

PRIMER REGISTRO PARA PANAMÁ DE LA AVISPA *Hymenoepimecis argyraphaga* (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) PARASITANDO ARAÑAS *Leucauge argyra* y *L. venusta* (ARACHNIDA: TETRAGNATHIDAE)

FIRST RECORD FOR PANAMA OF THE WASP *Hymenoepimecis argyraphaga* (HYMENOPTERA: ICHNEUMONIDAE) PARASITIZING SPIDERS *Leucauge argyra* y *L. venusta* (ARACHNIDA: TETRAGNATHIDAE)

Alonso Santos-Murgas¹; Maricsa Jerkovic²; Ronald Zúñiga³; Darwin D. Díaz⁴

¹ Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología, Museo de Invertebrados G. B. Fairchild. Departamento de Zoología. Panamá. santosmurgasa@gmail.com <https://orcid.org/0000-0001-9339-486X>

(autor de correspondencia)

² Fundación Hrvatska. Croacia. maricsajerkovic@hotmail.com <https://orcid.org/0000-0003-0982-9088>

³ Guanacaste Dry Forest Conservation Fund, San José. Costa Rica. polycyrtus@gmail.com <https://orcid.org/0000-0002-5619-5279>

⁴ Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales Exactas y Tecnología, Museo de Invertebrados G. B. Fairchild. Departamento de Fisiología y Comportamiento Animal. Panamá. dardiam31@gmail.com <https://orcid.org/0000-0002-1118-6299>

Recepción: 30 de septiembre de 2022

Aprobación: 10 de octubre de 2022

Resumen

Estudios recientes manifiestan que la conservación de la diversidad de las poblaciones de arañas en los campos agrícolas conlleva grandes beneficios para los agricultores; lo que podría ayudar a minimizar el daño causado por las plagas y conducir potencialmente a

mayores rendimientos para los agricultores. El objetivo de esta investigación es reportar el parasitismo de la avispa *Hymenoepimecis argyraphaga* Gauld, 2000 (Hymenoptera:

Ichneumonidae), parasitando arañas *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1842) y *Leucauge venusta* (Walckenaer, 1841) (Arachnida: Tetragnathidae). Para ello, se colectaron en huertos de traspatio y jardines arañas araneomorfas del género *Leucauge* en dos sitios de la República de Panamá: Provincia de Chiriquí, Tolé, Veladero; y en la provincia de Los Santos, Tonosí, Búcaro. Todas las arañas colectadas mostraban signos de estar parasitadas o con la presencia de larvas en la parte dorsal del abdomen; las arañas fueron llevadas al laboratorio para que el parasitoide culminara su desarrollo y realizar las observaciones conductuales de la araña y la avispa parasitoide. Se colectaron cinco individuos de la araña *Leucauge venusta* en la provincia de Chiriquí, Tolé, Veladero; estas arañas se encontraban asociadas a cultivos de tomate (*Solanum lycopersicum* L. 1794) de traspatio, de tres casas en la comunidad. También, se colectaron siete arañas de *Leucauge argyra* en la provincia de Los Santos, Tonosí, Búcaro, asociadas al Jardines de tres residencias de la comunidad. De acuerdo con los resultados y las observaciones realizadas en campo y laboratorio; obtuvimos un total 12 hembras de *Hymenoepimecis argyraphaga*, procedentes de cinco arañas de *L. venusta* y de siete arañas de *L. argyra*. Podemos concluir que, efectivamente las larvas de la avispa parasitoide *H. argyraphaga*, inducen a cambios de comportamiento en la confección de la tela de las arañas parasitadas, en las dos especies de *Leucauge* colectadas. También, se puede evidenciar que *H. argyraphaga* es un parasitoide genero/específico de *Leucauge*. Adicionalmente, podemos manifestar que a pesar de que las arañas sean agentes beneficiosos de control biológico, mantienen sus enemigos y controladores naturales, lo que evidencia el equilibrio natural que puede existir en estos sistemas de cultivos agrícolas y jardines.

Palabras clave: Arañas, avispas parasitoides, arañas zombis, control biológico, cultivos agrícolas, cultivos tras patio, jardines.

