



Universidad de la República

Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas, Biología

(PEDECIBA, Biología)

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, Opción Zoología.

**“VERSATILIDAD PREDADORA DE LAS ARAÑAS LOBO (ARANEAE,
LYCOSIDAE) Y SU EFECTO SOBRE INSECTOS DE IMPORTANCIA
ECONÓMICA EN SOJA”.**

Lic. Mariángeles Lacava

Orientadora: Dra. Carmen Viera

Montevideo Uruguay, 2014.



A mis padres, por brindarme todo su apoyo incondicional.

A Monono, por haber sido un particular y gran abuelo.

A mis hermanos y numerosos primos, por darme todas sus buenas energías.

A mi compañero por todo su apoyo incondicional.



Índice

Agradecimientos.....	4
Resúmenes de congresos.....	5
Introducción general.....	7
Capítulo 1.....	11
Introducción.....	12
Materiales y métodos.....	16
Resultados	21
Discusión.....	29
Capítulo 2.....	32
Introducción.....	33
Materiales y métodos.....	37
Resultados	41
Discusión.....	47
Capítulo 3.....	50
Introducción.....	51
Materiales y métodos.....	56
Resultados	59
Discusión.....	67
Discusión general y conclusiones.....	70
Conclusiones generales.....	73
Bibliografía.....	75



Agradecimientos

A mi Orientadora, Carmen Viera, por brindarme todo su apoyo y constante confianza durante la realización de mi tesis.

A los evaluadores Marco Antonio Benamú, Enrique Morelli y Fernando Costa por realizarles grandes aportes al trabajo.

A Marcelo Otatti, Ramiro Tambasco, Martin Santana y Luis Fernando García, por su ayuda durante la realización de la tesis.

A todo el grupo de Ecología del Comportamiento, por sus contribuciones a la tesis.

A David Wise y Robin Mores, por permitirme realizar parte de mi tesis con ellos, sus aportes y a mi formación en herramientas moleculares.

A Fernando Casanoves y Stano Pekar por su ayuda en la estadística.

A Miguel Simó, Alvaro Laborda, Fernando Costa y Luis Piacentini, por la determinación de las especies de arañas

A los productores que me permitieron utilizar sus campos para el trabajo, Edgardo Roland y Esteban Arosteguy.

A la Agencia Nacional de Innovación e Investigación (ANII), a la Comisión Sectorial de Investigación Científica (CSIC) y al Programa de Desarrollo de Ciencias Básicas (PEDECIBA), por su apoyo financiero.



Resúmenes de congresos

Lacava M., García L.F., Santana M., Castiglioni E., Benamú M. & Viera, C. 2014.

"Effect of the glyphosate on the functional response of two Uruguayan wolf spider species (Araneae, Lycosidae)". 28th European Congress of Aracnology, Torino Italia

Lacava M; García L.F.; Tambasco, R; Santana M.; Carmen Viera. 2013.

Comportamiento predator de dos especies de arañas lobo (Araneae:Lycosidae) sobre insectos de importancia económica en soja ,2013. IV Jornadas de Comportamiento Animal, Montevideo.

Lacava M; García L.F.; Tambasco, R; Viera C. 2013 Respuesta funcional de dos especies de arañas lobo (Araneae:Lycosidae) sobre insectos de importancia económica en soja , 2013. IV Jornadas de Comportamiento Animal, Montevideo.

Carmen Viera; Lacava M; García L.F. 2013. Versatilidad predatora y su influencia en el manejo integrado de plagas en arañas lobo (Araneae:Lycosidae) asociados a cultivos de soja en Uruguay. Bienal de la Real Sociedad Española de Historia Natural, Madrid.



Resumen

Las arañas lobo son uno de los grupos de predadores más abundantes en cultivos de soja, lo que las convierte en candidatos adecuados para ser empleados en programas de manejo integrado de plagas (MIP). Sin embargo, un posible MIP con especies de arañas de América del Sur ha sido pobremente explorado. En el presente trabajo se estudió la versatilidad predatora y el potencial controlador de dos arañas lobo presentes en cultivos de soja en Uruguay, sobre algunos insectos de importancia económica desde una perspectiva comportamental y ecológica. Se evaluó el comportamiento de captura y la tasa de aceptación de *Lycosa poliostrata* (C. L. Koch, 1847) y *Hogna bivittata* (Mello-Leitão, 1939) frente a grillos de la familia Gryllidae, larvas de lepidópteros, y hormigas del género *Acromyrmex*. También se evaluó el potencial controlador utilizando la respuesta funcional frente a los mismos tipos de presa y los efectos del glifosato, un herbicida utilizado frecuentemente en el cultivo de soja, sobre la capacidad predatora de las arañas. Por último, se estudió la dieta de la comunidad de las arañas lobo durante las diferentes etapas fenológicas del cultivo de soja. Los resultados muestran que las arañas lobo son capaces de consumir presas de importancia económica, tanto a nivel experimental (en el laboratorio) como directamente en los cultivos. Se demostró además que el glifosato afecta negativamente el consumo de presas por parte de las arañas lobo. Este aspecto indicaría que este grupo animal puede ser utilizado como controlador biológico, pero deben plantearse estrategias de manejo que consideren la acción negativa del glifosato sobre los enemigos naturales del cultivo de soja.



INTRODUCCIÓN GENERAL



En Uruguay la exportación de granos es una de la fuente de ingresos económicos más importante del país. Por ello, en los últimos años, los cultivos, fundamentalmente de soja (*Glycine max*) han venido en expansión, presentando una superficie sembrada para la zafra 2012-2013 de 1.050.000 hectáreas, con un rendimiento de 2635 kilos por hectárea, aumentado la producción a 2765 millones de toneladas (Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, 2013). La gran expansión del cultivo ha sido acompañada por pérdidas económicas causadas por insectos plaga, que atacan a la planta desde la siembra hasta etapas previas a la cosecha. Dentro de estas plagas, se encuentran las hormigas del género *Acromyrmex*, grillos de la familia Gryllidae, varias especies de lepidópteros en su estado larval, entre otros (Hölldobler & Wilson, 1990; Ribeiro et al., 2008; Bentancurt & Scatoni, 2010).

Este crecimiento del cultivo de soja, junto al aumento de las plagas a nivel nacional, ha producido pérdidas económicas regionales y además el uso indiscriminado de plaguicidas ha provocado un deterioro generalizado del medio ambiente (Oyhantçabal & Narbono, 2008). El uso de agroquímicos es una de las prácticas más utilizadas para combatir todo tipo de plagas en los cultivos (Delalibera & Hajek, 2004). Sin embargo, su uso extenso y prolongado ha demostrado ser una estrategia poco amigable con el medio ambiente, pues genera desequilibrios ecológicos como la contaminación de cuerpos de agua (Tsui & Chu, 2003). Además de producir efectos nocivos en los seres humanos, como alergias, trastornos respiratorios y diferentes tipos de cáncer, entre otras enfermedades (Leiss & Savitz, 1995; Colborn et al., 1993; Garry et al., 2004). Por ello, se vienen utilizando métodos que permitan controlar de manera efectiva las plagas de los diferentes cultivos, reduciendo el uso de los agroquímicos (De Bach, 1991; Jonsson et al. 2008).

El control biológico conservador tiene como objetivo mejorar el uso de enemigos naturales autóctonos, para controlar las poblaciones de plagas en los cultivos (De Bach, 1991), reduciendo por ende los costos de producción. Algunos estudios



sugieren que el uso de los enemigos naturales nativos puede ser un enfoque eficaz para el control de poblaciones de plagas, reduciendo significativamente el uso de pesticidas (Strong & Pemberton, 2000). Sin embargo, este tipo de control (biológico-conservador) requiere de estudios previos para conocer la abundancia y ecología de los enemigos naturales y así poder realizar un Manejo Integrado de Plagas (MIP) exitoso (Jonsson et al., 2008; Driesche & Bellows, 2011). A pesar de los beneficios evidentes, el uso de esta estrategia no se utiliza en la mayoría de los países de América del Sur y Uruguay no es una excepción (Altieri, 1999). Si bien los productores y técnicos conocen las plagas más frecuentes, por lo general poca importancia se le da a los predadores-controladores potenciales de cada región.

Los predadores generalistas son considerados como uno de los grupos más importantes en el control biológico conservativo (Niffeler & Benz, 1987; Benamú & Viera, 2011). Uno de los rasgos relevantes de los predadores eurípagos es que pueden mantenerse en el ecosistema aunque las poblaciones de insectos plagas disminuya o esté completamente ausente, debido precisamente a la amplia gama de presas que consumen (Symondson et al., 2002). Las arañas son consideradas como uno de los grupos más importantes de predadores generalistas, presentes en la mayoría de los sistemas agrícolas (Turnbull, 1973; Foelix, 2010). Algunas características como su alta abundancia y comportamiento predador obligado las hace un grupo prometedor para el control de plagas (Marc & Canard, 1997; Bradwell & Averill, 1997; Amalin et al., 2001). Sin embargo, otros autores sugieren que los hábitos generalistas de las arañas pueden interferir con el control de plagas de otros enemigos naturales, como los parasitoides, debido a que pueden incluirlos como parte de su dieta (Wong & Frank, 2012). Existen evidencias experimentales que demuestran que las arañas tienen un valor potencial considerable desde el punto de vista del control biológico (Greenstone, 1999; Sunderland, 1999; Riechert & Lockley, 1984; Riechert & Lawrence, 1997; Maloney et al., 2003), contribuyendo, en algunos casos, a aumentar la producción del



cultivo (Vichitbandha & Wise, 2002). Marc & Canard (1997) sugieren que la comunidad de arañas presentes en un cultivo de manzana puede minimizar algunos insectos plaga. Según estos autores, las arañas poseen una gran diversidad en estrategias de captura que les facilita el acceso a presas con diferentes hábitos y actividades circadianas, que les permiten disminuir fuertemente las poblaciones de insectos. La importancia de las arañas como agentes de control biológico se ha demostrado en otros cultivos, como algodón (Zhao, 1993) y arroz (Nyffeler & Benz, 1988).

Las arañas de la familia Lycosidae o “arañas lobo”, son el grupo más representativo en los cultivos, siendo catalogado por algunos autores como superabundantes en este tipo de ambientes (Schmidt et al., 2005). Poseen, además, una gran tolerancia a las diferentes actividades humanas practicadas sobre los cultivos (Samu & Szinetár, 2002). Son cazadores terrestres eurípagos (Cardoso et al., 2011) y su dieta estaría determinada fundamentalmente por la abundancia de especies que se encuentren en su hábitat, en este caso en los suelos y en estratos bajos del cultivo de soja. Se ha demostrado que las arañas de esta familia, pueden ejercer un control significativo sobre esternorrincos y dípteros plaga en arroz (Oraze & Grigarick, 1989) y dípteros, colémbolos y pulgones en campos de trigo (Nyffeler & Benz, 1988). Aunque varios trabajos se han enfocado en determinar cuál es el efecto las arañas lobo sobre las poblaciones de insectos en los cultivos, como por ejemplo la composición de la dieta (Edgar, 2009), el comportamiento de forrajeo (Walker et al., 1999) y las interacciones predador-presa (Birkhofer et al., 2008; Wise, 1993; Hardman & Turnbull, 1974), la mayoría de estos estudios se han centrado en especies europeas y norteamericanas (Nyffeler & Sunderland, 2003). La mayoría de ellos han demostrado que varias especies de arañas lobo son agentes potencialmente útiles para los programas conservadores de control biológico. Sin embargo otros aspectos relacionados al comportamiento predador han sido pobremente estudiados.



Los organismos con diferentes estrategias de captura, aquellos que pueden variar su comportamiento predador frente a diferentes comportamientos y estructuras antipredadoras de las presas, son particularmente aptos para sobrevivir con escasez de variedad de alimentos (Wise, 1993). Es indispensable analizar el comportamiento de captura cuando se desea evaluar la versatilidad predatora de un predador. Otro aspecto útil para predecir la eficiencia de un predador frente a una presa, como potencial controlador, es mediante el análisis de la respuesta funcional (Oaten & Murdoch, 1975; Řezáč et al., 2010) que consiste en la habilidad de un predador de aumentar el consumo de presas, a medida que la densidad de las mismas aumenta. Sin embargo estos parámetros han sido escasamente evaluados en arañas lobo, y sobre todo con especies de América del Sur. Por otro lado, tampoco se ha estudiado la dieta de este grupo de arañas abundantes en los cultivos, desconociéndose ampliamente el potencial controlador que tienen estas arañas como agentes para utilizarse en un MIP de cultivos de soja. Probablemente estas arañas consideradas como generalistas (Rovner, 1980) pueden consumir una amplia variedad de presas, incluyendo insectos de importancia económica.

Debido a que el potencial controlador de las arañas lobo sobre plagas abarca aspectos tanto comportamentales como ecológicos, el objetivo de nuestro estudio es evaluar la versatilidad predatora de dos arañas lobo abundantes en cultivos de soja (*Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata*). Esta evaluación se hará mediante tres capítulos de la tesis, en el capítulo 1 se estudiará el análisis del comportamiento de captura de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata*. En el capítulo 2 se evaluará la respuesta funcional de ambas especies, En el capítulo 3 se analizará la composición de la dieta de estas y otras especies de arañas lobo en campos de cultivos de soja.



Capítulo 1

Comportamiento de captura de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* sobre insectos de importancia económica



Introducción

El cultivo de soja en Uruguay sufre pérdidas económicas causadas por insectos plaga, que atacan a la planta en casi todas las etapas del cultivo. Dentro de estas plagas se encuentran las hormigas del género *Acromyrmex*, conocidas comúnmente como hormigas cortadoras de hojas, que se alimentan de las semillas durante la siembra del cultivo (observación a campo de la autora) y cuando la planta comienza a desarrollarse, utilizan material vegetal para producir su alimento (Hölldobler & Wilson, 1990; Ribeiro et al., 2008; Bentancurt & Scatoni, 2010). Durante estas mismas etapas los grillos de la familia Gryllidae, debido a su característica omnívora, constituyen plagas esporádicas pudiendo causar daños en el cultivo (Ribeiro et al., 2008). En las etapas desde plántula hasta el llenado o maduración del grano, los lepidópteros en los estadios larvales se alimentan de las hojas y brotes de la planta, produciendo uno de los daños económicos más importantes en el cultivo (Ribeiro et al., 2008; Bentancurt & Scatoni, 2010).

Una de las alternativas para controlar las plagas es mediante el uso de enemigos naturales en el MIP. Este manejo implica que se tenga un amplio conocimiento del comportamiento predador de las especies que serán utilizadas (Vandemeer et al., 2010). Aspectos como las preferencias alimentarias y la eficiencia de captura de presas, son particularmente relevantes pues permiten determinar si las especies seleccionadas son capaces de consumir las plagas de interés (Dieng et al., 2003). Algunos estudios relevantes se han evaluado el comportamiento predador de ácaros predadores sobre otros ácaros plaga (*Neoseiulus cucumeris* y *Amblyseius swirskii*) o sobre tisanópteros (*Scirtothrips dorsalis*, Thysanoptera) (Arthurs et al., 2009). Los resultados obtenidos a partir de este estudio permitieron posteriormente incorporar varias de estas especies de ácaros en programas de control biológico de plagas.



Las arañas son consideradas como uno de los grupos predadores de mayor importancia en varios cultivos (Bardwell & Averill, 1997; Balfour & Rypstra, 1998; Pekár & Kocourek, 2004; Armendano & Gonzalez, 2010). Son carnívoros obligados durante todo su desarrollo (Foelix, 2010), y son uno de los grupos dominantes de predadores en los cultivos (Nyffeler & Sunderland, 2003; Sudhikumar et al., 2005; Armendano & González, 2010). Como consecuencia de sus hábitos eurípagos presentan una gran versatilidad predadora (Uetz et al., 1999; Cardoso et al., 2011) facilitándoles el acceso a una gran variedad de plagas. Pese a estas características, los estudios relacionados con el aspecto de la versatilidad predadora en arañas son escasos. Sin embargo, otros tipos de aproximaciones son más frecuentes, como evaluaciones del potencial controlador en condiciones naturales, mediante evidencia indirecta (Young & Edwards, 1990). Adicionalmente, la mayoría de los estudios acerca del comportamiento predador de arañas potencialmente útiles en el control de plagas, se ha realizado en especies europeas (Nyffeler & Sunderland, 2003), por lo que la biología y posible uso de las especies sudamericanas para el control de plagas, son poco conocidos.

Las arañas lobo (Familia Lycosidae), son uno de los grupos dominantes en una amplia variedad de cultivos (Nyffeler & Bentz, 1988; Holland et al., 1999; Armendano & González, 2010), presentando un notable potencial controlador sobre distintas especies de plaga. Esto ha sido demostrado mediante estudios en donde las arañas lobo presentan altas tasas de consumo sobre insectos de importancia económica como dípteros y pulgones (Nyffeler & Bentz, 1988, Řezáč et al., 2010). Estos estudios se han realizado principalmente en especies europeas y norteamericanas (Vichitbandha & Wise, 2002), desconociéndose el potencial controlador sobre las distintas plaga en cultivos de nuestra región. Este aspecto es particularmente importante si se tiene en cuenta que para la implementación de enemigos naturales en



control biológico conservativo, es necesario conocer los hábitos de estos enemigos naturales (Altieri, 1999), que varían totalmente de un continente a otro.

Las especies *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* (Fig. 1) se encuentran comúnmente asociadas a cultivos de soja en el Uruguay (primeras observaciones en esta tesis) y forman parte importante del complejo de predadores de este agroecosistema. Por ello, en el presente estudio se analizará el comportamiento predador de estas arañas frente a algunos insectos plaga del cultivo. Los resultados obtenidos permitirán determinar si las especies seleccionadas pueden ser propuestas, como potenciales controladores de algunas de las plagas que atacan el cultivo de soja en Uruguay. Debido a que se tratan de dos especies de arañas generalistas, como hipótesis se espera que ambas arañas acepten todos los tipos de presa y que su comportamiento de captura varíe según el tipo de presa que consumen.



Figura 1: Hembras adultas de A) *Hogna bivittata* y B) *Lycosa poliostrata*.



Objetivo general.

Comparar el comportamiento predador de *Hogna bivittata* y *Lycosa poliostrata*, frente a tres tipos de presa presentes en el cultivo de soja.

Objetivos específicos.

- 1) Caracterizar el comportamiento predador de *Hogna bivittata* y *Lycosa poliostrata* sobre distintos tipos de presa.
- 2) Determinar la tasa de aceptación de *Hogna bivittata* y *Lycosa poliostrata* frente a grillos, hormigas y larvas de lepidópteros.
- 3) Determinar los tiempos de inmovilización de ambas especies frente a estas tres presas.



Materiales y métodos

Recolección y mantenimiento de ejemplares

Para evitar la posible exposición a agroquímicos las arañas fueron recolectadas en campos no cultivados del Departamento de San José, Uruguay (34°19'08.8" S, 56°43'13.5" O, 34°18'53.3" S 56°43'59.3" O). Se recolectaron 50 hembras subadultas y 30 hembras adultas de *Hogna bivittata*, 62 hembras subadultas y 18 hembras adultas de *Lycosa poliostrata*. Una vez colectadas fueron trasladadas al Bioterio del Laboratorio de Ecología del Comportamiento (IIBCE), en donde se las mantuvo a una temperatura de 25±5 °C, con una humedad de 70±10% y un fotoperíodo natural de 12 horas luz y 12 horas oscuridad, aproximadamente.

Cada individuo fue colocado en cajas de Petri de 11 cm de diámetro y 2 cm de alto, con un algodón humedecido. Todos los individuos fueron mantenidos en condiciones de laboratorio tres semanas antes de realizar las experiencias. Durante ese período, se les suministró una dieta polífaga a base de insectos criados en laboratorio, larvas del coleóptero *Tenebrio molitor*, y cucarachas *Blattella germanica* y *Blattella germanica*, para evitar posible es contaminaciones con agroquímicos.

Experiencias de comportamiento predator.

Para analizar el comportamiento predator se realizaron diagramas de frecuencia con las unidades de comportamiento y se describió la secuencia predatora. Se consideraron la tasa de aceptación, las mordeduras sobre la presa y los tiempos de inmovilización.



Todos los parámetros mencionados, fueron determinados a partir de las experiencias de comportamiento de captura de hembras adultas de *Hogna bivittata* y *Lycosa polioostoma*. Para estandarizar la condición alimentaria de las arañas, una semana previa a la experiencia se les suministraba a cada araña cucarachas *ad libitum*, hasta que no aceptaban más presas y por lo tanto se las consideraba como saciadas. Luego, se las mantuvo esa semana sólo con humedad en la caja de Petri hasta la experiencia. Las arañas se trasladaron a terrarios de vidrio (20 x 6 cm de base, 8 cm de altura), diez minutos antes de ofrecerle la presa y una vez ofrecida la presa, comenzaba el registro del comportamiento.

