

**Dispersión, distribución y estructuración genética en
Aglaoctenus lagotis: una araña lobo de tela prioritaria
para la conservación en Uruguay**

Lic. Nadia Kacevas

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva
Departamento de Biodiversidad y Genética
Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable
Ministerio de Educación y Cultura, Montevideo, Uruguay

Orientadora: Dra. Macarena González

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Instituto de Investigaciones Biológicas
Clemente Estable, Ministerio de Educación y Cultura

Co-Orientadora: Dra. Leticia Bidegaray Batista

Departamento de Biodiversidad y Genética, Instituto de Investigaciones Biológicas
Clemente Estable, Ministerio de Educación y Cultura

Tesis de Maestría

PEDECIBA-Biología

Sub-Área Zoología

2022

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	3
RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	8
Marco teórico: conservación, dispersión, distribución y estructuración genética.....	8
Organismo de estudio	13
Objetivos específicos	20
CAPÍTULO 1	21
Comportamiento de dispersión aérea en la Forma I de <i>A. lagotis</i>	21
Introducción.....	21
Metodología	26
Resultados	36
Discusión	55
CAPÍTULO 2	61
Diversidad genética, estructuración y distribución en la Forma I de <i>A. lagotis</i>...	61
Introducción.....	61
Metodología	69
Resultados	81
Discusión	94
CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	105
BIBLIOGRAFÍA.....	111
MATERIAL SUPLEMENTARIO.....	130
Tablas suplementarias	130
Presentaciones de los resultados en congresos	139
Otras actividades realizadas en el marco de la maestría.....	140

AGRADECIMIENTOS

Al Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA) por brindarme la posibilidad de desarrollar mis estudios de posgrado y por el apoyo financiero fundamental para poder realizar la pasantía en el Centro de Zoología Aplicada, de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina y en la compra de materiales y equipos. A la Agencia Nacional de Investigación e Innovación (ANII) por el apoyo económico para que pudiera dedicarme al desarrollo del posgrado. A la International Society of Arachnology (ISA) por su apoyo económico al otorgarme el fondo para estudiantes Oscar and Jan Francke que me permitió llevar a cabo las salidas de campo y los experimentos.

A los miembros del Tribunal, Marcelo Loureiro, Nuria Macías y Néstor Ríos por su lectura exhaustiva del manuscrito, por sus numerosos aportes y comentarios que enriquecieron y mejoraron este trabajo.

A Macarena y Leticia, por aceptar el desafío de orientarme las dos a la par en este camino que fue realmente espectacular. Por apoyarme y estimularme en todo momento a seguir para adelante, a animarme a enfrentar nuevos desafíos. Por su generosidad de estar siempre a disposición para lo que precisara. Les agradezco por todo lo que me enseñaron y aprendí en estos años, no solo a nivel académico, sino que de la vida.

A Javier Nori por recibirme en el Centro de Zoología Aplicada, Córdoba durante mi pasantía. Agradezco tu hospitalidad, paciencia y dedicación para capacitarme y enseñarme una disciplina totalmente nueva para mí. Agradezco a Gerardo y al resto de los compañeros del CZA, Maxi, Andrea, Lilén, Daniela, Julián por su calidez y buena onda que me hizo sentir como en casa. También a los compañeros del LABRE de Córdoba por recibirme en mi visita al laboratorio y a Fedra y Franco por acompañarme y estar pendientes de mí durante mi estadía.

A Noelia Góbel, por toda la ayuda y apoyo en todo momento, pero principalmente con la estadística, compartimos largas jornadas de R, mates y bizcochos para amenizar la tarde.

A Diego, Vero, Alvarito, Gusti y Carlitos por su apoyo en las salidas de campo, fueron una gran ayuda y compañía de la buena. Quiero hacer una mención especial a los que pusieron sus manos y hasta a veces su pelo a la orden del pegote de las trampas, seguramente una experiencia inolvidable.

A mi amiga Vero por ser parte de este camino que venimos recorriendo hace ya unos años y que seguirá por muchos más. También a su familia que nos recibió de gran manera por los pagos de Rocha.

A Carlitos, Alvarito, Marcelo, Gustavo y Mauricio que me han asistido con imágenes y videos espectaculares a lo largo de este camino en diversas presentaciones, siempre a disposición de lo que necesitara.

A todos los colegas que han colaborado con ejemplares, fotos o registros de *A. lagotis* a lo largo del país, han significado un gran apoyo que me permitió desarrollar parte de los objetivos de la tesis.

A Luis Piacentini por su colaboración con material y en los intercambios de información e ideas sobre estas arañas.

A sci-hub y portal Timbó por el acceso gratuito a la bibliografía.

A todos los compañeros del Dpto. de Ecología y Biología Evolutiva con los que he compartido estos años: Carlitos, Rodri, Vero, Maca, Pauli, Mari, Lore, Estefa, Lau, Diego, Caro, Andre, Iván, Ivana, Anahí, Patricia y especialmente a Anita que me abrió las puertas del Dpto. con gran generosidad, que me ha impulsado a continuar con mi formación en este camino y que siempre está para darme palabras de aliento y para

recordarme que hay que disfrutar de lo que nos gusta hacer. A Lau por su ayuda en la cría y cuidado de los bichos.

A todos los compañeros del Dpto. de Biodiversidad y Genética: Leti, Nadia, Mariana, Nati, Fede, ambas Veros, Germán, Lucía, Matías, Néstor, Caro y Hernán, con los que compartimos estos años juntos, por estar siempre a disposición con lo que precisara. A Susana por abrirme las puertas del Dpto. y permitirme desarrollar parte de mi maestría.

Al equipo de ranatorólogos: Gabriel, Noe y Sofi, por su apoyo siempre y compañía en este proceso y por permitirme seguir siendo parte del grupo tan lindo que compartimos hace tantos años. Al grupo de Herpetología del Museo y Vida Silvestre.

A los compañeros del Laboratorio de Ecología del Comportamiento y a Carmen con quien tuve mi primer vínculo con la Institución.

A mi teacher de inglés, Luis por su paciencia y dedicación para enseñar, y por su ayuda en la preparación de las presentaciones de congresos, y también a mis compas de clase que tuvieron mucho que ver con que yo retomara el inglés.

A mi familia, amigos de la vida y del deporte por su apoyo incondicional en todo momento. A Mamá y Papá por bancarme en todo y darme una mano siempre que lo precisara. A Sofi, Emi, Simón (el más crack de todos), Gusti, Ali, Martín y Mile que conforman esta gran familia que siempre me da para adelante y estimulan a dedicarme a lo que me gusta. A mis abuelos que están siempre al firme, pendientes de mí y de que nunca me falte nada. Por último, una mención especial a Gusti y Papá que me dieron una mano enorme durante mi estadía en el campo para los experimentos, auxiliándome para que no me faltara nada y acompañándome siempre que podían, a pesar de que hubo que atravesar por una intensa negociación y lograr convencerlos de que no vinieran con el arado y “limpiarán” todo el campo incluyendo a las lagotis.

RESUMEN

Estudiar la capacidad dispersiva de las especies, la diversidad y estructuración genética de sus poblaciones, así como su distribución, permite generar insumos de gran valor al momento de definir estrategias de conservación, particularmente en especies prioritarias susceptibles al cambio climático y la pérdida de hábitat. *Aglaoctenus lagotis* es una araña lobo que vive en tela, a diferencia del hábito errante característico de la familia. Tiene una distribución sudamericana, siendo Uruguay su límite austral y donde ha sido declarada prioritaria para la conservación. Actualmente se reconocen dos formas dentro de la especie (Forma I y Forma II) diferentes en rasgos etológicos, ecológicos, morfológicos y genéticos lo que ha llevado a hipotetizar que se trata de especies distintas. La Forma I se distribuye exclusivamente en Uruguay y es habitante estricta de los pastizales, ambientes en constante reducción por efectos antrópicos. El objetivo general de esta tesis fue investigar la capacidad de dispersión aérea (“Ballooning”), la estructuración genética y la distribución de la Forma I de *A. lagotis*, integrando información de tipo comportamental, genética y ambiental que aportara a su conservación. Para poner a prueba la existencia de mecanismos de dispersión aérea se realizaron experimentos con juveniles de *A. lagotis* en cautiverio y en campo. En ambos casos se comprobó la existencia de “Ballooning”. Sin embargo, en ninguna experiencia se registró “Tip-toe”, el típico comportamiento que antecede al “Ballooning” de las “araneomorfos”, sino que el “Ballooning” estuvo precedido por el comportamiento “Drop on a dragline”, considerado generador de una dispersión de menor alcance que el “Tip-toe”. Los análisis de diversidad genética y de estructura poblacional a partir de fragmentos de los genes *cox1* y *tif5A* (ADN mitocondrial e intrón nuclear, respectivamente) revelaron un patrón de alta conectividad entre las localidades estudiadas, sin estructuración genética y la evidencia de un proceso de expansión poblacional reciente (hace unos 100 mil años). Por su parte, los modelos de distribución potencial en un futuro cercano bajo diferentes escenarios de cambio climático muestran una drástica reducción en la distribución de la especie. Integrar las

zonas con mayor diversidad genética con aquellas que mantendrían cierta estabilidad climática según los modelos de distribución, servirá para identificar las áreas en las cuales priorizar los esfuerzos de conservación, tomando en cuenta también que, si bien la especie puede dispersarse por el aire, este mecanismo no permitiría una rápida colonización de nuevos sitios en el corto plazo bajo condiciones desfavorables. El abordaje interdisciplinar aquí desarrollado brinda conocimiento clave respecto a la historia evolutiva de la especie, a la vez de posibilitar la detección de factores que estarán incidiendo en su viabilidad.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Marco teórico: conservación, dispersión, distribución y estructuración genética

La crisis global de la biodiversidad es uno de los principales desafíos que enfrenta la humanidad. Las estimaciones sobre las tasas actuales de pérdida de especies se asemejan a las registradas durante los eventos de extinciones masivas (Pimm et al., 1995; Castelletta et al., 2000; Brooks et al., 2002). Si bien a nivel mundial se han incrementado los esfuerzos por generar políticas que promuevan la conservación y el uso sostenible de los recursos, mediante compromisos y metas asumidas por los Estados para reducir las pérdidas de biodiversidad, los resultados obtenidos aún están lejos de ser los esperados (Brooks et al., 2004; Hoekstra et al., 2005). Como principal estrategia para contrarrestar esta pérdida de especies se ha propuesto la asignación de una mayor proporción del territorio a categorías de protección, bajo el concepto de áreas protegidas (Joppa & Pfaff, 2011). El objetivo de estas áreas es proteger la biodiversidad y mantener los procesos naturales, permitiendo al mismo tiempo un uso más controlado por parte de las poblaciones humanas (Jenkins & Joppa, 2009).

En Uruguay recién en el año 2000 se aprobó la ley No. 17234 que declara de interés general la creación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), ley que fue reglamentada en el año 2005. Este sistema cuenta al momento con 17 áreas ingresadas, que en conjunto apenas cubren el 1% de la superficie terrestre del país (MA, 2022). Si bien el porcentaje de ecosistemas amenazados y de especies prioritarias representados en estas áreas supera el 50% y 45% respectivamente (MA, 2022), sin duda aún este sistema es insuficiente, ya sea por la escasa superficie terrestre representada, así como por la ausencia de conectividad entre las áreas que permita garantizar la conservación a largo plazo de las especies (Hannah, 2008; Saura et al., 2017).

A nivel global la mayoría de los esfuerzos en conservación se han centrado principalmente en especies de vertebrados o plantas, debido a que son los grupos con

mayor proporción de especies conocidas y evaluadas (Eisenhauer & Hines, 2021). Sin embargo, otros grupos muy diversos pero poco estudiados, como los artrópodos, muestran también altas tasas de extinción y elevadas proporciones de especies amenazadas. Además, los integrantes de este grupo animal son considerados buenos indicadores biológicos por su alta sensibilidad a los cambios ambientales (Kremen et al., 1993; McKinney, 1999; da Rocha et al., 2010; Cameron & Leather, 2012; Zaghloul et al., 2020). Dentro del grupo, los depredadores obligatorios como las arañas suelen ser más sensibles a los cambios ambientales que los integrantes de niveles tróficos inferiores (Maelfait & Hendrickx, 1998; Voigt et al., 2003), sin embargo, aún son escasamente tenidos en cuenta en estudios de conservación. En particular, en Uruguay hasta el año 2017 no existía ningún tipo de listado de especies de artrópodos prioritarios para la conservación. La creación de la Lista de Arácnidos Prioritarios para la Conservación en Uruguay (Ghione et al., 2017) resultó la primera evaluación dentro de este grupo e implicó un insumo muy valioso para la elaboración de indicadores ambientales.

Las amenazas más severas a la biodiversidad y al funcionamiento de los ecosistemas son los cambios ambientales de origen antrópico o factores de estrés, como la pérdida de hábitat, las especies invasoras, la contaminación y el cambio climático, que incluso muchas veces están incidiendo al mismo tiempo (Sala et al., 2000; Darling et al., 2010). El cambio climático, producto del rápido aumento de la concentración atmosférica de gases de efecto invernadero, es uno de los principales componentes del cambio global que contribuye a la actual crisis de la biodiversidad (Chapin et al., 2000). Las especies, aunque no estén directamente amenazadas, pueden experimentar modificaciones en las abundancias, la distribución y las interacciones con otras especies, en respuesta a este fenómeno. A escala global muchas especies han cambiado o se espera que cambien sus áreas de distribución, desplazándose a latitudes más altas: desde los trópicos a los polos (Hickling et al., 2005; Chen et al., 2011). En cambio, otras verán reducida su distribución y enfrentarán

potencialmente la extinción (Carey & Alexander, 2003; Wilson et al., 2005; Pounds et al., 2006; Thomas et al., 2006; Sekercioglu et al., 2008). Sin embargo, la evidencia se basa principalmente en las modificaciones documentadas en las distribuciones de algunos grupos taxonómicos bien estudiados, como aves, anfibios y mariposas (Carey & Alexander, 2003; Hickling et al., 2005; Thomas et al., 2006; Sekercioglu et al., 2008), pero poco se sabe de otros grupos taxonómicos menos conocidos.

Por otra parte, la creciente modificación del paisaje principalmente como consecuencia de las actividades humanas también suele provocar la reducción de los sitios aptos para la vida de muchas especies (Kerr & Deguise, 2004). Aproximadamente la mitad del área terrestre libre de hielo ha sido modificada por actividades humanas, reemplazando y modificando los hábitats naturales por sistemas agrícolas y urbanos (Kareiva et al., 2007; Riggio et al., 2020). La pérdida y fragmentación del hábitat como consecuencia del cambio en el uso de la tierra son también impulsores clave de la pérdida actual de biodiversidad y seguramente lo serán también en el futuro más próximo (Vitousek, 1994, Sala et al., 2000). Por tanto, las reducciones constantes del área disponible en cada parche pueden llevar a que éstos sean insuficientes para sostener una población local. Las especies que no son capaces de cruzar a través de paisajes hostiles que no corresponden a su hábitat original (matriz) se limitarán a ocupar parches demasiado pequeños, lo que en última instancia tenderá a reducir el tamaño de la población (Ewers & Didham, 2007). Esto genera consecuencias importantes en las poblaciones, como disminuciones del tamaño efectivo, pérdida de diversidad genética y aumento de la endogamia, volviéndolas susceptibles a enfermedades y a especies invasoras, disminuyendo así la probabilidad de persistencia (Pimm et al., 2006; Mora et al., 2007). Cada vez hay más pruebas que sugieren que la pérdida y la fragmentación del hábitat interactúan negativamente junto con el cambio climático y contribuyen de forma sinérgica a la degradación de la diversidad biológica a nivel de las poblaciones, las especies y/o del

hábitat (McLaughlin et al., 2002; Opdam & Wascher, 2004; Brook et al., 2008; Northrup et al., 2019).

Uno de los procesos clave de las especies que estarían incidiendo en la magnitud de los efectos de estas perturbaciones es la capacidad dispersiva (Montoya, 2008). Si entendemos a la dispersión como el proceso por el cual las poblaciones y especies se redistribuyen en el espacio y el tiempo, ésta representa una de las pocas rutas para que los organismos puedan escapar de los hábitats que están bajo la presión de la fragmentación y de cambios en las condiciones climáticas (Edelsparre et al., 2018). Cuando las condiciones se vuelven desfavorables las especies que logran subsistir son aquellas que son capaces de dispersarse largas distancias, muchas veces se trata de especies de amplia distribución geográfica, con mecanismos de dispersión que permiten una rápida respuesta y la posibilidad de colonizar nuevos sitios (Thomas, 2000; Trakhtenbrot et al., 2005; Clobert et al., 2009; Chen et al., 2011). Al mismo tiempo, se ven favorecidas aquellas especies que son capaces de exhibir variaciones en la propensión a la dispersión en respuesta a las modificaciones del ambiente (Hill et al., 1998; Merckx & Van Dyck, 2006). En cambio, las especies con escasa capacidad dispersiva, con una alta especialización de hábitat y/o con áreas de distribución acotadas, tienden a ser muy vulnerables a estos cambios, lo que se relaciona con una mayor probabilidad de extinción bajo condiciones ambientales adversas (Warren et al., 2001; Bonte et al., 2004; Mattila et al., 2011).

La dispersión también influye en la estructura genética de las poblaciones. El hecho de que el rango de distribución de las especies suele ser más extenso que el alcance de la dispersión de las especies conlleva a que las poblaciones frecuentemente presenten algún grado de diferenciación genética (Balloux & Lugon-Moulin, 2002). El tamaño poblacional efectivo y el nivel de flujo génico entre las poblaciones son factores determinantes del grado de diferenciación de éstas. Cuando las poblaciones cuentan con un intercambio de individuos frecuente, la variación genética tiende a homogenizarse y las poblaciones estarán continuamente recibiendo

variantes desde poblaciones cercanas generando nuevas combinaciones de genes sobre los que potencialmente actuará la selección natural y reducirá los efectos de la deriva genética (Balloux & Lugon-Moulin, 2002). En cambio, poblaciones con bajo flujo génico debido a una escasa capacidad dispersiva, a la fragmentación del hábitat o a la presencia de una barrera física que impida el intercambio de individuos, pueden ser más susceptibles a depresión endogámica y a presentar altos niveles de estructuración en sus poblaciones (Pimm et al., 2006). El impacto negativo de la depresión por consanguinidad puede conducir a la fijación de alelos deletéreos por efectos de la deriva genética, particularmente en poblaciones pequeñas, y en última instancia puede conducir a la extinción de especies y comunidades enteras (Mora et al., 2007). Por lo tanto, el conocimiento de la estructuración de una población puede proporcionar pautas valiosas para las estrategias de gestión y conservación de la biodiversidad (Rossiter et al., 2000; Eizirik et al., 2001).

Los estudios filogeográficos se centran en describir cómo se distribuye la diversidad genética de las poblaciones en el espacio geográfico, y en interpretar dichos patrones en un contexto espacio-temporal con el objetivo de inferir los procesos que los generaron (Berminham & Moritz, 1998; Avise, 2000). A partir de los datos genéticos se puede inferir la historia evolutiva de las poblaciones en un contexto temporal, permitiendo muchas veces la identificación de los factores abióticos (p. ej. cambios en el clima, cambios orogénicos) y/o biológicos (p. ej. dispersión) que moldearon su diversidad actual (Benzie, 1999; Finn et al. 2006; Miller et al., 2006; Ceccarelli et al., 2016; Hrivniak et al. 2020). Sin embargo, los datos genéticos nos brindan poca información sobre cómo la distribución geográfica de las especies ha cambiado a lo largo del tiempo, por lo que, la integración de la información genética con la que nos proporcionan los modelos de distribución de las especies resulta un abordaje complementario. El desarrollo reciente de los Sistemas de Información Geográfica (SIG) y de técnicas estadísticas asociadas, ha permitido incorporar a los estudios la información de los cambios en la distribución geográfica de las especies

(Guisan & Zimmermann, 2000). A partir de la georreferenciación de datos de presencias y/o ausencias, junto con la información que define el espacio ambiental en el que habitan las especies, como las variables climáticas, topográficas, de cobertura vegetal, entre otras, se puede predecir la distribución de las especies en el espacio geográfico en el tiempo presente y proyectarla al pasado y/o futuro (Pliscoff & Fuentes-Castillo, 2011). Incorporar información respecto a cómo se han modificado las distribuciones de las especies históricamente y cómo se esperaría que se modifiquen en el futuro bajo diferentes escenarios de cambio climático, resulta un gran aporte para mejorar los esfuerzos en conservación y para establecer prioridades (Marini et al., 2010).

Organismo de estudio

Las arañas de la Familia Lycosidae, comúnmente conocidas como arañas lobo, comprenden una de las familias más abundantes y diversas en el mundo, con actualmente 127 géneros y 2444 especies (World Spider Catalog, 2022). Se trata principalmente de arañas nocturnas con hábitos de vida errante, que cazan sus presas al acecho y cuyas hembras transportan la ooteca (saco de seda que envuelve los huevos) adherida a las hileras en el extremo del abdomen, y posteriormente, cuando las crías emergen las cargará sobre su dorso hasta que se dispersen (Foelix, 2011). Sin embargo, existe un pequeño grupo que representa menos del 1% de las especies de arañas lobo del mundo (González et al., 2015a), que construyen telas en las que viven toda o parte de su vida (Murphy et al., 2006). Estas especies se encuentran representadas en tres de las once sub-familias: Venoniinae, distribuida en Europa, parte de Asia, América del Norte y Australasia; Hippasinae, que ocurre en el sur de Asia y África; y Sosippinae, que habita en Europa, este de Asia, América del Norte y América del Sur (Piacentini & Ramírez, 2019). Esta última incluye el género *Aglaoctenus* que ha tenido una historia taxonómica muy controvertida. A partir de una revisión del género, realizada por Santos & Brescovit (2001), de las 12 especies

descriptas hasta ese momento solamente dos fueron consideradas especies válidas, *A. castaneus* (Mello-Leitão, 1942) y *A. lagotis*. Posteriormente, los trabajos de Santos et al. (2003) y Piacentini (2011) incorporaron tres especies más al género, quedando representado por *A. yacytata* Piacentini, 2011, *A. puyen* Piacentini, 2011, *A. oblongus* (C. L. Koch, 1847), *A. castaneus* (Mello-Leitão, 1942) y *A. lagotis*.

Una de las especies más estudiadas dentro del género es *Aglaoctenus lagotis* (Holmberg 1876), a la que se le ha confirmado una vida permanente en tela (Santos & Brescovit, 2001). Es decir que sus integrantes son sedentarios y viven toda la vida en una tela tridimensional en forma de embudo (formada por un tubo de seda que se abre en su extremo superior en una extensa sábana, con hilos verticales denominados hilos barrera) que sólo los machos abandonan pocos días después de alcanzar la adultez para salir en busca de hembras (Bucher, 1974; Sordi, 1996). Se considera una especie de amplia distribución dentro del continente (Piacentini, 2011), abarcando desde Venezuela hasta Uruguay (Santos & Brescovit, 2001). Debido a la importancia geográfica de Uruguay en su conservación como límite austral de su distribución, así como a su singularidad evolutiva de construir tela en una familia de especies errantes, ha sido considerada una especie prioritaria para la conservación en este país (Ghione et al., 2017).

A lo largo de su extensa distribución se ha observado una alta variabilidad en cuanto a los patrones de coloración, genitalia de las hembras y tamaños corporales, atribuidos a una alta plasticidad fenotípica de la especie (Santos & Brescovit, 2001). Sin embargo, a partir de estudios comparativos entre poblaciones del centro de Argentina y de Uruguay realizados en los últimos años, en los que se evaluaron aspectos comportamentales y ecológicos, se ha acumulado evidencia que sostiene la existencia de dos grupos o “Formas” bien diferenciadas y aisladas reproductivamente dentro de la especie *A. lagotis*, la Forma I (o Forma sur, según González et al., 2013, 2014, 2015b, 2019), distribuida solamente en Uruguay, y la Forma II (o Forma norte), encontrada tanto en Uruguay como en Argentina (González et al., 2013, 2014, 2015b,

2019). En este sentido, un trabajo de González et al. (en revisión) que integra la información obtenida a partir de análisis filogenéticos y de delimitación molecular de especies, así como información obtenida de comparaciones del nicho ecológico entre las Formas, confirma que la Forma I se encuentra separada de la Forma II tanto a nivel genético como en su nicho sexual (si bien son simpátricas en gran parte de su distribución), lo que reafirma la hipótesis previa de que se trata de especies diferentes. Además, la Forma II estaría subdividida genéticamente en la Forma IIa y Forma IIb (secuencias nucleares y mitocondriales), si bien aún no se han encontrado diferencias en su fenotipo, fenología y/o uso de hábitat que permitan diferenciarlas.

La Forma I presenta un patrón de coloración característico que permite diferenciarla fácilmente de la Forma II, tanto en los individuos inmaduros como adultos (González, 2015; González et al., 2015b). En los individuos inmaduros el cefalotórax es de color anaranjado y se vuelve marrón al alcanzar la adultez (Fig. I). Tanto en la coloración de juveniles como adultos, el abdomen muestra dos bandas blancas dorsolaterales desde las que parten, en un ángulo de 45°, pares de líneas blancas que convergen en la línea media y se tocan entre sí, formando una “V” cuyo vértice apunta hacia el cefalotórax, y presentan dos círculos blancos próximos al pedicelo. En cambio, en la Forma II los individuos muestran una coloración del cefalotórax marrón durante todos los estadios de desarrollo, y las líneas blancas del abdomen en ángulo de 45° no llegan a tocarse en la línea media y no presentan los círculos blancos próximos al pedicelo (González, 2015; González et al., 2015b).



Figura I. Ejemplares de la Forma I de *A. lagotis*: A) Juvenil, B) Macho adulto, C) Hembra adulta en la que se aprecia el patrón de coloración y D) Hembra adulta en su tela. Fotos A, B y C cortesía de Carlos A. Toscano-Gadea.

Si bien ambas Formas tienen un ciclo de vida anual con un solo período reproductivo, difieren profusamente en los patrones fenológicos (González et al., 2014). La Forma I muestra una elevada sincronía en todos los estadios del ciclo de vida, prácticamente sin solapamiento de generaciones. Los juveniles alcanzan la adultez a fines del verano, por lo que el período en el que ocurren los encuentros sexuales es otoñal. Los machos mueren luego de este período y sólo las hembras transcurren copuladas todo el invierno refugiadas en su tubo de seda hasta la primavera, momento en el que realizan la puesta de huevos en una ooteca (o saco de huevos), que será la única en toda su vida (Santos & Brescovit, 2001). Aún viviendo en tela, la ooteca es cargada por la madre sujeta a sus hileras y es cuidada durante el desarrollo de los huevos (como hacen todos los licósidos) que tarda un mes aproximadamente hasta la emergencia de las crías (139 ± 54 crías, Kacevas obs. pers.) a finales de primavera. Las crías permanecen subidas al dorso de la madre

hasta que realizan la primera muda y comienzan la dispersión (Kacevas obs. pers.). A diferencia del resto de los licósidos en los que la dispersión implica que la madre emprenda una caminata para que las crías vayan descendiendo e inicien la vida solitaria, las madres de *A. lagotis* no abandonan en ningún momento su tela, sino que son las propias crías las que van descendiendo de la madre y abandonando la tela, de hecho, se ha observado que las crías suelen descender de la madre y permanecer en la tela previo a abandonarla (González datos no publicados). También resulta algo frecuente de observar, la presencia de una alta densidad de pequeñas telas con crías próximas a las telas maternas (González & Kacevas obs. pers.), lo que ha llevado a sospechar que la capacidad dispersiva de las crías es escasa, ya que éstas no serían capaces de dispersarse por el aire (“Ballooning”) como sí lo hacen otros licósidos (Richter, 1970). Las madres mueren luego de la culminación del período maternal y las crías continúan su etapa de crecimiento y desarrollo en tela durante todo el verano, hasta finalmente alcanzar la madurez sexual hacia fines del mismo (González et al., 2014). La Forma II en cambio, presenta patrones fenológicos mucho más laxos, ya que se observa una mayor superposición de estadíos, lo que implica que existe una menor sincronía respecto a la Forma I. Los juveniles alcanzan la madurez sexual en primavera, por lo que la época reproductiva transcurre durante primavera y verano. En esta forma no hay separación temporal del período sexual con el período maternal, sino que la construcción de la ooteca ocurre a continuación de los encuentros sexuales. Las crías abandonan la tela materna y continúan la etapa de crecimiento y desarrollo en tela durante el otoño y el invierno hasta alcanzar la adultez a comienzos de la primavera (González et al., 2014; González, 2015).

La Forma I presenta una distribución muy acotada de rango geográfico ya que hasta el momento ha sido registrada solamente en Uruguay (González, 2015; González et al., en revisión). Dentro de este país suelen encontrarse en simpatria con la Forma II, pero no son sintópicas ya que se diferencian en el microhábitat que ocupan (González et al., 2014). La Forma I está estrechamente asociada a ambientes

abiertos como los pastizales, en los que construye sus telas ocupando solamente el estrato herbáceo. En cambio, la Forma II ocupa una mayor diversidad de ambientes, siendo ambientes cerrados como montes serranos y ribereños su microhabitat en Uruguay (en Argentina se las encuentra también ocupando ambientes abiertos de pastizales). Construyen sus telas a diferentes alturas ocupando una mayor variedad de estratos, ya sea sobre arbustos y árboles, así como también sobre el estrato herbáceo (González et al., 2014, 2015b).

Los requerimientos de la Forma I parecerían ser más específicos que los de la Forma II, lo que sugiere una mayor vulnerabilidad de dicha forma a los posibles efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat y al cambio climático inminente. El hecho de ser una habitante estricta de los pastizales naturales de Uruguay, el bioma más extendido, pero a su vez el más transformado y menos conservado (Carvalho et al., 2008; Lezama et al., 2014), implica un riesgo y un desafío aún mayores para asegurar su viabilidad en el futuro. La principal causante de la reducción de los pastizales es la conversión a cultivos (Wright & Wimberly, 2013), en especial aquellos que han tenido un auge reciente por el aumento de sus precios internacionales como maíz, soja, trigo y canola (Henwood, 1998; Paruelo et al., 2006; Wright & Wimberly, 2013), así como la transformación de grandes extensiones destinadas a la forestación (Baldi & Paruelo, 2008; Modernel et al., 2016). La agricultura de la región ha experimentado un cambio trascendente en los últimos 20 años con un incremento sustancial en las áreas de siembra, incorporando nuevas áreas a las ya tradicionalmente agrícolas (Brazeiro et al., 2020). Las grandes extensiones cultivadas resultan en una matriz vegetal homogénea donde no es frecuente encontrar telas de *A. lagotis*, ya que se ha visto que para la construcción de las complejas telas tridimensionales son necesarias estructuras vegetales heterogéneas que permitan su sostén (González et al., 2015c).

Si bien el conocimiento respecto al impacto que genera la transformación de los pastizales sobre la biodiversidad terrestre es escaso (Medan et al., 2011),

evidencia reciente sugiere que la modificación del paisaje de los pastizales en el Río de la Plata, debida al cambio en el uso de la tierra, podría tener impactos significativos y negativos sobre la biodiversidad y los servicios ecosistémicos (Modernel et al., 2016). Sin embargo, la mayor parte de la información existente sobre los efectos de esta transformación a gran escala se ha obtenido de estudios en aves y mamíferos, reportándose reducciones del rango geográfico y/o de abundancias particularmente en especies especialistas de estos ambientes (Medan et al., 2011; Azpiroz et al., 2012; da Silva et al., 2015), pero poco se sabe sobre los posibles efectos sobre especies de arañas especialistas de los pastizales.

Si bien el hecho de *A. lagotis* de pertenecer al pequeño grupo de las arañas lobo que viven en tela y a que en Uruguay se encuentra el límite sur de su distribución, ha llevado a incluirla en la lista de prioridades para la conservación, aún no se cuenta con información que contribuya a evaluar su estatus actual y permita diseñar estrategias adecuadas para asegurar su persistencia. Algunas de las características de esta Forma I previamente mencionadas, como el ser sedentaria, con un ciclo de vida anual muy sincrónico, con una única camada de crías en toda su vida, parecerían ser factores que reflejan una mayor susceptibilidad a las modificaciones del entorno. Asimismo, su distribución acotada en el rango geográfico, la escasa capacidad dispersiva sugerida, así como el hecho de ser específica de un hábitat que se encuentra en constante decremento como consecuencia de las actividades antrópicas, aumentarían aún más su vulnerabilidad, poniendo en riesgo su conservación. La incorporación de estudios que brinden información sobre la capacidad dispersiva de esta Forma I, contar con una caracterización genética de la diversidad y estructuración de las poblaciones, así como incorporar información sobre su distribución actual y cómo se ha modificado respecto al pasado y cómo se proyecta al futuro bajo escenarios de cambio climático, permitirá generar insumos que aporten a la definición de estrategias de conservación en el futuro, y ayudará a conocer sobre el comportamiento de dispersión de este tipo de licósido y sobre su historia evolutiva.

Objetivo general

Investigar la capacidad de dispersión aérea, distribución y estructuración genética de la Forma I de la araña lobo de tela *Aglaoctenus lagotis* (Holmberg, 1876), integrando información de datos comportamentales, genéticos y ambientales que aporten a su conservación.

Objetivos específicos

Objetivo específico 1: Evaluar en condiciones controladas de cautiverio y en campo la existencia del comportamiento de dispersión aérea en la Forma I de *A. lagotis*.
(Capítulo 1)

Objetivo específico 2: Estudiar la diversidad y estructuración genética de la Forma I de *A. lagotis* a lo largo de su distribución geográfica. (Capítulo 2)

Objetivo específico 3: Modelar la distribución potencial contemporánea de la Forma I de *A. lagotis* y proyectar la predicción en el pasado (Último Máximo Glacial y Holoceno) y en el futuro (años 2050 y 2070). (Capítulo 2)

CAPÍTULO 1

Comportamiento de dispersión aérea en la Forma I de *A. lagotis*

Introducción

La dispersión es una función básica de los seres vivos que implica alejarse del sitio de nacimiento hacia el sitio de reproducción (Nathan, 2006). Este desplazamiento de los individuos tiene fuertes implicaciones ecológicas y evolutivas para las especies, incluyendo la habilidad de modificar o expandir sus rangos de distribución (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2012). A nivel poblacional, es un determinante de la estructura espacial de las poblaciones, con importantes consecuencias en la conservación de las especies. Permite mantener una alta conectividad (o flujo génico) entre poblaciones, disminuyendo el riesgo de extinción, ya sea por procesos estocásticos (como la deriva genética, cuellos de botella) o por reducciones de la variabilidad genética a partir de un aumento de la endogamia (Frankham, 1995; Bowler & Bentos, 2005). La dispersión también puede estar asociada a una serie de ventajas a nivel individual, como disminuir la competencia intraespecífica, facilitar la búsqueda de recursos (alimento, pareja, refugio), permitir la colonización de nuevos ambientes y huir de condiciones ambientales adversas (Nunes, 2007; Ronce, 2007). Sin embargo, el proceso dispersivo puede verse limitado debido a una serie de costos de diferentes tipos: a) costos energéticos, pérdida de energía invertida en desplazamientos y en el desarrollo de la maquinaria dispersiva (desarrollo de musculatura, alas); b) costos de riesgo, aumento de la mortalidad debida a la exposición a potenciales depredadores, exposición a condiciones adversas o a la ausencia de sitios adecuados para establecerse; c) costos de tiempo, durante la dispersión no se estará dedicando tiempo a otras actividades vitales; y d) costos de oportunidad, pérdida de posibles ventajas existentes en desarrollar adaptaciones locales al sitio natal (Bonte et al., 2012). La evaluación de estos posibles costos y beneficios repercutirá en la

propensión a la dispersión, y podrá verse afectada a su vez por procesos de fragmentación y pérdida de hábitat, ya sea por urbanización, actividades agropecuarias, turismo y cambios a nivel climático, poniendo en riesgo la conservación de las especies (Travis & Dytham, 1999; Travis et al., 2013).

El mecanismo de dispersión más extendido en las arañas es la dispersión ambulatoria, en la que los individuos realizan caminatas de corta distancia hasta alcanzar un sitio adecuado para alimentarse o aparearse (Bonte et al., 2003a). Sin embargo, muchas especies de arañas han desarrollado un modo particular de dispersión conocido como “Ballooning” (Decae, 1987), que consiste en la liberación de hilos de seda que son arrastrados por el viento y hacen que las arañas logren despegar y desplazarse utilizando las corrientes de aire. El tamaño de las arañas suele ser limitante de este mecanismo de dispersión aérea, quedando restringido a los estadios juveniles, o adultos en especies de pequeño tamaño como los de la familia Linyphiidae (Greenstone et al., 1987; Weyman et al., 2002). Se han realizado registros de individuos haciendo “Ballooning” a 880 km de distancia de la costa y en aviones a alturas cercanas a los 5 km, lo que demuestra el largo alcance que puede tener este tipo de dispersión (Glick, 1939; Forster, 1971).

Son varias las conductas que pueden preceder al momento del despegue de las arañas (conductas “pre-Ballooning”) y son utilizadas como indicadores de la existencia de este tipo de dispersión (Decae, 1987; Eberhard, 1987). La conducta exclusivamente registrada en las arañas del infraorden de las “araneomorfas” (o arañas “modernas”) es el “Tip-toe” (Bell et al., 2005). Esta conducta comienza cuando la araña trepa a un punto alto, se orienta en la corriente de aire, estira las patas hasta quedar en “puntitas”, eleva el abdomen y libera hilos de seda que son llevados por el viento hasta provocar el despegue del individuo (Richter, 1970). Otra de las conductas previas al “Ballooning” es el “Drop on a dragline”, típicamente registrado en arañas del infraorden de las “megalomorfas” (Coyle, 1983; Ferretti et al., 2013), y aunque con menor frecuencia, también registrado en “araneomorfas” (Decae, 1987; Postiglioni et

al., 2017; Carlozzi et al., 2018). La araña, al detectar la corriente de aire, asciende a un punto alto, se deja caer mediante un hilo de seda que adhiere a un punto de anclaje y queda pendiendo hasta que el viento comienza a moverla de forma pendular y la arrastra provocando el despegue (Decae, 1987; Eberhard, 1987). Algunos autores proponen que la ausencia de “Tip-toe” implica una forma de dispersión más primitiva y de corto alcance (Ferretti et al., 2013), con escasos efectos a nivel geográfico, ya que no se han observado patrones de distribución muy diferentes entre “migalomorfas” que realizan “Ballooning” mediante “Drop on a dragline” y las que se dispersan de forma ambulatoria (Bell et al., 2005).

El estudio de los posibles efectos que los factores ambientales tienen en la propensión al “Ballooning” ha captado la atención de los investigadores y ha sido motivo de discusión (Richter, 1970; Vugts & Van Wingerden, 1976; Bishop, 1990; Greenstone, 1990; Weyman, 1993; Reynolds et al., 2007). Existe un consenso en que la velocidad del viento es uno de los factores con mayor incidencia en el desencadenamiento del “Ballooning” (Vugts & Van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Weyman, 1993; Simonneau et al., 2016). También la temperatura se ha indicado como positivamente correlacionada con la propensión al “Ballooning”, tanto en laboratorio como en campo (Bishop, 1990; Bonte et al., 2003b; Simonneau et al., 2016). Las condiciones ideales para el “Ballooning” por tanto, se alcanzarían principalmente durante el día, cuando la temperatura asciende de forma rápida luego de noches frías, y cuando las corrientes de aire son suaves (Vugts & Van Wingerden, 1976; Weyman, 1993), si bien existen escasos registros de ocurrencia de “Ballooning” en el campo durante la noche (Postiglioni et al., 2017). Más recientemente varios estudios proponen que las arañas son capaces de censar también los campos electrostáticos de la tierra y de utilizarlos para desencadenar el “Ballooning” (Morley & Robert, 2018; Narimanov et al., 2021), aunque aún restan estudios para esclarecer cómo incide esta variable y cómo interactúa con el resto de las variables ambientales en la decisión de las arañas de dispersarse (Morley & Gorham, 2020). Además de los

factores ambientales, el estado nutricional de las crías y la alimentación de las madres son factores que también se vinculan a la propensión de dispersarse por el aire (Mestre & Bonte, 2012). Por otra parte, las características del paisaje también son importantes. Los individuos que se dispersan por el aire no tienen control sobre donde aterrizan, por tanto, el riesgo del “Ballooning” será mayor en ambientes altamente fragmentados (Bonte, 2013). Sumado a esto, el grado de especialización al hábitat de las especies también incide, ya que se ha observado en algunos casos que especies con un mayor grado de especialización muestran una menor propensión a realizar “Ballooning” que especies que habitan en una amplia variedad de hábitats, debido a que el costo asociado a esta dispersión sería menor en especies más generalistas (Bonte et al., 2003c). Por tanto, sería de esperar que, en un contexto de fragmentación del hábitat, especies que además sean especialistas tiendan a disminuir la propensión a dispersarse, resultando más susceptibles al riesgo de extinción que las especies más generalistas (Bonte et al., 2003c).

Diversos estudios señalan la existencia de “Ballooning” en los estadios juveniles de las arañas lobo (familia Lycosidae) (Glick, 1939; Richter, 1970; Greenstone, 1982; Bell et al., 2005; Bonte et al., 2006). Se trata de arañas errantes que cazan sus presas al acecho sin la construcción de telas (Foelix, 2011). Las hembras cargan su saco de huevos adherido a las hileras y una vez que las crías emergen, suben al dorso de la madre que cuida de ellas hasta el momento de la dispersión (Foelix, 2011; Yip & Rayor, 2014). Sin embargo, existen unas pocas especies de la sub-familia Sossipinae que, a diferencia del resto de los licósidos, construyen telas en las que viven durante parte o todo el ciclo de vida (Capocasale, 1990; Santos & Brescovit, 2001; Brady, 2007), y en las que no hay estudios hasta el momento enfocados en evaluar el comportamiento de dispersión aérea.

