

TESINA DE GRADO

Efectos de la morfodinámica de las playas sobre atributos
ecológicos y comportamentales en la araña lobo *Allocosa marindia*
(Araneae, Lycosidae)



Licenciatura en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias, Universidad de la República

Diego Cavassa Cruces

Orientador: Rodrigo Postiglioni¹

Co-Orientador: Omar Defeo²

¹ Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable, Montevideo, Uruguay.

² Laboratorio de Ciencias del Mar, Facultad de Ciencias, UdelaR, Montevideo, Uruguay.

Agradecimientos

Al cerrar esta etapa de mi carrera, no puedo dejar de mencionar lo enormemente agradecido que estoy de compartir con quienes de alguna forma u otra colaboraron con este trabajo.

Un especial agradecimiento a mis orientadores, Rodrigo Postiglioni, Omar Defeo y Anita Aisenberg. Gracias Rodrigo por tu constante motivación, estímulo y apoyo, tanto emocional como académica y profesional. Que a pesar de los dolores de cabeza, nunca perdiste la confianza. Y claro, en las salidas de campo que compartimos y aprendí mucho. Omar, muchas gracias por los invaluable aportes para este trabajo, el cual fue mejorando mucho en cada devolución que recibía. Anita, a pesar de no figurar como orientadora, sin dudar te considero como tal. Te agradezco mucho invitarme a participar nuevamente del flamante Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, lugar que es mi segunda casa. Te agradezco enormemente los aportes, críticas y correcciones que me diste tanto para el trabajo de campo, como para el manuscrito.

Un especial agradecimiento a quienes me acompañaron en las salidas de campo, además de mis orientadores, a Mariana Trillo, Nadia Kacevas, Veronica Gonnet, Leticia Bidegaray, Andrea Albín, Álvaro Laborda y Tomás Casacuberta. A Marcelo Casacuberta por autorizar y ceder fotos muy bellas de *A. marindia*.

A Leonardo Ortega, muchas gracias por colaborar y aportar en los estudios de granulometría y medición de composición de materia orgánica, en el Laboratorio de DINARA. También a la DINARA, por prestar su laboratorio.

A UNDECIMAR, gracias por prestar parte del material para estudio de las variables físicas de las playas, en especial a Eleonora Celentano, por sus aportes.

A mi familia y amigos por su confianza y respaldo un especial agradecimiento.

Resumen

Las playas arenosas son ambientes con características físicas rigurosas para la macrofauna que lo habita. Dicho ecosistema varía en un gradiente morfodinámico que va desde playas reflectivas (pendiente pronunciada y granos de arena gruesos) a playas disipativas (pendiente suave y granos de arena finos). La hipótesis de seguridad del hábitat (HSH) predice un incremento en la abundancia y mejoras en atributos poblacionales (e.g., talla, peso y condición corporal) de especies supralitorales desde playas disipativas a playas reflectivas. La araña lobo *Allocosa marindia* habita playas arenosas del Uruguay y sur del Brasil y surge como un interesante y adecuado objeto de estudio para evaluar el efecto de la morfodinámica de las playas en dichos aspectos poblacionales. Se realizaron dos muestreos, uno al inicio y otro al final del período reproductivo de la araña lobo, en dos playas contiguas que se acercan a estados morfodinámicos contrastantes en Punta Espinillo (Montevideo). En cada instancia y playa fueron recolectados manualmente individuos adultos de *A. marindia* durante 90 minutos, simultáneamente por dos equipos de tres colectores. Se observaron diferencias significativas en tallas y pesos, siendo en ambos casos más grandes los organismos de la playa reflectiva. También se observó que los individuos son significativamente más pesados y más grandes en el inicio del período reproductivo, detectándose una menor condición corporal sobre el final del período reproductivo. En consecuencia, la playa reflectiva constituiría un ambiente más propicio para el desarrollo de poblaciones de *A. marindia*, apoyando la HSH. A su vez, en este estudio se describe por primera vez, mediante el uso de moldes, la forma y tamaño de las cuevas de *A. marindia*; incluyendo el reporte de la presencia de doble entrada para individuos adultos, lo que constituye un aporte relevante para la ecología y etología de esta especie. Estos resultados podrían aportar bases importantes para explicar la inversión de roles sexuales que presenta dicha especie.

Lista de contenido

Agradecimientos.....	i
Resumen.....	ii
Lista de Contenido.....	ii
Lista de Tablas.....	iii
Lista de Figuras.....	iv
1. Introducción	
1.1 Las playas arenosas como ecosistemas.....	1
1.2 Macrofauna de playas arenosas y marco teórico.....	2
1.3 Problema de investigación: <i>Allocosa marindia</i> en playas uruguayas.....	3
1.4 Hipótesis y predicciones.....	6
1.5 Objetivo general.....	6
1.6 Objetivos específicos.....	7
2. Materiales y métodos	
2.1 Localidad de muestreo y momento de período reproductivo.....	7
2.2 Variables físicas del ambiente.....	8
2.3 Muestreo biológico.....	8
2.4 Análisis.....	10
3. Resultados	
3.1 Variables físicas del ambiente.....	12
3.2 Análisis de atributos poblacionales de <i>A. marindia</i>	14
3.3 Descripción de cuevas de <i>A. marindia</i>	19
4. Discusión.....	20
5. Conclusión.....	23
6. Bibliografía.....	24

Lista de Tablas

Tabla 1. Cantidad de individuos colectados en cada playa y muestreo en el inicio (Diciembre) y fin (Marzo) de la temporada reproductiva de *A. marindia*.....15

Tabla 2. Resultados de las regresiones potenciales entre peso y ancho de cefalotórax, con sus respectivos valores R^2 , y valores de significancia p de cada regresión. Se muestran asimismo los resultados de los tests de t de Student de las relaciones alométricas entre peso y ancho de cefalotórax.....19

Lista de Figuras

Figura 1. Esquema de una playa tipo donde se distinguen los componentes de la Zona Litoral Activa y el área donde más frecuentemente se encuentran los individuos de *A. marindia*. Imagen extraída y modificada de McLachlan & Defeo (2018).....4

Figura 2. Hembra adulta de *Allocosa marindia*. (Fotografía: Marcelo Casacuberta).....5

Figura 3. Imagen satelital obtenida de Google Maps, donde se representan las parcelas que recorrió cada colector en cada playa.....9

Figura 4. Perfil de las dos playas de la localidad de Punta Espinillo: en rojo se representa a la playa Mailhos, y en azul la playa La Tortuga. El eje horizontal representa la distancia a la base anterior de la primer duna (BA), siendo los valores positivos en dirección al mar, y valores negativos en dirección a la tierra. En el eje vertical se muestra la altura de la superficie, tomando el valor = 0 al límite máximo del swash.....13

Figura 5. Variación de características físicas de las playas de estudio en puntos representativos: (A) tamaño medio de grano de arena; (B) compactación del sedimento; (C); contenido de agua o humectación del sedimento y (d) perfil indicando los puntos representativos donde se obtuvieron las muestras de sedimento. En gris punteado está representada el área donde se marcaron las parcelas de colecta. En el eje x están representados los puntos estratégicos de extracción de muestras de sedimento, Fin de parcela (FP), Mitad de parcela (MP), Base posterior de la duna (BP); Cima (C); Base anterior de la duna (BA), Mitad de zona de playa (MZP) y el Límite máximo del Swash (LMS). En marcador rojo sin relleno se representa la playa Mailhos y en azul La Tortuga.....14

Figura 6. Comparación del peso de hembras adultas de *A. marindia* por medio de ANOVA de dos vías considerando los factores tipo de playa y muestreo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la playa Mailhos.....16

Figura 7. Comparación del ancho del cefalotórax de hembras adultas de *A. marindia* capturadas al inicio y al fin del período reproductivo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la playa Mailhos.....17

Figura 8. Comparación del índice de condición corporal calculado a partir del peso sobre ancho de cefalotórax (ICCp), de hembras adultas de *A. marindia* entre el principio y final del período reproductivo. En color azul se representa la playa La

Tortuga	y	en	rojo	la	playa	
Mailhos						18

Figura 9. Comparación del ICCa de hembras adultas de *A. marindia* hacia el principio y final del período reproductivo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la Playa Mailhos.....18