Abstract

Recent studies show that the conservation of spider populations diversity in agricultural fields brings great benefits to farmers, which could help minimize pest damage and potentially lead to higher crop yields. The objective of this research is to report the parasitism of the wasp *Hymenoepimecis argyraphaga* Gauld, 2000 (Hymenoptera: Ichneumonidae), parasitizing spiders *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1842) and *Leucauge venusta* (Walkenaer, 1841) (Arachnida: Tetragnathidae). For this, araneomorphic spiders of the genus *Leucauge* were collected in backyard crops and gardens in two sites in the Republic of Panama: province of Chiriquí, Tolé, Veladero; and in the province of Los Santos, Tonosí, Búcaro. All the collected spiders showed signs of being parasitized or with the presence of larvae in the dorsal part of the abdomen; Spiders were taken to the laboratory for the parasitoid to complete its development and to carry out the behavioral observations of the spider and the parasitoid wasp. Five individuals of the spider *Leucauge venusta* were collected in the province of Chiriquí, Tolé, Veladero, the spiders were associated with tomato backyard crops (*Solanum lycopersicum* L. 1794), of three houses in the community. Also, seven *Leucauge argyra* spiders were collected in the province of Los Santos, Tonosí, Búcaro, associated with gardens of three residences. According to the results and observations made in the field and laboratory, we obtained a total of 12 females of *Hymenoepimecis argyraphaga*, from five *L. venusta* spiders and seven *L. argyra* spiders. We can conclude that, indeed, the larvae of the parasitoid wasp *H. argyraphaga* induce behavioral changes in the making of the web of the

parasitized spiders, in the two collected species of *Leucauge*. Also, it can be shown that *H. argyraphaga* is a genus/specific parasitoid of *Leucauge*. Additionally, we can state that, despite the fact that spiders are beneficial biological control agents, they maintain their enemies and natural controllers, which shows the natural balance that can exist in these agricultural systems and gardens.

Keywords: Agricultural crops, backyard crops, biological control, gardens, parasitoid wasps, spiders, zombie spiders.

INTRODUCCIÓN

Las arañas son un grupo diverso, muy antiguo, han existido durante 300 millones de años; se tienen aproximadamente más de 45 000 especies de arañas identificadas en todo el mundo. Desde los glaciares hasta las selvas tropicales, las arañas habitan en todos los ecosistemas terrestres del planeta. Algunas incluso pueden vivir en zonas intermareales y al menos una especie habita en agua dulce (CIMMYT, 2019).

Muchos piensan que todas las arañas confeccionan telas y es solo el 50 % de las especies que tienen la capacidad de elaborar sus telas y son utilizadas para capturar a sus presas. Es así que el resto de las arañas deben cazar y ubicarse estratégicamente en sitios donde puedan pasar sus presas, como en las plantas, en el suelo o debajo de él, utilizando una variedad de tácticas como acechar, apuñalar con sus fuertes quelíceros e incluso seducir. Cada especie de araña se adapta a un nicho distinto (Jerardino et. al., 1991; Navarro, 2019).

Algunas especies de arañas se encuentran en peligro de extinción, debido a la pérdida y la fragmentación del hábitat. Las reducciones drásticas en la vegetación, ya sea por el aumento de construcciones o edificaciones, además la ampliación de la frontera agrícola sin un

control; todo esto trae como consecuencia la eliminación de las fuentes de alimento que atrae a sus presas. Según Samu et al. (1999) y Navarro (2019), las actividades antropogénicas tienen un efecto sobre la abundancia de las arañas. Esto dependerá mucho del nivel de perturbación que se le dé a un sitio determinado. La aplicación de agroquímicos disminuye la cantidad de alimento y refugio para las arañas, además inciden directamente en la mortalidad de arañas. Las arañas son vulnerables a algunas actividades antropogénicas, lo cual reduce el número de individuos en determinadas zonas (Samu et al., 1999; Navarro, 2019). Adicionalmente, las poblaciones de arañas se ven disminuidas por depredadores como aves, anfibios y algunos reptiles (Claussen, 1986; Navarro, 2019).

