

Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*

CANALS M.^{1,3}, ALFARO C.¹, VELOSO C.¹, TORRES-CONTRERAS H.¹ y SOLÍS R.²

¹ Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile.

² Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Facultad de Ciencias Veterinarias y Pecuarias, Universidad de Chile.

³ Departamento de Medicina, Facultad de Medicina, Universidad de Chile.

ABSTRACT

DESSICATION TOLERANCE AND THERMAL NICHE OVERLAP OF THE CORNER RECLUSE SPIDER *LOXOSCELES LAETA* AND A POSSIBLE BIOLOGICAL CONTROLLER, THE SPITTING SPIDER *SCYTODES GLOBULA*

It has been proposed that critical temperatures, desiccation tolerance and the water loss rate have a strict relationship with the microhabitat in which live the spiders. This paper explores the desiccation tolerance and water loss in *Loxosceles laeta*, a spider causing large percentage of necrotic arachnidism in South America and a potential predator, the spitting spider *Scytodes globula*, looking for the thermal niche of these species. Specimens of each species were introduced into a chamber with a continuous flow of air through a water absorbent filter, obtaining relative humidity lower than 3%. The daily change in mass, primarily due to water loss was monitored. The water loss in *L. laeta* and *S. globula*, was 28.7% and 29.2% of body mass respectively. The time to cessation of locomotor response was 23.4 and 22.5 days for *L. laeta* and *S. globula* respectively. The rate of water loss was greater for *L. laeta* (0.082 mg/h) than that of *S. globula* (0.035 mg/h), but the mass-specific water loss rate was similar: 0.00081 mg H₂O/mgh and 0.00069 mg H₂O/mgh for *S. globula* and *L. laeta* respectively. The mass specific water loss was greater in winter than in summer. The thermal niche was wide and the niche overlap between both species was larger than 80%. These characteristics imply that their microhabitat choices are similar, indicating a high probability of meeting, allowing predation and making *S. globula* eligible as possible biological control of *L. laeta*.

Key words: *Loxosceles laeta*, *Scytodes globula*, Biological Control, Ecology.

Recibido: 14 de Mayo de 2013. Aceptado: 18 de Junio de 2013.

Correspondencia: Mauricio Canals L. Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Departamento de Medicina, Facultad de Medicina, Universidad de Chile.
E-mail: mcanals@uchile.cl

RESUMEN

Se ha propuesto que las temperaturas críticas, tolerancia a la desecación y la pérdida de agua tienen estricta relación con el microhabitat de las arañas. Este artículo explora la tolerancia a la desecación y pérdida de agua en *Loxosceles laeta*, una araña causante de gran proporción del aracnoidismo necrótico en Sudamérica y un potencial depredador, la araña tigre *Scytodes globula*, en la búsqueda del nicho térmico de encuentro entre estas especies. Especímenes de ambas especies fueron introducidas en cámaras con humedad relative menor a un 3% y se registro el cambio diario en la masa corporal, debida a pérdida de agua. La pérdida de agua en *L. laeta* y *S. globula*, fué 28,7% y 29,2% de la masa corporal respectivamente. El tiempo hasta el cese de la actividad locomotora fue 23,4 y 22,5 días para *L. laeta* y *S. globula* respectivamente. La tasa de pérdida de agua fue mayor en *L. laeta* (0,082 mg/h) que en *S. globula* (0,035 mg/h), pero la tasa de pérdida de agua masa-especifica fue similar: 0,00081 mg H₂O/mgh y 0,00069 mg H₂O/mgh para *S. globula* y *L. laeta* respectivamente. La pérdida de agua fue mayor en invierno que en verano. El nicho térmico fue amplio y la sobreposición del nicho entre ambas especies fue mayor que un 80%. Estas características implican que sus microhabitat escogidos son muy similares, indicando una alta posibilidad de encuentro y depredación. Así *S. globula* es una especie elegible para el control biológico de *L. laeta*.

Palabras clave: *Loxosceles laeta*, *Scytodes globula*, Control biológico, Ecología.

INTRODUCCIÓN

El loxoscelismo es un problema de salud ocasionado por la mordedura de arañas del género *Loxosceles* (Araneae, Sicariidae). Este género se distribuye en Sudamérica, siendo estos casos atribuidos a *Loxosceles laeta* Nicolet 1849, a *L. reclusa* Gertsch and Mulaik 1940 en Estados Unidos y México, a *L. gaucho* Gertsch 1940 en Argentina, a *L. intermedia* Mello-Leitao 1934 en Brasil y *L. rufescens* Dufour 1820 en áreas Mediterráneas (Gertsch 1967, Gertsch and Ennik 1983, Reyes *et al*, 1991).

Existen dos cuadros clínicos principales asociados a loxoscelismo: Loxoscelismo cutáneo con una frecuencia de 83% y que se caracteriza por daño local, dolor, edema, eritema e isquemia durante las primeras 8 horas. Además se pueden generar ampollas que posen una coloración azul-violeta (livedoide) de consistencia dura y a partir de estos posteriormente se pueden generar una ulceración y necrosis del área total. Otro de los cuadros es el loxoscelismo cutáneo-visceral y es más severo que el anterior siendo letal en el 22,2% de los niños y 19,1% en el resto de los grupos etarios. Se caracteriza por tener un componente sistémico, en cual se constituye por fiebre, hemolisis, hematuria, hemoglobinuria, ictericia y daño hepático dentro de las primeras 24 horas (Shenone 1998, 2003).