Figura 10. Moldes de las cuevas de *A. marindia* realizados con cera de abeja. Las cuevas corresponden a una hembra virgen (A), una hembra copulada (B) y un macho (C). A la izquierda de cada cueva se observa una tira de papel milimetrado para dar una idea de la escala.....20

1. Introducción

1.1 Las playas arenosas como ecosistemas

Las playas arenosas son ambientes estresantes y dinámicos controlados principalmente por la interacción de las características del sustrato (tamaño la arena, composición orgánica y mineral), las mareas y las olas (Short 1999). Dicha interacción genera una extensa variedad de estados morfodinámicos que van desde reflectivos a disipativos (McLachlan & Defeo 2018). Las playas disipativas son anchas, de pendientes poco pronunciadas, con zonas intermareales amplias, granos de arena finos y alta compactación del sustrato. Por su parte, las playas reflectivas tienen una pendiente más pronunciada, zonas intermareales angostas, granos de arena gruesos y sedimento poco compactado (Short 1999). Las playas reflectivas muestran olas pequeñas con periodos largos y de energía variable que se intensifica hacia el swash, y las playas disipativas las olas poseen mayor altura y un periodo de ola más corto, rompiendo en una extensa zona de barrido hasta llegar hasta la orilla con baja energía (McLachlan & Defeo 2018).

Las playas arenosas están formadas por tres entidades (zona de barrido, playa y dunas) unidas por el almacenamiento e intercambio de material (particularmente arena) y que en su conjunto conforman un sistema geomorfológico único denominado zona litoral activa (ZLA). Esta zona se extiende entre el comienzo de la zona de barrido de las olas y las dunas secundarias (Fig. 1). Uno de los extremos de dicha zona comienza donde las olas alteran la estabilidad del fondo (sustrato en agua), mientras que el límite terrestre es donde cesa el transporte de arena por el efecto del viento (McLachlan & Defeo 2018). En la ZLA, las dunas primarias se sitúan a continuación de la zona de playa y su estructura está fundamentalmente vinculada con la acción del viento, estando por lo general orientadas de forma paralela a la costa y presentando un tamaño de grano más fino que la zona de playa (McLachlan & Defeo

2018). El sistema de dunas primarias y secundarias resguarda de eventos climáticos como tormentas, y es de importancia para muchas especies de seres vivos, entre ellos la macrofauna que habita estos ambientes. Como consecuencia, los ecosistemas arenosos son considerados complejos y dinámicos (Short 1999, McLachlan & Defeo 2018), y pueden ser resistentes y resilientes al estrés dentro de parámetros naturales. No obstante, el transporte y almacenamiento de arena puede alterarse fácilmente y debe ser considerado a la hora de proponer pautas para su gestión y manejo.

1.2 Macrofauna de playas arenosas y marco teórico

La fauna que habita las playas arenosas posee estrategias ecológicas y comportamentales para afrontar presiones como la pérdida de agua, escasez de nutrientes, temperaturas altas, vientos extremos y alta depredación en un entorno con escasa disponibilidad de refugios (Aisenberg et al. 2011, McLachlan & Defeo 2018). Por ello, varios artrópodos como crustáceos, insectos y arácnidos construyen cuevas en el sustrato arenoso (McLachlan 1991, Albín et al. 2015). Dicha construcción sería efectiva para amortiguar tales presiones, aunque sea una estrategia energéticamente costosa tanto en su elaboración como en el mantenimiento (Aisenberg & Peretti 2011).

Se han desarrollado varias hipótesis para explicar cómo las variaciones en la morfodinámica y otras características de los ecosistemas arenosos costeros determinan los patrones de diversidad faunística, así como variaciones en los atributos y procesos poblacionales de la fauna que los habita. La hipótesis autoecológica Noy-Meyr 1979 predice que cada especie responde independientemente a factores ambientales (adaptada para playas arenosas por McLachlan 1990) estando las comunidades físicamente estructuradas. La hipótesis de exclusión del swash (SEH por sus siglas en inglés) predice un aumento en la riqueza y abundancia de especies en el gradiente morfodinámico que va desde playas reflectivas a disipativas (McLachlan et al. 1993). Dicha hipótesis ha mostrado tener mayor validez en especies que habitan la

zona intermareal y se fundamenta en que en las playas disipativas las olas disipan su energía debido a la pendiente suave, siendo el clima del swash más benigno. Adicionalmente, la hipótesis de rigurosidad del hábitat (HHH por sus siglas en inglés) afirma que los organismos que viven en playas reflectivas deben invertir más energía en sobrevivencia que en el desarrollo y crecimiento (Defeo et al. 2001, Defeo et al. 2003). Por tanto, predice que los individuos de playas disipativas son más abundantes, más grandes y pesados que los de playas reflectivas. Tanto la SEH como la HHH han sido postuladas a partir de estudios realizados en especies mayoritariamente intermareales.

En el caso de organismos supralitorales se observó lo contrario de lo predicho por la HHH y SEH, respondiendo por tanto de manera opuesta en relación a la morfodinámica de las playas. Basado en estas observaciones se postuló la hipótesis de seguridad del hábitat (HSH, Defeo & Martínez 2003, Defeo & Gómez 2005) que sugiere que las playas reflectivas son ambientes menos estresantes para individuos supralitorales respecto a playas disipativas, debido a que las pendientes son menos vulnerables a posibles inundaciones por el aumento de las mareas. Por tanto, la abundancia de dichas especies aumenta de playas disipativas a reflectivas.

1.3 Problema de investigación: *Allocosa marindia* en playas uruguayas

En Uruguay, las playas arenosas se distribuyen a lo largo del gradiente estuarino determinado por el Río de la Plata y el Océano Atlántico (Lercari & Defeo 2006, 2015). Las playas de Uruguay son consideradas micromareales, dado que las oscilaciones de las mareas astronómicas son inferiores a 2 m (0.5 m en promedio aproximadamente). Sin embargo, se observan cambios mareales relacionados con la altura de las olas, las cuales a su vez dependen de la velocidad y dirección del viento. Estos ecosistemas han sido modificados por la urbanización e introducción de especies exóticas e invasoras desde hace algunas décadas (Costa et al. 2006,

Soutullo et al. 2013), así como por el creciente efecto dado por el cambio climático y sus variables relacionadas, incluyendo un incremento del nivel del mar y su temperatura, un cambio en la dirección e intensidad de vientos hacia la costa y la existencia de eventos climáticos extremos (Ortega et al. 2013, 2016).

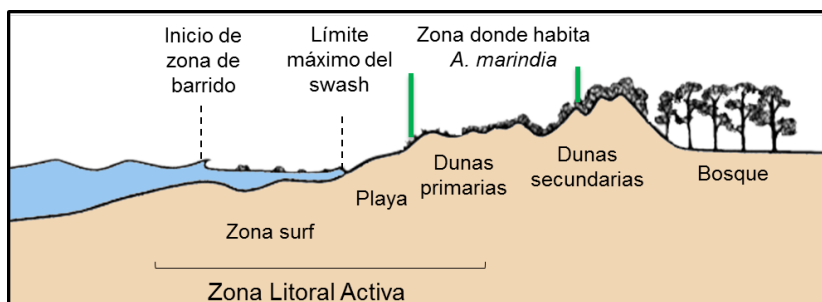


Figura 1. Esquema de una playa tipo donde se distinguen los componentes de la Zona Litoral Activa y el área donde más frecuentemente se encuentran los individuos de *A. marindia*. Imagen extraída y modificada de McLachlan & Defeo (2018).

