamiento de las comunidades, pudiendo llegar aún a la extinción (Groom et al. 2006). Sin embargo, los arácnidos son animales que responden rápido a los cambios en el entorno causado por la actividad humana (Gospodarek et al. 2012). Los resultados obtenidos sugieren que la modificación del ambiente observada en Punta Gorda, favoreció la dispersión y el establecimiento de *A. aculeatus* en la zona, quizás debido a sus características sinantrópicas. Esto coincide con lo observado por Ringuelet (1959), Acosta (2002) y Toscano-Gadea & Simó (2004), y parece estar apoyado por la presencia en el área de estudio de otro Gonyleptidae con las mismas características sinantrópicas como lo es *Pachyloides thorellii* (Ringuelet 1959).

Los organismos han evolucionado acoplado sus actividades vitales, tales como la reproducción a momentos específicos del año (Bradshaw y

Holzapfel 2007). La dinámica estacional implica un complejo patrón de variación en el medio biótico y abiótico en el que se inserta una comunidad y en los ciclos estacionales endógenos de la fisiología de los organismos (Canavero et. al 2008). Las variaciones incluyen cambios en la temperatura, humedad relativa, precipitación entre otras (Morin 1999). En este estudio la variable de mayor incidencia en los adultos resultó ser el fotoperiodo. Como ya fue mencionado, los opiliones son organismos dependientes de la temperatura ya que necesitan que las condiciones de esta variable sean estables tanto de día como a la noche. Este resultado podría indicar que los adultos podrían utilizar al fotoperiodo en este mismo sentido, como una variable que condensa información sobre diversos aspectos del medio abiótico de importancia para la historia de vida de estos organismos. Asimismo, el fotoperiodo es una variable que explica buena parte de la variación en otras variables abióticas, como ser la temperatura o el hidroperíodo (Bradshaw & Holzapfel 2007). Además es muy utilizada por los organismos para predecir condiciones favorables, particularmente para reproducirse, ya que les brinda información sobre el tiempo del año (Bradshaw & Holzapfel 2007). Este resultado es interesante para realizar futuros estudios que exploren los posible efectos de desacople entre las variables abióticas a diferentes escalas temporales y el fotoperiodo en la dinámica estacional de los organismos.

Por su parte para el caso de los juveniles las variables de mayor incidencia fueron la temperatura y la humedad relativa. Esto tiene coherencia con las condiciones anatómicas y fisiológicas en este estadio. Los juveniles poseen exoesqueleto poco quitinizado, por lo tanto mantener las condiciones de humedad estables es decisivo para su mejor desarrollo ya que son organismos susceptibles a la deshidratación.

La baja tasa de dispersión, la estricta dependencia con las condiciones ecológicas del ambiente y una taxonomía sistemática relativamente bien resuelta (Acosta & Machado 2007; Curtis & Machado 2007; Uehara-Prado et al. 2009), transforman a los opiliones en un grupo muy interesante para desarrollar estudios sobre dinámica poblacional y factores ambientales que nos permitan obtener datos fundamentales para comprender los factores evolutivos y

ecológicos que actúan sobre las poblaciones (Solomon 1969; Ricklefs & Miller 2000). Si bien *A. aculeatus* es la especie más abundante de nuestro país (Simó et al. 2014) y parece adaptarse a las modificaciones realizadas en el ambiente (Capocasale & Bruno-Trezza, 1964; Toscano-Gadea & Simó, 2004), estudios en desarrollo en otra área profundamente modificada de la costa del Río de la Plata (Marindia, Departamento de Canelones), parecen indicar que existe un tope para la adaptabilidad de *A. aculeatus* a la modificación del ambiente. Por lo tanto, estudios a futuro intentarán aportar más información acerca de la historia de vida de esta especie, su adaptabilidad y su plasticidad a la hora de desarrollarse en ambientes modificados por el ser humano.

BIBLIOGRAFÍA

Acosta, L.E (2002). Patrones zoogeográficos de los opiliones argentinos (Arachnida: Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, 6: 69–84.

Acosta, L.E & Machado, G. (2007). Capítulo 8: Diet and foraging. En: Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Acosta, L.E., Pereyra, F.E. & Pizzi, R.A. (1995). Field observations on *Pachyloidellus goliath* (Opiliones, Gonyleptidae) in Pampa de Achala, Province of Cordoba, Argentina. *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10: 23–28.

Aisenberg, A.; Toscano-Gadea, C.A. y Ghione, S. (2011) Guía de arácnidos del Uruguay. Ediciones de la fuga 256 pp.