En Chile todo el aracnoidismo necrótico es

atribuido a *L. laeta*, que podría ser depredada por la araña tigre: *Scytodes globula* Nicolet 1849 (Araneae, Scytodidae), siendo la biología de ambas poco conocida (Fernández *et al*, 2002, Canals *et al*, 2004, 2008).

Son animales ectotermos que dependen de la temperatura del entorno para el ahorro de energía, reproducción y captura de sus presas. Sin embargo, las preferencias y tolerancias térmicas de las arañas sólo han sido estudiados en 0,1% de las especies de arañas (Humphreys 1987, Schmalhofer 1999, Hanna and Cobb 2007). El conocimiento de las preferencias y tolerancias térmicas son necesarias para describir la ecología de estos animales (Hertz *et al*, 1993). Esto es especialmente relevante en arañas en las cuales los límites térmicos permiten definir el área preferida de forrajeo o los sitios preferentes de refugios y reproducción (Hanna and Cobb 2007).

Estrictamente relacionadas al ambiente térmico, las estrategias de pérdida de agua en arañas puede ser parte de un conjunto de adaptaciones fisiológicas para tolerar ambientes impredecibles (Canals *et al*, 2011). La desecación es un significativo stress para los artrópodos terrestres y se han propuesto numerosos mecanismos para aumentar la tolerancia a la desecación. Entre ellos, i) reducción en la tasa de pérdida de agua, ii) aumento del contenido de agua, iii) aumentos en la tolerancia a la desecación

(Gibbs *et al.*, 1997; Bazinet *et al.*, 2010). Por ejemplo, en insectos, se ha propuesto que la pérdida de agua respiratoria puede ser reducida controlando los patrones respiratorios (Chown 2002; White *et al.*, 2007) y que la pérdida de agua cuticular puede ser controlada por variaciones en la permeabilidad o en los hidratos de carbono epicuticulares (Gibbs 2002). El agua contenida puede ser aumentada, aumentando el volumen de hemolinfa (Hadley 1994) o por acumulación de glicógeno (Gibbs 2002). Los mecanismos que determinan la tolerancia a la pérdida de agua no están bien comprendidos, aunque se ha propuesto un rol de la trehalosa y de las proteínas de choque térmico en la protección celular del organismo que sobrevive perdiendo grandes cantidades de agua (Watanabe 2006; Benoit *et al.*, 2010). También se ha propuesto que las diapausas fotoperiódicas pueden aumentar la resistencia a la desecación en insectos. Por ejemplo en *Aedes albopictus* los huevos en diapausa tienen un 33% más hidratos de carbono y la mitad de la pérdida de agua que los huevos que no están en diapausa (Urbanski *et al.*, 2010). Algunos estudios han estudiado la relación entre pérdida de agua y el ambiente en que viven las especies (Vollmer & Mac Mahon 1974; Edney 1977; Hadley *et al.*, 1981; Hadley & Quinlan 1989). Así por ejemplo Hadley *et al.*, (1989) sugirió que la baja tasa de evaporación en la viuda negra (*Latrodectus hepersus*) le permitió invadir hábitats desérticos en Norteamérica.

Al igual que la temperatura, la tolerancia a la desecación tiene una relación estricta con el microhabitat en que viven las arañas (Vollmer & McMahon 1974; De Vito & Formanowicz 2003; De Vito *et al.*, 2004). Por ejemplo De Vito *et al.*, (2004) compararon la tolerancia al stress térmico y a la desecación en tres especies de arañas lobo (Lycosidae) *Pirata sedentarius*, *Pardosa lapidicina* y *Pardosa fuscata* y las correlacionaron con el microhabitat de cada especie, encontrando que *P. sedentarius* tiene una menor tolerancia a la desecación y se encuentra entonces más restringido a la cercanía del agua que las dos especies de *Pardosa*.

Mediante el análisis de la biología térmica y la tolerancia a la desecación podemos conocer el nicho térmico, que corresponde al análisis de una de las dimensiones del nicho, que según Hutchinson se define como una combinación multidimensional de los valores de variables bióticas y abióticas que

son requeridos por una especie para sobrevivir y reproducirse (Hutchinson 1957, 1976, Jaksic and Marone 2007). La sobreposición del nicho puede ser usada para el estudio de la probabilidad de encuentro entre especies, lo que resulta de importancia en el estudio de potenciales interacciones depredador-presa entre dos especies. Así, para que exista regulación de una población depredadora sobre una presa es necesario que sus nichos se superpongan. Por ejemplo, este es el caso que debería ocurrir con las arañas del rincón *L. laeta*, y su supuesto depredador *S. globula*.