Allocosa marindia Simó, Lise, Pompozzi & Laborda 2017 es una araña lobo nocturna que habita las costas arenosas del Uruguay y sur de Brasil (Fig. 2) (Simó et al. 2017, Bidegaray et al. 2017). Es una especie constructora de cuevas en las que permanece durante el día y en los meses más fríos del año. *A. marindia* presenta un dimorfismo sexual en el tamaño corporal inesperado para las arañas, siendo el macho de mayor tamaño que la hembra (Aisenberg & Costa 2008). Presenta además una inversión parcial en los roles sexuales, siendo el macho más sedentario y la hembra el sexo móvil y quien inicia el cortejo (Aisenberg & Costa 2008, Aisenberg 2014). Los machos permanecen en las cuevas hasta la llegada de las hembras, y tienen preferencia por las hembras vírgenes sobre las que ya se han apareado (Aisenberg & González 2011). La cópula se da dentro de la cueva masculina, y luego de la misma el macho le cede su propia cueva a la hembra, quien permanecerá allí, realizará la

ovoposición y la abandonará cuando sea el momento de la dispersión de las crías (Aisenberg 2014). Por su parte, el macho deberá construir otra cueva y esperar visitas femeninas para acceder a nuevas cópulas.



Figura 2. Hembra adulta de *Allocosa marindia*. (Fotografía: Marcelo Casacuberta)

Esta especie está estrictamente ligada al ambiente costero arenoso asociado a vegetación psamófila, y esta dependencia confiere a *A. marindia* características de un buen candidato como indicador biológico del estado de conservación de estos ecosistemas (Aisenberg et al. 2011, Ghione et al. 2013, Bidegaray et al. 2017). Estudios realizados mediante modelos de distribución espacial bajo distintos escenarios de calentamiento global, predicen que *A. marindia* tendería a desaparecer por la modificación del clima y del ambiente al cual está asociada (Bidegaray et al. 2017). Por tanto, esta especie ha sido recientemente catalogada como prioritaria para su conservación en Uruguay, tanto por su dependencia a un ambiente reducido y amenazado, como por ser una especie con particularidades en su ecología, evolución y comportamiento (Ghione et al. 2017).

La araña lobo *A. marindia* está presente tanto en playas disipativas como reflectivas, y dentro de la ZLA habita fundamentalmente por detrás de las dunas primarias fijadas por la vegetación (Fig. 1) (Costa 1995). Sin embargo, no se han evaluado aun los efectos potenciales de la morfodinámica de las playas en sus atributos poblacionales.

1.4 Hipótesis y predicciones

En este estudio se analiza si el estado morfodinámico de la playa determina variaciones en las características poblacionales de *A. marindia*. Las playas reflectivas son ambientes menos rigurosos que las playas disipativas para varios grupos de artrópodos en la zona supralitoral (Defeo & Martínez 2003, Defeo & Gómez 2005). Por tanto, tomando como base la evidencia científica previa en otras especies, se espera encontrar una mayor abundancia, mayor tamaño y peso de individuos de *A. marindia* en una playa reflectiva, en comparación con una playa disipativa.

1.5 Objetivo general

El propósito del presente estudio es establecer la relación que guardan atributos poblacionales seleccionados de *A. marindia* respecto a características morfodinámicas de las playas en las que habita.

1.6 Objetivos específicos

- 1 - Analizar las diferencias de abundancia, tamaño y peso de adultos de *A. marindia*, en dos playas con morfodinámica contrastante.
- 2 - Evaluar la variación en tamaño y peso corporal de *A. marindia* entre el inicio y fin del período reproductivo.
- 3 - Describir y comparar la arquitectura y dimensiones de las cuevas de adultos de *A. marindia* entre playas con morfodinámica contrastante.

2. Materiales y métodos

2.1 Localidad de muestreo y momento de periodo reproductivo

El área de estudio se localizó en dos playas de la localidad de Punta Espinillo (Montevideo, Uruguay): La Tortuga ($34^{\circ}50'30.2''\text{S}$, $56^{\circ}24'04.1''\text{W}$) y Mailhos ($34^{\circ}50'41.5''\text{S}$, $56^{\circ}23'26.6''\text{W}$). La elección de dichas playas se realizó debido a que presentan morfodinámica contrastante (Postiglioni et al. 2018), y están muy próximas entre sí, para evitar el efecto de otras variables ambientales. Asimismo, se tiene constancia de la presencia de la especie en dicho lugar (Aisenberg, Bidegaray y Postiglioni, observaciones personales). La playa La Tortuga posee una pendiente pronunciada y grano de arena grueso y por tanto se acerca a un estado morfodinámico reflectivo, mientras que la playa Mailhos se aproxima a un estado morfodinámico disipativo, por poseer una pendiente suave y grano de arena fino (Postiglioni et al. 2018).

Se trabajó en el periodo de mayor actividad reportada para esta especie, el cual está comprendido entre noviembre y marzo (Costa 1995). Para ello se realizaron dos salidas de campo, la primera el 20 de diciembre de 2017 (inicio de temporada reproductiva) y la segunda el 1° de marzo de 2018 (final de temporada).

2.2 Variables físicas del ambiente

Se trazaron tres parcelas rectangulares de 25 m de ancho por 55 m de largo, contiguas y paralelas a la línea de la costa, delimitadas entre la base anterior de la primera duna y una línea paralela imaginaria ubicada a 55 m en dirección hacia la tierra (Fig. 3). Durante el día se relevaron variables físicas de las playas. Para ello se trazó una transecta comenzando desde el máximo nivel del swash, de forma perpendicular a la costa y en dirección hacia la tierra hasta alcanzar el límite posterior de las parcelas (Fig. 3). Para medir la pendiente se siguió el método de Emery (1961).

La penetrabilidad del sustrato se registró cada 8 m, midiendo la profundidad a la que se hundía un balín de hierro de 19,5 cm de longitud, 1,1 cm de diámetro y 163 gramos, lanzado desde una altura de 1 m a través de un tubo plástico de 13 mm de diámetro. Este procedimiento se repitió 5 veces en cada punto. Con los valores obtenidos se estimó la compactación del sustrato, para lo cual las medidas obtenidas con el balín fueron convertidas a kg/cm^2 a partir de la siguiente fórmula (Celentano, comunicación personal): $5,459797 - 0,387519 \times \text{medida del balín (cm que se enterró)}$. Se tomaron muestras de sedimento para estimar los parámetros granulométricos, contenido de agua y de materia orgánica. Esto se realizó en 7 puntos representativos de la ZLA (Fig. 5d): en la línea del nivel máximo del swash (LMS), en el punto medio la zona de playa (MZP), en la base anterior de la primera duna (BA), en la cima de la misma (C), en su base posterior (BP), a 25 m de BA en dirección hacia la tierra (MP) y a 55 m de BA en igual dirección (FP). Dichas muestras fueron preservadas en frío para estimar el contenido de materia orgánica en cada punto.

2.3 Muestreo biológico

Pasados 45 minutos luego de la puesta del sol, dos equipos de tres colectores idóneos realizaron muestreos simultáneos durante 90 minutos en cada playa. Se fijaron los horarios de colecta a partir de la hora que indica el crepúsculo en la página timeanddate.com. Cada colector recorrió una parcela (Fig. 3) colectando individuos adultos de *A. marindia* con la ayuda de una linterna cabezal. Los individuos fueron individualizados y aclimatados vivos en bolsas de nylon para su posterior traslado al Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable (DEBE, IIBCE) para su análisis. Aquellos individuos que fueron encontrados en cuevas fueron marcados con un banderín reflectante, y luego de los 90 minutos de colecta fueron extraídos de las mismas siguiendo la técnica de Carrel (2003) y Albín et al. (2015). A cada individuo se le ofreció una larva de *Tenebrio*

sp. como carnada con el fin de extraerlo de su cueva manteniendo su integridad y la del refugio. Se depositaron gotas de agua de forma cautelosa en los bordes de la entrada de la cueva para otorgarle firmeza. Posteriormente se colocó cera de abeja fundida dentro de la cueva para obtener un molde que represente fielmente la forma del refugio, siguiendo la metodología propuesta por Albín et al. (2015) para *A. senex*.



Figura 3. Imagen satelital obtenida de Google Maps, donde se representan las parcelas recorridas por colector en cada playa. La Tortuga (reflectiva) identificada en color azul y Mailhos (disipativa) en rojo.