Aglaoctenus lagotis es una araña lobo de tela, una especie sudamericana de vida permanente en tela (Santos & Brescovit, 2001; Piacentini, 2011). La estructura de estas telas es tridimensional y en forma de embudo (Sordi, 1996). En esta especie

sólo los machos adultos abandonan sus telas para ir en búsqueda de las hembras y reproducirse (Bucher, 1974). Las hembras cuidan la ooteca y posteriormente a sus crías. Durante el cuidado maternal las crías se alimentan de presas pre-digeridas por la madre hasta que comienzan a alejarse de la tela materna y continúan la vida en solitario (Sordi, 1996; Stefani et al., 2011).

La Forma I de *A. lagotis* es una habitante estricta de los pastizales de Uruguay, único país donde ha sido reportada hasta el momento (González et al., 2014; 2015b) y donde ha sido declarada como una especie prioritaria para la conservación (Ghione et al., 2017). En condiciones naturales puede encontrarse con una distribución espacial agregada (González, 2015), principalmente notoria en el período de presencia de crías, que se encuentran rodeando las telas maternas (González et al., 2014; Stefani & Del-Claro, 2014). Además, para la construcción de sus telas tridimensionales esta especie requiere de una estructura vegetal heterogénea y permanente que las sostenga (González et al., 2015c), lo que parece cada vez más una limitación frente al aumento de la frontera agrícola y forestal, así como la urbanización existente en nuestro país (Brazeiro et al., 2020). Estas modificaciones en el uso del suelo han provocado una reducción de los pastizales naturales generando procesos de fragmentación y pérdida de hábitat (Carvalho et al., 2008; Wright & Wimberly, 2013), que han facilitado la distribución en parches cada vez más aislados de diferentes organismos.

A partir de los aspectos mencionados, en este estudio se planteó evaluar la existencia de comportamiento de dispersión aérea ("Ballooning"), en condiciones controladas de cautiverio y en campo, en la Forma I de *A. lagotis*. La hipótesis que se puso a prueba plantea que, si bien la dispersión aérea es una estrategia común en las arañas y muy reportada en los licósidos, la Forma I de *A. lagotis* no presenta este comportamiento. Esto se debería a la especificidad de hábitat observada en esta araña, y coincidiría con la observada permanencia de un alto porcentaje de crías alrededor de la tela materna. Estudiar si la Forma I de *A. lagotis* es capaz de

dispersarse por el aire nos permitirá conocer más sobre su comportamiento dispersivo y también sobre su potencial capacidad de hacer frente a los inminentes cambios en el ambiente, su capacidad de mantener las poblaciones interconectadas, y su posibilidad de colonizar nuevos sitios y modificar su rango de distribución.

Metodología

Para poner a prueba la existencia de dispersión aérea en la Forma I de *A. lagotis* se desarrollaron experimentos de dispersión aérea tanto en el laboratorio como en el campo. Se seleccionó la localidad de San Jacinto, Canelones (34° 30' 48.2" S, 55° 57' 34.2" O, Fig. 1.1) como sitio de colecta de las arañas y para llevar a cabo los experimentos de campo. Como control positivo de los experimentos de dispersión aérea se incluyó a la araña lobo *Schizocosa malitiosa* (Tullgren, 1905), especie típicamente errante, también presente en dicha localidad y cuya capacidad de dispersarse por el aire ha sido reportada previamente (Postiglioni et al., 2017; Carlozzi et al., 2018).

Marcado de telas en campo y recolección de hembras con ooteca de *Aglaoctenus lagotis*

El 23 de julio de 2019 se realizó una salida de campo a la localidad de San Jacinto, Canelones, en la que participaron cinco investigadores. Se realizó una búsqueda diurna de hembras de *A. lagotis* en sus telas. En cada tela en la que se confirmó la presencia de la hembra se colocó una estaca de 1 m de altura con cinta reflectiva en su extremo. Se numeraron y georeferenciaron un total de 25 telas para facilitar su búsqueda en primavera, cuando las hembras se encontrasen con el saco de huevos (ooteca).

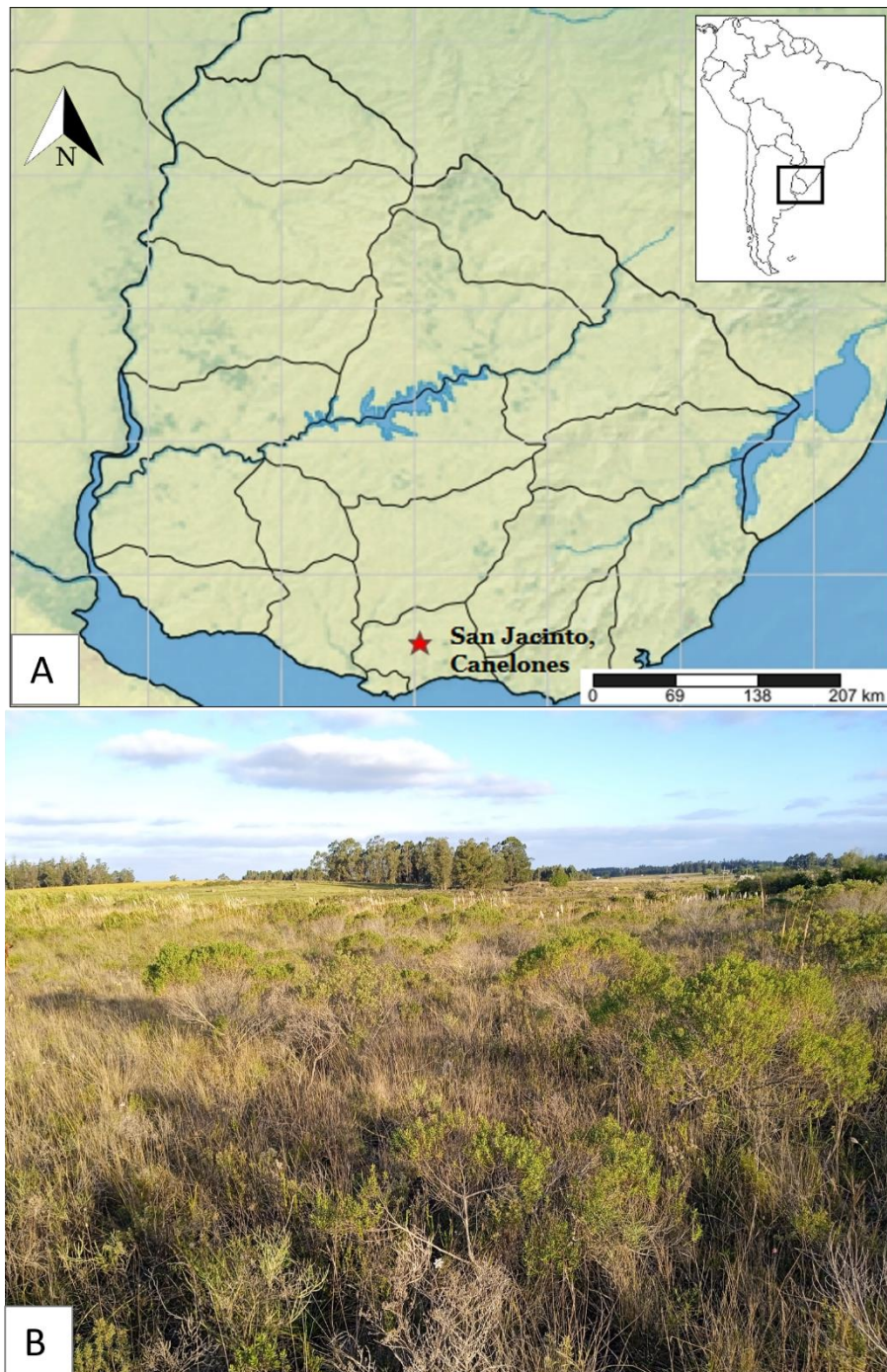


Figura 1.1. A) Sitio de colecta y de experimentación a campo de *A. lagotis* y de *S. malitiosa*. B) Ambiente del sitio de colecta y de experimentación.

Debido a la gran sincronía que presenta esta especie (González et al., 2014), a partir del mes de setiembre se realizó un seguimiento semanal de las hembras de las telas marcadas para detectar el momento en que comenzara el cuidado de la ooteca. Una vez detectado ese momento se esperó un período de 15 días para que continuara

el desarrollo de los huevos en condiciones naturales. Posteriormente, el 29 de setiembre de 2019 se recolectaron nueve de las hembras con ooteca y fueron trasladadas al laboratorio del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva del IIBCE.

Recolección de hembras de *Schizocosa malitiosa*

Durante el mes de julio de 2019 se recolectaron seis hembras y tres machos de *S. malitiosa*, mediante la técnica de colecta manual nocturna con linterna cabezal. Se trasladaron al laboratorio del Departamento de Ecología y Biología Evolutiva donde se realizaron experimentos de cortejo y cópula, para asegurar que las hembras hubieran copulado y poder obtener su descendencia.

Cría y mantenimiento en laboratorio

Las hembras con ooteca de *A. lagotis* se alojaron en recipientes plásticos de 25 cm de largo, 15 cm de ancho y 13 cm de alto, con aserrín como sustrato, palos secos para sostén en la construcción de las telas y suministro de agua. Las hembras de *S. malitiosa* luego de copuladas se colocaron en recipientes cilíndricos de vidrio de 21 cm de diámetro y 10 cm de altura, con arena como sustrato y suministro de agua. Todos los ejemplares fueron alimentados semanalmente con moscas domésticas (*Musca domestica*, Muscidae) y larvas de tenebrio (*Tenebrio molitor*, Tenebrionidae). Una vez emergidas las crías de ambas especies se esperó como tiempo mínimo una semana a que las crías mudaran y descendieran de la madre para utilizarlas en los experimentos. Tanto para las experiencias de laboratorio como de campo se utilizaron las mismas camadas de crías.

Experimento de dispersión aérea en laboratorio (OE-1-A)

Se realizaron experiencias con *A. lagotis* y *S. malitiosa*, durante el día y la noche. El diseño experimental (Fig. 1.2) se basó en el utilizado por Carlozzi et al. (2018). Sobre el extremo de una mesa de 2 m de largo y 1 m de altura, se colocó un recipiente cilíndrico con agua al ras para evitar el escape de las crías. Dentro de ese recipiente se colocó una “isla”, formada por un recipiente cilíndrico, con arena al ras.

En el centro de la isla se colocaron cuatro pastos largos (*Panicum racemosum*). Separado de la mesa, para evitar la incidencia de la vibración de la superficie en el comportamiento de las arañas, se colocó un ventilador formando un ángulo de 45° con la horizontal. Esta inclinación permitió generar una corriente de aire en sentido ascendente y mediante la conexión a un *dimmer* se pudo regular la intensidad del viento de forma que no excediera los 3 m/s (medida con anemómetro digital Micratech MT-905C), velocidad máxima del viento reportada para inducir el “Ballooning” en otras especies (Richter, 1970; Vughts & Van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Weyman, 1993; Simonneau et al., 2016). Para las experiencias nocturnas se utilizó como fuente de iluminación una lámpara de luz roja (40 W) de forma de evitar la exposición directa a la luz blanca.

Las experiencias diurnas se realizaron entre las 15:00 h y las 19:00 h y las nocturnas se realizaron entre las 20:00 h y las 23:00 h, entre el 31 de octubre al 10 de diciembre de 2019. Cada experiencia se llevó a cabo con un grupo de tres arañitas provenientes de la misma madre, y tuvo una duración de 15 minutos después de colocar el grupo de arañitas en la arena de la isla, o hasta que las tres crías realizaran “Ballooning”. Se utilizaron un total de 168 crías de *A. lagotis* correspondientes a 56 experiencias (28 diurnas y 28 nocturnas) y un total de 150 crías de *S. malitiosa* correspondientes a 50 experiencias (25 diurnas y 25 nocturnas), sin reutilizar las arañas. La edad de las crías, medida en días desde que eclosionaron, fue de 17 días (rango: 10-26) para *A. lagotis* y de 15 días (rango: 10-22) para *S. malitiosa*. Los datos de temperatura y humedad registrados durante las experiencias se resumen en la Tabla 1.1.

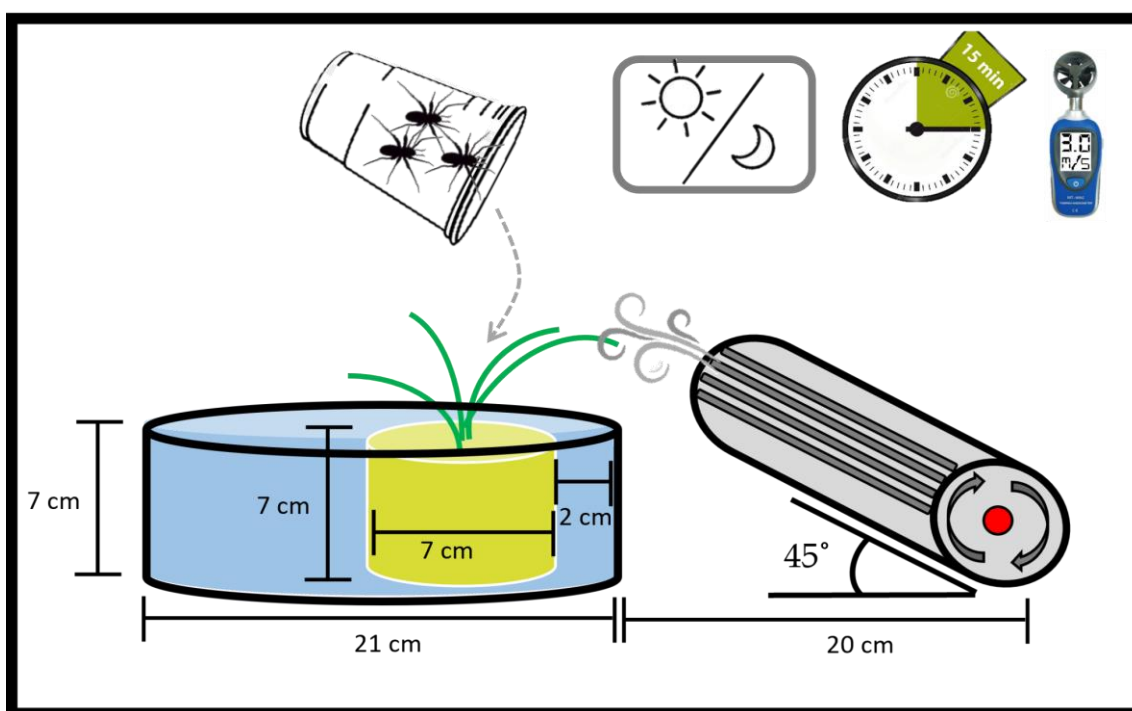


Figura 1.2. Diseño experimental para evaluar dispersión aérea en laboratorio.

Tabla 1.1. Registros de temperatura (°C) y humedad (%) promedio durante las experiencias para evaluar dispersión aérea con crías de *A. lagotis* y *S. malitiosa* durante el día y la noche en condiciones de laboratorio.

Especie	Temperatura (°C)	Humedad (%)
<i>A. lagotis</i>	Día: $24,6 \pm 1,3$	Día: $52,2 \pm 2,6$
	Noche: $22,9 \pm 1,7$	Noche: $47,6 \pm 5,4$
<i>S. malitiosa</i>	Día: $25,5 \pm 1,1$	Día: $53,8 \pm 1,4$
	Noche: $24,8 \pm 1,4$	Noche: $44,0 \pm 5,5$

Para cada experiencia se registraron las conductas: “Subida”, “Extremo”, “Puenteo”, “Tip-toe”, “Drop on a dragline” y “Ballooning” (ver descripción en Tabla 1.2). Mediante observación directa se registraron presencia/ausencia de cada conducta y el número de ocurrencias. Los registros de presencia/ausencia se registraron por experiencia, mientras los conteos de ocurrencias (N° de eventos) se consideraron como la sumatoria de los comportamientos individuales de cada cría de

la tríada. Las experiencias correspondientes a cada especie se llevaron a cabo de forma intercalada durante los mismos días, para asegurar que las crías de ambas especies fueron expuestas a condiciones similares.

Tabla 1.2. Descripción de las conductas registradas en las experiencias para evaluar dispersión aérea con crías de *A. lagotis* y *S. malitiosa*.

Conducta	Descripción
Subida	La araña trepa el pasto en dirección ascendente
Extremo	La araña llega a la punta del pasto
Puenteo	La araña camina entre pastos apoyada en un hilo de seda
“Tip-toe”	La araña estira las patas, eleva el abdomen y libera un hilo de seda
“Drop on a dragline”	La araña se deja caer sobre un hilo de seda hasta quedar pendiendo del pasto
“Ballooning”	La araña se desplaza por el aire sujeta a un hilo de seda que es arrastrado por el viento

Experimento de dispersión aérea a campo (OE-1-B)

Se realizaron experiencias con *A. lagotis* y *S. malitiosa*, durante el día y la noche. Las experiencias diurnas se realizaron entre las 16:00 h y las 18:00 h y las experiencias nocturnas entre las 20:00 h y las 23:00 h, y se desarrollaron durante el mismo periodo en que se realizaron las experiencias de laboratorio (desde el 31 de octubre al 10 de diciembre de 2019). A diferencia de las experiencias en cautiverio, las crías fueron puestas de a una sobre un pasto alto de *Stipa charruana* (Gramineae) (Fig. 1.3), siguiendo la metodología de Postiglioni et al. (2017). Cada experiencia comenzó al colocar cada arañita individualmente en el pasto a una altura aproximada de 15 cm del suelo, y tuvo una duración de 15 minutos o hasta que la cría realizara “Ballooning”. Se realizaron 60 experiencias con *A. lagotis* (35 diurnas y 25 nocturnas) y 60 experiencias con *S. malitiosa* (28 diurnas y 32 nocturnas). Los individuos se usaron solo una vez. La edad promedio de las crías de *A. lagotis* fue de 17 días (rango: 8-24) al igual que la edad promedio de las crías de *S. malitiosa* (rango: 11-23). Para cada

experiencia se registraron las conductas: Subida, Extremo, Puenteo, “Tip-toe”, “Drop on a dragline” y “Ballooning” (ver descripción en Tabla 1.2). Mediante observación directa se registraron presencia/ausencia de cada conducta y el número de ocurrencias. Las experiencias correspondientes a cada especie se llevaron a cabo de forma intercalada durante los mismos días, para asegurar que las crías de ambas especies fueran expuestas a condiciones climáticas similares.

Los datos de temperatura y humedad se registraron con un termohigrómetro digital (SH-117 Cornwall Electronics) y, antes y durante las experiencias, se verificó que la velocidad del viento a la altura del pasto no fuera superior a los 3 m/s. Los datos de presión atmosférica se obtuvieron del Instituto Oficial de Meteorología de Uruguay (INUMET, estación meteorológica ubicada en Aeropuerto Internacional de Carrasco, a 20 km del sitio de estudio).



Figura 1.3. Diseño experimental para evaluar dispersión aérea a campo.

Análisis de datos

Tanto para los experimentos de laboratorio como de campo se comparó el número total de eventos de cada conducta entre las experiencias diurnas y nocturnas, y entre especies, mediante modelos lineales generalizados de efectos mixtos (glmm) bajo una distribución binomial negativa (distribución que mejor se ajustó a la variable

de conteo). La identidad de la especie y el momento del día de las experiencias (día/noche) se establecieron como factores fijos, mientras que la variable “identidad de la madre” se estableció como factor aleatorio (debido a que se ha demostrado que el efecto materno incide en la propensión al “Ballooning”; Mestre & Bonte, 2012; Yip et al., 2019). Además, se calcularon las prevalencias de estos comportamientos y se compararon entre especies y entre los momentos del día (día/noche) mediante modelos lineales generalizados de efectos mixtos bajo una distribución binomial (distribución que se ajustó a la variable binaria de presencia/ausencia), definiendo los factores fijos y aleatorios de forma similar a los modelos de ocurrencias definidos previamente. Dicho modelo permitió evaluar si existían diferencias estadísticamente significativas en la probabilidad de obtener una determinada conducta (presencia) entre las especies o entre los momentos del día. El modelado en ambos casos se realizó mediante el paquete glmmTMB (Brooks et al., 2017) en el software R (R Core Team, 2019). La selección de la distribución de probabilidad en la que se enmarcó el análisis y el cumplimiento de los supuestos se realizó siguiendo métodos estandarizados para modelos lineales generalizados (Zuur et al., 2009).

Para las variables ambientales registradas en las experiencias en campo, como la temperatura, humedad, presión atmosférica, y también para la variable edad de las crías, se realizó un análisis exploratorio en el que se observó mediante histogramas, cómo se distribuían estas variables a lo largo de las experiencias diferenciando entre las experiencias diurnas y nocturnas. Se realizó el test de correlación de Pearson para la determinación de las variables que tuvieran un coeficiente de correlación superior a 0,8, para no incluirlas en los modelos de evaluación de la incidencia de estas variables en los comportamientos. Las variables temperatura y humedad resultaron correlacionadas con un coeficiente de correlación mayor a 0,8 (Tabla 1.3) por lo que se consideró la temperatura y no la humedad en los análisis posteriores. Mediante modelos lineales generalizados se evaluó la incidencia de la temperatura, presión atmosférica y edad de las crías en la prevalencia al “Ballooning” para ambas especies,

sin diferenciar a qué momento del día correspondía cada experiencia. Se realizó una selección de modelos mediante el comando *stepAIC* en R que busca simplificar el modelo. A cada modelo seleccionado se le evaluó su rendimiento mediante las curvas ROC (*Receiver Operating Characteristics*, siglas en inglés) y el criterio AUC (*Area Under the Curve*, siglas en inglés) del área bajo la curva, que miden la relación de compromiso entre la sensibilidad y especificidad del modelo, es decir, qué tan bueno es el modelo para distinguir entre dos cosas, utilizando el valor AUC como resumen del rendimiento o capacidad predictiva del modelo. Con el fin de analizar si existía un efecto de las variables ambientales registradas y de la edad de las crías en la conducta de “Ballooning” en dicho momento del día, se realizó el mismo análisis solamente para las experiencias diurnas, momento del día donde el “Ballooning” fue más frecuente (ver resultados).

Tabla 1.3. Matriz de correlación de Pearson entre las variables edad de las crías, presión atmosférica, temperatura y humedad, durante las experiencias para evaluar dispersión aérea en el campo. Los valores bajo la diagonal representan el coeficiente de correlación de Pearson (r) y en negrita se presentan los valores de $r \geq |0,8|$.

	Edad	Presión atmosférica	Temperatura	Humedad
Edad	-			
Presión atmosférica	-0,088	-		
Temperatura	0,20	-0,45	-	
Humedad	-0,08	0,36	-0,82	-

Experimento con trampas adhesivas en el campo (OE-1-C)

Para evaluar la existencia de dispersión aérea en condiciones naturales (sin intervención experimental) se colocaron, en el campo, paneles con trampas adhesivas rodeando las telas de cuatro hembras de *A. lagotis* que tuvieran las crías en el dorso. Se realizaron salidas de campo previas para marcar telas de hembras copuladas, las

cuales tuvieron un seguimiento semanal para detectar el momento de construcción de la ooteca y la posterior emergencia de las crías. Una vez detectada la emergencia de las crías se esperó una semana a que mudaran y comenzaran el período de dispersión (Walker et al., 2003; Dolejš et al., 2012; Postiglioni et al., 2017). Las trampas se colocaron el 16 de octubre del 2020 y los registros se realizaron de forma continua durante siete días. Cada tela materna se rodeó con ocho trampas adhesivas rectangulares, cada una de 60 cm de alto y 30 cm de ancho (Fig 1.4). Cuatro de las trampas se colocaron a un metro de distancia del tubo de seda de la tela y a 20 cm del suelo (trampas bajas), cubriendo los cuatro puntos cardinales (N, S, E y O). Las otras cuatro se colocaron a dos metros de distancia del tubo de la tela y a 80 cm del suelo (trampas altas) cubriendo los puntos cardinales intermedios (NE, SE, NO, SO). Con esta distribución de las trampas se buscó abarcar en mayor medida las posibles orientaciones y alturas de despegue de las crías al momento de dispersarse por el aire y evitar interferir en la llegada de las corrientes de aire a la tela (confirmado mediante el uso de un anemómetro de mano). Durante los siete días se registró, al amanecer y al anochecer, la presencia de crías adheridas de la especie y la altura a la que se pegaron.

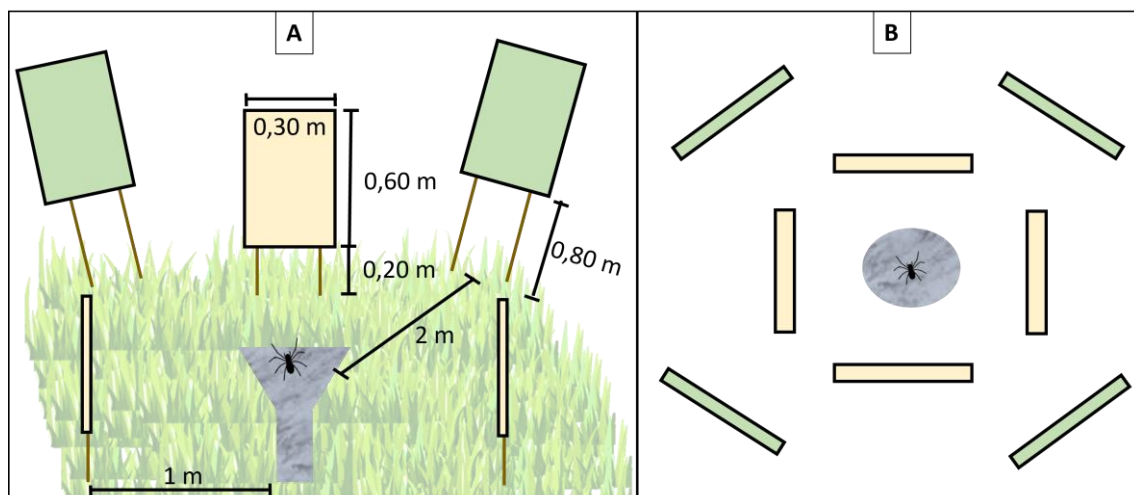


Figura 1.4. Disposición de trampas adhesivas rodeando la tela de la hembra de *A. lagotis* con crías a campo: A) Esquema en vista frontal; B) Esquema en vista superior. En amarillo se representan las trampas bajas (N = 4) y en verde las trampas altas (N = 4).

Resultados

Experimento de dispersión aérea en laboratorio (OE-1-A)

Comparaciones entre especies

La conducta de “Ballooning” se registró tanto en *A. lagotis* como en *S. malitiosa* (control positivo del experimento), y no difirió significativamente entre las especies según el modelado de presencia/ausencia del comportamiento en cada experiencia ($X^2 = 2,41$, $p = 0,12$, Fig.1.5). En las pruebas con crías de *A. lagotis* se registró “Ballooning” en 15 experiencias de las 56 realizadas (27%), mientras que en *S. malitiosa* se registró “Ballooning” en 24 experiencias de las 50 realizadas (50%).

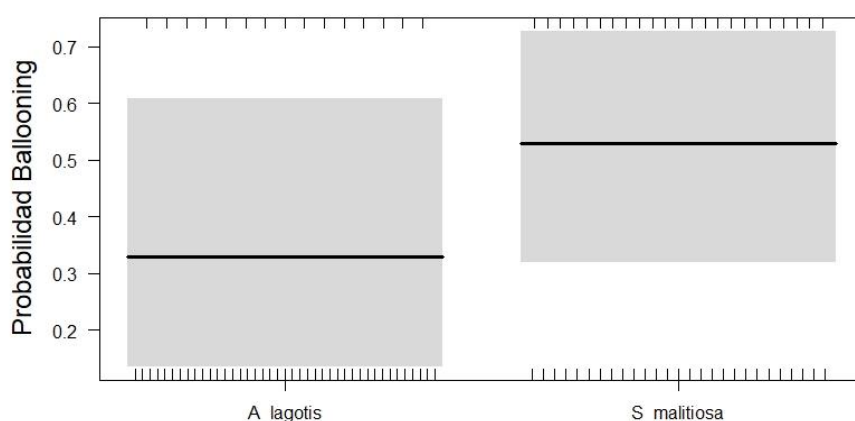


Figura 1.5. Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Ballooning” en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa* de acuerdo con el modelo planteado, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior).

En referencia a las conductas que antecedieron al momento del despegue de las crías, y por tanto el comienzo del “Ballooning”, se encontraron estrategias diferentes entre ambas especies. En particular la conducta “Tip-toe” antecedió al “Ballooning” solamente en las experiencias con *S. malitiosa* (media $\pm$ DE = $0,52 \pm 0,7$), no registrándose dicho comportamiento en las experiencias de *A. lagotis* (Fig 1.6 A y B).

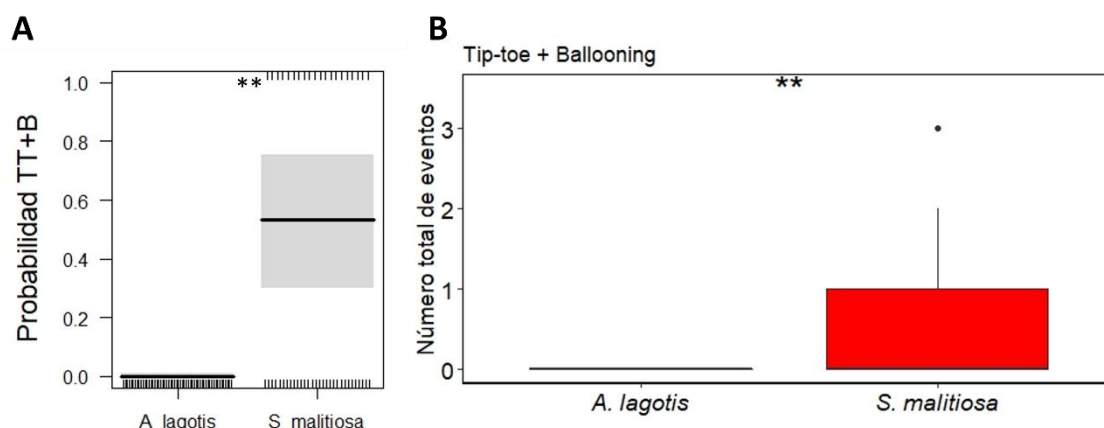


Figura 1.6. A) Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Tip-toe” + “Ballooning” (TT+B) en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” + “Ballooning” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. Para ambos gráficos: **indica la ausencia de convergencia en el modelo, ya que para *A. lagotis* no hay datos de número de ocurrencia ni de presencia.

La conducta “Drop on a dragline” en cambio, fue la que antecedió al “Ballooning” en *A. lagotis*. Si bien la probabilidad de ocurrencia de esta conducta fue similar entre las especies ($X^2 = 3,49$, $p = 0,06$; Fig 1.7A), al comparar el número de ocurrencias éste resultó mayor para *A. lagotis* que para *S. malitiosa* ($X^2 = 4,47$, $p = 0,03$; Fig 1.7B), con un valor medio de ocurrencias de $0,32 \pm 0,6$ y $0,08 \pm 0,3$, para cada especie respectivamente.

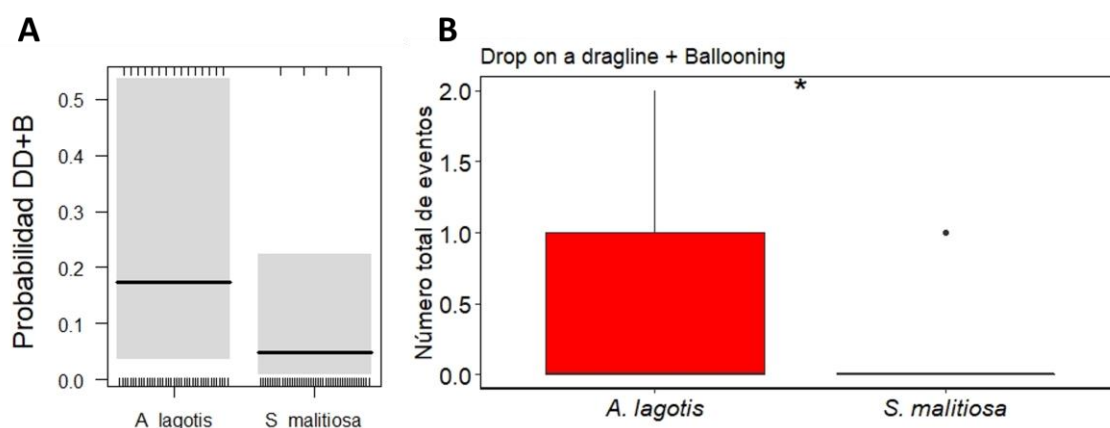


Figura 1.7. A) Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Drop on a dragline” + “Ballooning” (DD+B) en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de “Drop on a dragline” + “Ballooning” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$).

En relación a los intentos de “Ballooning” sin éxito, se observó un patrón similar al reportado para las conductas previas al despegue de las crías. El “Tip-toe” no fue realizado por ninguna *A. lagotis*, mientras que *S. malitiosa* sí lo hizo (Fig 1.8A) y con un valor medio de eventos de $3,96 \pm 5,0$ (Fig. 1.8B). En cambio, para el comportamiento “Drop on a dragline” se registró una mayor probabilidad de ocurrencia ($X^2 = 23,68$, $p < 0,0000001$; Fig 1.8C) y un mayor número de eventos en *A. lagotis* que en *S. malitiosa* ($X^2 = 53,71$, $p < 0,000001$; Fig 1.8D), con un valor medio de $3,77 \pm 3,4$ y $0,12 \pm 0,4$, para cada especie respectivamente.

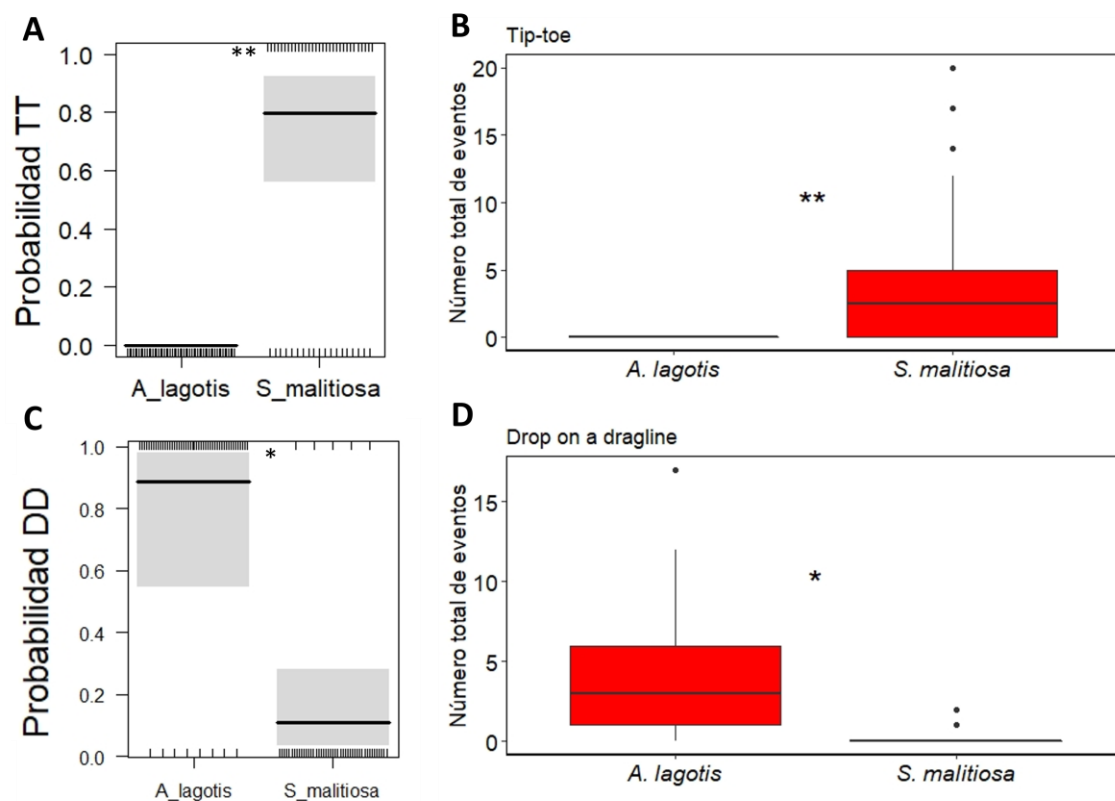


Figura 1.8. A y C) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Tip-toe” (TT) y “Drop on a dragline” (DD) que no culminaron en “Ballooning”, en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B y D) Gráficos de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” y “Drop on a dragline” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$), **indica la ausencia de convergencia en el modelo, ya que para *A. lagotis* no hay datos de ocurrencias ni de presencia de Tip-toe.

La probabilidad de ocurrencia del Puenteo resultó marginal en la comparación entre especies ($X^2 = 3,66$, $p = 0,056$; Fig. 1.9A), sin embargo, esa tendencia se confirmó al analizar el número de eventos, resultando significativamente mayor para *A. lagotis* en comparación a *S. malitiosa* ($X^2 = 7,18$, $p = 0,007$; Fig. 1.9B), con un valor medio de $1,64 \pm 2,4$ y $0,38 \pm 0,6$, para cada especie respectivamente.

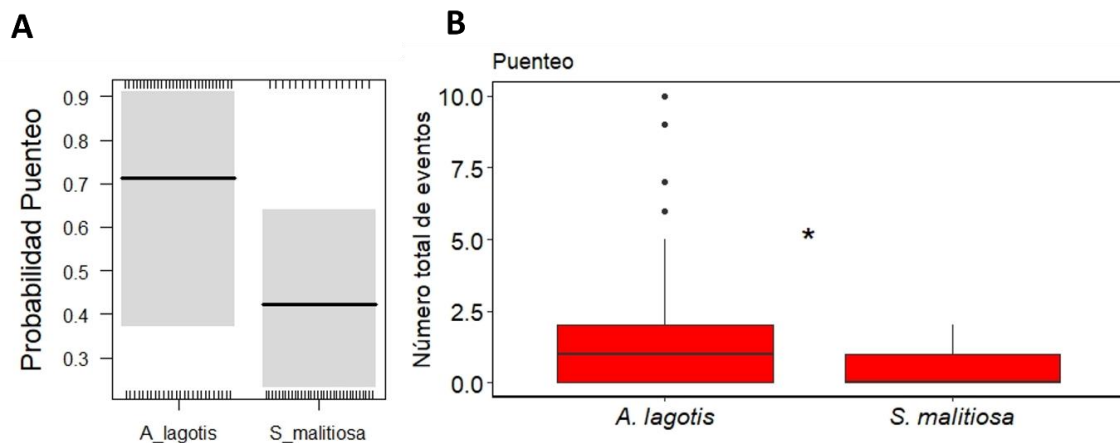


Figura 1.9. A) Probabilidad de ocurrencia de la conducta de Puenteo en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de Puenteo por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$).

No se encontraron diferencias significativas en la probabilidad de Subida entre especies (Fig. 1.10A). En todas las experiencias de *A. lagotis* al menos una de las tres crías trepó al pasto y en las experiencias con *S. malitiosa* solamente en una experiencia ninguna de las tres crías subió. Sin embargo, el número de eventos de esta conducta resultó mayor en *A. lagotis* que en *S. malitiosa* ($X^2 = 14,26$, $p = 0,0002$; Fig. 1.10B), con un valor medio de $3,43 \pm 1,1$ y $2,18 \pm 0,8$, para cada especie respectivamente.

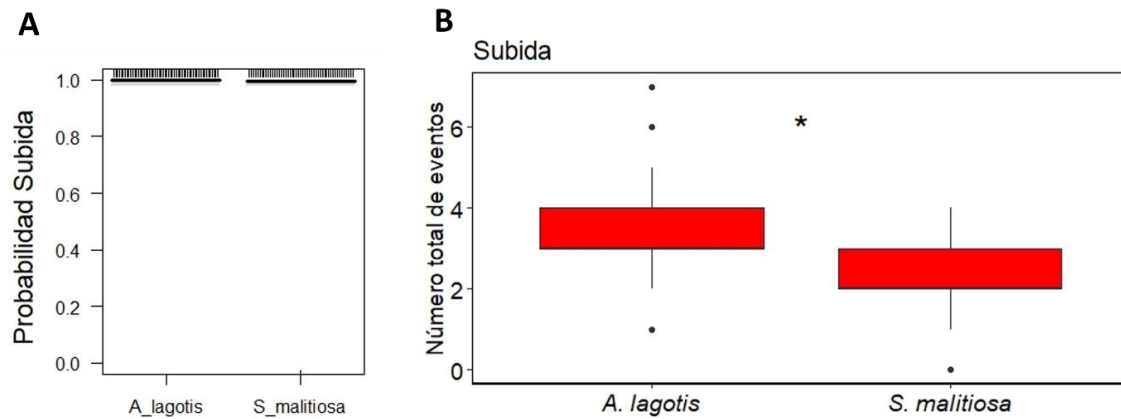


Figura 1.10. A) Probabilidad de ocurrencia de la conducta Subida en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*. El número de presencias de la conducta se representa con las marcas en margen superior. B) Gráfico de cajas del número total de eventos de Subida por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$).

Se observaron diferencias significativas en la conducta Extremo entre especies, tanto en las comparaciones de la probabilidad de aparición de esta conducta en cada experiencia ($\chi^2 = 12,01$, $p = 0,0005$; Fig. 1.11A), como en los conteos del número de eventos de la misma ($\chi^2 = 23,74$, $p < 0,000001$; Fig. 1.11B), con un valor medio de $4,52 \pm 3,3$ para *A. lagotis* y $1,4 \pm 1,5$ para *S. malitiosa*.