Se utilizaron como presas *Gryllus assimilis* (Fabricius, 1775) (Orthoptera: Gryllidae), larvas de *Anticarsia gemmatalis* (Hübner, 1818) (Lepidoptera: Noctuidae), y hormigas obreras *Acromyrmex* sp. (Hymenoptera: Formicidae). Las presas fueron seleccionadas por su importancia económica en soja, debido a que presentan diferentes comportamientos defensivos y además, se observó a campo que ambas especies de licósidos consumían esas mismos tipos de presas. Debido a que las especies tienen diferentes tamaños corporales, se eligieron presas de un tamaño proporcional al del cefalotórax de las arañas, en el caso de lepidópteros y grillos fueron el doble del largo del cefalotórax de las arañas. Las hormigas *Acromyrmex* seleccionadas alcanzaban el 75% del largo del cefalotórax de *Lycosa polioostoma* y *Hogna bivittata*.

Descripción del comportamiento

Construcción del Diagrama de frecuencias

Se realizaron observaciones preliminares de *Hogna bivittata* y *Lycosa polioostoma* con las presas *Gryllus asimilis*, larvas de *Anticarsia gemmatalis*, y obreras de *Acromyrmex*



sp. para determinar las unidades comportamentales del repertorio de captura (Martin & Bateson, 1993), utilizando algunas de las unidades descritas por Rovner (1980).

Análisis de la secuencia predatora.

La secuencia predatora fue analizada del registro de las unidades de captura presentes durante las experiencias en las que las arañas tuvieron éxito de captura. Se registró un mínimo de 10 comportamientos de captura para cada tipo de presa en cada una de las especies estudiadas. El registro y las matrices de transición se realizaron mediante el programa J Watcher (Blumstein et al., 2000). Para establecer si el comportamiento de captura tiene una estrategia particular, que puede depender o no de la presa, las secuencias de comportamientos observadas se compararon con la frecuencia de comportamiento esperada, mediante un test de chi cuadrado. Posteriormente, el patrón del comportamiento de captura se representó mediante diagramas de flujo, en donde se representan las probabilidades de transición entre los comportamientos durante las capturas observadas. Los diagramas se realizaron para cada presa en ambas especies de arañas.

Se compararon las diferentes frecuencias de las unidades comportamentales respecto al tipo de presa y la especie de araña, mediante un análisis de correspondencias, para observar la relación entre varias variables categóricas. No fue considerada la unidad “Consumo” debido a que ocurre luego de la captura.

Análisis de las mordeduras.

Durante las experiencias se observó cuidadosamente en qué parte del cuerpo de la presa la araña mordía al realizar el ataque. Se identificaron mordeduras en la cabeza, tórax o abdomen según la sección de la presa, y si la mordedura se realizó del lado ventral o dorsal del cuerpo de la presa. Estos datos permiten estimar la versatilidad en el ataque, ya que dependiendo del tipo de presa puede variar el sitio de la mordedura



y la estrategia de ataque (Jackson & Blest, 1982; Jackson & Hallas, 1986; Nelson et al., 2005). Los lugares mordidos se analizaron mediante tablas de contingencia y test de chi cuadrado, se compararon mediante un análisis de correspondencias y se representaron las relaciones entre las variables mediante un gráfico.

Tasa de aceptación

El análisis de las preferencias alimentarias fue realizado a partir de 20 experiencias de comportamiento de captura. Luego de ofrecer la presa se esperó un período de 15 minutos, si la araña no capturaba, la presa era considerada como rechazada, concluyendo la experiencia. En todos los casos se esperó registrar contacto físico entre la araña y la presa. Las preferencias alimentarias fueron comparadas mediante las tasa de aceptación obtenida a partir de la ecuación de Nentwig (1986):

$$T = (n / N).100$$

Donde **T** es la tasa de aceptación, **n** es la cantidad de presas capturadas y **N** es el número de presas ofrecidas. La tasa de aceptación fue calculada para cada especie de araña frente a cada tipo de presa y fueron comparadas con el Modelo Lineal Generalizado con distribución del error binomial, teniendo en cuenta como variables explicativas las especies de arañas y el tipo de presa (Crawley, 2013). Las comparaciones *a posteriori* se hicieron sobre las variables que presentaron diferencias significativas, mediante el test de Fisher de comparación de las medias.

Análisis de tiempos de inmovilización

Se consideró como tiempo de inmovilización, el lapso que transcurrió desde el inicio del ataque de la araña hasta que la presa quedaba inmóvil. Este parámetro puede



determinar cuáles presas requieren mayores costos para la araña a la hora de ser capturadas, debido a que tiempos de inmovilización más largos corresponden a un mayor gasto energético, mayor exposición a predadores y mayor tiempo perdido para otras actividades (Griffiths, 1980; Viera, 1995; Pekár & Lubin, 2009). Los tiempos de inmovilización (registrados en minutos) fueron analizados mediante un ANOVA de dos entradas, teniendo en cuenta las dos especies de arañas y los tres tipos de presa. Las comparaciones a posteriori, en las variables explicativas que resultaron significativas, se realizaron mediante el test de Tukey.



RESULTADOS

Comportamiento de captura

Diagrama de Frecuencias

El comportamiento de captura fue observado en ambas especies de arañas frente a todos los tipos de presa. El repertorio de captura estuvo compuesto principalmente por 5 unidades comportamentales (Figs. 2 y 3).

Las unidades utilizadas fueron:

“Orientación hacia la presa”: la araña gira orientando su cefalotórax hacia la presa.

“Acercamiento”: La araña se dirige de manera lenta o rápida hacia la presa.

“Ataque con salto”: Embestida rápida (menos de un segundo) hacia la presa sujetándola con las patas I, II y algunas veces las III, manteniendo las patas IV en el suelo generalmente. En algunos casos pueden observarse saltos con giros en el aire (Fig. 2). Este ataque va acompañado de la mordedura y la araña puede terminar con el vientre hacia arriba.

“Ataque sin salto”: Apresamiento rápido (menos de un segundo), la araña rodea la presa con las patas I y II, y acercándola a los quelíceros (Fig.3).

“Consumo”: Movimiento de los quelíceros y de los pedipalpos observados luego de que la presa ya está inmovilizada. En algunos casos puede cambiar la posición de la presa en los quelíceros (Fig. 2)



Figura 2: Comportamiento predatoro de *Lycosa polioostoma*, frente a *Gryllus assimilis*. Secuencia de ataque con salto, A: primer momento del salto, B y C: mordedura de la presa durante el ataque.



Figura 3: Comportamiento predatoro de *Hogna bivittata* frente a *Acromyrmex* sp.

Secuencia predatora

El número de unidades comportamentales registradas fue variable de acuerdo a las presas y especies evaluadas. Esto se evidenció tanto en el caso de *L. polioostoma* sobre *Gryllus asimilis* (n=48), larvas de *Anticarsia gemmatalis* (n=32), *Acromyrmex* sp. (n=42) así como en *H. bivittata* sobre *Gryllus asimilis* (n=68), *Anticarsia gemmatalis* (n=56), *Acromyrmex* sp (n= 44). Ninguna de las dos exhibió el comportamiento de ataque con salto para la captura de hormigas.

Se encontró una secuencia de captura previsible para cada tipo de presa, tanto en el caso de *H. bivittata* (grillo: $X^2_{12}= 154.3$, $df = 20$, $p<0.05$, lepidóptero $X^2_{12}= 192.3$, $p<0.05$, hormiga: $X^2_{12} = 66.3$, $df = 12$, $p<0.05$), como en *L. polioostoma* (grillo: $X^2_{12}= 54.8$, $p<0.05$, lepidóptero $X^2_{12} = 44$, $df = 12$, $p<0.05$, hormiga: $X^2_{12}= 69$, $p<0.05$). Frente a grillo, la unidad inicial de comportamiento fue “orientación”, seguida en algunos casos por ataques (con o sin salto) y acercamiento o quietud; estas dos últimas



siempre ocurrieron antes de los ataques. En ambas especies, una vez que la araña realizaba un ataque, con o sin salto, no liberaba a la presa en la gran mayoría de los casos (Fig. 4).

L. poliostruma presentó repertorios de captura más sencillos que *H. bivittata*. La captura más sencilla (menor número de unidades) fue de *L. poliostruma* frente a la hormiga luego de la orientación. El acercamiento terminó en ataque sin salto y luego consumo (Fig. 5).

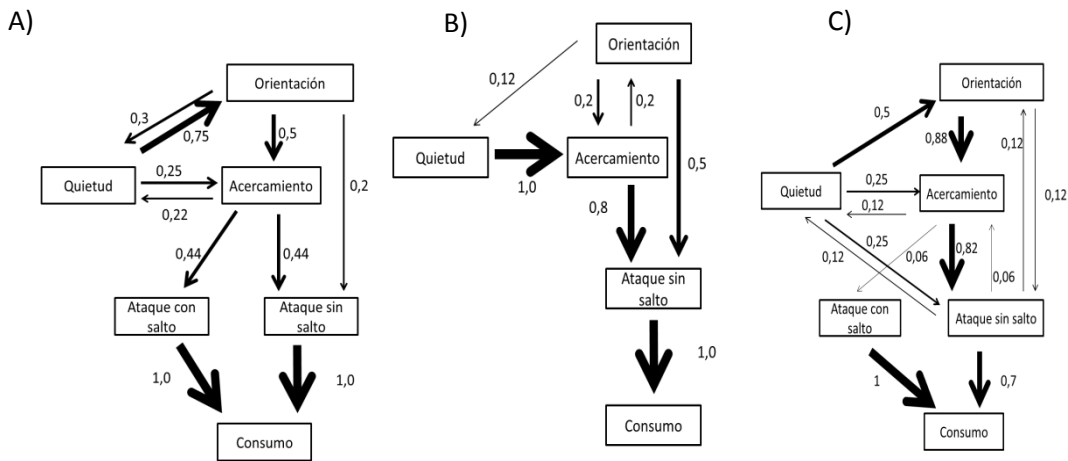


Figura 4: Diagramas de flujo en captura realizadas por *Hogna bivittata* sobre A) grillo, B) hormiga y C) lepidóptero. Los espesores de las flechas representan las probabilidades de transición entre los comportamientos durante las capturas observadas.

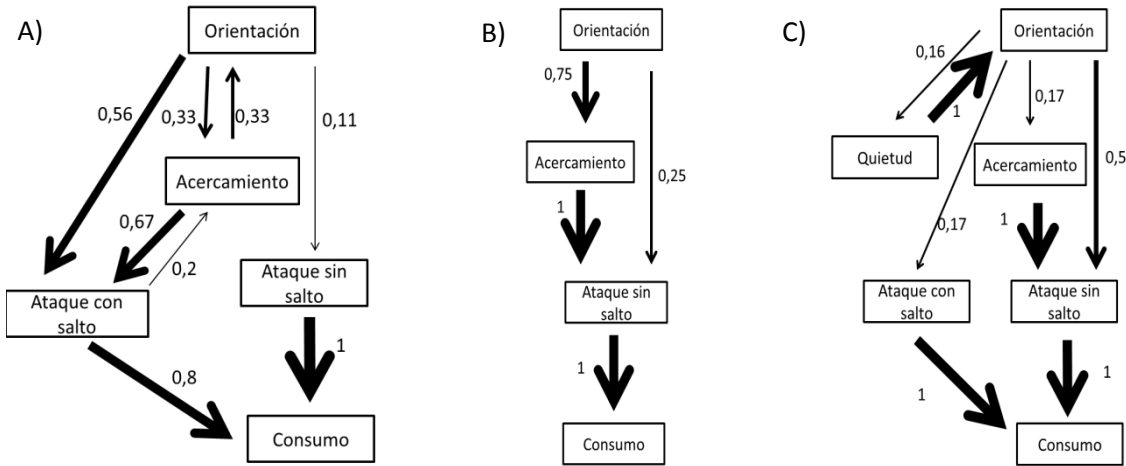


Figura 5: Diagramas de flujo de captura realizadas por *Lycosa poliostoma*, sobre A) grillo, B) hormiga, C) lepidóptero. Detalles como en Figura 4.

El análisis de correspondencia indica que *Lycosa poliostoma* realiza más frecuentemente la unidad comportamental “ataque con salto” cuando se enfrenta a la presa grillo, en cambio la unidad “ataque sin salto” se da más frecuentemente en las presas lepidóptero y hormiga pero es realizado indistintamente por ambas especies de arañas (Fig. 6).

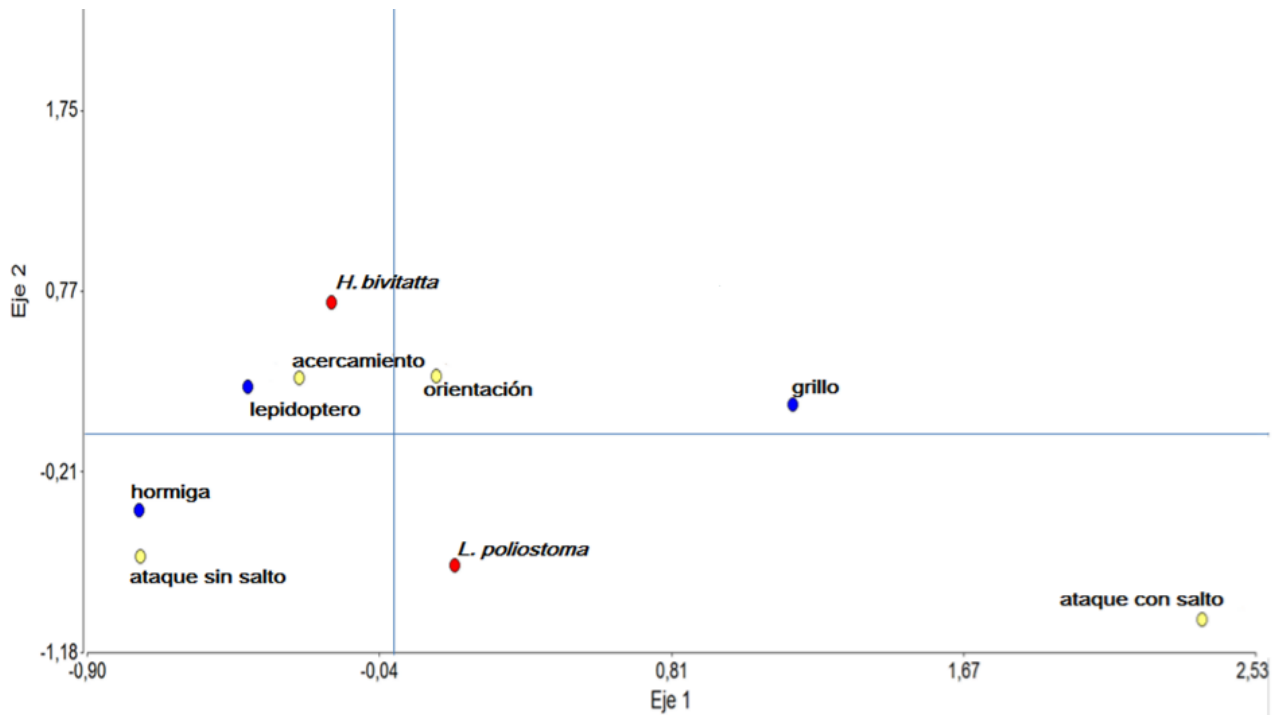


Figura 6: Análisis de correspondencias: azul= presas, rojo =arañas y amarillo = unidades comportamentales.



Mordeduras

Ambas especies de arañas no presentaron diferencias significativas respecto al lado del cuerpo donde mordieron a sus presas (ventral o dorsal) ($X^2=1.61$ $p = 0.2$), ni entre las secciones (cabeza, tórax y abdomen) ($X^2_2= 1.47$ $p=0.48$). Sin embargo si se encontraron diferencias significativas cuando el modelo considera ambas especies de arañas, en los sitios de las mordeduras en relación al tipo de presa consumida por ambas especies, a nivel de la sección de la presa (cabeza, tórax y abdomen) ($X^2_3= 17.13$ $p< 0.01$) y el lado de la presa (dorsal o ventral) ($X^2= 7.18$ $p=0.03$) (Figs. 7 y 8).

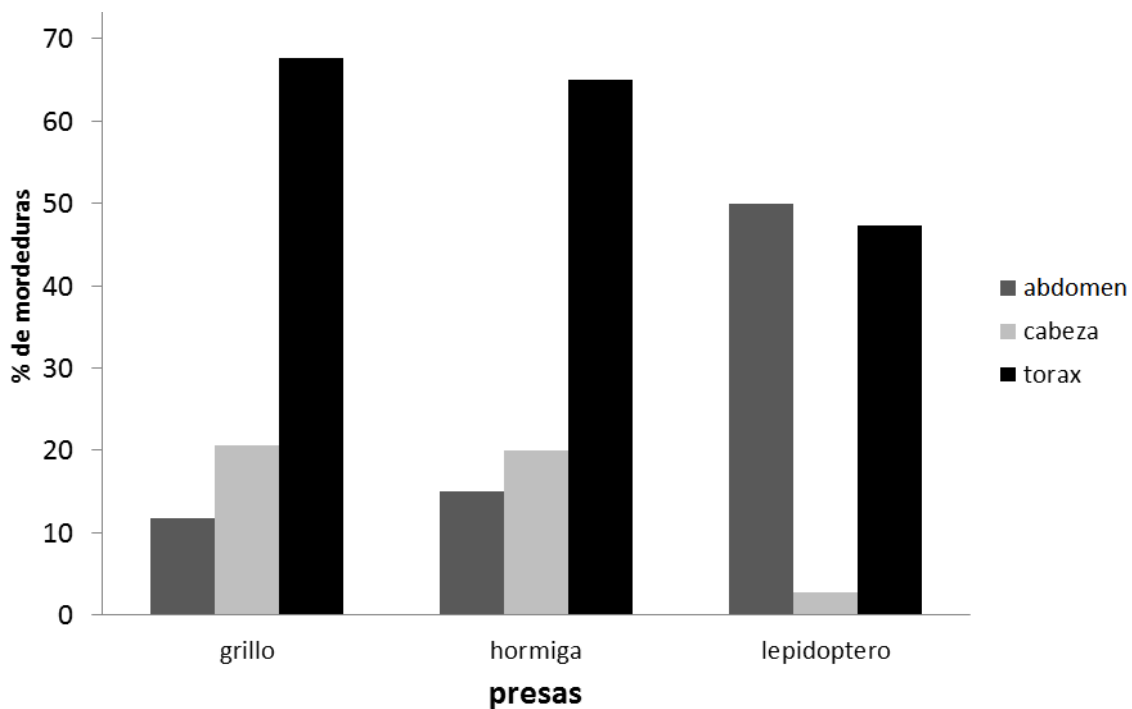


Figura 7: Porcentaje de área de la presa mordida, durante ataques de *L. poliostroma* y *H. bivittata*.

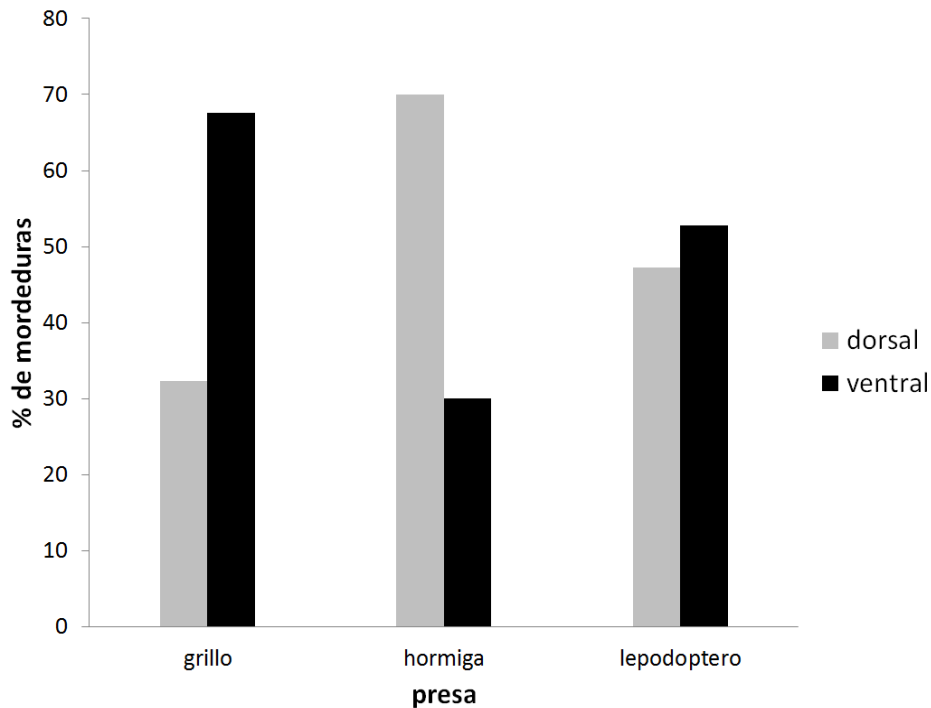


Figura 8: Proporción de la sección de la presa en la que se produjo la mordedura, durante los ataques de *L. poliostruma* y *H. bivittata*.