El género *Leucauge* está compuesto actualmente por 174 especies con una distribución mundial (World Spider Catalog, 2022). En condiciones de campo, las especies de este género de arañas generalmente tejen redes orbe inclinadas, con un número variable de radios y líneas de marco y los bucles centrales son seguidos por una espiral temporal y la espiral pegajosa (Eberhard, 1987). Pertenecen a la familia Tetragnathidae, del orden Araneae. Son consideradas un buen agente biológico de control de plagas. Se encuentran en la mayoría de los casos ubicadas en el centro de la telaraña que construyen, generalmente de cabeza, dejando el vientre hacia arriba (Ballesteros y Hormiga, 2021).

En cuanto a la avispa parasitoide del género *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae), presenta especies con distribución neotropical desde México hasta el sur de Brasil y Cuba (Gauld 1991, Gauld 2000). De las 20 especies válidas dentro de *Hymenoepimecis*, unas diez tienen registros bien documentados de sus huéspedes (Padua et al., 2016).

Hymenoepimecis argyraphaga es una avispa parasitoide, de la familia Ichneumonidae y subfamilia Pimplinae; descrita por primera vez para Costa Rica, cuyo huésped principal

conocido es la araña *Leucauge argyra*. Esta especie de avispa ectoparasitoide koinobionte, presenta un comportamiento muy inusitado, al modificar el comportamiento de construcción de la telaraña para hacer una telaraña hecha de líneas muy fuertes diseñadas para sostener el capullo de la avispa sin romperse bajo la lluvia; también la protege de las fuertes brisas y de cualquier depredador.

En el Phylum Arthropoda, el control del comportamiento del hospedante por parásitos es un fenómeno extensivo en estos invertebrados (Holmes & Betel, 1972; Barnard y Behnke, 1990; Toft et al., 1991; Godfray, 1994; McLachlin, 1999; Poulin, 2000; Eberhard, 2001), pero la mayoría de los trabajos sobre modificaciones conductuales del hospedante, principalmente de aquellas causadas por insectos parasitoides en otros insectos, implican sólo patrones de comportamiento simples tales como el movimiento de un hábitat a otro, la adopción de posturas para dormir o consumo alimenticio (Wickler 1976; Godfray 1994; McLachlan 1999; Eberhard, 2001).

El objetivo de este trabajo es reportar para Panamá la avispa *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae), como parasitoide de dos especies de arañas *Leucauge argyra* y *Leucauge venusta* (Arachnida: Tetragnathidae).

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio correspondió a la provincia de Chiriquí, distrito de Tolé, corregimiento de Veladero (8°13'59,4" N 81°39'12" O); y la provincia de Los Santos, distrito de Tonosí, corregimiento de Búcaro (7°20'24,1" N 80°21'15,5" O) (Figura 1). Para la confección del mapa, se utilizaron los datos cartográficos de SimpeMappr (www.simplemappr.net) Shorthouse, (2010).



Figura 1. Sitios de colecta en la costa pacífica panameña. Fuente: Shorthouse, David P. 2010. SimpleMappr.

Se realizaron colectas manuales, mediante red entomológica, envases plásticos, viales de vidrio con tapa a presión de 30 ml. Cada sitio de colecta fue georreferenciado con GPS. Para la colecta en el sitio Veladero, Chiriquí, se escogieron tres casas que tuvieran cultivos agrícolas de traspatio de tipo arbustivo, y se hicieron recorridos por toda la periferia e interior de los cultivos.

Los cultivos encontrados correspondieron a tomate (*Solanum lycopersicum* L. 1794) y ají (*Capsicum annuum* L., 1753). Para la colecta en el sitio Búcaro, Los Santos, se escogieron tres casas que contenían jardines y se recorrieron, tanto en la periferia como en la parte interior, de tal forma de divisar las telas de las arañas *Leucauge*.