2.4 Análisis

Para el análisis de las muestras de sedimento se dividió a cada una en dos partes iguales. Una parte fue lavada con agua corriente y colocada en estufa a 80°C durante 24 horas con el fin de eliminar las sales solubles previo al estudio de granulometría. Para dicho análisis las muestras fueron llevadas a una tamizadora analítica ROT-UP (RETSCH GMBH AS200) durante 10 minutos con 9 tamices de aperturas de 1000 , 710 , 500 , 355 , 250 , 180 , 125 , 90 y 63 μm . Se registró el peso de lo retenido en cada tamiz y luego estos valores fueron analizados en el programa GRADISTATv8 (Blot & Pye 2001), para determinar el tamaño medio de grano. La otra parte de la muestra de sedimento fue colocada en estufa durante 24 horas, en un

recipiente especial con peso conocido, y se registró el peso de la arena antes y después de secado para medir el porcentaje de contenido de agua. Se realizó un proceso similar para medir el contenido de materia orgánica, para lo cual se registró el peso de la muestra de arena, la cual fue colocada en una mufla durante 5 horas a 460°C, luego de lo cual se midió el peso para estimar el porcentaje de contenido de materia orgánica.

Una vez en el laboratorio los individuos fueron sexados y se les tomaron 10 fotografías dorsales a cada uno con un fondo de papel milimetrado mediante una cámara Canon (EOS Rebel SL1), con un lente de 18-55 mm y un tubo de extensión de 13 mm. Se seleccionaron las 3 fotografías con mayor calidad de cada individuo, las cuales se analizaron con el programa ImageJ (Schneider et al. 2012) para obtener las medidas de cefalotórax y abdomen. El ancho del cefalotórax, es una medida representativa del tamaño corporal (Fairbairn 2003) y el ancho del abdomen es una medida que refleja el estado nutricional, redundante al peso. Se registró además su peso corporal utilizando una balanza Sartorius M-Power, con una precisión de 0,0001 g. Fue estimada la condición corporal a partir de dos índices:

ICCp: entre el peso y el ancho del cefalotórax

ICCa entre el ancho de abdomen y el ancho de cefalotórax.

En el tiempo en que los individuos permanecieron en el laboratorio, fueron aclimatados, hidratados y alimentados. Luego de las mediciones y sexado, los individuos fueron devueltos a la respectiva playa durante la noche y a 48 horas luego de la colecta, para maximizar su sobrevivencia. En el caso de las hembras que fueron halladas en cuevas y se consiguió realizar los moldes de dichas cuevas, éstas fueron sacrificadas para determinar su estado sexual (ver más adelante).

Las comparaciones estadísticas se realizaron mediante análisis de varianza (ANOVA) de dos vías, considerando a los factores morfodinámica (disipativa o reflectiva) y el momento de la temporada reproductiva (inicio o final) como factores fijos principales. Las variables de respuesta fueron el peso corporal, el ancho de cefalorórax e índices de condición corporal. Debido al bajo número de machos encontrados se resolvió analizar los atributos poblacionales únicamente con la información de hembras (Tabla 1). Se pusieron a prueba los supuestos de normalidad (test de Shapiro-Wilk) y de homogeneidad de varianzas (test de Levene) de los datos para cada variable numérica. En el caso de la comparación de peso individual, fue necesaria la transformación de los datos a logaritmo en base 10 para cumplir con los mismos.

También se compararon las relaciones alométricas entre el peso y el ancho de cefalotórax según el estado morfodinámico de la playa y el momento de la temporada reproductiva. Para esto se realizaron regresiones potenciales del tipo $W = S^b + a$, donde W corresponde al peso y S al ancho de cefalotórax. Posteriormente, los modelos obtenidos fueron transformados mediante logaritmo, con el fin de obtener modelos lineales del tipo: $\log W = b \cdot \log S + \log a$. En este último, el valor de b corresponde al parámetro de alometría o coeficiente de relación de los crecimientos entre peso y ancho de cefalotórax de cada grupo. Los mismos fueron comparados tomando como hipótesis nula un crecimiento isométrico de $b = 3$, el cual representa al exponente con el que crece el peso respecto al tamaño (Delgadillo-Calvillo et al. 2012). Cuando las comparaciones fueron significativamente menores a 3 se interpretó como crecimiento alométrico negativo, mientras que cuando fueron mayores a 3, el crecimiento fue considerado como alométrico positivo. Para realizar estos análisis se utilizó la metodología de Zar (2009), sobre análisis de regresiones potenciales y test de student para la comparación de las muestras.

Las hembras adultas a las que se les realizó el molde de su cueva fueron disectadas para aislar las espermatecas y poder determinar por transparencia si se trataba de hembras vírgenes o copuladas. Se siguió el protocolo de Carballo (2017) con algunas modificaciones que se especifican a continuación. A cada hembra se le extrajo el epigino y se le quitó la grasa que cubre las espermatecas con ayuda de una enzima de limpieza de lentes de contacto (RÉ UN, Baucsh+Lomb). Los epiginos limpios se sumergieron durante 30 minutos en aceite de clavo, que ayuda a transparentar las paredes de las espermatecas, pudiendo así observar si había presencia o no de esperma. Dicha determinación se realizó con ayuda de 3 colaboradores idóneos (Anita Aisenberg, Macarena González y Rodrigo Postiglioni) y comparando con epiginos control de hembras vírgenes criadas en cautiverio y hembras copuladas en el laboratorio. La disección y las observaciones se realizaron bajo una lupa binocular (OLYMPUS SZ61).

Todos análisis estadísticos de los resultados se realizaron utilizando el programa estadístico Past v.3 (Hammer et al. 2003)

3. Resultados

3.1 Variables físicas del ambiente

Los análisis de los datos físicos del ambiente confirmaron que la playa La Tortuga posee características que la acercan a un estado morfodinámico reflectivo, mientras que la playa Mailhos lo haría a un estado disipativo. En la Fig. 4 se muestra un perfil de la playa obtenido a partir de los datos de pendiente. La pendiente de La Tortuga fue más pronunciada que la de Mailhos. Las características del sedimento muestran que la playa La Tortuga posee un tamaño medio de grano mayor, menor compactación y contenido de agua en los sustratos de la zona de playa que Mailhos (entre BA y LMS, Fig. 5).

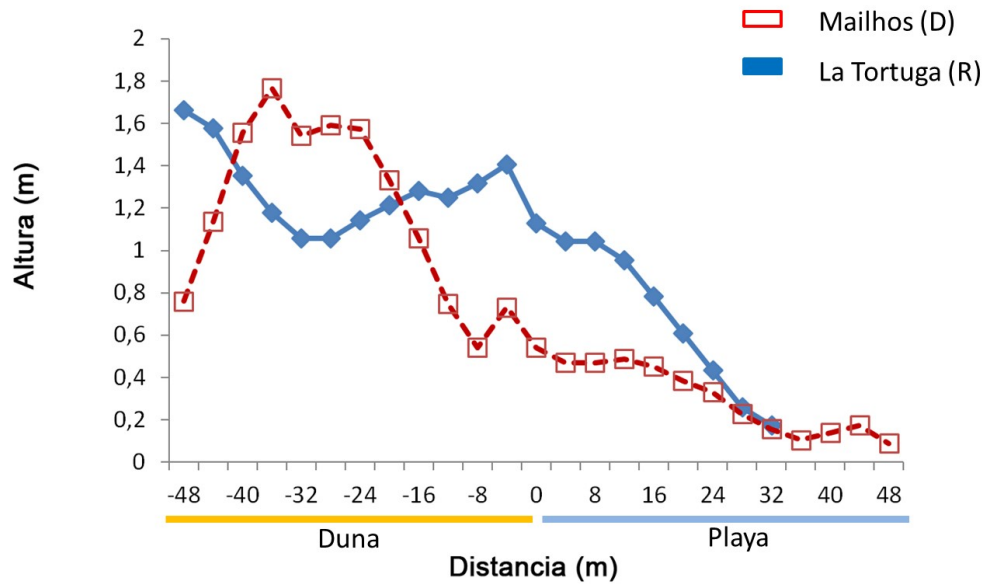


Figura 4. Perfil de las dos playas de la localidad de Punta Espinillo: en rojo se representa a la playa **Mailhos**, y en azul la playa **La Tortuga**. El eje horizontal representa la distancia a la base anterior de la primer duna (BA), siendo los valores positivos en dirección al mar, y valores negativos en dirección a la tierra. En el eje vertical se muestra la altura de la superficie, tomando el valor = 0 al límite máximo del swash.