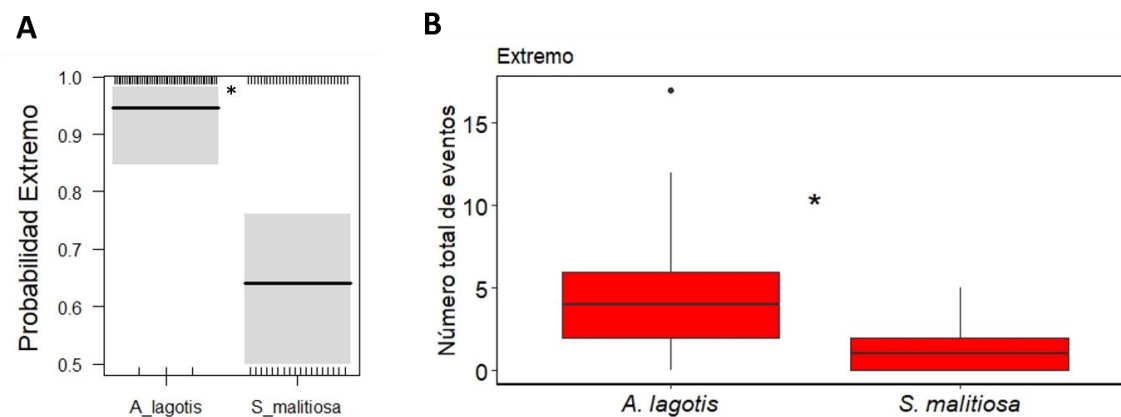


Figura 1.11. A) Probabilidad de ocurrencia de la conducta Extremo en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de Extremo por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$).

Comparaciones entre día/noche para cada especie

Las comparaciones entre experiencias diurnas y nocturnas de las probabilidades de ocurrencia y del número de eventos de cada una de las conductas, se realizaron para cada especie por separado. El “Ballooning” registró una probabilidad de ocurrencia mayor durante el día en ambas especies (*A. lagotis*: $X^2 = 4,30$, $p = 0,04$; *S. malitiosa*: $X^2 = 3,90$, $p = 0,048$; Fig. 1.12).

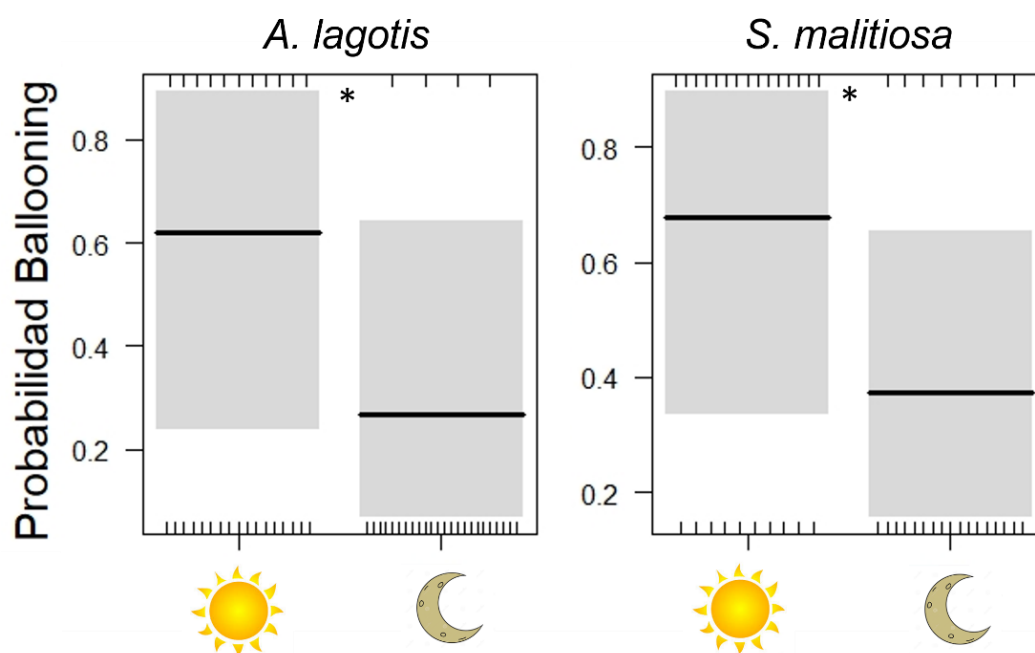


Figura 1.12. Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Ballooning”, comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). *Indica la existencia de diferencias significativas entre las experiencias diurnas y nocturnas ($p < 0,05$).

En relación a las conductas que antecedieron al momento del despegue de las crías cuando realizaron “Ballooning”, el “Tip-toe” en *S. malitiosa* fue más probable durante el día ($X^2 = 6,05$, $p = 0,01$; Fig. 1.13A) y con mayor número de eventos que en la noche ($X^2 = 5,29$, $p = 0,02$; Fig. 1.13B), al igual que para *A. lagotis* el “Drop on a dragline” fue más probable durante el día ($X^2 = 4,30$, $p = 0,04$; Fig. 1.13C) y con mayor número de eventos que en la noche ($X^2 = 4,80$, $p = 0,03$; Fig. 1.13D).

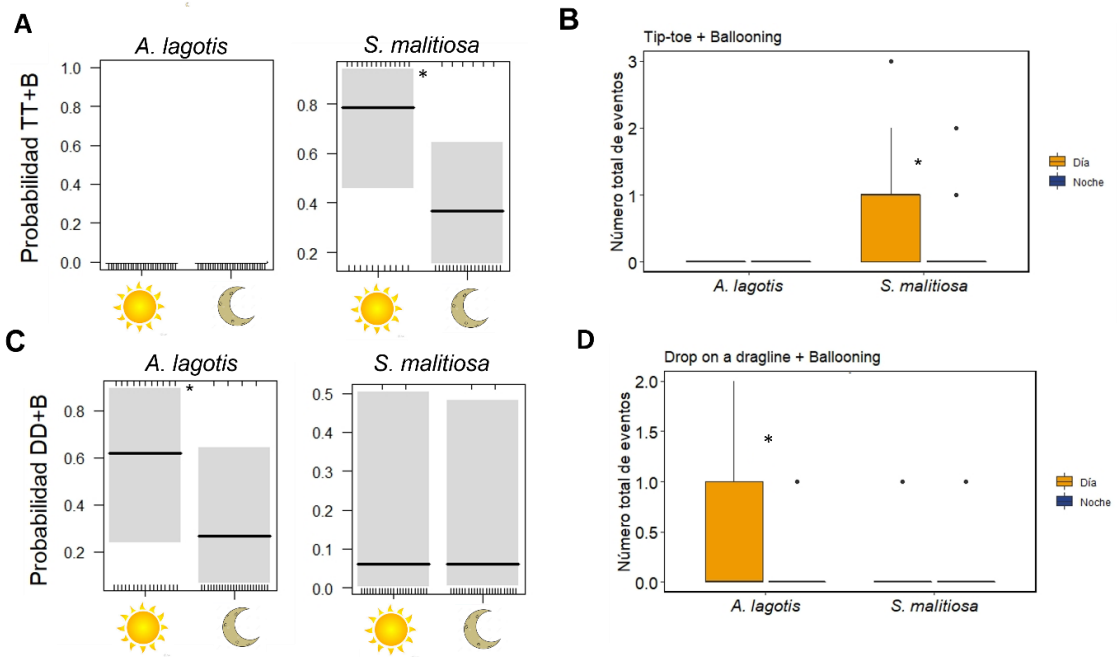


Figura 1.13. A y C) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Tip-toe” + “Ballooning” (TT+B) y de “Drop on a dragline” + “Ballooning” (DD+B), comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B y D) Gráficos de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” + “Ballooning” y “Drop on a dragline” + “Ballooning”, comparando para cada una de las especies entre el día y la noche. Las experiencias diurnas se representan en color amarillo y las nocturnas en azul. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las experiencias diurnas y nocturnas ($p < 0,05$).

Para las conductas “Tip-toe”, “Drop on a dragline”, Puenteo, Subida y Extremo no se encontraron diferencias significativas en las probabilidades de aparición en las comparaciones entre el día y la noche (Tabla 1.4, Fig 1.14). Sin embargo, al comparar el número de eventos de estas conductas (Tabla 1.4, Fig 1.15) en *A. lagotis* se encontró mayor número de eventos de Puenteo ($X^2 = 6,12$, $p = 0,01$; Fig 1.15C) en la noche y en *S. malitiosa* mayor número de eventos de Extremo durante el día ($X^2 = 9,39$, $p = 0,002$; Fig 1.15E).

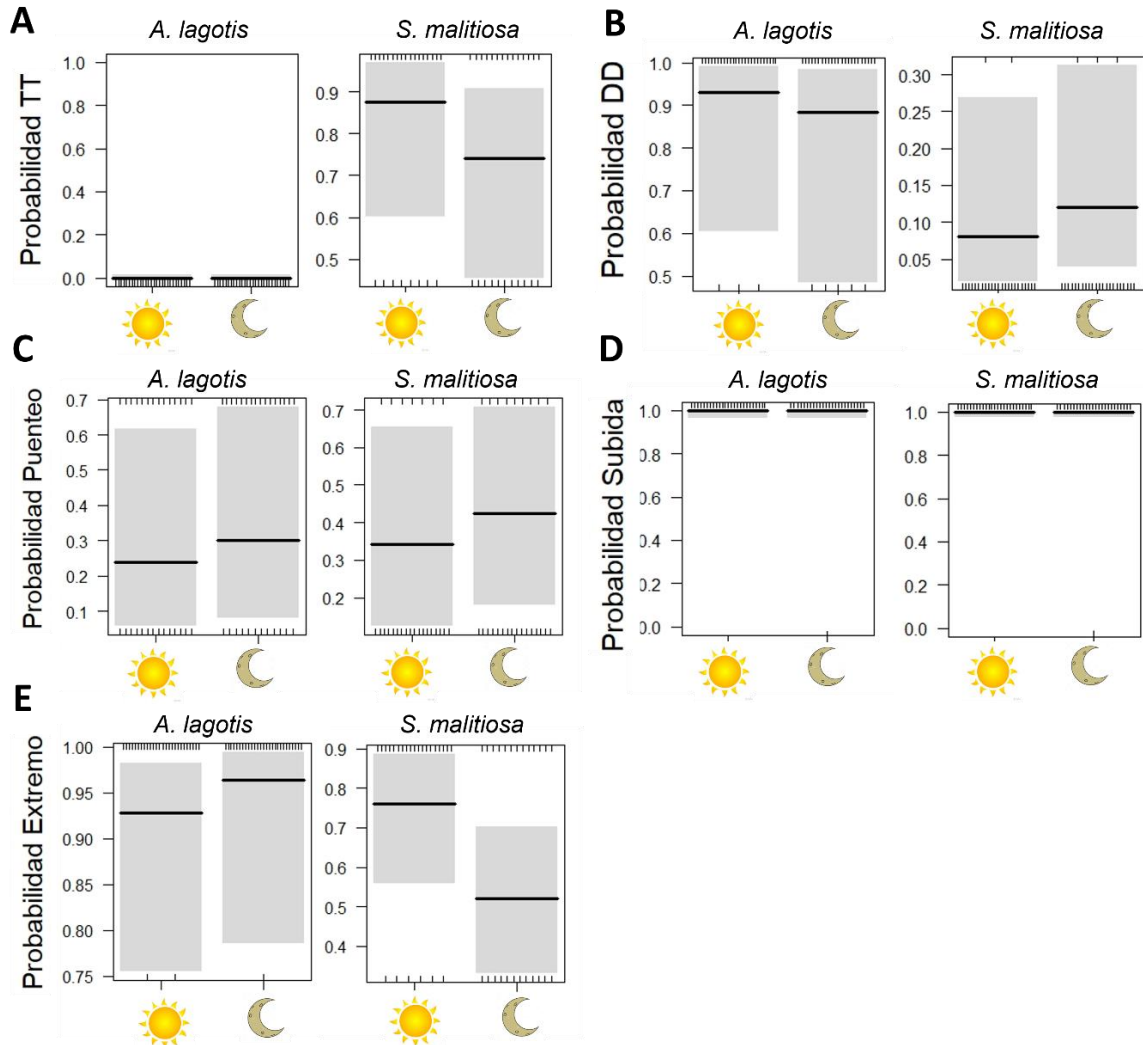


Figura 1.14. Probabilidad de ocurrencia de las conductas: A) "Tip-toe" (TT), B) "Drop on a dragline" (DD), C) Punteo, D) Subida y E) Extremo, comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior).

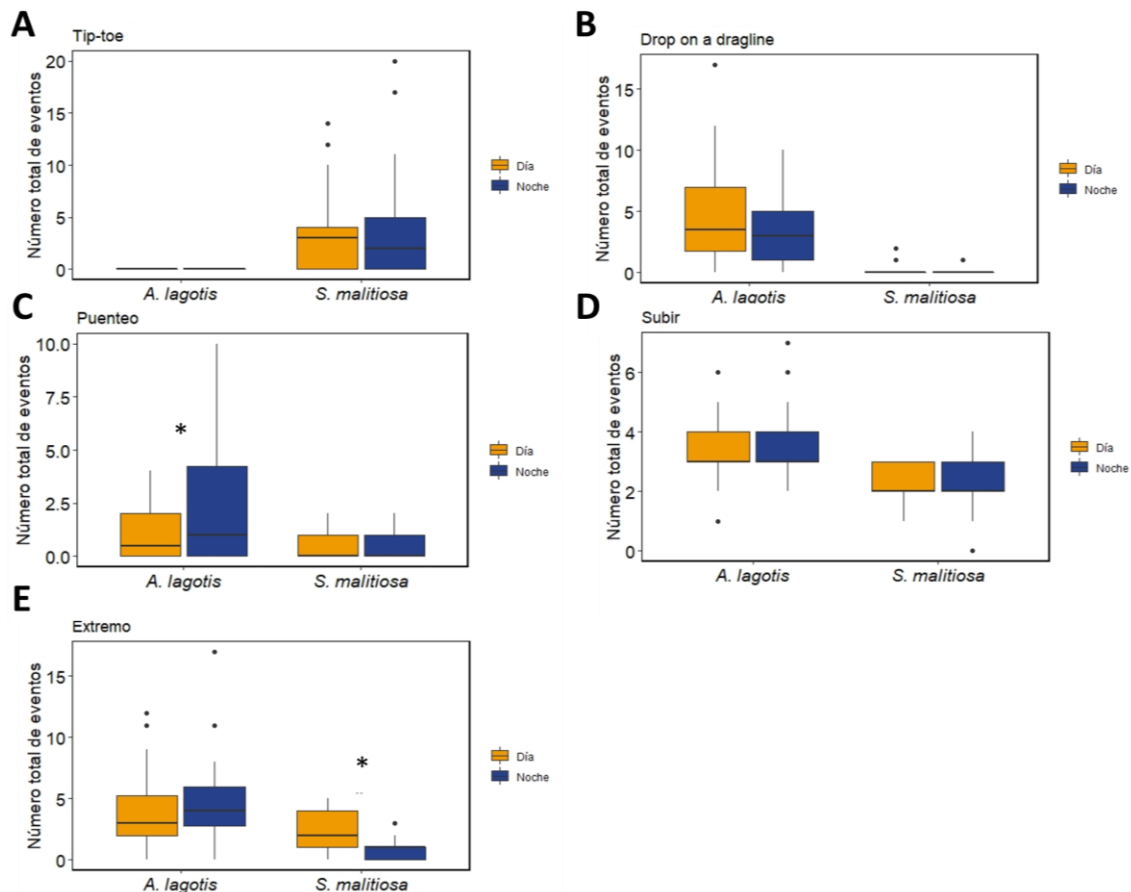


Figura 1.15. Gráficos de cajas del número de eventos de las conductas: A) “Tip-toe”, B) “Drop on a dragline”, C) Puenteo, D) Subida y E) Extremo, comparando para cada especie entre el día y la noche. Las experiencias diurnas se representan en color amarillo y las nocturnas en azul. *Indica diferencias significativas $p < 0,05$ entre el día y la noche.

Tabla 1.4. Resultados de los modelos de comparación entre el día y la noche de las conductas “Tip-toe”, “Drop on a dragline”, Puenteo, Subida y Extremo para ambas especies, durante las experiencias en laboratorio. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0,05$) entre el día y la noche. NC indica la ausencia de convergencia del modelo por la inexistencia de eventos durante el día o la noche para alguna de las especies.

	Probabilidad (presencia/ausencia)		Comparación del N° de eventos	
	<i>A. lagotis</i>	<i>S. malitiosa</i>	<i>A. lagotis</i>	<i>S. malitiosa</i>
“Tip-toe”	NC	$\chi^2 = 1,51$	NC	$\chi^2 = 0,04$
	NC	$p = 0,22$	NC	$p = 0,84$
	$\chi^2 = 0,51$	$\chi^2 = 0,22$	$\chi^2 = 2,70$	$\chi^2 = 0$
“Drop on a dragline”	$p = 0,47$	$p = 0,64$	$p = 0,10$	$p = 1$
	$\chi^2 = 0,30$	$\chi^2 = 0,31$	$\chi^2 = 6,12$	$\chi^2 = 0,05$
	$p = 0,59$	$p = 0,58$	$p = 0,01$	$p = 0,82$
Puenteo	$\chi^2 = 0$	$\chi^2 = 0$	$\chi^2 = 0,52$	$\chi^2 = 0,009$
	$p = 1$	$p = 1$	$p = 0,47$	$p = 0,92$
	$\chi^2 = 0,34$	$\chi^2 = 3,03$	$\chi^2 = 0,66$	$\chi^2 = 9,35$
Subida	$p = 0,56$	$p = 0,08$	$p = 0,41$	$p = 0,002$
Extremo				

Experimento de dispersión aérea a campo (OE-1-B)

Comparaciones entre especies

Al igual que en los experimentos de laboratorio se confirmó la presencia de la conducta “Ballooning” tanto en *A. lagotis* como en *S. malitiosa* (control positivo del experimento) y también en similar proporción según el modelado de presencia/ausencia del comportamiento en cada experiencia ($X^2 = 0,18$, $p = 0,67$, Fig.1.16). Tanto en las experiencias con crías de *A. lagotis* como en las de *S. malitiosa* se registró “Ballooning” en 24 de las 60 experiencias (40%) realizadas para cada una de las especies.

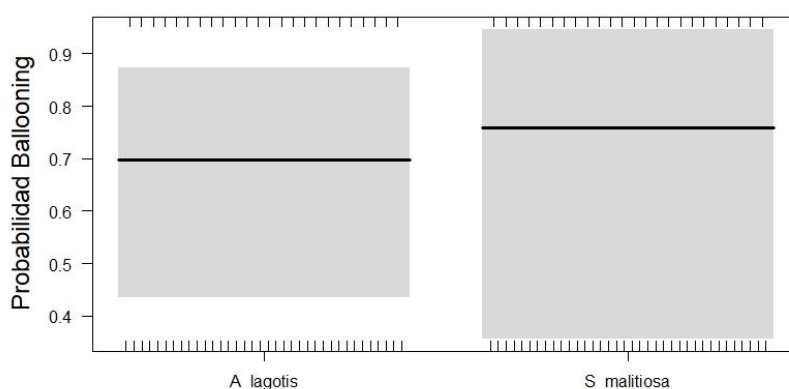


Figura 1.16. Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Ballooning” en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior).

En referencia a las conductas que antecedieron al momento del despegue de las crías y por tanto el comienzo del “Ballooning”, al igual que lo observado en el laboratorio, se encontraron comportamientos diferentes entre ambas especies. En particular la conducta “Tip-toe” antecedió al “Ballooning” solamente en las experiencias con *S. malitiosa* (media $\pm$ DE = $0,37 \pm 0,5$), no registrándose dicha conducta en las experiencias con *A. lagotis* (Fig 1.17A y B).

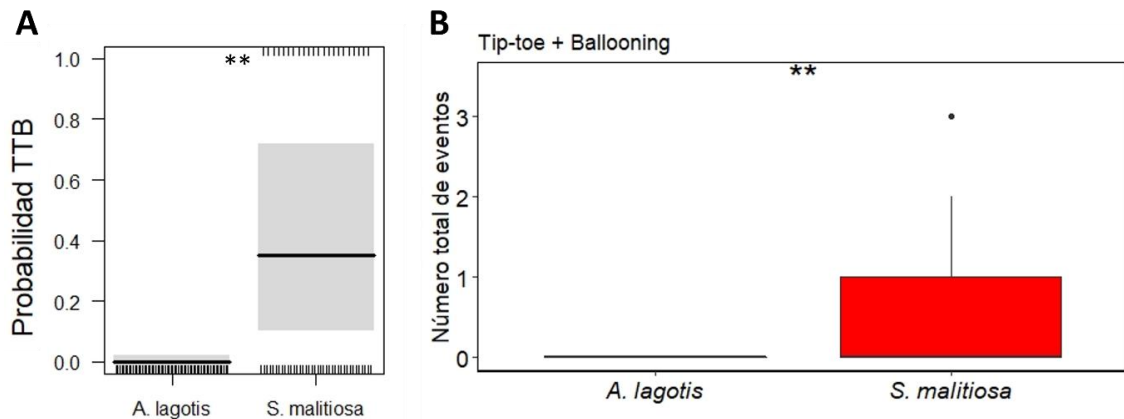


Figura 1.17. A) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Tip-toe” + “Ballooning” (TTB) en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” + “Ballooning” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. Para ambos gráficos: **indica la ausencia de convergencia en el modelo, ya que para *A. lagotis* no hay datos de ocurrencia ni de presencia.

En cambio, la conducta “Drop on a dragline” fue la que antecedió al “Ballooning” en *A. lagotis*, con una mayor probabilidad de ocurrencia ($X^2 = 5,21$, $p = 0,02$; Fig 1.18A) y un número superior de eventos en comparación con las crías de *S. malitiosa* ($X^2 = 6,78$, $p = 0,01$; Fig 1.18B). Dicha conducta se registró para *A. lagotis* con un valor medio de ocurrencias de $0,40 \pm 0,5$ y para *S. malitiosa* $0,03 \pm 0,2$.

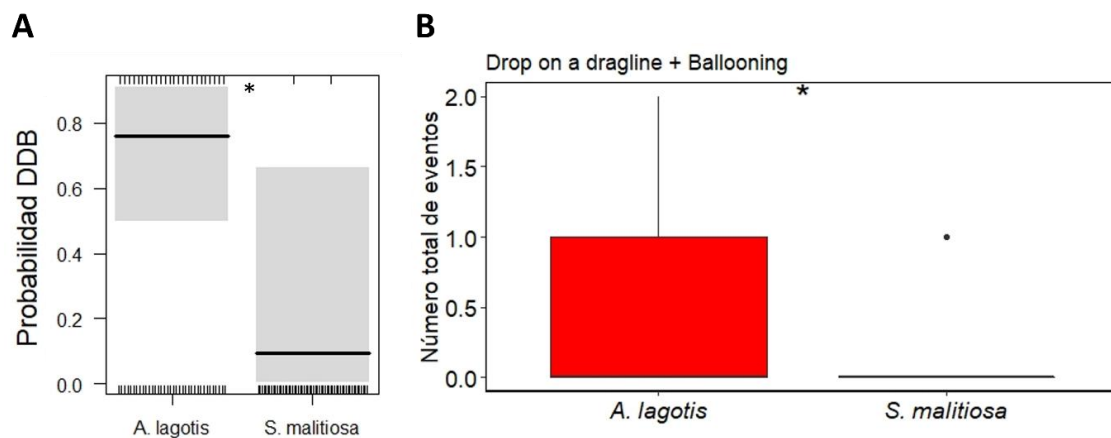


Figura 1.18. A) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Drop on a dragline” + “Ballooning” (DDB) entre las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B) Gráfico de cajas del número total de eventos de “Drop on a dragline” + “Ballooning” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$).

En relación a los intentos de “Ballooning” sin éxito se observó un patrón similar, las crías de *A. lagotis* no realizaron la conducta “Tip-toe” en ninguna experiencia, mientras que las de *S. malitiosa* sí la realizaron (Fig 1.19A) y con un valor medio de eventos de $1,58 \pm 2,4$ (Fig. 1.19B). En cambio, para la conducta “Drop on a dragline” se registró una mayor probabilidad de intentos ($X^2 = 28,53$, $p < 0,0000001$; Fig 1.19C) y una mayor cantidad de eventos en *A. lagotis* que en *S. malitiosa* ($X^2 = 31,41$, $p < 0,0000001$; Fig 1.19D), con un valor medio de $1,88 \pm 3,1$ y $0,15 \pm 0,4$, para cada especie respectivamente.

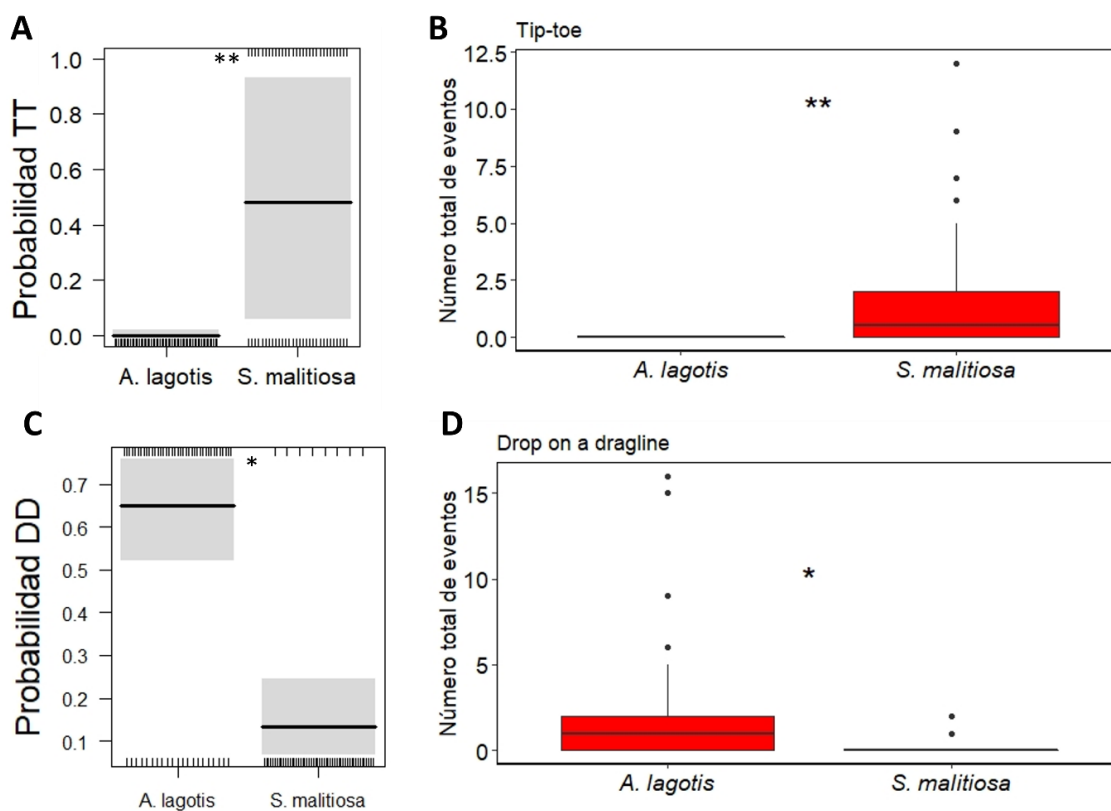


Figura 1.19. A y C) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Tip-toe” (TT) y “Drop on a dragline” (DD) que no culminaron en “Ballooning”, en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B y D) Gráficos de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” y “Drop on a dragline” por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las especies ($p < 0,05$), **indica la ausencia de convergencia en el modelo, ya que para *A. lagotis* no hay datos de ocurrencias ni de presencia de “Tip-toe”.

No se encontraron diferencias significativas en la probabilidad de ocurrencia de las conductas de Puenteo, Subida y Extremo (Fig 1.20A, C y E), ni en el número de

eventos de éstas entre especies (Puenteo: $X^2 = 1,63$, $p = 0,20$ y $X^2 = 2,46$, $p = 0,12$; Subida: $X^2 = 2,35$, $p = 0,12$ y $X^2 = 0,67$, $p = 0,41$; Extremo: $X^2 = 1,00$, $p = 0,32$ y $X^2 = 0,53$, $p = 0,47$; respectivamente) (Fig. 1.20B, D y F). Los valores medios de eventos de Puenteo fueron bajos, $0,33 \pm 1,2$ para *A. lagotis* y $0,03 \pm 0,2$ para *S. malitiosa*. Para el comportamiento Subida y Extremo los valores medios fueron de $0,73 \pm 0,5$ y $1,28 \pm 1,5$ para *A. lagotis* y $0,87 \pm 0,4$ y $1,12 \pm 1,1$ para *S. malitiosa*, respectivamente.

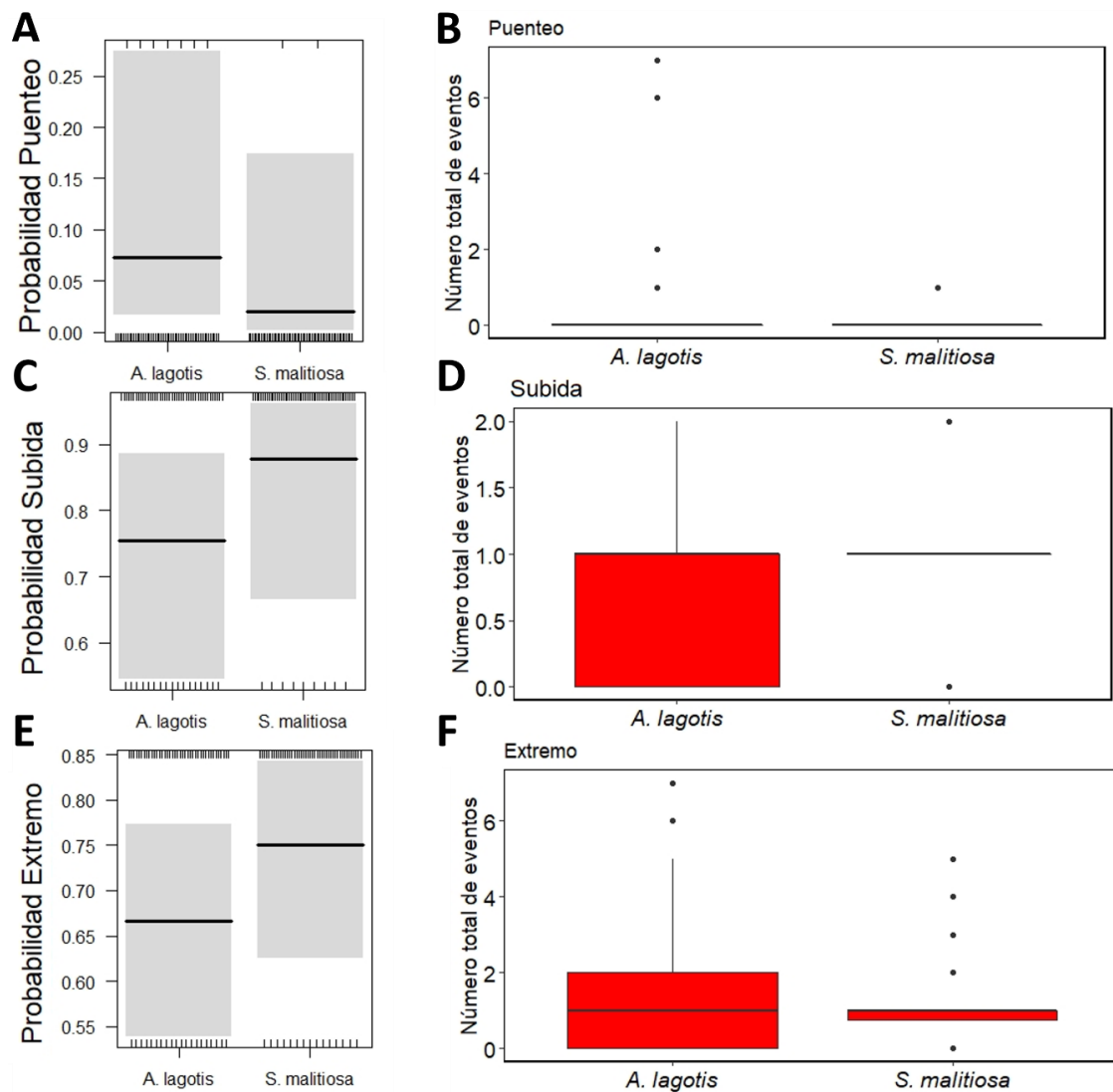


Figura 1.20. Probabilidad de ocurrencia de las conductas: A) Puenteo, C) Subida y E) Extremo, en las especies *A. lagotis* y *S. malitiosa*, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). Gráficos de cajas del número total de eventos de B) Puenteo, D) Subida y F) Extremo por experiencia, comparado entre especies. Los puntos negros indican valores atípicos.

Comparaciones entre día/noche para cada especie

Las comparaciones entre experiencias diurnas y nocturnas de las probabilidades de ocurrencia y del número de eventos de cada una de las conductas, se realizaron para cada especie por separado.

Las experiencias a campo confirmaron lo observado en condiciones de laboratorio respecto al “Ballooning”. En ambas especies se registró una mayor probabilidad de ocurrencia de este comportamiento durante el día (Fig. 1.21), incluso en las experiencias con crías de *A. lagotis* no se registró “Ballooning” en la noche (*S. malitiosa*: $X^2 = 14,78$, $p = 0,0001$).

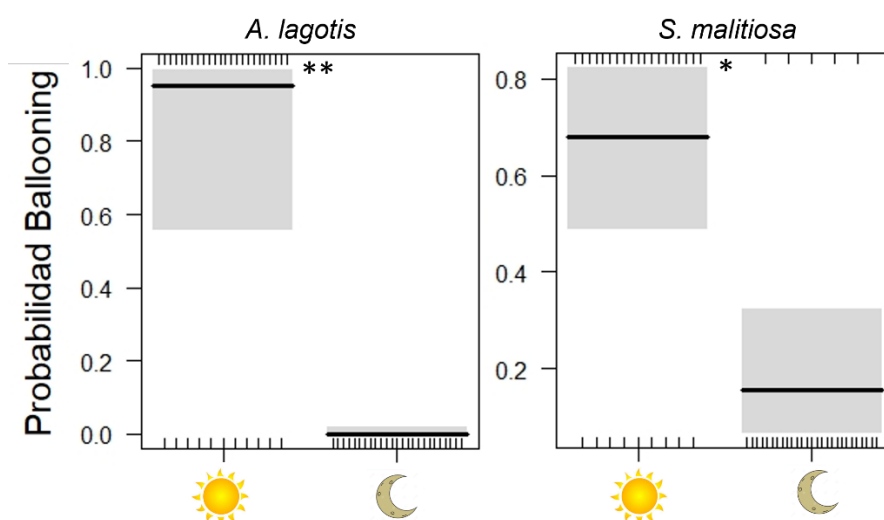


Figura 1.21. Probabilidad de ocurrencia de la conducta “Ballooning”, comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). *Indica la existencia de diferencias significativas entre las experiencias diurnas y nocturnas ($p < 0,05$), **indica la ausencia de convergencia en el modelo, ya que para *A. lagotis* no hay datos de ocurrencias ni de presencia de Ballooning en la noche.

En relación a las conductas que antecedieron al momento del despegue de las crías cuando realizaron “Ballooning”, el “Tip-toe” en *S. malitiosa* fue más probable durante el día ($X^2 = 17,11$, $p = 0,00003$; Fig. 1.22A) y con mayor número de eventos (Fig. 1.22B). Para *A. lagotis* el “Drop on a dragline” fue la única conducta que antecedió al “Ballooning” y solamente se registró en las experiencias diurnas (Fig.

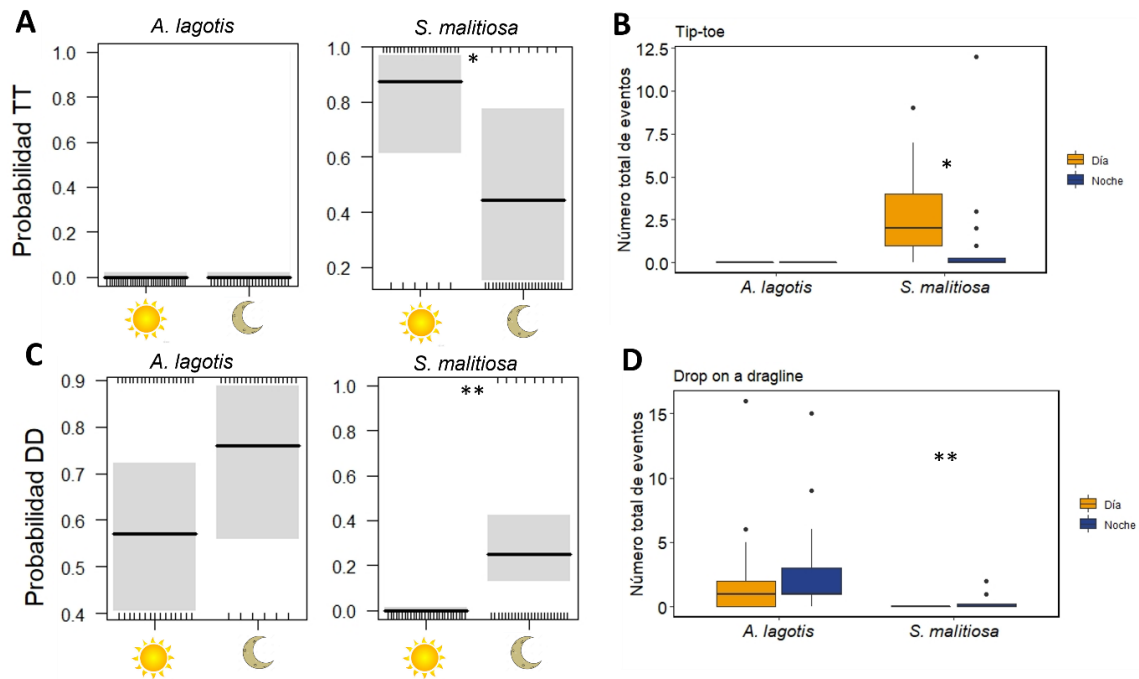


Figura 1.23. A y C) Probabilidad de ocurrencia de las conductas “Tip-toe” (TT) y “Drop on a dragline” (DD), comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B y D) Gráfico de cajas del número total de eventos de “Tip-toe” y “Drop on a dragline”, comparando para cada una de las especies, entre el día y la noche. Las experiencias diurnas se representan en color amarillo y las nocturnas en azul. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las experiencias diurnas y nocturnas ($p < 0,05$), **indica la ausencia de convergencia en el modelo ya que no hay registro de los comportamientos en alguno de los momentos del día.

Las comparaciones de probabilidad de aparición de las conductas Puenteo, Subida y Extremo no dieron diferencias significativas entre el día y la noche para cada especie (Fig. 1.24A, C y E). En cambio, en las comparaciones de los conteos de eventos de dichas conductas, se encontraron diferencias solamente en la especie *A. lagotis* y para las conductas Puenteo y Extremo, resultando con mayor número de eventos durante la noche (Fig. 1.24B, D y F). Los resultados de los modelos estadísticos se resumen en Tabla 1.5.

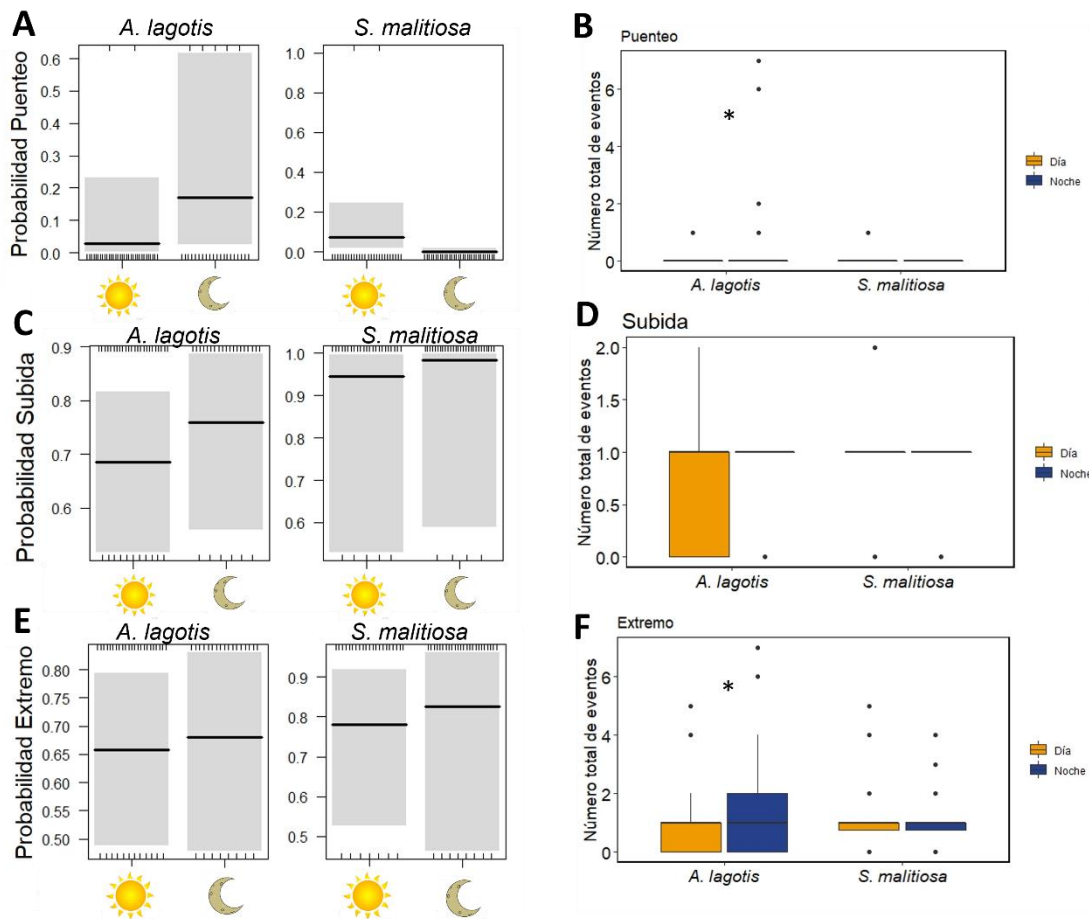


Figura 1.24. A, C y E) Probabilidad de ocurrencia de las conductas Puenteo, Subida y Extremo, comparando para cada especie entre el día y la noche, con los correspondientes intervalos de confianza del 95% (en gris) y el número de casos de presencias (marcas en margen superior) y ausencias (marcas en margen inferior). B, D y F) Gráfico de cajas del número total de eventos de Puenteo, Subida y Extremo, comparando para cada una de las especies, entre el día y la noche. Las experiencias diurnas se representan en color amarillo y las nocturnas en azul. Los puntos negros indican valores atípicos. *Indica la existencia de diferencias significativas entre las experiencias diurnas y nocturnas ($p < 0,05$).