Las muestras vivas fueron llevadas al laboratorio y colocadas en jaulas de mayas para que las arañas pudieran construir su red y la larva del parasitoide continuara su desarrollo. Las arañas en el laboratorio fueron alimentadas con moscas de la fruta (*Drosophila melanogaster* Meigen, 1830); traídas de campo y se alimentaban con sustratos de frutas de guajaba (*Psidium guajava* L. 1754). Se tomaron imágenes con cámara Nikon 7000 de todo el proceso

en campo y laboratorio. Los especímenes adultos eclosionados del parasitoide fueron montados, rotulados e identificados, para lo cual se consultó los trabajos de Gauld (2000) y Pádua et al., (2020); adicionalmente, se comparó con especímenes del Museo de Invertebrados G. B. Fairchild de la Universidad de Panamá, (MIUP) y el Museo Nacional de Costa Rica. Para la identificación de las especies de *Leucauge*, se revisó el trabajo de Ballesteros y Hormiga (2021) y se comparó con especímenes identificados de la colección nacional de referencia del Laboratorio de Artrópodos Venenosos, (MIUP) de la Universidad de Panamá.

RESULTADOS

De acuerdo con los resultados, se recolectaron cinco individuos de la araña *Leucauge venusta* (Figura 2 A-B), en la provincia de Chiriquí, Tolé, Veladero; estas arañas se encontraban asociadas a cultivos de traspatio de tomate (*Solanum lycopersicum* L. 1794), en una de las tres residencias muestreadas en la localidad. Las cinco arañas se encontraban en cinco plantas distintas de tomate; las telas orbiculares de las arañas se encontraban separadas entre ellas a una distancia aproximada de 3-5 m. Las otras dos residencias que contenían cultivos de tomate se encontraban separadas por una distancia aproximadamente entre 100-150 m, pero no se observó arañas ni insectos en las plantas de tomate (*S. lycopersicum*). De acuerdo a los propietarios de las casas, los cultivos fueron tratados con plaguicidas, lo cual explicaría la ausencia de estos organismos.

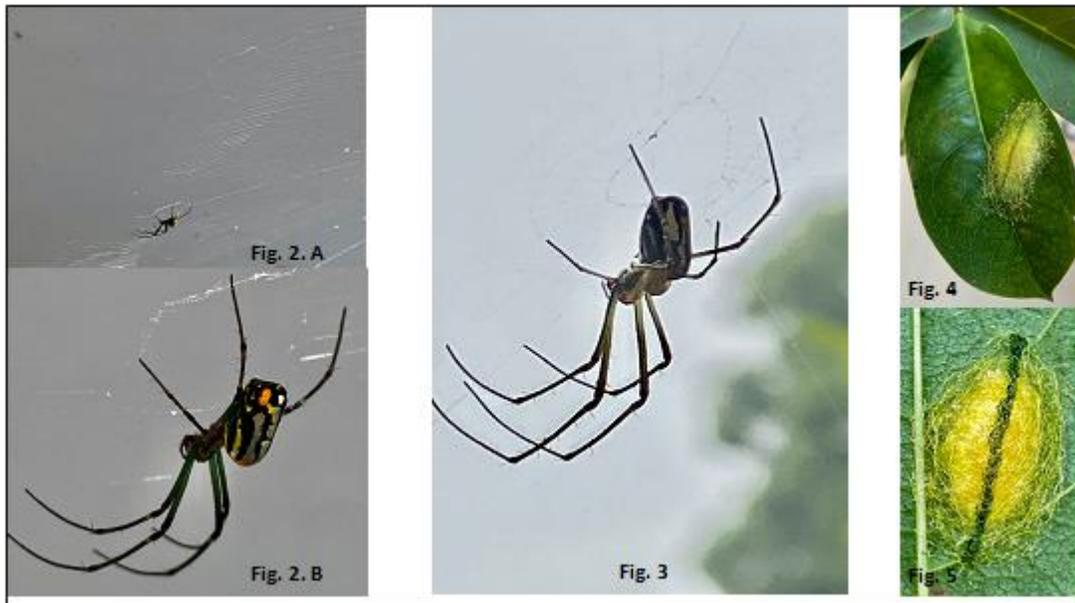


Figura 2A. *Leucauge venusta* en red orbicular sin signos de parasitismo. **Figura 2B.** *Leucauge venusta* acercamineto sinsignos de parasitismo. **Figura 3.** *Leucauge argyra* con signos de estar parasitada, con larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* en sus primeros estadios. **Figura 4.** Saco de huevo de *L. venusta*. **Figura 5.** Saco de huevo de *L. argyra*.