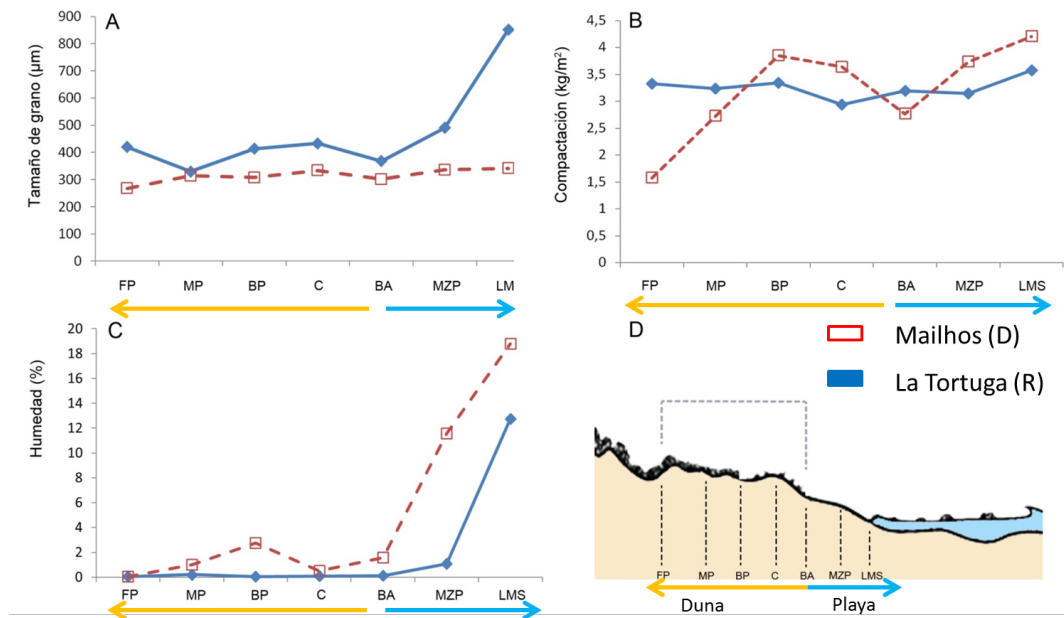


Figura 5. Variación de características físicas de las playas de estudio en puntos representativos: (A) tamaño medio de grano de arena; (B) compactación del sedimento; (C); contenido de agua o humectación del sedimento y (D) perfil indicando los puntos representativos donde se obtuvieron las muestras de sedimento. En gris punteado está representada el área donde se marcaron las parcelas de colecta. En el eje x están representados los puntos estratégicos de extracción de muestras de sedimento, Fin de parcela (FP), Mitad de parcela (MP), Base posterior de la duna (BP); Cima (C); Base anterior de la duna (BA), Mitad de zona de playa (MZZ) y el Límite máximo del Swash (LMS). En marcador rojo sin relleno se representa la playa Mailhos y en azul La Tortuga.

3.2 Análisis de atributos poblacionales de *A. marindia*

Se colectó un total de 88 individuos adultos de *A. marindia*, entre las dos playas en las dos jornadas (Tabla 1). En Tabla 1 se muestra la cantidad de individuos colectados en cada playa y en cada muestreo, distinguidos por sexo, destacándose una clara tendencia hacia una mayor proporción de hembras en ambos muestreos y playas. Adicionalmente se observó una mayor abundancia en la playa que se acerca a un estado reflectivo al inicio del período reproductivo. Ya en el final del período reproductivo los valores fueron similares entre las dos playas.

Tabla 1. Cantidad de individuos de *A. marindia* colectados en cada playa al inicio (Diciembre) y final (Marzo) de la temporada reproductiva.

	Inicio		Final		Total
	Machos	Hembras	Machos	Hembras	
La Tortuga	6	27	3	14	50
Mailhos	2	20	1	15	38
Total	8	47	4	29	88

Las hembras colectadas en La Tortuga mostraron mayor peso que las de la playa Mailhos ($F_{1, 1, 75} = 6,403$; $p = 0,013$). Los individuos fueron más pesados al inicio del período reproductivo respecto al final de dicho período ($F_{1, 1, 75} = 30,038$; $p = 0,001$) en las dos playas analizadas. No se observó interacción entre las variables categóricas (morfodinámica y momento de la temporada reproductiva) ($F_{1, 1, 75} = 0,162$; $p = 0,688$) (Fig. 6), lo cual denota consistencia en la interpretación de ambos factores en forma separada.

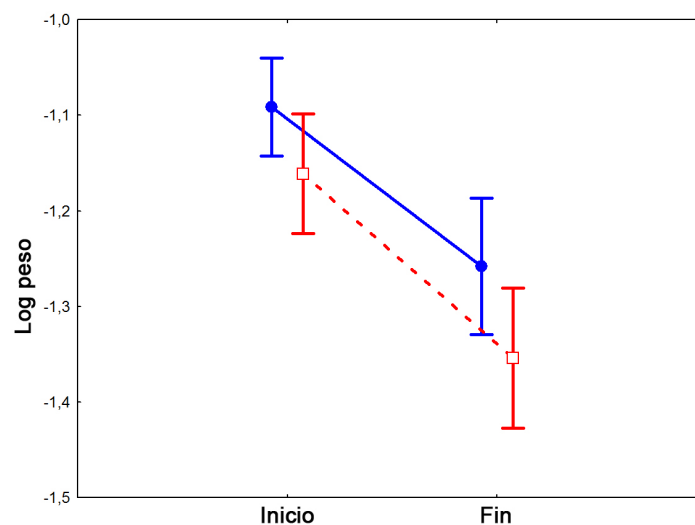


Figura 6. Comparación del peso de hembras adultas de *A. marindia* por medio de ANOVA de dos vías considerando los factores tipo de playa y momento de la temporada reproductiva. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la playa Mailhos.

También se observaron diferencias en el ancho del cefalotórax (Fig. 7): en La Tortuga los individuos fueron de mayor tamaño respecto a Mailhos ($F_{1, 1, 75} = 11,878$; $p = 0,00089$). Al inicio del período reproductivo los individuos fueron de mayor tamaño respecto al final ($F_{1, 1, 75} = 20,464$; $p = 0,0002$). No se encontró interacción entre los factores playa y momento de la temporada ($F_{1, 1, 75} = 0,174$; $p = 0,678$), denotando una tendencia consistente a encontrar menores tallas en Mailhos y al final de la temporada en ambos casos (Fig. 7).

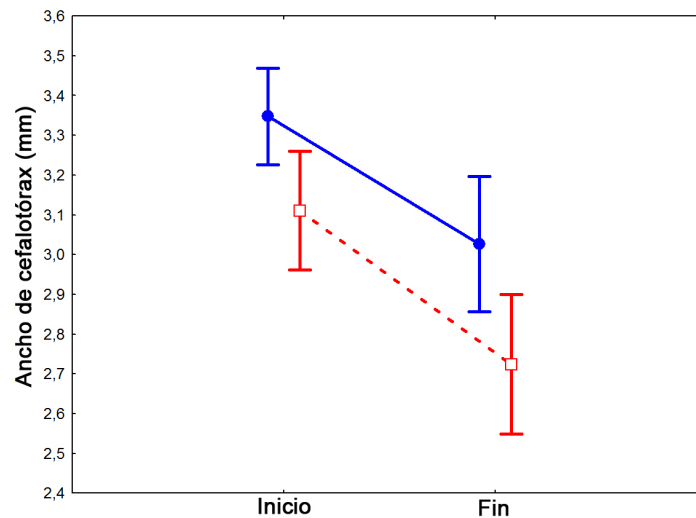


Figura 7. Comparación del ancho del cefalotórax de hembras adultas de *A. marindia* capturadas al inicio y al fin del período reproductivo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la playa Mailhos.