Loxosceles laeta es una araña errante solitaria asociada al habitante doméstico, encontrándose en el interior de los hogares habitualmente en esquinas oscuras, ropa de baño, grietas, pero también en ocasiones se pueden encontrar al aire libre. Se ha propuesto que su actividad es preferencialmente nocturna, siendo las temperaturas altas un factor que favorece su desarrollo. La epidemiología de los accidentes de loxoscelismo coincide con los hábitos nocturnos, ya que estos son más frecuentes en horas del crepúsculo y la noche y además sugiere mayores poblaciones y actividad en el verano (Schenone 1998, 2001, 2003 y 2004). Con referencia a la dieta en Chile se ha reportado que se alimenta de moscas, polillas y otros pequeños artrópodos (Schenone 1998, 2003, 2004, Schenone *et al.*, 1970, 1989, 2001, Parra *et al.*, 2002). El único estudio sistemático conducido en doce telas reportó las siguientes presas: moscas 30,67%, escarabajos 20,0%, hormigas 13,3%, isópodos 12,0%, otras arañas 8,0%, polillas 5,3%, milipodos 4%, tijeretas 2,7%, mosquitos 2,7%, grillos 1,3% y una cantidad no cuantificada de ácaros (Levi and Spielman 1964).

Su potencial depredador, *Scytodes globula*, es una araña solitaria que pertenece a la familia Scytodidae, que incluye arañas conocidas como arañas escupidoras, de reconocidos hábitos aracnofágicos (Gilbert y Rayor 1985, Bowden 1991). Estas arañas durante la depredación proyectan una sustancia adherente a través de los quelíceros que inmoviliza a sus presas (Foelix 1996, Araujo *et al.*, 2008). Tiene patas muy largas y atigradas aproximadamente tres veces el tamaño del largo del cefalotórax y abdomen, caparazón y abdomen poseen un patrón irregular de color marrón y amarillo. Si bien se tiene poco conocimiento sobre sus preferencias ambientales, se ha establecido que su actividad es predominantemente nocturna (Fernández *et al.*, 2002). *S. globula* se en-

cuentra distribuida en Sudamérica en países como Chile, Bolivia, Argentina, Brasil y Uruguay (Fernández *et al*, 2002). En Chile esta especie al igual que la araña del rincón es común en habitaciones humanas y en jardines de casas de la Zona Central de Chile.

Si bien existen referencias que sugieren la depredación frecuente de *L. laeta* por parte de *S. globula* (Fernández *et al*, 2002) hay pocos estudios que lo confirmen. Otros estudios avalan solo parcialmente esta posibilidad (Canals & Solís 2013) (Figura 1). Por ejemplo Ramírez (1999) y Ades y Ramírez (2002) realizaron encuentros entre *S. globula* y tres especies de *Loxosceles*: *L. laeta*, *L. gaucho* y *L. intermedia* encontrando que a los 30 minutos del encuentro prácticamente todos los individuos de *L. laeta* estaban vivos, aunque habían sido víctimas de la sustancia adhesiva y envueltos por líneas de seda. De los 22 eventos de depredación registrados, en tres ocasiones la defensa de *L. laeta* causó la autotomía de extremidades en *S. globula* y en dos casos fue *L. laeta* quien depredó a *S. globula*.

Para confirmar la posible regulación poblacional, mediante depredación por parte de *S. globula* sobre *L. laeta* se requieren al menos tres condiciones: (1) que compartan el microhabitat, (2) que exista efectivamente un acto depredatorio en los encuentros y (3) que estos actos depredatorios afecten la mortalidad y/o fecundidad de la presa en términos poblacionales (Canals 2011). En este trabajo estudiamos la primera condición determinando la sobreposición del nicho de ambas especies, estimando que si *S. globula* es un depredador efectivo de *L. laeta*, entonces para que exista encuentro entre ellas, sus preferencias microambientales deben sobreponerse.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colectamos individuos de *L. laeta* ($n = 16$, $Mb = 135,67 \pm 87,72$ mg; promedio $\pm$ desviación estándar) y *S. globula* ($n = 15$, $Mb = 55,03 \pm 32,03$) en Santiago de Chile ($32^{\circ}S$, $70^{\circ}40' W$). Los experimentos se realizaron en el laboratorio, durante el período enero 2012- julio 2013. A ambas especies se les ofrecieron larvas de *Tenebrio molitor* (Insecta, Coleoptera) cada semana. Después de 2 semanas individuos de cada especie en forma separada fueron introducidos en cámaras cerradas



Figura 1. Araña tigre *Scytodes globula* depredando a la araña del rincón *Loxosceles laeta*.