También, se recolectaron siete arañas de *Leucauge argyra* (Figura 3), en la provincia de Los Santos, Tonosí, Búcaro, asociadas a un jardín de una de las residencias muestreadas en la localidad. No se encontraron arañas en las otras dos residencias a ambos lados de la casa donde se encontraban las arañas parasitadas. Los jardines de estas casas no eran tan densos en vegetación como el de la residencia donde habitaban las arañas parasitadas. En ambos sitios de estudio se realizaron observaciones en la vegetación circundante y se localizaron cuatro sacos de huevos de *L. venusta* en el sitio, Veladero de Tolé, (Figura 4). En el sitio Búcaro, Tonosí, se localizaron seis sacos de huevos de *L. argyra* (Figura 5). Cabe mencionar que ambas especies de arañas colocan sus sacos de huevo fuera de la tela orbicular, los ubica en vegetación cercana a donde se encuentra.

De acuerdo con los resultados y las observaciones realizadas en campo y laboratorio, se obtuvo un total 12 hembras de *Hymenoepimecis argyraphaga*, procedentes de cinco arañas de *L. venusta* (Figura 6) y de siete arañas de *L. argyra* (Figura 7).



Figura 6. Araña *Leucauge venusta*, con larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* en el dorso anterior del abdomen, larva en su ultimo estadio. **Figura 7.** Araña *Leucauge argyra*, con larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* en el dorso anterior del abdomen, larva en su último estadio.

Las larvas de la avispa matan a la araña entre 2-3 días después de haber sido capturada en campo (12 observaciones) (Figura 8). Se observó que la larva permaneció adherida a la superficie anterodorsal del abdomen de la araña durante su desarrollo, alimentándose de su hemolinfa (Figura 9).



Figura 8. Larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* mata a la araña *Leucauge argyra*.

Figura 9. Larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* adherida a la superficie anterodorsal del abdomen de la araña durante su desarrollo, alimentándose de su hemolinfa.

Luego de extraer toda la hemolinfa de la araña hasta matarla, la larva de parasitoide inicia la confección del cocón para pupar; pegando una línea en el centro de la red, previamente construida por la araña y se suspende sobre la red, para proceder a cerrar y construir un capullo amarillo en forma de saco con dos puntas en cada extremo (Figuras 10 A-B-C). Los adultos emergen rompiendo el capullo por la parte superior (Figura 11).



Figura 10 A. Larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* después de matar a la araña *Leucauge argyra*, inicia el proceso de empupar. **Figura 10 B.** Larva de *Hymenoepimecis argyraphaga* se lanza y suspende sobre la red, inicia a cerrar y construir su capullo. **Figura 10 C.** Capullo “Pupa” de *Hymenoepimecis argyraphaga*, en forma de saco con con extremos terminan en punta, el color del capullo es amarillo.

Los adultos hembra de *H. argyraphaga* (Figura 12), emergieron del capullo después de 10 a 13 días de haber pupado. Esta misma posición de las larvas, de la avispa parasitoide sobre el abdomen de las arañas hospedantes ya había sido observada por varios autores en varias especies de *Hymenoepimecis*; *H. bicolor* (Brullé, 1846) sobre *Nephila clavipes* (Linnaeus, 1767) (Gonzaga et al., 2010), en *H. japi* Sobczak et al., 2009 sobre *L. roseosignata* Mello-Leitão, 1943 (Sobczak et al., 2009), en *H. sooretama* Sobczak et al., 2009 sobre *Manogea porracea* (Koch, 1838; Sobczak et al. 2009), y *H. veranii* Loffredo & Penteado-Dias, 2009 sobre *Araneus orgaos* Levi, 1991 en Sudamérica (Sobczak et al., 2014; Pádua et al., 2016). Se realizar ensayos en el laboratorio colocando dentro de las jaulas de malla fina, arañas *L.*

venusta y hembras de *H. argyraphaga* para observar el comportamiento de la araña y el parasitoide, y ver si la avispa parasitaba la araña, pero no se obtuvo resultados (Figura 13).