Albin, A. & Toscano-Gadea, C.A. (2015). Predation among armored arachnids: *Bothriurus bonariensis* (Scorpions, Bothriuridae) versus four species of harvestmen (Harvestmen Gonyleptidae). *Behavioral processes*, 121: 1–7.

Allard, C.M. & Yeargan, K.V. (2005). Diel activity patterns and microspatial distribution of the harvestman *Phalangium opilio* (Opiliones, Phalangiidae) in soybeans. *Journal of Arachnology*, 33: 745–752.

Anuradha, K. & Parthasarathy, M.D. (1976). Field studies on the ecology of *Gagrellula saddlana* Roewer (Palpatores, Opiliones, Arachnida) and its behaviour in the laboratory condition. *Bulletin of the Ethological Society of India*, 1: 68–71.

Avalos, G., Rubio, G.D., Bar, M.E. & González, A. (2007). Arañas (Arachnida: Araneae) asociadas a dos bosques degradados del Chaco húmedo en Corrientes, Argentina. *Revista de Biología Tropical*, 55: 899–909.

Barnes, B.V., Zak, D.R., Denton, S.R., Spurr, S.H. (1997). *Forest Ecology*. 4th. Edition. John Wiley and Sons.

Barrel GK, Thrun LA, Brown ME, Viguie C, Karsch FJ. 2000. Importance of photoperiodic signal quality to entrainment of the circannual reproductive rhythm of the ewe. *Biol Reprod*. 63:769–774.

Bradshaw WE, Holzapfel CM. 2007. Evolution of animal photoperiodism. *Annu Rev Ecol, Evol Syst*. 38:1–25.

Bristowe, W.S. (1949). The distribution of harvestmen (Phalangida) in Great Britain and Ireland, with notes on their names, enemies and food. *Journal of Animal Ecology*, 18: 100–114.

Canals, J. (1936). Observaciones biológicas en arácnidos del orden Opiliones. *Revista Chilena de Historia Natural*, 40: 61–63

Canavero, A., Arim, M. Naya, D.E., Camargo, A., da Rosa, I. & Maneiro, R. (2008). Calling activity patterns in an anuran assemblage: the role of seasonal trends and weather determinants. *North-Western Journal of Zoology*, 4: 29 -41

Capocasale, R. & Bruno-Trezza, L. (1964). Biología de *Acanthopachylus aculeatus* (Kirby, 1819), (Opiliones: Pachylinae). *Revista de la Sociedad Uruguaya de Entomología*, 6: 19–32.

Capocasale, R.M. & Gudynas, E. (1993). La fauna de opiliones (Arachnida) del criptozoos de Sierra de las Animas (Uruguay). *Aracnología*, 19: 1–15.

Chelini, M.C., Willemart, R.H. & Gnaspini, P. (2012). Gregarious behavior of two species of Neotropical harvestmen (Arachida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Arachnology*, 40: 256–258.

Cloudsley-Thompson, J.L. (1958). Spiders, Scorpions, Centipedes and Mites. Pergamon press, London. U.K.

Coddington, J.A., Horner, M. & Soderstrom, E.A. (1990). Mass aggregations in tropical harvestmen (Opiliones, Gagrellidae: *Prionostemma* sp.). *Revue Arachnologique*, 8: 213–219.

Cokendolpher, J.C. & Dolly Lanfranco, L. (1985) Opiliones from the Cape Horn Archipelago: New southern records for harvestmen. *Journal of Arachnology*, 13: 311–319.

Cokendolpher, J.C. & Mitov, P.G. (2007). Capítulo 9: Natural Enemies. En: Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Costa, F.G. & Pérez-Miles (2002). Reproductive biology of Uruguayan theraphosids (Aranea, Theraphosidae). *Journal of Archnology*, 30: 571–587.

Culver, D.C. (1982) Cave life: evolution and ecology. Harvard University Press, Cambridge, Massachusettes USA.

Curtis, D.J. & Machado, G. (2007). Capítulo 7: Ecology. En: Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Dawson A, King VM, Bentley GE, Ball GF. 2001. Photoperiodic control of seasonlality in birds. *J Biol Rhythm*. 16:365–380.

Edgar, A.L. (1971) Studies on the Biology and Ecology of Michigan Phalangida (Opiliones). Museum of Zoology, University of Michigan USA.

Edgar, A.L. & Yuan, H.A. (1968). Dealy locomotor activity in *Phalangium opilio* and seven species of *Leiobunum* (Arthropoda: Phalangida). *Bios* 39(4): 167–176.