de 100 cc con una sequedad extrema ($< 3\%$ HR). Estas cámaras tenían en un extremo un tubo por el cual entraba aire con un flujo de 0,2 L/min. Este aire previo a la entrada de la cámara era secado por un filtro absorbente de agua (Dryerite)- La cámara además tenía en su piso el mismo absorbente bajo una tela. Las arañas fueron mantenidas en esta cámara a $25 \pm 1^{\circ}C$ hasta el cese de la respuesta locomotora frente a estímulos mecánicos. Las arañas fueron pesadas cada 2-3 días en una balanza analítica ($\pm 0,1$ mg) determinando la variación en masa como un estimador de la pérdida de agua (método gravimétrico, Nentwig 1987). La pérdida de agua total fue expresada como una proporción de la masa inicial. Se registró la pérdida total de agua (WL), el tiempo hasta el cese de respuesta locomotora (t) y la tasa de pérdida de agua (TWL). Definimos tolerancia (t_o) a la desecación como el tiempo estandarizado por el agua conservada al final del período que corresponde al cociente entre el tiempo que demoraron las arañas hasta perder su capacidad de respuesta locomotora (t) y la cantidad de agua conservada en dicho momento: $t_o = t/(1 - WL)$. Se realizaron comparaciones entre ambas especies y comparaciones invierno-verano con prueba t de Student. Además se realizaron

comparaciones de las tasas instantáneas de pérdida de agua con análisis de covarianza.

Además analizamos datos previamente publicados de temperatura preferencial y temperaturas críticas de 25 individuos de *L. laeta* (15 hembras y 10 machos; $m_b = 156,46 \pm 69,91$ mg) y 21 individuos de *S. globula* (15 hembras, 6 machos, $m_b = 58,8 \pm 27,43$ mg) (Alfaro et al, 2013) y los cruzamos con los datos aquí obtenidos. Con los datos de temperaturas críticas, mínima y máxima bajo dos temperaturas de aclimatación (15 y 25°C) construimos el polígono de tolerancia de ambas especies. Con los ejes determinados por i) valores extremos de la tolerancia a la desecación, ii) las temperaturas críticas e iii) las temperaturas de aclimatación construimos una representación del nicho térmico de estas especies, calculando su sobreposición.

RESULTADOS

La pérdida total de agua fue similar en ambas especies ($t_{29} = -0,10$, $p = 0,92$): $WL = 29,2 \pm 16,4\%$ and $28,7 \pm 13,2\%$ para *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente. El tiempo al cese de la respuesta locomotora fue también similar en ambas especies ($t_{29} = 0,129$, $p = 0,90$): $T = 22,5 \pm 17,3$ y $23,4 \pm 21,5$ días para *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente. Tampoco encontramos diferencias en la tolerancia ($t_{29} = 0,08$, $p = 0,94$): $T = 37,1 \pm 34,0$ y $36,2 \pm 36,8$ días para *S. globula* y *L. laeta*, respectivamente. La tasa promedio de pérdida de agua en todo el período (TWL) fue mayor en *L. laeta* ($0,082 \pm 0,044$ mg/h) que en *S. globula* ($0,035 \pm 0,021$ mg/h) ($t_{29} = 3,73$, $p = 0,0008$) porque *L. laeta* es una araña más grande que *S. globula*. Entonces, la tasa promedio de pérdida de agua masa específica (TWL/Mb) fue similar ($t_{29} = -0,51$, $p = 0,615$). Para *L. laeta* fue $0,00069 \pm 0,00032$ mgH₂O/mgh y para *S. globula* fue $0,00081 \pm 0,00084$ mgH₂O/mgh (Figura 2). Analizando la variación en TWL y TWL/Mb cada 2 días con ANCOVA, considerando el tiempo como un co-variado, confirmamos diferencias en TWL entre especies ($F_{1,219} = 50,1$, $P = 0,003$) sin efecto del tiempo ($F_{1,219} = 1,2$, $P = 0,274$) ni interacciones ($F_{1,219} = 0,20$, $P = 0,658$) y no encontramos diferencias en TWL/Mb entre especies ($F_{1,219} = 0,32$, $P = 0,572$), sin efectos del tiempo ($F_{1,219} = 3,49$, $P = 0,064$) y sin interacciones ($F_{1,219} = 0,32$, $P = 0,572$).

Como la tasa masa específica de pérdida de

agua fue igual en ambas especies comparamos los datos de los ejemplares capturados y sometidos a experimentación en invierno con aquellos de verano. No encontramos diferencias en WL, T y TWL ($t_{29} = 0,28$, $1,54$ y $1,21$ respectivamente, $p > 0,05$), pero las arañas capturadas en invierno tuvieron TWL/

