

BIOLOGIA REPRODUCTIVA DE *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1884) y *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) (CRUSTACEA, ONISCIDEA) EN CULTIVO DE MAIZ, URUGUAY

Analisa Waller & Ana Verdi*

Sección Entomología, Facultad de Ciencias, Universidad de la República, Igúa 4225, CP 11400, Montevideo, Uruguay

*Autor para correspondencia: Ana Verdi - averdi@fcien.edu.uy

RESUMEN

Armadillidium vulgare (Latreille, 1884) y *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) son las especies más comunes de isópodos terrestres en Uruguay. El patrón reproductivo de estas especies fue estudiado, por primera vez, en una población cultivada en el Departamento de San José (Uruguay) desde junio de 2010 a julio de 2011. Se recolectaron un total de 862 individuos, 515 corresponden a *A. vulgare* y 247 a *A. nasatum*. Los adultos y juveniles de ambas especies aparecieron de febrero a septiembre, y desaparecieron de octubre a enero. Para ambas especies, las hembras ovígeras aparecen en febrero, lo que indicaría una reproducción estacional seguida de un descanso sexual. Las hembras ovigeras de *A. vulgare* presentaron un ancho de cefalotórax que varió entre 1.7 a 2,7 mm, la fecundidad promedio fue igual a 37 ± 5 huevos y la fertilidad promedio fue igual a 28 ± 4 embriones. La fecundidad y la fertilidad se correlacionaron positivamente con el ancho del cefalotórax (AC) de las hembras. En *A. nasatum* osciló entre 1.5 a 2.4 mm, no se pudo establecer ningún tipo de relación ya que solo 3 hembras con 20 huevos cada una, 1 hembra (CW: 2.4 mm) con 22 embriones fueron registradas.

Palabras claves: Isopodos terrestres, Reproducción, Uruguay

ABSTRACT

Reproductive biology of *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1884) and *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) (Crustacea, Oniscidea) in corn crop, Uruguay. *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1884) and *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) are among the most common species of terrestrial isopods in Uruguay. The reproductive pattern of these species was studied, for first time, on a cultivated population at Department of San Jose (Uruguay) from June 2010 to July 2011. A total of 862 individuals were sampled, of these 515 were *A. vulgare* and 247 were *A. nasatum*. Adults and juveniles of both species appeared from February to September, and disappeared from October to January. For both species ovigerous females were collected only in February, this would indicate a seasonal reproduction followed by a sexual rest. In *A. vulgare* reproductive females cephalothorax width ranged between 1.7 to 2,7 mm, average fecundity was equal to 37 ± 5 eggs and average fertility was equal to 28 ± 4 embryos. Fecundity and fertility were positively

correlated with the size of the females. In *A. nasatum* cephalothorax width of reproductive females oscillated between 1.5 to 2.4 mm, no relationship could be established due to the fact that only 3 females with 20 eggs each, 1 female (CW: 2.4 mm) with 22 embryos were registered.

Key words: Terrestrial isopods, Reproduction, Uruguay

INTRODUCCIÓN

Los isópodos terrestres forman parte del suborden Oniscidea el que se encuentra integrado por 3710 especies, las cuales han logrado explotar casi toda la gama de ecosistemas terrestres (Paolletti & Hassall, 1999; Sfenthourakis & Taiti, 2015). Son uno de los principales grupos que constituyen la macrofauna del suelo, participando de manera substancial en el proceso de formación del mismo (Lopes *et al.*, 2005). Son considerados organismos beneficiosos ya que juegan un papel trascendental en el reciclaje de nutrientes, fragmentando el material vegetal en descomposición exponiendo mayor superficie del recurso a ser atacado por microorganismos (Leistikow, 2001; Hunter *et al.*, 2003; Saluso, 2004; Zimmer, 2004; Leistikow & Araujo, 2006; Quadros & Araujo, 2007). Los isópodos terrestres son dioicos con excepción de algunas especies que son partenogenéticas (Sutton, 1980). Existen notables variaciones en la fenología reproductiva entre especies (Sutton *et al.*, 1984; Warburg, 1994), entre diferentes poblaciones de la misma especie (Souty-Grosset *et al.*, 1998; Nasri-Ammar, Souty-Grosset & Mocquard, 2001; Hamaied, Nasri-Ammar & Charfi-Cheikhrouha, 2004), e incluso dentro de una misma población, donde se han descrito variaciones anuales (Zimmer & Brauckmann, 1997). Quadros *et al.* (2008) postularon para los isópodos terrestres Neotropicales, la existencia de un patrón reproductivo continuo con picos durante la primavera y el verano. La temperatura, la humedad y el fotoperíodo son factores importantes en la regulación de la reproducción de los isópodos, lo que resulta en coincidencias temporales con la liberación de la descendencia con condiciones favorables para el crecimiento y la supervivencia (Madhavan & Shribbs, 1981; Quadros, Araujo & Sokolowicz, 2008).

En los últimos tiempos, los isópodos terrestre, han ido surgiendo como organismos plaga de importancia en agricultura, en Brasil y Argentina, existen reportes de *Armadillidium vulgare*, *Porcellio laevis*, *Porcellio pruinosus* y *Ventana pincta*, causando daños en soja, girasol, colza y maíz, en especial durante la siembra e implantación de los cultivos de verano (Araujo *et al.*, 1996; Trumper & Linares, 1999; García & Campos, 2001; Saluso, 2004, 2013; Faberi *et al.*, 2014). Provocan lesiones transversales y longitudinales en la base de las plántulas y en los cotiledones, produciendo el amarillamiento y quebrado de las mismas (Saluso, 2001; Martínez *et al.*, 2014; Preciado & Martínez, 2014). Los daños se manifiestan en manchones irregulares, intensificándose en zonas con alto volumen de rastrojo y elevada humedad en el suelo. De acuerdo al trabajo de Waller & Verdi (2017), sobre biodiversidad de isópodos terrestres en campo natural y laboreado en Uruguay, *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) y *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) son las especies dominantes en ambos ecosistemas. Considerando además que el maíz es el cultivo de verano de secano más importante en la zona centro sur del Uruguay, llegando a unas 500.000 toneladas en la zafra 2016/2017 (Evia & Gudynas, 2000, Bertamini *et al.*, 2016, Ministerio de Agricultura y Pesca, 2017), se hace necesario para poder tomar y/o recomendar medidas de conservación y manejo, conocer la biología de estas especies. Esto nos ha motivado a la realización del presente trabajo cuyo objetivo es conocer el patrón reproductivo de *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) y *Armadillidium nasatum* (Schultz, 1961) en un campo cultivado con maíz.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en un campo laboreado con cultivo de maíz (*Zea mays*) ubicado en la zona rural de Pavón, (Lat. 34°43'S; Long. 56°54'W) en el Departamento de San José, Uruguay (Fig.1). Pertenece a la región Litoral Sur Oeste del país en la que se encuentran las áreas con mayor modificación por diferentes tipos de cultivos hortícola, frutícola y cereales; además de la explotación lechera y ganadera (Evia & Gudynas, 2000). Los muestreos se realizaron mensualmente desde julio 2010 hasta junio 2011. Los ejemplares fueron recolectados a mano por dos personas a lo largo de dos transectos paralelos de 20 metros, con un esfuerzo de muestreo anual de 16 horas por colector. Las muestras se transportaron al laboratorio en bolsas plásticas que contenían suelo del sitio de muestreo. En cada estación se tomaron datos de temperatura utilizando un termómetro de suelo (Digi-Scense Model Nº 8528-30) y se calculó la humedad mediante el método gravimétrico (Forsythe, 1975), a partir de muestras de suelo recogidas en cada sitio de muestreo (d = 10 cm, h = 2 cm).