En relación al ICCp no se observaron diferencias entre playas ($F_{1, 1, 75} = 2,255$; $p = 0,136$), aunque sí existieron diferencias entre el principio y final de la temporada reproductiva. Los individuos del inicio del período reproductivo tuvieron mayor condición corporal respecto al final ($F_{1, 1, 75} = 29,160$; $p = 0,00001$). No se observaron interacciones entre los factores playa y momento de la temporada ($F_{1, 1, 75} = 0,0003$; $p = 0,957$) (Fig. 8). En cuanto al índice de condición corporal calculado a partir del ancho de abdomen (ICCa) no se observaron diferencias entre las playas ($F_{1, 1, 75} = 0,984$; $p =$

0,32), o entre momentos de la temporada reproductiva ($F_{1, 1, 75} = 1,694$ $p = 0,19$). Tampoco se observaron interacciones entre los factores playa y momento de la temporada ($F_{1, 1, 75} = 0,219$; $p = 0,07$) (Fig. 9).

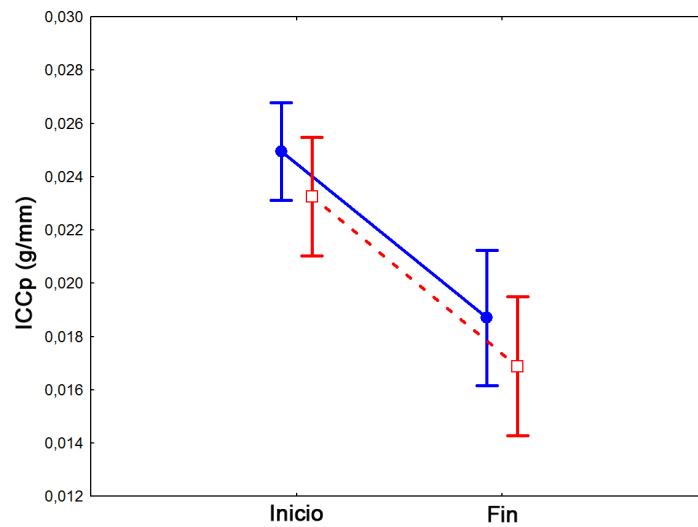


Figura 8. Comparación del índice de condición corporal calculado a partir del peso sobre ancho de cefalotórax (ICCP), de hembras adultas de *A. marindia* entre el principio y final del período reproductivo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la playa Mailhos.

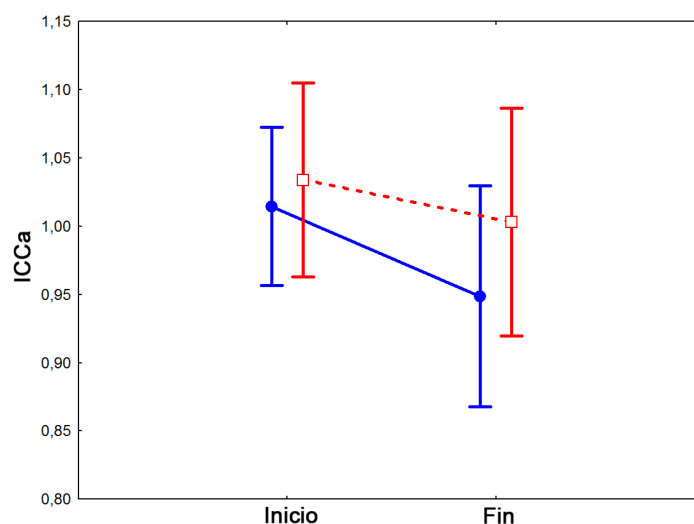


Figura 9. Comparación del ICCa de hembras adultas de *A. marindia* hacia el principio y final del período reproductivo. En color azul se representa la playa La Tortuga y en rojo la Playa Mailhos.

El análisis de las relaciones alométricas entre el peso y el ancho de cefalotórax de las hembras de cada playa y muestreo se muestran en la Tabla 2. En la playa La Tortuga las relaciones alométricas entre el peso y ancho de cefalotórax son isométricas tanto en el inicio como en el final de la temporada, ya que el peso crece proporcionalmente al cubo del ancho de cefalotórax y el exponente b no difirió de 3. Lo mismo se observó en la playa Mailhos en el inicio del periodo reproductivo, mientras que para el final del periodo reproductivo se estimó una relación negativa ($b < 3$) entre peso y ancho de cefalotórax.

Tabla 2. Parámetros de las regresiones potenciales entre peso y ancho de cefalotórax para *A. allocosa* en cada playa y momento analizado. Se muestran asimismo los resultados de los tests de t de Student de las relaciones alométricas entre peso y ancho de cefalotórax.

Playa	Momento de temporada Reproductiva	R ²	Valor p (Regresión)	Valor p (b = 3)
La Tortuga	Inicio	0,621	$5,11 \times 10^{-8}$	0,080
	Fin	0,805	$1,35 \times 10^{-5}$	0,079
Mailhos	Inicio	0,826	$2,83 \times 10^{-8}$	0,338
	Fin	0,794	$8,18 \times 10^{-6}$	0,048

3.3 Descripción de cuevas de *A. marindia*

Se lograron 11 moldes de cuevas de adultos de *A. marindia*, de las cuales 10 fueron de hembras y una de macho (Fig. 10), 8 de ellas fueron para individuos colectados en la playa La Tortuga, mientras que los tres restantes fueron obtenidos en Mailhos. Esta cantidad de moldes realizados no fueron suficientes para hacer una comparación entre las playas, para poner a prueba la HSH. El tamaño medio ($\pm$ desviación estándar) de las cuevas de hembras fue de $9,55 \pm 2,92$ cm de largo y $0,82 \pm 0,12$ cm de diámetro. La cueva masculina presentó una entrada simple y midió 9,02 cm de largo y 0,70 cm de diámetro. Dos de las cuevas femeninas presentaron entrada única y 8 presentaron doble entrada (Fig. 10). Respecto al estado reproductivo de las hembras se determinó que 5 eran vírgenes y 5 eran copuladas. De las 5 hembras copuladas, tres de ellas se encontraron en cuevas con doble entrada.

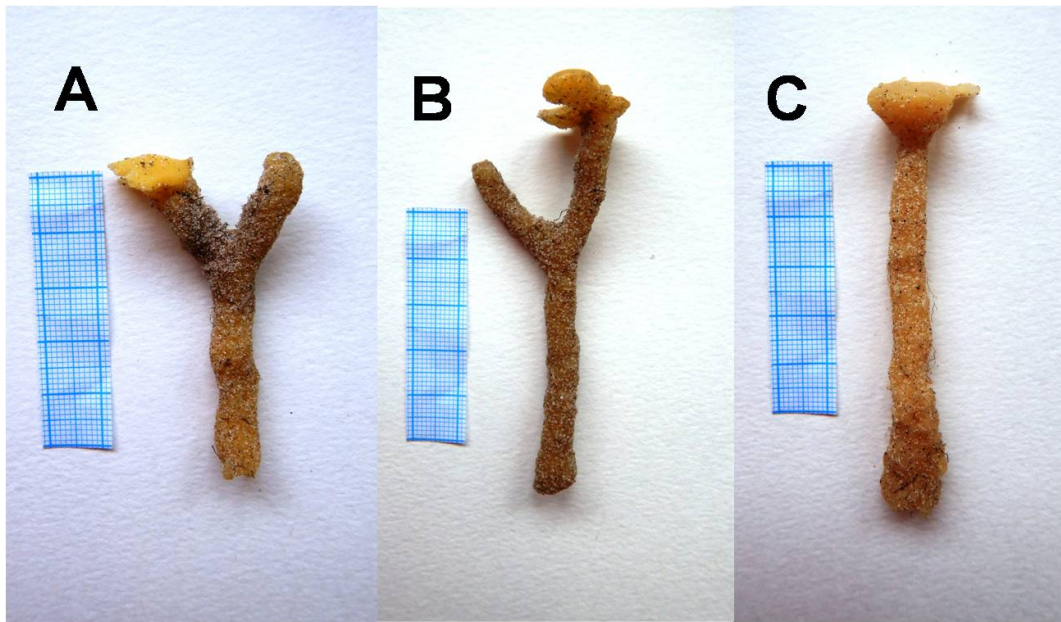


Figura 10. Moldes de las cuevas de *A. marindia* realizados con cera de abeja. Las cuevas corresponden a una hembra virgen (A), una hembra copulada (B) y un macho (C). A la izquierda de cada cueva se observa una tira de papel milimetrado como referencia de escala (5 cm de largo).