Tabla 1.5. Resultados de los modelos de comparación entre el día y la noche de las conductas Puenteo, Subida y Extremo para ambas especies. En negrita se indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el día y la noche. NC indica la ausencia de convergencia del modelo por la inexistencia de eventos durante el día o la noche para alguna de las especies.

	Probabilidad (presencia/ausencia)		Comparación del Nº de eventos	
	<i>A. lagotis</i>	<i>S. malitiosa</i>	<i>A. lagotis</i>	<i>S. malitiosa</i>
Puenteo	$X^2 = 2,92$ $p = 0,09$	$X^2 = \text{NC}$ $p = \text{NC}$	$X^2 = 4,48$ $p = 0,03$	$X^2 = \text{NC}$ $p = \text{NC}$
Subir	$X^2 = 0,39$ $p = 0,53$	$X^2 = 1,11$ $p = 0,29$	$X^2 = 0,04$ $p = 0,84$	$X^2 = 0,05$ $p = 0,94$
Extremo	$X^2 = 0,03$ $p = 0,85$	$X^2 = 0,13$ $p = 0,72$	$X^2 = 4,18$ $p = 0,04$	$X^2 = 0,09$ $p = 0,76$

Los registros de las variables ambientales temperatura, humedad, presión atmosférica y la edad de las crías en el transcurso de las experiencias de dispersión

aérea a campo, se observan en la Figura 1.25. En las experiencias diurnas la temperatura promedio fue de $25,4 \pm 3,5$ °C (Media $\pm$ DE), la presión atmosférica fue de $1009,5 \pm 3,5$ mmHg, la humedad del $53,1 \pm 9,4$ % y la edad de las crías promedió los $16,8 \pm 4,1$ días. En las experiencias nocturnas la temperatura promedio fue $17,5 \pm 3,0$ °C, la presión atmosférica de $1010 \pm 3,4$ mmHg, la humedad del $74,5 \pm 11,8$ % y la edad de las crías promedió los $17,2 \pm 4,3$ días.

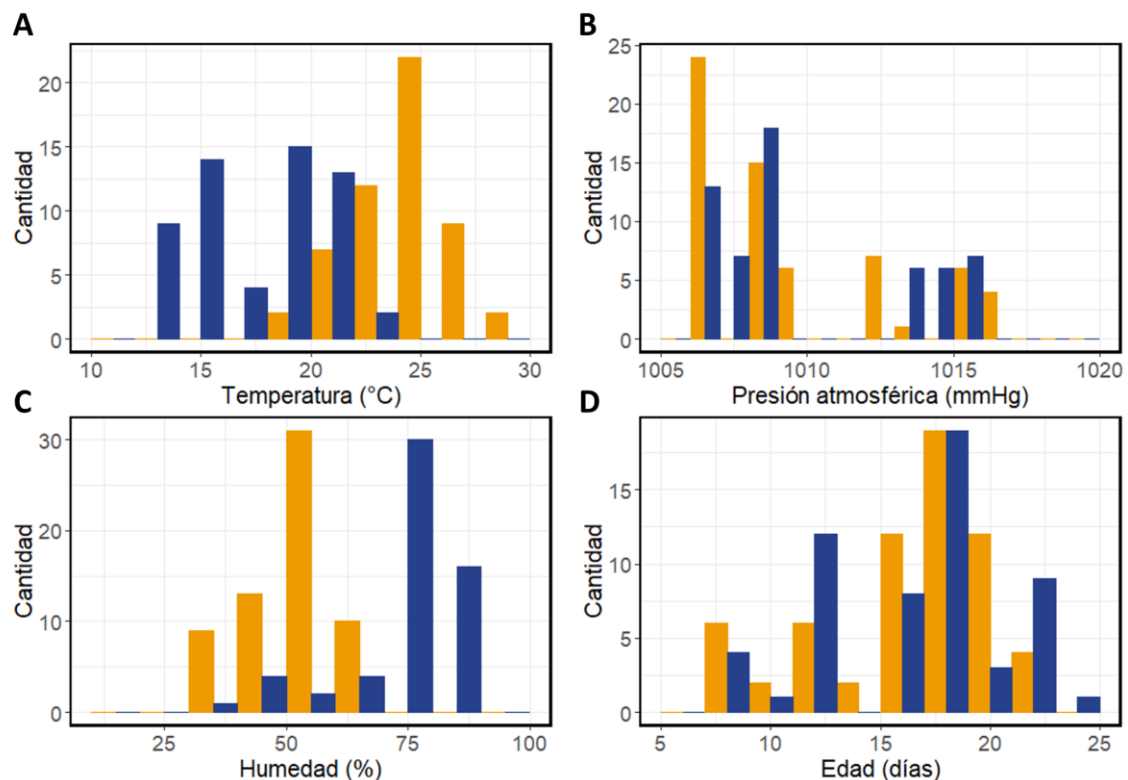


Figura 1.25. Histogramas de las variables ambientales: Temperatura, Presión atmosférica, y Humedad y la variable edad de las crías, registradas durante las experiencias de liberación de crías en el campo. En amarillo se encuentran los registros para las experiencias diurnas y en azul las nocturnas.

Como resultado de la evaluación de la incidencia de estas variables ambientales en la conducta de “Ballooning”, se obtuvo únicamente a la temperatura como variable explicativa del modelo ($z = 5,14$, $p < 0,000001$). Esta variable resultó en una relación positiva con el “Ballooning” (Fig. 1.26), por tanto, la probabilidad de “Ballooning” aumentó conforme aumentó la temperatura, con una capacidad predictiva del modelo de 0,70 (área bajo la curva ROC), siendo 1,0 el valor máximo para un modelo.

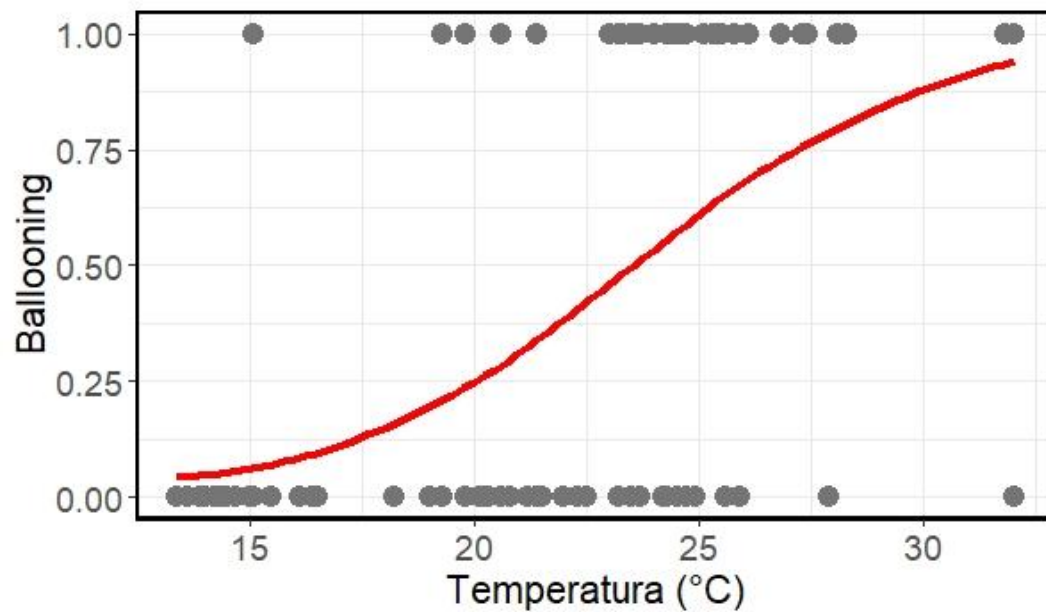


Figura 1.26. Probabilidad de “Ballooning” (1,00 presencia / 0,00 ausencia) en función de la temperatura registrada durante las experiencias a campo. En rojo se observa la línea de tendencia del modelo.

Respecto a los resultados del modelado de las variables ambientales solo para las experiencias diurnas (momento del día en que el “Ballooning” fue más frecuente en ambas especies) se encontró una relación negativa con la variable presión atmosférica ($z = -3,05$, $p = 0,002$). Por tanto, se observó que la probabilidad de “Ballooning” es menor conforme aumentó la presión atmosférica (Fig. 1.27), sin embargo, la capacidad predictiva del modelo es de 0,42 (área bajo la curva ROC).

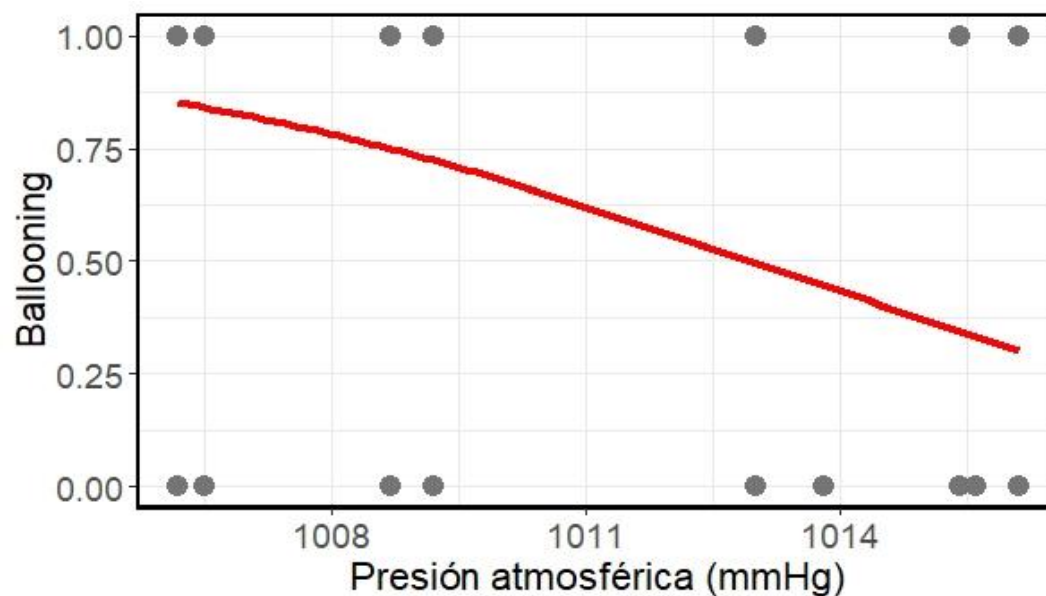


Figura 1.27. Probabilidad de “Ballooning” (1,00 presencia / 0,00 ausencia) en función de la presión atmosférica registrada durante las experiencias a campo. En rojo se observa la línea de tendencia del modelo.

Experimento a campo con trampas adhesivas (OE-1-C)

En los paneles de trampas adhesivas colocadas rodeando las telas de hembras de *A. lagotis* con las crías en el dorso, solamente se registraron dos crías adheridas. Las mismas fueron encontradas en las trampas que rodeaban a una misma madre, en el primer día de registro y en el horario del amanecer. Una de ellas fue registrada a 0,80 m de altura respecto a la superficie del suelo (trampa baja) y la otra fue encontrada a 1,30 m de altura (trampa alta). Ambas crías fueron despegadas de la trampa y posteriormente confirmada su identidad en el laboratorio bajo lupa binocular. Durante los siete días restantes de registro no se encontró ninguna cría más adherida y se observó un aumento, día tras día, de la aparición de telas con crías de *A. lagotis* rodeando la tela materna. Una vez culminada la semana de registros las madres de *A. lagotis* ya no contaban prácticamente con crías en el tubo o sobre el dorso, lo que confirmó que el período de dispersión de las crías estuvo dentro del período de registro de las trampas adhesivas (siete días). Cabe mencionar que, durante el transcurso del experimento se registraron tormentas con abundante lluvia que afectaron la adherencia de las trampas durante algunas horas hasta que el pegamento fue renovado.

Discusión

Los resultados obtenidos demuestran que la Forma I de la araña lobo de tela *A. lagotis* es capaz de dispersarse mediante “Ballooning”, mecanismo dispersivo que fue registrado tanto en el laboratorio como en el campo y principalmente durante el día. Sin embargo, la conducta “Tip-toe”, propia de las “araneomorfos”, está ausente en esta especie y es la conducta “Drop on a dragline” la que precede al “Ballooning”.

El “Tip-toe” es sin dudas el comportamiento que antecede al “Ballooning” por excelencia en “araneomorfos” y muchas veces es el único evaluado como indicador de este tipo de dispersión (Richter, 1970; Greenstone, 1982; Bonte et al., 2006). Estudios realizados en la familia Lycosidae consideran la presencia de “Tip-toe” como un

elemento representativo de la existencia de una dispersión de largo alcance (Richter, 1970; Bonte et al., 2006). Si bien que una especie realice “Tip-toe” no es excluyente de que también pueda iniciar el “Ballooning” mediante la conducta “Drop on a dragline” (Barth et al., 1991; Postiglioni et al., 2017; Carlozzi et al., 2018), no se habían reportado hasta ahora trabajos en especies de esta familia donde el “Tip-toe” estuviera ausente y solamente se iniciara la dispersión aérea a partir del “Drop on a dragline”. Sin embargo, los estudios en esta familia han sido en especies errantes, y no en arañas lobo de tela. Este es el caso por ejemplo de *S. malitiosa*, licósido que hemos incorporado en el presente estudio como grupo control positivo, y en la que se reporta la existencia de ambas conductas “pre-Ballooning”, así como en las especies asociadas a ambientes costeros *Allocosa senex* (Mello-Leitão, 1945) y *A. marindia* Simó, Lise, Pompozzi & Laborda, 2017 (Postiglioni et al., 2017; Carlozzi et al., 2018).

En las arañas “migalomorfas” solamente se ha reportado “Ballooning” a partir de la conducta “Drop on a dragline”. En términos de distancia de dispersión, algunos estudios sugieren que este mecanismo es bastante ineficiente, ya que la mayoría de las arañas aterrizan muy cerca de donde despegaron y solo ocasionalmente alcanzan a desplazarse distancias mayores (Coyle, 1983; Ferretti et al., 2013; Kuwada-Kusunose et al., 2016). Sin embargo, es posible que, al repetir este comportamiento sucesivas veces, las crías cubran distancias mucho más largas (Tolbert, 1977; Buzatto et al., 2021) y por tanto puedan lograr una dispersión de mayor distancia que la que alcanzarían de forma ambulatoria.

Conductas similares al “Drop on a dragline” también están presentes en el proceso de construcción de telas, como se ha reportado en especies de las familias Theridiidae: *Parasteatoda tepidariorum* (C. L. Koch, 1841), *Nihonhimea tessellata* (Keyserling, 1884), *Phylloneta sisypbia* (Clerck, 1757), *Theridion varians* Hahn, 1833, *Latrodectus geometricus* C. L. Koch, 1841, *Steatoda triangulosa* (Walckenaer, 1802); Araneidae: (*Araneus diadematus* Clerck, 1757) y Pholcidae: *Modisimus* sp. (Eberhard, 1992; Zschokke, 1996; Benjamin & Zschokke, 2002, 2003; Jörger & Eberhard, 2006).

La vinculación del “Drop on a dragline” con la construcción podría explicar la elevada proporción de esta conducta en *A. lagotis*, pudiendo no estar solo vinculada a la dispersión. En este sentido, las conductas de llegar al extremo del pasto (Extremo) y de caminar de un pasto a otro sobre hilos de seda (Punteo) también fueron más frecuentes en *A. lagotis* y principalmente en la noche, coincidiendo con el momento del día en que las actividades de construcción y reparación de las telas ocurren naturalmente en *A. lagotis* (M. González com. pers). Por tanto, no podría descartarse que estas conductas también estén vinculadas a las primeras etapas de su construcción. De hecho, se ha cuestionado también la función exclusivamente dispersiva del “Tip-toe” en juveniles de la araña de tela *Stegodyphus dumicola* Pocock, 1898 (Eresidae) y se le ha atribuido una función adicional vinculada a la construcción de la tela, ya que el “Tip-toe” ocurre al anochecer, coincidiendo con el momento de reparación de la tela, y luego de que las arañas realizan esta conducta no inician el vuelo (Lubin & Suter, 2013).

La mayor frecuencia de “Ballooning” encontrada durante el día para esta Forma de *A. lagotis*, tanto en el campo como en el laboratorio, coincide con la gran mayoría de los reportes en arañas, aunque muchas veces es el único momento que se ha evaluado (Richter, 1970; Greenstone, 1982, 1990; Suter, 1999). Bishop (1990) incluso, en un estudio a campo con trampas adhesivas, encuentra que las arañas solamente realizan “Ballooning” durante el día ya que no registraron arañas adheridas en la noche. Si bien las condiciones de temperatura y flujo de aire adecuadas para el “Ballooning” disminuyen con la caída del sol, existen reportes que confirman la posibilidad de algunas especies de volar en la noche, como en las arañas lobo *A. senex*, *A. marindia* y *S. malitiosa* (Postiglioni et al., 2017; Carlozzi et al., 2018). De hecho, en *S. malitiosa* aunque el “Ballooning” fue más frecuente durante el día, también ocurrió de noche tanto en laboratorio como en el campo, mientras que *A. lagotis* nunca realizó “Ballooning” en los experimentos nocturnos de liberación de crías a campo, lo que sugiere que esta dispersión sería una actividad diurna. Sin embargo,

cabe mencionar que las crías encontradas en las trampas adhesivas fueron registradas en el período comprendido entre el anochecer y el amanecer, por lo que no se podría descartar que bajo determinadas condiciones pueda ocurrir dispersión aérea durante la noche, aun así, en baja frecuencia. No obstante, el número de crías de *A. lagotis* adheridas a las trampas adhesivas fue muy bajo, aun cuando éstas estuvieron colocadas durante todo el período dispersivo e incluso observándose día a día un aumento en el número de pequeñas telas rodeando la tela materna, propias de crías que iniciaron su vida solitaria. Sin embargo, las constantes lluvias que ocurrieron durante el período en que las trampas estuvieron colocadas pudo haber afectado la adherencia de las trampas, disminuyendo su capacidad de registro, como se mencionó anteriormente. Asimismo, las precipitaciones no son consideradas como condiciones favorables para el “Ballooning” (Vugts & Van Wingerden, 1976), por lo que la persistencia de varios días con inestabilidad climática podría haber incidido en los escasos registros en las trampas adhesivas.

En el presente estudio la temperatura fue la variable ambiental que mostró relación positiva con la ocurrencia de “Ballooning” en los experimentos a campo, como se ha reportado en numerosos estudios de otras especies (Vugts & Van Wingerden, 1976; Greenstone, 1990; Weyman, 1993; Postiglioni et al., 2017). Sin embargo, al considerar solamente las experiencias diurnas este efecto no se encuentra, pero sí se registra el de la presión atmosférica que al incrementarse disminuye la propensión al “Ballooning”. Esta relación negativa coincide con lo reportado por Postiglioni et al. (2017), si bien Weyman (1993) propone la existencia de una asociación entre los sistemas de alta presión, la presencia de días con altas temperaturas y con velocidades del viento bajas, condiciones óptimas para el “Ballooning”. Li & Margolies (1994) sin embargo, no encuentran una incidencia de la presión atmosférica en la latencia de “Ballooning” en una especie de ácaro (*Tetranychus urticae* Koch, 1836), pero sí encuentran una relación al considerar los cambios diarios de presión atmosférica. Los autores sugieren que los aumentos bruscos de presión atmosférica

asociados a mejoras en las condiciones climáticas desencadenarían la respuesta de dispersión aérea. Sin embargo, resulta difícil relacionar una sola variable como determinante de la conducta, ya que muchas veces las mismas pueden estar relacionadas entre sí.

Si bien se espera que las especies que muestran una asociación estricta con un determinado hábitat muestren frecuencias más bajas de dispersión aérea en comparación con especies con distribuciones más generalistas (Bonte et al., 2003c), al comparar las probabilidades de ocurrencia de “Ballooning” entre una especie especialista como *A. lagotis* y una más generalista como *S. malitiosa* no se encontraron diferencias, ni en los experimentos en campo ni en laboratorio. Sí se encuentran diferencias en cuanto a las conductas que preceden a la dispersión como se mencionó previamente, siendo el “Drop on a dragline” la única conducta que realiza *A. lagotis*, mientras *S. malitiosa* también realiza “Tip-toe”. Considerando que el grado de fragmentación del hábitat puede también condicionar la dispersión aérea de las especies (Bonte et al., 2006), la distribución acotada de esta araña lobo (endémica de Uruguay) y la fuerte presión de fragmentación y pérdida del hábitat a la que estaría sometida, pueden incidir de manera significativa en su propensión al “Ballooning”.

Para poder entender mejor cuáles son las implicaciones ecológicas y evolutivas del mecanismo de dispersión aérea sin “Tip-toe”, que realizan las crías de esta Forma I de *A. lagotis*, sería importante realizar estudios más detallados de su comportamiento dispersivo y que permitan estimar el alcance de esta modalidad de dispersión para compararla con el de la dispersión de tipo ambulatoria. Por otra parte, poder evaluar si existen variaciones en la propensión a la dispersión aérea frente a ambientes con diferentes grados de fragmentación, contribuiría a dilucidar si los individuos son capaces de evaluar la calidad del sitio de nacimiento y usarla como insumo en la decisión de dispersarse o no. Por otra parte, sería valioso analizar en detalle el comportamiento constructor de telas de las crías de *A. lagotis*, lo cual contribuiría a poder diferenciar de forma más precisa la finalidad de las conductas registradas, ya

que muchas veces la liberación de hilos de seda podría estar asociada más al proceso de construcción que al inicio de desplazamientos utilizando las corrientes de aire.

Como modo de dispersión, el “Ballooning” afecta también la composición genética de las poblaciones, ya que el intercambio de individuos mantiene el flujo génico entre las mismas. La incorporación de estudios que evalúen qué sucede a nivel genético en las poblaciones de la Forma I de *A. lagotis* permitirá comprender que tan eficiente es este mecanismo de dispersión aérea para mantener conectadas las poblaciones. Las especies de arañas que realizan “Ballooning” mediante “Tip-toe” como sucede por ejemplo en las arañas del género *Argiope* (Tolbert, 1977; Decae, 1987), suelen tener poblaciones con bajos niveles de estructuración genética y distribuciones generalmente amplias (Agnarsson et al., 2016; Dimassi et al., 2016). Si bien la Forma I de *A. lagotis* tiene la capacidad de hacer “Ballooning”, éste sería un mecanismo menos efectivo en cuanto a las distancias que se pueden alcanzar en rangos temporales cortos y la capacidad de colonizar nuevos lugares de forma rápida sería menos probable, lo que significa una desventaja frente a especies con dispersión aérea mediante “Tip-toe”. Poder analizar la estructura poblacional y predecir su distribución serían aportes muy importantes para contribuir al diagnóstico de la viabilidad de la especie y servir de insumo para la promoción de acciones que aporten a su conservación, por lo que esto será abordado en el siguiente capítulo de esta Tesis.

CAPÍTULO 2

Diversidad genética, estructuración y distribución en la Forma I de *A. lagotis*

Introducción

La biodiversidad en el planeta se encuentra atravesando una crisis a nivel global, en la que la pérdida de especies se ha incrementado en las últimas décadas como consecuencia principalmente de las actividades humanas (Tilman et al., 1994; Ripple et al., 2015). El cambio climático y la pérdida y degradación del hábitat constituyen las principales amenazas a la conservación de las especies (Sala et al., 2000; Travis, 2003). El incremento de la temperatura como consecuencia de la acumulación de gases de efecto invernadero provoca cambios en los rangos geográficos de distribución de las especies y existe amplia evidencia de que son muchas las especies, de diferentes grupos taxonómicos, que están expandiendo sus distribuciones hacia los polos y elevaciones más altas (sitios que antes eran demasiado fríos para ellas) en respuesta al calentamiento global (Parmesan, 1996; Thomas & Lennon, 1999; Root et al., 2003; Hickling et al., 2005). Sin embargo, el cambio climático también ha sido considerado un agente causal de procesos de contracciones de las distribuciones, ha inducido cambios en la fisiología y fenología de las especies, así como también ha provocado disminuciones en los tamaños corporales y aumentos en el riesgo de extinción en aquellas especies que no son capaces de adaptarse a las nuevas condiciones (Parmesan & Yohe, 2003; Dillon et al., 2010; Sheridian & Bickford, 2011). Se estima que estos cambios serán cada vez más notorios en el futuro (Deutsch et al., 2008) y se presume que serán la principal causante de la pérdida de especies en las próximas décadas (Leadley et al., 2010). Además del cambio climático, sobre las especies están actuando al mismo tiempo otros procesos, como la reducción y degradación de los sitios donde éstas habitan. Los fenómenos de la pérdida y fragmentación del hábitat han sido ampliamente

reconocidos como amenazas a la persistencia de las especies. Las principales consecuencias de este proceso son reducciones del tamaño poblacional (menor disponibilidad de recursos, aumento de la competencia) y de la conectividad entre poblaciones, llevando a un aumento del riesgo de extinción, encontrándose ejemplos en la mayoría de los grupos animales, como aves, mamíferos (Bates, 2002; Hirota et al., 2004), peces, anfibios, reptiles (Clark et al., 1999; Dixo et al., 2009; Valenzuela-Aguayo et al., 2020), insectos y arácnidos (Knutsen et al., 2000; Bailly et al., 2004; Reed et al., 2009).

Los estudios genéticos resultan cada vez más una herramienta esencial para el diagnóstico de la viabilidad de las especies y como insumo para la elaboración de estrategias de conservación que contribuyan a la preservación de las especies (Holderegger et al., 2019). A partir de la información genética podemos evaluar el grado de diversidad genética en las poblaciones, la estructuración genética, el tamaño efectivo, la conectividad o flujo génico, e identificar Unidades Evolutivas Significativas (poblaciones históricamente aisladas) y Unidades de Manejo (poblaciones demográficamente diferentes) (Moritz, 1994, 2002; Frankham, 2003; Rowe & Beebee, 2008). Cuando las poblaciones son pequeñas el riesgo de endogamia se ve incrementado, observándose una mayor homogenización de la variabilidad genética, mayor probabilidad de fijación de alelos deletéreos y, por lo tanto, un incremento del riesgo de extinción (Frankham, 2005; Reed, 2005; Vilas et al., 2006).

A partir de ciertas huellas que quedan retenidas en el ADN de los individuos, los estudios genéticos nos permiten identificar eventos demográficos como expansiones de las poblacionales o cuellos de botella, procesos de diferenciación y conectividad de las poblaciones, estimar tiempos del origen y diversificación de las especies, entre otros (Bermingham & Moritz, 1998). La diversificación de las especies puede ser moldeada por diversos factores, ya sean abióticos, como el cambio climático, el levantamiento de barreras geográficas o el surgimiento de islas, así como factores bióticos, como la interacción con otros individuos, eventos dispersivos propios

de las especies, entre otros (Avice, 2000; Hewitt, 2000; Schweizer et al., 2010; Prieto-Torres et al., 2018). Los efectos de algunos de estos procesos muchas veces pueden detectarse a partir del estudio de la estructura y diversidad genética de las poblaciones (Milligan et al., 1994).

La relación entre el nivel de aislamiento de las poblaciones de una especie y su capacidad dispersiva es un elemento clave para el mantenimiento de la variabilidad genética, particularmente en un contexto de reducción y fragmentación del hábitat y de constantes cambios en las condiciones ambientales. En este sentido, el estudio de la estructuración genética de las poblaciones permite conocer de forma indirecta qué tan eficiente es el proceso dispersivo y si resulta capaz de mantener el flujo génico entre las poblaciones (Rowe & Beebee, 2008; Papadopoulou et al., 2009). Asimismo, integrar a los datos genéticos información de la distribución geográfica de las especies, cómo ha cambiado a lo largo del tiempo y de qué forma inciden las variables ambientales, permiten un abordaje complementario (Bidegaray-Batista et al., 2017). En los últimos años el desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica y el surgimiento de nuevas técnicas estadísticas han permitido la generación de herramientas para el análisis de los patrones de distribución en el espacio de las especies, a partir del modelado de su distribución (Franklin, 1995; Guisan & Zimmermann, 2000; Swenson, 2008). Estos modelos se construyen a partir de los datos de presencia/ausencia de las especies y permiten inferir zonas potencialmente idóneas para ellas en función de las características ambientales de los sitios donde habitan (Guisan & Zimmermann, 2000).

Dentro de los principales desafíos del modelado de la distribución potencial de las especies se encuentran los que involucran tanto aspectos evolutivos (teoría de conservadurismo del nicho), como ecológicos (estabilidad del nicho) (Peterson et al., 1999; Wiens & Graham, 2005; Pearman et al., 2007). Esto refiere a que asumimos que las especies se encuentran en equilibrio con el ambiente y que sus preferencias ambientales se mantendrán inalteradas en el espacio y en el tiempo, despreciando la

capacidad de adaptación a los cambios en el entorno ambiental. Existen evidencias que sugieren que los nichos ecológicos evolucionan lentamente dentro y entre especies (Wiens & Graham, 2005), por lo que, desde esta perspectiva del conservadurismo del nicho y en un escenario de cambio climático, si las tolerancias térmicas y climáticas de las especies no son lo suficientemente amplias como para lograr aclimatarse a las nuevas condiciones ambientales, las especies con un fuerte conservadurismo de nicho deberán emigrar o extinguirse. En cambio, las especies más lábiles y tolerantes podrían potencialmente adaptarse a las nuevas condiciones (Holt, 1990). Se ha visto en el caso de las especies invasoras que las asunciones de existencia en equilibrio y de conservadurismo de nicho no se suelen cumplir, ya que las especies tienden a adaptarse a nuevos hábitats y, por tanto, en las áreas invadidas la especie invasora suele estar en desequilibrio con el ambiente (Broennimann et al., 2007). Es por eso que, se deben tener presentes estas asunciones especialmente cuando el objetivo es proyectar los modelos de distribución de las especies a diferentes escalas temporales (pasado y/o futuro), para poder entender cómo se ha moldeado la distribución actual y poder predecir cómo será en un futuro bajo diferentes escenarios de cambio climático.

El uso de los modelos de distribución potencial juega un rol importante para la toma de decisiones en conservación (Margules & Pressey, 2000; Pyke et al., 2005; Sofaer et al., 2019). Los mapas de distribución de especies son necesarios tanto para evaluar las amenazas a las que están sometidas las áreas de interés para la conservación, como para diseñar áreas protegidas o reservas, incluso incorporando en este último caso escenarios futuros de cambio climático (De Angelo et al., 2013; Malakoutikhah et al., 2020). Estos modelos son asimismo utilizados en evaluaciones respecto al potencial invasor de especies exóticas fuera de sus rangos de distribución original (Nori et al., 2011), en la elección de sitios para la reintroducción de especies de fauna nativa (Martínez-Meyer et al., 2006), como insumo para mejorar el conocimiento sobre las especies y actuando como guía para los esfuerzos de

muestreo a partir de la identificación de zonas en las que hay escasez de datos. También contribuyen a identificar las áreas clave a conservar, así como los posibles corredores que permitan unir las áreas protegidas y/o poblaciones, además de servir como insumo para la evaluación de las categorías de la lista roja de la UICN (Ferraz et al., 2012). Por otra parte, los modelos de distribución también son utilizados para la reconstrucción en el pasado de eventos de contracción o expansión de los rangos de distribución de algunas especies como consecuencia de cambios en el ambiente a nivel global (Bidegaray-Batista et al., 2016). De hecho, la proyección de las distribuciones al pasado posibilita detectar sitios que han actuado como refugios durante los períodos con condiciones climáticas adversas y desde donde posteriormente se han detectado procesos de expansión (Hewitt, 2004; Marske et al., 2011). Es por eso que para estudios de conservación la integración de la información obtenida de modelar la distribución al pasado, presente y futuro permite la detección de zonas donde las condiciones climáticas se han mantenido estables a lo largo del tiempo y donde se podrían mantener en el futuro cercano. Estas zonas de estabilidad climática suelen estar asociadas a sitios donde se mantienen altos niveles de diversidad genética y de endemismos, por tanto, resultan relevantes de considerar en la elaboración de planes de conservación (Carnaval et al., 2009).

En los últimos años se han incrementado los estudios en conservación que destacan la utilidad de integrar la información genética de las poblaciones con las predicciones de los cambios de distribución obtenidos a partir del modelado de la distribución potencial de las especies, con ejemplos en reptiles (De Pous et al., 2011; McCluskey et al., 2022), anfibios (Abreu-Jardim et al., 2021), crustáceos (Lovrenčić et al., 2022), insectos (Taubmann et al., 2011) y arañas (Bond et al., 2006). En las arañas sudamericanas son pocos los estudios que integran la información obtenida de los datos genéticos con la que nos aportan los modelos de distribución espacial y que permitan así entender cuáles han sido los factores o procesos que han moldeado la diversidad y distribución de las especies y cómo se verá afectada su conservación en

el futuro. Un ejemplo es el trabajo de Peres et al. (2015) con arañas “araneomorfas”, que investigan los efectos de las oscilaciones climáticas del Último Máximo Interglaciario (hace ~120 mil años) y Último Máximo Glaciario (hace ~21 mil años) sobre el nicho ecológico y los patrones genéticos en una araña de tela de la familia Araneidae. Por su parte Bidegaray-Batista et al. (2017) proponen un abordaje integrativo para el estudio y conservación de especies de arañas lobo (familia Lycosidae) que habitan en los ambientes de arenales costeros de Uruguay, Argentina y Brasil.

La araña lobo de tela *A. lagotis* es una especie de amplia distribución en Sudamérica que comprende desde Venezuela hasta Uruguay (Santos & Brescovit, 2001). En los últimos años han surgido algunos estudios, principalmente en Brasil, que analizan la diversidad y estructura genética de las poblaciones de esta especie, motivados por un contexto de intensificación en las modificaciones de los ambientes donde la especie habita. Macrini et al. (2015) estudiaron el efecto de la pérdida y fragmentación del hábitat en la distribución de la diversidad genética de poblaciones de la Mata Atlántica Brasileña. Si bien los autores encuentran dos linajes bien diferenciados, que proponen como dos especies crípticas, dentro de cada linaje las poblaciones presentan niveles bajos de estructuración genética. Ellos señalan que, a pesar de la fragmentación del hábitat, las poblaciones no se encuentran en aislamiento, sino que mantienen cierta conexión. Por su parte Stefani & Del Claro (2014) señalan la inexistencia de diferenciación genética entre dos poblaciones de *A. lagotis* ubicadas a una distancia de 11 km entre sí, en un ambiente altamente modificado por la urbanización del centro de Brasil. Posteriormente, Fontes (2016) realiza un análisis filogeográfico de las poblaciones de *A. lagotis* de Brasil abarcando un amplio rango de distribución (desde la Floresta Amazónica hasta el sur de la Mata Atlántica) con el que busca determinar los procesos evolutivos históricos que dieron forma a los patrones de diversificación de la especie. El análisis revela la presencia de cinco linajes geográficamente estructurados, que fueron originándose y divergiendo durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno.

Si bien en *A. lagotis* existen estos antecedentes respecto a la variabilidad genética, cómo ésta se distribuye geográficamente y cómo se han suscitado los procesos de diversificación a lo largo de la historia evolutiva, estos estudios han contemplado solamente una parte de la distribución de la especie. A su vez, en los últimos años ha surgido evidencia consistente de que *A. lagotis* sería un complejo de especies y que las variaciones que se atribuían a plasticidad fenotípica (Santos & Brescovit, 2001) se explicarían en buena parte a la existencia de especies diferentes (Macrini et al., 2015; González et al., en revisión). Por tanto, son necesarios estudios que evalúen qué sucede con las poblaciones de estos linajes independientes, en particular aquellos que se distribuyen en el límite más austral de su distribución, donde la degradación y fragmentación del hábitat también parecerían estar afectando las poblaciones.

Para Uruguay se ha propuesto la existencia de dos Formas de la especie *A. lagotis* (Forma I y Forma II), investigaciones en los últimos años demuestran que se trata de especies diferentes (González et al., 2013, 2014; González, 2015; González et al., 2015b, en revisión). La Forma I de *A. lagotis* se encuentra solamente reportada en Uruguay (González, 2015; González et al., en revisión), país donde ha sido declarada como prioritaria para la conservación (Ghione et al., 2017). Esta Forma de *A. lagotis* se estima habría divergido en el Pleistoceno durante el último millón de años (González et al., en revisión) y se caracteriza por ser habitante estricta de los pastizales, ambiente en el que construye sus grandes telas tridimensionales en forma de embudo ocupando el estrato herbáceo (González et al., 2014, 2015b).

Los pastizales sudamericanos no solo han sido ambientes muy cambiantes y han sufrido alternancias de procesos de expansión y retracción durante las oscilaciones climáticas del Pleistoceno y Holoceno (Behling, 2002), sino que desde las últimas décadas vienen sufriendo una fuerte reducción debido a las actividades humanas (Brazeiro et al., 2020). De hecho, los pastizales de la región templada constituyen el bioma con mayor riesgo de desaparecer debido a las altas tasas de

transformación a cultivos hortícolas, pasturas, forestación, así como a la urbanización (Baldi & Paruelo, 2008; Modernel et al., 2016). En Uruguay el sector agrícola pasó a ser en los últimos años un componente esencial en la economía debido al incremento de los precios internacionales de los *commodities*, como soja, trigo y al auge de la producción forestal (Baldi & Paruelo, 2008), lo que ha provocado una aceleración sin precedentes en la sustitución de los pastizales naturales por tierras para cultivos (Modernel et al., 2016; Brazeiro et al., 2020; Cortés et al., 2020). Esta reducción de la superficie ocupada por los pastizales representa una amenaza para las especies que allí habitan, generando procesos de fragmentación de las poblaciones. A su vez, estos efectos se incrementarían en un futuro como consecuencia del inminente cambio climático, que señala un aumento de la temperatura y por tanto una tropicalización del ambiente, afectando en mayor medida a especies ectotérmicas (Paaijmans et al., 2013). Este calentamiento global también traería aparejado un incremento del nivel del mar, con la concomitante pérdida de superficie terrestre en los países costeros (Clark et al., 2016).

La integración de la información que se encuentra retenida en los genes con la de los modelos de distribución proyectados al pasado y al futuro son fundamentales para poder comprender cómo los procesos históricos de modificaciones del ambiente han moldeado la distribución y la diversificación de la Forma I de *A. lagotis* y poder así comprender y contribuir a predecir de qué manera se modificarán en los próximos años. Asimismo, conocer el estatus actual de las poblaciones en cuanto a su variabilidad genética, al nivel de estructuración y de la conectividad son insumos esenciales para contribuir a la conservación de esta especie que se ha señalado como prioritaria, más aún considerando el proceso de degradación del ambiente donde habita y el de cambio de las condiciones climáticas. Es por eso que en el marco de esta Tesis en el presente capítulo se plantearon dos objetivos; 1) estudiar la diversidad y estructuración genética de la Forma I de *A. lagotis* a lo largo de su distribución geográfica, y 2) modelar su distribución potencial contemporánea y proyectar la

predicción en el pasado (Último Máximo Glacial y Holoceno) y en el futuro (años 2050 y 2070) bajo escenarios de cambio climático contrastantes. En cuanto a la diversidad y estructuración genética, la hipótesis de trabajo plantea que la Forma I de *A. lagotis* presenta una elevada estructuración genética a lo largo de su rango de distribución considerando la alta especificidad que presenta a un ambiente cada vez más fragmentado, y su aparente limitada capacidad de dispersión aérea. En cuanto a los modelos de distribución, el escenario hipotético plantea que considerando que este grupo ha sido poco estudiado, si bien la Forma I de *A. lagotis* está reportada exclusivamente para Uruguay y su origen data del Pleistoceno, es probable que su distribución contemporánea sea mayor a la reportada. En el pasado esta distribución habría sido mayor, ya que los pastizales habrían expandido su rango hacia el norte del continente (latitudes menores) debido a las reducciones en la temperatura durante los ciclos glaciares, y hacia el Holoceno la distribución se reduciría por el aumento de la temperatura y sustitución de los pastizales templados por ambientes de bosque más tropicales. Debido a la marcada estacionalidad que rige la fenología de la Forma I, su distribución en un futuro próximo continuaría reduciéndose bajo un escenario de calentamiento global. La incorporación de la información respecto a cómo se distribuye la diversidad genética de la especie en el espacio geográfico, los factores que la originaron y la delimitación de aquellas áreas en las que las condiciones climáticas se mantendrán estables en el futuro permitirá la jerarquización de zonas en las que sea más eficiente dirigir los esfuerzos en su conservación.

Metodología

Análisis genéticos

Obtención de ejemplares de A. lagotis

Para este estudio se utilizaron 102 ejemplares de *A. lagotis* provenientes de 20 localidades de Uruguay (Tabla S1, Fig. 2.1). Los ejemplares se obtuvieron de: 1) salidas de campo realizadas en marzo y abril de 2019 a los departamentos de Rocha,

Colonia y Florida en el marco de esta maestría; 2) colectas previas realizadas por González M. durante su trabajo de post-doctorado; 3) ejemplares depositados en la Colección de Entomología de Facultad de Ciencias, Udelar; y 4) ejemplares cedidos por colegas provenientes de sus campañas de campo. Las arañas fueron conservadas en alcohol 95 % y almacenadas a -20 °C en el banco de tejidos del Departamento de Biodiversidad y Genética del IIBCE.



