



UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA

FACULTAD DE CIENCIAS

Trabajo final de la Licenciatura en Ciencias Biológicas

**PARÁMETROS DE DIVERSIDAD DE COMUNIDADES DE ARAÑAS  
EN DOS TIPOS DE BOSQUES NATIVOS DE URUGUAY**

LIC. MANUEL PABLO CAJADE PENA

Orientador: Dr. Miguel Simó

Co-orientador: Dr. Gabriel Pompozzi

Tribunal: Dr. Alejandro Brazeiro, Dra. Patricia González-Vainer, Dr. Gabriel Pompozzi  
y Dr. Miguel Simó

Diciembre, 2020

Montevideo, Uruguay

## **DEDICATORIA**

*A mi esposa por ser la luz en mi alma*

*A mis padres y familia por siempre apoyarme*

*A la naturaleza por ser tan sorprendente*

## TABLA DE CONTENIDO

Resumen.....	4
Lista de figuras.....	6
Lista de tablas.....	7
Introducción.....	8
Objetivos e hipótesis.....	14
Materiales y Métodos.....	15
Área de estudio y sitios de muestreo.....	15
Muestreos.....	18
Heterogeneidad ambiental.....	19
Análisis de datos.....	20
Resultados.....	24
Discusión.....	42
Agradecimientos.....	48
Referencias bibliográficas.....	49

## RESUMEN

En la actualidad, cada vez son más los estudios de comunidades que consideran tanto la diversidad taxonómica como funcional. Este tipo de enfoque aún no se ha realizado para la araneofauna del Uruguay, por tal motivo se estudió la diversidad de las comunidades de arañas presentes en bosques serranos y ribereños de la Sierra de Carapé, departamento de Maldonado, Uruguay. Los muestreos se realizaron en otoño y primavera de 2019 empleando trampas de caída, aspirador “G-Vac” y recolección manual. Se registraron las variables ambientales de temperatura y humedad relativa del suelo, profundidad de la hojarasca, cobertura vegetal del suelo, cobertura del dosel arbóreo y riqueza de especies vegetales herbáceas.

Se observaron diferencias significativas en la composición específica de arañas entre el bosque serrano y el bosque ribereño. El bosque serrano presentó mayor riqueza, abundancia, diversidad de Shannon y número de especies exclusivas. Se reportan 23 nuevas especies para el país.

En total se identificaron ocho gremios, siendo las tejedoras de telas orbiculares el que tuvo mayor abundancia, seguido por el gremio tejedoras de telas en sábana. El gremio de las arañas tejedoras de telas de detección fue exclusivo del bosque serrano. Se encontraron diferencias significativas entre los bosques en la proporción de los gremios: cazadoras de suelo, cazadoras de follaje, emboscadoras, tejedoras de telas espaciales, tejedoras de telas orbiculares y tejedoras de telas en sábana. Las familias Amaurobiidae, Corinnidae, Desidae y Pycnothelidae sólo se encontraron en el bosque serrano, mientras que Nesticidae, Selenopidae, Sparassidae y Trechaleidae solo lo hicieron en el bosque ribereño.

En el bosque ribereño las variables ambientales explicaron el 89.8 % de la variación en la distribución de los gremios. Las cazadoras de suelo se encontraron principalmente en los sitios con mayor riqueza y cobertura vegetal del suelo; contrariamente las acechadoras se encontraron mayoritariamente en sitios con menor riqueza y cobertura vegetal. Las tejedoras de telas espaciales y corredoras de follaje ocurrieron principalmente en suelos con mayor contenido de hojarasca, mientras que las tejedoras de telas en sábana fueron más abundantes en suelos ligeramente más húmedos. En cuanto a la diversidad funcional, el bosque serrano presentó valores más altos en todos los índices que el bosque ribereño (FRic -Riqueza funcional-, FDiv -Divergencia funcional y FDQ -Entropía cuadrática de Rao-) con excepción del índice FEve -

Equitatividad funcional- que fue mayor en el bosque ribereño. El bosque serrano fue el ambiente con mayor diversidad tanto taxonómica como funcional. Se propone como posible explicación la diferente composición y estructura de los estratos vegetales intermedios e inferiores en ambos bosques, los cuales harían más complejos y heterogéneos espacialmente a los bosques serranos, brindando un mayor número de microhábitats para las arañas. El presente estudio brinda conocimiento acerca de las comunidades de arañas en bosques nativos de Uruguay, lo cual lo convierte en un aporte importante para el manejo, valoración y conservación de estos ambientes naturales.