Figura 11. Adultos *Hymenoepimecis argyraphaga*, emergen rompiendo del capullo por la parte superior. **Figura 12.** Hábitus y vista lateral de *Hymenoepimecis argyraphaga*. **Figura 13.** Ensayos en el laboratorio colocando dentro de las jaulas de malla fina, arañas *L. venusta* y hembras de *H. argyraphaga* para observar el comportamiento de la araña y el parasitoide.

DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos confirman la acción ectoparasítica y koinobionte de la avispa *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae), parasitando exclusivamente a dos especies de arañas *Leucauge*, lo que indica que este parasitoide tiene preferencia en parasitar arañas género/específica. También, se confirma su selectividad en escoger como hospedantes arañas subadultas de la familia Tetragnathidae.

Se confirma la conducta que realizan las especies del genero *Hymenoepimecis* antes de matar a la araña hospedante; las larvas de *H. argyraphaga* inducen a las arañas hospedantes, *L. venusta* y *L. argyra* a construir una estructura de telaraña completamente modificada, llamada “telaraña de capullo”; estas mismas conductas fueron descritas previamente (Finke et al., 1990; Eberhard, 2000a,b; Eberhard, 2001, Gonzaga y Sobczak, 2007; Gonzaga et al., 2010; Sobczak et al., 2009; Sobczak et al., 2014; Pádua, et al., 2016).

Es conocido que el primer caso de *H. argyraphaga* parasitando especies de *Leucauge* fue reportado en Costa Rica por Eberhard (2000a), Eberhard (2000b), Eberhard (2001), quienes registraron *H. argyraphaga* Gauld, 2000 parasitando a *Leucauge argyra* (Walckenaer, 1841) (Pádua, et al., 2016). En esta interacción avispa-araña, la red es modificada hasta formar algunos pocos rayos y una reducción significativa en la parte de la órbita espiral. En la órbita de la red, la larva de la avispa construye un hilo para unir el capullo y mantenerlo suspendido en el aire.

El segundo caso de esta interacción se registró en Brasil, São Paulo, por Sobczak et al. (2009), con la avispa *Hymenoepimecis japi* parasitando a *L. roseosignata* Mello-Leitão, 1943. En este estudio, los autores observaron que la construcción de tela modificada por la araña también mostró una reducción en el número de rayos y espirales, el capullo unido por un hilo de seda y suspendida en el aire, siendo muy similar a la observada por Eberhard en Costa Rica (Eberhard, 2000a; Eberhard, 2000b; Pádua et al., 2016). En estos dos casos, las redes modificadas construidas por las arañas se reducen drásticamente a unos pocos radios reforzados y un centro que sostiene el capullo de la avispa (Pádua, et al., 2016). El tercer caso fue registrado nuevamente por Eberhard (2013), en Costa Rica, en donde a *Hymenoepimecis tedfordi* Gauld, 1991 parasita a *Leucauge mariana* (Taczanowski, 1881), siguiendo los mismos patrones de reducción de números de líneas radiales pero reforzadas; e igualmente

el capullo de la larva parasitoide colgando de un hilo de seda. En el cuarto caso fue encontrado por Gonzaga et al. (2015), en donde colectaron adultos y subadultos de *Leucauge volupis* (Keyserling, 1893), parasitadas por *Hymenoepimecis jordanensis* Loffredo & Penteado-Dias, 2009 en Brasil, Minas Gerais. En este cuarto caso, según los autores se evidenciaron pequeñas modificaciones a las redes, presentaban varias líneas radiales reforzadas y la ausencia de la parte orbicular. Además, la larva de la avispa confeccionó un hilo que colgaba y se suspendía de un cable de protección tridimensional. Pádua et al., (2016) publicó el quinto caso de manipulación del comportamiento en la araña *Leucauge henryi*, por la avispa parasitoide *Hymenoepimecis manauara*, y describió la interacción hospedante-parasitoide en Brasil, Manaus. Al igual que los casos anteriores, la larva del parasitoide *H. manauara* indujo una reducción en el número de hilos de la red, en los que la larva construyó la línea de suspensión del capullo.

De acuerdo con Eberhard (2013), estas variaciones en la forma de telas modificadas y las pequeñas variaciones en la confección del capullo por parte del parasitoide, se debe probablemente a la respuesta del hospedante a las diferentes sustancias inyectadas por las larvas de las avispas al momento que se encuentra en el dorso de las arañas.