Las larvas de lepidóptero fueron mordidas con mayor frecuencia en el abdomen en comparación a las hormigas y grillos. La frecuencia de mordidas en hormigas fue a nivel del dorso, a diferencia de los grillos que fueron mordidos frecuentemente a nivel ventral, como se muestra en el gráfico de análisis de correspondencias (Fig. 9)

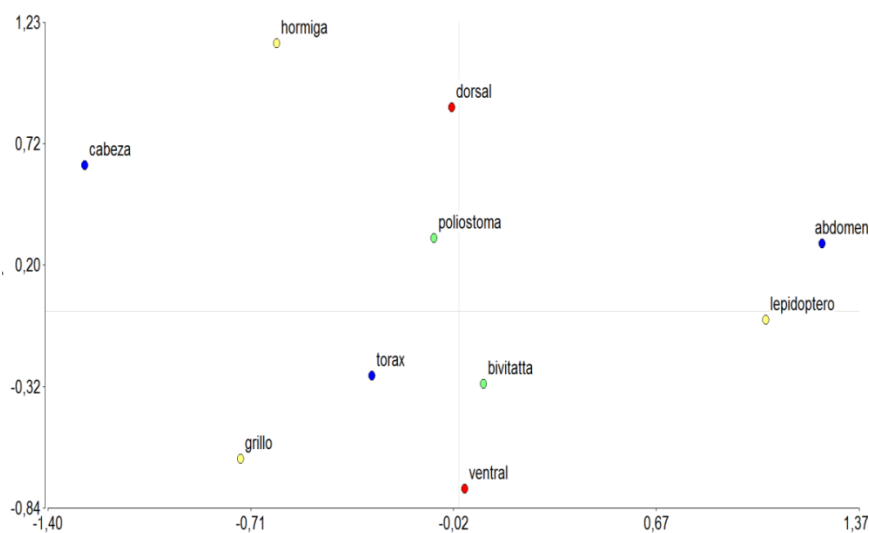


Figura 9: Gráfico de análisis de correspondencias, en verde las especies, en rojo el lado de la presa, en azul la sección de la presa mordida, y en amarillo el tipo de presa.



Tasa de aceptación

Los resultados obtenidos mediante los modelos lineales generalizados (GLM) indicaron que no había diferencias significativas a nivel de los parámetros evaluados entre las dos especies ($X^2=0.19$, $p=0.66$), pero si lo fue para las presas ($X^2_2= 7.82$, $p=0.02$). Las hormigas fueron significativamente menos aceptadas en ambas especies respecto a los demás tipos de presas ($F= 3.74$, $p< 0.01$, para grillos y $F=3.92$, $p< 0.01$ para lepidópteros), mientras que las tasas de aceptación de lepidópteros y grillos no presentaron diferencias significativas entre sí ($F=0.33$ $p=0.94$) (Fig.10).

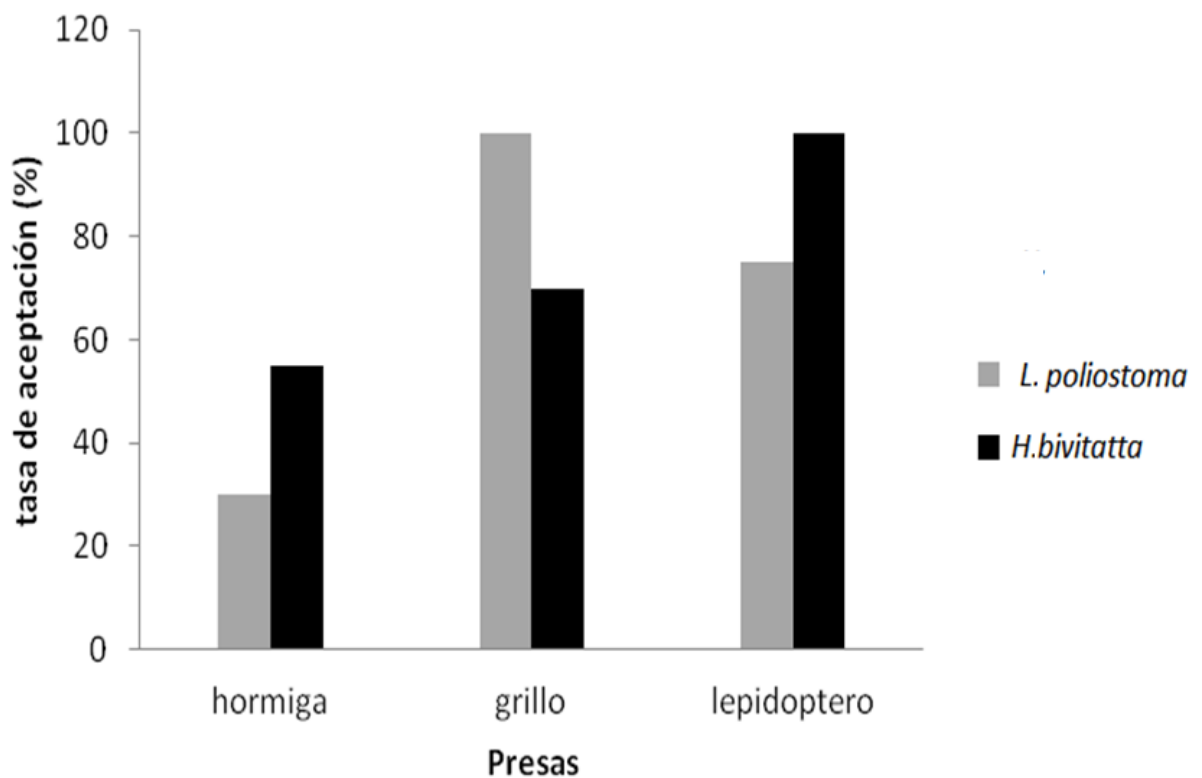


Figura 10: Porcentaje de tasas de aceptación de presas para *L. poliostroma* y *H. bivittata*.



Tiempos de inmovilización

El ANOVA de dos entradas que evaluó la especie de araña y tipo de presa como variables, no presentó diferencias significativas en el tiempo de inmovilización entre ambas especies de arañas ($F= 0.33, p= 0.57$), pero sí se observaron diferencias significativas entre los distintos tipos de presa ($F= 11.36 p<0.01$). Las comparaciones con el test de Tukey, indicaron diferencias significativas en el caso para grillos vs lepidópteros ($Q=3,51 p=0,04$), grillos vs hormigas ($Q=7,15 p<0,01$), y hormigas vs lepidópteros ($Q=3,64 p=0,03$) (Fig. 11).

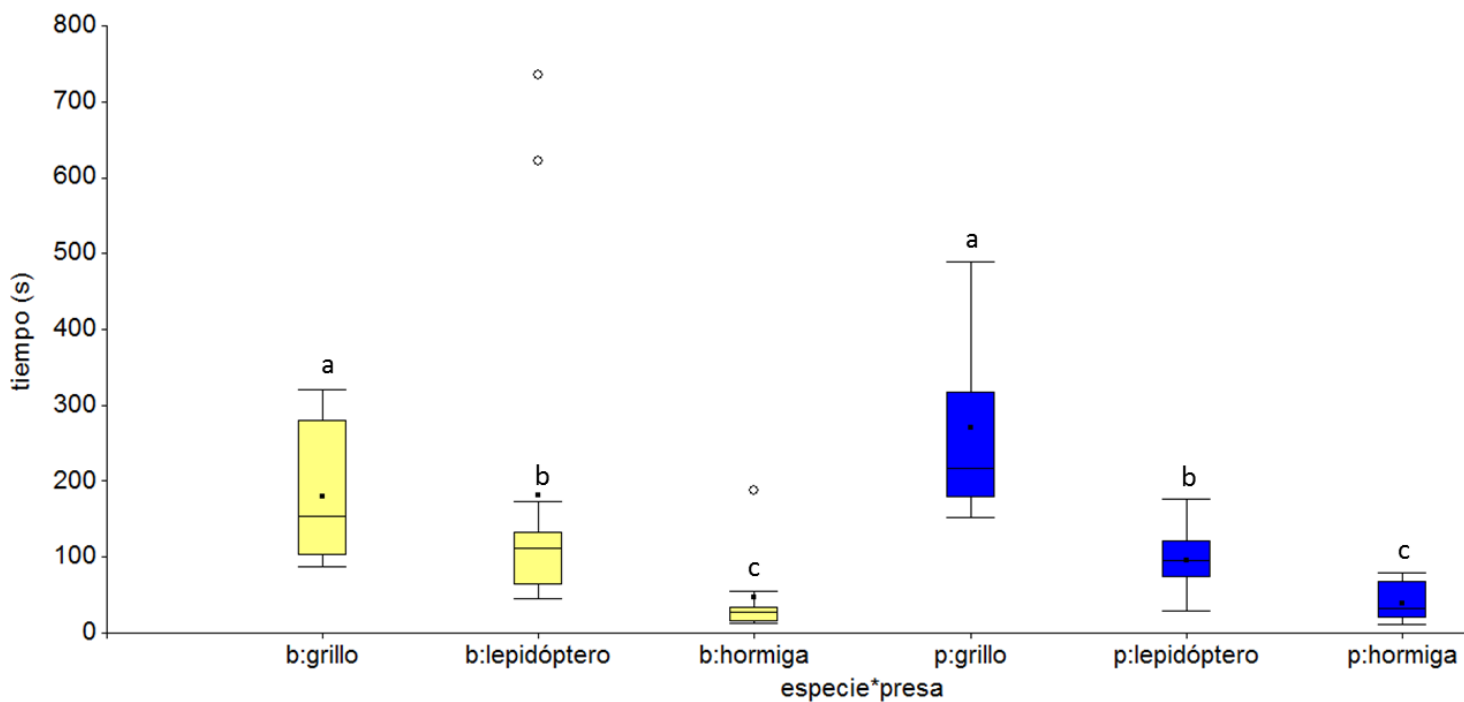


Figura. 11: Tiempo de inmovilización (en segundos) de distintas presas para *L. bivittata* en amarillo y *L. poliostruma* en azul. Los valores significativamente diferentes son representados con diferente letra.



DISCUSIÓN

Los resultados demostraron que las arañas *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata*, son capaces de consumir tres insectos de importancia económica en el cultivo de soja, (grillos, hormigas y larvas de lepidóptero), que presentan mecanismos de defensa diferentes. Las mayores tasas de aceptación observadas ante larvas de lepidópteros y grillos, fueron esperables, sobre todo para grillos, ya que son presas comunes en arañas de la familia Lycosidae (Dangles et al., 2005) así como también para otras arañas (Bartos, 2011; Salomon, 2011).

Las estrategias de captura empleadas por *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* fueron similares y presentaron elementos compartidos con otras especies, donde las arañas muerden con mayor frecuencia la parte ventral del tórax, con el fin de acceder a los ganglios nerviosos ubicados en esta región y paralizar a la presa más rápidamente (Rovner, 1980). Además de la zona de mordedura, la estrategia de captura fue específica frente a los grillos, ya que el comportamiento de ataque con salto, fue exhibido únicamente frente a este tipo de presa. El salto en estas arañas, surge como respuesta al comportamiento defensivo de los grillos, que consiste en saltar cuando se encuentran amenazados (Rovner, 1980; Chapman et al., 2013). A pesar de la especificidad de la estrategia de captura y la alta tasa de aceptación, el tiempo de inmovilización frente a los grillos fue mayor con respecto a los otros tipos de presa. Esto pudo deberse a que los grillos presentan una gran movilidad, el último par de patas fuerte y aserrado, que junto con las mandíbulas, actúan como mecanismos mecánicos de defensa, evitando ataques por parte de otros enemigos naturales como arañas tejedoras y otras especies de arañas cazadoras (Gabbutt, 1959; Dangles et al., 2005).



En el caso de las larvas, los registros acerca del consumo de larvas en arañas son escasos (Edgar, 1969). En este trabajo se registraron altas tasas de aceptación de larvas, posiblemente debido a que son presas con el cuerpo poco esclerosado, lo que facilita su consumo por parte de las arañas (Chapman, et. al 2013). Los resultados observados, sugieren que podrían ser una presa frecuente de las arañas, debido a la alta tasa de consumo a nivel de laboratorio. Sin embargo, para confirmarlo deberían hacerse registros a campo. Pese a que las larvas utilizadas no presentan defensas químicas, a diferencia de las hormigas, el tiempo de inmovilización fue mayor al de las hormigas. Esto pudo deberse a que las arañas mordían estas presas en áreas poco innervadas como la parte posterior del abdomen y también pudo deberse al tamaño relativamente mayor de las larvas (Japyassú & Viera, 2002; Bencancourt et al., 2009). Otro posible factor sobre este resultado es que las larvas tienen un cuerpo bastante uniforme y cabeza pequeña, lo que explica que las mordieran en cualquier lado y o sección.

El hecho de que las arañas hayan aceptado hormigas obreras como presa se considera inusual, ya que las hormigas son consideradas como presas potencialmente peligrosas debido a sus defensas mecánicas, químicas y comportamentales, siendo evitadas por una amplia variedad de predadores, que incluyen a muchas especies de arañas (Hölldobler & Wilson, 1990; Viera, 1995; Pekar, 2004). Además, las obreras tienen escaso volumen consumible, aumentando la relación entre el costo/beneficio de la captura de la presa. Los registros de consumo de hormigas por parte de las arañas lobo son escasos. Los registros incluyen a *Allocosa brasiliensis* que consume hormiga (*Acromyrmex lundii*) (Aisenberg et al., 2009). A pesar de lo anterior las observaciones de este comportamiento habían estado enfocados a ecosistemas nativos, desconociéndose si las hormigas eran también consumidas en cultivos (Hölldobler & Wilson, 1990; Pekar, 2004). Como en el caso de los grillos, el comportamiento de



captura hacia esta especie mostró también una secuencia específica de captura con una alta frecuencia de mordidas sobre el tórax, que pudo haber sido empleada para paralizar a la hormiga rápidamente. Una posible hipótesis explicativa sería que el tórax de la hormiga no es tan duro y peligroso como la cabeza ó el abdomen, regiones que al ser mordidas la araña se corre el riesgo de recibir mordeduras por parte de la presa. Esto último en adición al tamaño menor de las hormigas, pudo haber explicado los menores tiempos de inmovilización sobre este tipo de presa. Sin embargo, en otras arañas tejedoras como *Metepeira seditiosa* (*Araneidae*), los tiempos de inmovilización registrados para hormigas de la misma especie fueron mayores, aproximadamente 436 segundos (Viera 1995).

Los resultados obtenidos confirman que *Lycosa poliostoma* y *Hogna bivittata*, pese a su diferencia en tamaño, pueden capturar presas con diferentes mecanismos defensivos, que resultan de importancia económica para el cultivo de soja. Estos resultados indican que las arañas pueden alimentarse de presas que atacan al cultivo en diferentes etapas fenológicas, y que además se encuentran sobre diferentes estratos (Riechert & Bishop, 1990; Benamú 2004; Ribeiro et al., 2008; Benamú & Viera 2011). Este aspecto es particularmente importante, puesto que sugiere que la permanencia de las arañas en el cultivo contribuiría al control de distintos tipos de plagas según la etapa fenológica, a diferencia de la mayoría de parasitoides o predadores más específicos que son capaces de atacar una única especie de plaga a lo largo del desarrollo del cultivo (Riechert & Lockley, 1984). El consumo de hormigas resulta ser un aspecto de gran interés ya que los predadores conocidos para este grupo de organismos son escasos. En próximos estudios se deberían evaluar otros aspectos como las interacciones que las arañas lobo pueden tener con otros grupos de enemigos naturales tales como predadores y parasitoides, y otras arañas, en experimentos a campo.





Capítulo 2

RESPUESTA FUNCIONAL DE *LYCOSA POLIOSTOMA* Y *HOGNA BIVITTATA*. EFECTOS DEL HERBICIDA GLIFOSATO SOBRE ESTAS ARAÑAS



Introducción

Dentro de los artrópodos presentes en agroecosistemas, los predadores se consideran como uno de los grupos más susceptibles a la exposición de los diferentes plaguicidas, que se utilizan en cultivos para el control de plagas y malezas (Theiling & Croft, 1988; Michalková & Pekar, 2009; Nørum et al., 2010). Diferentes estudios demuestran que algunos productos ampliamente utilizados en el control de plagas como los insecticidas, carbofuran (carbamato, insecticida sistémico neurotóxico) e imidacloprid (neonicotinoide, insecticida sistémico, neuroactivo), afectan negativamente el comportamiento de captura y la reproducción en artrópodos utilizados para el control biológico de plagas, como en coleópteros de la familia Coccinellidae (Paoachristos & Milonas 2008). Estudios realizados en arañas, incluyen al el efecto del insecticida cipermetrina (piretroide, insecticida no sistémico, neurotóxico), como causante de alteraciones en el patrón de construcción de telas y ootecas, descomposición en masa de huevos, pérdida en la fecundidad y fertilidad (Benamú et al., 2007; Benamú et al., 2013).

El glifosato (N-fosfometilglicina) es un herbicida de amplio espectro, utilizado muy frecuentemente para controlar malezas que perjudican el rendimiento del cultivo (Díaz-Zorita & Duarte, 2004). Sin embargo, también puede tener efectos nocivos sobre animales como las arañas. Por ejemplo, el glifosato produce en *Alpaida veniliae* (*Araneae, Araneidae*) alteraciones en la construcción de telas, acumulación de cuerpos grasos en los ovarios, disminución de la fecundidad y fertilidad, así como efectos en el desarrollo postembrionario (Benamú et al., 2010). También se ha registrado que produce la emigración de arañas de la familia Lycosidae (Wrinn et al., 2012).

La respuesta funcional ha sido ampliamente utilizada como uno de los parámetros más importantes para evaluar el potencial controlador de los enemigos naturales sobre las



plagas (Fig. 12) (Wise, 1993; Rezak et al., 2010). Lo anterior se debe a que la respuesta funcional, relaciona la tasa de consumo de un predador frente a distintas densidades de presa por un período de tiempo determinado (Collings, 1997; Begon et al., 2006). Esto último permite evaluar la capacidad controladora de un predador frente a una presa, que se encuentra en altas o bajas densidades, permitiendo complementar otras estrategias de control de plagas.

Teniendo en cuenta la relación entre la densidad y el consumo de presas, existen cuatro tipos de respuesta funcional (Fig. 12). La Tipo I, consistente en una relación lineal positiva entre el número de presas que consume el predador y la densidad de presas (Wise, 1993). Este tipo de estrategia, ha sido observada en predadores pasivos, como organismos filtradores (Jeschke et al., 2004), y en otros predadores como arañas tejedoras (Smith & Wellington, 1986). En la respuesta tipo II, el rango de presas consumidas aumenta rápidamente cuando las densidades de presas son bajas, este consumo disminuye a medida que la densidad de presas aumenta, llegando finalmente a una asíntota (Mansour et al., 1980; Heong et al., 1991; Řezáč et al., 2010). Este tipo de respuesta es característica de las arañas cazadores al acecho.

Las respuestas funcionales del tipo III, se registran en predadores que aumentan lentamente su capacidad predatora en densidades bajas, pero que la incrementan rápidamente a medida que la densidad aumenta, llegando a una asíntota como en la respuesta funcional de tipo II (Wise, 1993). El tipo III ha sido descrito en musarañas (Holling, 1959) y avispas parasitoides (Luck et al., 1979). Por último, la respuesta funcional del tipo IV, se ha registrado en casos donde la presa genera comportamientos defensivos hacia el predador cuando está en altas densidades, reduciendo la eficacia del predador en consumir la presa, a partir de una determinada densidad (Collings, 1997). Por lo tanto, la capacidad predatora de un predador aumenta hasta llegar a un punto de quiebre en el que comienza a decaer (Fig. 12).