El material recolectado se separó bajo lupa binocular y se identificó a nivel de especie mediante las claves de Araujo *et al.* (1996), Araujo (1999) y de Pérez Schultheiss (2010). La determinación del sexo se basó en la presencia o ausencia de ostegitos y marsupio en hembras y de la presencia de apófisis genitales y desarrollo del endopodito del pleópodo I en machos (Hamaied & Charfi-Cheikhrouha, 2004; Ivanov, 2011). Los individuos fueron clasificados en: mancas, juveniles y adultos. De acuerdo con Lefebvre *et al.* (2002) se consideraron adultos los machos a

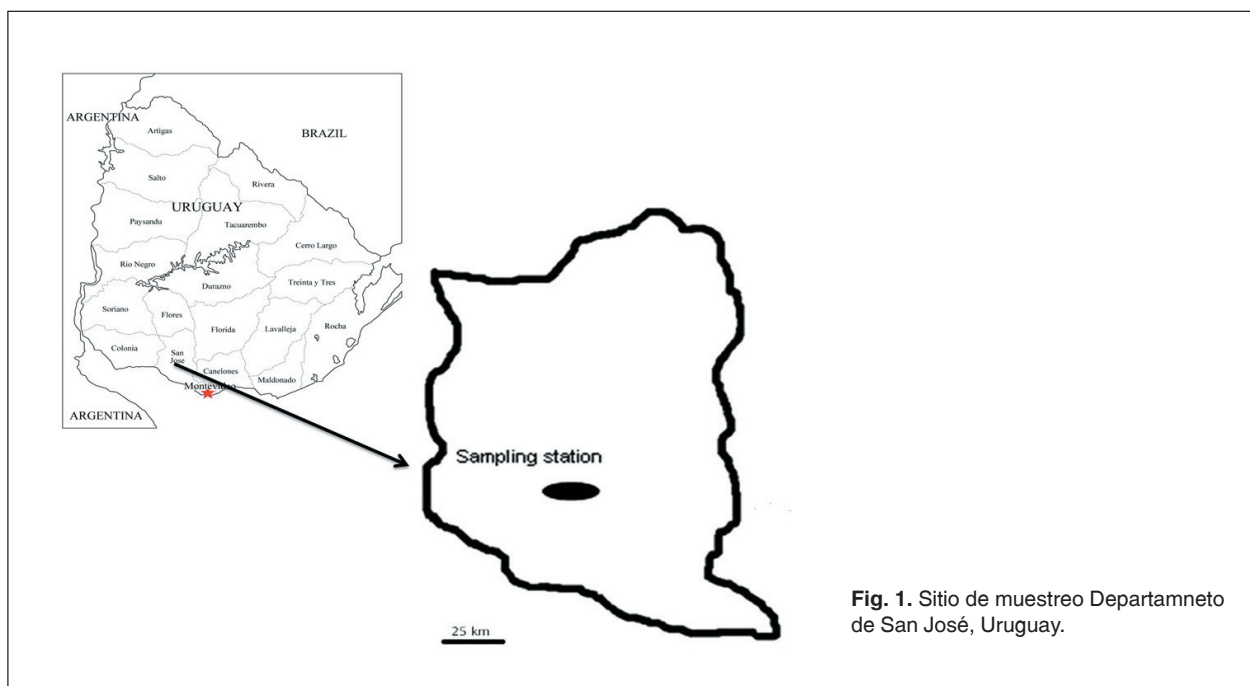


Fig. 1. Sitio de muestreo Departamento de San José, Uruguay.

partir de los 7 mm de largo total. En las hembras el estadio adulto, se estimó siguiendo a Araujo & Bond-Buckup (2004), para ello se midió el ancho del cefalotórax de la hembra ovígera más pequeña con una precisión de 0.1 mm. Esta medida hace referencia al ancho mayor en el plano horizontal del animal, en la vista dorsal a nivel de los ojos, incluyendo a los ojos. Se consideran juveniles todos los individuos que están por debajo de estas medidas y las mancas corresponden a los individuos que han abandonado el marsupio y se caracterizan por la ausencia funcional del séptimo par de pereiópodos (Sokolowics & Araujo, 2011). Se reconocieron dos tipos de hembras: (1) hembras no reproductivas, sin marsupio, (2) hembras ovígeras, con huevos y embriones en el marsupio (Araujo & Bond-Buckup, 2005; Ivanov, 2011). El tamaño de la primera reproducción se consideró a partir del tamaño de la hembra ovígera más pequeña. Con el fin de estimar los parámetros de fecundidad (número de huevos producidos por cría) y de fertilidad (número de embriones por cría), los huevos y embriones encontrados en los marsupios de las hembras ovígeras se retiraron y se contaron (Achouri *et al.*, 2008; Montesanto *et al.*, 2012).