CONCLUSIONES

Como conclusión de esta investigación, se reporta el sexto caso de manipulación del comportamiento en arañas *Leucage*. Adicionalmente, representa el primer registro de *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae), como parasitoide de la araña *Leucauge venusta* (Arachnida: Tetragnathidae). También, se registró la interacción hospedante-parasitoide en dos provincias de la República de Panamá.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Dr. Alfonso Jaen por patrocinar la visita a Búcaro, provincia de Los Santos, Tonosi. Al Dr. Rubén D. Collantes G., por la revisión y recomendaciones dadas al presente trabajo.

REFERENCIAS

- Ballesteros J. A., Hormiga G. (2021). Filogenia molecular del género de arañas tejedoras de orbes Leucauge y las relaciones intergenéricas de Leucauginae (Araneae, Tetragnathidae). *Invertebrate Systematics* 35, 922-939.
<https://doi.org/10.1071/IS21029>
- Barnard, C.J., y Behnke, J. M. (1990). *Parasitism and Host Behaviour*. Taylor & Francis, London.
- CIMMYT. (2019). International Maize and Wheat Improvement Center. La araña, un pequeño super héroe que lucha contra las plagas agrícolas.
<https://www.cimmyt.org/es/uncategorized/la-arana-un-pequeno-superheroe-que-lucha-contra-los-plagas-agricolas/> (última visita septiembre 2022)
- Eberhard, W. G. (1987). Effects of gravity on temporary spiral construction by *Leucauge mariana* (Araneae: Araneidae). *Journal of Ethology* 5: 29-36.
<https://doi.org/10.1007/BF02347892>
- Eberhard, W. G. (2000a) Spider manipulation by a wasp larva. *Nature* 406: 255 - 256.
<https://doi.org/10.1038/35018636>
- Eberhard, W. G. (2000b). The natural history and behavior of *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera: Ichneumonidae) a parasitoid of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Hymenoptera Research* 9: 220 - 240. URL:
[http:// biostor.org/reference/271](http://biostor.org/reference/271)
- Eberhard, W. G. (2001). Under the influence: webs and building behavior of *Plesiometa argyra* (Araneae, Tetragnathidae) when parasitized by *Hymenoepimecis argyraphaga* (Hymenoptera, Ichneumonidae). *Journal of Arachnology* 29: 354-366.
[https://doi.org/10.1636/0161-8202\(2001\)029\[0354:utiwab\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2001)029[0354:utiwab]2.0.co;2)
- Eberhard, W. G. (2013). The Polysphinctine Wasps *Acrotaphus tibialis*, *Eruga ca. gutfreundi*, and *Hymenoepimecis tedfordi* (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) Induce Their Hosts Spiders to Build Modified Webs. *Annals of the*