Este tipo de respuesta ha sido registrada en arañas consumiendo hormigas (Litzarová & Pekár, 2013), y otros organismos como pentatómidos (Tostowaryk 1972) y ácaros predadores (Mori & Chant 1966)

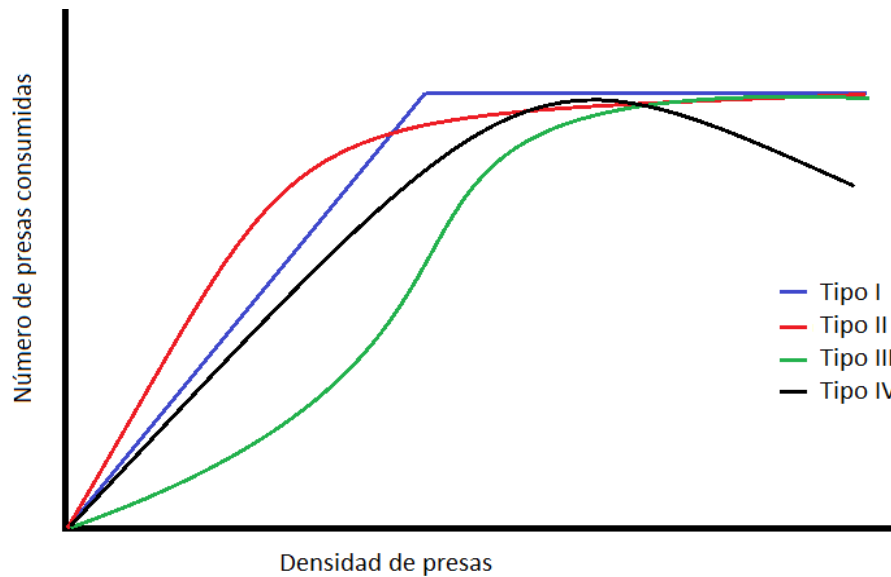


Figura 12: Representación de los cuatro tipos de respuesta funcional.

Son pocos los estudios que evalúan los efectos de plaguicidas sobre la respuesta funcional de algunos predadores de importancia económica, como en algunas especies de ácaros (Poletti et al., 2007) y chinches predatoras (Ambrose et al., 2008). En las arañas se encontró también que ciertos insecticidas selectivos causan una reducción en la tasa de consumo de presas en la especie *Philodromus cespitum* (Araneae: Philodromidae) (Rezak et al., 2010). Este aspecto ha sido evaluado únicamente en la especie mencionada, desconociéndose si ocurre en otras especies dominantes en los cultivos, y qué efectos puede tener un herbicida como el glifosato en la respuesta funcional de organismos que podrían ser utilizados potencialmente en programas de control biológico.

Debido a que *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* son especies abundantes en el cultivo de soja, y que el glifosato es un herbicida muy usado en estos cultivos,



quisimos evaluar los efectos del glifosato sobre la respuesta funcional de ambas especies, cuando estas consumen insectos de importancia económica. Como hipótesis se espera que ambas especies tengan una respuesta funcional del tipo II y que la exposición de las arañas al glifosato produzca una reducción en el número de presas consumidas por las arañas, reduciendo sus capacidades predatoras.

Objetivo general

Determinar los efectos del herbicida glifosato sobre la respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* frente al consumo de diferentes presas de importancia económica

Objetivos específicos

Determinar la respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* frente a grillos, hormigas, y larvas de lepidópteros.

Determinar la respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* bajo efectos residuales de glifosato frente a grillos, hormigas, y larvas de lepidópteros.



Materiales y métodos

Recolección y mantenimiento de ejemplares

Se recolectaron 300 hembras entre subadultas y adultas de las especies *Hogna bivittata* y *Lycosa poliostrata*, en campos naturales (sin cultivos) del Departamento de San José (34°19'08.8" S, 56°43'13.5" O, 34°18'53.3" S 56°43'59.3" O). Fueron trasladadas al bioterio del laboratorio de Ecología del Comportamiento (IIBCE), y acondicionadas individualmente en cajas de Petri de 9 cm de diámetro por 1,5 cm de alto con un algodón humedecido en su interior. Se las mantuvo a una temperatura de $25 \pm 5^{\circ}\text{C}$, con una humedad ambiente de 70% ($\pm 10\%$ HR) y con un fotoperiodo 16 horas luz/8 horas oscuridad. Todas las arañas fueron alimentadas con cucarachas (*Blattella germanica*) y larvas de *Tenebrio molitor* hasta la adultez.

Para estandarizar las condiciones de ayuno, dos semanas previas a las experiencias, se le ofreció a cada araña cucarachas *ad libitum* y se las mantuvo sólo con humedad hasta realizar la experiencia.

Bioensayos

Exposición al glifosato y al experimento control (agua destilada)

Para los bioensayos de toxicidad residual del herbicida glifosato (N-fosfonometilglicina), se siguió el método de Řezáč et al. (2010). Se sumergió un papel de filtro de 10 X 10 cm sobre la solución de glifosato y agua destilada hasta lograr el punto de goteo y posterior secado. Se utilizó el herbicida Glyfotec que contiene el principio activo de sal isopropilamina de N (Fosfo-nometil) Glicinam 458,8 grs/lts. La concentración de la solución utilizada fue de 7.5% (28 gL^{-1}), utilizada comúnmente en los cultivos de soja del Uruguay (Díaz-Zorita & Duarte, 2004). Para el grupo control se utilizó solamente agua destilada en el papel de filtro.



Posteriormente, se dejó secar el papel de 15 a 20 minutos y se lo colocó en un tubo de ensayo de vidrio del tamaño adecuado para cada especie de araña: 15 cm de alto por 2 cm de diámetro para *L. poliostrata*, y de 15 cm de alto por 1.5 cm de diámetro para *L. bivittata*. Cada araña fue mantenida en el tubo con el papel de filtro durante 30 minutos.

Posteriormente al sometimiento de las arañas a la solución del glifosato o al agua destilada, los individuos fueron trasladados a un recipiente 19 X 10 cm de base y 6 cm de altura, con un algodón humedecido en su interior. Se esperaron 30 minutos antes de cada experimentación.

Estimación de la respuesta funcional grupo control

Experiencias

Antes de la experiencia se retiró el algodón del recipiente de experimentación. Se sometieron individualmente a una densidad de 1, 5, 10 ó 15 presas de cada tipo, durante 4 horas (*Gryllus assimilis*, larvas de *Anticarsia gemmatilis*, y hormigas *Acromyrmex* sp.). Se ajustaron los tamaños de las presas al tamaño diferente de las arañas, las presas fueron de igual tamaño que el cefalotórax de las arañas a excepción de las hormigas que fueron el 50% del tamaño del cefalotórax de las arañas. Cada 15 minutos, se controlaron las presas consumidas y se reponían las presas consumidas para mantener la densidad constante. El experimento se repitió 5 veces para cada densidad de presas.



Estimación de la respuesta funcional

Los datos obtenidos fueron ajustados a las diferentes ecuaciones de respuesta funcional y se seleccionó el modelo de respuesta funcional que tuvo un mejor ajuste en la mayoría de los casos, mediante el Criterio de Información de Akaike (AIC), que es un índice que evalúa tanto el ajuste del modelo a los datos como la complejidad del modelo. Cuanto más pequeño es el AIC mejor es el ajuste (Crawley, 2013).

Las ecuaciones fueron:

- Respuesta funcional tipo I

$$H_a = N \times T \times a \quad (\text{tomado de Begon, 2006})$$

- Respuesta funcional tipo II:

$$H_a = a \times T \times N \times P / (1 + a \times N \times T_h) \quad (\text{tomado de Begon, 2006})$$

- Respuesta funcional Tipo III:

$$H_a = T \times b \times N^2 / (1 + b \times N^2 \times T_h) \quad (\text{tomado de Collings, 1997})$$

- Respuesta funcional tipo IV:

$$H_a = (a \times T \times N \times P) / (1 + a \times N \times T_h + a \times c \times N^2) \quad (\text{tomado de Litzarová & Pekar, 2013})$$

Dónde:

H_a = Número de presas atacadas

T_h = Tiempo de manipulación de una sola presa

a = Tasas de ataque

N = Densidad de presas



P= Densidad de predador

T= Tiempo total.

c = Rango de defensa cooperativa

(Tomado y modificado de: Berryman & Gutiérrez, 1998).

Una vez elegido el modelo de respuesta funcional que se ajustó mejor a la mayoría de los datos, se estimaron los parámetros de la ecuación.

Estimación de la respuesta funcional del grupo con glifosato.

Para determinar la respuesta funcional de este grupo se siguieron los mismos procedimientos mencionados para el grupo control, tanto en las experiencias como en la estimación de la respuesta funcional.

Comparación entre las respuestas funcionales

Para estudiar los efectos en las especies de arañas, presas y del glifosato, sobre la respuesta funcional, se realizó un Modelo Lineal Generalizado (GLM) de distribución gamma (Crawley, 2013), teniendo en cuenta la densidad de presas como una covariable. Las comparaciones a posteriori dentro de los tipos de presas se realizaron mediante comparaciones por contrastes (Litzarová & Pekar, 2013; Řezáč et al., 2010).



Resultados

Determinación de la respuesta funcional del grupo control.

Todas las arañas evaluadas aceptaron al menos una presa de las que fueron suministradas. La captura de presas se incrementó exponencialmente en las densidades más bajas, alcanzando una asíntota en las densidades de presas más altas en todos los casos. En el periodo de cuatro horas *Lycosa poliostrata* consumió un máximo de 3 grillos, 7 hormigas y 8 larvas de lepidóptero, mientras que *Hogna bivittata* consumió un máximo de 6 grillos, 10 hormigas y 11 larvas de lepidóptero. Cuando se compararon los datos con los diferentes tipos de respuesta funcional, se encontró un mejor ajuste en la ecuación de la respuesta funcional del tipo II para todos los casos evaluados, presentando los más bajos valores en el Criterio de Información de Akaike (AIC), frente a los distintos tipos de presas (Tablas 1 y 2).

Tabla 1: Estimación del modelo de respuesta funcional tipo II en *Lycosa poliostrata* del grupo control. **AIC** (Criterio de Información de Akaike), **Th** (tiempo de manipulación estimado en horas), **A** (eficiencia de búsqueda)

Especie	Presa	AIC	Th	A
<i>L. poliostrata</i>	Grillo	67,05	2,38	2,4x10 ⁻⁸
<i>L. poliostrata</i>	Hormiga	96,13	1,19	0,93
<i>L. poliostrata</i>	Lepidóptero	99,95	0,7	0,71



Tabla 2: Estimación del modelo de respuesta funcional tipo II en *Hogna bivittata* del grupo control. **AIC** (Criterio de Información de Akaike), **Th** (tiempo de manipulación en horas), **A** (eficiencia de búsqueda).

Especie	Presa	AIC	Th	A
<i>H. bivittata</i>	Grillo	82,80	1,37	1,36
<i>H. bivittata</i>	Hormiga	121,74	1,11	5,6x10 ⁻⁶
<i>H. bivittata</i>	Lepidóptero	100,75	0,37	0,55

Los tiempos de manipulación estimados a partir de la respuesta funcional fueron mayores con los grillos, seguidos por las hormigas y por último las larvas de lepidóptero, las cuales llegaron a la asíntota en niveles más altos de densidad de presas. Este patrón fue similar en ambas especies de arañas (Figuras 13 y 14).

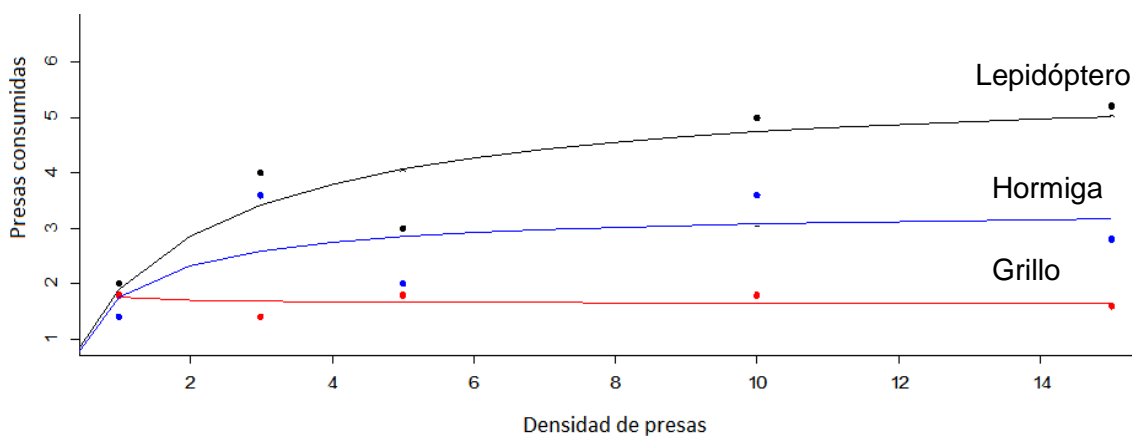


Figura 13: Respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* frente a los tres tipos de presa. Grillo (rojo), hormiga (azul), lepidóptero (negro). Las medias de cada grupo están representadas con un punto en los colores correspondientes.

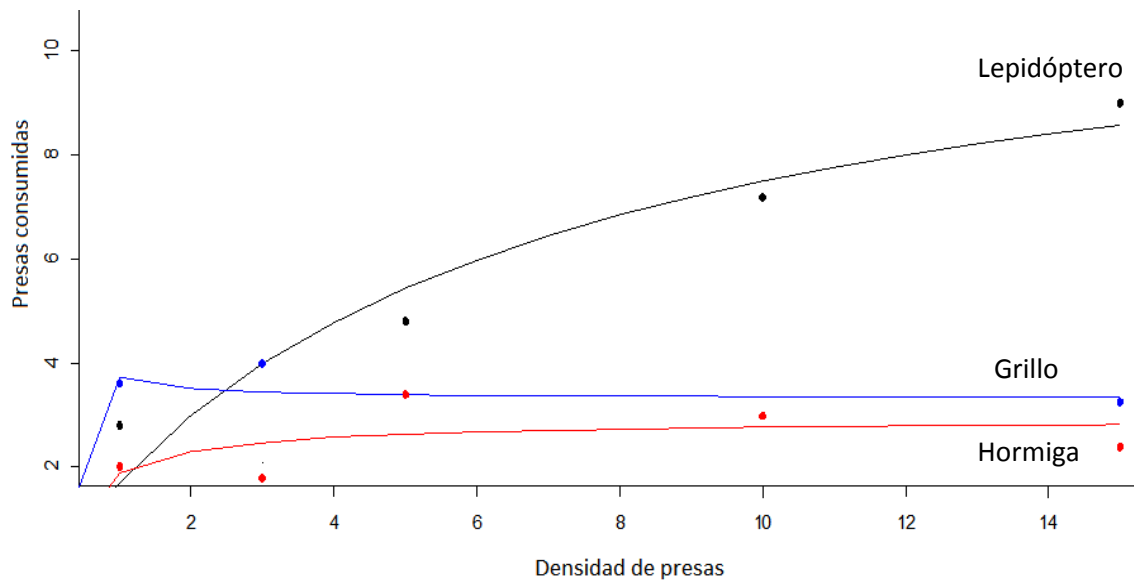


Figura 14: Respuesta funcional de *Hogna bivittata* frente a los tres tipos de presa. Grillo (azul), hormiga (rojo) y lepidóptero (negro). Las medias de cada grupo están representadas con un punto en los colores correspondientes.

Estimación de la respuesta funcional del grupo con glifosato

Ambas especies de arañas expuestas al glifosato presentaron una disminución en el consumo de presas (Fig. 15 y 16). Este fenómeno se evidenció principalmente en *Hogna bivittata* frente a hormigas, las cuales no fueron consumidas en algunos casos. En el periodo de cuatro horas *Lycosa poliostroma* consumió un máximo de 3 grillos, 5 hormigas y 5 larvas de lepidóptero, mientras que *Hogna bivittata* consumió un máximo de 6 grillos, 4 hormigas y 7 larvas de lepidóptero. Los tiempos de manipulación fueron generalmente mayores que en los grupos control, y la eficiencia de búsqueda disminuyó en casi todos los casos (Tablas 3 y 4).

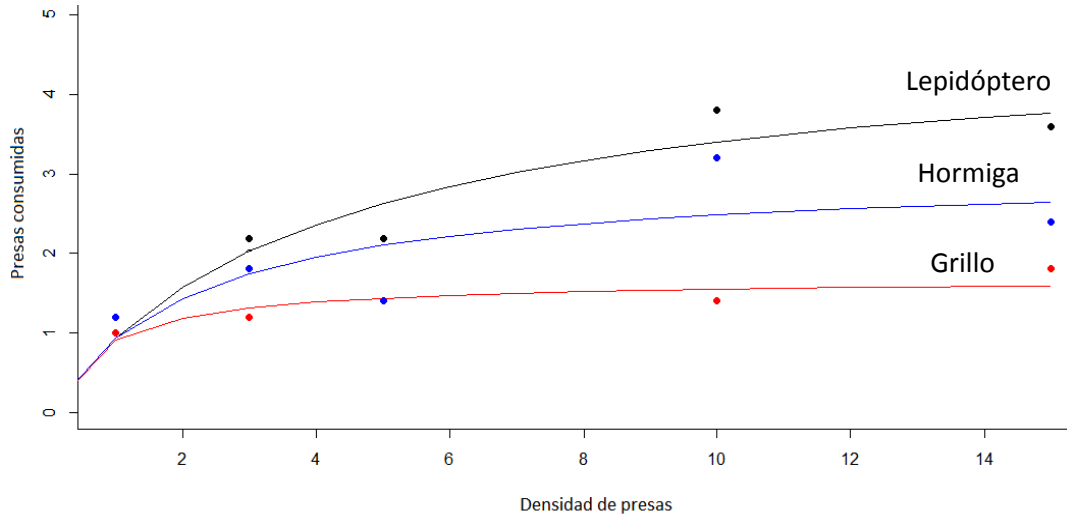


Figura 15: Respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* luego del tratamiento con glifosato frente a los tres tipos de presa. Las medias de cada grupo están representadas con un punto en los colores correspondientes.

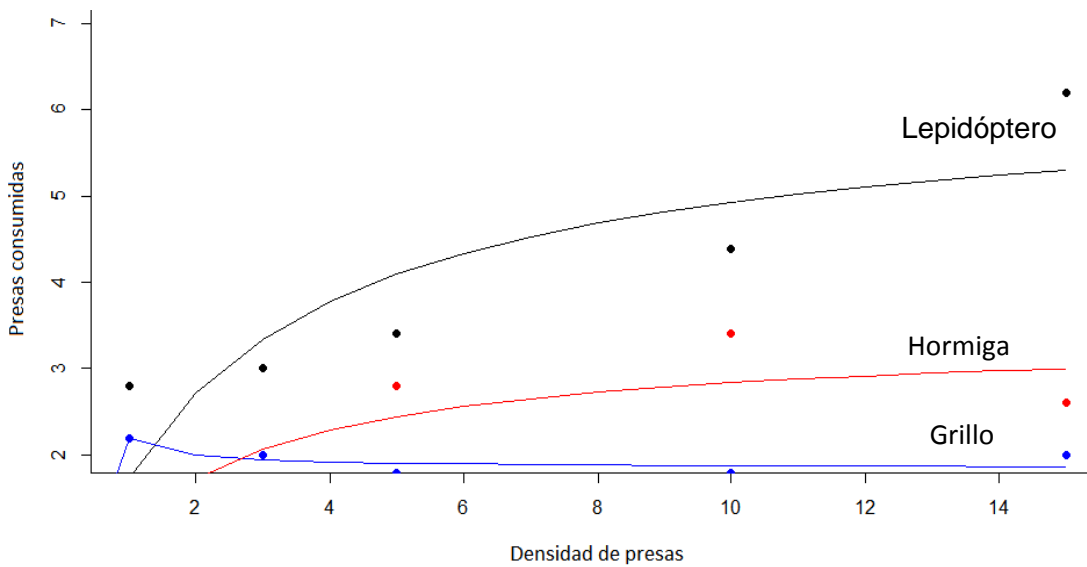


Figura 16: Respuesta funcional de *Hogna bivittata* luego del tratamiento glifosato frente a los tres tipos de presa. Las medias de cada grupo están representadas con un punto en los colores correspondientes.