Análisis de datos

La proporción sexual fue estimada por la proporción de hembras y machos. Para identificar la existencia de diferencias significativas entre las proporciones de cada sexo, se utilizó la prueba χ^2 ($\alpha = 0.05$) (Achouri *et al.*, 2008). La relación entre la abundancia de isópodos y los parámetros ambientales (temperatura y humedad del suelo) se determinó por medio del coeficiente de Spearman (R_s). La relación entre la fecundidad y la fertilidad con el ancho de cefalotórax de las hembras ovígeras se describió utilizando regresión lineal simple (Achouri & Charfi-Cheikhrouha, 2002; Achouri *et al.*, 2008; Ivanov, 2011). La comparación de los cefalotórax de las hembras ovígeras durante los meses reproductivos se realizó mediante la prueba de ANOVA,

y la comparación entre las especies se realizó mediante la prueba de Mann Whitney. Las pruebas estadísticas se realizaron utilizando el software libre PAST 2.14 (Hammer *et al.*, 2001).

RESULTADOS

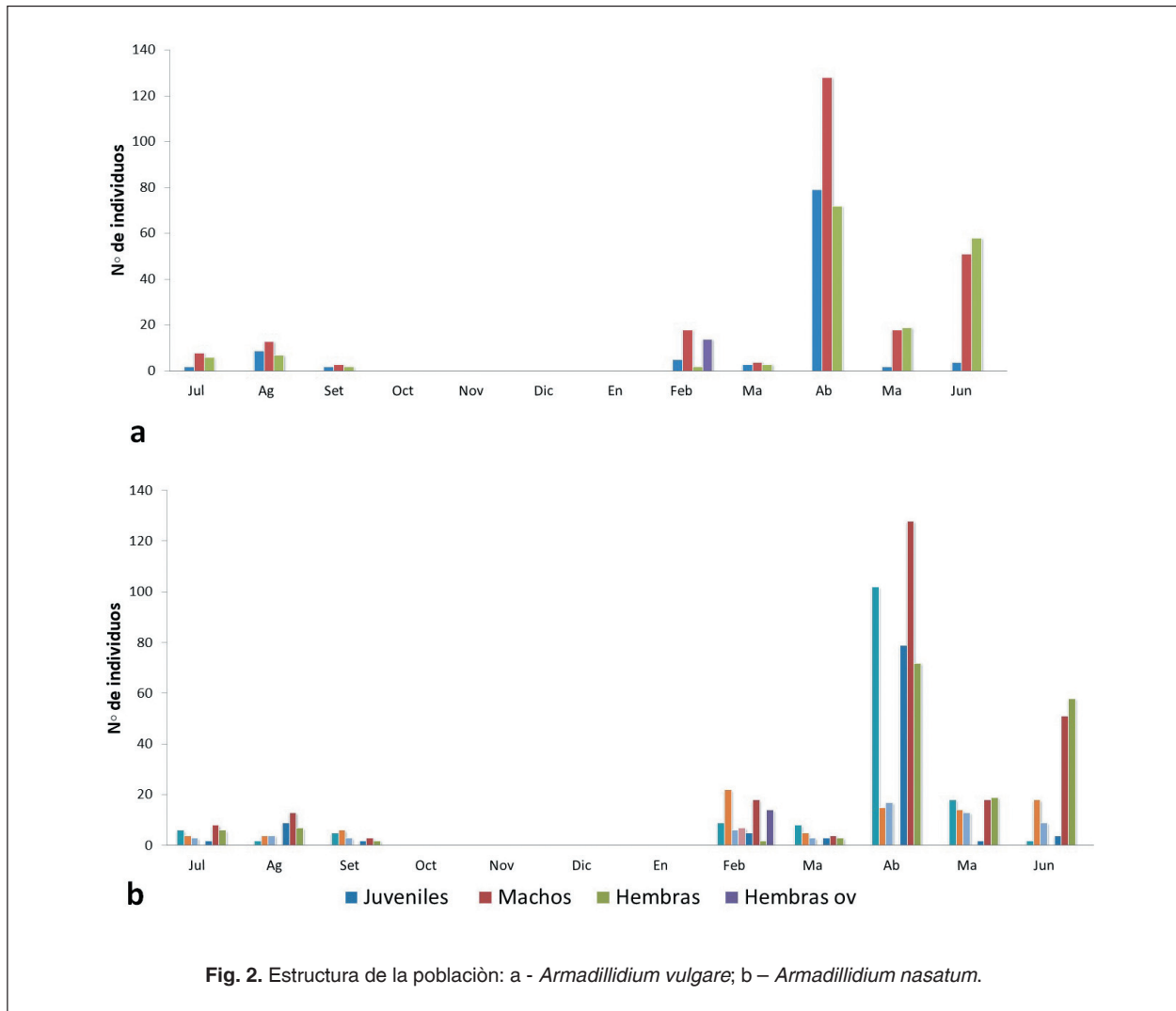
Fueron recolectados un total de 862 individuos, de los cuales 515 correspondieron a *Armadillidium vulgare* (243 machos, 178 hembras, 94 juveniles) y 247 a *Armadillidium nasatum* (67 machos, 45 hembras, 134 juveniles) y 100 mancas indiferenciadas. La proporción de sexos observada para ambas especies fue 1:0.7 a favor de los machos, a pesar de esto las diferencias no fueron significativas (*Armadillidium vulgare*, χ^2 : 5.24, $p = 0.15$, df : 3; *Armadillidium nasatum*, χ^2 : 20.76, $p = 1.04$, df : 3) (Tabla 1). Tanto juveniles como adultos de ambas especies aparecieron en el ecosistema desde finales de verano hasta principio de primavera (febrero a setiembre), con un pico en abril, desapareciendo desde mediados de primavera hasta el comienzo del verano (octubre a enero). Se registro la presencia de hembras ovígeras solo en el mes de febrero (Fig. 2). Durante el estudio, la temperatura del suelo varió de 8.7 °C a 33.3 °C con un valor medio de 19 °C, la humedad del suelo varió de 3.4% a 49% con un valor promedio de 25.4% (Fig. 3) La humedad se correlacionó en forma positiva con la abundancia de isópodos ($R_s = 0.69$, $p = 0.01$) mientras que la temperatura del suelo lo hizo en forma negativa ($R_{st} = -0.61$, $p = 0.03$).