Figura 2.1. Mapa de las localidades de muestreo de *A. lagotis* y consideradas para los análisis moleculares.

Extracción de ADN

Se realizó la extracción de ADN genómico de dos patas (III y IV derechas) de cada araña, siguiendo el protocolo de extracción de tejido de Medrano et al. (1990). La resuspensión del ADN extraído se realizó en 100 µL de agua ultrapura. La concentración (ng/µL) y el grado de pureza del ADN (relación de absorbancia 260/280 nm y 260/230 nm) se midieron mediante espectrofotometría en NanoDrop™ 1000.

Amplificación por PCR y visualización del ADN

La amplificación de los fragmentos de interés se realizó mediante la técnica de reacción en cadena de la polimerasa (PCR, del inglés *Polymerase Chain Reaction*). Se

amplificó un fragmento del gen mitocondrial codificante para la proteína Citocromo c Oxidasa subunidad 1 (*cox1*) y un fragmento del intrón nuclear que codifica el factor de iniciación de la traducción 5A (*tif5A*). Para la amplificación del *cox1* se utilizaron los cebadores C1-J-1490 (LCOI: 5'-GGTCAACAAATCATAAAGATATTGG-3') (Folmer et al., 1994) y C1-N-2662 (Porricosa-R1: 5'-AAGGAAATCAATAAGTAATTCCAGCT-3') (Laborda et al., 2022). Para la amplificación del *tif5A* se utilizaron los cebadores previamente diseñados para *A. lagotis* por Fontes (2016) TIF5AF (5'-AAGACAGGAAAGCATGGACA-3') y TIF5AR (5'-TCAAGTCCTACAAGATGAAC-3'). Las reacciones de PCR se realizaron en un volumen de 25 µL que incluyeron en su composición 19,65 µL de agua ultrapura, 2,5 µL de 10X DreamTaq buffer, 0,5 µL de dNTPs (10 mM), 0,5 µL de cada cebador (10 µM, *Forward* y *Reverse*), 0,1 µL de BSA (Albúmina de Suero Bovino, 20 mg/mL), 0,25 µL de enzima polimerasa (DreamTaq EP0702, ThermoFisher Scientific, 5 U/µL) y 1 µL de ADN extraído. Las condiciones de termociclado para la amplificación del *cox1* fueron: 3 minutos a 95 °C (desnaturalización del ADN), seguido de 5 ciclos de: 30 segundos a 95°C (desnaturalización), 45 segundos a 42 °C (unión del cebador) y 45 segundos a 72 °C (extensión), luego 30 ciclos de: 30 segundos a 95 °C, 45 segundos a 45 °C y 45 segundos a 72 °C y por último la extensión final de 5 minutos a 72 °C. Las condiciones de ciclado para el *tif5A* fueron 3 minutos a 95 °C (desnaturalización del ADN), seguido de 35 ciclos de: 30 segundos a 95 °C (desnaturalización), 45 segundos a 50 °C (unión del cebador) y 45 segundos a 72 °C (extensión) y por último la extensión final de 5 minutos a 72 °C.

Para confirmar que la amplificación del fragmento de ADN había sido exitosa se realizó una electroforesis de los productos de PCR en gel de agarosa al 1 %, utilizando el agente intercalante GoodView TM. Las electroforesis se realizaron a 100 V, durante 30 minutos. Se cargaron 4 µL de producto de PCR en cada pocillo y en cada gel, como referencia del tamaño de banda del amplicón, se cargó un pocillo con 3 µL

de marcador de peso molecular (Thermo Fisher Scientific GeneRuler 1 Kb, 0,083 µg/µL).

Purificación y secuenciación del ADN

A los productos de PCR que amplificaron correctamente se les realizó una purificación enzimática para eliminar los restos de cebadores no incorporados en la reacción y el excedente de nucleótidos (dNTPs), para evitar posibles interferencias en el proceso de secuenciación. A un volumen de 10 µL de PCR se adicionaron 2,5 µL de la enzima fosfatasa alcalina termosensible FastAP (Thermo Fisher Scientific, 1 U/µL) y 0,5 µL de la enzima exonucleasa Exo1 (Thermo Fisher Scientific, 20 U/µL). Las condiciones de termociclado fueron 90 minutos a 37 °C, seguidos de 5 minutos a 75 °C. Una vez obtenidos los productos de PCR purificados se cargaron en placas para secuenciación de 96 pocillos. Cada pocillo se cargó con 5 µL del producto de PCR purificado junto con 5 µL de uno de los cebadores (*Forward* y *Reverse*) a una concentración de 5 mM para secuenciar el ADN en ambos sentidos. Una vez completada la placa, se envió al servicio de Secuenciación por Sanger Ez-Sec de MacroGen Inc, Seoul, República de Corea.

Edición de secuencias y alineamiento

La edición de las secuencias se realizó en la versión de prueba del programa Geneious 7.0. La matriz de secuencias del *cox1* se alineó en Geneious 7.0 y posteriormente se revisó de forma manual que no tuviera inserciones ni deleciones ya que se trata de un gen codificante. La matriz del *tif5A* se alineó en la versión en línea del programa de alineación MAFFT v7 (Kato et al., 2019) con el algoritmo Q-ins-i y se realizó una reconstrucción de los haplotipos más probables de los individuos heterocigotas mediante el algoritmo PHASE (Stephens et al., 2001; Stephens & Donnelly, 2003) implementado en el software DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017). En el caso de las secuencias del *tif5A* que tuvieran superposición de los cromatogramas

producto de una inserción o delección en la secuencia, se recuperaron las fases alélicas mediante el programa en línea Mixed Sequences Reader (Chang et al., 2012).

Índices de diversidad y redes de haplotipos

Para ambos marcadores, y en el software DnaSP v6.12.03 (Rozas et al., 2017), se calcularon los índices de diversidad nucleotídica (π), definidos como la probabilidad de que dos nucleótidos homólogos tomados al azar sean diferentes (Nei & Li, 1979). También se calcularon los índices de diversidad haplotípica (H_d), es decir la probabilidad de que dos haplotipos tomados al azar sean diferentes (Nei, 1987) y, por último, el número total de haplotipos o variaciones del ADN. En el software MegaX v10.2.6 (Kumar et al., 2018), se calcularon las distancias genéticas promedio (*p-distance*) entre secuencias, también para ambos marcadores.

Las redes de haplotipos de ambos marcadores se estimaron mediante el software PopArt v1.7 (Leigh & Bryant, 2015). Como algoritmo de agrupamiento se utilizó el método estadístico de parsimonia del TCS (Clement et al., 2002) con un límite de confianza del 95 %. Para la matriz del *tif5A*, los indels (inserciones/delecciones) se recodificaron como caracteres de presencia/ausencia utilizando el método de Simmons & Ochoterena (2000) implementado en SeqState (Müller, 2005).

Análisis demográficos

Para la búsqueda de señales de cambios demográficos en las poblaciones de *A. lagotis* se realizaron los test de neutralidad D de Tajima (Tajima, 1989), F_s de Fu (Fu, 1997) y R2 (Ramos-Onsins & Rozas, 2002) en el software DnaSP. Un valor negativo del estadístico D del Test de Tajima estaría reflejando la existencia de un proceso de expansión demográfica y/o una barrida selectiva en contra de mutaciones levemente deletéreas, mientras que un valor positivo de D indicaría selección balanceadora o una población estructurada (Tajima, 1989). En el Test F_s de Fu un valor negativo del estadístico F_s es evidencia de un número excesivo de alelos raros,

como se esperaría de una reciente expansión de la población, mientras que un valor positivo de F_s es evidencia de una deficiencia de alelos, como se esperaría de un cuello de botella reciente en la población (Fu, 1997). Para la detección de eventos de crecimiento poblacional el test de F_s de Fu resulta más sensible que el de Tajima, sin embargo, para tamaños de muestra pequeños el test R_2 de Ramos-Onsins y Rozas es el que presenta mejor desempeño (Ramos-Onsins & Rozas, 2002). La significancia de los estadísticos se calculó mediante generación de muestreos al azar utilizando simulaciones de coalescencia.

Complementariamente se realizó una estimación de las fluctuaciones del tamaño poblacional efectivo en el tiempo mediante el *Extended Bayesian Skyline Plot* (EBSP) (Heled & Drummond, 2008) en BEAST v2.6.3 (Bouckaert et al., 2019). El EBSP representa gráficamente el cambio en el tamaño poblacional a través del tiempo, inferido en este caso a partir de la incorporación de las secuencias de ambos marcadores moleculares, tanto el ADN mitocondrial (*cox1*) como el ADN genómico del intrón nuclear (*tif5A*). Para correr este análisis se siguieron las especificaciones recomendadas en el tutorial del BEAST2 (Heled & Drummond, 2008). Debido a la ausencia de datación a partir de registros fósiles se utilizaron las tasas de sustitución nucleotídicas disponibles en la literatura. Para el *cox1* se utilizó una distribución Lognormal con una media de 0,0115 (Bidegaray-Batista & Arnedo, 2011; Piacentini & Ramírez, 2019), $M = -4,06$ y $S = 0,4$, mientras que para el *tif5A* se utilizaron estimaciones de la tasa de sustitución estimadas en estudios previos (González et al., en revisión), partiendo de una distribución Lognormal de media de 0,0069, $M = -5,06$ y $S = 0,4$. Se especificó la ploidía para cada marcador, siendo de 0.5 para el mitocondrial (*cox1*) y 2 para el nuclear (*tif5A*) y se seleccionó un año como tiempo generacional para la especie (González et al., 2014). Se estimó para este análisis el modelo evolutivo de ambos marcadores, mediante el programa jModeltest (Darriba et al., 2012). Ambos análisis se efectuaron de forma remota en el portal en línea CIPRES (Miller et al., 2010). Finalmente, se realizaron cinco corridas independientes

del EBSP, de 10^7 generaciones, muestreadas cada 10^3 generaciones. El grado de convergencia de las cadenas MCMC (Markov Chain Monte Carlo) se evaluó en el programa Tracer 1.7.2 (Rambaut et al., 2018). Las dos cadenas que convergieron se combinaron en el LogCombiner v2.6.3 (10 % de *burning*) y a partir de éstas se realizó la construcción del gráfico del EBSP en el software RStudio (R Core Team, 2019), a partir del Script disponible en BEAST2.

Análisis de estructura poblacional

Para evaluar el nivel de estructuración genética de las poblaciones se calcularon los índices de F_{st} (Nei & Chesser, 1983) entre pares de localidades, en el software Arlequin 3.5.2 (Excoffier & Lischer, 2010). Para esto se trabajó con 12 localidades, que contaron con secuencias de más de cuatro individuos (Arroyo los Chanchos, Artigas; Subida de Pena, Rivera; Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres; Caraballo, Río Negro; Villa Serrana, Lavalleja; Cerro del Toro, Maldonado; Lomas de Araminda, Canelones; Parque Lecocq, Montevideo; Nueva Helvecia, Colonia; Alférez, Rocha; Florida, Florida). Las distancias genéticas se calcularon bajo el modelo de Fisher-Wright, que permite obtener la distribución de frecuencias génicas entre poblaciones sujetas a un proceso de deriva genética. El estadístico F_{st} se estimó basándose en las frecuencias alélicas y considerando la divergencia entre las secuencias nucleotídicas. Los valores del F_{st} varían entre cero y uno: cero indica panmixia completa, donde ambas poblaciones se cruzan libremente (no hay estructuración, son la misma población); un valor de uno indica que toda la variación genética se explica por la estructura de la población y no comparten diversidad genética (poblaciones totalmente separadas). Valores de F_{st} mayores a 0,2 se consideran reflejo de una fuerte estructuración, aunque valores inferiores también pueden ser significativamente distintos de cero (Rowe & Beebee, 2008).

Para evaluar la existencia de aislamiento por distancia se realizó el test de Mantel (1967). A partir de la matriz de distancias genéticas obtenida en Arlequin y la

matriz de distancias geográficas en kilómetros (transformadas a logaritmo) entre pares de localidades obtenida en Quantum GIS (Quantum GIS Development Team, 2020), se evaluó la existencia de una correlación estadísticamente significativa entre ambas matrices. Este análisis fue realizado también en el software Arlequin.

Modelos de distribución potencial

Registros de ocurrencia

Se elaboró una base de datos de ocurrencias de la Forma I de *A. lagotis*, a partir de registros obtenidos de diversas fuentes: registros de campo tomados previamente durante el trabajo de postdoctorado de González M. (años 2017 y 2018), registros a partir del material depositado en la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias, UdelaR (revisado por González M.), registros tomados por aracnólogos durante su trabajo de campo y confirmados mediante fotografía o mediante examinación del ejemplar. A partir del mapeo de esa base de registros, se detectaron y seleccionaron algunos puntos del país donde éstos eran muy escasos y distantes. En los meses de marzo y abril de 2019 se realizaron salidas de campo a los departamentos de Rocha, Florida y Colonia, sumando esos departamentos a la base de datos, con el fin de incrementar los registros de la especie a una mayor superficie del país. Por otra parte, se realizaron consultas a especialistas del Museo Argentino de Ciencias Naturales Bernardino Rivadavia (MACN) que trabajan con la especie en ese país y en la región y se constató que no contaban con registros de la Forma I de *A. lagotis*.

Datos climáticos

Para la modelación de la distribución potencial de la Forma I de *A. lagotis* se utilizaron las variables bioclimáticas disponibles en la base de datos de WorldClim 2 (Fick & Hijmans, 2017) correspondientes al presente (1970-2000). Dichas variables se obtuvieron a una resolución de 2,5 minutos, que corresponden aproximadamente a 5,5

km por píxel en el Ecuador. Las variables utilizadas para la proyección del modelo al pasado fueron las propuestas por el Modelo Comunitario del Sistema Climático versión 4 (CCSM4) para dos períodos temporales clave: el Último Máximo Glacial (UMG) (hace 21.000 años), un período glacial con grandes cambios en los gases de efecto invernadero, el nivel del mar y las capas de hielo, y el Holoceno medio (hace 6.000 años) que ocurrió durante el interglacial actual con cambios en la irradiación solar estacional. Para las condiciones climáticas futuras se consideraron los años 2050 y 2070 y se utilizaron estimaciones del CCSM4 según dos RCP (rutas representativas de concentración de gases de efecto invernadero; IPCC, 2014) contrastantes: a) RCP 45, que corresponde a un escenario de mitigación intermedio de la generación de gases de efecto invernadero; b) RCP 85, el cual considera grandes emisiones futuras, teniendo consecuencias más drásticas en el cambio climático. Estos escenarios RCP no deben ser tratados como escenarios definitivos, sino como un conjunto de políticas y desarrollos socioeconómicos (IPCC, 2014).

Estimación de la distribución

En la elaboración del modelo de distribución se utilizó la teoría Biótica-Abiótica-Movilidad (BAM) de Soberón & Peterson (2005). Este modelo asume que la distribución de una especie estará dada por el área donde se interceptan tres componentes o condiciones básicas: el componente B, constituido por los sitios con condiciones bióticas favorables para la especie, como la disponibilidad de recursos, competencia, depredadores, relaciones de mutualismo; el componente A, representado por los sitios con condiciones abióticas favorables para la especie, como el clima adecuado; y el componente M, que son los sitios históricamente accesibles para la especie.

Considerando la dificultad asociada a la cuantificación de los factores bióticos que podrían ser relevantes, el componente B no fue incorporado en el proceso de modelado de nicho. De hecho, muchos autores sugieren que este componente opera a

escalas mucho menores a las analizadas (Soberón, 2010). Por lo tanto, para el modelado de la distribución de la Forma I de *A. lagotis* consideramos los componentes A y M. La región M depende de las oportunidades y limitaciones de movimiento de las especies. La delimitación de este componente es de suma importancia debido a que va a definir la extensión para la que se va a calibrar el modelo (Anderson & Raza, 2010) y debe establecerse en base a una hipótesis explícita previa (Barve et al., 2011). En este caso, se estimó a partir de las ecorregiones propuestas por Olson et al. (2001). Como criterio se hipotetizó que los sitios accesibles para la especie corresponden a aquellas ecorregiones con al menos un registro. Por lo tanto, el componente M para la Forma I de *A. lagotis* quedó comprendido por una única ecorregión, la Sabana Uruguaya, a la cual se le calculó e incluyó una zona de amortiguamiento (buffer) de 50 km. Para la definición del componente A, se seleccionó un subconjunto de las 19 variables bioclimáticas disponibles en el WorldClim 2 mediante un análisis de correlación (test de Pearson, $r \geq 0,7$). Se utilizó como criterio de selección entre variables de alta correlación aquellas variables consideradas más relevantes en base a la biología de la especie. Se retuvieron seis variables bioclimáticas: BIO1 = temperatura media anual, BIO4 = estacionalidad de temperatura, BIO8 = temperatura media del trimestre más húmedo, BIO11 = Temperatura media del trimestre más frío, BIO17 = Precipitación del trimestre más seco, BIO18 = Precipitación del trimestre más cálido.

Para la realización del modelo se utilizó el Método de Máxima Entropía (*MaxEnt*, Phillips et al., 2006) a partir del paquete de R llamado Wallace (Kass et al., 2018). Esta interfaz permite realizar modelos de nicho correlacionando los datos de ocurrencia y variables ambientales predictoras. Estos modelos brindan una estimación de las condiciones habitables para la especie, obteniendo como resultado el mapeo de dichas zonas. Una de las principales ventajas de utilizar el algoritmo MaxEnt desde el software Wallace es que permite realizar y comparar modelos de diferentes complejidades (lineales, cuadráticos, productos y bisagra) con diferentes índices de

regularización y posteriormente seleccionar un modelo a partir del Criterio de Información de Akaike (AIC). Este es un criterio basado en el principio de parsimonia que permite elegir el modelo que mejor predice las ocurrencias en el menor número de pasos.

La capacidad de predicción (*performance*) del modelo se evaluó a partir del cálculo del área bajo la curva operacional ROC (AUC/ROC; Phillips et al., 2006). Este valor se calcula en base a la cantidad de errores de omisión y comisión de la proyección, es decir, cuán bien predice las presencias y las ausencias. Para la determinación de la capacidad predictiva del modelo se necesita contar con una sub-muestra de datos que sean independientes a los utilizados para crear el modelo, que permitan validarlo. Para esto se utilizó el método de “k-fold” o de validación cruzada, en el que se dividieron los datos de la matriz de ocurrencias en cinco sub-conjuntos independientes entre sí y se fueron construyendo modelos de forma secuencial con todos los sub-conjuntos menos uno (calibración del modelo) y se evaluaron cada uno con el sub-conjunto excluido. Después de elaborar todos los modelos, el paquete Wallace resume (promedia) las estadísticas y construye un modelo utilizando todos los datos. Una vez calibrados, proyectados y evaluados los modelos en condiciones actuales, para realizar las proyecciones a los diferentes tiempos (pasado y futuro) se extrajeron los códigos R Markdown (.rmd) y se continuó con el paquete *dismo* (Hijmans et al., 2017), en la plataforma R, debido a que Wallace no permite las proyecciones al pasado. Los modelos realizados se proyectaron a toda Sudamérica en los tres periodos y escenarios analizados (no solo al área M determinada para la calibración), para poder determinar qué otras áreas cuentan con las condiciones climáticas idóneas para la Forma I de *A. lagotis* aunque aún no hayan sido muestreadas.

Las proyecciones de los modelos son mapas de valores continuos en los cuales cada píxel posee un valor determinado de idoneidad que va de 0 a 1, por esto se seleccionó un umbral de corte para generar una predicción binaria de adecuado/no

adecuado para la especie. Dicho valor fue determinado en función del modelo actual y los registros de presencia de la especie: fue el valor mínimo en el cual el 95 % de las presencias quedaban dentro del área predicha (aceptando una tasa de omisión del 5 %). Se seleccionó dicho umbral atendiendo a la posibilidad (baja) de errores en el proceso de armado de la base de datos y georreferenciación de los registros. Una vez calculado el umbral, las proyecciones del modelo (presente, pasado y futuro) fueron binarizados en el software libre Quantum GIS (Quantum GIS Development Team, 2020).

A partir de los mapas binarios se calcularon y compararon las áreas de idoneidad para la especie en los diferentes escenarios y se analizaron las pérdidas (retracción), ganancias (expansión) o estabilidad de áreas idóneas para la especie. Para los escenarios pasados se analizaron también posibles zonas de refugios durante el Pleistoceno, período caracterizado por la ocurrencia de glaciaciones, acompañado por grandes cambios en las condiciones climáticas y del nivel del mar. En el análisis de los escenarios futuros se consideraron dos hipótesis de respuesta de las especies: una dispersalista, donde se considera que la especie puede dispersarse de manera ilimitada y ocupar todos los sitios ambientalmente adecuados según el escenario futuro; y otra no dispersalista, en la que la especie no va a poder ocupar los sitios de expansión (ej. sitios ambientalmente disponibles a futuro pero con barreras geográficas importantes que sortear) y solo se considera el área de estabilidad climática (ej. sitios idóneos en el presente y que se mantienen en el futuro). Se realizó una superposición de los mapas de las proyecciones de las distribuciones a futuro bajo los diferentes escenarios de cambio climático con la capa que contiene las Áreas Protegidas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay para poder analizar las localidades que quedaban comprendidas dentro de Áreas con algún grado de protección y se incorporó también la información de la diversidad nucleotídica de las localidades estudiadas para ambos marcadores moleculares (*cox1* y *tif5A*).

Resultados

Análisis genéticos

Índices de diversidad y redes de haplotipos

Se obtuvieron un total de 101 secuencias de un fragmento de 1083 pb del gen mitocondrial *cox1*, correspondientes a individuos de 19 localidades de Uruguay (Fig. 2.1 y Tabla S1). El índice de diversidad nucleotídica (π) fue 0,0058 mientras que el índice de diversidad haplotípica (H_d) fue 0,81, con un total de 32 haplotipos diferentes (Tabla S1) y una distancia promedio (*p-distance*) entre las secuencias de 0,0061. La construcción de la red de haplotipos para el *cox1* reveló un patrón general en forma de estrella (Fig. 2.2), típica conformación de los haplotipos de poblaciones que han sufrido un proceso demográfico de expansión poblacional (Avise, 2000). Se observa el haplotipo 1 como un haplotipo muy frecuente, representado por una alta cantidad de individuos ($N = 39$) provenientes de 17 de las 19 localidades estudiadas, comprendiendo gran parte de la distribución geográfica de la especie. De este haplotipo 1 derivan, con uno o dos pasos mutacionales, 14 haplotipos representados por solamente uno o dos individuos, lo que refleja una alta variabilidad haplotípica para este fragmento. Otro de los haplotipos muy representados en la población es el haplotipo 11, que deriva también del haplotipo 1 y está representado por 20 individuos provenientes de 9 localidades distribuidas por todo el país, sin ningún patrón geográfico aparente. A partir del haplotipo 30, se conectan con más de 20 pasos mutacionales, una serie de haplotipos poco compartidos con varios pasos mutacionales entre sí, correspondientes a las localidades de Araújo (Ruta 26, Km 49, Paysandú), Florida (Florida), Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres) y Egaña (Ruta 2, Km 228, Soriano). También se observan individuos de la localidad de Parque Lecocq (Montevideo) separados del resto de la red por ocho pasos mutacionales (haplotipos 10 y 12).

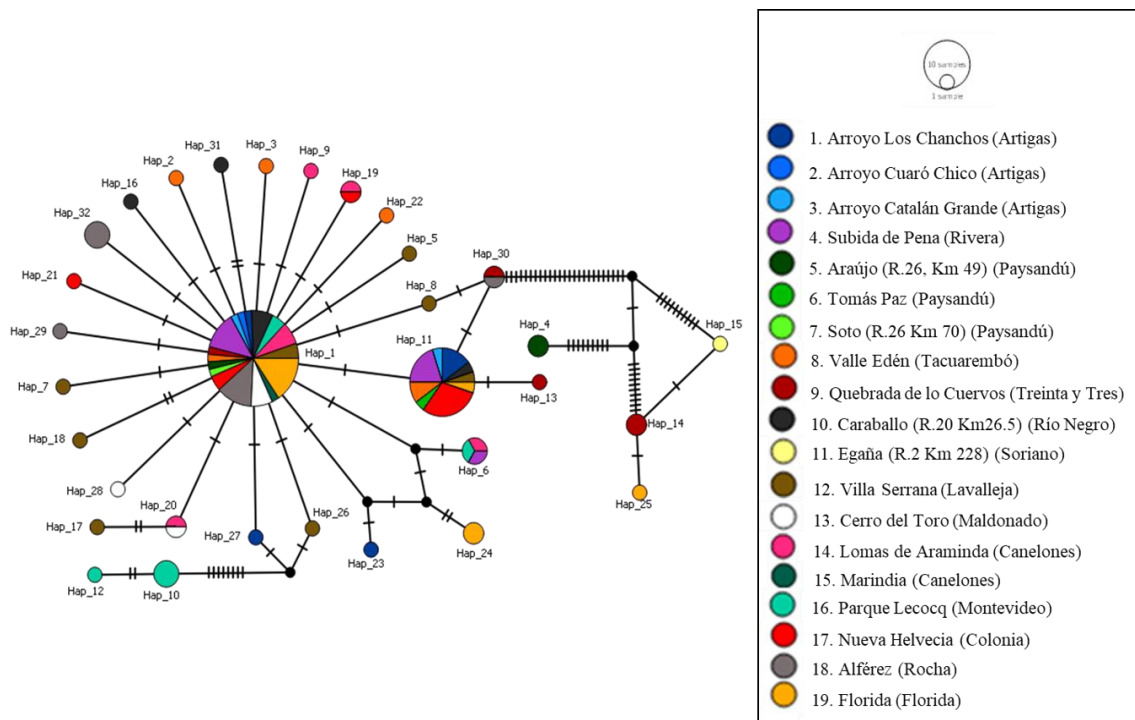


Figura 2.2. Red de haplotipos del *cox1* de *A. lagotis*. Los pasos mutacionales se representan con líneas negras sobre las ramas. El diámetro de los círculos es proporcional a la cantidad de individuos que comparten un haplotipo particular. El color de los haplotipos corresponde a las localidades de muestreo.

Para el *tif5A* se obtuvieron las secuencias correspondientes a 88 individuos de 19 localidades (Fig. 2.1, Tabla S1), con una longitud de fragmento de 353 pb. El índice de diversidad nucleotídica (π) fue 0,0056, similar al obtenido con el *cox1*. El índice de diversidad alélica fue 0,91, un poco superior al del *cox1*, con un total de 57 haplotipos diferentes (Tabla S1) y una distancia promedio (*p-distance*) entre las secuencias de 0,0056. La configuración de la red de alelos también adopta un patrón en forma de estrella, sin embargo, en este marcador se conforma a partir de tres alelos muy frecuentes (Fig. 2.3): el alelo 27 representado por 22 individuos de 13 localidades, el alelo 17 con 31 individuos de 12 localidades y el alelo 24 con 28 individuos de 14 localidades, conectados entre sí por un paso mutacional o un alelo único. Se observa una alta cantidad de alelos poco frecuentes en la población, derivados de los alelos muy frecuentes por uno o dos pasos mutacionales que mantienen la red interconectada. A diferencia de la red de haplotipos del *cox1* no se observan alelos distanciados por más de tres pasos mutacionales entre sí. De hecho, los alelos

correspondientes a los mismos individuos que en la red del *cox1* se observan distanciados, para este marcador nuclear se encuentran representados tanto dentro de los alelos muy frecuentes, como en los alelos únicos o poco representados (alelos: 24, 27, 36, 41, 42, 44, 48, 51, Fig. 2.3 y Tabla S1).

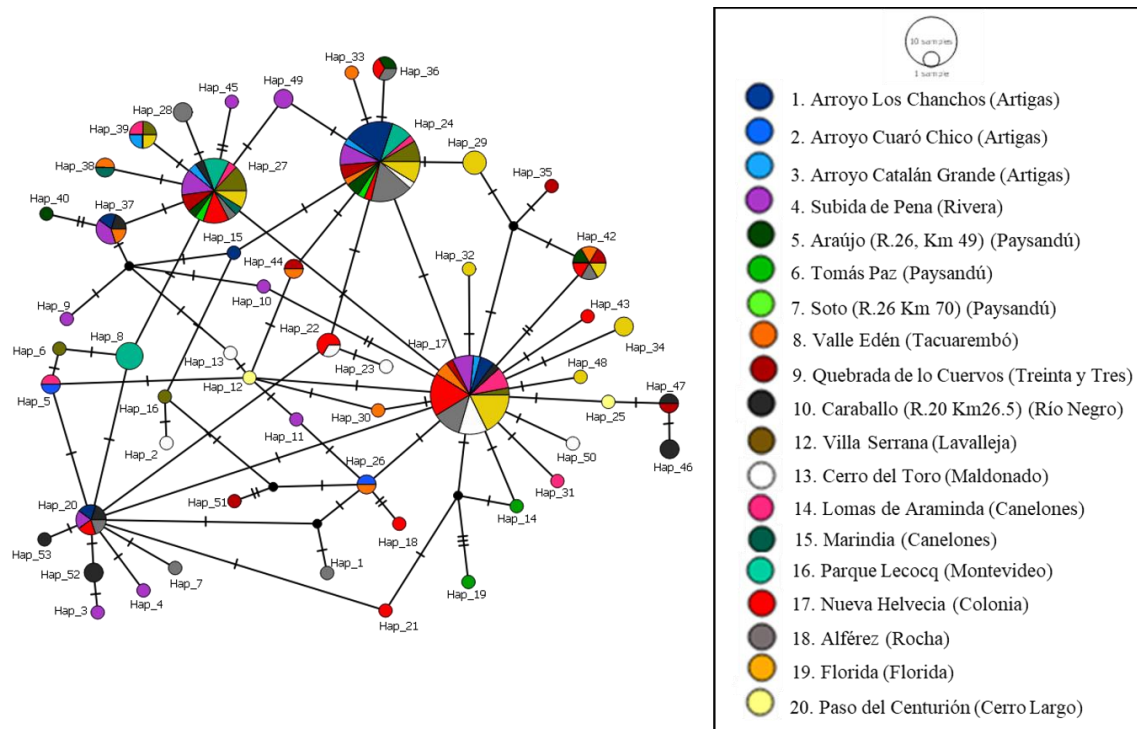


Figura 2.3. Red de alelos del *tif5A* de *A. lagotis*. Los pasos mutacionales se representan con líneas negras sobre las ramas. El diámetro de los círculos es proporcional a la cantidad de secuencias que comparten un haplotipo particular. El color de los haplotipos corresponde a las localidades de muestreo.

Análisis demográficos

Los tests de neutralidad D de Tajima y Fs de Fu resultaron en un valor del estadístico negativo y significativo en ambos marcadores (Tabla 2.1), lo que refleja un desvío de la neutralidad y un exceso de fijación de alelos raros, típico patrón observado luego de un proceso de expansión poblacional. En este sentido, el test R2 de Ramos-Onsins y Rozas también resultó significativo para ambos marcadores, lo que apoya la evidencia de un proceso de expansión poblacional.

Tabla 2.1. Resultado de las pruebas de neutralidad para la matriz de secuencias del *cox1* y del *tif5A* de *A. lagotis*. Para cada test se presenta el valor del estadístico y el p - valor asociado.

Test de Neutralidad	<i>cox1</i>	<i>tif5A</i>
D de Tajima	D = -1,83, p = 0,01	D = -2,12, p = 0,001
Fs de Fu	Fs = -8,78, p = 0,01	Fs = -56,92, p = 0,02
R2 de Ramos-Onsins y Rozas	R2 = 0,042, p = 0,01	R2 = 0,026, p = 0,02

La estimación del modelo evolutivo, tanto para las secuencias del *cox1* como para las del *tif5A*, se ajustaron a un modelo de tipo HKY+I. La reconstrucción demográfica del EBSM multilocus evidencia también un proceso de expansión demográfica, observándose un crecimiento en el tamaño poblacional efectivo que habría comenzado hace aproximadamente 100 mil años (considerando que la especie tiene una generación por año, Fig. 2.4), incrementándose a un tamaño poblacional siete veces mayor al tamaño histórico.

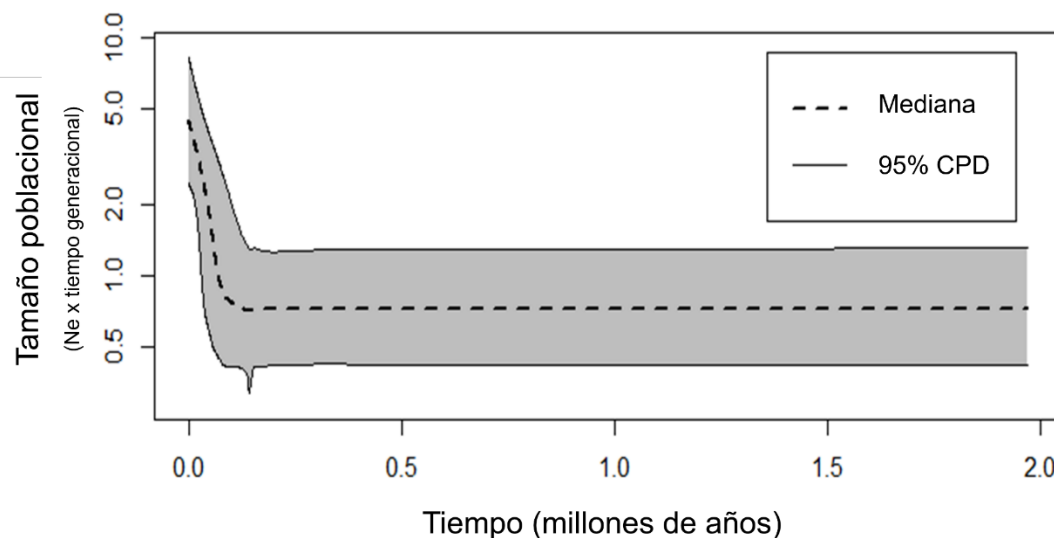


Figura 2.4. *Extended Bayesian Skyland Plot* estimado a partir de fragmento del gen mitocondrial *cox1* y del intrón nuclear *tif5A* de *A. lagotis*. El intervalo CPD (Densidad Central Posterior) del 95 % se muestra en gris y en línea punteada la mediana. En el eje X se representa el tiempo en millones de años y en el eje Y el tamaño de población efectivo escalado.

Análisis de estructura poblacional

Los F_{st} pareados de las 12 localidades muestreadas, tanto para el *cox1* como para el *tif5A*, resultaron en su mayoría en valores bajos ($F_{st} < 0,2$) mostrando en general que no hay estructuración genética de las poblaciones (Tabla 2.2 y 2.3). Sin embargo, para la matriz del *cox1*, en la que esperaríamos encontrar una mayor estructuración debida al modo de herencia uniparental, se destaca la localidad de Parque Lecocq (Montevideo) cuyos valores de F_{st} resultaron mayores a 0,2 y en su mayoría significativos en todos los pares de comparaciones. En este sentido también la localidad de Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres) muestra valores de F_{st} altos y significativos en la mayoría de las comparaciones. Por otra parte, la localidad de Nueva Helvecia (Colonia) resultó en F_{st} altos y significativos para las comparaciones con las localidades de Lomas de Araminda (Canelones), Cerro del Toro (Maldonado) y Alférez (Rocha). Las comparaciones de F_{st} pareados del *tif5A* resultaron en valores muy bajos, siendo solamente mayores o iguales a 0,2 y significativas las comparaciones entre las localidades de Parque Lecocq (Montevideo) con Florida (Florida) y de Arroyo Los Chanchos (Artigas) y Caraballo (Río Negro) con las mismas localidades de Florida y Artigas.

El Test de Mantel por su parte mostró una ausencia de relación entre las matrices de distancias genéticas y distancias geográficas para ambos marcadores moleculares (*cox1*: coeficiente de correlación $r = 0,05$, $p = 0,343$; *tif5A*: $r = 0,07$, $p = 0,319$).

Tabla 2.2. Valores pareados del estadístico Fst estimados a partir del fragmento del gen *cox1* entre las 12 localidades muestreadas de *A. lagotis* (ver código de localidades en Tabla S1 y ubicación geográfica Fig. 2.1). Los valores en negrita corresponden a $F_{st} \geq 0,2$ y los valores subrayados a valores significativos ($p < 0,05$).

	1	4	8	9	10	12	13	14	16	17	18	19
Localidad	ART	RIV	TAC	TYT	RN	LAV	MAL	CAN	MONT	COL	ROC	FLO
1 ART	0											
4 RIV	-0,03	0										
8 TAC	-0,01	-0,01	0									
9 TYT	0,27	0,39	0,26	0								
10 RN	0,02	-0,00	0,03	0,29	0							
12 LAV	0,03	0,03	-0,02	0,34	-0,03	0						
13 MAL	0,11	0,08	0,06	0,27	-0,00	-0,03	0					
14 CAN	<u>0,11</u>	0,04	0,02	0,32	0,02	-0,05	-0,03	0				
16 MONT	0,37	0,45	0,35	0,30	0,38	0,37	0,37	0,38	0			
17 COL	-0,02	-0,01	0,09	0,39	0,12	<u>0,13</u>	0,27	0,22	0,49	0		
18 ROC	0,12	0,09	<u>0,11</u>	0,41	0,04	0,05	0,05	0,09	0,47	0,22	0	
19 FLO	-0,03	0,01	-0,02	0,12	-0,03	0,01	-0,05	-0,02	0,22	<u>0,04</u>	0,03	0

Tabla 2.3. Valores pareados del estadístico Fst estimados a partir del fragmento del intrón nuclear *tif5A* de *A. lagotis* entre las 12 localidades muestreadas (ver código de localidades en Tabla S1 y ubicación geográfica Fig. 2.1). Los valores en negrita corresponden a $F_{st} \geq 0,2$ y los valores subrayados a valores significativos ($p < 0,05$).

	1	4	8	9	10	12	13	14	16	17	18	19
Localidad	ART	RIV	TAC	TYT	RN	LAV	MAL	CAN	MONT	COL	ROC	FLO
1 ART	0											
4 RIV	0,07	0										
8 TAC	0,04	-0,01	0									
9 TYT	0,04	0,0001	-0,07	0								
10 RN	0,24	<u>0,08</u>	<u>0,14</u>	0,09	0							
12 LAV	0,06	-0,04	-0,02	-0,02	<u>0,13</u>	0						
13 MAL	0,02	0,02	0,02	0,02	0,07	0,05	0					
14 CAN	<u>0,13</u>	-0,03	-0,04	-0,03	0,06	-0,03	0,02	0				
16 MONT	0,27	0,05	<u>0,17</u>	<u>0,14</u>	0,11	0,03	<u>0,14</u>	0,10	0			
17 COL	<u>0,08</u>	0,02	0,002	0,001	<u>0,08</u>	0,02	-0,01	-0,04	0,09	0		
18 ROC	0,01	0,02	-0,01	-0,01	<u>0,12</u>	0,001	-0,01	-0,02	<u>0,11</u>	-0,03	0	
19 FLO	<u>0,08</u>	<u>0,06</u>	-0,01	-0,02	0,20	0,04	<u>0,09</u>	-0,001	0,23	0,03	0,01	0

Modelos de distribución

Se reunieron un total de 93 registros de presencia de la Forma I de *A. lagotis*, correspondientes a 16 de los 19 departamentos de Uruguay, cubriendo gran parte de la distribución geográfica conocida hasta el momento para esta forma (ver Tabla S2). En cuanto a la selección de modelos, el que obtuvo un mejor desempeño fue el modelo *Hinge* (H) o bisagra (ajusta los datos mediante una combinación de funciones lineales), con un mayor valor de AUC (Fig. 2.5), un AIC bajo y con un índice de regularización de 0,5. El umbral de corte seleccionado en el modelo en el tiempo presente para generar la predicción binaria fue de 0,12, aceptando una tasa de omisión del 5 %.

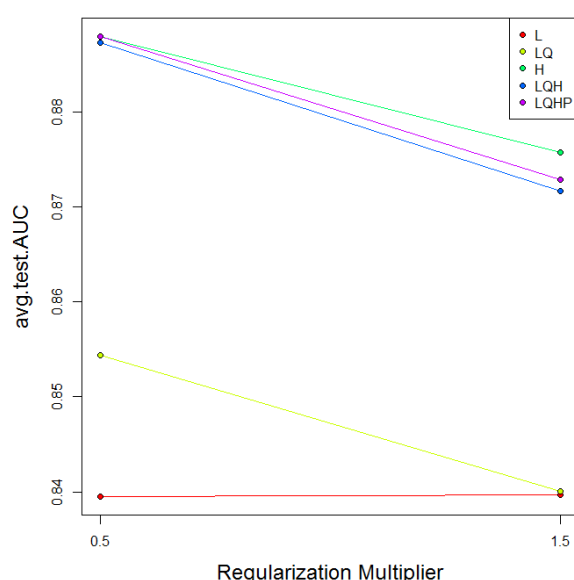


Figura 2.5. Evaluación de rendimiento de los modelos obtenidos en Wallace (mediante el algoritmo *MaxEnt*) a partir del valor promedio de AUC de los datos de testeo (calibración del modelo), para diferentes índices de regularización. Cada color representa los modelos de diferentes complejidades (L = lineales, Q = cuadráticos, P = productos y H = bisagra y sus respectivas combinaciones).

El modelo de distribución potencial proyectado en el tiempo presente para todo el espacio geográfico de Sudamérica mostró una distribución principalmente restringida al territorio uruguayo (Fig. 2.6C), con un área total de idoneidad para la especie de 155.194 km². Cabe destacar que, dentro de esta área calculada, el modelo

también predice una pequeña zona de idoneidad para la especie en el territorio argentino, en las proximidades del Río Uruguay de las provincias de Entre Ríos y Corrientes, así como en Brasil, en las zonas del estado de Rio Grande do Sul próximas a la frontera con Uruguay. Si bien resulta muy probable que la especie se encuentre en dichas zonas predichas por el modelo, especialmente para Brasil que limita por frontera seca, al momento no se cuenta con registros confirmados para la especie.