Tabla 3: Estimación del modelo de respuesta funcional tipo II en *Lycosa poliostrata* tratada con glifosato. **AIC** (Criterio de Información de Akaike), **Th** (tiempo de manipulación estimado en horas), **A** (eficiencia de búsqueda)

Especie	Presa	AIC	Th	A
<i>L. poliostrata</i>	Grillo	43,03	2,38	0,49
<i>L. poliostrata</i>	Hormiga	76,46	1,31	0,34
<i>L. poliostrata</i>	Lepidóptero	68,24	0,83	0,29

Tabla 4: Estimación del modelo de respuesta funcional tipo II en *Hogna bivittata* tratada con glifosato. **AIC** (Criterio de Información de Akaike), **Th** (tiempo de manipulación en horas), **A** (eficiencia de búsqueda)

Especie	Presa	AIC	Th	A
<i>H. bivittata</i>	Grillo	82,25	1,18	0,44
<i>H. bivittata</i>	Hormiga	86,72	2,04	6,1x10 ⁻⁸
<i>H. bivittata</i>	Lepidóptero	91,18	0,64	0,60

Comparación entre las respuestas funcionales

La comparación de las diferentes respuestas funcionales analizadas mediante los modelos lineales generalizados (GLM distribución Gamma), mostraron diferencias significativas entre ambas especies de arañas ($X^2 = 24.31$, $p < 0.01$), en todos los tipos de presa ($X^2 = 82,34$, $p < 0.01$) y además de la contaminación por glifosato ($X^2 = 31.2$, $p < 0.01$). Se encontró además, que *Hogna bivittata* tuvo un mayor consumo de presas que *Lycosa poliostrata*. En ambas especies de arañas, los lepidópteros fueron más consumidos que las hormigas (tratamiento de contraste, $p < 0.01$) y grillos (tratamiento de contraste, $p < 0.01$); en el caso de las hormigas, éstas últimas fueron más



consumidas que los grillos (tratamiento de contraste, $p < 0.01$). Se encontró además que las arañas expuestas al glifosato presentaron un menor consumo de presas en relación con los respectivos controles (Figs. 13-16)



DISCUSIÓN

La respuesta funcional del tipo II encontrada en *Hogna bivittata* y *Lycosa poliostrata* fue esperable, ya que se ha constatado en varias especies de arañas, incluyendo algunas de la misma familia (Hardman & Turnbull, 1974; Hardman & Turnbull, 1980; Wang et al., 2006; Řezáč et al., 2010). La respuesta funcional tipo II, es específicamente útil cuando las poblaciones de insectos plaga se encuentran en bajas densidades (Claver et al., 2003). Se concluye las arañas podrían ser utilizadas en complemento con otras estrategias de manejo de insectos de importancia económica en cultivos de soja, como por ejemplo los insecticidas, ya que podrían controlar las poblaciones de las plagas manteniéndolas a bajas densidades.

Los tiempos de manipulación de ambas especies, en el análisis de la respuesta funcional, fueron menores en *Hogna bivittata* respecto a *Lycosa poliostrata*. Las diferencias encontradas a nivel de los tiempos de manipulación de ambas especies pueden deberse al hecho de que *Hogna bivittata* se alimenta de las presas en lugares expuestos, sin refugiarse (basado en observaciones preliminares de la autora en campo), mientras que *Lycosa poliostrata* lo hace principalmente protegida al interior de su cueva en el suelo (Capocasale, 2001). Lo anterior podría ocasionar que *Lycosa bivittata* se encuentre más expuesta a predadores o a perder sus presas, lo que puede influir en tiempos de manipulación más reducidos. Una tendencia similar se presenta en otras especies que reducen el tiempo de forrajeo dependiendo de la presencia de enemigos predadores (Staing & Magunson, 1976).

Ambas especies llegaron a la asíntota en el modelo, más rápidamente cuando consumieron grillos, con un mayor tiempo de manipulación. Sin embargo, la eficiencia de búsqueda es mayor en los grillos respecto a las demás presas. *Lycosa poliostrata* presenta mayor eficiencia de búsqueda que *Hogna bivittata*, lo que sugiere que *Lycosa poliostrata* puede consumirlos más frecuentemente en el cultivo.



Aunque la respuesta funcional de ambas especies frente a larvas de lepidóptero involucró mayores valores iniciales en las diferentes densidades y previamente a alcanzar la asíntota, los valores máximos de consumo fueron mayores que con otras presas. Esto puede explicarse con base en la poca quitinización y esclerosamiento cuticular de estas larvas, que permite consumir más rápidamente la presa una vez inmobilizada (Ribeiro et al 2008).

Los resultados de la respuesta funcional de *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* frente a hormigas, son el primer registro para la familia. Al igual que en las otras presas, la respuesta funcional fue del tipo II, registrándose menores tiempos de manipulación para *Hogna bivittata* y una mayor eficiencia de búsqueda que *Lycosa poliostrata*. Por el contrario, recientemente se ha registrado la respuesta funcional tipo IV en arañas consumidoras de hormigas de la familia Zodaridae, especie *Zodarion rubidum* (Líznarová & Pekár, 2013). En este caso se constató un aumento y posteriormente una disminución gradual en el consumo de presas, como consecuencia de los mecanismos defensivos de las hormigas cuando se encuentran en grupo. En el caso de las especies de arañas evaluadas, hubo una leve disminución en el consumo de presas a medida que la densidad de presas aumento, pero no fueron suficientes como para ajustarse a una respuesta funcional del tipo IV. Más estudios se deberían hacer sobre este tipo de presa en estas arañas lobo, ya que las hormigas son una presa poco usual en estas arañas y por lo tanto se necesitan más evaluaciones sobre el comportamiento de captura frente a hormigas.

La exposición de las arañas al herbicida glifosato no presentó efectos letales. Sin embargo, ambas especies presentaron una marcada disminución en el consumo de presas, mientras que los tiempos de manipulación calculados aumentaron con el efecto del glifosato, y la eficiencia de búsqueda se vio disminuida. Estos resultados indicarían que el glifosato – al menos en las primeras horas - afecta negativamente el consumo de presas en estas arañas. Estos efectos no fueron los encontrados por



Micharlovaková & Pekár (2009) en arañas lobo, que no bajaron significativamente sus tasas de consumo luego de la exposición al glifosato. La diferencia puede deberse a que estos autores utilizaron menores concentraciones (19,2 g L⁻¹.) que las usadas aquí.

Teniendo en cuenta que ambas especies son potencialmente útiles en el control de plagas, los resultados obtenidos en el presente estudio pueden ser utilizados para complementar con otras estrategias de control de plagas de soja. Sin embargo dentro del manejo convencional del cultivo de soja, es muy frecuente el uso de este herbicida, esta estrategia debería ser replanteada ya que el herbicida glifosato afecta negativamente el potencial controlador que las arañas podrían ejercer sobre insectos plaga. Sin embargo, más estudios deberían hacerse en relación con el efecto que las frecuencias de aplicación pueden tener sobre otros aspectos relacionados al comportamiento de captura, y otros aspectos de la biología reproductora de estas arañas tan frecuentes.



Capítulo 3

DETERMINACION DE LA DIETA DE LA COMUNIDAD DE ARAÑAS LOBO PRESENTES EN CULTIVOS DE SOJA



Introducción

El uso de enemigos naturales en control biológico, no solo requiere de aproximaciones mediante ensayos de laboratorio, que permitan evaluar de manera efectiva si el predador consume la presa, sino además registros de campo que confirmen dicha interacción (Nyffeler & Bentz, 1987; De Bach & Rosen, 1991; Snyder & Wise, 1999). El análisis de la dieta de los organismos predadores presentes en los cultivos, es uno de los principales instrumentos para evaluar la importancia ecológica y el potencial controlador de grupos que se alimentan de los insectos de importancia económica (Altieri, 1999; Jonsson et al., 2008). Muchos de estos trabajos se han realizado en grupos como carábidos (Hatteland et al., 2013), ácaros (Zemeka & Prenerova, 1997) y arañas (Edgar, 1969; Pekár, 2004).

En las arañas, la mayoría de estudios han evaluado el consumo de presas de algunas especies no tejedoras como *Peucetia varidans* de la familia Oxyopidae (Tuner, 1979), *Misumenops pallidus* de la familia Thomisidae (González et al., 2009), y varias especies de licósidos (Nyffeler, 1999), mediante observación directa de las presas consumidas por las arañas en los cultivos. En las arañas tejedoras, muchos trabajos han determinado la dieta, mediante los restos de presas encontrados en las telas (Culin & Yeorgan, 1982; Benamú, 1999; Benamú & Aguilar, 2001; Ibarra-Nuñez et al., 2001; Benamú 2004; Benamú & Viera, 2011, Pompozzi et al., 2013; Garcia et al. 2014). Aunque esta aproximación facilita la estimación directa como el tipo de presa y tamaño en relación con la araña, presenta algunas desventajas. Por ejemplo, el exhaustivo esfuerzo de muestreo necesario para registrar una cantidad significativa de arañas alimentándose, y también la difícil identificación de algunas las presas parcialmente consumidas, generando así sesgos en la evaluación del consumo.

Como paliativo, el surgimiento de nuevas técnicas moleculares permiten una aproximación complementaria, en muchos casos más precisa que estudios en donde



se colectan las presas (Symondson, 2002; Agustí et al., 2003; Garipey et al., 2007). Una de las principales aplicaciones de las técnicas moleculares en estudios ecológicos, consiste en el uso de la reacción en cadena de la polimerasa o PCR, para determinar la composición de la dieta en diferentes grupos de organismos (Garipey et al., 2007; Sint et al., 2011). Esta metodología permite amplificar pequeñas cantidades de ADN, facilitando el trabajo con muestras en donde la cantidad de material genético es poca (Nelson & Cox, 2008). Aunque estos estudios se han realizado principalmente en vertebrados (Symodson et al., 2002), han mostrado ser bastante efectivos en organismos pequeños. Por ejemplo, el uso de la técnica de PCR aplicada artrópodos del suelo, ha permitido una mejor aproximación al conocimiento de las redes tróficas en estos ambientes (Juen & Traugott, 2005).

En el caso de los predadores presentes en el cultivo, los análisis de PCR han sido ampliamente utilizados en los últimos años y han permitido conocer la dieta de algunos predadores difíciles de estudiar, como el caso de los carábidos (King et al., 2010) y arañas (Optavosky et al., 2012). Sin embargo, esta técnica es aún poco empleada debido a los altos costos y a que muchos de los primers (secuencia específica que permite la amplificación de ADN) utilizados son específicos para el tipo de presa, generando algunas limitaciones para evaluar algunos fenómenos, como el canibalismo.

Estudios acerca de la composición de la dieta en arañas presentes en cultivos de importancia económica en Sudamérica, son limitados y se ha enfocado principalmente en arañas de tela presentes en los cultivos. En el caso particular de la soja, se han realizado observaciones acerca del consumo de hormigas del género *Acromyrmex* por parte de arañas del género *Latrodectus* (Pompozzi et al., 2013). Sin embargo todavía no se ha evaluado el espectro completo de presas consumida por la araña, ni su



relación con la etapa fenológica del cultivo, un aspecto importante considerando que las plagas pueden variar según la etapa fenológica del mismo (Ribeiro et al., 2008).

Las arañas de la familia Lycosidae o arañas lobo, pertenecen al gremio de los cazadores de suelo (Uetz et al., 1999; Cardoso et al., 2011) y se consideran un grupo dominante dentro de los predadores, en numerosos cultivos de América del Sur (Armendano & Gonzalez, 2010; Benamú et al., 2010). Son arañas eurípagas (consumen un amplio espectro de presas) y su dieta debería estar determinada fundamentalmente por la abundancia de especies que se encuentran en su hábitat, en este caso, a nivel del suelo del cultivo de soja. Varios estudios se centraron en la composición de la dieta (Edgar, 2009), comportamiento de forrajeo (Walker et al., 1999), respuesta funcional (Hardman y Turnbull, 1974), las interacciones predador-presa (Snyder & Wise, 1999; McNabb et al., 2001) para evaluar la efectividad de las arañas lobo como controladores de plagas. La mayoría de estos trabajos se han centrado principalmente en especies de las zonas Neártica y Paleártica, mientras que la biología de la alimentación y el uso potencial de las especies de otras regiones, como la nuestra, son poco conocidas.

Los registros de las presas son necesarios para evaluar la importancia de las arañas como predadores en agroecosistemas. En Uruguay existen escasos estudios sobre la dieta de las arañas lobo. Aisenberg et al. (2009) estudió la composición de la dieta de dos arañas de las dunas en Uruguay, *Allocosa alticeps* y *Allocosa brasiliensis*, pero la dieta de otras arañas lobo y particularmente las de los cultivos de soja sigue siendo desconocida para Uruguay. Estudiar la composición de la dieta en arañas vagabundas tiene dificultades adicionales, debido a que la mayoría de las arañas lobo no utilizan la seda para la captura de presas, dificultando encontrar la presa o parte de esta después de consumida (Nyffeler et al., 1992). Por lo anterior, el presente trabajo evaluará la composición de la dieta real de las arañas lobo presentes en cultivos de



soja mediante PCR, durante las diferentes etapas fenológicas del cultivo. Se consideraron las etapas fenológicas del cultivo de semilla (período luego de la siembra en la que no se ven nacimiento de plantas), plántula (planta con las primeras hojas expandidas totalmente), floración (planta con presencia de flores), formación de vainas (planta con presencia de vainas en nodos inferiores y superiores) (Fig. 17). Como hipótesis se espera que todas las especies de arañas lobo encontradas, consuman una amplia gama de presas que a su vez varíen en las etapas fenológicas del cultivo de soja.

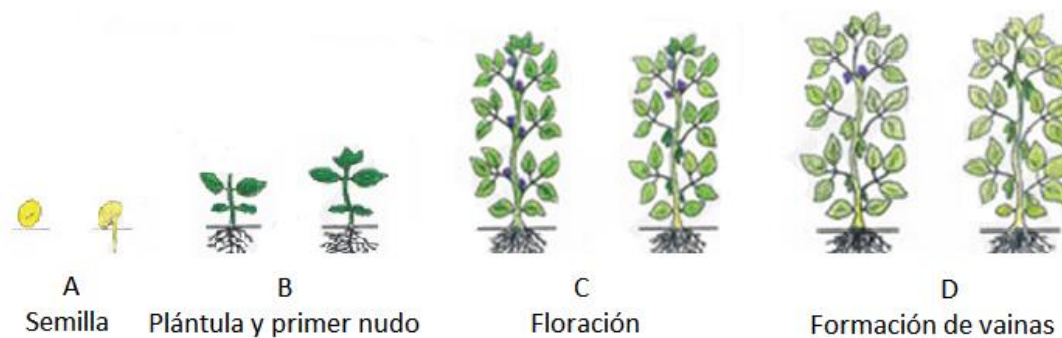


Figura 17: Representación de las etapas fenológicas de muestreo en soja de San José.

Objetivo general

Determinar la dieta de la comunidad de arañas lobo, en los cultivos de soja, analizando fragmentos de ADN por PCR.

Objetivos específicos

Determinar las arañas presentes en cuatro etapas fenológicas importantes del cultivo de soja.



Determinar los tipos de presa que son consumidos por las diferentes especies de arañas recolectadas. Determinar si existe una relación entre el tamaño sobre el tipo de presa consumida.



Materiales y métodos

Área de estudio, colecta y preservación de ejemplares

Las colectas fueron realizadas en 3 diferentes campos de soja del Departamento de San José Uruguay (Fig. 18) ($34^{\circ}19'13.5''S$ $56^{\circ}43'25.3''O$, $34^{\circ}17'55.6''S$ $57^{\circ}03'48.5''O$ y $34^{\circ}14'24.7''S$ $56^{\circ}41'31.8''O$). El paisaje de los cultivos está compuesto por soja con algunos pastizales naturales y árboles en zonas aledañas. Cada campo agrícola tiene 40 Ha mínimas de área cultivada, y la distancia mayor entre ellos es de aproximadamente 15 Km. La soja fue cultivada con siembra directa, y todos tuvieron el mismo tratamiento con glifosato e insecticidas. Se esperó un mínimo de 20 días luego de la aplicación, para evitar los efectos residuales, y bajas poblaciones de insectos plaga.



Figura 18: Mapa de los cultivos de soja en donde se realizaron las recolecciones de arañas lobo. Cada cultivo está indicado con un punto amarillo.

Se realizaron colectas, en cuatro etapas fenológicas del cultivo de soja (Fig. 17), teniendo en cuenta las etapas más críticas en donde es atacado por plagas (en su



mayoría insectos fitófagos) y cuando no las hay. Todos los muestreos fueron realizados a través de colectas nocturnas manuales, con lámpara de minero durante seis horas, se realizó una búsqueda intensiva de ejemplares dentro del cultivo de soja, y en zonas aledañas. Los licósidos recolectados fueron machos, hembras adultas y juveniles. Una vez recolectadas las arañas fueron llevadas al laboratorio donde se les mató por congelamiento. A las pocas horas fueron determinados por especie y conservados en alcohol etílico absoluto. Las muestras fueron procesadas, rotuladas (indicando procedencia) y enviadas por correo al Departamento de Ciencias Biológicas de la Universidad de Illinois Chicago, Estados Unidos en donde se procedió a hacer la extracción de ADN y PCR.

Determinación de las presas mediante extracción de ADN y PCR.

Antes de comenzar la extracción se numeraron los ejemplares, se dejaron secar y se les pesó. Luego se extrajo ADN, mediante el kit de extracción de purificación Blood Mini Kit (QIAGEN) utilizando para la extracción de ADN en pequeñas cantidades de muestras frescas o congeladas.

Todas las extracciones fueron sometidas a una solución de Green SyBR mix, de QIAGEN que fluoresce en presencia de ADN, con primers de los órdenes de insectos Himenoptera, Hemiptera, Diptera, Lepidoptera, Colembola, y Orthoptera (familia Gryllidae, de gran importancia económica para el cultivo), y primers para las arañas de la familia Linyphiidae. Se probaron todos los ADN extraídos de cada araña con todos los primers mencionados. Cada solución fue colocada en un termociclador con cámara sensible a la fluorescencia, en donde se las sometió a más de 100 ciclos de cambio de temperatura. A cada individuo se le registró la presencia o ausencia del ADN específico compatibles con los primers utilizados en la muestra.



Comparación de las dietas

Para determinar la existencia de diferencias significativas entre las dietas de las arañas colectadas y si las dietas variaban en las diferentes etapas del cultivo, se realizó un GLM de distribución Poisson, considerando como variables explicativas la especie de las arañas y la etapa fenológica del cultivo. Se realizaron comparaciones a posteriori a partir del modelo, mediante el análisis de comparación de medias de Fisher. Se realizó un análisis de correspondencias para ver cómo se relacionaban las presas consumidas con las especies de arañas y las etapas fenológicas del cultivo

Se evaluó, además, si el tamaño de las arañas influía en el tipo de presa que capturaban. Para ello se analizaron los pesos de las arañas que consumieron cada tipo de presa, mediante la prueba no paramétrica de Kruskal – Wallis, debido a que las muestras no tuvieron homogeneidad de varianza. Las comparaciones a posteriori se realizaron a través de la prueba Mann- Withney con la corrección de Bonferroni.



RESULTADOS

Recolección y preservación de ejemplares

Se recolectaron 1304 individuos: 561 en la etapa 1 (semilla), 188 en la etapa de plántula, 301 en la etapa de floración, y 254 en la etapa formación de vainas. Las especies más abundantes recolectadas en todas las etapas de muestreo fueron *Lycosa poliostroma* en todas las etapas, y *Lycosa* sp.3 (en las etapas plántula, flor y fonación de vainas) (Fig. 19). Las demás especies fueron recolectadas en baja proporción (menor al 10%). *Pavocosa gallopavo* (Mello-Leitao, 1941) fue colectada solamente en las dos ultimas etapas fenológicas del cultivo.