Fecundidad y Fertilidad

El ancho del cefalotórax para las hembras ovígeras de *Armadillidium vulgare* (14) vario entre 1.7 a 2.7 mm, con una media de 2.2 mm, mientras que las de *Armadillidium nasatum* (7) vario entre de 1.5 a 2.4 mm, con una media de 1.8 mm. No existieron diferencias significativas entre los anchos del

Tabla 1. *Armadillidium vulgare* y *Armadillidium nasatum* registrados a lo largo del año: N°, número de individuos; χ^2 , prueba de Chi²; p, valor de p.

	A. vulgare				A. nasatum			
	Nº Machos	Nº Hembras	χ^2	p	Nº Machos	Nº Hembras	χ^2	p
Invierno	72	71	3,18	0,07	20	19	3,87	0,28
Primavera	3	2	0,01	0,92	2	3	3,17	0,37
Verano	18	14	0,03	0,87	26	61	0,71	0,01
Otoño	150	91	2,02	0,16	19	17	3,02	0,39



cefalotórax de ambas especies (U: 469, $p > 0.05$, df: 1). En *Armadillidium vulgare*, el número de huevos varió de 20 a 60, con un promedio de 37 ± 5 . El número de embriones encontrados varió de 22 a 32, con un promedio de 28 ± 4 . La fecundidad ($r^2 = 0.91$, $p = 0,05$) y la fertilidad ($r^2 = 0.50$, $p = 0,02$), mostraron una correlación positiva con el tamaño femenino (Fig.4). Para *Armadillidium nasatum*, no se pudieron establecer ningún tipo de relación debido a que sólo se registraron 3 hembras con 20 huevos cada una, 1 hembra (CW: 2,4 mm) con 22 embriones y el resto de los ejemplares (3) presentaban el marsupio vacío.

DISCUSIÓN

Armadillidium vulgare y *Armadillidium nasatum* son las especies de isópodos terrestres características tanto en las zonas naturales como cultivadas del Uruguay (Waller & Verdi, 2016; 2017). A pesar de que

en los últimos años han surgido como potenciales plagas de diversos cultivos, este es el primer trabajo sobre su biología reproductiva en un campo cultivado. Las poblaciones de ambas especies registraron fluctuaciones a lo largo del año, asociadas a variaciones en la temperatura y humedad. Según Rushton & Hassall (1987) estos parámetros son los principales factores que determinan estas fluctuaciones, afectando fuertemente su crecimiento, supervivencia y reproducción. De acuerdo a lo observado por Fingini (2008) para las mismas especies, la temperatura en valores extremos produce una disminución en el crecimiento de la población y en la movilidad de los individuos. Según Schultz (1961), las poblaciones de *Armadillidium nasatum* son más activas en el invierno, lo que podría explicar la desaparición de la población a lo largo de los meses de calor, tal vez debido a la migración vertical. En poblaciones de *Armadillidium vulgare* (Paris & Pitelka, 1962; Paris, 1963), se registraron también migraciones verticales en donde individuos de esta especie se enterraban por

debajo de 10 cm de profundidad durante el verano, retornando a la superficie cuando el suelo se vuelve húmedo. Araujo & Bond-Buckup (2005) observaron para *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) este mismo comportamiento. Cuando las condiciones de humedad y temperatura son óptimas se producen los picos poblacionales (Quadros *et al.*, 2008). Para este estudio, se produce un solo pico poblacional en el mes de abril (otoño), concordando con una disminución de la temperatura y un aumento de la humedad; mientras que una abrupta disminución se produjo durante el verano donde se registró un aumento de la temperatura y disminución de la humedad. Similares resultados fueron reportados para una población argentina de *Armadillidium vulgare* por Cuartas & Petriella (2000); y para poblaciones brasileñas de *Atlantoscia floridana* y *Balloniscus glaber* (Araujo & Bond Buckup, 2005; Quadros & Araujo, 2007). Este pico concuerda además con el período crítico de daño en cultivos durante la implantación, el que se produce fundamentalmente en primavera y otoño, pudiéndose ocasionar situaciones de riesgo para el cultivo. (Andrade *et al.*, 1996; Saluso *et al.*, 2006; Cibils *et al.*, 2017). Faberi y colaboradores (2016) estudiando el nivel de daño producido por *Armadillidium vulgare* en cultivo de girasol, determinaron que la categoría de

perjuicios severos en hipocótilo estuvo correlacionada en forma positiva con la densidad de individuos.

Varios autores han hipotetizado, la existencia de cierta tendencia hacia las proporciones de sexo sesgadas hacia las hembras, entre las poblaciones de artrópodos que habitan ambientes perturbados (Wildish, 1971; Sustek, 1984; Paoletti & Cantarino, 2002). Esto no concuerda con lo observado en el presente estudio donde la proporción sexual para ambas especies fue favorable a los machos a lo largo de todo el estudio. Tampoco concuerda con lo registrado en poblaciones de ambientes no perturbados, tanto de las mismas especies (Geiser, 1934; París, 1963) u otras especies (Achouri & Charfi-Cheikhrouha, 2002; Araujo & Bond Buckup, 2005; Achouri *et al.*, 2008) en las cuales la proporción sexual esta sesgada hacia las hembras. Según París (1963), la proporción de sexos es igual al momento del nacimiento, pero la mortalidad de las hembras en el momento de la ecdyses reproductiva da lugar a una mayor supervivencia de los machos. Se ha demostrado además, que se produce una alta mortalidad de hembras luego de la puesta (Nair, 1978; Sorensen & Burkett, 1997; Dias *et al.*, 2005). La proporción sexual encontrada, podría estar también asociada a la ausencia de infección de *Wolbachia*, bacteria