Discusión

Los resultados del presente estudio en poblaciones de *Allocosa marindia* se ajustan a lo que predice la hipótesis de seguridad de hábitat (HSH), que propone que las playas reflectivas al tener pendientes más pronunciadas y menor ancho de swash son menos propensas a inundaciones, proporcionando un ambiente más favorable para el desarrollo y crecimiento de fauna supralitoral (Defeo & Martinez 2003, Defeo & Gómez 2005, Defeo & McLachlan 2011, Barboza et al. 2012). Los individuos de la playa La Tortuga fueron más pesados y de mayor tamaño corporal que los individuos de la playa Mailhos. Esta tendencia en atributos poblacionales fue observada en otros artrópodos (Crustacea) como anfípodos (Gómez & Defeo 1999, Defeo & Gómez 2005) e isópodos (Contreras et al. 2003). Postiglioni et al. (2018) muestra esta misma tendencia en individuos de *A. senex*, donde individuos de playa reflectiva son más grandes y pesados, siendo éste el único antecedente de estudios realizados bajo el

mismo contexto teórico. En este estudio, se encontró una mayor abundancia de adultos de *A. marindia* en la playa que se acerca a un estado reflectivo, aunque se deberían realizar más réplicas en estudios futuros para hacer un diagnóstico concluyente al respecto.

En el inicio de la temporada reproductiva las hembras fueron más pesadas, más grandes y con mayor condición corporal ICCp, respecto al final del período reproductivo. Sobre el final del período reproductivo las hembras halladas activas en la superficie podrían ser individuos que ya realizaron la puesta de huevos y se encontraban forrajeando, por lo cual pudieran tener menor condición corporal. Las hembras encontradas en este estudio al final del período reproductivo han sido reportadas como menos atractivas para los machos de esta especie (hembras pequeñas, más livianas y con menor condición corporal (Aisenberg & González 2011). En esta especie no está reportado el canibalismo sexual invertido (como si sucede en *A. senex*), por lo que las hembras que no son aceptadas por los machos en sus cuevas, aparecen caminando en la superficie.

Se observó un número muy bajo de machos respecto a las hembras, lo podría deberse a que éstos son el sexo sedentario. La ausencia de machos en este estudio coincide con lo reportado anteriormente para esta especie por Costa (1995), quien refiere a *A. marindia* como *Allocosa* sp.1. Este patrón fue registrado también en trabajos más recientes para dicha especie (Aisenberg & Costa 2008, Aisenberg et al. 2011).

Se observó un crecimiento isométrico entre el peso y el ancho de cefalotórax en hembras adultas de *A. marindia* de la playa La Tortuga y en la playa Mailhos al inicio del periodo reproductivo. Sin embargo, al final del periodo reproductivo en la playa Mailhos la relación fue negativa. Este último resultado coincide con la HSH, así como con la hipótesis de tamaño de grano versus tamaño del cuerpo propuesta por

Kaspari & Weiser (1999). Éstos proponen que en playas con grano de arena grueso, los artrópodos tenderían a tener un mayor tamaño de extremidades y relación alométrica positiva o isométrica entre peso y ancho de cefalotórax en relación a los individuos de sustratos más finos (Kaspari & Weiser 2007). En esta especie las extremidades (patas) crecen proporcionalmente al ancho del cefalotórax (Aisenberg et al. 2010). La relación negativa entre el peso y el ancho de cefalotórax observada en el final del periodo reproductivo en la playa Mailhos podría explicarse por el esfuerzo y energía que invierten las arañas en hacer las cuevas. Luego de la cópula, las hembras permanecen en las cuevas durante la ovoposición hasta la dispersión de las crías, tiempo en el que no pueden invertir en la alimentación. Por tanto, al vivir en un tipo de playa más riguroso (disipativa) y sobre el final del periodo reproductivo, llevaría a que los individuos presenten esa relación negativa entre peso y ancho de cefalotórax (que se puede interpretar como relación peso vs. talla).

En este trabajo se describe por primera vez la forma y tamaño de las cuevas de *A. marindia* mediante los moldes de cuevas reconstruídas. A pesar de que el número de moldes realizados no fue suficiente para analizar el efecto de la morfodinámica o del momento del periodo reproductivo sobre los mismos, resulta de interés destacar que hembras adultas presentan cuevas de doble entrada. Esto es llamativo, ya que para la especie simpátrica y sincrónica *A. senex* se han reportado cuevas de dos entradas únicamente en juveniles (Capocasale 1990, Albín et al. 2015, Albín 2017). En dicha especie se sugirió que las cuevas de doble entrada podrían ser parte de la estrategia de la araña para evitar los ataques de la avispa parasitoide *Anoplius bicinctus* (Dahlbom) (Stanley et al. 2013). Dicha avispa prefiere individuos pequeños de *A. senex* como juveniles y hembras, y por tanto podría sugerirse que los individuos de *A. marindia* sean “presas” promisorias.

Las disecciones realizadas a las hembras colectadas en cueva mostraron que hembras adultas que tenían cuevas ramificadas eran mayoritariamente copuladas. Posiblemente las hembras copuladas estaban ocupando cuevas cedidas por machos luego de la cópula, ya que luego de cada cópula el macho cede su cueva a la hembra (Aisenberg & González 2011), lo que sugeriría que los machos adultos también presentan doble entrada. También podría ser que la hembra construye la segunda entrada luego de la cópula. Además de ser una ventaja en la defensa a ataques de las avispas, también lo es para los ocasionales ataques de individuos de *A. senex*. Estudios futuros permitirán poner a prueba si el tipo de playa también afecta la construcción de las cuevas. Asimismo, será importante explorar si las dobles entradas en las cuevas en machos representan una ventaja en la selección sexual de las hembras que llegan y comienzan el cortejo, observando si existe una preferencia por dichas cuevas respecto a aquellas con una entrada simple.

Conclusión

A pesar del poco conocimiento existente sobre cómo los ambientes determinan el desarrollo de *Allocosa marindia* (Nentwig 2013, Foelix 2011), en este estudio se puso a prueba por primera vez la HSH en arañas que viven en ambientes costeros arenosos. Los resultados aportan conocimientos de importancia para la ecología de esta especie, que posee inversión de roles sexuales y dimorfismo sexual. Las condiciones rigurosas de las playas arenosas pueden ser factores que explicarían dicha inversión de roles sexuales. Adicionalmente, la descripción de las cuevas de *A. marindia* por primera vez, incluyendo el reporte de la presencia de dobles entradas en dichas cuevas para individuos adultos de esta especie, constituye un aporte relevante para el conocimiento de la especie.

Bibliografía

- Aisenberg A. 2014 Adventurous females and demanding males: sex role reversal in a neotropical spider. (Pp. 163-182) *En*: Macedo R.H. & Machado G. Sexual selection (Eds.). Perspectives and models from the Neotropics. Elsevier, USA.
- Aisenberg A. & Costa F.G. 2008. Reproductive isolation and sex-role reversal in two sympatric sand-dwelling wolf spiders of the genus *Allocosa*. *Can J Zool.* **86**: 648-658.
- Aisenberg A. & González M. 2011. Male mate choice in *Allocosa alticeps* (Araneae, Lycosidae), a sand-dwelling spider with sex role reversal. *J Arachnol.* **39**: 444-448.
- Aisenberg A. Costa F. Gonzalez M. Postiglioni R. & Pérez-Miles F. 2010 Sexual dimorphism in chelicerae, forelegs and palpal traits in two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) with sex-role reversal. *J Arachnol* **44**: 1189-1202.
- Aisenberg A., González M., Laborda Á., Postiglioni & Simó M. 2011. Spatial distribution, burrow depth and temperature: implications for the sexual strategies in two *Allocosa* wolf spiders. *Stud. Neotrop Fauna Environ.* **46**: 147-152.
- Aisenberg A. & Peretti A. 2011. Male burrow in a sex role-reversed spider inhabiting water-margin environments. *Bull Br Arachnol Soc.* **15** (6): 201-204.
- Aisenberg A., Simó M. & Jorge C. 2011. Spider as a model towards the conservation of coastal sand dunes in Uruguay. (Pp. 75-93). *En*: Murphy J.A. (Ed.). Sand Dunes: Conservation, Types and Desertification. Nova Science Publishers, USA.