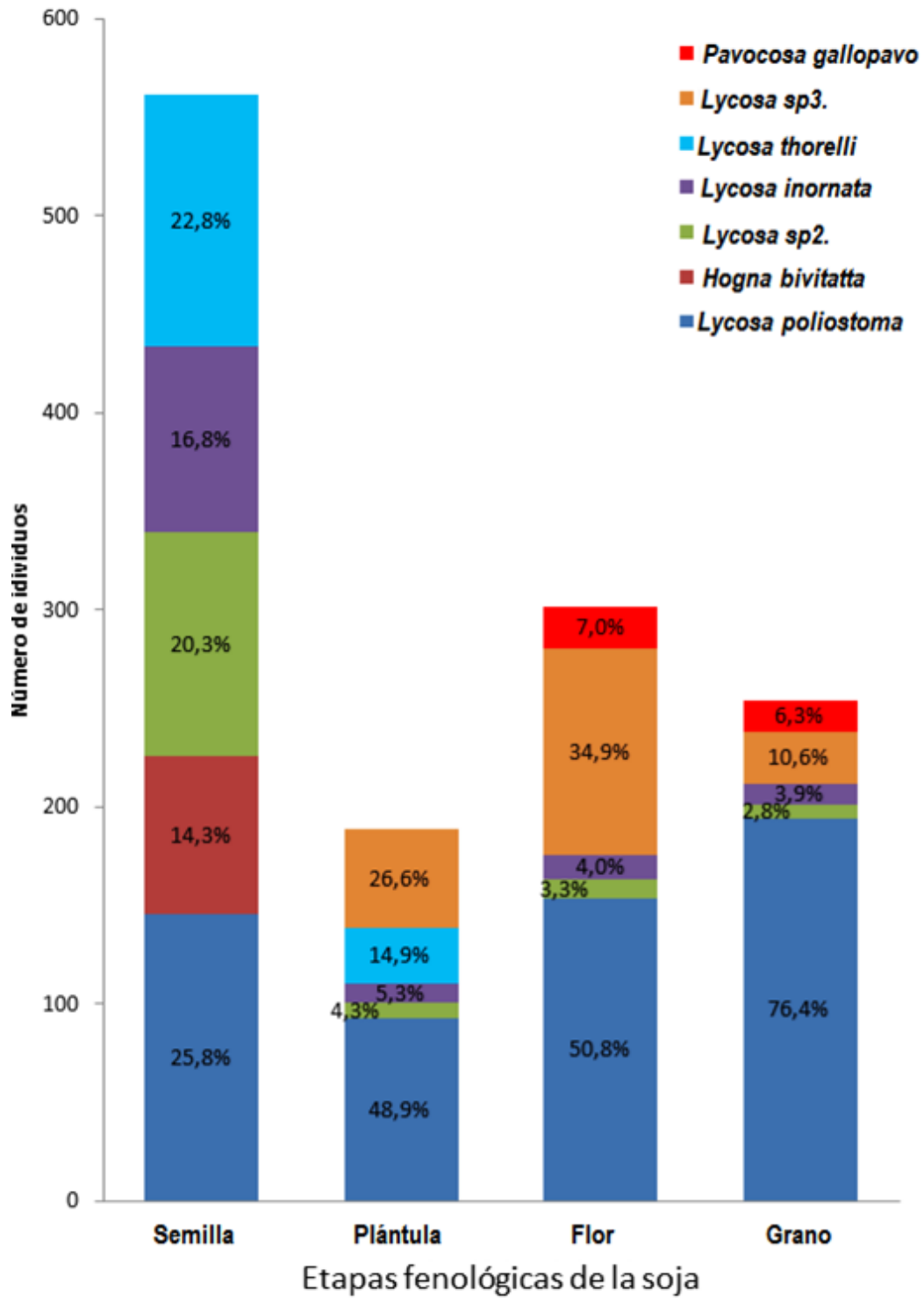


Figura 19: Número de individuos y proporción de especies para cada etapa fenológica en los tres cultivos de soja.



Determinación de la dieta mediante extracción de ADN y utilización de técnicas PCR

Se encontró ADN positivos en 327 arañas, correspondientes a un 25,07% del total de arañas; el 26.2% en la etapa de semilla, 22.9% en la etapa plántula, 22.3% en la etapa de flor y 27.5% en la etapa de flor y grano.

El mayor porcentaje de presas consumidas por arañas fueron dípteros, grillos y colémbolos, en las cuatro etapas fenológicas del cultivo de soja. Sólo se encontró consumo de linífidos en la etapa de semilla y en la etapa de formación de grano. Los himenópteros fueron una de las presas menos consumidas (Figura 20)

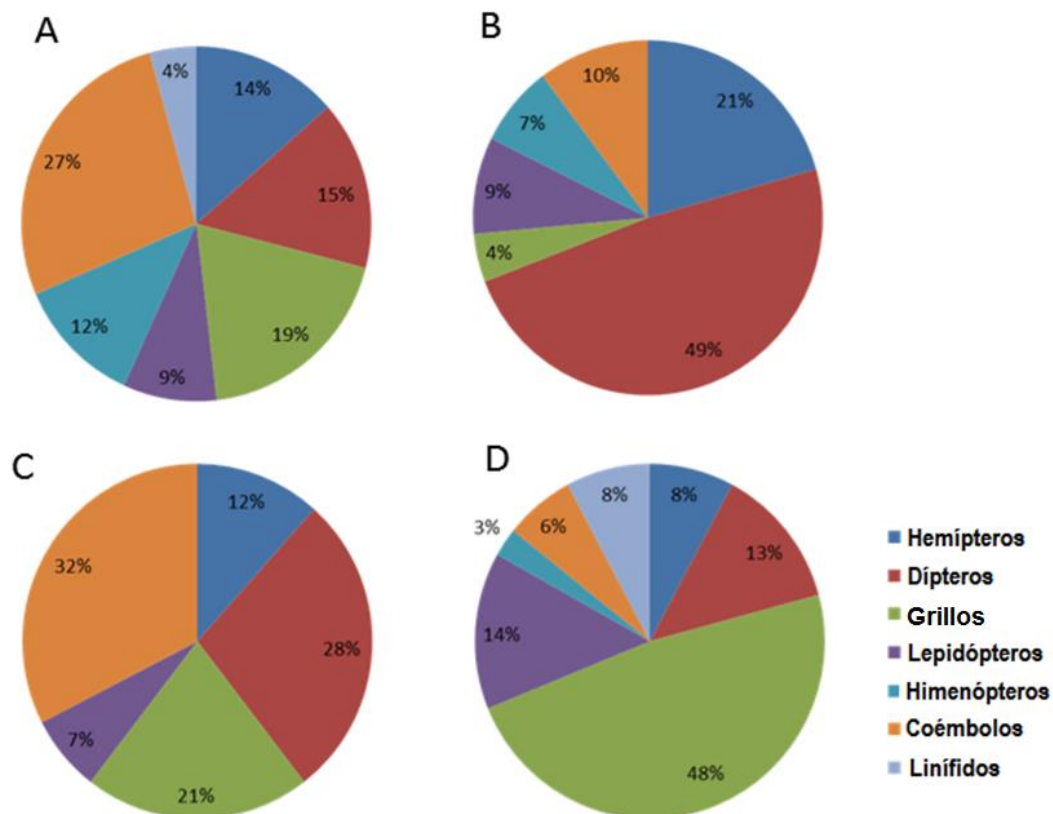


Figura 20. Porcentajes de presas encontradas en todas las arañas lobo en las distintas etapas fenológicas del cultivo semilla(A), plántula (B), floración(C), formación de vainas (D)



La frecuencia de los tipos de presa consumidos varió entre las especies. Los grillos y hemípteros fueron las presas más consumidas por *Lycosa poliostrata*, mientras que en *Hogna bivittata* la presa predominante fueron los colémbolos seguidos por dípteros y linípidos. *Lycosa thorelli* (Keyserling, 1877) y *Lycosa* sp.3, consumieron principalmente colémbolos, y las especies *Lycosa inornata* (Blackwall, 1862) y *Lycosa* sp2 obtuvieron proporciones similares de tipo de presa en sus dietas (Fig. 21).

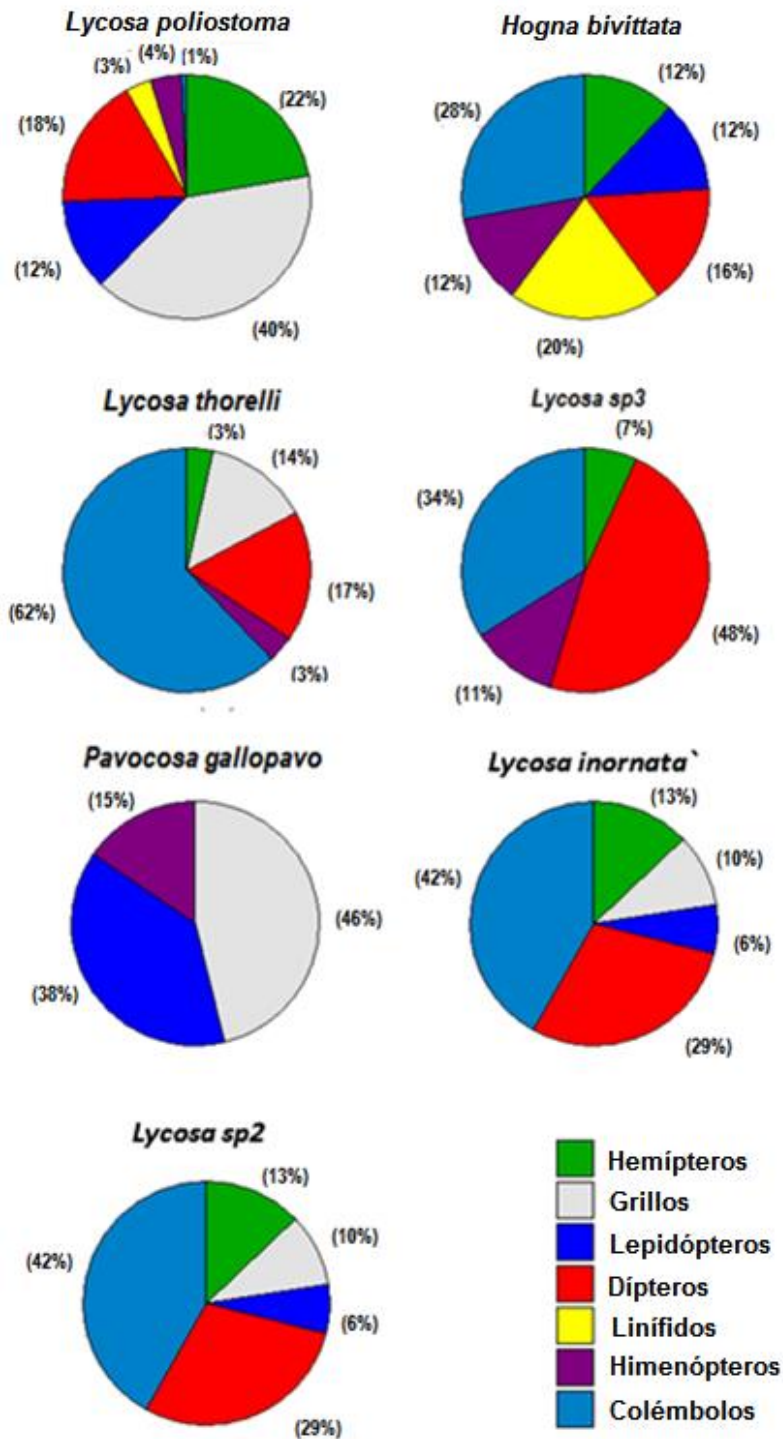


Figura 21: Dieta de las arañas considerando conjuntamente las cuatro etapas fenológicas del cultivo de soja.

Cuando se realizó el GLM se obtuvieron diferencias significativas en las etapas fenológicas del cultivo ($p < 0.01$) y entre las especies de arañas ($p < 0.01$). Las dietas de



las arañas en la etapa de semilla fueron significativamente diferentes a las dietas en las demás etapas fenológicas (etapa de semilla vs etapa de plántula $z = -4,33$ $p < 0.01$, etapa de semilla vs etapa de floración C $z = -3,32$ $p < 0.01$ y etapa de semilla vs etapa de formación de vainas $z = -2.97$ $p = 0.02$). Las otras etapas no presentaron diferencias significativas entre sí. *Lycosa polioostoma* tuvo diferencias significativas frente a las demás especies, al igual que *Lycosa sp3* (Tabla 5). Las demás especies no presentaron diferencias significativas entre sí (Fig. 21). Cuando se realizó el análisis de correspondencias entre las dietas de las arañas, se encontraron similitudes en las dietas de *Hogna bivittata*, *Lycosa thorelli*, *Lycosa sp2* y *Lycosa inornata*, altamente relacionadas con las presas colémbolos, linífidos e himenópteros (Fig. 22). *Lycosa sp3* se encuentra más relacionada con los dípteros y alejada de las demás especies. Por otro lado, se encuentran *Lycosa polioostoma* y *Pavocosa gallopavo* con presas tales como lepidópteros, hemípteros y grillos. Además, la etapa fenológica de semillas se encuentra separada de las demás etapas fenológicas del cultivo.

Tabla 5: Comparaciones a posteriori significativas, del análisis de comparación de medias de Fisher.

Especies		Z	P
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Lycosa sp2</i>	-8.115	< 0.01
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Lycosa inornata</i>	-7.973	< 0.01
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Hogna bivittata</i>	-8.680	< 0.01
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Lycosa thorelli</i>	7.787	< 0.01
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Pavocosa gallopavo</i>	8.515	< 0.01
<i>Lycosa polioostoma</i>	<i>Lycosa sp3</i>	5.131	< 0.01
<i>Lycosa sp3</i>	<i>Lycosa sp2</i>	3.736	< 0.01
<i>Lycosa sp3</i>	<i>Lycosa inornata</i>	-7.973	< 0.01
<i>Lycosa sp3</i>	<i>Hogna bivittata</i>	-4.972	< 0.01
<i>Lycosa sp3</i>	<i>Lycosa thorelli</i>	3.234	0.02



<i>Lycosa sp3</i>	<i>Pavocosa gallopavo</i>	$z=4.647$	< 0.01
-------------------	---------------------------	-----------	----------

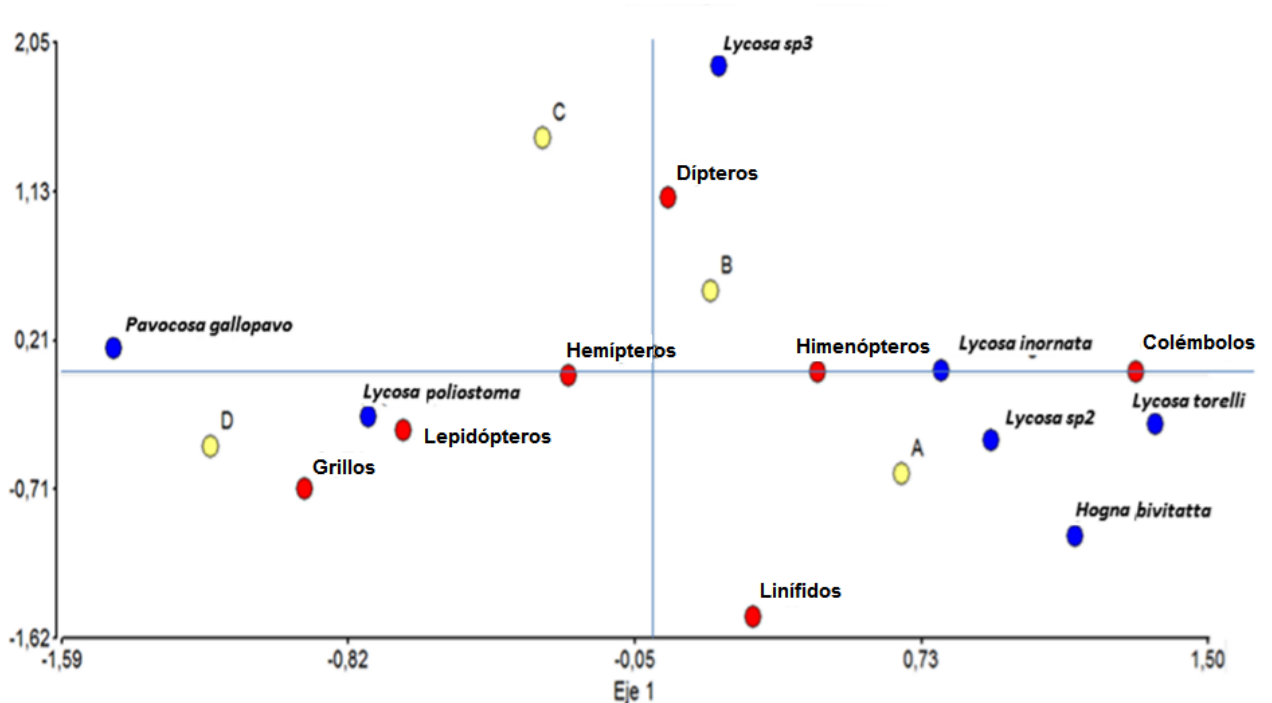


Figura 22: Análisis de correspondencias entre las etapas de muestreo de los cultivos de soja, las presas y la especie predatora.

Cuando se compararon los pesos de las arañas que habían consumido cada tipo de presa, se encontraron diferencias significativas ($H=146,7$, $p<0.01$). Los colémbolos fueron consumidos por las arañas más pequeñas, y fueron significativamente diferentes de las arañas que consumieron dípteros ($U=1605$, $p<0.01$), grillos ($U=269.5$, $p<0.01$), hemípteros ($U=234.5$, $p<0.01$), lepidópteros ($U=179$, $p<0.01$) y linífidos ($U=142$, $p<0.01$). Los grillos fueron consumidos por arañas de mayor tamaño, y fueron significativamente mayores a las arañas que consumieron dípteros ($U=974.5$, $p<0.01$), himenópteros ($U=575.5$, $p<0.01$) y linífidos ($U=126.5$, $p<0.01$). Los dípteros fueron consumidos por arañas de un peso menor a los 110 mg, y fueron significativamente diferentes a los tamaños de las arañas que capturaron hemípteros ($U=789.5$, $p <0.01$), y lepidópteros ($U=657$, $p<0.01$) (Figura 23).

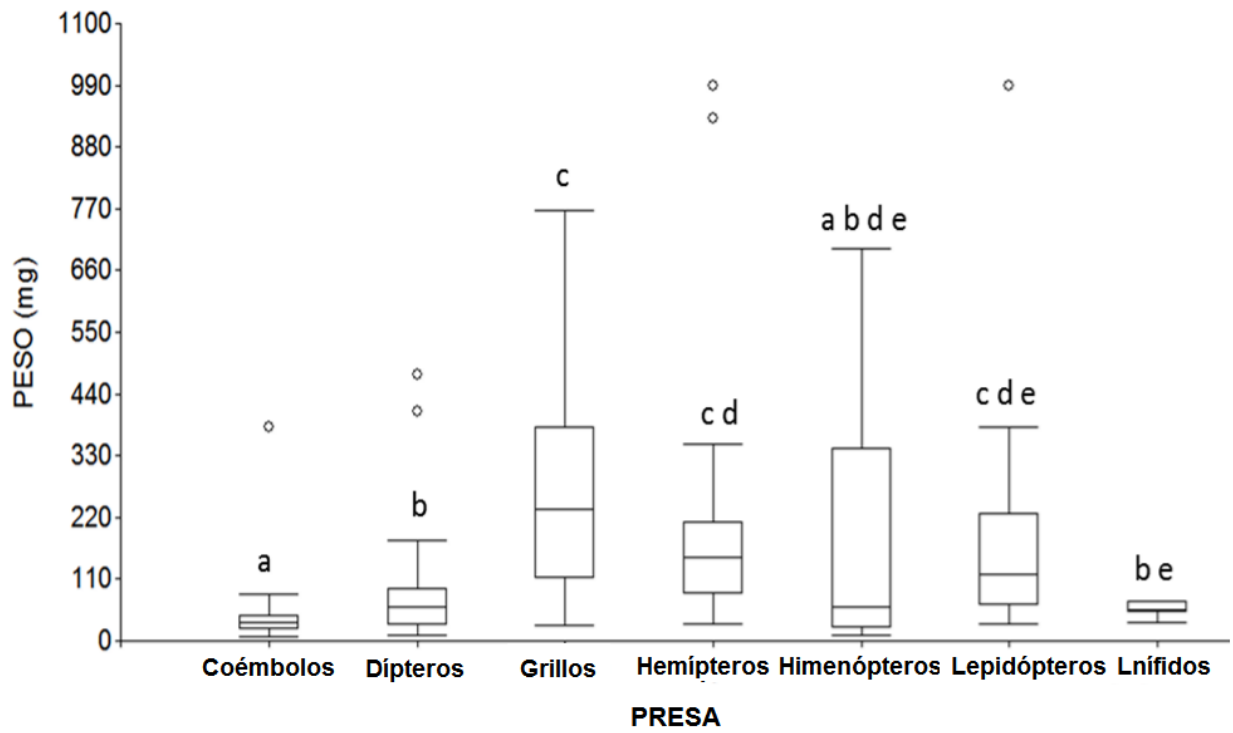


Figura 23: Box plot del peso de la araña en miligramos en función al tipo de presa. La media está representada con un punto. Los puntos vacíos representan outliers, Los valores significativamente diferentes están representados con diferente letra



Discusión

La técnica de PCR fue efectiva para detectar el consumo de presas en todas las especies de arañas lobo. Debido a los bajos porcentajes de presas encontradas en arañas, parece haber un bajo consumo de presas por parte de las arañas. Sin embargo, pudo deberse a que el ADN de las presas comienza a desnaturalizarse a las pocas horas después del consumo (Dodd et al., 2003; Greenstone & Sufran 2003) y no necesariamente a que las arañas consumieran pocas presas.