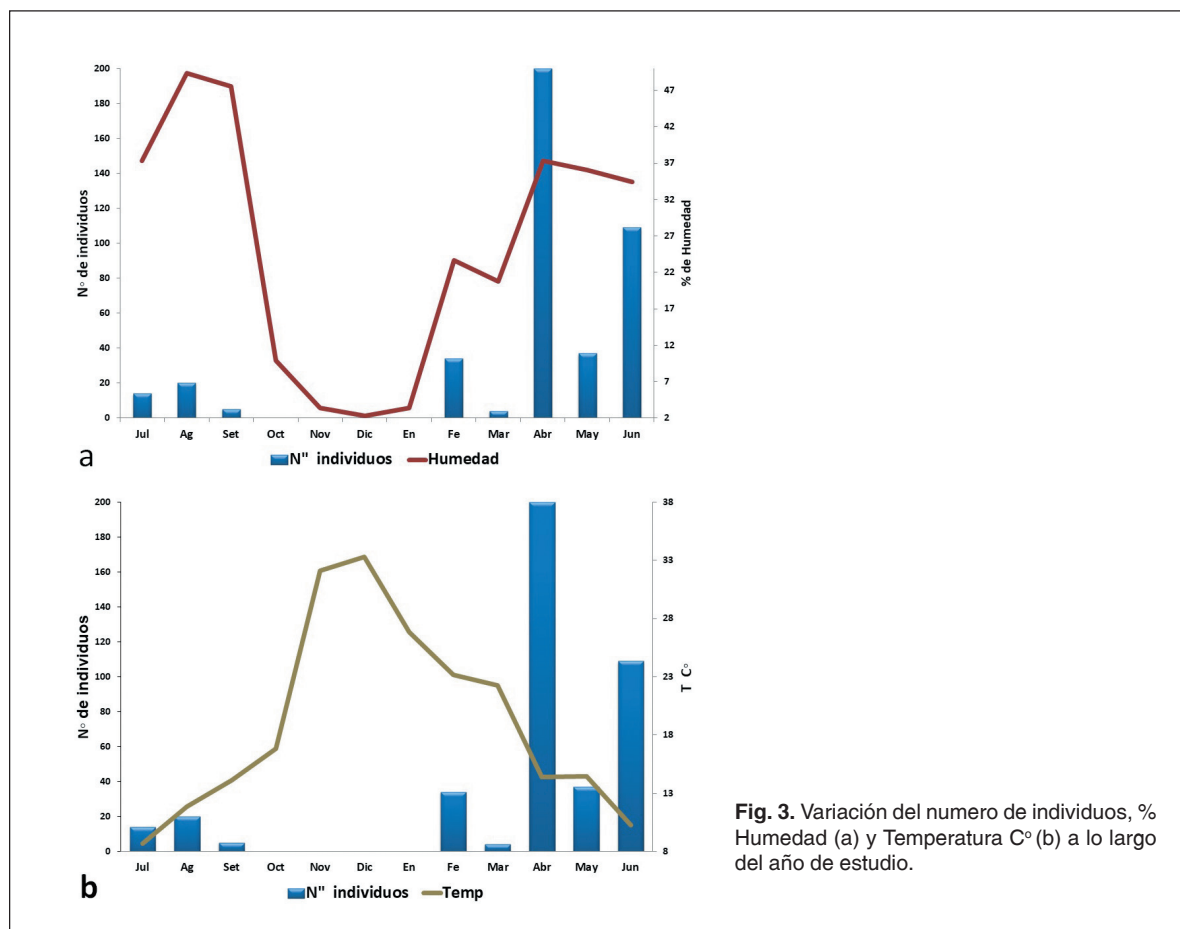
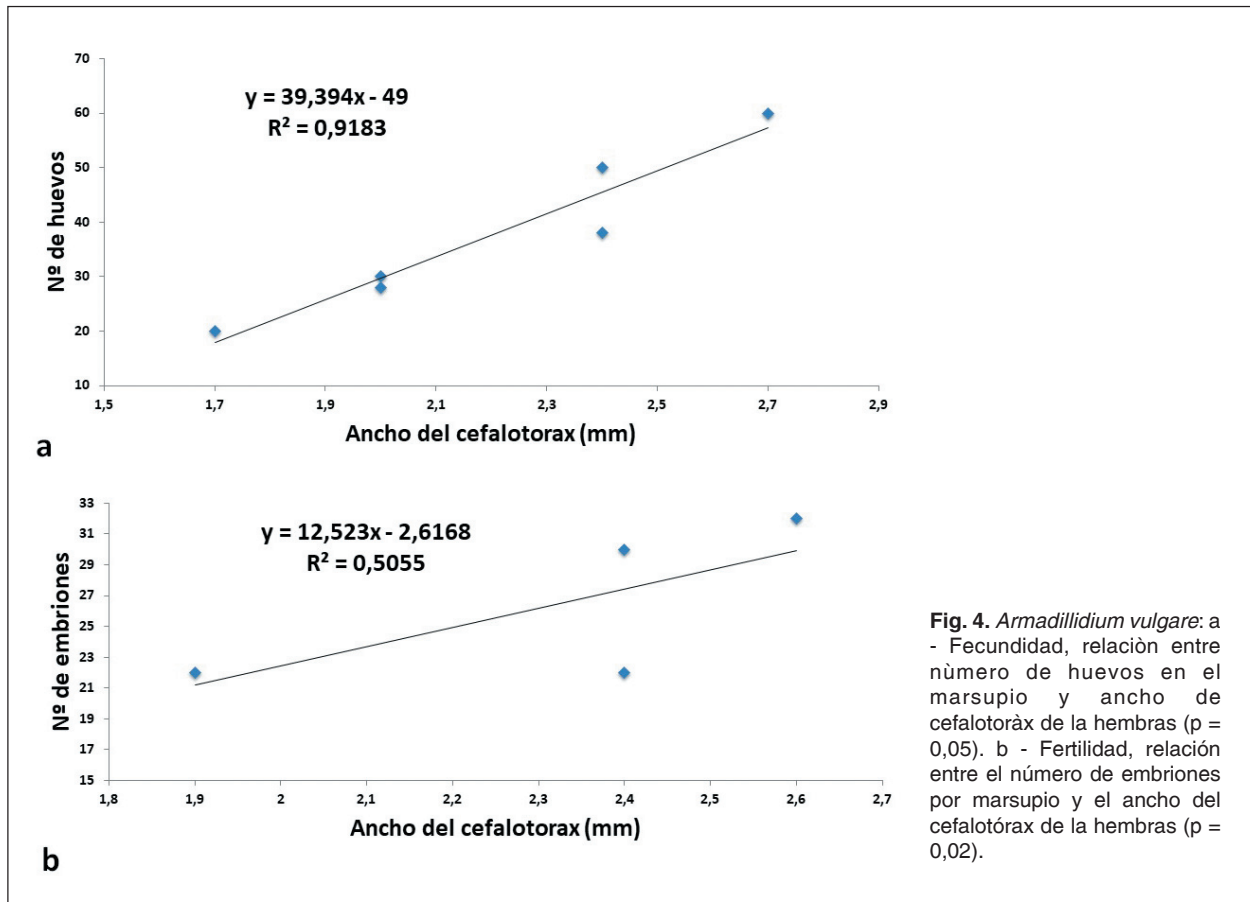