La proyección del modelo al pasado durante el período del Último Máximo Glacial (UMG) muestra que las condiciones idóneas para la especie habrían estado más al norte del continente, ocupando el noreste de Argentina y sur de Paraguay y Brasil (Fig. 2.6A). Las zonas con condiciones climáticas aptas para la especie tendrían una distribución disyunta, con una zona de mayor extensión ubicada en el sur de Paraguay, noreste de Argentina y una pequeña porción del sur de Brasil. El área total de distribución potencial resulta muy similar a la encontrada en la actualidad, siendo solamente 5.621 km² (4 %) mayor a la actual.

Para el período interglaciar del Holoceno medio se observa una distribución geográfica más semejante a la actual (Fig. 2.6B y C), con un desplazamiento hacia el sur de las condiciones idóneas para la especie respecto al UMG; distribuyéndose al noroeste y este de Uruguay, en una pequeña porción del sur de Brasil y en la zona de frontera entre Argentina y Uruguay. Para dicho período se observa una retracción en el área total que habría ocupado la especie, siendo un 36 % menor al área registrada en el presente.

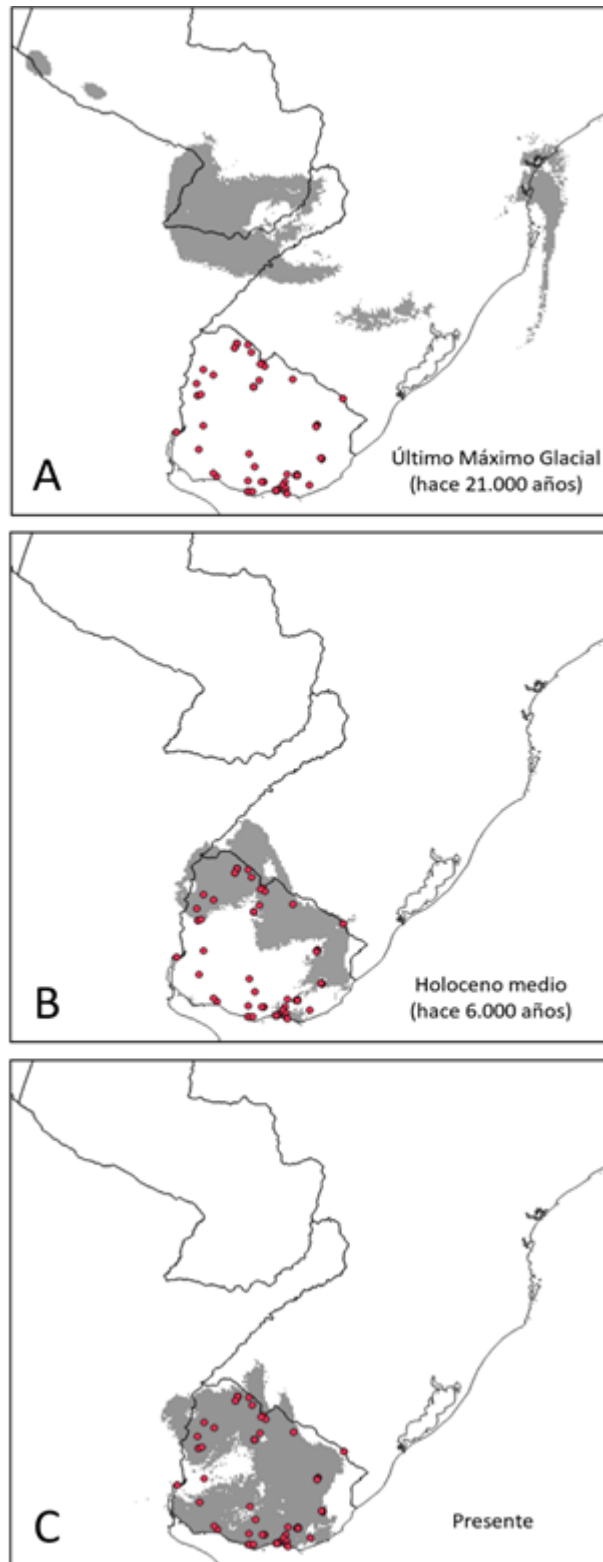


Figura 2.6. Modelo de distribución potencial histórico para *A. lagotis*, proyectado para: A) el período del Último Máximo Glacial (hace 21000 años), B) Holoceno medio (hace 6000 años), C) el presente. Representación de la distribución de tipo binaria, en gris se encuentran las zonas de presencia predichas por el modelo. En rojo se representan los registros de ocurrencia utilizados en la construcción del modelo.

La proyección a futuro al año 2050 bajo un escenario intermedio de emisiones (RCP 45) (Fig. 2.7B), muestra una reducción de la distribución a un 39 % del territorio que ocupa actualmente la especie (Fig. 2.7A). Se observa un desplazamiento meridional de las condiciones de idoneidad para la especie, quedando ésta principalmente restringida al sur de Uruguay. La distribución actual al norte del país sufriría un proceso de retracción y la zona del sur de Uruguay sería de estabilidad climática, donde las condiciones se mantendrían favorables para la especie (Fig. 2.8A). Para este modelo no se observan prácticamente zonas de expansión del rango de distribución de la especie. En cuanto a la proyección de la distribución a un escenario de cambio climático más extremo (RCP 85), se refleja una reducción aún más drástica en la distribución (Fig. 2.7E), quedando solo una zona de idoneidad del 31 % del área que la especie ocupa actualmente. Ésta se restringiría a la zona costera de Uruguay (zona de estabilidad climática) y de la Provincia de Buenos Aires (zona de expansión) (Fig. 2.8C), asumiendo que la especie tuviera la capacidad de sortear la barrera actual del Río de la Plata y colonizar dicha región de la provincia argentina (escenario dispersalista). En cambio, si consideramos un escenario no dispersalista, el Río de la Plata estaría impidiendo que las poblaciones de *A. lagotis* alcanzaran estos sitios de idoneidad en el corto plazo, quedando la especie restringida a Uruguay.

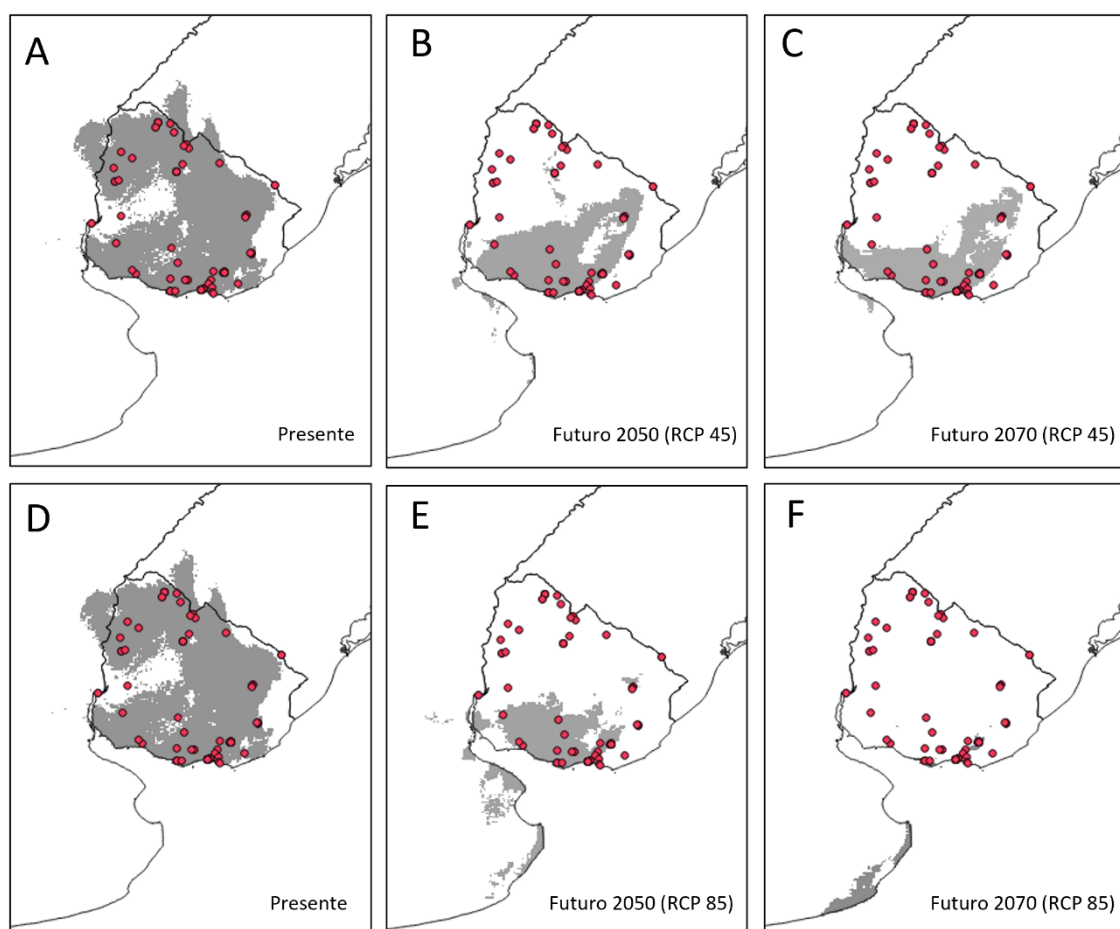


Figura 2.7. Modelo de distribución potencial de *A. lagotis* proyectada a los años 2050 y 2070 bajo dos escenarios de cambio climático contrastantes: A y D) Distribución en el presente, B) Futuro 2050, RCP 45, C) Futuro 2070, RCP 45, E) Futuro 2050, RCP 85 y F) Futuro 2070, RCP 85. Representación de la distribución de tipo binaria, en gris se encuentran las zonas de presencia predichas por el modelo. En rojo se representan los registros de ocurrencia utilizados en la construcción del modelo.

Las proyecciones para el año 2070 predicen una situación más drástica aún para la especie. Si bien la proyección bajo un escenario intermedio de cambio climático (RCP 45) resulta similar a lo predicho para el año 2050 (Fig. 2.7C), con una área total del 33 % de la actualmente ocupada por la especie, la proyección bajo el escenario más drástico (RCP 85) implicaría prácticamente la desaparición de la especie para Uruguay (Fig. 2.7F), quedando solamente restringida a la posibilidad de expandir el rango geográfico hacia la Provincia de Buenos Aires (Fig. 2.8D), únicamente posible bajo un escenario dispersalista, en el que la especie pudiera sortear la barrera física del Río de la Plata y establecerse en ese sitio. En ese caso, el área total ocupada por la especie sería solo el 6 % del área que actualmente ocupa.

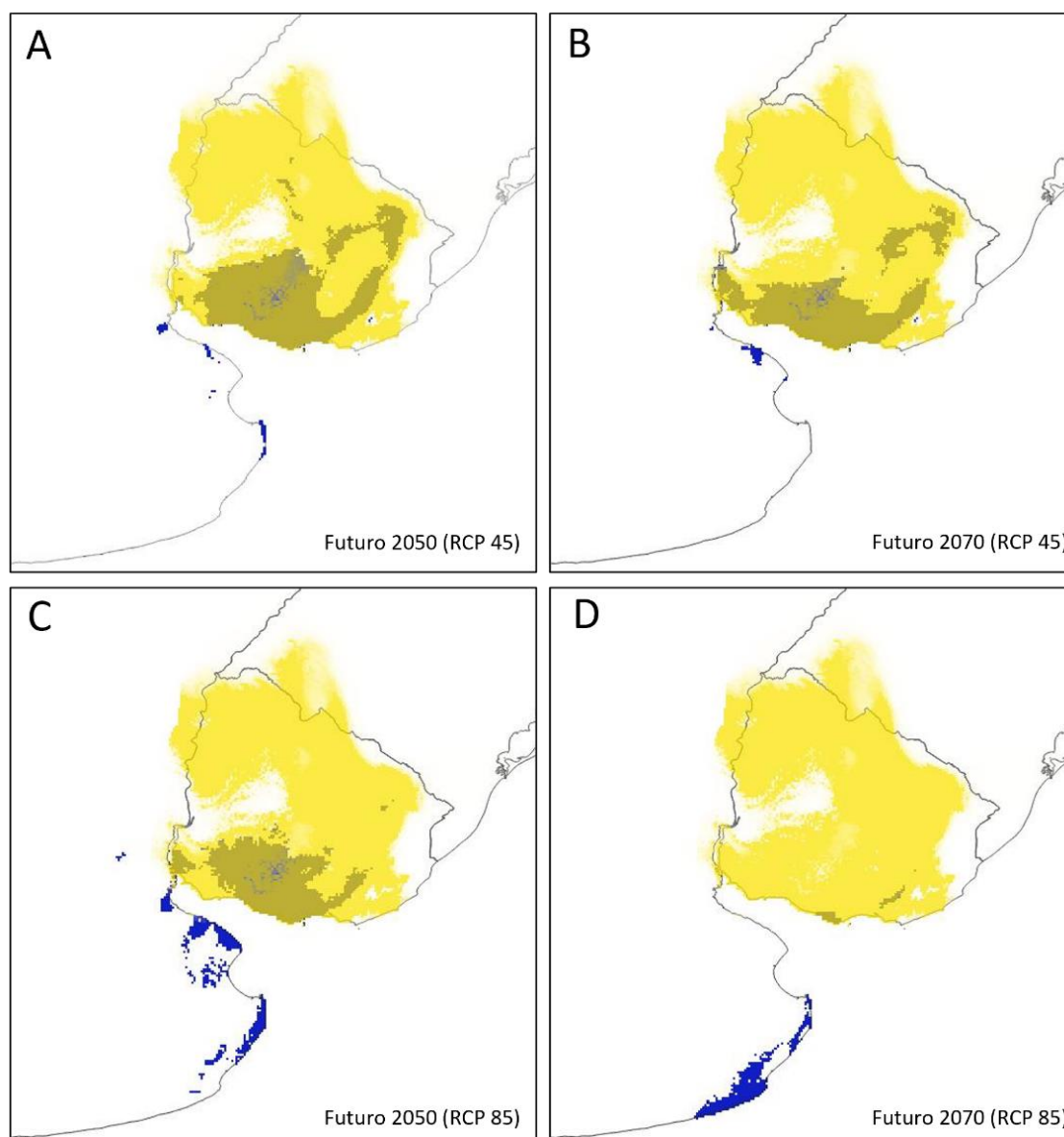


Figura 2.8. Superposición de los modelos de distribución potencial de *A. lagotis* del presente (color amarillo) con las proyecciones al futuro (color azul): A) Futuro 2050, RCP 45, B) Futuro 2070, RCP 45, C) Futuro 2050, RCP 85 y D) Futuro 2070, RCP 85. Se consideran zonas de retracción las que se mantienen en amarillo, zonas de estabilidad climática en color verde y zonas de expansión en color azul. Se asume como modelo dispersalista a la distribución verde + azul y no dispersalista a distribución verde.

La integración de los datos de diversidad nucleotídica de las localidades estudiadas junto con las proyecciones de reducción de la distribución a futuro, evidencian cuáles son las localidades que se mantendrían dentro de las zonas de idoneidad para la especie en el futuro, y por tanto, cuánta diversidad genética se conservaría a futuro (Fig. 2.9). Aún bajo el escenario menos drástico de reducción de la distribución (año 2050, RCP 45) se perderían localidades de diversidad genética

alta, principalmente las ubicadas al norte del Río Negro, como por ejemplo, la localidad de Araujo (Paysandú) que resultó la más diversa para el *cox1* y de las más diversas para el *tif5A* (localidad N°5, Fig. 2.9A). Para el escenario más drástico de reducción de la distribución (año 2070, RCP 85) se conservarían solamente las localidades de Parque Lecocq (Montevideo) y Villa Serrana (Lavalleja) en las que la diversidad genética resultó en valores intermedios (localidades N° 16 y 12, Fig. 2.9D, respectivamente). Las Áreas Protegidas de Uruguay contemplarían muy poca superficie de las que se mantendrán estables en el futuro. Para el escenario menos drástico de reducción de la distribución, solamente las Áreas Protegidas de los Humedales de Santa Lucía, Localidad Rupestre de Chamangá y Parque Nacional Arequita (área en proceso de evaluación para su ingreso al SNAP) contemplarían parte de la distribución (Fig. 2.9A). Sin embargo, para el escenario más extremo de reducción de la distribución (Fig. 2.9D) solamente en el Área Protegida de los Humedales de Santa Lucía la especie quedaría con algún grado de protección.

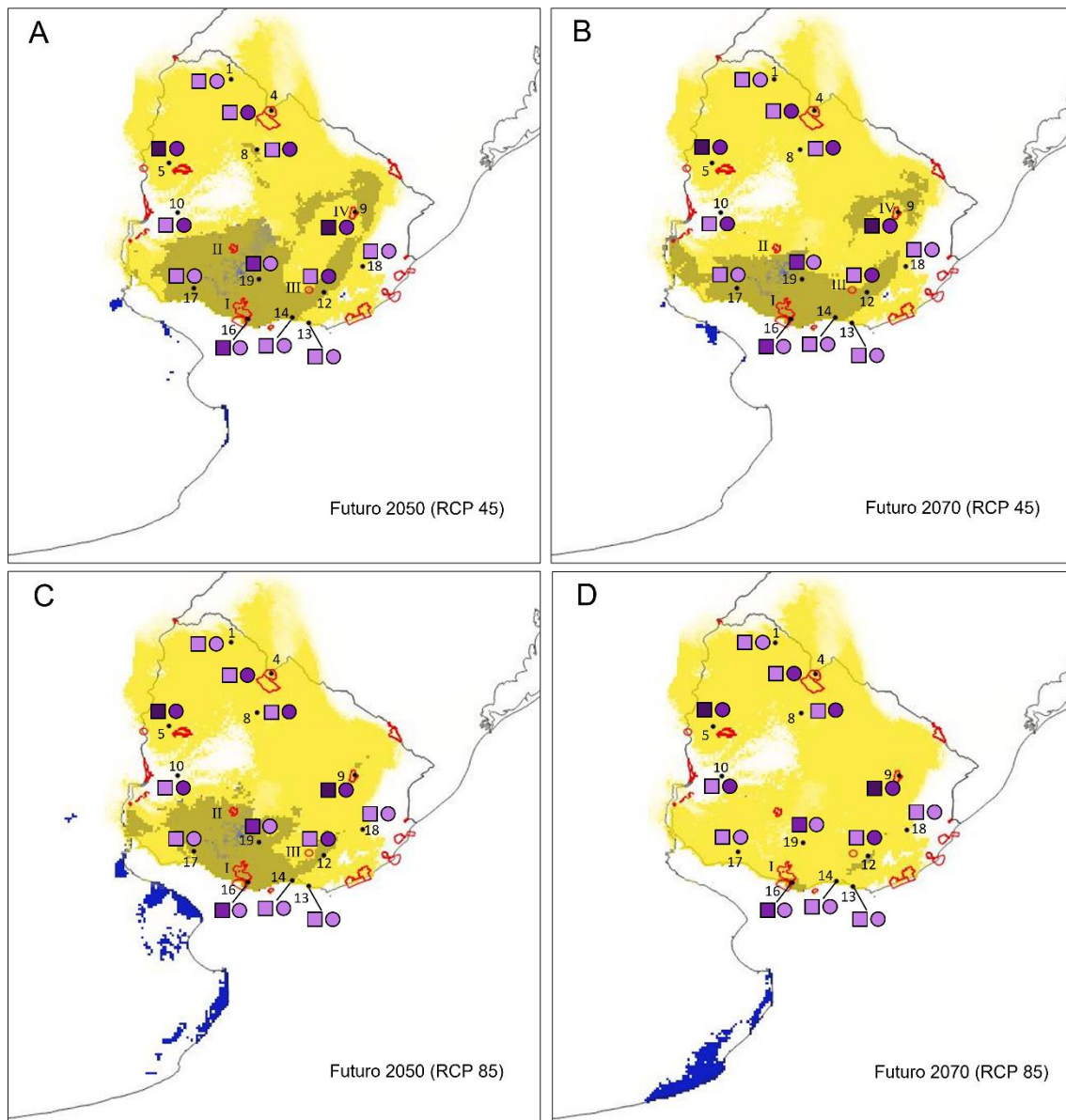


Figura 2.9. Superposición de los modelos de distribución potencial de *A. lagotis* del presente (color amarillo) con las proyecciones al futuro (color azul): A) Futuro 2050, RCP 45, B) Futuro 2070, RCP 45, C) Futuro 2050, RCP 85 y D) Futuro 2070, RCP 85. En amarillo se representan zonas de retracción, en verde zonas de estabilidad climática y en azul zonas de expansión. Las localidades se enumeran según Tabla S1. Las Áreas Protegidas de Uruguay se delimitan con línea de color rojo y se enumeran con números romanos aquellas que quedan comprendidas dentro de zonas de estabilidad climática en el futuro (I. Humedales de Santa Lucía, II. Localidad Rupestre de Chamangá, III. Parque Nacional Areguá, IV. Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yerbál). Los valores de diversidad nucleotídica (π) del *cox1* (cuadrado) y del *tif5A* (círculo) se representan con un gradiente de color: violeta claro, π (0 – 0,0050); violeta, π (0,0051– 0,010); violeta oscuro, π (0,011 – 1,00).

Discusión

Los patrones demográficos y filogeográficos de las poblaciones de la Forma I de *A. lagotis* evidencian un notorio proceso de expansión poblacional, registrado tanto mediante el marcador mitocondrial (*cox1*) como el intrón nuclear (*tif5A*). La

configuración en forma de estrella de las redes de haplotipos para ambos marcadores (mitocondrial y nuclear), el desvío de la neutralidad registrado a partir de los test de neutralidad, y la reconstrucción demográfica del cambio en el tamaño poblacional a lo largo del tiempo, apoyan esta hipótesis de que existió un proceso de expansión. Asimismo, la Forma I de *A. lagotis* resulta estar muy poco estructurada genéticamente, con alta conectividad entre las localidades estudiadas y sin evidencias de aislamiento por distancia geográfica. Por su parte, los modelos de distribución potencial predicen un desplazamiento de la distribución de esta Forma hacia el sur de Sudamérica a lo largo del tiempo, distribución que se vislumbra notoriamente reducida en las proyecciones al futuro, bajo los escenarios RCP 45 y RCP 85 de cambio climático. Al mismo tiempo, la escasa representación en el futuro de zonas de idoneidad para la especie comprendidas dentro de las Áreas Protegidas de Uruguay y la pérdida de localidades con alta variabilidad genética, sugeridas a partir de la integración de la información provista por las proyecciones de los modelos al futuro con la obtenida a partir de los marcadores moleculares, significaría una situación muy comprometida para la viabilidad de la especie, ya hoy declarada prioritaria para la conservación.

Las configuraciones en forma de estrella en las redes de haplotipos de ambos marcadores, es considerada una señal molecular de la ocurrencia de eventos de expansión poblacional. La presencia de un haplotipo central muy frecuente en el caso del *cox1*, y de tres haplotipos centrales muy frecuentes en el *tif5A*, con representantes provenientes de localidades de todo el país y a su vez, varios haplotipos menos frecuentes o únicos derivados de éstos, apoyan la hipótesis de que existió dicho evento. La evidencia de expansión también es confirmada a partir de los test de neutralidad D de Tajima, F_s de Fu y R_2 de Ramos-Onsins y Rozas, en los que se registraron valores negativos y significativos para ambos marcadores (*cox1* y *tif5A*). Que la detección de esta señal de expansión se encuentre tanto en un marcador mitocondrial como en un intrón nuclear confirman la ocurrencia de este evento demográfico, y reduce la posibilidad de que el patrón encontrado se pueda explicar por

procesos de selección en cada gen independientemente. Al mismo tiempo, el análisis de reconstrucción demográfica del EBSP, que integra la información de ambos marcadores moleculares, también detecta un crecimiento del tamaño poblacional efectivo en los últimos 100 mil años.

Los bajos niveles de estructuración poblacional evidenciados en las comparaciones tanto del *cox1* como del *tif5A* mediante las comparaciones de los estadísticos *Fst* entre los pares de localidades estudiadas, apoyan lo observado a partir de las redes de haplotipos, señalando localidades con una alta conectividad y sin patrones geográficamente reconocibles en la distribución de las variantes genéticas. Esto resulta concordante también con la ausencia de correlación entre las distancias geográficas y las distancias genéticas de las localidades estudiadas, resultados obtenidos a partir del test de Mantel aplicado a las matrices de ambos marcadores. Este patrón de alta conectividad y escasa estructuración coincide con el obtenido por Macrini et al. (2015) que analiza, mediante microsatélites y un fragmento del gen mitocondrial *cox1*, poblaciones de *A. lagotis* de Brasil provenientes de ambientes fragmentados.

La ausencia de estructuración poblacional de las especies, y el concomitante mantenimiento de las poblaciones conectadas mediante flujo génico, suelen estar sostenidos por procesos dispersivos (Papadopoulou et al., 2009; Reed et al., 2009). Como se reportó en el Capítulo 1 de esta tesis, el “Ballooning” sería un posible mecanismo de dispersión en la Forma I de *A. lagotis*. Si bien el potencial de dispersión a larga distancia de este mecanismo de “Ballooning” sin “Tip-toe” es discutido, dada la distribución acotada que presenta esta Forma I y la ausencia de grandes barreras geográficas que puedan significar una interrupción del flujo génico, la capacidad de dispersarse por el aire podría estar manteniendo conectadas las poblaciones, a pesar de la alta fragmentación y degradación que han sufrido los pastizales en los últimos años (Brazeiro et al., 2020). Por otro lado, la ausencia de estructura detectada en las poblaciones también podría ser el resultado de la falta de resolución de los

marcadores moleculares utilizados en este trabajo. La intensificación de las modificaciones del hábitat por la transformación en el uso del suelo podría aún ser muy reciente (Cortés et al., 2020) como para poder evidenciar sus consecuencias en la estructuración genética de las poblaciones de *A. lagotis*. La utilización de métodos de secuenciación masivos que permitan la generación de miles de marcadores genéticos a lo largo de todo el genoma, o también el uso de microsatélites, serán necesarios para determinar con mayor precisión si existe diferenciación genética producto de los procesos de fragmentación recientes.

La asociación de los cambios históricos en la demografía de *A. lagotis* con aquellos eventos que habrían dado forma a la diversidad genética y a su distribución espacial, resultan un gran desafío ya que las reconstrucciones de las condiciones ambientales en la región son escasas. Los modelos de distribución proyectados al período del Último Máximo Glacial (UMG) muestran que las zonas de idoneidad para la especie se encontraban más al norte del continente de lo que observamos hoy y, más recientemente, para el período interglaciar del Holoceno, la distribución se habría desplazado al sur, ya encontrándose parte de ésta ubicada en el litoral este de Uruguay, zonas donde hoy en día podemos encontrarla. Partiendo de los ambientes actualmente ocupados por la Forma I de *A. lagotis*, esperaríamos que los cambios demográficos y de su distribución pasada se encontraran asociados a las modificaciones de los pastizales del sur de Sudamérica. Los estudios paleoecológicos y los registros de polen sugieren que la composición florística de la región subtropical sudamericana habría sufrido cambios drásticos durante el Pleistoceno tardío, el clima en el UMG habría sido más seco y entre 5 y 7 °C más frío y los pastizales, que en el sur de Brasil hoy solo se encuentran en parches de tierras altas, se habrían expandido hacia el norte, convirtiéndose en el bioma predominante de la región en este período (Behling, 2002). Este patrón de aumento de los pastizales en el UMG coincidiría con el aumento del área de distribución y la presencia más al norte de las condiciones de idoneidad para *A. lagotis* registrado a partir del modelado de su distribución potencial.

Un patrón similar de expansión poblacional fue el reportado para la especie de cánido de pastizal *Chrysocyon brachyurus* Illiger, 1815, conocido como Aguará Guazú, que también habría comenzado la expansión como consecuencia de las reducciones de temperatura durante el período del UMG luego de haber sufrido cuellos de botella severos (González et al., 2015d). Posteriormente, más hacia el presente, las reconstrucciones paleoclimáticas del sur de Brasil hacia el Holoceno tardío proponen un cambio hacia condiciones climáticas más húmedas, con períodos secos más breves o nulos, llevando a un incremento de los bosques de araucarias a expensas de una reducción de los pastizales del sur de Brasil (Behling, 2002). Los modelos para *A. lagotis* muestran una reducción en el área de distribución asociada a este período, seguida a su vez por un desplazamiento aun más hacia el sur de la distribución. La especie habría acompañado este desplazamiento en la distribución de los pastizales con ciclos de retracciones y expansiones en las distribuciones hasta alcanzar la distribución que encontramos hoy en día, principalmente restringida a los pastizales de Uruguay y con un aumento del área respecto a la observada en los modelos para el Holoceno.

Al mismo tiempo cabe destacar que la señal de expansión poblacional capturada a partir de la información retenida en los genes parecería ser anterior a las oscilaciones registradas con los modelos de distribución para los períodos del UMG y del Holoceno, lo que sugeriría que el tamaño poblacional de *A. lagotis* no habría sufrido grandes modificaciones durante este último ciclo glacial. Si comparamos con otras especies que compartieron en el pasado estos ambientes, como el ciervo *Mazama gouazoubira* Fischer, 1814 y el anfibio *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel, 1867), las huellas de expansiones poblacionales parecerían ser bastante frecuentes, sin embargo, las estimaciones temporales datan de eventos que ocurrieron más atrás en el tiempo en comparación con la obtenida para *A. lagotis*, ~500 mil años *M. gouazoubira* y ~1 millón de años *P. falcipes* (Langone et al., 2016; Aristimuño, 2017; González et al., 2020). Si bien resultaría esperable encontrar patrones semejantes de

respuesta por parte de especies que coexistieron en ambientes similares durante los ciclos de oscilaciones climáticas del Cuaternario, las variaciones en la capacidad de adaptación y en los niveles de tolerancia ecológica y ambiental propios de cada especie podrían explicar estas diferencias temporales en sus respuestas (Moritz et al., 2000). Incluso es posible que las estimaciones de los rangos temporales a partir de la información genética obtenida mediante las reconstrucciones demográficas no sean precisas, especialmente por el número de caracteres utilizados para realizar las inferencias, y/o debido a la utilización de tasas de sustitución estándares para las estimaciones.

Si bien el patrón en estrella asociado a un proceso de expansión poblacional es claro en las redes de haplotipos del presente estudio en la Forma I de *A. lagotis*, se encontraron algunas localidades con cierto grado de diferenciación respecto al resto de las localidades. En particular, los análisis de F_{st} a partir de las secuencias del gen mitocondrial *cox1* evidenciaron valores de F_{st} superiores a 0,2, y en su mayoría significativos, para las localidades de Parque Lecocq (Montevideo) y de la Quebrada de los Cuervos (Treinta y Tres). A su vez, estas localidades en las redes de haplotipos del *cox1* cuentan con haplotipos que se separan del resto de la red mediante numerosos pasos mutacionales, lo que podría estar indicando la existencia de algún proceso de diferenciación en ellas o evidencia de procesos de introgresión. Tanto Parque Lecocq como Quebrada de los Cuervos son localidades con ciertas particularidades, una por encontrarse inmersa en un ambiente altamente modificado por la urbanización y las actividades industriales y productivas, y la otra debido a que se trata de una zona con una composición de flora y fauna únicas para Uruguay, que cuenta con valores altos de diversidad y con especies únicamente registradas allí (Bentancur et al., 2015; Ghione et al., 2017). Sin embargo, este patrón de diferenciación de las mencionadas localidades no se detectó a partir de los datos obtenidos por el marcador nuclear *tif5A*. Estas diferencias entre un marcador mitocondrial y un marcador nuclear suelen encontrarse debido a las diferencias en el

modo de herencia de la información, siendo de forma uniparental en el *cox1*, solo por herencia materna (tasa de mutación más alta y tamaño efectivo más bajo), y de herencia biparental en el *tif5A*, con lo cual tanto el macho como la hembra contribuyen en la transmisión de la información genética (Toews & Brelsford, 2012). La dispersión sesgada a los machos previa a la reproducción, típicamente encontrada en especies en que las hembras son sedentarias, como sucede en *A. lagotis* (Bucher, 1974), también podría contribuir a generar esas diferencias en los patrones de estructuración de las poblaciones (Prugnolle & De Meeus, 2002).

La información que nos proporcionan los datos genéticos de las poblaciones de la Forma I de *A. lagotis* evidencian una alta diversidad genética y una alta conectividad entre las localidades estudiadas que parecerían mostrar una especie con un acervo genético sin problemas para su conservación. Sin embargo, al analizar los posibles efectos del cambio climático en la distribución de esta especie e integrando la información genética, el escenario resulta alarmante para la viabilidad de la especie. El modelado de la distribución al futuro sugiere que el cambio climático afectaría la distribución de *A. lagotis*, llevando a una fuerte retracción en el sector norte de su área de distribución y a una pequeña expansión del área de distribución hacia el sur de Sudamérica. Aunque la expansión del rango pueda parecer una respuesta positiva, implicaría que la especie sea capaz de sortear la barrera del Río de la Plata (escenario dispersalista). Si bien la especie parecería ser eficiente en la dispersión ya que se ha detectado la capacidad de realizar “Ballooning” (ver Capítulo 1), no se registró la conducta “Tip-toe”, asociada con la dispersión de largo alcance, como mecanismo para iniciar el desplazamiento por las corrientes de aire. Bajo un escenario en el que la especie no pudiera superar la barrera del Río de la Plata y colonizar la provincia de Buenos Aires (escenario no dispersalista) la distribución quedaría extremadamente reducida y restringida a dos pequeñas áreas en los departamentos de Montevideo y de Maldonado, Uruguay, que a su vez son departamentos con gran urbanización y que se encuentran en pleno crecimiento urbanístico. A su vez, las retracciones en el área

conllevarían a una inminente pérdida de la diversidad genética ya que la especie dejaría de ocupar sitios de alta diversidad genética y zonas donde la especie se presume ya se encontraba durante el Holoceno. Este patrón de desplazamiento de las condiciones de idoneidad hacia el sur y de fuerte retracción del área de distribución en el futuro, es muy frecuente en especies que se encuentran restringidas a un bioma específico (aves, Marini et al., 2009; ranas, Haddad et al., 2008; Toranza & Maneyro, 2013; serpientes, da Silveira Vasconcelos, 2014; arañas, Bidegaray-Batista et al., 2017), como es el caso de esta especie de pastizal.

Se prevé que los regímenes de temperatura cambien drásticamente en los escenarios RCP de 45 y 85 y sería de esperar que estos incrementos en la temperatura afecten significativamente a la Forma I de *A. lagotis*, debido a que su reproducción se encuentra asociada a las estaciones frías, los encuentros sexuales ocurren en los meses de otoño (posteriormente los machos mueren) y las hembras transitan todo el invierno copuladas, refugiadas en el tubo de seda, para realizar la puesta de los huevos y construcción de la ooteca al comienzo de la primavera (González et al., 2014). Sin embargo, aún hacen falta estudios que pongan a prueba si la reducción de la duración e intensidad de la estación fría tienen efectos en su fenología y éxito reproductivo. Lo que sí se ha visto en condiciones de laboratorio, es que las hembras copuladas mantenidas en condiciones templadas de cautiverio, oviponen aun estando en invierno, lo que sugiere que la temperatura sería un factor importante como desencadenante del momento de la oviposición (González com. pers.).

La Forma I de *A. lagotis* se distribuye principalmente en Uruguay, un país con apenas un 1 % de su superficie terrestre incluido en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP). Este sistema ha comenzado a funcionar hace poco tiempo (año 2000) y, a pesar de que se han sumado nuevas áreas en los últimos años, aún no se ha logrado una buena representatividad de áreas dentro del sistema, ni tampoco la construcción de una red de protección que permita la conexión entre los ambientes y

que contribuya a mantener la biodiversidad eficientemente (Saura et al., 2017). La preservación de los microhábitats que las especies habitan resulta un elemento clave para su conservación. Las reducciones en la distribución de *A. lagotis* predichas para el futuro (años 2050 y 2070) bajo los diferentes escenarios de cambio climático (reducción a un: 39 % RCP 45, 31 % RCP 85, año 2050; 33 % RCP 45, 6 % RCP 85, año 2070), evidencian que sus zonas de idoneidad solamente coincidirían con tres Áreas Protegidas (Humedales de Santa Lucía, Parque Nacional Arequita y Localidad Rupestre de Chamangá) considerando el escenario más leve de cambio climático (RCP 45) para el año 2050, mientras que coincidirían solo con dos de ellas (Humedales de Santa Lucía y Localidad Rupestre de Chamangá) para el escenario más drástico (RCP 85). A su vez, para el año 2070 bajo el escenario más leve de cambio climático (RCP 45) serían dos las Áreas Protegidas que coincidirían con las áreas de idoneidad (Humedales de Santa Lucía y Parque Nacional Arequita) y solamente un Área Protegida (Humedales de Santa Lucía) para el escenario más drástico de cambio global (RCP 85), lo que demuestra la urgente necesidad de un mayor desarrollo de lo que es hoy el SNAP, así como de continuar incluyendo especies de artrópodos en las evaluaciones de ingreso de áreas.

Otro aspecto importante al momento de direccionar los esfuerzos en conservación sería contemplar la protección de aquellos sitios donde la diversidad genética es alta y que mantienen la estabilidad climática (Moritz, 2002; Iwamura et al., 2010). A partir de los resultados obtenidos, sería importante considerar la localidad de Parque Lecocq en Montevideo debido a que resultó una de las localidades con alta diversidad nucleotídica para el *cox1* y que al mismo tiempo conservaría las condiciones para que la Forma I de *A. lagotis* persista en el futuro. Asimismo, la Quebrada de los Cuervos en Treinta y Tres sería otra de las localidades importantes a considerar, especialmente porque ya se encuentra dentro del Área Protegida por el SNAP, Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yerbal. Asimismo, si bien las zonas de estabilidad en el futuro no se superponen con la superficie que hoy

en día ocupa el Paisaje Protegido Quebrada de los Cuervos y Sierras del Yermal, una de estas zonas se encuentra muy próxima al área, por tanto una acción a futuro hacia su ampliación podría llevar a abarcar la zona de estabilidad. A su vez, esta localidad fue la que obtuvo la mayor diversidad nucleotídica para el *tif5A* y también en las proyecciones al pasado durante el Holoceno ya se habría encontrado dentro de una zona de idoneidad para la especie. Al mismo tiempo como previamente se destacó, estas dos localidades (Parque Lecocq y Quebrada de los Cuervos) son las que mostraron mayor grado de estructuración genética, lo que implicaría contemplar zonas de conservación sumamente relevantes desde el punto de vista genético. Una situación preocupante es la de la localidad de Araujo en Paysandú que, si bien resultó de las localidades con mayor diversidad para ambos marcadores, sería una de las localidades que se perdería en la totalidad de los escenarios futuros y que no cuenta al momento con ningún tipo de protección que permita la preservación de la diversidad genética allí presente. Teniendo en cuenta que las zonas de idoneidad se mantendrán principalmente al sur del Río Negro, poder establecer más Áreas Protegidas para esta región del país sería de gran valor para mantener la diversidad genética de esta araña y para preservar también aquellas zonas de estabilidad climática donde la especie habría estado, está y estaría en los próximos años. El incremento de la (baja) densidad actual de Áreas Protegidas en el sur de Uruguay, así como la expansión e implementación de nuevas Áreas beneficiaría también a otras especies cuya conservación se encuentra comprometida (Bou et al., 2019).

El presente estudio ha permitido estudiar la diversidad genética de la Forma I de *A. lagotis* a lo largo de su distribución y vincularla con posibles eventos que habrían contribuido a moldear el patrón de diversificación actual. El análisis de la estructura y diferenciación genética así como de los cambios demográficos ha posibilitado conocer el estatus actual de la especie en un contexto de constante reducción y pérdida de hábitat. Este abordaje también ha permitido generar información que contribuye a predecir en qué magnitud afectará el cambio climático a su distribución y aportar a la

elaboración de estrategias para su conservación. Sin embargo, resultaría relevante realizar un esfuerzo de muestreo mayor, particularmente en aquellas zonas de Argentina y Brasil donde los modelos de distribución predicen la presencia de la Forma I de *A. lagotis* y en las que hasta el momento no se cuenta con registros. La posible incorporación de estas localidades a los estudios genéticos permitiría contar con una mayor representación de su distribución y una caracterización más completa de cómo se distribuye la diversidad genética para tomar acciones hacia su conservación con mayor eficiencia. Considerar complementar los estudios genéticos con la inclusión de más localidades dentro de Áreas Protegidas también sería relevante de forma de tener una noción más completa de cuánta de la diversidad genética se encuentra con algún grado de protección. Por otra parte, realizar un estudio más exhaustivo, con un mayor número de individuos en las localidades en las que se registraron individuos con una cierta diferenciación genética evidenciada con el marcador mitocondrial (*cox1*) posibilitaría una mayor comprensión sobre cuáles son los factores que están actuando en la generación de dicha diferenciación. Al mismo tiempo, la incorporación de datos genómicos como los SNPs, permitiría detectar los efectos de la fragmentación y degradación del hábitat producto de las actividades humanas sobre las poblaciones de la Forma I de *A. lagotis*, hasta el presente solo reportada en Uruguay y propia de sus pastizales. La replicación de este tipo de abordaje integrativo en otros grupos animales sería de gran relevancia para poder dirigir los esfuerzos de forma más eficiente y desarrollar estrategias de conservación a una escala nacional que permitan la preservación de nuestra biodiversidad.

CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

El presente estudio, a partir de la incorporación de datos provenientes de diferentes abordajes como experimentos comportamentales, análisis genéticos y ambientales, ha permitido la generación de valiosa información respecto a rasgos de la historia de vida de la Forma I de *A. lagotis* que son clave en la historia evolutiva y viabilidad de una araña característica de los pastizales de Uruguay y que ha sido declarada prioritaria para la conservación. Asimismo, ha implicado la generación de conocimiento esencial que contribuirá a la realización de un diagnóstico de su estado de conservación y que permitirá direccionar los esfuerzos de conservación en el futuro.