Las arañas presentes en los cultivos de soja consumen una amplia variedad de insectos, dentro de los órdenes evaluados en este trabajo y todas las especies resultaron ser de importancia económica para el cultivo de soja. Por ejemplo, en los lepidópteros, las larvas de especies como *Anticarsia gemmatalis* o *Epinotia apoema*, consumen hojas y están presentes en la planta hasta que esta comienza a secar. En los hemípteros, ninfas de las especies *Nazara viridula* y *Dichelops furcatus*, entre otras, consumen los granos del cultivo, produciendo grandes pérdidas aún en bajas densidades poblacionales. Por otro lado los grillos de la familia Gryllidae consumen a la planta en sus etapas iniciales. Este consumo de presas se registró a lo largo del desarrollo del cultivo y varió en las diferentes etapas fenológicas, demostrando no sólo que se mantienen a lo largo del desarrollo del cultivo, sino que además pueden adaptarse al consumo de una amplia variedad de presas como sucede en otras especies (Tuner, 1979; Wilder, 2012). En especies de arañas lobo del género *Pardosa* se ha podido demostrar por medio de PCR un amplio consumo de áfidos en cultivos orgánicos (Kuusk & Ekbom, 2010).

No se pudo evaluar de manera completa la predación intragremio, debido a la falta de especificidad de los primers disponibles para detectar ADN de arañas de la misma familia. Pero fue posible detectar el consumo sobre otras arañas como los linífidos. El hecho de que las arañas lobo hayan consumido en bajas proporciones a otros



enemigos naturales de los insectos, sugiere que las especies evaluadas podrían ser potencialmente compatibles con estos otros predadores, factor muy importante en el control de plagas (Wise & Chen 1999, Lensing & Wise 2004, Birkhofer et al. 2007). Este aspecto debería evaluarse mediante otro tipo de aproximaciones que incluyan el uso de primers más específicos, complementando con observaciones en condiciones de laboratorio.

Lycosa poliostrata presentó una dieta diferente a las demás especies de arañas recolectadas, debido posiblemente a que se refugia en cuevas en el suelo (Capocasale, 2001), mientras que las demás especies se encuentran en trepadas en tallos y hojas de la soja y en los pastos. Además *Lycosa poliostrata* presenta mayor tamaños que las demás especies de licósidos, permitiéndole capturar presas más grandes como grillos y adultos de lepidópteros. Esta especie también se encontró abundante en el cultivo de soja y pudo variar su consumo de presas a lo largo del desarrollo del cultivo. Resultados similares fueron encontrados en arañas lobo del género *Pardosa*, que cambian su dieta según la época del año, adaptándose a las presas presentes en el ecosistema en ese momento (Tuner, 1979). Esto indica que *Lycosa poliostrata* es un predador importante en este tipo de ecosistema y se deberían aumentar los estudios para evaluar su potencial controlador sobre éstos y otros insectos plaga.

Hogna bivittata presentó una dieta similar a la mayoría de las arañas lobo, como *Lycosa sp2*, *Lycosa inornata* y *Lycosa thorelli*, en donde los colémbolos forman una parte importante de la dieta. Este es un caso similar a lo encontrado en otras especies eurífagas (Agusti et al., 2003). *Lycosa sp3* presentó también una marcada diferencia en su dieta con respecto a las demás especies, y fue encontrada sólo en las etapas posteriores a semilla. Esta presencia puede estar relacionada a los tipos de presa que van apareciendo en el cultivo. Sin embargo más estudios deberían realizarse; por



ejemplo, conocer los sitios en donde se encuentra con mayor frecuencia (suelo o sobre las plantas).

Las arañas que consumieron las presas analizadas presentaron diferencias significativas en los pesos, sugiriendo que el tamaño juega un papel importante en el tipo de presa que pueden capturar estas arañas (Nentwig & Wissel 1986). Esta variación en los tamaños, puede ser un factor que les permita coexistir en un mismo ecosistema, ya que la variación en sus dietas puede reducir la competencia entre las especies (Bolnick et al., 2010).

Este trabajo es el primer registro de la dieta de las arañas lobo en cultivos de soja de América del Sur. Las arañas lobo estudiadas mostraron tener una dieta polífaga y ser capaces de capturar varios tipos de presas, mostrando una plasticidad predatora que comparten con otras arañas (Rovner, 1980; Carducci & Jakob, 2000; Li & Lee, 2004). Las arañas lobo parecen presentar una depredación importante sobre los insectos del cultivo de soja, lo que hace interesante estudiar sus interacciones con los demás artrópodos, para poder evaluar su impacto sobre el control de insectos plaga en este cultivo. Evaluar más a fondo aspectos como la depredación intragremio, y los sitios en donde se encuentran las diferentes especies en el cultivo, incrementarán el conocimiento que se tiene sobre la ecología del grupo de arañas lobo en el cultivo de soja, y su potencial controlador para lograr integrarlas en un MIP.



DISCUSIÓN GENERAL Y CONCLUSIONES

En el presente trabajo se evaluó la versatilidad predatora y el potencial controlador de dos arañas sobre algunos insectos de importancia económica en cultivos soja, desde una perspectiva comportamental y ecológica.

Lycosa poliostrata y *Hogna bivittata* son capaces de consumir presas que presentan diferentes estructuras y comportamientos defensivos. Las presas grillos, hormigas y larvas de lepidóptero son de importancia económica en los cultivos de soja. El consumo de hormigas *Acromyrmex* fue registrado por primera vez en arañas de esta familia en condiciones de laboratorio, siendo estas presas raramente consumidas por predadores debido a los comportamientos defensivos y el bajo valor nutricional (Pekár 2004, Nelson & Jackson 2006, Sherbrooke & Schwen 2008). El repertorio de captura encontrado en ambas especies fue similar y coincide con reportes en otras especies de la misma familia (Rovner 1980). Los tiempos de inmovilización obtenidos en las experiencias de captura y los tiempos de manipulación calculados a partir de la respuesta funcional, en cada una de las especies evaluadas, tuvieron un comportamiento similar en los tres tipos de presa evaluados. Estos resultados son esperables debido a que el tiempo de inmovilización forma parte del tiempo de manipulación, por lo tanto tiempos de inmovilización más largos pueden determinar tiempos de manipulación mayores. Los largos tiempos de manipulación e inmovilización pueden estar relacionados con los costos de captura de presas (Stephen & Krebs 1986), sugiriendo que ambas especies tienen similares costos en la captura pero que varían según el tipo de presa. Sugiere además que los grillos pueden ser los más costosos a la hora de capturar, seguidos en orden de complejidad de captura por larvas de lepidóptero. Sin embargo, el costo de captura podría estar compensado por los aportes nutricionales de las presas, ya que los grillos y los



lepidópteros, pese a tener los mayores tiempos de inmovilización, tuvieron las mayores tasas de aceptación.

Ambas especies mostraron una respuesta funcional del tipo II, característica que coincide con la mayoría de los registros en arañas (Wise 1993). Esto indicaría, que cuando los insectos están en bajas densidades poblacionales, estas arañas podrían mantener las poblaciones controladas, pero si las densidades aumentan en relación a las arañas, estas no podrían ser utilizadas para el control, y se deberían tener en cuenta junto con otros manejos alternativos.

Este trabajo es el primero en registrar la respuesta funcional de las arañas lobo ante hormigas; los únicos registros en arañas con esta presa son de la familia Zodariidae (Lizarová & Pekar 2013), que muestran una respuesta funcional del tipo IV. Este tipo de respuesta ocurre debido a que las hormigas en grandes densidades pueden atacar al predador, disminuyendo su potencial controlador. Aunque se vio en algunos casos, ataque al predador por parte de las hormigas y una disminución en el consumo de presas a medida que la densidad aumenta, como sucede en la respuesta funcional tipo IV, esta disminución no fue significativa como para ajustarse mejor a este tipo de curva.

Se demostró entonces, que las arañas Lycosidae son predadores que pueden jugar un papel importante en el control de plagas en soja. Sin embargo, la exposición a glifosato produjo una disminución en su capacidad predatora a corto plazo. Efectos similares se han registrado en *Alpaida venilliae* (Benamú et al 2010), que no pudieron construir telas orbiculares completas luego de la exposición a glifosato. Pese a que no se encontraron efectos letales ante glifosato, los efectos subletales afectan fundamentalmente el comportamiento de captura, imprescindible para ejercer cierto control de insectos, coincidiendo con Benamú et al (2010). Estos resultados deberían



tenerse en cuenta en el manejo de soja, ya que en nuestro país es frecuente el uso como herbicida de glifosato. Su aplicación puede estar potenciando el desarrollo de plagas debido a la disminución en la capacidad predadora de arácnidos y otros animales producida por este herbicida. Adicionalmente, deberían evaluarse los efectos de otros agroquímicos usados frecuentemente en los cultivos, como metoxifenocidas, diamidas y piretroides, que probablemente reduzcan el potencial controlador de estas arañas así como lo hacen con otras especies (Řezáč et al 2010).

El análisis de la dieta de la comunidad de arañas lobo del cultivo demostró que estas arañas, a pesar de tener comportamientos de captura y tasas de aceptación similares, consumen diferentes tipos de presa en el cultivo, complementándose en el consumo de presas plaga. Esta característica puede ser una explicación a su coexistencia en un mismo sitio, ya que disminuirían la competencia por los recursos (Bolnick et al., 2010). A su vez las arañas variaron su dieta según la etapa fenológica del cultivo, que pudo estar acompañado al cambio en la densidad de las plagas más frecuentes. Estos cambios en la dieta muestra la propiedad que tiene estos predadores de adaptarse a los cambios en el ambiente, capturar presas de varios tipos. Por lo tanto, pueden alimentarse en todas las etapas del cultivo, permaneciendo en altas densidades a pesar de no encontrarse algún tipo de plaga específica, como es en el caso de los parasitoides.

Pese a que se demostró que las arañas lobo de los cultivos de soja tienen un importante consumo de insectos, poco se pudo evaluar del verdadero consumo sobre insectos plaga, ya que solo se discriminó por algunos órdenes y familias. Tampoco se pudo evaluar efectivamente la predación intragremio, siendo un factor importante para evaluar el potencial controlador. De todas maneras, las arañas evaluadas como presas fueron poco consumidas, dando un primer indicio de una baja predación hacia las arañas de la familia Lyniphiidae.



Conclusiones Generales.

- Las especies *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* son capaces de consumir presas de importancia económica en cultivos de soja de Uruguay. El comportamiento de captura, pese a ser muy similar entre especies de esta familia, les permite capturar presas muy diferentes, indicando una gran versatilidad predatora.

- Las especies *Lycosa poliostrata* y *Hogna bivittata* presentan una respuesta funcional del tipo II característica de las arañas. La exposición residual al glifosato les causa efectos subletales, disminuyendo su capacidad predatora en las primeras horas de exposición. Estos efectos seguramente son producidos en todos los campos de soja que utilizan glifosato para controlar malezas.

- La comunidad de arañas lobo de los cultivos de soja en San José presenta un consumo marcado de insectos, muchos de ellos de importancia económica. Este hallazgo permite apoyar que las arañas de esta familia son predadores importantes para incorporar a un manejo integrado de plagas, y que son capaces de adaptarse a consumir nuevas presas. Este es un factor a destacar, si se tiene en cuenta que pueden aparecer insectos que se transformen, por sus cambios de densidad, en nuevas plagas a los cultivos.

-Todas las características evaluadas en este trabajo: el comportamiento de captura, la respuesta funcional, y la dieta, indican que las arañas de la familia Lycosidae poseen una versatilidad predatora que les permite adaptarse rápidamente a las presas presentes en el ecosistema, confirmando que son predadores muy importantes dentro del cultivo de soja y deberían tenerse en cuenta en el MIP de estos cultivos tan



importantes y extendidos en nuestro país. También se aconseja la disminución o nula aplicación de desmalezantes (glifosato) teniendo en cuenta los efectos a corto, mediano y largo plazo que tienen, no solo como contaminantes, sino mermando el potencial predador en las cascadas tróficas.



Bibliografía

- Agustí, N. , Shayler, S. P. , Harwood, J. D., Vaughan, I. P., Sunderland K. D & Symondson, W. O. C. 2003. Collembola as alternative prey sustaining spiders in arable ecosystems: prey detection within predators using molecular markers. *Molecular Ecology*, 12: 3467–3475.
- Aisenberg, A., González, M., Laborda, A., Postiglioni, R. & Simó M. 2009. Reversed cannibalism, foraging and surface activities of *Allocosa alticeps* and *Allocosa brasiliensis* (Lycosidae): two wolf spiders from coastal sand dunes. *Journal of Arachnology*, 37 2: 135 -138.
- Altieri, M. 1999. Agroecología: Bases científicas para una agricultura sustentable. Editorial Nordan–Comunidad, Lima-Perú. 338 pp.
- Amalin, D.M., Peoa, J.E., McSorley, R., Browning, H.W. & Crane J.H. 2001. Comparison of different sampling methods and effect of pesticide application on spider populations in lime orchards in South Florida. *Environmental Entomology*, 30: 1021-1027.
- Ambrose D.P., Rajan, S.J. & Kumar, A.G. 2008. Impact of insecticide Synergy-505 on the functional response of a nontarget reduviid predator *Rhynocoris marginatus* (Fabricius) (Heteroptera: Reduviidae) feeding on *Spodoptera litura* (Fabricius) (Lepidoptera: Noctuidae). *Journal of Biological Control*, 22: 283- 290.
- Armendano, A. & González, A. 2010. Comunidad de arañas (Arachnida, Araneae) del cultivo de alfalfa (*Medicago sativa*) en Buenos Aires, Argentina. *Revista de Biología Tropical*. 58 (2): 757-767.
- Arthurs, S., McKenzie, C. L., Chena, J., Dogramacia, M. ,Brennana, M., Houbena, K. & Osborne, L. 2009. Evaluation of *Neoseiulus cucumeris* and *Amblyseius swirskii* (Acari: Phytoseiidae) as biological control agents of chilli thrips, *Scirtothrips dorsalis* (Thysanoptera Thripidae) on pepper. *Biological Control* 49: 91–96.
- Balfour, R.A. & Rypstra, A.L. 1998. The influence of habitat structure on spider density in a no-till soybean agroecosystem. *Journal of Arachnology* 26:221- 226.
- Bardwell, C.J. & Averill, A.L. 1997. Spiders and their prey in Massachusetts cranberry bogs. *Journal of Arachnology* 25:31-41.
- Bartos, M. 2011. Partial dietary separation between coexisting cohorts of *Yllenus arenarius* (Araneae: Salticidae). *The Journal of Arachnology* 39:230–235.
- Begon, M., Townsend, C. R. & Harper, J.L., 2006. Ecology, From Individuals to Ecosystems. Fourth Edition, Blackwell Publishing, 752 pp.
- Benamú, M. 1999. Estudio preliminar de la araneofauna presente en mandarina cultivada en Vitarte, Lima, Perú. *Revista Peruana de Entomología* 41: 154-157.
- Benamú, M. 2004: Estudio comparativo de la diversidad de arañas de un campo en abandono y un cultivo convencional de limonero (*Citrus limon* [L.] Burm.) en Rincón del Cerro, Montevideo, Uruguay. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología, Programa de Desarrollo en las Ciencias Básicas PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Universidad de la República (Montevideo – Uruguay). pp.: 136.



- Benamú, M. 2010. Composición y estructura de la comunidad de arañas en el sistema de cultivo de soja transgénica. Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad de La Plata (UNLP), La Plata, Buenos Aires – Argentina. pp.: 218.
- Benamú, M. & Aguilar, P. 2001. Araneofauna presente en huertos de manzano del valle de Mala (Cañete, Perú). *Revista Peruana de Entomología* 42: 199-210.
- Benamú, M.A., Schneider, M.I., Sanchez, N.E., 2010. Effects of the herbicide glyphosate on biological attributes of *Alpaida veniliae* (Araneae, Araneidae), in laboratory. *Chemosphere* 78, 871–876
- Benamú, M.A., Schneider, M.I., González, A, Sánchez, N. 2013 Short and long-term effects of three neurotoxic insecticides on biological and behavioural attributes of the orb-web spider *Alpaida veniliae* (Araneae, Araneidae): implications for IPM program. *Ecotoxicology* 22, 1155-1164.
- Benamú M.A., Schneider M. I, Pineda S., Sanchez N.E. & Gonzalez A. 2007. Sublethal effects of two neurotoxic insecticides on *Araneus pratensis* (Araneae: Araneidae). *Communications in Applied Biological Sciences*, Ghent University 72(3):557-559.
- Benamú, M.A. & Viera, C. 2011. Las arañas en los agroecosistemas. pp.: 203-215. En: *Arácnidos de Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología*. C. Viera (Ed.). Ediciones de la Banda Oriental, Montevideo, Uruguay. 240 pp.
- Bentancurt, C.M. & Scatoni, I.B., 2010. Guía de insectos y acaros de importancia agrícola y forestal en el Uruguay. Tercera edición. Talleres Gráficos de Editorial Hemisferio Sur. Montevideo, Uruguay. 582 pp.
- Bentancurt, C.M., Scatoni, I.B. & Morelli, E. 2009. *Insectos del Uruguay*. Facultad de Agronomía-Facultad de Ciencias, Montevideo Uruguay.
- Birkhofer, K., Gavish-Regev, E., Endlweber, K., Lubin, D., von Berg, K., Wise D. H. & Scheu, S. 2008. Cursorial spiders retard initial aphid population growth at low densities in winter wheat. *Bulletin of Entomological Research* 98: 249-255.
- Birkhofer, K., Scheu, S. & Wise, D. H. 2007. Small-scale spatial pattern of web-building spiders (Araneae) in alfalfa: Relationship to disturbance from cutting, prey availability and intraguild interactions. *Environmental Entomology* 36: 801-810.
- Blumstein, D.T., Evans, C.S. & Daniel, J.C. 2000. JWatcher 0.9. An introductory user's guide. <http://www.jwatcher.ucla.edu>
- Bolnick, D.I., Ingram, T., Stutz, W.E., Snowberg, L.K., Lau, O.L. & Paull, J.S. (2010). Ecological release from interspecific competition leads to decoupled changes in population and individual niche width. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277: 1789–1797.
- Capocasale, R. 2001. Redescrición de *Lycosa poliostrima* (c. L. Koch) (Araneae, Lycosidae). *Revista Iberica de Aracnología*, 3: 79-86.



- Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J.A. 2011. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. PLoS ONE 6(6): e21710. doi:10.1371/journal.pone.0021710.
- Carducci, J. & Jakob, E. 2000. The effect of rearing environments on the behavior of a jumping spider. Animal Behaviour 59(1):39-46.
- Chapman, R.F., Simpson, S.J. & Douglas, A. E. 2013. The Insects: Structure and Function. Fifth Ed. Cambridge Univ. Press. 929 pp.
- Claver, M.A., Ravichandran, B., Khan, M.M. & Ambrose, D.P., 2003. Impact of cypermethrin on the functional response, predatory and mating behaviour of a non-target potential biological control agent *Acanthaspis pedestris* (Stal) (Het., Reduviidae). Journal of Applied Entomology, 127: 18–22.
- Colborn, T., vom Saal, F.S. & Soto, A.M. 1993. Developmental effects of endocrine-disrupting chemicals in wildlife and humans. Environmental Health Perspective, 101:378-384.
- Collings, J.B. 1997. The effects of the functional response on the bifurcation behavior of a mite predator–prey interaction model. Journal of Mathematical Biology, 36: 149-168.
- Crawley, M J. 2013. The R Book. John Wiley & Sons, 1051 pp.
- Culin, J.D. & Yeagan, K.V. 1982. Feeding behavior and prey of *Neoscona arabesca* (Araneae:Araneidae) and *Tetragnatha laboriosa* (Araneae:Tetragnathidae) in soybean fields. Entomophaga, 27:417–424.
- Dangles, O., Ory, N., Steinmann, T., Christides, J.P. & Casas, J.. 2005. Spider's attack versus cricket's escape: velocity modes determine success Bionomics of *Nemobius*. Animal Behaviour, 2006, 72, 603-610.
- DeBach, P. & Rosen, D. 1991. Biological Control by Natural Enemies, 2^{da} edición, Cambridge university press, New york USA.
- Delalibera Jr. & Hajek, A.E., 2004. Pathogenicity and specificity of *Neozygites tanajoae* and *Neozygites floridana* (Zygomycetes: Entomophthorales) isolates pathogenic to the cassava green mite. Biol. Control 30, 608–616.
- Díaz-Zorita & Duarte 2004. Manual práctico para la producción de soja. Editorial Hemisferio sur, Buenos Aires, Argentina, 230 pp.
- Dieng, H., Boots M, Tuno, N., Tsuda, Y. & Takagi M. 2003 Life history effects of prey choice by copepods: implications for biocontrol of vector mosquitoes. Journal of the American Mosquito Control Association. 19(1):67-73.
- Driesche, R.V. & Bellows, T.S. 2011. Biological Control. Springer, US, 539 pp.
- Edgar, W.D. 1969. Prey and predators of the Wolf spider *Lycosa Zugubris*. Journal of Zoology, London, 159:405-411.
- Edgar, W.D. 2009. Prey and predators of the Wolf spider *Lycosa lugubris*. Journal of Zoology, 159(4):405–411.
- Foelix, R. 2010. Biology of spiders, 3 edition. Oxford university press, 432pp.