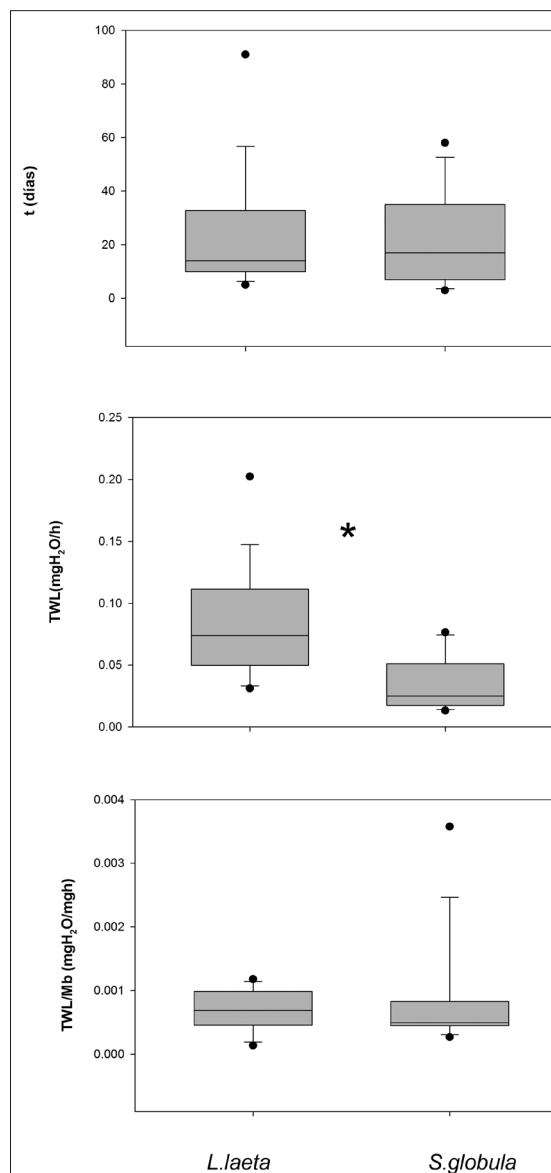


Figura 2. Tiempo hasta el cese de la respuesta locomotora (t), tasa de pérdida de agua (TWL) y tasa de pérdida de agua masa-específica (TWL/Mb) de *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula*, expuestas a un ambiente de sequedad extrema (< 3% HR). El asterisco indica diferencias significativas en prueba t de Student.

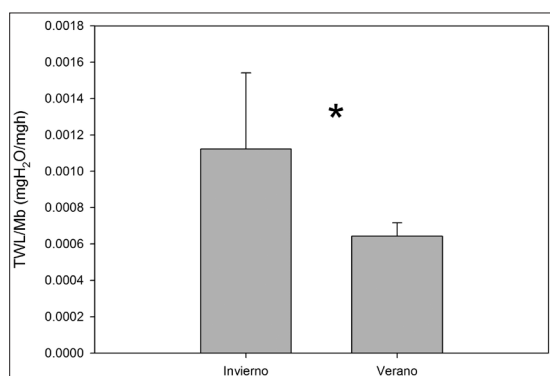


Figura 3. Variación en la tasa de pérdida de agua masa-específica en arañas de las especies *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula* capturadas en invierno y verano. El asterisco indica diferencias significativas en prueba t de Student.

Mb mayores que aquellas capturadas en verano ($t_{29} = 1,89$, $p = 0,036$) (Figura 3).

El polígono de tolerancia térmica muestra un alto grado de superposición en el nicho térmico de ambas especies (Figura 4). El área del polígono de tolerancia de *S. globula* fue $471,2^{\circ}\text{C}^2$ y la de *L. laeta* fue $524,9^{\circ}\text{C}^2$ con una superposición entre ambas de 89,77%. Al incluir el eje de la tolerancia a la desecación las áreas fueron $52670,73$ días $^{\circ}\text{C}^2$ y $65161,09$ días $^{\circ}\text{C}^2$ con una superposición de un 80,83% (Figura 5).

DISCUSIÓN

Nuestros resultados muestran que *L. laeta* y *S. globula* tienen una tolerancia similar a la desecación. Tanto la pérdida de agua, los días de sobrevivencia, la tolerancia y la tasa de pérdida de agua masa específica fue similar en ambas arañas. La pérdida crítica de agua, que en definitiva resultó mortal para las arañas ya que no se pudieron recuperar fue $22,5 \pm 15,4\%$ en *S. globula* y $29,1 \pm 11,2\%$ en *L. laeta*, valores mayores a lo reportado para otras arañas araneomorfas, en las que se han reportado pérdidas letales de agua entre 16 y 26% (Nentwig 1987). Esta gran tolerancia podría ser una adaptación a ambientes xéricos caracterizados por veranos secos y de alta temperatura con variaciones de más de 6°C en verano e invierno (Van Wambeke & Luzio 1982). Por ejemplo en Chile se ha

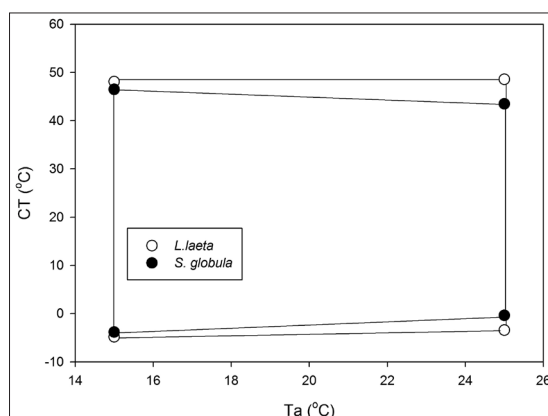


Figura 4. Polígono de tolerancias térmicas de las arañas *Loxosceles laeta* y *Scytodes globula* ante dos temperaturas de aclimatación (T_a). CT representa las temperaturas críticas mínima y máxima de ambas especies (basado en Alfaro *et al.*, 2013).