Elias, D.O., Andrade, M. C.B. & Kasumovic, M.M. (2011). Dynamic Population Structure and the Evolution of Spider Mating Systems. En: *Advances in Insect Physiology*. (Ed. J. Casas), 66–114.

Ferreira, R.L., Kawamura, E.M., Pontes, G.B., Almeida, S.S.P., Araújo, V.A. & Teixeira, V.R.C. (2009). Ecologia populacional de *Goniosoma* sp. (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) em uma caverna ferruginosa do município de Ouro Preto, MG. *Revista Brasileira de Zootecias*, 7: 203-215.

Giribet, G. & Kury, A.B. (2007). Capítulo 3: Phylogeny and Biogeography. En: *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Giribet, G., Vogt, L., González, A.P., Sharma, P. & Kury, A.B. (2010). A multilocus approach to harvestman (Arachnida: Opiliones) phylogeny with emphasis on biogeography and the systematics of Laniatores. *Cladistics*, 26: 408–437.

Gnaspini, P. (1995). Population ecology of *Goniosoma spelaeum*, a cavernicolous harvestman from south-eastern Brazil (Arachnida: Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Zoology*, 239: 417–435.

Gnaspini, P. (2007). Capítulo 13: Development. En: *Harvestmen: The Biology of Opiliones*. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Gospodarek, J., Koloczek, H. & Petryszak, P. (2012). Dynamics of Opiliones and Acarina occurrence in soil contaminated with oil derivatives during bioremediation process. *Proc Ecopole*, 6(1): 43–149.

Groom, M.J., Meffe, G.K., Carroll, C.R. (2006). Principles of Conservation Biology. 3th Edition. Sinauer Associates Sunderland.

Guerrero, E. (2011). Opiliones (Arachnida) de la Reserva Histórica de Santa Catalina (Buenos Aires, Argentina) y sus implicancias biogeográficas. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, nueva serie*, 13: 103–109.

Guerrero, E. (2012). Notas sobre la distribución geográfica de *Gryne orencis* (Arachnida, Opiliones, Cosmetidae) en la República Argentina. *Historia Natural, tercera serie* 2(1): 85–93.

Halaj, J. & Cady, A.B. (2000). Diet composition and significance of earthworms as food of harvestmen (Arachnida: Opiliones). *The American Midland Naturalist*, 143: 487–491.

Hastie, T. & Tibshirani, R. (1986). Generalized additive models. *Statistical Science* 1(3): 297–318.

Holmberg, R.G., Angerilli, N.P. & LaCasse, L.J. (1984). Overwintering aggregations of *Leiobunum paessleri* in caves and mines (Arachnida, Opiliones). *Journal of Arachnology*, 12: 195–204.

Huwaldt, J.A. (2013). *Plot Digitizer*. Huwaldt JA. Plot Digitizer: GPL. Available: <http://plotdigitizer.sourceforge.net>.

Krebs, C.J. (1989). Ecological Methodology. 2^d Edition. Harper & Row New York USA.

Kury, A.B. (2003). Annotated catalogue of the Laniatores of the New World (Arachnida, Opiliones). *Revista Ibérica de Aracnología*, Volúmen Monográfico Especial I, 337 pp.

Lopes Ferreira, R., Kawamura, E.M., Barselos Pontes, G., Pinheiro Almeida, S.S., Araújo, V.A & Cardoso Teixeira, V.R. (2005). Ecologia populacional de *Goniosoma* sp. (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae) em uma caverna ferruginosa do município de Ouro Preto, MG. *Revista brasileira de Zoociências* 7(2): 203–216.

Machado, G. & Macías-Ordóñez, R. (2007). Capítulo 11: Social Behaviour. En: Harvestmen: The Biology of Opiliones. Harvard University Press, Massachusetts, U.S.A.

Machado, G., Raimundo, R.L. & Oliveira, P.S. (2000). Daily activity schedule, gregariousness, and defensive behaviour in the Neotropical harvestman *Goniosoma longipes* (Opiliones: Gonyleptidae). *Journal of Natural History*, 34: 587–596.

Mestre, L.A.M. & Pinto-da-Rocha, R. (2004). Population dynamics of an isolated population of the harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae), in araucaria forest (Curitiba, Paraná, Brazil). *Journal of Arachnology*, 32: 208–220.

Phillipson, J. (1960). A contribution to the feeding biology of *Mitopus morio* (F.) (Phalangida). *Journal of Animal Ecology*, 29: 35–43.

Pinto-da-Rocha, R. (1996). Biological notes on and population size of *Pachylospeleus strinatii* Silhavy, 1974 in the Gruta das Areias de Cima, Iporanga, south-eastern Brazil (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Bulletin of the British Arachnological Society*, 10: 189–192.