En un contexto de reducción constante de los pastizales como consecuencia de su transformación a cultivos, la capacidad de las especies de mantener interconectadas las poblaciones depende en cierta medida de la capacidad dispersiva de los individuos. Los experimentos comportamentales llevados a cabo en este estudio demuestran que las crías de la Forma I de *A. lagotis* son capaces de dispersarse utilizando las corrientes de aire mediante el comportamiento de dispersión aérea “Ballooning”, coincidiendo con lo reportado como frecuente en la familia Lycosidae. Sin embargo, el hecho de que el “Ballooning” no se inicie a partir de la conducta típica en las “araneomorfos” como es el “Tip-toe”, a su vez asociada a una dispersión de largo alcance, abre la puerta a una serie de interrogantes sobre la importancia ecológica y evolutiva de la presencia o ausencia de esta conducta en estas arañas. Las crías de *A. lagotis* inician el “Ballooning” a partir de la conducta “Drop on a dragline”, un mecanismo de despegue, que si bien está presente en “araneomorfos” acompañando al “Tip-toe”, es el mecanismo típico de despegue en las arañas “migalomorfos”, y es considerado un mecanismo de dispersión de corto alcance. Estudios futuros que permitan evaluar el alcance de esta forma de dispersión sin “Tip-toe” serían una gran contribución para entender qué tan eficiente es este mecanismo dispersivo para hacer frente a las presiones ambientales, como son la pérdida y fragmentación de los

pastizales en los que habita esta Forma I de *A. lagotis* y el cambio en las condiciones climáticas previstos para los próximos años. La posibilidad de modelar la distribución incorporando información respecto a las distancias potenciales de dispersión según los diferentes mecanismos dispersivos, con información geográfica de posibles restricciones a la dispersión (como la fragmentación del hábitat y/o barreras geográficas como la presencia de ríos), permitiría una mayor comprensión en relación a la implicancia de la dispersión aérea en la capacidad para alcanzar y colonizar nuevos sitios y así poder cambiar el rango de su distribución.

Por otra parte, según se ha reportado en arañas de tela típicas, la conducta de “Drop on a dragline” también puede estar presente durante el proceso de construcción de las telas, lo que podría explicar la alta frecuencia de esta conducta en las primeras etapas de la vida solitaria de las crías. En la Forma I de *A. lagotis*, esta conducta resultó muy frecuente incluso en las experiencias nocturnas a campo, cuando el “Ballooning” no fue registrado. Son necesarios estudios más detallados en los que se describan las conductas y secuencias de comportamientos durante el proceso de construcción de las telas, que permitan una mayor comprensión de la finalidad de algunas de las conductas evaluadas como previas al “Ballooning”.

La finalidad de este estudio fue determinar si el “Ballooning” era un mecanismo posible de dispersión en la Forma I de *A. lagotis*, sin embargo, poco sabemos sobre los factores que inciden en el desencadenamiento de este comportamiento. Si bien al momento de las experiencias se registraron variables ambientales, en este estudio no se realizó un análisis exhaustivo sobre cuáles son los requerimientos climáticos para el desencadenamiento de este comportamiento. Aunque la temperatura, la velocidad del viento y la presión atmosférica fueron consideradas, aún hacen falta estudios que permitan una mejor comprensión de cómo inciden e interaccionan estas variables entre sí, qué efectos tienen sobre el alcance de los vuelos, si otras variables que no fueron consideradas, como los campos eléctricos, están siendo censadas por las arañas e incidiendo en la decisión de iniciar el vuelo, entre otras interrogantes a

responder. Tampoco sabemos qué ocurre con otros factores que se ha visto inciden en la propensión de las crías a la dispersión aérea en otras arañas, como el estado nutricional de las madres y de las crías, la evaluación de la disponibilidad de recursos próximos al sitio natal y la competencia entre hermanos por su acceso, la propensión a la dispersión de la camada por el hecho de descender de padres o madres buenos o malos dispersores, entre otros. Esto abre un gran abanico de posibles estudios a realizar en el futuro que aportarían a la comprensión general de un comportamiento que ha sido foco de estudio de muchas investigaciones en diferentes especies de arácnidos en el mundo, pero no en especies de tela dentro de una familia con hábito de vida errante.

También la realización de estudios comparativos en relación a la capacidad dispersiva de esta Forma I con la Forma II de *A. lagotis* contribuiría a una mayor comprensión sobre la incidencia de los hábitos de vida en la propensión a la dispersión aérea, siendo que la Forma II presenta una menor especificidad de hábitat, ya que es capaz de construir las telas ocupando diferentes estratos, tanto en ambientes cerrados (como bosques ribereños y serranos), como en ambientes abiertos (como se observa en pastizales de Argentina) y abarcando un rango de distribución mayor al reportado para la Forma I. Contar en Uruguay con dos Formas de *A. lagotis* que, según estudios previos, son especies diferentes pero muy cercanas filogenéticamente, y que a su vez habitan en simpatría pero que difieren en sus micro-ambientes, resulta un escenario ideal para este tipo de estudios comparativos.

La sub-familia Sosippinae resulta un grupo particularmente interesante desde el punto de vista evolutivo. Contar con especies con hábitos de vida contrastantes, con diferentes grados de sedentarismo y asociación a la vida en tela dentro de una familia de arañas típicamente errante (familia Lycosidae), hacen de este grupo un buen modelo para poner a prueba hipótesis evolutivas. Si bien en esta familia se asume la existencia de dispersión aérea, poco se sabe sobre la capacidad dispersiva de las especies en esta sub-familia en particular. Sin embargo, a partir de este estudio se

encontró evidencia de la capacidad de realizar “Ballooning” a partir de la conducta “Drop on a dragline” en una especie de tela como es *A. lagotis*. Sin embargo, la dispersión aérea a partir de la conducta “Tip-toe” (lo generalmente esperable en “araneomorfos”) se ha observado en especies del género *Diapontia* (Piacentini et al., 2017, 2021), arañas de la sub-familia con una aparente menor dependencia a la vida en tela ya que, a diferencia de *A. lagotis*, las arañas transcurrirían algunas de las etapas del ciclo de vida de manera errante. Al mismo tiempo en arañas lobo del género *Sosippus*, en su mayoría sedentarias durante todo el ciclo de vida, se ha sugerido una escasa capacidad dispersiva (Hodge & Marshall, 2018).

Poder profundizar en el estudio del mecanismo de dispersión aérea en este grupo de arañas y evaluar si existe cierta incidencia de la forma de vida en las estrategias de dispersión resultaría un gran aporte a la comprensión de cuáles son los factores que están moldeando este comportamiento y si existe un cierto componente filogenético de este carácter.

Los datos genéticos en este estudio revelan una alta diversidad genética y una ausencia de estructuración poblacional a lo largo de la distribución conocida para la Forma I de *A. lagotis*, lo que apoyaría la existencia de una eficiente capacidad dispersiva que estaría permitiendo mantener interconectadas las localidades. La alta conectividad registrada entre las localidades estudiadas tanto a partir de marcadores mitocondriales como nucleares sugieren hasta el momento la ausencia de un efecto significativo de los procesos de pérdida y fragmentación del hábitat. Sin embargo, estos cambios ambientales resultan muy recientes en la historia evolutiva de la Forma I de *A. lagotis*, por tanto, la incorporación de marcadores moleculares más variables en estudios futuros, permitiría evaluar el efecto de estos procesos en la diferenciación poblacional de forma más precisa. Asimismo, la fuerte señal de expansión poblacional evidenciada también a partir de la información aportada por ambos marcadores moleculares podría estar enmascarando los posibles efectos de los cambios ambientales más recientes. Dicha expansión se sugiere relacionada a las oscilaciones

que existieron en los ambientes de pastizales sudamericanos durante los ciclos glaciares e interglaciares del Pleistoceno. Finalmente, profundizar en el estudio de aquellas localidades donde se registraron individuos con cierta diferenciación genética (para el marcador mitocondrial *cox1*), a partir de un muestreo más exhaustivo y aumentando el número de individuos, permitiría recabar más información para la determinación de los factores que están generando estos procesos de diferenciación genética. En ese sentido, integrar la información genética de la Forma I con la disponible para la Forma II podría darnos más información sobre la posibilidad de que existan, o hayan existido, zonas de hibridación entre las Formas, aunque la probabilidad de que ocurran encuentros interformas se presume baja.

La integración de la información genética con la obtenida de las proyecciones de los modelos de distribución de la Forma I de *A. lagotis* a futuro permitió la delimitación de zonas que se plantean como relevantes para su conservación. Si bien estas proyecciones evidencian una fuerte retracción en el área de idoneidad y la pérdida de localidades con alta diversidad genética, aún quedan algunas zonas donde las condiciones se mantendrían estables para su persistencia y, por tanto, deberían ser consideradas al momento de dirigir los esfuerzos en conservación. Incluso algunas de estas áreas de estabilidad climática se encuentran distribuidas dentro o muy próximas a lo que hoy son Áreas Protegidas del Sistema Nacional de Áreas Protegidas de Uruguay. La inclusión de esta Forma de *A. lagotis* dentro los planes de manejo de las áreas, teniendo en cuenta que se trata de una araña especialista de los pastizales y con potencial como especie indicadora de los mismos, sería un gran aporte a su conservación, así como a la preservación de otras especies típicas de estos ambientes con las que coexiste.

Al mismo tiempo profundizar en el estudio de estas localidades contribuiría a su vez a la definición de Unidades de Manejo (UMs, Moritz, 1994). La identificación de UMs en una especie es fundamental para ayudar a guiar esfuerzos de conservación y facilitar la aplicación de leyes que propicien la conservación de toda la diversidad

poblacional intraespecífica existente y los hábitats asociados a ella. Nuevos abordajes metodológicos que combinan modelos de nicho ecológico y simulaciones genéticas permiten predecir con mayor precisión los posibles efectos del cambio climático en la distribución geográfica, diversidad genética y patrones filogeográficos de las especies, lo que sería de gran utilidad como complemento a esta primera aproximación. De este modo, a partir de la generación de variaciones en los umbrales de extinción de las especies frente a diferentes escenarios de cambio climático, se podrían realizar simulaciones en las que se asuma que solamente las poblaciones con un valor superior al del umbral de extinción persistirán y contribuirán al acervo genético en las siguientes generaciones (Abreu-Jardim et al., 2021).

Los escenarios a futuro de retracción de las áreas de idoneidad para la Forma I de *A. lagotis* hacen urgente la necesidad de acciones que contribuyan a reducir o amortiguar los efectos de la pérdida de sitios aptos para la especie. Si bien dentro de Uruguay no existirían grandes barreras geográficas que impidan el flujo génico, el aumento de los procesos de fragmentación de los pastizales a causa principalmente del aumento de las superficies cultivadas estaría incidiendo en la pérdida de conectividad de las poblaciones. La promoción de la generación de corredores de hábitat entre zonas de grandes extensiones de cultivos sería una medida que permitiría mantener el libre movimiento de los individuos por ambientes no perturbados, de mantener la conectividad y a su vez, permitir el desplazamiento de los individuos hacia zonas de mayor idoneidad cuando las condiciones ambientales se vuelvan desfavorables, contribuyendo a la sostenibilidad de poblaciones viables a largo plazo.

BIBLIOGRAFÍA

- Abreu-Jardim, T. P. F., Jardim, L., Ballesteros-Mejia, L., Maciel, N. M., & Collevatti, R. G. (2021). Predicting impacts of global climatic change on genetic and phylogeographical diversity of a Neotropical treefrog. *Diversity and Distributions*, 28(7), 1519-1535.
- Agnarsson, I., LeQuier, S. M., Kuntner, M., Cheng, R. C., Coddington, J. A., & Binford, G. (2016). Phylogeography of a good Caribbean disperser: *Argiope argentata* (Araneae, Araneidae) and a new 'cryptic' species from Cuba. *ZooKeys*, 625, 25-44.
- Anderson, R. P., & Raza, A. (2010). The effect of the extent of the study region on GIS models of species geographic distributions and estimates of niche evolution: preliminary tests with montane rodents (genus *Nephelomys*) in Venezuela. *Journal of Biogeography*, 37(7), 1378-1393.
- Aristimuño, M. P. (2017). Análisis genético de poblaciones de *Mazama gouazoubira* (Fischer, 1814). Implicancias para su conservación. Tesis de maestría. Facultad de Ciencias, Universidad de la República.
- Avice, J. C. (2000). *Phylogeography: the history and formation of species*. Harvard university press.
- Azpiroz, B., Isacch, J. P., Dias, R. A., Di Giacomo, S., Fontana, C. S., & Palarea, C. M. (2012). Ecology and conservation of grassland birds in southeastern South America: a review. *Journal of Field Ornithology*, 83(3), 217-246.
- Bailly, X., Migeon, A., & Navajas, M. (2004). Analysis of microsatellite variation in the spider mite pest *Tetranychus turkestani* (Acari: Tetranychidae) reveals population genetic structure and raises questions about related ecological factors. *Biological Journal of the Linnean Society*, 82(1), 69-78.
- Baldi, G., & Paruelo, J. M. (2008). Land-use and land cover dynamics in South American Temperate grasslands. *Ecology and Society*, 13(2), 1-18.
- Balloux, F., & Lugon-Moulin, N. (2002). The estimation of population differentiation with microsatellite markers. *Molecular Ecology*, 11, 155-165.
- Barth, F. G., Komarek, S., Humphrey, J. A. C., & Treidler, B. (1991). Drop and swing dispersal behavior of a tropical wandering spider: experiments and numerical model. *Journal of Comparative Physiology A*, 169, 313-322.
- Barve, N., Barve, V., Jimenez-Valverde, A., Lira-noriega, A., Maher, S., Peterson, A. T., Soberón, J. M., & Villalobos, F. (2011). The crucial role of the accessible area in ecological niche modeling and species distribution modeling. *Ecological Modelling*, 222(11), 1810-1819.
- Bates, J. M. (2002). The genetic effects of forest fragmentation on five species of Amazonian birds. *Journal of Avian Biology*, 33(3), 276-294.
- Behling, H. (2002). South and southeast Brazilian grasslands during Late Quaternary times: A synthesis. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 177(1-2), 19-27.
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M., & Weyman, G. S. (2005). Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, 95(2),

- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2002). Untangling the tangle-web: web construction behavior of the comb-footed spider *Steatoda triangulosa* and comments on phylogenetic implications (Araneae: Theridiidae). *Journal of Insect Behavior*, 15(6), 791-809.
- Benjamin, S. P., & Zschokke, S. (2003). Webs of theridiid spiders: construction, structure and evolution. *Biological Journal of the Linnean Society*, 78, 293-305.
- Bentancur, M. G., Guerrero, J. C., & Morelli, E. R. (2015). Insecta, Lepidoptera, Lycaenidae, *Arcas ducalis* (Westwood, 1852): first record from Uruguay. *Check List*, 11(5), 10-12.
- Benzie, J. A. (1999). Genetic structure of coral reef organisms: ghosts of dispersal past. *American Zoologist*, 39(1), 131-145.
- Bermingham, E., & Moritz, C. (1998). Comparative phylogeography: concepts and applications. *Molecular Ecology*, 7, 367-369.
- Bidegaray-Batista, L., & Arnedo, M. A. (2011). Gone with the plate: The opening of the Western Mediterranean basin drove the diversification of ground-dweller spiders. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 317.
- Bidegaray-Batista, L., Arnedo, M. A., Carlozzi, A., Jorge, C., Pliscoff, P., Postiglioni, R., Simó, M., & Aisenberg, A. (2017). Dispersal strategies, genetic diversity, and distribution of two wolf spiders (Araneae, Lycosidae): Potential bio-indicators of ecosystem health of coastal dune habitats of South America. En *Behaviour and Ecology of Spiders: Contributions from the Neotropical Region* (pp. 109-135). Springer International Publishing.
- Bidegaray-Batista, L., Sánchez-Gracia, A., Santulli, G., Maiorano, L., Guisan, A., Vogler, A. P., & Arnedo, M. A. (2016). Imprints of multiple glacial refugia in the Pyrenees revealed by phylogeography and palaeodistribution modelling of an endemic spider. *Molecular Ecology*, 25(9), 2046-2064.
- Bishop, L. (1990). Meteorological aspects of spider ballooning. *Environmental Entomology*, 19(5), 1381-1387.
- Bond, J. E., Beamer, D. A., Lamb, T., & Hedin, M. (2006). Combining genetic and geospatial analyses to infer population extinction in mygalomorph spiders endemic to the Los Angeles region. *Animal Conservation*, 9(2), 145-157.
- Bonte, D. (2013). Cost-benefit balance of dispersal and the evolution of conditional dispersal strategies in spiders. En W. Nentwig (Ed.), *Spider Ecophysiology* (pp. 67-78). Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Bonte, D., Baert, L., Lens, L., & Maelfait, J. P. (2004). Effects of aerial dispersal, habitat specialisation, and landscape structure on spider distribution across fragmented grey dunes. *Ecography*, 27(3), 343-349.
- Bonte, D., Borre, J. Vanden, Lens, L., & Maelfait, J. P. (2006). Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Animal Behaviour*, 72(3), 655-662.
- Bonte, D., Deblauwe, I., & Maelfait, J. P. (2003b). Environmental and genetic background of tiptoe-initiating behaviour in the dwarf spider *Erigone atra*. *Animal Behaviour*, 66(1), 169-

- Bonte, D., Lens, L., Maelfait, J. P., Hoffmann, M., & Kuijken, E. (2003a). Patch quality and connectivity influence spatial dynamics in a dune wolfspider. *Oecologia*, 135(2), 227-233.
- Bonte, D., Van Dyck, H., Bullock, J. M., Coulon, A., Delgado, M., Gibbs, M., Lehouck, V., Matthysen, E., Mustin, K., Saastamoinen, M., Schtickzelle, N., Stevens, V. M., Vandewoestijne, S., Baguette, M., Barton, K., Benton, T. G., Chaput-Bardy, A., Clobert, J., Dytham, C., Hovestadt, T., Meier, C. M., Palmer, S. C. F., Turlure, C., & Travis, J. M. J. (2012). Costs of dispersal. *Biological Reviews*, 87(2), 290-312.
- Bonte, D., Vandenbroecke, N., Lens, L., & Maelfait, J. P. (2003c). Low propensity for aerial dispersal in specialist spiders from fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270, 1601-1607.
- Bou, N., Cuyckens, G. A. E., González, E. M., & Meneghel, M. (2019). Conservation planning in Uruguay based on small felids (*Leopardus* spp.) as umbrella species. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 54(3), 169-180.
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchêne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., Du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M. A., Wu, C. H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., & Drummond, A. J. (2019). BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. *PLoS Computational Biology*, 15(4), 1-28.
- Bowler, D. E., & Benton, T. G. (2005). Causes and consequences of animal dispersal strategies: Relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 80(2), 205-225.
- Brady, A. R. (2007). *Sosippus* revisited: review of a web-building wolf spider genus from the Americas (Araneae, Lycosidae). *The Journal of Arachnology*, 35, 54-83.
- Brazeiro, A., Achkar, M., Toranza, C., & Bartesaghi, L. (2020). Agricultural expansion in Uruguayan grasslands and priority areas for vertebrate and woody plant conservation. *Ecology and Society*, 25(1), 1-15.
- Broennimann, O., Treier, U. A., Muller-Scharer, H., Thuiller, W., Peterson, A. T., & Guisan, A. (2007). Evidence of climatic niche shift during biological invasion. *Ecology Letters*, 10(8), 701-709.
- Brook, B. W., Sodhi, N. S., & Bradshaw, C. J. A. (2008). Synergies among extinction drivers under global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(8), 453-460.
- Brooks, M. E., Kasper, K., van Benthem, K., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Machler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, 9(2), 378-400.
- Brooks, T. M., Bakarr, M. I., Boucher, T., Da Fonseca, G. A. B., Hilton-Taylor, C., Hoekstra, J. M., Moritz, T., Olivieri, S., Parrish, J., Pressey, R. L., Rodrigues, A. S. L., Sechrest, W., Stattersfield, A., Strahm, W., & Stuart, S. N. (2004). Coverage provided by the global

- protected-area system: Is it enough? *BioScience*, 54(12), 1081-1091.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B., Rylands, A. B., Konstant, W. R., Flick, P., Pilgrim, J., Oldfield, S., Magin, G., & Hilton-Taylor, C. (2002). Habitat loss and extinction in the hotspots of biodiversity. *Conservation Biology*, 16(4), 909-923.
- Bucher, E. (1974). Observaciones ecológicas sobre artrópodos del bosque chaqueño de Tucumán. *Revista de Facultad de Ciencias Exactas Físicas y Naturales de Córdoba (NS) Biología*, 1, 35-122.
- Buzatto, B. A., Haeusler, L., & Tamang, N. (2021). Trapped indoors? Long-distance dispersal in mygalomorph spiders and its effect on species ranges. *Journal of Comparative Physiology A*, 207(2), 279-292.
- Cameron, K. H., & Leather, S. R. (2012). How good are carabid beetles (Coleoptera, Carabidae) as indicators of invertebrate abundance and order richness?. *Biodiversity and Conservation*, 21(3), 763-779.
- Capocasale, R. M. (1990). Las especies de la subfamilia Hippasinae de America del Sur (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 18(2), 131-141.
- Carey, C., & Alexander, M. A. (2003). Climate change and amphibian declines: Is there a link? *Diversity and Distributions*, 9(2), 111-121.
- Carlozzi, A., Bidegaray-Batista, L., González-Bergonzoni, I., & Aisenberg, A. (2018). Flying sand-dwelling spiders: aerial dispersal in *Allocosa marindia* and *Allocosa senex* (Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 46, 7-12.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T., & Moritz, C. (2009). Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science*, 323(5915), 785-789.
- Carvalho, P., Paruelo, J., & Ayala, W. (2008). La intensificación productiva en los pastizales del Río de la Plata: tendencias y consecuencias ecosistémicas. *XXII Reunión del Grupo Técnico en Forrajeras del Cono Sur: Grupo Campos*, 29-40.
- Castelletta, M., Sodhi, N. S., & Subaraj, R. (2000). Heavy extinctions of forest avifauna in Singapore: Lessons for biodiversity conservation in Southeast Asia. *Conservation Biology*, 14(6), 1870-1880.
- Ceccarelli, F. S., Opell, B. D., Haddad, C. R., Raven, R. J., Soto, E. M., & Ramírez, M. J. (2016). Around the world in eight million years: Historical biogeography and evolution of the spray zone spider *Amaurobioides* (Araneae: Anyphaenidae). *PLoS One*, 11(10), e0163740.
- Chang, C. T., Tsai, C. N., Tang, C. Y., Chen, C. H., Lian, J. H., Hu, C. Y., Tsai, C. L., Chao, A., Lai, C. H., Wang, T. H., & Lee, Y. S. (2012). Mixed sequence reader: A program for analyzing DNA sequences with heterozygous base calling. *The Scientific World Journal*, 2012.
- Chapin, F. S., Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C., & Díaz, S. (2000).

- Consequences of changing biodiversity. *Nature*, 405, 234-242.
- Chen, I. C., Hill, J. K., Ohlemüller, R., Roy, D. B., & Thomas, C. D. (2011). Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333(6045), 1024-1026.
- Clark, A. M., Bowen, B. W., & Branch, L. C. (1999). Effects of natural habitat fragmentation on an endemic scrub lizard (*Sceloporus woodi*): An historical perspective based on a mitochondrial DNA gene genealogy. *Molecular Ecology*, 8(7), 1093-1104.
- Clark, P. U., Shakun, J. D., Marcott, S. A., Mix, A. C., Eby, M., Kulp, S., Levermann, A., Milne, G. A., Pfister, P. L., Santer, B. D., Schrag, D. P., Solomon, S., Stocker, T. F., Strauss, B. H., Weaver, A. J., Winkelmann, R., Archer, D., Bard, E., Goldner, A., Lambeck, K., Pierrehumbert, R. T., & Plattner, G. K. (2016). Consequences of twenty-first-century policy for multi-millennial climate and sea-level change. *Nature Climate Change*, 6(4), 360-369.
- Clement, M., Snell, Q., Walker, P., Posada, D., & Crandall, K. (2002). TCS: Estimating Gene Genealogies. *Proceeding 16th International Parallel Distributed Processing Symposium*, 184-190.
- Clobert, J., Baguette, M., Benton, T. G., & Bullock, J. M. (2012). *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press.
- Clobert, J., Le Galliard, J. F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology Letters*, 12(3), 197-209.
- Cortés, G., Coronel, F., Schossler, D., Formoso, D., Rachetti, M., Zanoniani, R., Boggiano, P., & Pérez-Rocha, J. (2020). Degradación y gestión sostenible del campo natural en el Uruguay. Resultados de una evaluación participativa en el norte del país. Fao, CAF y Mgap. Montevideo, Uruguay.
- Coyle, F. A. (1983). Aerial dispersal by mygalomorph spiderlings (Araneae, Mygalomorphae). *The Journal of Arachnology*, 11, 283-286.
- da Rocha, J. R. M., De Almeida, J. R., Lins, G. A., & Durval, A. (2010). Insects as indicators of environmental changing and pollution: a review of appropriate species and their monitoring. *Holos environment*, 10(2), 250-262.
- da Silva, T. W., Dotta, G., & Fontana, C. S. (2015). Structure of avian assemblages in grasslands associated with cattle ranching and soybean agriculture in the Uruguayan savanna ecoregion of Brazil and Uruguay. *Condor*, 117(1), 53-63.
- da Silveira Vasconcelos, T. (2014). Tracking climatically suitable areas for an endemic Cerrado snake under climate change. *Natureza a Conservacao*, 12(1), 47-52.
- Darling, E. S., Mcclanahan, T. R., & Cote, I. M. (2010). Combined effects of two stressors on Kenyan coral reefs are additive or antagonistic, not synergistic. *Conservation Letters*, 3(2), 122-130.
- Darriba, D., Taboada, G. L., Doallo, R., & Posada, D. (2012). JModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods*, 9(8), 772.
- De Angelo, C., Paviolo, A., Wiegand, T., Kanagaraj, R., & Di Bitetti, M. S. (2013). Understanding species persistence for defining conservation actions: A management

- landscape for jaguars in the Atlantic Forest. *Biological Conservation*, 159, 422-433.
- De Pous, P., Mora, E., Metallinou, M., Escoriza, D., Comas, M., Donaire, D., Pleguezuelos, J. M., & Carranza, S. (2011). Elusive but widespread? The potential distribution and genetic variation of *Hyalosaurus koellikeri* (Günther, 1873) in the Maghreb. *Amphibia Reptilia*, 32(3), 385-397.
- Decae, A. E. (1987). Dispersal: ballooning and other mechanisms. En W. Nentwig (Ed.), *Ecophysiology of spiders* (pp. 348-356). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Deutsch, C. A., Tewksbury, J. J., Huey, R. B., Sheldon, K. S., Ghalambor, C. K., Haak, D. C., & Martin, P. R. (2008). Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 105(18), 6668-6672.
- Dillon, M. E., Wang, G., & Huey, R. B. (2010). Global metabolic impacts of recent climate warming. *Nature*, 467, 704-706.
- Dimassi, N., Khadra, Y. Ben, Othmen, A. Ben, Ezzine, I. A., & Said, K. (2016). High genetic diversity vs. low genetic and morphological differentiation of *Argiope trifasciata* (Araneae, Araneidae) in Tunisia. *Systematics and Biodiversity*, 15(1), 1-15.
- Dixo, M., Metzger, J. P., Morgante, J. S., & Zamudio, K. R. (2009). Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation*, 142(8), 1560-1569.
- Dolejš, P., Kubcová, L., & Buchar, J. (2012). Reproduction of *Arctosa alpigena lamperti* (Araneae: Lycosidae) – where, when, how, and how long? *Invertebrate Reproductive & Development*, 56(1), 72-78.
- Eberhard, W. G. (1987). How spiders initiate airborne lines. *The Journal of Arachnology*, 15, 1-9.
- Eberhard, W. G. (1992). Web construction by *Modisimus* sp. (Araneae, Pholcidae). *The Journal of Arachnology*, 20, 25-34.
- Edelsparre, A. H., Shahid, A., & Fitzpatrick, M. J. (2018). Habitat connectivity is determined by the scale of habitat loss and dispersal strategy. *Ecology and Evolution*, 8(11), 5508-5514.
- Eisenhauer, N., & Hines, J. (2021). Invertebrate biodiversity and conservation. *Current Biology*, 31(19), 1214-1218.
- Eizirik, E., Kim, J. H., Menotti-Raymond, M., Crawshaw, P. G., O'Brien, S. J., & Johnson, W. E. (2001). Phylogeography, population history and conservation genetics of jaguars (*Panthera onca*, Mammalia, Felidae). *Molecular Ecology*, 10(1), 65-79.
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2007). The effect of fragment shape and species' sensitivity to habitat edges on animal population size. *Conservation Biology*, 21(4), 926-936.
- Excoffier, L., & Lischer, H. E. L. (2010). Arlequin suite ver 3.5: a new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows. *Molecular Ecology Resources*, 10, 564-567.
- Ferraz, K., Beisiegel, B., de Paula, R., Sana, D., de Campos, C., de Oliveira, T., & Desbiez, A. (2012). How species distribution models can improve cat conservation jaguars in Brazil. *Forest*, 20, 38-42.

- Ferretti, N., Pompozzi, G., Copperi, S., & Schwerdt, L. (2013). Aerial dispersal by *Actinopus* spiderlings (Araneae: Actinopodidae). *The Journal of Arachnology*, 41, 407-408.
- Fick, S. E., & Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37(12), 4302-4315.
- Finn, D. S., Theobald, D. M., Black, W. C., & Poff, N. L. (2006). Spatial population genetic structure and limited dispersal in a Rocky Mountain alpine stream insect. *Molecular Ecology*, 15(12), 3553-3566.
- Foelix, R. F. (2011). *Biology of spiders* (Third Edition). Oxford University Press.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R., & Vrijenhoek, R. (1994). DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 3, 294-299.
- Fontes, F. V. H. M. (2016). Phylogeographical analysis of two *Aglaoctenus* species (Araneae, Lycosidae). Tesis de doctorado. Universidade Estadual de Campinas, Instituto de Biologia.
- Forster, R. R. (1971). Notes on an airborne spider found in Antarctica. *Pacific Insects Monograph*, 25, 119-120.
- Frankham, R. (1995). Inbreeding and extinction: a threshold effect. *Conservation Biology*, 9(5), 792-799.
- Frankham, R. (2003). Genetics and conservation biology. *Comptes Rendus - Biologies*, 326, 22-29.
- Frankham, R. (2005). Genetics and extinction. *Biological Conservation*, 126(2), 131-140.
- Franklin, J. (1995). Predictive vegetation modeling of biospatial patterns in relation to environmental gradients. *Progress in Physical Geography*, 19(4), 474-499.
- Fu, Y. X. (1997). Statistical tests of neutrality of mutations against population growth, hitchhiking and background selection. *Genetics*, 147(2), 915-925.
- Ghione, S., Coelho, L., Costa, F. G., García, L. F., González, M., Jorge, C., Laborda, Á., Oca, L. M. De, Pérez-miles, F., Simó, M., Toscano-gadea, C., Viera, C., & Aisenberg, A. (2017). Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2da época)*, 26(1), 1-8.
- Glick, P. A. (1939). The distribution of insects, spiders and mites in the air. *Technical Bulletin*, 673, 1-151.
- González, M. (2015). *Aspectos reproductivos de Aglaoctenus lagotis: estudio interpoblacional de una araña lobo sedentaria de gran variabilidad fenotípica*. Tesis de doctorado. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Universidad Nacional de Córdoba.
- González, M., Costa, F. G., & Peretti, A. V. (2014). Strong phenological differences between two populations of a Neotropical funnel-web wolf spider. *Journal of Natural History*, 48(35-36), 2183-2197.
- González, M., Costa, F. G., & Peretti, A. V. (2015c). Funnel-web construction and estimated immune costs in *Aglaoctenus lagotis* (Araneae : Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 43(2), 158-167.

- González, M., Costa, F. G., & Peretti, A. V. (2019). Different levels of polyandry in two populations of the funnel-web wolf spider *Aglaoctenus lagotis* from South America. *Journal of Ethology*, 37(3), 325-333.
- González, M., Peretti, A. V., & Costa, F. G. (2015a). Efecto del sustrato sobre el cortejo de dos arañas lobo, una de tela y otra errante. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay (2da época)*, 24(2), 57-72.
- González, M., Peretti, A. V., & Costa, F. G. (2015b). Reproductive isolation between two populations of *Aglaoctenus lagotis*, a funnel-web wolf spider. *Biological Journal of the Linnean Society*, 114, 646-658.
- González, M., Peretti, A. V., Viera, C., & Costa, F. G. (2013). Differences in sexual behavior of two distant populations of the funnel-web wolf spider *Aglaoctenus lagotis*. *Journal of Ethology*, 31(2), 175-184.
- González, S., Aristimuño, M. P., Elizondo, C., Bidegaray-Batista, L., Faria Peres, P. H. D., & Duarte, J. M. B. (2020). Molecular Ecology of the Southern Gray Brocket Deer (*Mazama gouazoubira* Fischer, 1814). En *Conservation Genetics in Mammals* (pp. 65-82). Springer, Cham.
- González, S., Cosse, M., Franco, R., Emmons, L., Vynne, C., Maurício, J., Duarte, B., Beccacesi, M. D., & Maldonado, J. E. (2015d). Population structure of mtDNA variation due to Pleistocene fluctuations in the South American maned wolf (*Chrysocyon brachyurus*, Illiger, 1815): Management Units for Conservation. *Journal of Heredity*, 106, 459-468.
- Greenstone, M. H. (1982). Ballooning frequency and habitat predictability in two wolf spider species (Lycosidae: *Pardosa*). *The Florida Entomologist*, 65(1), 83-89.
- Greenstone, M. H. (1990). Meteorological determinants of spider ballooning: the roles of thermals vs. the vertical windspeed gradient in becoming airborne. *Oecologia*, 84, 164-168.
- Greenstone, M. H., Morgan, C. E., Hultsch, A. L., Farrow, R. A., & Dows, J. E. (1987). Ballooning spiders in Missouri, USA, and New South Wales, Australia: family and mass distributions. *Journal of Arachnology*, 15, 163-170.
- Guisan, A., & Zimmermann, N. E. (2000). Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, 135, 147-186.
- Haddad, C. F. B., Giovanelli, J. G. R., & Alexandrino, J. (2008). O aquecimento global e seus efeitos na distribuição e declínio dos anfíbios. *Dimensão Zoológica, Departamento de Zoologia, IB, UNESP*, 1-16.
- Hannah, L. (2008). Protected areas and climate change. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 1134, 201-212.
- Heled, J., & Drummond, A. J. (2008). Bayesian inference of population size history from multiple loci. *BMC Evolutionary Biology*, 8(1), 1-15.
- Henwood, W. D. (1998). An overview of protected areas in the temperate grasslands biome. *Parks*, 8(3), 3-8.

- Hewitt, G. M. (2000). The genetic legacy of the quaternary ice ages. *Nature*, 405, 907-913.
- Hewitt, G. M. (2004). Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 359, 183-195.
- Hickling, R., Roy, D. B., Hill, J. K., & Thomas, C. D. (2005). A northward shift of range margins in British Odonata. *Global Change Biology*, 11, 502-506.
- Hijmans, R. J., Phillips, S., Leathwick, J., Elith, J., & Hijmans, M. R. J. (2017). Package 'dismo'. *Circles*, 9(1), 1-68.
- Hill, J. K., Thomas, C. D., & Lewis, O. T. (1998). Flight morphology in fragmented populations of a rare British butterfly, *Hesperia comma*. *Biological Conservation*, 87, 277-283.
- Hirota, T., Hirohata, T., Mashima, H., Satoh, T., & Obara, Y. (2004). Population structure of the large Japanese field mouse, *Apodemus speciosus* (Rodentia: Muridae), in suburban landscape, based on mitochondrial D-loop sequences. *Molecular Ecology*, 13(11), 3275-3282.
- Hodge, M. A., & Marshall, S. (2018). Habitat associations of the web-building Wolf spiders *Sosippus floridanus* and *Sosippus placidus* (Lycosidae: Sosippinae): A widespread generalist versus an endemic specialist. *Journal of Arachnology*, 46, 428-431.
- Hoekstra, J. M., Boucher, T. M., Ricketts, T. H., & Roberts, C. (2005). Confronting a biome crisis: Global disparities of habitat loss and protection. *Ecology Letters*, 8, 23-29.
- Holderegger, R., Balkenhol, N., Bolliger, J., Engler, J. O., Gugerli, F., Hochkirch, A., Nowak, C., Segelbacher, G., Widmer, A., & Zachos, F. E. (2019). Conservation genetics: Linking science with practice. *Molecular Ecology*, 28(17), 3848-3856.
- Holt, R. D. (1990). The microevolutionary consequences of climate change. *Trends in Ecology & Evolution*, 5(9), 311-315.
- Hrivniak, L., Sroka, P., Bojková, J., Godunko, R. J., Soldán, T., & Staniczek, A. H. (2020). The impact of Miocene orogeny for the diversification of Caucasian *Epeorus* (Caucasiron) mayflies (Ephemeroptera: Heptageniidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 146, 106735.
- IPCC. (2014). Cambio climático: Informe de síntesis. En Pachauri, R. K. & Meyer, L. A.. *Contribución de los Grupos de trabajo I, II y III al Quinto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático*.
- Iwamura, T., Wilson, K. A., Venter, O., & Possingham, H. P. (2010). A climatic stability approach to prioritizing global conservation investments. *PLoS ONE*, 5(11).
- Jenkins, C. N., & Joppa, L. (2009). Expansion of the global terrestrial protected area system. *Biological Conservation*, 142, 2166-2174.
- Jörger, K. M., & Eberhard, W. G. (2006). Web construction and modification by *Achaeearanea tessellata* (Araneae, Theridiidae). *The Journal of Arachnology*, 34(3), 511-523.
- Joppa, L. N., & Pfaff, A. (2011). Global protected area impacts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278, 1633-1638.
- Kareiva, P., Watts, S., McDonald, R., & Boucher, T. (2007). Domesticated nature: Shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316, 1866-1869.