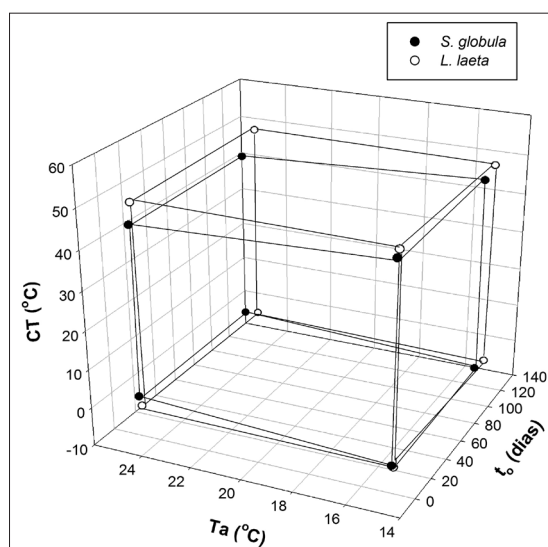


Figura 5. Nicho térmico de las especies *Loxosceles laeta* y su potencial control biológico *Scytodes globula*. T_a corresponde a las temperaturas de aclimatación, CT a las temperaturas críticas y t_o la tolerancia a la desecación expresada como el tiempo máximo hasta la pérdida de la capacidad de respuesta locomotora, estandarizada por la cantidad de agua conservada en este momento.

reportado este tipo de régimen para Santiago y sus alrededores con temperaturas medias de suelos de alrededor de 22°C y en el interior de casas en La pintana se han reportado promedios de humedad de $61,0 \pm 2,3\%$ y temperaturas de $15,0 \pm 0,6^{\circ}\text{C}$ en el

interior de las casas (Caceres *et al*, 2001). En este sentido las arañas estudiadas tienen una gran y similar tolerancia a la desecación lo que les permitiría compartir microhabitats similares en regímenes xéricos.

Las arañas en verano tuvieron menores TWL/Mb que las arañas capturadas en invierno. Esto puede ser explicado por cambios estacionales en la permeabilidad cuticular. De las tres fuentes de pérdida de agua en arañas: cuticular, respiratoria y pérdida líquida por secreción o excreción (Pulz 1987; Nentwig 1987) la pérdida cuticular es la más importante (Nentwig 1987; Figueroa *et al*, 2010; Canals *et al*, 2011) y la más probable causa de cambios en la pérdida de agua. Nuestros resultados son consistentes con cambios reportados en algunas arañas migalomorfas que presentan este mismo patrón lo que se interpreta como una adaptación a la fuerte alza de la temperatura en verano, previniendo la deshidratación (Canals *et al*, 2011).

Las temperaturas críticas superiores e inferiores de estas arañas son muy extremas teniendo una gran tolerancia térmica expresada en grandes áreas del polígono. El polígono de tolerancia térmica es una representación del nicho térmico fundamental de ambas especies. Mientras mayor es el área, mayor es el rango de tolerancia térmica de las especies (Boher *et al*, 2010). La sobreposición del nicho fundamental fue amplia (89,77), lo que es consistente con la sobreposición del nicho estimada a través de las temperaturas preferidas reportados por Alfaro *et al*, (2013) $O_{jk} = 0,852$, representando estas la sobreposición del nicho realizado.

Al incorporar en la representación del nicho el eje de la tolerancia a la desecación, la sobreposición del nicho sigue siendo muy amplia (80 - 83%) y consistente con estos resultados.

En resumen *L. laeta* y *S. globula* tienen características térmicas y de pérdida de agua muy similares, probablemente como adaptación a ambientes xéricos. Esto era en parte un hecho esperado ya que comparten en la zona central de Chile gran parte del hábitat y son habitantes comunes del ambiente domiciliario. Sin embargo, estas características implican también que sus preferencias de microhabitats son también muy similares, implicando una alta probabilidad de encuentro y posibilidad de predación como ha sido propuesto (Canals & Solís 2013). Así *S. globula* es un candidato elegible para un posible control biológico de *L. laeta*, aunque son

necesarios más estudios de encuentros entre estas especies y del impacto poblacional que pudieran tener.