- Albín A. 2017. Adaptaciones morfológicas y comportamentales de *Allocosa senex* (Araneae, Lycosidae) a la vida en arenales costeros. Tesis de Doctorado. PEDECIBA, Universidad de la República, Montevideo, Uruguay.
- Albín A., Simó M. & Aisenberg A. 2015. Characterisation of burrow architecture under natural conditions in the sand-dwelling wolf spider *Allocosa brasiliensis*. J Nat Hist. **50**: 201-209.
- Barboza F. Gómez J. Lercari D & Defeo O. 2012. Disentangling diversity patterns in sandy beaches along environmental gradients. PLoS ONE **7**(7): e40468
- Bidegaray-Batista L., Arnedo M., Carlozzi A. Jorge C., Pliscoff P., Postiglioni R., Simó M. & Aisenberg A. 2017. Dispersal strategies, genetic diversity and distribution of two wolf spider (Araneae, Lycosidae): potential bio-indicators of ecosystem health of coastal dune habitats of South America. (Pp. 109-135) *En*: Viera C. & Gonzaga M. (eds). Behaviour and Ecology of Spiders. Springer, Switzerland.
- Blott S. J., & Pye K. 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Earth Surf Proc Land. **26**: 1237–1248.
- Carballo M., Baldenegro F., Bollatti F., Peretti A. & Aisenberg A. 2017. No pain, no gain: Male plasticity in burrow digging according to female rejection in a sand-dwelling wolf spider. Behav. Proc. **140**: 174-180.
- Carrel J.E. 2003. Ecology of two burrowing wolf spiders (Araneae: Lycosidae) syntopic in Florida scrub: burrow/body size relationships and habitat preferences. J Kansas Entomol Soc. **76**:16-30.

- Contreras H., Jaramillo E., Duarte E. & McLachlan A. 2003. Population abundance, growth and natural mortality of the crustacean macroinfauna at two sand beach morphodynamics types in Southern Chile. *Rev Chilena Hist Nat.* **76**: 543-561.
- Costa F.G. 1995. Ecología y actividad diaria de las arañas de la arena *Allocosa* spp. (Araneae, Lycosidae) en Marindia, localidad costera del sur de Uruguay. *Rev Brasil Biol.* **55**: 457-466.
- Costa F.G., Simó M. & Aisenberg A. 2006. Composición y ecología de la fauna epigea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción. (Pp. 427-436). *En*: Menafrá R., Rodríguez-Gallego L., Scarabino F. & Conde D. (Eds.). Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya. Vida Silvestre, Montevideo.
- Defeo O. & Martínez G. 2003. The habitat harshness hypothesis revisited: life history of the isopod *Excirolana braziliensis* in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *J Mar Biol Assoc UK.* **83**: 331-340.
- Defeo O. & Gómez J. 2005. Morphodynamics and habitat safety in sandy beaches: life history adaptations in a supralittoral amphipod. *Mar Ecol Prog Ser.* **239**: 143-153.
- Defeo O. & McLachlan A. 2011. Coupling between macrofauna community structure and beach type: a deconstructive meta-analysis. *Mar Ecol Prog Ser.* **433**: 29 – 41.
- Defeo et al. 2001
- Defeo O., Lercari D. & Gómez J., 2003. The role of morphodynamics in structuring sandy beach population and communities: what should be expected?. *J Coast Res* **35**: 352-362.

- Delgadillo-Calvillo A. C., Martinez C. A., Berruecos J. M., Ullóa R., López R. & Vásquez C. G. 2012. Characterization of the growth curve in two species of silverside *Chirostoma estor*, *C. promelas* and their hybrids. *Vet Mex.* **43**: 113-121.
- Emery K. O. 1961. A simple method of measuring beach profiles. *Limnol Oceanogr.* **6**: 90-93.
- Fairbairn D.J. 2003. Introduction: the enigma of sexual size dimorphism. (Pp. 1- 10). *En: Fairbairn, D.J., Blackenhorn, W.U., Székely, T. (Eds.) Sex, size and gender roles.* Oxford University Press, Oxford.
- Foelix R.F. 2011. *Biology of spiders.* Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 3th edition.
- Ghione S. Simó M. Aisenberg A & Costa F. 2013. *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) as a bioindicator of a sand dunes in Uruguay. *Arachnol.* **16** (3): 94-98.
- Ghione S., Coelho L., Costa F.G., García L., González M., Jorge C., Laborda A., Montes de Oca L., Pérez-Miles F., Postiglioni R., Simó M., Toscano-Gadea C., Viera C. & Aisenberg A. 2017. Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. *Bol Soc Zool Uruguay.* (2da época) **26**(1): 1-8.
- Gómez J. & Defeo O. 1999. Life history of the sandhopper *Pseudorchestoidea brasiliensis* (Amphipoda) in sandy beaches with contrasting morphodynamics. *Mar Ecol Prog Ser.* **182**: 209-220.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Elec.* **4**: 9.

- Kaspari M. & Weiser M. D. 1999. The size-grain hypothesis and interespecific scaling in ants. *Funct Ecol.* **13**: 530-538.
- Kaspari M. & Weiser M. D. 2007. The size–grain hypothesis: do macroarthropods see a fractal world?. *Ecol Entomol.* **32**: 279-282.
- Lercari D. & Defeo O. 2006. Large-scale diversity and abundance trends in sandy beach macrofauna along full gradients of salinity and morphodynamics. *Est Coast Shelf Sci.* **68**: 27-35.
- Lercari D. & Defeo O. 2015. Large-scale dynamics of sandy beach ecosystems in transitional waters of southwestern Atlantic Ocean: species turnover, stability and spatial synchrony. *Est Coast Shelf Sci.* **154**: 184-193.
- McLachlan A. 1990. Dissipative beaches and macrofauna communities on exposed intertidal sands. *J Coast Res.* **6**: 57-71.
- McLachlan A. 1991. Ecology of coastal dune fauna. *J Arid Environ.* **21**: 229-243.
- McLachlan A. & Defeo O. 2018. The ecology of sandy shores. Academic Press, Burlington. Third edition
- McLachlan et al. 1993
- Nentwig W. 2013. Spider ecophysiology. Springer-Verlag, Berlin.
- Noy-Meir I. (1979). Structure and function of desert ecosystems. *Israel J Bot* 28:1–19
- Ortega L., Celentano E., Finkl C. & Defeo, O. 2013. Effects of climate variability on the morphodynamics of Uruguayan sandy beaches. *J Coast Res.* 29. **4**: 747–755.
- Ortega L., Celentano E., Delgado E. & Defeo O. 2016. Climate change influences on abundance, individual size and body abnormalities in a sandy beach clam. *Mar Ecol Prog Ser.* **545**: 203–213.

- Postiglioni R., Aisenberg A. & Defeo O. 2018. Respuestas ecológicas y comportamentales de la araña lobo *Allocosa senex* a la morfodinámica costera y la salinidad. V Congreso Uruguayo de Zoología, Montevideo, Uruguay. Simposio “Invertebrados de playas arenosas de la costa platense-atlántica de Uruguay: integrando conocimientos hacia su conservación”: **33**.
- Schneider C., Rasband W. & Eliceiri K. 2012. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. Nat Methods. **9**: 671-675.
- Short A. 1999. Handbook of beach and shoreface morphodynamics. Wiley, London.
- Simó M., Lise A., Pompozzi G. & Laborda Á. 2017. On the taxonomy of southern South American species of the wolf spider genus *Allocosa* (Araneae: Lycosidae: Allocosinae). Zootaxa **4216**: 261-278
- Soutullo A., Clavijo C. & Martínez-Lanfranco J.A. 2013. Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/ MEC, Montevideo. 222 pp.
- Stanley E., Toscano-Gadea C. & Aisenberg A. 2013. Spider hawk in sand dunes: *Anoplius bicinctus* (Hymenoptera: Pompilidae), a parasitoid wasp of the sex-role reversed spider *Allocosa brasiliensis* (Araneae: Lycosidae). J Insect Behav. **26**: 514-524.
- Zar J.H. 2009. Biostatistical analysis. Pearson Press, New Jersey.