Fig. 3. Variación del número de individuos, % Humedad (a) y Temperatura C° (b) a lo largo del año de estudio.



responsable de modificar el sexo en el hospedador provocando la feminización, ampliamente distribuida en Oniscidea, alcanzando el 60% de prevalencia en las poblaciones. (Chevalier *et al.*, 2012). Quadros y col. (2008), estudiaron la reproducción de tres especies de isópodos (*Atlantoscia floridana*, *Benthana cairensis* y *Balloniscus glaber*) de la región sur de Brasil, postulando en las especies neotropicales, la existencia de un patrón reproductivo continuo con picos durante la primavera y verano. Esto no se ve reflejado en el presente trabajo donde tanto *Armadillidium vulgare* como *Armadillidium nasatum* muestran una estacionalidad reproductiva restringida al mes de febrero (verano) seguida de un descanso sexual, asemejándose a la mayoría de las especies de isópodos terrestres, que generalmente se reproducen solo durante los meses más cálidos (Sutton *et al.*, 1984). El periodo reproductivo difiere al observado para ambas especies, en un campo natural en la misma región estudiada, donde *Armadillidium vulgare* se reproduce de octubre a marzo y *Armadillidium nasatum* en octubre y febrero (Waller & Verdi, 2016). Según Kight (2008), varias especies de isópodos terrestres habitando en la misma área, presentan diferentes estrategias reproductivas. Esto podría ser el resultado de respuestas microevolutivas a las

presiones de selección causadas por diferencias en el medio ambiente (Hassall *et al.*, 2005). *Armadillidium vulgare* y *Armadillidium nasatum* exhibieron una gran variabilidad interpoblacional en el tamaño de las hembras reproductivas. Esto puede explicarse por la existencia de una tasa de crecimiento diferente en las poblaciones de isópodos terrestre con diferentes condiciones ecológicas (Ivanov, 2011). Kight (2008) argumentó que dos hembras genéticamente idénticas, criadas en diferentes condiciones de crecimiento podrían tener un tamaño corporal adulto diferente. De acuerdo con lo reportado para la mayoría de los isópodos terrestres de diferentes regiones del mundo (Cuartas & Petriella, 2001; Glazier *et al.*, 2003; Hamaied & Charfi-Cheikhrouha, 2004; Achouri *et al.*, 2008; Kight, 2008; Quadros *et al.*, 2009; Ivanov, 2011; Achouri, 2012; Montesanto *et al.*, 2012; Medini-Bouaziz *et al.*, 2015), *Armadillidium vulgare* mostró una correlación positiva entre la fecundidad y la fertilidad y la longitud corporal de las hembras ovígeras. De acuerdo con estudios sobre la fenogía del maíz (Fassio *et al.*, 1998; Carter & Petrella, 2013) el periodo de emergencia y primeros periodos vegetativos se relacionan directamente con el aumento del contenido de humedad del suelo. La capacidad reproductiva de las hembras podría estar incidiendo en su posible rol

como plaga ya que las nuevas generaciones se concentran en los meses donde comienza el aumento de humedad como lo demuestra el presente estudio.

CONCLUSIONES

El objetivo de este estudio fue conocer el patrón reproductivo de *Armadillidium vulgare* y *Armadillidium nasatum* en un campo cultivado con maíz. Siendo este el primer trabajo en el tema para Uruguay. Encontramos que ambas especies muestran el modo templado de reproducción, con una reproducción estacional seguida de un descanso sexual. Esta podría ser la respuesta a las condiciones ambientales que determinará el potencial de una especie para adaptarse a las diferentes condiciones climáticas. Se necesita una mejor comprensión de la reproducción y la dinámica de la población en isópodos terrestres de Uruguay. Esta será una tarea futura y natural continuación del presente trabajo.

BIBLIOGRAFÍA

- Achouri M. S. 2012. Breeding Phenology and Reproductive Strategies in Terrestrial Isopod Species (Crustacea Isopoda Oniscidea) from Tunisia. *En: X. Zhang (Ed.) Phenology and Climate Change*, pp. 21-34. InTech, United Kingdom.
- Achouri M. S. & Charfi-Cheikhrouha, F. 2002. Biologie et dynamique de population de *Porcellionides sexfasciatus* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *C.R. Biologies*, 325: 605-616.
- Achouri M. S., Charfi-Cheikhrouha F. & Zimmer M. 2008. Reproductive patterns in syntopic terrestrial isopods species (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Morocco. *Pedobiologia*, 52: 127-137.
- Andrade F., Cirilo A, Uhart S, Otegui ME. 1996. Ecofisiología del cultivo de maíz. Balcarce: La Barrosa. INTA Balcarce FCA UNMP. Dekalbpres. 292p.
- Araujo P. B. 1999. Suborden ONISCIDEA (Isópodos Terrestres, "tatuzinhos"). *En: L. Backup & G. Bond-Backup (Eds.) Os crustaceos do Rio Grande do Sul*, pp. 237-256. Edición Universidade/UFRGS. Porto Alegre.
- Araujo P.B., Backup L. & Bond G. 1996. Isópodos terrestres (Crustacea, Oniscidea) de Santa Catarina e Rio Grande do Sul. *Iheringia, Série Zoológica Porto Alegre*, 81: 111-138.
- Araujo PB & Bond-Backup G. 2005. Population structure and reproductive biology of *Atlantoscia floridana* (van Name, 1940) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in Southern Brasil. *Acta Oecológica*, 28: 289-298.
- Bertamini F, Bervejillo J., Silva M.E. & Tommasino H. 2016. Regionalización agropecuaria según estructura del valor de la producción. *Estudios de Economía Agraria y Ambiental*, 15(3):1-18.
- Carter G & Petrella P. 2013. Estudio de distintas poblaciones y dosis de nitrógeno en maíz bajo riego. TESIS para obtención del título de Ingeniero Agrónomo, Facultad de Agronomía, Universidad de la República, Uruguay, 56 pp.
- Cibils X, Waller A & Zervino E. 2017. Biología y manejo del "bicho bolita" (bicho de la humedad). *Revista INIA*, 48: 38-41.
- Cuartas E. & Petriella A. M. 2000. Historia Natural de una población de *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) en la laguna de Los Padres (Buenos Aires, Argentina). *Neotropica*, 47: 41-47.
- Chevalier F., Herbinier-Gaboreau J., Charif D., Mitta G., Gabory F., Wincker P., Greve P., Braquart-Varnier C. & Bouchon D. 2012. Feminizing Wolbachia: a transcriptomics approach with insights on the immune response genes in *Armadillidium vulgare*. *BMC Microbiology*, 11(1): 1471-2180.
- Dias N., Sprung M. & Hassall M. 2005. The abundance and life histories of terrestrial isopods in a salt marsh of the Ria Formosa lagoon system, southern Portugal. *Marine Biology*, 147(6): 1343-1352.
- Evía G & Gudynas E. 2000. Ecología del paisaje en Uruguay. Aportes para la conservación de la diversidad biológica. Dirección de Medio Ambiente. Ed. Junta de Andalucía, 173 pp.
- Faberi A. J., Clemente N. L., López A. N. & Manetti P. L. 2014. Nivel de daño económico de *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804) (Crustacea: Isopoda) en el cultivo de girasol. *Revista de Investigaciones Agropecuarias*, 40: 182-189.
- Fassio A, Carriquiry A.I, Tojo C. & Romero R. 1998. MAÍZ: Aspectos sobre fenología. INIA Serie Técnica 101, 51 pp.
- Fingini E. 2008. Diversidad y abundancia de isópodos terrestres (Crustacea) en ambiente natural versus ambiente laboreado en el Partido de Balcarce, Provincia de Buenos Aires. Tesis para la obtención del Título: Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Mar del Plata, Argentina, 55 pp.
- Forsythe, W. 1975. Física de suelos. IICA. San José, Costa Rica, 235 pp.
- García F & Campos J. 2001. Biología e controle de artrópodos de importância fitossanitária (Diplopoda, Symphyla, Isopoda), pouco conhecidos no Brasil. *Revista Biológico*, 63(1-2):7-13.
- Geiser S. W. 1934. Further observations on the sex-ratios of terrestrial isopods. *Field and Laboratory*, 3: 7-10.