Pinto-da-Rocha, R. (1999). Opiliones. En: Invertebrados terrestres, Biodiversidade do Estado de São Paulo. Síntese do conhecimento ao final do século XX (Joly, C.A. & Bicudo, C.E.M., orgs). FAPESP/USP, São Paulo, vol. 5: 279 pp.

Pinto-da-Rocha, R.; Machado, G. & Giribet, G. (1997). Harvestmen: The biology of Opiliones. Harvard University Press, Massachusetts, USA.

Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (2000). Ecology. 4th Edition. Williams and Wilkins Co. Inc., New York, U.S.A.

Ringulet, R.A. (1957). Biogeografía de los arácnidos Argentinos del orden Opiliones. *Contribuciones Científicas, Serie Zoología, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires*, 1(1): 1– 33

Ringulet, R.A. (1959). Los arácnidos Argentinos del orden Opiliones. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, 5: 127–439.

Sankey, J.H.P. (1949). Observations on food, enemies and parasites of British harvest–spiders (Arachnida, Opiliones). *Entomologist's monthly magazine*, 85: 246–247.

Segalerba, A. & Toscano-Gadea, C.A. (2016). Description of the defensive behaviour of four neotropical harvestmen (Laniatores: Gonyleptidae) against a synchronic and sympatric wolf spider (Aranea: Lycosidae). *Archnology* 17(1): 52–58.

Simó, M., Guerrero, J.C., Giuliani, L., Castellano, I. & Acosta, L.E. (2014). A predictive modeling approach to test distributional uniformity of Uruguayan harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zoological Studies*, 53:50.

Solomon, M.E. (1969). Population Dynamics. Edward Arnold. U.K.

Tood, V. (1949). The habits and ecology of the British harvestmen (Arachnidea, Opiliones) with special reference to those of the Oxford District. *Journal of Animal Ecology*, 18: 209–229.

Southwood, T.R.E. 1978. *Ecological Methods*, with particular reference to the study of insect population. Chapman and Hall. London. 524 pp.

Toscano-Gadea, C.A. (2015). Biología reproductiva, gestación y cantidad de crías de seis especies de escorpiones de Uruguay (Scorpiones: Bothriuridae, Buthidae, Euscorpiidae). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 24(2): 130–145.

Toscano-Gadea, C.A. & Simó, M. (2004) La fauna de opiliones de un área costera del río de la Plata (Uruguay). *Revista Ibérica de Aracnología*, 10: 157–162.

Uehara-Prado, M. J.O. Fernandes, A.M. Bello, G. Machado, A.J. Santos, F.Z. Vaz-De-Mello & Freitas, A.V.L. (2009). Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142(6): 1220-1228.

Valentini de Martinez, S. (1974). Consideraciones ecológicas sobre algunas especies de Opiliones (Arachnida) hallados en el Dpto. La Capital (Santa Fe, Argentina). *Comunicación del Museo Provincial de Ciencias Naturales F. Ameghino, Zoología*, 7: 1–11.

Willemart, R.H. & Gnaspini, P. (2004a). Spatial distribution, mobility, gregariousness, and defensive behaviour in a Brazilian cave harvestman *Goniosoma albiscryptum* (Arachnida, Opiliones, Gonyleptidae). *Animal Biology*, 54: 221–235.

Willemart, R.H. & Gnaspini, P. (2004b). Breeding biology of the cavericolous harvestman *Goniosoma albiscriptum* (Arachnida, Opiliones, Laniatores): sites of oviposition, eggs batches characteristics and subsocial behaviors. *Invertebrate Reproduction and Development*, 45: 15–28.

Williams, G.C. (1962). Seasonal and diurnal activity of harvestmen (Phalangida) and spiders (Araneida) in contrasted habitats. *Journal of Animal Ecology*, 31: 23–42.

Zampaulo de Almeida, R., Lima, M.E.L., Silva, M.S. & Ferreira, R.L. (2007). Ecologia populacional de duas espécies de Opiliones (Arachnida, Opiliones), em Grutas graníticas na Serra Do Mar (Bertioga - SP). *Anais do XXIX Congresso Brasileiro de Espeleologia* 325–334.

Zuñiga, J.A.; Barrera, J.F.; Williams T. & Valle Mora, J. (2002) Estimación de la población del Chacuatete a través de técnicas de captura-recaptura. En: Tres Plagas del Café en Chiapas, capítulo 10, 69-78.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). Zero-truncated and zero-inflated models for count data. In *Mixed effects models and extensions in ecology with R* (pp. 261-293). Springer New York.