- Kass, J. M., Vilela, B., Aiello-Lammens, M. E., Muscarella, R., Merow, C., & Anderson, R. P. (2018). Wallace: A flexible platform for reproducible modeling of species niches and distributions built for community expansion. *Methods in Ecology and Evolution*, 9(4), 1151-1156.
- Katoh, K., Rozewicki, J., & Yamada, K. D. (2019). MAFFT online service: Multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Briefings in Bioinformatics*, 20(4), 1160-1166.
- Kerr, J. T., & Deguise, I. (2004). Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecology Letters*, 7(12), 1163-1169.
- Knutsen, H., Rukke, B. A., Jorde, P. E., & Ims, R. A. (2000). Genetic differentiation among populations of the beetle *Bolitophagus reticulatus* (Coleoptera: Tenebrionidae) in fragmented and a continuous landscape. *Heredity*, 84(6), 667-676.
- Kremen, C., Colwell, R. K., Erwin, T. L., Murphy, D. D., Noss, R. A., & Sanjayan, M. A. (1993). Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation biology*, 7(4), 796-808.
- Kumar, S., Stecher, G., Li, M., Knyaz, C., & Tamura, K. (2018). MEGA X: Molecular evolutionary genetics analysis across computing platforms. *Molecular Biology and Evolution*, 35(6), 1547-1549.
- Kuwada-Kusunose, T., Sakai, T., & Suzuki, K. (2016). Observation of early postembryonic development and dispersal of the purse-web spider *Calommata signata* (Araneae: Atypidae). *Acta Arachnologica*, 65(1), 43-47.
- Laborda, Á., Bidegaray-Batista, L., Simó, M., Brescovit, A. D., Beloso, C., & Piacentini, L. N. (2022). *Abaycosa* a new genus of South American wolf spiders (Lycosidae: Allocosinae). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 80, 59-74.
- Langone, J. A., Camargo, A., & De Sá, R. O. (2016). High genetic diversity but low population structure in the frog *Pseudopaludicola falcipes* (Hensel, 1867) (Amphibia, Anura) from the Pampas of South America. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 95, 137-151.
- Leadley, P., Pereira, H., Alkemade, R., JF., F.-M., Proenca, V., Scharlemann, J., & Walpole, M. (2010). Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Technical report, pp. 132.
- Leigh, J. W., & Bryant, D. (2015). POPART: Full-feature software for haplotype network construction. *Methods in Ecology and Evolution*, 6(9), 1110-1116.
- Lezama, F., Baeza, S., Altesor, A., Cesa, A., Chaneton, E. J., & Paruelo, J. M. (2014). Variation of grazing-induced vegetation changes across a large-scale productivity gradient. *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 8-21.
- Li, J., & Margolies, D. C. (1994). Barometric pressure influences initiation of aerial dispersal in the twospotted spider mite. *Journal of the Kansas Entomological Society*, 67(4), 386-393.
- Lovrenčić, L., Temunović, M., Gross, R., Grgurev, M., & Maguire, I. (2022). Integrating population genetics and species distribution modelling to guide conservation of the noble

- crayfish, *Astacus astacus*, in Croatia. *Scientific Reports*, 12(1), 1-17.
- Lubin, Y., & Suter, R. B. (2013). What is the function of «pre-dispersal» behavior in juvenile social spiders (*Stegodyphus dumicola*: Eresidae)? *Journal of Arachnology*, 41(1), 81-84.
- MA. (2022). Ministerio de Ambiente. ¿Qué es el SNAP? <https://www.gub.uy/ministerio-ambiente/politicas-y-gestion/es-snap>.
- Macrini, C. M. T., Peres, E. A., & Solferini, V. N. (2015). Cryptic diversity of *Agloactenus lagotis* (Araneae, Lycosidae) in the Brazilian Atlantic Rainforest: evidence from microsatellite and mitochondrial DNA sequence data. *Journal of Applied Biology and Biotechnology*, 3(6), 9-14.
- Malakoutikhah, S., Fakheran, S., Hemami, M. R., Tarkesh, M., & Senn, J. (2020). Assessing future distribution, suitability of corridors and efficiency of protected areas to conserve vulnerable ungulates under climate change. *Diversity and Distributions*, 26(10), 1383-1396.
- Maelfait, J. P., & Hendrickx, F. (1998). Spiders as bio-indicators of anthropogenic stress in natural and semi-natural habitats in Flanders (Belgium): some recent developments. En: *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology* (pp. 293-300). Dorset Press Dorchester.
- Mantel, N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *American Association for Cancer Research*, 27(913), 209-220.
- Margules, C. R., & Pressey, R. L. (2000). Systematic conservation planning. *Nature*, 405, 243-253.
- Marini, M. Â., Barbet-Massin, M., Lopes, L. E., & Jiguet, F. (2009). Predicted climate-driven bird distribution changes and forecasted conservation conflicts in a neotropical savanna. *Conservation Biology*, 23(6), 1558-1567.
- Marini, M. Â., Barbet-Massin, M., Martinez, J., Prestes, N. P., & Jiguet, F. (2010). Applying ecological niche modelling to plan conservation actions for the Red-spectacled Amazon (*Amazona pretrei*). *Biological Conservation*, 143, 102-112.
- Marske, K. A., Leschen, R. A. B., & Buckley, T. R. (2011). Reconciling phylogeography and ecological niche models for New Zealand beetles: Looking beyond glacial refugia. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 59(1), 89-102.
- Martínez-Meyer, E., Peterson, A. T., Servín, J. I., & Kiff, L. F. (2006). Ecological niche modelling and prioritizing areas for species reintroductions. *Oryx*, 40(4), 411-418.
- Mattila, N., Kaitala, V., Komonen, A., Päävinen, J., & Kotiaho, J. S. (2011). Ecological correlates of distribution change and range shift in butterflies. *Insect Conservation and Diversity*, 4, 239-246.
- McCluskey, E. M., Lulla, V., Peterman, W. E., Stryszowska-Hill, K. M., Denton, R. D., Fries, A. C., Langen, T. A., Johnson, G., Mockford, S. W., & Gonser, R. A. (2022). Linking genetic structure, landscape genetics, and species distribution modeling for regional conservation of a threatened freshwater turtle. *Landscape Ecology*, 37(4), 1017-1034.
- McKinney, M. L. (1999). High rates of extinction and threat in poorly studied taxa. *Conservation*

- Biology*, 13(6), 1273-1281.
- McLaughlin, J. F., Hellmann, J. J., Boggs, C. L., & Ehrlich, P. R. (2002). Climate change hastens population extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(9), 6070-6074.
- Medan, D., Torretta, J. P., Hodara, K., de la Fuente, E. B., & Montaldo, N. (2011). Effects of agriculture expansion and intensification on the vertebrate and invertebrate diversity in the Pampas of Argentina. *Biodiversity and Conservation*, 20(13), 3077-3100.
- Medrano, J. F., Aasen, E., & Sharrow, L. (1990). DNA extraction from nucleated red blood cells. *Biotechniques*, 8(1), 43-43.
- Merckx, T., & Van Dyck, H. (2006). Landscape structure and phenotypic plasticity in flight morphology in the butterfly *Pararge aegeria*. *Oikos*, 113, 226-232.
- Mestre, L., & Bonte, D. (2012). Food stress during juvenile and maternal development shapes natal and breeding dispersal in a spider. *Behavioral Ecology*, 23(4), 759-764.
- Miller, M. P., Bellinger, M. R., Forsman, E. D., & Haig, S. M. (2006). Effects of historical climate change, habitat connectivity, and vicariance on genetic structure and diversity across the range of the red tree vole (*Phenacomys longicaudus*) in the Pacific Northwestern United States. *Molecular Ecology*, 15(1), 145-159.
- Miller, M. A., Pfeiffer, W., & Schwartz, T. (2010). Creating the CIPRES Science Gateway for Inference of Large Phylogenetic Trees. *2010 gateway computing environments workshop (GCE)*, 1-8.
- Milligan, B. G., Leebens-Mack, J., & Strand, A. E. (1994). Conservation genetics: Beyond the maintenance of marker diversity. *Molecular Ecology*, 3(4), 423-435.
- Modernel, P., Rossing, W. A. H., Corbeels, M., Dogliotti, S., Picasso, V., & Tiftonell, P. (2016). Land use change and ecosystem service provision in Pampas and Campos grasslands of southern South America. *Environmental Research Letters*, 11(11), 1-22.
- Montoya, D. (2008). Habitat loss, dispersal, and the probability of extinction of tree species. *Communicative & Integrative Biology*, 1(2), 146-147.
- Mora, C., Metzger, R., Rollo, A., & Myers, R. A. (2007). Experimental simulations about the effects of overexploitation and habitat fragmentation on populations facing environmental warming. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 274, 1023-1028.
- Moritz, C. (1994). Defining Evolutionarily Significant Units' for conservation. *Trends in ecology & evolution*, 9(10), 373-375.
- Moritz, C. (2002). Strategies to protect biological diversity and the evolutionary processes that sustain it. *Systematic Biology*, 51(2), 238-254.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J., & Smith, T. B. (2000). Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 31, 533-563.
- Morley, E. L., & Gorham, P. W. (2020). Evidence for nanocoulomb charges on spider ballooning silk. *Physical Review E*, 102(1), 1-11.
- Morley, E. L., & Robert, D. (2018). Electric fields elicit ballooning in spiders. *Current Biology*,

- 28(14), 2324-2330.
- Müller, K. (2005). SeqState. *Applied bioinformatics*, 4(1), 65-69.
- Murphy, N. P., Framenau, V. W., Donnellan, S. C., Harvey, M. S., Park, Y., & Austin, A. D. (2006). Phylogenetic reconstruction of the wolf spiders (Araneae: Lycosidae) using sequences from the 12S rRNA, 28S rRNA, and NADH1 genes: Implications for classification, biogeography, and the evolution of web building behavior. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 38, 583-602.
- Narimanov, N., Bonte, D., Mason, P., Mestre, L., & Entling, M. H. (2021). Disentangling the roles of electric fields and wind in spider dispersal experiments. *Journal of Arachnology*, 49(3), 380-383.
- Nathan, R. (2006). Long-distance dispersal of plants. *Science*, 313(5788), 786-788.
- Nei, M. (1987). Genetic distance and molecular phylogeny. En N. Rayman & F. Utter (Eds.), *Pupulation genetics & fishery management* (pp. 193-223). Washington Sea Grant Program.
- Nei, M., & Chesser, R. (1983). Estimation of fixation indices and gene diversities. *Annals of human genetics*, 47(3), 253-259.
- Nei, M., & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 76(10), 5269-5273.
- Nori, J., Urbina-Cardona, J. N., Loyola, R. D., Lescano, J. N., & Leynaud, G. C. (2011). Climate change and American Bullfrog invasion: What could we expect in South America? *PLoS ONE*, 6(10), 1-8.
- Northrup, J. M., Rivers, J. W., Yang, Z., & Betts, M. G. (2019). Synergistic effects of climate and land-use change influence broad-scale avian population declines. *Global Change Biology*, 25, 1561-1575.
- Nunes, S. (2007). *Dispersal and philopatry*. Chicago, Illinois: University of Chicago Press.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'Amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Hedao, P., & Kassem, K. R. (2001). Terrestrial ecoregions of the world: A new map of life on Earth. *BioScience*, 51(11), 933-938.
- Opdam, P., & Wascher, D. (2004). Climate change meets habitat fragmentation: Linking landscape and biogeographical scale levels in research and conservation. *Biological Conservation*, 117, 285-297.
- Paaïjmans, K. P., Heinig, R. L., Seliga, R. A., Blanford, J. I., Blanford, S., Murdock, C. C., & Thomas, M. B. (2013). Temperature variation makes ectotherms more sensitive to climate change. *Global Change Biology*, 19(8), 2373-2380.
- Papadopoulou, A., Anastasiou, I., Keskin, B., & Vogler, A. P. (2009). Comparative phylogeography of tenebrionid beetles in the Aegean archipelago: The effect of dispersal ability and habitat preference. *Molecular Ecology*, 18(11), 2503-2517.

- Parmesan, C. (1996). Climate and species' range. *Nature*, 382, 765-766.
- Parmesan, C., & Yohe, G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems. *Nature*, 42, 37-42.
- Paruelo, J. M., Guerschman, J. P., Piñeiro, G., Jobbágy, E. G., Verón, S. R., Baldi, G., & Baeza, S. (2006). Cambios en el uso de la tierra en Argentina y Uruguay: marcos conceptuales para su análisis. *Agrociencia*, 10(2), 47-61.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2007). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology and Evolution*, 23(3), 149-158.
- Peres, E. A., Sobral-Souza, T., Perez, M. F., Bonatelli, I. A. S., Silva, D. P., Silva, M. J., & Solferini, V. N. (2015). Pleistocene niche stability and lineage diversification in the subtropical spider *Araneus omnicolor* (Araneidae). *PLoS ONE*, 10(4), e0121543.
- Peterson, A. T., Soberón, J. M., & Sánchez-Cordero, V. (1999). Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285, 1265-1267.
- Phillips, S. J., Anderson, R. P., & Schapire, R. E. (2006). Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling*, 190(3-4), 231-259.
- Piacentini, L. N. (2011). Three new species and new records in the wolf spider subfamily Sosippinae from Argentina (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa*, 3018(1), 27-49.
- Piacentini, L. N., Grismado, C., Aisenberg, A., Toscano-Gadea, C. A., Laborda, Á., Simó, M., Postiglioni, R., Peralta, L., Proud, D., & Ramirez, M. J. (2021). Massive spider web aggregations in South American grasslands after flooding. *Ecological Entomology*, 46(6), 1333-1341.
- Piacentini, L. N., & Ramírez, M. J. (2019). Hunting the wolf: A molecular phylogeny of the wolf spiders (Araneae, Lycosidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 136, 227-240.
- Piacentini, L. N., Scioscia, C. L., Carbajal, M. N., Ott, R., Brescovit, A. D., & Ramírez, M. J. (2017). A revision of the wolf spider genus *Diapontia* Keyserling, and the relationships of the subfamily Sosippinae (Araneae: Lycosidae). *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 75(3), 387-415.
- Pimm, S. L., Raven, P., Peterson, A., Sekercioglu, C. H., & Ehrlich, P. R. (2006). Human impacts on the rates of recent, present, and future bird extinctions. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(29), 10941-10946.
- Pimm, S. L., Russell, G. J., Gittleman, J. L., & Brooks, T. M. (1995). The future of biodiversity. *Science*, 269, 347-349.
- Plischoff, P., & Fuentes-Castillo, T. (2011). Modelación de la distribución de especies y ecosistemas en el tiempo y en el espacio: una revisión de las nuevas herramientas y enfoques disponibles. *Revista de Geografía Norte Grande*, 48, 61-79.
- Postiglioni, R., Aisenberg, A., Carlozzi, A., & Bidegaray-Batista, L. (2017). The dark side of ballooning: nocturnal aerial dispersal in wolf spiders from the South American coastline. *Arachnology*, 17(6), 312-316.
- Pounds, J. A., Bustamante, M. R., Coloma, L. A., Consuegra, J. A., Fogden, M. P. L., Foster, P. N., La Marca, E., Masters, K. L., Merino-Viteri, A., Puschendorf, R., Ron, S. R., Sánchez-

- Azofeifa, G. A., Still, C. J., & Young, B. E. (2006). Widespread amphibian extinctions from epidemic disease driven by global warming. *Nature*, 439(12), 161-167.
- Prieto-Torres, D. A., Cuervo, A. M., & Bonaccorso, E. (2018). On geographic barriers and Pleistocene glaciations: Tracing the diversification of the Russet-crowned Warbler (*Myiothlypis coronata*) along the Andes. *PLoS ONE*, 13(3), 1-15.
- Prugnolle, F., & De Meeus, T. (2002). Inferring sex-biased dispersal from population genetic tools: a review. *Heredity*, 88(3), 161-165.
- Pyke, C., Aneliman, S. J., & Midgley, G. (2005). Identifying priority areas for bioclimatic representation under climate change: a case study for Proteacea in the Cape Floristic Region, South Africa. *Biological Conservation*, 125, 1-9.
- Quantum GIS Development Team, 2020. (2020). *Quantum GIS geographic information system*. Open Source Geospatial Foundation Project.
- R Core Team, 2019. (2019). R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambaut, A., Drummond, A. J., Xie, D., Baele, G., & Suchard, M. A. (2018). Posterior summarization in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology*, 67(5), 901-904.
- Ramos-Onsins, S. E., & Rozas, J. (2002). Statistical properties of new neutrality tests against population growth. *Molecular Biology and Evolution*, 19(12), 2092-2100.
- Reed, D. H. (2005). Relationship between population size and fitness. *Conservation Biology*, 19(2), 563-568.
- Reed, D. H., Teoh, V. H., Stratton, G. E., & Hataway, R. A. (2009). Levels of gene flow among populations of a wolf spider in a recently fragmented habitat: current versus historical rates. *Conservation Genetics*, 12(1), 331-335.
- Reynolds, A. M., Bohan, D. A., & Bell, J. R. (2007). Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology Letters*, 3, 237-240.
- Richter, C. J. J. (1970). Aerial dispersal in relation to habitat in eight wolf spider species (*Pardosa*, Araneae, Lycosidae). *Oecologia*, 5, 200-214.
- Riggio, J., Baillie, J. E. M., Brumby, S., Ellis, E., Kennedy, C. M., Oakleaf, J. R., Tait, A., Tepe, T., Theobald, D. M., Venter, O., Watson, J. E. M., & Jacobson, A. P. (2020). Global human influence maps reveal clear opportunities in conserving Earth's remaining intact terrestrial ecosystems. *Global Change Biology*, 26, 4344-4356.
- Ripple, W. J., Newsome, T. M., Wolf, C., Dirzo, R., Everatt, K. T., Galetti, M., Hayward, M. W., Kerley, G. I. H., Levi, T., Lindsey, P. A., Macdonald, D. W., Malhi, Y., Painter, L. E., Sandom, C. J., Terborgh, J., & Van Valkenburgh, B. (2015). Collapse of the world's largest herbivores. *Science Advances*, 1(4).
- Ronce, O. (2007). How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38, 231-253.
- Root, T. L., Price, J. T., Hall, K. R., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., & Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421(6918), 57-60.

- Rossiter, S. J., Jones, G., Ransome, R. D., & Barratt, E. M. (2000). Genetic variation and population structure in the endangered greater horseshoe bat *Rhinolophus ferrumequinum*. *Molecular Ecology*, 9, 1131-1135.
- Rowe, G., & Beebee, T. J. C. (2008). *An introduction to molecular ecology* (Second Edition). Oxford University Press.
- Rozas, J., Ferrer-Mata, A., Sanchez-DelBarrio, J. C., Guirao-Rico, S., Librado, P., Ramos-Onsins, S. E., & Sanchez-Gracia, A. (2017). DnaSP 6: DNA sequence polymorphism analysis of large data sets. *Molecular Biology and Evolution*, 34(12), 3299-3302.
- Sala, O. E., Chapin, F. S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L. R., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287, 1770-1774.
- Santos, A. J., Alvares, E. S., & Brescovit, A. D. (2003). On the third valid species of the genus *Aglaoctenus* Tullgren (Araneae, Lycosidae). *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 89-92.
- Santos, A. J., & Brescovit, A. D. (2001). A revisión of the South American spider genus *Aglaoctenus* Tullgren, 1905 (Araneae, Lycosidae, Sosippinae). *Andrias*, 15, 75-90.
- Saura, S., Bastin, L., Battistella, L., Mandrici, A., & Dubois, G. (2017). Protected areas in the world's ecoregions: How well connected are they? *Ecological Indicators*, 76, 144-158.
- Schweizer, M., Seehausen, O., Güntert, M., & Hertwig, S. T. (2010). The evolutionary diversification of parrots supports a taxon pulse model with multiple trans-oceanic dispersal events and local radiations. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 54(3), 984-994.
- Sekercioglu, C. H., Schneider, S. H., Fay, J. P., & Loarie, S. R. (2008). Climate change, elevational range shifts, and bird extinctions. *Conservation Biology*, 22(1), 140-150.
- Sheridan, J. A., & Bickford, D. (2011). Shrinking body size as an ecological response to climate change. *Nature Climate Change*, 1(8), 401-406.
- Simmons, M. P., & Ochoterena, H. (2000). Gasps as characters in sequence-based phylogenetic analysis. *Systematic Biology*, 49(2), 369-381.
- Simonneau, M., Courtial, C., & Pétilon, J. (2016). Phenological and meteorological determinants of spider ballooning in an agricultural landscape. *Comptes Rendus Biologies*, 339(9-10), 408-416.
- Soberón, J. M. (2010). Niche and area of distribution modeling: a population ecology perspective. *Ecography*, 33(1), 159-167.
- Soberón, J. M., & Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2, 1-10.
- Sofaer, H. R., Jarnevich, C. S., Pearse, I. S., Smyth, R. L., Auer, S., Cook, G. L., Edwards, T. C., Guala, G. F., Howard, T. G., Morissette, J. T., & Hamilton, H. (2019). Development and delivery of species distribution models to inform decision-making. *BioScience*, 69(7), 544-557.
- Sordi, S. J. (1996). Ecologia de populações da aranha *Porrimosa lagotis* (Lycosidae) nas

- reservas Mata de Santa Genebra, Campinas (SP) e Serra do Japi, Juniaí (SP). Tesis de doctorado. Universidad Estadual de Campinas.
- Stefani, V., & Del-Claro, K. (2014). The effects of forest fragmentation on the population ecology and natural history of a funnel-web spider. *Journal of Natural History*, 49(3-4), 37-41.
- Stefani, V., Del-Claro, K., Silva, L. A., Guimaraes, B., & Tiza-Pedroso, E. (2011). Mating behaviour and maternal care in the tropical savanna funnel-web spider *Aglaoctenus lagotis* Holmberg (Araneae: Lycosidae). *Journal of Natural History*, 45(17-18), 1119-1129.
- Stephens, M., & Donnelly, P. (2003). A comparison of bayesian methods for haplotype reconstruction from population genotype data. *American Journal of Human Genetics*, 73(5), 1162-1169.
- Stephens, M., Smith, N. J., & Donnelly, P. (2001). A new statistical method for haplotype reconstruction from population data. *American Journal of Human Genetics*, 68(4), 978-989.
- Suter, R. B. (1999). An aerial lottery: the physics of ballooning in a chaotic atmosphere. *The Journal of Arachnology*, 27, 281-293.
- Swenson, N. G. (2008). The past and future influence of geographic information systems on hybrid zone, phylogeographic and speciation research. *Journal of Evolutionary Biology*, 21(2), 421-434.
- Tajima, F. (1989). Statistical method for testing the neutral mutation hypothesis by DNA polymorphism. *Genetics*, 123(3), 585-595.
- Taubmann, J., Theissinger, K., Feldheim, K. A., Laube, I., Graf, W., Haase, P., Johannesen, J., & Pauls, S. U. (2011). Modelling range shifts and assessing genetic diversity distribution of the montane aquatic mayfly *Ameletus inopinatus* in Europe under climate change scenarios. *Conservation Genetics*, 12(2), 503-515.
- Thomas, C. D. (2000). Dispersal and extinction in fragmented landscapes. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 139-145.
- Thomas, C. D., Franco, A. M. A., & Hill, J. K. (2006). Range retractions and extinction in the face of climate warming. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(8), 415-416.
- Thomas, C. D., & Lennon, J. J. (1999). Birds extend their ranges northwards. *Nature*, 399(6733), 213.
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, 371(6492), 65-66.
- Toews, D. P. L., & Brelsford, A. (2012). The biogeography of mitochondrial and nuclear discordance in animals. *Molecular Ecology*, 21(16), 3907-3930.
- Tolbert, W. W. (1977). Aerial dispersal behavior of two orb weaving spiders. *Psyche*, 84(4), 13-27.
- Toranza, C., & Maneyro, R. (2013). Potential effects of climate change on the distribution of an endangered species: *Melanophryniscus montevidensis* (Anura: Bufonidae). *Phyllomedusa*, 12(2), 97-106.
- Trakhtenbrot, A., Nathan, R., Perry, G., & Richardson, D. M. (2005). The importance of long-

- distance dispersal in biodiversity conservation. *Diversity and Distributions*, 11, 173-181.
- Travis, J. M. J. (2003). Climate change and habitat destruction: A deadly anthropogenic cocktail. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 270(1514), 467-473.
- Travis, J. M. J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Barton, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J. A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V. M., & Bullock, J. M. (2013). Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos*, 122(11), 1532-1540.
- Travis, J. M. J., & Dytham, C. (1999). Habitat persistence, habitat availability and the evolution of dispersal. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 266(1420), 723-728.
- Valenzuela-Aguayo, F., McCracken, G. R., Manosalva, A., Habit, E., & Ruzzante, D. E. (2020). Human-induced habitat fragmentation effects on connectivity, diversity, and population persistence of an endemic fish, *Percilia irwini*, in the Biobío River basin (Chile). *Evolutionary Applications*, 13(4), 794-807.
- Vilas, C., San Miguel, E., Amaro, R., & Garcia, C. (2006). Relative contribution of inbreeding depression and eroded adaptive diversity to extinction risk in small populations of shore champion. *Conservation Biology*, 20(1), 229-238.
- Vitousek, P. M. (1994). Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75(7), 1861-1876.
- Voigt, W., Perner, J., Davis, A. J., Eggers, T., Schumacher, J., Bährmann, R., Fabian, B., Heinrich, W., Kohler, G., Lichter, D., Marstaller, R., & Sander, F. W. (2003). Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology*, 84(9), 2444-2453.
- Vugts, H. F., & Van Wingerden, W. K. R. E. (1976). Meteorological aspects of aeronautic behaviour of spiders. *Oikos*, 27(3), 433-444.
- Walker, S. E., Rypstra, A. L., & Marshall, S. D. (2003). The relationship between offspring size and performance in the wolf spider *Hogna helluo* (Araneae: Lycosidae). *Evolutionary Ecology Research*, 5, 19-28.
- Warren, M. S., Hill, J. K., Thomas A. J., Asher, J., Fox, R., Huntley, B., Roy, D. B., Telfer, M. G., Jeffcoate, S., Harding, P., Jeffcoate, S., Willis S.G., Greatorex-Davies, J. N., Moss, D., & Thomas, C. D. (2001). Rapid responses of British butterflies forces of climate and habitat change. *Nature*, 414, 65-69.
- Weyman, G. S. (1993). A review of the possible causative factors and significance of ballooning in spiders. *Ethology Ecology and Evolution*, 5(3), 279-291.
- Weyman, G. S., Sunderland, K. D., & Jepson, P. C. (2002). A review of the evolution and mechanisms of ballooning by spiders inhabiting arable farmland. *Ethology Ecology and Evolution*, 14(4), 307-326.
- Wiens, J. J., & Graham, C. H. (2005). Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 36, 519-539.
- Wilson, R. J., Gutiérrez, D., Gutiérrez, J., Martínez, D., Agudo, R., & Monserrat, V. J. (2005). Changes to the elevational limits and extent of species ranges associated with climate

- change. *Ecology Letters*, 8, 1138-1146.
- World Spider Catalog. (2022). *World Spider Catalog*. Natural History Museum Bern. <https://wsc.nmbe.ch/>. Acceso 07/06/2022.
- Wright, C. K., & Wimberly, M. C. (2013). Recent land use change in the Western Corn Belt threatens grasslands and wetlands. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(10), 4134-4139.
- Yip, E. C., Rao, D., Smith, D. R., & Lubin, Y. (2019). Interacting maternal and spatial cues influence natal – dispersal out of social groups. *Oikos*, 128(12), 1793-1804.
- Yip, E. C., & Rayor, L. S. (2014). Maternal care and subsocial behaviour in spiders. *Biological Reviews*, 89(2), 427-449.
- Zaghloul, A., Saber, M., Gadow, S., & Awad, F. (2020). Biological indicators for pollution detection in terrestrial and aquatic ecosystems. *Bulletin of the National Research Centre*, 44(1), 1-11.
- Zschokke, S. (1996). Early stages of orb web construction in *Araneus diadematus* Clerck. *Revue Suisse de Zoologie*, 709-720.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer.

MATERIAL SUPLEMENTARIO

Tablas suplementarias

Tabla S1. Localidades muestreadas para estudios genéticos de *A. lagotis*. Abreviatura: código de cada localidad estudiada. Coordenadas: latitud y longitud de cada localidad. N: número de individuos muestreados por localidad. Haplotipos/alelos: códigos de haplotipos mitocondriales (*cox1*) y alelos nucleares (*tif5A*), entre paréntesis se indican los códigos de los individuos que presentaron el mismo haplotipo o alelo. Hd: diversidad haplotípica para el *cox1* y alélica para el *tif5A*. π : diversidad nucleotídica para el *cox1* y para el *tif5A*.

N°	Localidad	Abreviatura	Coordenadas		N	Alelos <i>tif5A</i> (353 pb)	Hd <i>tif5A</i>	π <i>tif5A</i>	Haplotipos <i>cox1</i> (1083pb)	Hd <i>cox1</i>	π <i>cox1</i>
			Latitud	Longitud							
1	Arroyo Los Chanchos, Artigas, Uruguay	1 Art	-30.591944	-56.625833	6	Hap 24 (NK4, 2:NK7, 2:NK68, 2:NK69) Hap 17 (2:NK8) Hap 15 (MG30) Hap 20 (MG30) Hap 37 (NK4)	0.64	0.0027	Hap 1 (MG30) Hap 11 (NK4, NK7, NK8) Hap 23 (NK69) Hap 27 (NK68)	0.80	0.0015
2	Arroyo Cuaró Chico, Artigas, Uruguay	2 Art	-30.710278	-56.711389	1	Hap 5 (NK14) Hap 26 (NK14)		0.0057	Hap 1 (NK14)		
3	Arroyo Catalán Grande, Artigas, Uruguay	3 Art	-30.841389	-56.236389	2	Hap 27 (MG28) Hap 39 (MG28) Hap 24 (MG29) Hap 17 (MG29)		0.0048	Hap 1 (MG29) Hap 11 (MG28)		0.0009
4	Subida de Pena, Rivera, Uruguay	4 Riv	-31.140278	-55.920278	10	Hap 3 (NK98) Hap 4 (NK97) Hap 11 (NK98) Hap 24 (NK1, 2:NK28) Hap 17 (NK6, 2:NK32) Hap 9 (NK97) Hap 10 (NK16) Hap 20 (NK16)	0.93	0.0065	Hap 1 (NK1, NK12, NK28, NK35, NK98) Hap 6 (NK29) Hap 11 (NK6, NK16, NK32, NK97)	0.64	0.0009

						Hap 27 (NK12, NK29, NK35) Hap 37 (NK12, NK35) Hap 45 (NK29) Hap 49 (NK1, NK6)					
5	Araújo (Ruta 26, Km 49), Paysandú, Uruguay	5 Pay	-32.059139	-57.714750	3	Hap 24 (NK54, NK55) Hap 27 (NK52) Hap 36 (NK55) Hap 40 (NK54) Hap 42 (NK52)	0.93	0.0089	Hap 1 (NK54) Hap 4 (NK52, NK55)	0.67	0.0229
6	Tomás Paz, Paysandú, Uruguay	6 Pay	-31.729361	-57.743750	1	Hap 14 (NK53) Hap 19 (NK53)		0.0114	Hap 11 (NK53)		
7	Soto (Ruta 26 Km 70), Paysandú, Uruguay	7 Pay	-32.043139	-57.606139	1	Hap 24 (NK39) Hap 27 (NK39)		0.0057	Hap 1 (NK39)		
8	Valle Edén, Tacuarembó, Uruguay	8 Tac	-31.824944	-56.170278	6	Hap 17 (NK30, NK50) Hap 24 (NK51) Hap 26 (NK37) Hap 30 (NK30) Hap 33 (NK51) Hap 37 (NK50) Hap 38 (NK37) Hap 42 (NK34) Hap 44 (NK34)	0.98	0.0069	Hap 1 (NK31) Hap 2 (NK30) Hap 3 (NK34) Hap 11 (NK37, NK50) Hap 22 (NK51)	0.93	0.0014
9	Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres, Uruguay	9 TYT	-32.919167	-54.456389	5	Hap 17 (NK10) Hap 24 (NK9) Hap 27 (NK10, NK74) Hap 35 (NK9) Hap 41 (NK15) Hap 42 (NK15) Hap 44 (NK13) Hap 47 (NK74) Hap 51 (NK13)	0.96	0.0085	Hap 1 (NK9) Hap 13 (NK10) Hap 14 (NK13, NK15) Hap 30 (NK74)	0.90	0.0213

10	Caraballo (Ruta 20 Km26.5), Río Negro, Uruguay	10 RN	-32.929167	-57.562778	6	Hap 17 (NK17) Hap 20 (MG19) Hap 27 (NK18) Hap 37 (MG21) Hap 46 (NK17, MG21) Hap 47 (NK18) Hap 52 (NK77, MG19) Hap 53 (NK77)	0.93	0.0068	Hap 1 (NK17, MG19, MG21) Hap 11 (MG20) Hap 16 (NK18) Hap 31 (NK77)	0.80	0.0012
11	Egaña (Ruta 2 Km 228), Soriano, Uruguay	11 Sor	-33.606541	-57.683740	1				Hap 15 (MG115-SPDAR303-13)		
12	Villa Serrana, Lavalleja, Uruguay	12 Lav	-34.325139	-54.999639	9	Hap 6 (MG10) Hap 16 (MG10) Hap 17 (NK70) Hap 24 (NK71, MG1, MG9) Hap 27 (NK70, NK71, MG1) Hap 39 (MG9)	0.87	0.0054	Hap 1 (NK24, NK70) Hap 5 (MG1) Hap 7 (MG9) Hap 8 (MG10) Hap 11 (NK26) Hap 17 (NK27) Hap 18 (NK25) Hap 26 (NK71)	0.97	0.0021
13	Cerro del Toro, Maldonado, Uruguay	13 Mal	-34.862848	-55.263977	5	Hap 2 (NK33) Hap 13 (NK38) Hap 17 (NK33, NK80, 2:NK81) Hap 22 (NK80) Hap 23 (NK38) Hap 24 (NK79) Hap 50 (NK79)	0.84	0.0048	Hap 1 (NK38, NK80, NK81) Hap 20 (NK33) Hap 28 (NK79)	0.70	0.0007
14	Lomas de Araminda, Canelones, Uruguay	14 Can	-34.767361	-55.553640	7	Hap 5 (MG15) Hap 17 (NK36, NK75, MG14) Hap 24 (MG15) Hap 27 (MG14) Hap 31 (NK75) Hap 39 (NK36)	0.89	0.0041	Hap 1 (MG5, MG15, NK75) Hap 6 (MG3) Hap 9 (MG14) Hap 19 (NK36) Hap 20 (NK76)	0.86	0.0013

15	Marindia, Canelones, Uruguay	15 Can	-34.778742	-55.821351	1	Hap 27 (NK73) Hap 38 (NK73)	0.0029	Hap 1 (NK73)		
16	Parque Lecocq, Montevideo, Uruguay	16 Mont	-34.795000	-56.332778	7	Hap 8 (NK5, NK78, 2:MG18) Hap 24 (NK78, MG16, MG17) Hap 27 (NK5, NK18, MG16, MG17)	0.47 0.0027	Hap 1 (MG16, MG17) Hap 6 (NK3) Hap 10 (NK72, NK78, MG18) Hap 12 (NK5)	0.81	0.0064
17	Nueva Helvecia, Colonia, Uruguay	17 Col	-34.254750	-57.278444	10	Hap 17 (NK67, NK90, NK91, NK93, NK94, NK95) Hap 18 (NK65) Hap 20 (NK64) Hap 21 (NK91) Hap 22 (NK65, NK95) Hap 24 (NK64) Hap 27 (NK67, NK93, NK94) Hap 36 (NK90) Hap 42 (NK102) Hap 43 (NK102)	0.82 0.0044	Hap 1 (NK90, NK102) Hap 11 (NK64, NK65, NK92, NK93, NK94, NK95) Hap 19 (NK91) Hap 21 (NK67)	0.64	0.0009
18	Alfárez, Rocha, Uruguay	18 Roc	-33.871944	-54.318861	10	Hap 1 (NK57) Hap 7 (NK56) Hap 17 (NK56, NK82, NK84, NK99) Hap 20 (NK99) Hap 24 (2:NK58, 2:NK59, NK84, NK101) Hap 27 (NK57) Hap 28 (NK82, NK101) Hap 36 (NK83) Hap 42 (NK83)	0.83 0.0048	Hap 1 (NK58, NK82, NK83, NK84, NK101) Hap 29 (NK57) Hap 30 (NK59) Hap 32 (NK56, NK99, NK100)	0.71	0.0010
19	Florida (Ruta 56 Km 5), Florida, Uruguay	19 Flo	-34.096139	-56.137889	10	Hap 17 (NK60, NK85, NK86, NK88, NK89, NK96)	0.88 0.0048	Hap 1 (NK60, NK62, NK63, NK85, NK86, NK96) Hap 11 (NK61)	0.64	0.0086

						Hap 24 (NK60, NK62, NK87) Hap 27 (2:NK61) Hap 29 (NK85, NK86, NK88) Hap 32 (NK89) Hap 34 (2:NK63) Hap 39 (NK62) Hap 42 (NK96) Hap 48 (NK87)	Hap 24 (NK88, NK89) Hap 25 (NK87)
20	Paso del Centuri3n, Cerro Largo, Uruguay	20 CL	-32.142398	-53.730676	1	Hap 12 (NK19) Hap 25 (NK19)	0.0057

Tabla S2. Registros georreferenciados con las localidades correspondientes utilizadas en la construcción de los modelos de distribución potencial de la Forma I de *A. lagotis*.

Localidades	Coordenadas	
	Latitud	Longitud
1- Arroyo Los Chanchos, Artigas, Uruguay	-30.591944	-56.625833
	-30,591942	-56,625840
	-30.710278	-56.711389
	-30.591940	-56.625830
	-30.591950	-56.625842
	-30.591933	-56.625833
	-30.591947	-56.625831
	-30.591952	-56.625840
2- Arroyo Catalán Grande, Artigas, Uruguay	-30.841389	-56.236389
	-30.612427	-56.326475
3- Arroyo Cuaró Chico, Artigas, Uruguay	-30.710278	-56.711389
4- Subida de Pena, Rivera, Uruguay	-31.140278	-55.920278
	-31.140287	-55.920259
5- Valle del Lunarejo, Rivera, Uruguay	-31.233889	-55.884167
	-31.166389	-56.008889
6- Amarillo, Rivera, Uruguay	-31.593752	-55.105588
7- Paso Parque Río Daymán, Paysandú, Uruguay	-31.475160	-57.294500
8- Arroyo Itapebí, Salto, Uruguay	-31.330556	-57.561111
9- Paso del Centurión, Cerro Largo, Uruguay	-32.142398	-53.730676
10- Ruta 20 km26.500, Río Negro, Uruguay	-32.929167	-57.562778
11- Fray Bentos, Río Negro, Uruguay	-33.119932	-58.291289
	-33.119807	-58.291152

12- Quebrada de los Cuervos, Treinta y Tres, Uruguay	-32.891389	-54.445000
	-32.919167	-54.456389
	-32.940278	-54.450833
13- Villa Serrana, Lavalleja, Uruguay	-34.327500	-54.995889
	-34.327944	-54.996917
	-34.325139	-54.999639
	-34.327500	-54.996167
	-34.327917	-54.996556
	-34.328444	-54.991861
	-34.327806	-54.995556
	-34.315056	-54.989389
	-34.324833	-55.000333
	-34.327833	-54.996000
	-34.327361	-54.995639
	-34.325667	-55.000806
	-34.327778	-54.996111
14- Arequita, Lavalleja, Uruguay	-34.287778	-55.268889
15- Próximo a Solís de Mataojo, Lavalleja, Uruguay	-34.516838	-55.332634
16- Solís de Mataojo, Lavalleja, Uruguay	-34.599921	-55.383412
17- Playa Verde, Maldonado, Uruguay	-34.821111	-55.315833
18- Sierra de las Ánimas, Maldonado, Uruguay	-34.702222	-55.301667
19- Piriápolis, Maldonado, Uruguay	-34.814028	-55.279963
	-34.862848	-55.263977
20- Bodega Garzón, Maldonado, Uruguay	-34.603501	-54.630292
21- Piedras de Afilar, Canelones, Uruguay	-34.728889	-55.512778
21- Lomas de Araminda, Canelones, Uruguay	-34.767356	-55.522381

	-34.767361	-55.553640
	-34.729109	-55.512884
	-34.761431	-55.553411
	-34.764705	-55.554220
	-34.767019	-55.553684
	-34.766598	-55.553825
	-34.768444	-55.553084
	-34.767701	-55.553034
	-34.770317	-55.553066
	-34.770374	-55.552707
	-34.767263	-55.552714
	-34.767389	-55.552002
	-34.767530	-55.551920
	-34.763963	-55.553353
22- Marindia, Canelones, Uruguay	-34.778742	-55.821351
23- San Jacinto, Canelones, Uruguay	-34.513488	-55.906032
	-34.510492	-55.902073
	-34.515518	-55.956463
24- Santa Lucía, Canelones, Uruguay	-34.474133	-56.327837
25- Parque Lecocq, Montevideo, Uruguay	-34.795000	-56.332778
	-34.795000	-56.332500
	-34.790200	-56.32680
	-34.791380	-56.327363
	-34.789763	-56.195750
26- Valle Edén, Tacuarembó, Uruguay	-31.828222	-56.170278
	-31.827444	-56.173528
	-31.824944	-56.173667
	-31.829139	-56.171000
	-31.827500	-56.171806
	-31.827083	-56.173889
27- Balneario Iporá, Tacuarembó, Uruguay	-31.638129	-56.038982

28- Ruta 26 a Tacuarembó, Paysandú, Uruguay	-32.043139	-57.606139
29- Ruta 26 km49, Paysandú, Uruguay	-32.059139	-57.714750
	-32.059833	-57.715501
30- Camino a Meseta de Artigas, Paysandú, Uruguay	-31.729361	-57.743750
	-32.059889	-57.715611
31- Ruta 2 km255, Soriano, Uruguay	-33.606541	-57.683740
32- Paso del Centurión, Cerro Largo, Uruguay	-32.142398	-53.730676
33- Nueva Helvecia, Colonia, Uruguay	-34.352000	-57.192500
	-34.254750	-57.278444
34- Florida, Florida, Uruguay	-34.096139	-56.137889
35- Sarandí Grande, Florida, Uruguay	-33.714361	-56.294611
36- Alférez, Rocha, Uruguay	-33.871944	-54.318861
	-33.831333	-54.319750
	-33.847667	-54.328000

Presentaciones de los resultados en congresos

2021: Kacevas, N., Bidegaray-Batista, L., Gobel, N., González, M. Que te lleve el viento: dispersión aérea de la forma sur de la araña lobo de tela *Aglaoctenus lagotis* (HOLMBERG, 1876). VI Congreso Uruguayo de Zoología (VICUZ), Uruguay (Virtual). Presentación de póster.

2021: Kacevas, N., González, M., Bidegaray-Batista, L. ¿Juntos pero no revueltos?: estructura genética de una araña lobo de tela prioritaria para la conservación en Uruguay. XVIII Congreso Latinoamericano de Genética ALAG 2021. Del 5 al 8 de octubre, Chile. Virtual. Presentación de poster.

2020: Kacevas, N., González, M., Nori, J., Bidegaray-Batista, L. Diversidad genética y distribución de *Aglaoctenus lagotis*: una araña lobo de tela prioritaria para la conservación en Uruguay. VI Congreso Latinoamericano de Aracnología. Buenos Aires, Argentina (Virtual). Presentación de póster.

2020: Kacevas, N., Bidegaray-Batista, L., González, M. Aerial dispersion in web wolf spiders: is the South American *Aglaoctneus lagotis* capable of flying? Animal Behaviour Live, Anual Online Conference 2020. Presentación de póster.

Publicaciones

González, M., Kacevas, N., Nori, J., Piacentini, L. N., Bidegaray-Batista, L. (En revisión). Not the same: phylogenetic relationships and ecological niche comparisons between two different forms of *Aglaoctenus lagotis* from Argentina and Uruguay. Organisms, Diversity and Evolution.

González, M., Carbonell, A., Silvera, M., Rodriguez, J., Kacevas, N., Toscano-Gadea, C. A. (2022). ¿Está bueno cambiar?: captura de presas de dos arañas lobo con diferentes hábitos de vida. Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay.

Pintos, P., Toscano-Gadea, C.A., González, M., Postiglioni, R., Gonnet, V., Kacevas, N., Cavassa, D. & Aisenberg, A. (2021). “De tal palo, tales astillitas”: progenie de arañas lobo del Uruguay (Araneae: Lycosidae). Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay. Revista nacional arbitrada.

Otras actividades realizadas en el marco de la maestría

2021 – 2019: Beca de Maestría de la Agencia Nacional de Investigación e Innovación. Código de beca POS_NAC_2018_1_151155.

2020: Financiación obtenida por el fondo para estudiantes Oscar and Jan Francke Student Research Fund, de la International Society of Arachnology. Proyecto titulado: Dispersion, distribution and genetic structure in *Aglaoctenus lagotis*: a priority funnel-web wolf spider for conservation in Uruguay. Responsable: Nadia Kacevas. Participantes: Macarena González, Leticia Bidegaray-Batista. 12 meses. Monto: 700 Euros.

2019: Pasantía financiada por PEDECIBA al Centro de Zoología Aplicada de la Universidad Nacional de Córdoba, Argentina, dirigida por el investigador del CONICET, Dr. Javier Nori. Capacitación en trabajo en SIG y modelado de nicho ecológico y distribución potencial de las especies. Duración 120 horas.