- Glazier D., Wolf J., & Kelly C. 2003. Reproductive Investment of Aquatic and Terrestrial Isopods in Central Pennsylvania (USA). *En*: S. Sfenthourakis, B. Araujo, E. Hornung, H. Schmalfuss, S. Taiti & K. Szlavetz (Eds.) *Biology of Terrestrial Isopods*, pp 151-179. The Netherlands.
- González G. 2004. Bichos bolita. Peligrosidad y condiciones predisponentes. *En*: <http://www.rizobacter.com/home/es/>. 3 p.
- Hamaied S. & Charfi-Cheikhrouha, F. 2004. Life cycle and Population dynamic of *Armadillidium pelagicum* Arcangeli, 1955 (Isopoda, Oniscidea). *C.R. Biologies*, 327: 335-342.
- Hammer O., Harper D. A. T., & Ryan P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. <http://palaeo-electronica.org/>.
- Hassall M., Helden A., Goldson A., & Grant A. 2005. Ecotypic differentiation and phenotypic plasticity in reproductive traits of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscidea). *Oecologia*, 143, 51-60.
- Hunter M. A. S., Pringle C. & Coleman D. 2003. Relative effects of macroinvertebrates and habitat on the chemistry of litter during decomposition. *Pedobiologia*, 47: 2-6.
- Ivanov F. M. 2011. Reproductive parameters of *Porcellium collicola* (Verhoeff, 1907) and *Trachelipus arcuatus* (Budde-Lund, 1885) (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) in South Romania. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle «Grigore Antipa»*, 2: 365-377.
- Kight S. L. 2008. Reproductive ecology of terrestrial isopods (Crustacea: Oniscidea). *Terrestrial Arthropods. Reviews*, 1: 95-110.
- Leistikow A. & Araujo P.B. 2006. The systematic position of *Benthanoscia longicaudata* Lemos de Castro, 1958 (Isopoda: Oniscidea: Crinocheta). *Systematics and Biodiversity*, 4 (3): 243-254.
- Lopes E., Mendonca M., Bond-Buckup G. & Araujo P. B. 2005. Oniscidea diversity across three environments in an altitudinal gradient in northeastern Rio Grande do Sul, Brazil. *European Journal of Soil Biology*, 41(3-4):99-107.
- Martínez J., Pérez D. & Espíndola C. 2014. Caracterización de los isópodos terrestres (Crustacea: Isopoda) y su impacto en cultivos hortícolas de Boyacá. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 31 (1): 55-64.
- Medini-Bouaziz L., El-Gtari M. & Charfi-Cheikhrouha F. 2015. Reproductive traits of *Porcellio variabilis* Lucas, 1946 (Isopoda, Oniscidea) from Tunisia. *Open Life Science*, 10: 505-513.
- Madhavan, K., & Shribbs, J. M. (1981). Role of photoperiod and low temperature in the control of ovigerous molt in the terrestrial isopod, *Armadillidium vulgare* (Latreille, 1804). *Crustaceana*, 41(3): 263-270.
- Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca. 2017. Anuario Estadístico Agropecuario 2017, 214 pp. www.mgap.gub.uy/sites/default/files/diea-anuario2017web01a.pdf.
- Montesanto G., Musarra Pizzo G., Caruso D. & Lombardo B. M. 2012. The posmarsupial development of *Porcellio siculoccidentalis*, with some data on reproductive biology (Crustacea, Isopoda, Oniscidea). *ZooKeys*, 176: 87-101.
- Nair G.A. 1978. Sex ratio of the soil isopod, *Porcellio laevis* (Latreille) in Delhi region. *Proceedings of the Indian Academy of Sciences - Section B, Animal Sciences*, 87(6): 151-155.
- Nasri-Ammar K., Souty-Grosset C., & Mocquard J. P. 2001. Time measurement in the photoperiodic induction of sexual rest in the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* (Latreille). *C.R. Académie des Sciences. Sciences de la vie / Life Sciences*, 324: 701-707.
- Paoletti M & Cantarino C. M. 2002. Sex ratio alterations in terrestrial woodlice populations (Isopoda: Oniscidea) from agroecosystems subjected to different agricultural practices in Italy. *Applied Soil Ecology*, 19: 113-120.
- Paoletti M & Hassall M. 1999. Woodlice (Isopod: Oniscidea): their potencial for assenssing sustainability and use as bioindicators. *Agriculture, Ecosystems and Enviroment*, 74: 157-165.
- Paris O. 1963. The Ecology of *Armadillidium vulgare* (Isopoda: Oniscoidea) in California Grassland: Food, Enemies and Weather. *Ecological Monographs*, 33(1): 1-22.
- Paris O & Pitelka F. 1962. Population characteristics of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* in California Grassland. *Ecology*, 43: 220-248.
- Pérez-Schultheiss J. 2010. Familias de Isópodos terrestres (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) de Chile: sinopsis y clave de identificación. *Boletín de biodiversidad de Chile*, 4: 63-82.
- Preciado A. F. & Martínez J. 2014. Estudio de Isópodos Terrestres (Crustacea: Isopoda: Oniscidea) en tres localidades de Boyacá, Colombia. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 31(2): 14-23.
- Quadros A. 2009. Ecologia populacional, estratégias reprodutivas e uso de recursos por isópodos terrestres neotropicais (Crustacea, Isopoda). Tesis de Doctorado. Universidad Federal de Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brasil, 278pp.
- Quadros A & Araujo P. B. 2007. Ecological traits of two neotropical Oniscidean (Crustacea: Isopoda). *Acta Zoologica Sinica*, 53(2): 241-249.
- Quadros A, Araujo P. B. & Sokolowicz C. 2008. Reproduction of Neotropical isopods (Crustacea: Oniscidea) in southern Brazil: similarities and differences to temperate and tropical species.