REFERENCIAS

1. ADES C, RAMÍREZ EN. 2002. Asymmetry of leg use during prey handling in the spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Insect Behavior* 15(4): 563-570.
2. ALFARO C, VELOSO C, TORRES-CONTRERAS H, SOLÍS R, CANALS M. 2013. Thermal niche overlap of the spider of the nook *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the tiger spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Thermal Biol* (in press).
3. ARAUJO D, RHEIMS A, BRESCOVIT D, CELLA D. 2008. Extreme degree of chromosome number variability in species of the spider genus *Scytodes* (Araneae, Haplogynae, Scytodidae) *J Systematics and Evolutionary Research* 46: 89-95.
4. BAZINET AL, MARSHALL KE, MACMILLAN HA, WILLIAMS CM, SINCLAIR BJ. 2010. Rapid changes in desiccation resistance in *Drosophila melanogaster* are facilitated by changes in cuticular permeability. *J Insect Phy* 56: 2006-2012.
5. BENOIT JB, LÓPEZ-MARTÍNEZ G, PHILLIPS ZP, PATRICK KR, DENLINGER DR. 2010. Heat shock proteins contribute to mosquito dehydration tolerance. *J Insect Phy* 56: 151-156.
6. BOHER F, GODOY-HERRERA R, BOZINOVIC F. 2010. The interplay between thermal tolerance and life-history is associated with the biogeography of *Drosophila* species. *Evolutionary Ecology Res* 13: 973-986.
7. BOWDEN K. 1991. The evolution of sociality in the spitting spider *Scytodes fusca* (Araneae, Scytodidae)-evidence from observations of intra-specific interactions. *J Zool* 223: 161-172.
8. CÁCERES D, ADONIS M, RETAMAL C, ANCIC P, VALENCIA M, RAMOS X, OLIVARES N, GIL L. 2001. Contaminación intradomiciliaria en un sector de extrema pobreza de la Comuna de la Pintana. *Rev Med Chile* 129(1): 33-42.
9. CANALS M, CASANUEVA ME, AGUILERA M. 2004. Cuales son las especies de arañas peligrosas en Chile?. *Rev Med Chile* 132: 773-776.
10. CANALS M, CASANUEVA ME, AGUILERA ME. 2008. Arañas y escorpiones. In *Zoología Médica II. Invertebrados*. (Canals, M., y P.E. Cattán, Eds) Pp. 145-183. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
11. CANALS M. 2011. Biología e historia natural de la araña del rincón *Loxosceles laeta*. *Parasitol al Día*. 1: 4-5.
12. CANALS M, FIGUEROA D, ALFARO C, KAWAMOTO T, TORRES-CONTRERAS H, SABAT P, VELOSO C. 2011. Effects of diet and water supply on energy intake and water loss in a mygalomorph spider in a fluctuating environment of the central Andes. *J Insect Physiology* 57: 1489-1494.
13. CANALS M, SOLÍS R. 2013. Is the tiger spider