- Gabbutt, P.D. 1959. The Bionomics of the Wood Cricket, *Nemobius sylvestris* (Orthoptera: Gryllidae) Source: Journal of Animal Ecology, 28: 15-42
- Garipey, T.D., Kuhlmann, U., Gillott, C., Erlandson, M. 2007 Parasitoids predators and PCR: the use of diagnostic molecular markers in biological control of Arthropods. Journal of Applied Entomology, 131: 225–240.
- Garry, V.F. 2004. Pesticides and children. Toxicology and Applied Pharmacology, 198: 152 – 163.
- González, A., Liljestrom, G., Minervino, E., Castro, D., Gonzalez, S & Armendano, A. 2009. Predation by *Misumenops pallidus* (Araneae: Thomisidae) on insect pests of soybean cultures in Buenos Aires Province, Argentina. Journal of Arachnology, 37: 282-286.
- Greenstone, M.H. 1999. Spider predation: how and why we study it. Journal of Arachnology 27:333–342.
- Greenstone, M. H., & Shufran, K. A. 2003. Spider predation: species-specific identification of gut contents by polymerase chain reaction. The Journal of Arachnology 31:131-134.
- Griffiths, D. 1980. Foraging costs and relative prey size. American Naturalist, 116: 743-752.
- Hardman, J. M. & Turnbull, A. L. 1974. The Interaction of Spatial Heterogeneity, Predator Competition and the Functional Response to Prey Density in a Laboratory System of Wolf Spiders (Araneae: Lycosidae) and Fruit Flies (Diptera: Drosophilidae). Journal of Animal Ecology, 43: 155-171
- Hardman, J. M. & Turnbull, A. L. 1980. Functional response of the wolf spider, *Pardosa vancoveri*, to changes in the density of vestigial-winged fruit flies. *Researches on Population Ecology* 21:233-259.
- Hatteland, B.A., Haukeland, S., Roth, S., Brurberg, M.B. & Vaughan I.P. 2013 Spatiotemporal Analysis of Predation by Carabid Beetles (Carabidae) on Nematode Infected and Uninfected Slugs in the Field. PLOS ONE 8(12) e82142.
- Heong, K.L., Bletth, S. & Rubia, E.G. 1991. Prey preference of the wolf spider, *Pardosa pseudoannulata* (Boesenberg et. Strand). *Researches on Population Ecology*, 32:179-186.
- Holland, J.M., Perry, J.N. & Wildner, L. 1999. The Within field spatial and temporal distribution of arthropods in winter wheat. Bulletin of Entomological Research, 89 499- 513.
- Hölldobler B. & Wilson, E.O. (1990) The Ants. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. The Canadian Entomologist 91(5): 293–320.
- Ibarra-Núñez, G., García, J.A., López, J.A. & Lachaud, J.P. 2001. Prey analysis in the diet of some ponerine ants (Hymenoptera: Formicidae) and web-building spiders (Araneae) in coffee plantations in Chiapas, Mexico. Sociobiology 37: 723–755.
- Jackson, R. R. & Blest, A. D. 1982. The biology of *Portia fimbriata*, a web-building jumping spider (Araneae, Salticidae) from Queensland: utilization of webs and predatory versatility. Journal of Zoology, 196: 255-293.



- Jackson, R.R. & Hallas S.E.A., 1986. Predatory versatility and intraspecific interactions of spartaeine Jumping spiders (Araneae: Salticidae): *Brettus adonis*, *B. cingulatus*, *Cyrba algerina*, and *Phaeacius sp. indet.* New Zealand Journal of Zoology 13(4): 491-520.
- Japyassú, H. F., & Viera, C. 2002. Predatory plasticity in *Nephilengys cruentata* (Araneae, Tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. Behaviour 139, p. 529-544
- Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R., 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. Biol. Rev. 79, 337–349.
- Jonsson, M., Wrattena, S.D., Landis, D.A. & Gurr, G.M. 2008. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods. Biological Control, 45(2): 172-175
- Juen, A. & Traugott, M. 2005. Detecting predation and scavenging by DNA gut-content analysis: a case study using a soil insect predator–prey system. Oecologia 142, 244– 252.
- King, R. A., Vaughan, I.P., Bell, J., Bohan, D.A. & Symondson, W. O. C. 2010. Prey choice by carabid beetles feeding on an earthworm community analyzed using species- and lineage-specific PCR primers. Molecular Ecology, 19: 1721–1732.
- Kuusik, A.K. & Ekblom, B. 2010. Lycosid spiders and alternative food: behaviour and implications for biological control. Biological Control, 55: 20-26.
- Leiss, J.K. & Savitz, D.A.. 1995. Home pesticide use and childhood cancer: a case-control study. American Journal of Public Health, 85(2): 249-252.
- Lensing, J. R. & Wise, D. H. 2004. A test of the hypothesis that a pathway of intraguild predation limits densities of a wolf spider. Ecological Entomology 29: 294-299.
- Li, D. & Lee, W.S. 2004. Predator-induced plasticity in web-building behaviour. Animal Behaviour, 67(2): 309–318.
- Líznarová, E. & Pekár, S. 2013. Dangerous prey is associated with a type 4 functional response in spiders. Animal Behaviour, 85(6): 1183–1190.
- Luck, R. F., van Lenteren, J. C., Twine, P. H., Juenen, L. & Unruh, T. 1979. Prey or host searching behavior that leads to a sigmoid functional response in invertebrate predators and parasitoids. Researches on Population Ecology, 20: 257-264.
- Maloney, D., Drummond, F.A. & Alford, R. 2003. Spider predation in agroecosystems, can spiders effectively control pest populations. Maine Agricultural and Forest Experiment Station Technical Bulletin 190:1–32.
- Mansour, F., Rosen, D. & Shulov, A., 1980a. Functional response of the spider *Cheiracanthium mildei* (Arachnida, Clubionidae) to prey density. Entomophaga 25 (3): 313–316.
- Marc, P. & Canard, A. 1997. Maintaining spider biodiversity in agroecosystems as a tool in pest control. Agriculture, Ecosystems & Environment, 62:229-235.



- McNabb, D. M., J. Halaj and D. H. Wise. 2001. Inferring trophic positions of generalist predators and their linkage to the detrital food web in agroecosystems: a stable isotope analysis. *Pedobiologia* 45: 289-297.
- Michalková, V. & Pekár, S. 2009. How glyphosate altered the behaviour of agrobiont spiders (*Araneae: Lycosidae*) and beetles (*Coleoptera: Carabidae*). *Biological control* Volume 51(3): 444–449.
- Ministerio de Ganaderia Agricultura y pesca, 2013. Anuario estadístico agropecuario. 270pp. http://www.mgap.gub.uy/Dieaanterior/Anuario2013/DIEA_Anuario_2013.pdf
- Mori, H. & Chant, D. A. 1966. The influence of prey density, relative humidity, and starvation on the predacious behavior of *Phytoseiulus persimilis* athias-henriot (*Acarina: Phytoseiidae*). *Canadian Journal of Zoology*, 44(3): 483-491.
- Nelson, D.L. & Cox, M.M. 2008. *Lehninger Principles of Biochemistry* by . Freeman, W. H. & Company, pp: 1100.
- Nelson, X.J., Jackson, R.R. & Sune G. 2005. Use of anopheles-specific prey-capture behavior by the small juveniles of *evarcha culicivora*, a mosquito-eating jumping spider. *Journal Of Arachnology* 33(2):541-548.
- Nentwig, W. & Wissel, C. 1986. A comparison of prey lengths among spiders *Oecologia* 68:595-600.
- Nentwig, W. 1986. Non-webbuilding spiders: prey specialists or generalists. *Oecologia*, 69, 571–576.
- Nørum, U., Friberg, N., Jensen, M.R., Pedersen, J.M. & Bjerregaard, P. 2010. Behavioural changes in three species of freshwater macroinvertebrates exposed to the pyrethroid lambda-cyhalothrin: Laboratory and stream microcosm studies. *Aquatic Toxicology*, Volume 98(4):328–335.
- Nyffeler, M. 1999. Prey Selection of Spiders in the Field. *Proceedings of the XIV International Congress of Arachnology and a Symposium on Spiders in Agroecosystems. Journal of Arachnology*, 27: 317-324.
- Nyffeler, M & Benz, G. 1987. Spiders in natural pest control: A review. *Journal of Applied Entomology*, 103: 321-339.



- Nyffeler, M & Benz, G.1988: Feeding ecology and predatory importance of wolf spiders (*Pardosa* spp.) (Araneae, Lycosidae) in winter wheat fields. *Journal of Applied Entomology*, 106: 123-134.
- Nyffeler, M.; Dean, D. A.; Sterling, W. L. 1992. Diets, Feeding Specialization, and Predatory Role of Two Lynx Spiders, *Oxyopes salticus* and *Peucetia viridans* (Araneae:Oxyopidae), in a Texas Cotton Agroecosystem. *Environmental Entomology*, 21(6): 1457-1465.
- Nyffeler, M. & Sunderland, K.D. 2003. Composition, abundance and pest control potential of spider communities in agroecosystems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 95: 579–612.
- Oaten, A. & Murdoch, W.W.. 1974 Functional Response and stability in predator-prey systems. *American Naturalist*, 109: 289-298.
- Opatovskya, I., Chapman, E.G., Weintraub, P.G., Lubin, Y. & Harwood, J.D. 2012. Molecular characterization of the differential role of immigrant and agrobiont generalist predators in pest suppression. *Biological Control* 63 25–30.
- Opatovsky, I., Chapman, E.G., Weintraub, P.G., Lubin, Y. & Harwood, J.D. 2012. Molecular characterization of the differential role of immigrant and agrobiont generalist predators in pest suppression. *Biological Control*, 63(1): 25-30.
- Oraze, M.J. & Grigarick, A. A. 1989. Biological Control of Aster Leafhopper (Homoptera: Cicadellidae) and Midges (Diptera: Chironomidae) by *Pardosa ramulosa* (Araneae: Lycosidae) in California Rice Fields. *Journal of Economic Entomology*, 82(3): 745-749.
- Oyhantçabal G. & Narbondo I. 2008. Radiografía del complejo sojero. *Redes AT*, Montevideo, Uruguay.
- Papachristos, D.P. & Milonas, P.G. 2008. Adverse effects of soil applied insecticides on the predatory coccinellid *Hippodamia undecimnotata* (Coleoptera: Coccinellidae). *Biological Control*, 47(1):77–81.
- Pekár, S. 2004. predatory behavior of two European ant-eating spiders (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology*, 32(1):31-41.
- Pekár, S. & Kocourek, F. 2004. Spiders (Araneae) in the biological and integrated pest management of apple in the Czech Republic. *Journal of Applied Entomology*, 128(8): 561–566.
- Pekar, S. & Lubin, Y. 2009. Prey and predatory behavior of two zodariid species (Araneae, Zodariidae). *Journal of Arachnology*, 37(1):118-121.
- Poletti, M., Maia, A.H.N. & Omoto C., 2007. Toxicity of neonicotinoid insecticides to *Neoseiulus californicus* *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) and their impact on functional response to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Biological Control* 40:30–36.
- Pompozzi, G., Ferretti, N., Schwerdt, L., Copperi, S., Ferrero, A. A. & Simó, M. 2013. The diet of the black widow spider *Latrodectus mirabilis* (Theridiidae) in two cereal crops of central Argentina. *Iheringia serie zoológica*, 103(4), http://www.scielo.br/scielo.php?pid=S0073-47212013000400009&script=sci_arttext



- Řezáč, M., Pekár, S. & Stará, J. 2010. The negative effect of some selective insecticides on the functional response of a potential biological control agent, the spider *Philodromus cespitum*. *BioControl* 55(4):503-510.
- Ribeiro, A., Castiglioni, E & Silva, H. 2008. Insectos de la soja en Uruguay. Manual ilustrado de reconocimiento de plagas y enemigos naturales. Facultad de Agronomía, UdelaR, Montevideo Uruguay.
- Riechert, S.E. & Bishop, L. 1990. Prey Control by an Assemblage of Generalist Predators: Spiders in Garden Test Systems. *Ecology*, 71: 1441-1450.
- Riechert, S.E., & Lawrence, K. 1997. Test for predation effects of single versus multiple species of generalist predators: spiders and their insect prey. *Entomología Experimental et Applicata*, 84:147-155.
- Riechert, S.E., & Lockley, T. 1984. Spiders as Biological Control Agents. *Annual Review of Entomology*, 29: 299-320.
- Rovner, J.S. 1980. Morphological and Ethological Adaptations for Prey Capture in Wolf Spiders (*Araneae, Lycosidae*). *Journal of Arachnology*, 8(3): 201-215.
- Salomon M. 2011. The natural diet of a polyphagous predator, *Latrodectus hesperus* (*Araneae: Theridiidae*), over one year. *The Journal of Arachnology* 39:154–160.
- Samu, F. & Szinetár, C. 2002. On the nature of agrobiont spiders. *Journal of Arachnology*, 30: 389-402.
- Schmidt, M.H., Roschewitz, I., Thies, C. & Tschardtke, T. 2005. Differential effects of landscape and management on diversity and density of ground-dwelling farmland spiders. *Journal of Applied Ecology*, 42(2): 281–287.
- Sint, D., Raso, L., Kaufmann, R. & Traugott, M. 2011. Optimizing methods for PCR-based analysis of predation. *Molecular Ecology Resources*, 11(5): 795–801.
- Smith, R.B. & Wellington, W.G., 1986. The functional response of a juvenile orb-weaving spider. In: Eberhard, W.G., Lubin & Robinson Y.D. (Eds.), *Proc. 9th International Congress of Arachnology*, 275–279.
- Sherbrooke, W.C. & Schwen, K. 2008. Honel lizards (*Phrynosoma*) incapacitate dangerous ant prey with mucus. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecological Genetics and Physiology*, 309 (8): 447-459.
- Snyder, W. E. & D. H. Wise. 1999. Predator interference and the establishment of generalist predator populations for biocontrol. *Biological Control* 15: 283-292.
- Staing, R.A. & Magunson, J.J. 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology* 57: 751-761.
- Stapel, J. O., Cortesero, A. M. & Lewis W. J. 2000. Disruptive Sublethal Effects of Insecticides on Biological Control. *Biological Control* 243–249.
- Stephens, D.W. & Krebs, J.R., 1986. *Foraging theory*, Monographs in Behaviour and Ecology. Princeton University Press, Princeton.
- Strong, D.R. & Pemberton, R.W. 2000. Biological control of invading species: risk and reform. *Science* 288:1969–1970.



- Sunderland, K.D. 1999. Mechanisms underlying the effects of spiders on pest populations. *Journal of Arachnology*, 27:308-316.
- Sudhikumar, A.V., Mathew, M.J., Sunish, E. & Pothalil A. S. 2005. Seasonal variation in spider abundance in Kuttanad rice agroecosystem, Kerala, India (Araneae). *European Arachnology* 1: 181-190.
- Symondson, W.O.C. 2002. Molecular identification of prey in predator diets. *Molecular Ecology*, 11: 627–641.
- Symondson, W.O.C, Sunderland, K.D., & Greenstone, M.H.. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents?. *Annual Review of Entomology*, 47: 561-594.
- Theiling, K.M. & Croft, B.A. 1988. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 21: 191–218
- Tostowaryk, W. 1972. The effect of prey defense on the functional response of *Podisus modestus* (Hemiptera: Pentatomidae) to densities of the sawflies *Neodiprion swainei* and *Pratti banksianae* (Hymenoptera: Neodiprionidae). *The Canadian Entomologist*, 104 (01): 61-69.
- Tsui, M.T.K. & Chu, L.M. 2003. Aquatic toxicity of glyphosate-based formulations: comparison between different organisms and the effects of environmental factors. *Chemosphere*, 52(7): 1189–1197.
- Tuner, M. 1979. Diet and Feeding Phenology of the Green Lynx Spider, *Peucetia viridans* (Araneae: Oxyopidae). *Journal of Arachnology*, 7(2): 149-154.
- Turnbull, A.L., 1973. Ecology of the True Spiders (Araneomorphae). *Annual Review of Entomology*, 18: 305-348.
- Uetz, G.W., Halaj, J. & Cady, A.B. 1999. Guild Structure of Spiders in Major Crops. *Journal of Arachnology*, 27: 270-280.
- Vandermeer, J., Perfecto, I. & Philpott, S. 2010 Ecological Complexity and Pest Control in Organic Coffee Production: Uncovering an Autonomous Ecosystem Service, 60: 527-537.
- Vichitbandha, P. & Wise, D.H. 2002. A field experiment on the effectiveness of spiders and carabid beetles as biocontrol agents in soybean. *Agricultural and Forest Entomology*, 4(1):31–38.
- Viera, C. 1983. Comportamiento de captura de *Alpaida alticeps* (Keyserling, 1879) (Araneae, Araneidae) sobre *Acromyrmex* (Hymenoptera, Formicidae). *Acta Zoologica*, 112 - 114.
- Viera, C. 1995. Discriminación por *Metepeira seditiosa* Keyserling (Araneae, Araneidae) en condiciones experimentales sobre dos presas frecuentes en el medio. *Journal of Arachnology*, 23(1): 16 - 23.
- Walker, S.E., Marshall, S.D. & Rypstra, A.L. 1999. The Effect of Feeding History on Retreat Construction in the Wolf Spider *Lycosa helluo* (Araneae, Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 27(3): 689-691.
- Wang, Z., Song, D.X. & Zhu, M.S. 2006. Functional response and searching behavior to the brown planthopper, *Nilaparvata lugens* by the wolf spider, *Pardosa*



- pseudoannulata* under low-dose chemical pesticides. *Acta Entomological Science*, 49:295–301.
- Wilder S. 2012. Spider Nutrition: An Integrative perspective, In *advances in insect physiology. Spider physiology and behavior: physiology*. Volumen 40. Casas J. (ed), Simpson S.J & Casas J. Academic Press., USA. 223pp.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press. Cambridge (UK). 328 pp.
- Wise, D. H. & Chen, B. 1999. Impact of intraguild predators on survival of a forest-floor wolf spider. *Oecologia* 121: 129-137.
- Wong, S.K. & Frank, S.D. 2012. Influence of banker plants and spiders on biological control by *Orius insidiosus* (Heteroptera: Anthracoridae). *Biological Control*, 63(2): 181–187.
- Wrinn, K.M., Evans, S.C. & Rypstra, A.L. (2012). Predator cues and an herbicide affect activity and emigration in an agrobiont wolf spider. *Chemosphere*, 87(4):390–396.
- Young, O. P. & Edwards, G. B. 1990. Spiders in United States field crops and their potential effect on crop pests. *Journal of Arachnology* 18 :1-27.
- Zemeka, R. & Prenerova, E.. 1997. Powdery mildew (Ascomycotina: Erysiphales) — an alternative food for the predatory mite *Typhlodromus pyri* Scheuten (Acari: Phytoseiidae). *Experimental & Applied Acarology*, 21: 405-414.
- Zhao, J., 1993. Spiders in the cotton fields in China (en Chino).

Versatilidad predadora de las arañas lobo (Araneae, Lycosidae) y su efecto sobre insectos de importancia económica en soja



“A menos que alguien como tú se interese de verdad nada va a mejorar... Jamás..!”

Dr. Seuss