- Entomological Society of America* 106 (5): 652 - 660.
<https://doi.org/10.1603/an12147>
- Finke, O. M., Higgins, L., y Rojas, E. (1990). Parasitism of *Nephila clavipes* (Araneae, Tetragnathidae) by an Ichneumonidae (Hymenoptera, Polysphinctini) in Panama. *Journal Arachnology* 18: 321 - 329.
- Gauld, I. D. (1991). The Ichneumonidae of Costa Rica I. *Memoirs of the American Entomological Institute*. 47: 1-589.
- Gauld, I. D. (2000). The re-definition of Pimplinae genus *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae) with a description of a plesiomorphic new Costa Rica species. *Journal of Hymenoptera Research* 9: 213-219.
- Godfray, H. C. J. (1994). *Parasitoids Behavioral and Evolutionary Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Gonzaga, M. O., y Sobczak, J. F. (2007). Parasitoid-induced mortality of *Araneus omnicolor* (Araneae, Araneidae) by *Hymenoepimecis* sp. (Hymenoptera, Ichneumonidae) in southeastern Brazil. *Naturwissenschaften* 94: 223 - 227.
<https://doi.org/10.1007/s00114-006-0177-z>
- Gonzaga, M. O., Sobczak, J. F., Penteado-Dias, A. M., y Eberhard, W. G. (2010). Modification of *Nephila clavipes* (Araneae: Nephilidae) webs induced by the parasitoids *Hymenoepimecis bicolor* and *H. robertsae* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Ethology Ecology and Evolution* 22: 151-165.
<https://doi.org/10.1080/03949371003707836>
- Gonzaga, M. O., Moura, R. R., Pêgo, P. T., Bang, D. L., y Meira, F. A. (2015). Changes to web architecture of *Leucauge volupis* (Araneae: Tetragnathidae) induced by the parasitoid *Hymenoepimecis jordanensis* (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Behaviour* 152: 181 - 193. <https://doi.org/10.1163/1568539x-00003238>
- Holmes, J. C., y Bethel, W. M. (1972). *Behavioural aspects of parasite transmission*. Eds: Channing, E. U. & Wright, C. A. 123-149. Academic, London. chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcgclefindmkaj/https://stri-apps.si.edu/docs/publications/pdfs/06_2000_Nature_Spanish.pdf
- Jerardino, M., Urones, C., y Fernández, J. L. (1991). Datos ecológicos de las arañas epigeas en dos bosques de la región mediterránea. *Orsis*, 6, 141-157.
- McLachlan, A. (1999). Parasites promote mating success: the case of a midge and a mite. *Animal Behaviour* 57:1199–1205.
- Navarro, T. D. A. (2019). *Comparación de biodiversidad de arañas en cultivos y bosques de Zamorano, Honduras*. [Tesis de Licenciatura, Zamorano, Honduras]. 32 p.

- Pádua, D. G., Salvatierra, L., Sobczak, J. F., y Oliveira, M. L. (2016). Parasitism of *Hymenoepimecis manauara* Pádua & Oliveira (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) on *Leucauge henryi* Mello-Leitão (Araneae: Tetragnathidae) in Brazilian Amazonian. *Biodiversity data journal*, (4), e11219. <https://doi.org/10.3897/BDJ.4.e11219>
- Pádua D. G., Sääksjärvi I. E., Monteiro R. F., y Oliveira M. L. (2020). Seven new species of spider-attacking *Hymenoepimecis* Viereck (Hymenoptera, Ichneumonidae, Pimplinae) from Ecuador, French Guiana, and Peru, with an identification key to the world species. *ZooKeys* 935: 57-92. <https://doi.org/10.3897/zookeys.935.50492>
- Poulin, R. (2000). Manipulation of host behaviour by parasites: a weakening paradigm? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 267:787–792.
- Samu, F., Sunderland, K. D., y Szinetár, C. (1999). Scale-dependent dispersal and distribution patterns of spiders in agricultural systems: a review. *The Journal of Arachnology*, 27, 325-332.
- Shorthouse, David P. (2010). SimpleMappr, an online tool to produce publication-quality point maps. [Retrieved from <https://www.simplemappr.net>. Accessed October 07, 2022].
- Sobczak, J. F., Loffredo, A. P., Pentead-Dias, A. M., y Gonzaga, M. O. (2009). Two new species of *Hymenoepimecis* (Hymenoptera: Ichneumonidae: Pimplinae) with note on their spider hosts and behavior manipulation. *Journal of Natural History* 43 (43): 2691-2699. <https://doi.org/10.1080/00222930903244010>
- Sobczak, J. F., Sobczak, J. C., Messas, Y. F., Souza, H. S., y Vasconcellos-Neto, J. (2014). A New Record of a Host-Parasitoid Interaction: *Hymenoepimecis veranii* Loffredo & Pentead-Dias, 2009 (Hymenoptera: Ichneumonidae) Parasitizing *Araneus orgaos* Levi, 1991 (Araneae: Araneidae). *Journal of Insect Behavior* 27: 753-758. <https://doi.org/10.1007/s10905-014-9467-z>
- Toft, C. A., Aeschlimann, A., y Bolis, L. (1991). *Parasite Host Associations*. Oxford University Press, New York.
- Wickler, W. (1976). Evolution-oriented ethology, kinselection, and altruistic parasites. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 42:200–214.
- World Spider Catalog. (2022). World Spider Catalog. <http://www.wsc.nmbe.ch/>. Último acceso: 04 October 2022.