- Scytodes globula* an effective predator of the brown recluse spider *Loxosceles laeta*?. Rev Med Chile 141, 805-807.
14. CHOWN SL. 2002. Respiratory water loss in insects. Comparative Biochemistry and Physiology A 133: 791-804.
14. DE VITO J, FORMANOWICS DRJR. 2003. The effects of size, sex, and reproductive condition on thermal and desiccation stress in a riparian spider *Pirata sedentarius*, (Araneae, Lycosidae). The J Arachnology 31: 278-284.
15. DE VITO J, MEIK J, GERON M, FORMANOWICS DRJR. 2004. Physiological tolerances of three sympatric riparian wolf spiders (Araneae: Lycosidae) correspond with microhabitat distribution. Can J Zool 82(7): 1119-1125.
16. EDNEY EB. 1977. Water Balance and Land Arthropods. Springer, New York.
17. FERNÁNDEZ D, RUZ L, TORO H. 2002. Aspectos de la biología de *Scytodes globula* Nicolet, 1949 (Araneae: Scytodidae), un activo depredador de Chile Central. Acta Entomol Chilena 26: 17-25.
18. FIGUEROA DP, SABAT P, TORRES-CONTRERAS H, VELOSO C, CANALS M. 2010. Participation of book lungs in evaporative water loss in *Paraphysa parvula*, a migmalomorph spider from Chilean Andes. J Insect Phy, 56: 731-735.
19. FOELIX RE. 1996. Biology of Spiders. Oxford University Press.
20. GERTSH WJ. 1967. The spider genus *Loxosceles* in South America (Araneae, Scytodidae) Bulletin of the American Museum of Natural History 136: 117-174.
21. GERTSCH WJ, ENNIK F. 1983. The spider genus *Loxosceles* in North America, Central America and the West Indies (Araneae, Loxoscelidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 175: 264-360.
22. GIBBS AG. 2002. Lipid melting and cuticular permeability: new insights into and old problem. J. Insect physiology 48: 391-400.
23. GIBBS AG, CHIPPINDALE AK, ROSE MR. 1997. Physiological mechanisms of evolved desiccation resistance in *Drosophila melanogaster*. J Exp Biol 200: 1821-1832.
24. GILBERT C, RAYOR LS. 1985. Predatory behavior of spitting spiders (Araneae, Scytodidae) and the evolution of prey wrapping. The J Arachnology 13: 231-241.
25. HADLEY NF, AHEARN GA, HOWARTH FG. 1981. Water and metabolic relations of cave-adapted and epygean lycosid spiders in Hawaii. The J Arachnology 9: 215-222.
26. HADLEY NF, QUINLAN MC. 1989. Cuticular permeability of the black widow spider *Latrodectus Hesperus*. J Comparative Physiology 159: 243-248.
27. HADLEY NF. 1994. Water relations of terrestrial arthropods. Academic Press, San Diego.
28. HANNA CHJ, COBB VA. 2007. Critical thermal maximum of the green lynx spider *Peucetia viridians* (Araneae, Oxyopidae). J Arachnology. 35: 193-196.
29. HERTZ P, HUEY R, STEVENSON R. 1993. Evaluating temperature regulation by field-active ectotherms: the fallacy of the inappropriate questions. American Naturalist 142: 796-818.
30. HUMPHREYS WF. 1987. Behavioral temperature regulation. Pp. 56-65. In Ecophysiology of spiders. (Nentwig, W., ed.) Springer Verlag, Berlin.
31. HUTCHINSON VH. 1957. Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology 22: 415-427.
32. HUTCHINSON VH. 1976. Factors influencing thermal tolerance of individual organisms. 10-26. In (Esch and Mc Farlane, Eds). Thermal ecology II US Nat Tech Inf Serv. Springfield.
33. JAKSIC F, MARONE L. 2007. Ecología de comunidades. 2 Ed. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.
34. LEVI HW, SPIELMAN A. 1964. The biology and control of the south american brown spider *Loxosceles laeta* (Nicolet) in a north American focus. Amer J Tropical Med Hyg 13: 132-136.
35. NENTWIG W. 1987. Ecophysiology of Spiders. Springer-Verlag, Berlin.
36. PARRA D, TORRES M, MORILLAS J, ESPINOZA P. 2002. *Loxosceles laeta*, identificación y una Mirada bajo microscopía de barrido. Parasitol Latinoam 57: 75-78.
37. PULZ R. 1987. Thermal and water relations. Pp 26-55. In Ecophysiology of spiders (W. Nentwig, ed.). Springer-Verlag, Berlin.
38. RAMÍRES EN. 1999. Uma abordagem comparativa ao comportamento defensivo, agonístico e locomotor de três espécies de aranhas do gênero *Loxosceles* (Sicariidae). Doctoral Thesis, Institute of Psychology, University of Sao Paulo, Brazil.
39. REYES H, NOEMI I, GOTTLIEB B. 1991. Arácnidos y otros artrópodos ponzoñosos. In Atías A (ed): Parasitología clínica: 553-565. Mediterráneo, Santiago, Chile.
40. SCHENONE H. 2003. Cuadros tóxicos producidos por mordedura de araña en Chile: latrodectismo y loxoscelismo. Rev Med Chile 131: 437-444.
41. SCHENONE H. 2004. A propósito del loxoscelismo en Chile. Rev Med Chile 132: 121-122.
42. SCHENONE H. 1998. Loxoscelismo cutáneo de predominio edematoso. Bol Chile Parasitol. 53: 78-83.
43. SCHENONE H, REYES H. 1965. Animales ponzoñosos de Chile. Bol Chile Parasitol. 20: 104-109.
44. SCHENONE H, RUBIO S, SAAVEDRA S, ROJAS A. 2001. Loxoscelismo en pediatría: Región Metropolitana, Chile. Rev Chile Pediat 72(2): doi: 10.4067/S0370-41062001000200004
45. SCHENONE H, LETONJA T. 1975. Notas sobre la biología y distribución geográfica de las arañas del género *Loxosceles*. Bol Chile Parasitol 30: 27-29.
46. SCHENONE H, ROJAS A, REYES H, VILLARROEL F, SUÁREZ G. 1970. Prevalence of *Loxosceles laeta* in houses in central Chile. Amer J Trop Med Hyg 19: 564-567.
47. SCHENONE H, SAAVEDRA T, ROJAS A, VILLARROEL F. 1989. Loxoscelismo en Chile. Estudios epidemiológicos, clínicos y experimentales. Rev Inst Med Trop Sao Paulo. 31: 403-415.
48. SCHMALHOFFER VR. 1999. Thermal tolerances and preferences of the crab spiders *Misumenops asperatus* and *Misumenops formosipes* (Araneae, Thomisidae). J Arachnology 27: 470-480.

49. URBANSKI JM, BENOIT JB, MICHAUD R, DENLINGER DL, ARMBRUSTER P. 2010. The molecular physiology of increased egg dessication resistance during diapauses in the invasive mosquito *Aedes albopictus*. *Proc Roy Soc B* 277: 2683-2692.
50. VETTER R. 2008. Spider of the genus *Loxosceles* (Araneae; Sicariidae): a review of biological, medical and physiological aspects regarding envenomations. *J. Arachnol.* 36: 150-163.
51. VAN WANBEKE A, LUZIO W. 1982. Determinación de los regimens de humedad y temperature para los suelos de Chile. *Agricultura Técnica A-J*: 149-159.
52. VOLLMERAT, MAC MAHON JA. 1974. Comparative water relations of five species of spiders from different habitats. *Comparative Biochem and Phy* 47(2): 753-765.
53. WATANABE M. 2006. Anhydrobiosis in invertebrates. *Applied entomology and Zoology* 41: 15-31.
54. WHITE CR, BLACKBURN TM, TERBLANCHE JS, MARAIS E, GIBERNAU M, CHOWN SL. 2007. Evolutionary responses of discontinuous gas exchange in insects. *Proc Nat Acad Sci United States America* 104: 8357-8361.

Agradecimientos: Los autores agradecen el financiamiento a FONDECYT 1110058.