- Proceedings of the Internatinal symposium of Terrestrial Isopod Biology –ISTIB-07 II. Reproduction and Development: 81-90.
- Quadros A., Caubet Y. & Araujo, P. B. 2009. Life history comparison of two terrestrial isopods in relation to habitat specialization. *Acta Oecologica*, 35:243-249.
- Rushton S. P. & Hassall M. 1987. Effects of Food Quality on Isopod Population Dynamics. *Funcional Ecology*, 1(4): 359-367.
- Saluso A. 2001. Isópodos terrestres asociados al cultivo de soja en siembra directa. INTA EEA Paraná. Argentina. *En*: www.inta.gov.ar/parana/info/documentos/produccion_vegetal/soja/evaluacion_manejo/Soja_Isopodos.pdf
- Saluso A. 2004. Determinación del Nivel de Daño Económico y plan de decisión secuencial para el manejo de *Armadillidium vulgare* en soja. Tesis Magíster en Ciencias en Entomología Aplicada. Universidad Nacional de La Rioja, Argentina.
- Saluso A. 2013. Isópodos terrestres asociados al cultivo de soja en siembra directa. INTA EEA Paraná. Argentina. www.inta.gov.ar/parana/info/documentos/produccion_vegetal/soja/evaluacion_manejo/
- Saluso A., Decarli R., Zaccagnini M. E., Bernardos J., Decarre J. & Cáceres C. 2006. Guía práctica para el control químico de artrópodos plaga en soja considerando el riesgo de toxicidad aguda para las aves Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Ed. Intas, Buenos Aires, 24 pp.
- Sfenthourakis S & Taiti S. 2015. Patterns of taxonomic diversity among terrestrial isopods. *Zookeys* 515: 13-25.
- Schultz G. A. 1961. Distribution and establishment of a land isopod in North America. *Systematic Zoology*, 4(10):193-196.
- Sokolowicz C. & Araujo P. B. 2011. Development of secondary characters in juvenile males of *Benthana cairensis* (Crustacea, Oniscidea, Philosciidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 55 (3): 175-182.
- Sorensen B. & Burkett R. 1977. A Population Study of the Isopod, *Armadillidium vulgare*, in Northeastern Texas. *The Southwestern Naturalist*, 22(3): 375-387.
- Souty-Grosset C., Nasri K., Mocquard J. P., & Juchault P. 1998. Individual variation in the seasonal reproduction of the terrestrial isopod *Armadillidium vulgare* Latr. (Crustacea, Oniscidea). *Acta Oecologica*, 19(4): 367-375.
- Sustek Z. 1984. The bioindicative and prognostic significance of sex ratio in Carabidae (Insecta, Coleoptera). *Ekologia (CSSR)*, 3 (1): 3-22.
- Sutton S. 1980. Woodlice. Pergamon Press. Ginn & Company (Eds), 144pp.
- Sutton S. L., Hassall M., Willows R., Davis R. C., Grundy A., & Sunderland K. D. 1984. Life-histories of terrestrial isopods: a study of intra and interspecific variation. *Symposia of the Zoological Society of London*, 53: 269-294.
- Trumper E & Linares, M. 1999. Bicho Bolita. Nueva amenaza para la soja. *Super Campo*, 5(59): 24-27.
- Waller A. & Verdi A. 2016. Reproductive Patterns of Terrestrial Isopods (Crustacea, Isopoda, Oniscidea) from Uruguay. *International Journal of Biology*, 8(4): 12-20.
- Waller A. & Verdi A. 2017. Community of terrestrial isopods (Crustacea, Oniscidae): Differences between natural and labored environments. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 5(5): 1102-1107.
- Warburg M. R. 1994. Review of recent studies on reproduction in terrestrial isopods. *Invertebrate Reproduction and Development*, 26: 45-62.
- Wildish D. J. 1971. Adaptive significance of a biased sex ratio in *Orchestia*. *Nature*, 233: 54-55.
- Wildish D. J. 1977. Biased sex ratios in invertebrates. *En*: A. Adiyodi, A. Adiyodi (Eds.) *Advances in Invertebrate Reproduction*, pp. 3-23. Peralam-Kenoth, India.
- Zimmer M. 2004. Effect of temperature and precipitation on a flood plain isopod community: a field study. *European Journal of Soil Biology*, 40: 139-146.
- Zimmer M., & Kautz G. 1997. Breeding phonological strategies of the common woodlouse, *Porcellio scaber* (Isopoda: Oniscidea). *European Journal of Soil Biology*, 33: 67-73.

Fecha de Recibido: 5 de mayo de 2018
Fecha de Aceptado: 16 de noviembre de 2018