**PALABRAS CLAVE:** Diversidad taxonómica, Diversidad funcional, Gremios funcionales, Araneae, Dendroflora.

## LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Área de estudio.....	15
Figura 2. Subsitios de muestreo.....	16
Figura 3. Sierra de Carapé, Maldonado, Uruguay.....	17
Figura 4. Diseño metodológico.....	19
Figura 5. Trampa de caída y cuadrante.....	20
Figura 6. Curva de rarefacción de especies para el bosque serrano y ribereño.....	27
Figura 7. Curvas de estimadores de riqueza de especies para el bosque serrano.....	27
Figura 8. Curvas de estimadores de riqueza de especies para el bosque ribereño.....	28
Figura 9. Abundancia media ( $\pm$ EE) de arañas en cada gremio.....	29
Figura 10. Dendrograma jerárquico de las unidades de muestro de los distintos bosques (Algoritmo UPGMA, índice Bray-Curtis).....	31
Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de arañas por unidades de muestreo, utilizando el índice de similaridad de Bray-Curtis.....	31
Figura 12. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para gremios de arañas del bosque ribereño (arañas adultas y juveniles).....	37
Figura 13. Análisis de correlación para gremios (abundancia) de arañas del bosque ribereño (arañas adultas y juveniles) y variables ambientales.....	38
Figura 14. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para gremios de arañas del bosque serrano (arañas adultas y juveniles).....	39
Figura 15. Análisis de correlación para gremios (abundancia) de arañas del bosque serrano (arañas adultas y juveniles) y variables ambientales.....	40
Figura 16. Índices de diversidad funcional para el bosque serrano y bosque ribereño.....	41

## LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores medios de las variables ambientales medidas en ambos bosques ( $\pm$ EE).....	24
Tabla 2. Abundancia de arañas total en bosques serranos y ribereños, discriminada por método de captura.....	25
Tabla 3. Riqueza de arañas total en bosques serranos y ribereños, discriminada por método de captura.....	26
Tabla 4. Valores de diversidad $\alpha$ de arañas obtenidos para el bosque serrano y bosque ribereño.....	28
Tabla 5. ANOSIM de una vía (Bray-Curtis como medida de distancia) y valores de p para los distintos subsitios.....	30
Tabla 6. Especies/ morfoespecies presentes en ambos bosques.....	33
Tabla 7. <i>Eigenvalues</i> y valores de p del CCA para gremios de arañas del bosque ribereño.....	38
Tabla 8. <i>Eigenvalues</i> y valores de p del CCA para gremios de arañas del bosque serrano.....	40

## INTRODUCCIÓN

El Arco Orogénico Peripampásico comprende un conjunto de sierras peripampeanas que se distribuyen desde el sur de Brasil, continuando en las sierras del sureste de Uruguay y que se extienden hacia el centro norte de Argentina (Frenguelli 1950). Existen evidencias de que los sistemas serranos del Arco Peripampásico presentaban conexiones de sus biotas, posiblemente durante el Terciario (Crisci et al. 2001) y que posteriormente sufrieron fragmentación. Tales son los casos estudiados en arácnidos (Ferretti et al. 2014; Simó et al. 2015), insectos (Silva et al. 2018) y plantas (Moreno et al. 2018). La Cuchilla Grande es el sistema de sierras más importantes del sur del país, divide las aguas que van hacia los ríos Negro y Uruguay, de las que van hacia el Río de la Plata y la Laguna Merín (Achkar et al. 2016).

La Sierra de Carapé está ubicada en el Departamento de Maldonado, en el extremo más austral de este sistema orográfico. Allí se encuentran las mayores elevaciones del país donde se destaca el Cerro Catedral con 513 m. Abarca dos ecorregiones: Sierras del Este y Graben de Laguna Merín y sus ecosistemas son considerados como áreas prioritarias de conservación, algunos de los cuales están sufriendo procesos de fragmentación como producto del aumento de actividades ganaderas, silvícolas e industriales (Brazeiro 2015).

Las formaciones boscosas en Uruguay se han agrupado tradicionalmente en cuanto a su fisonomía y ubicación, clasificándolas en bosques ribereños, serranos, de quebrada, parque, psamófilos y matorrales (Brussa y Grela 2007). En las sierras se desarrollan ambientes naturales como bosques, pedregales, arbustales, pastizales y cursos de ríos y arroyos que albergan una alta biodiversidad (Evia y Gudynas 2000). Específicamente en la Sierra de Carapé se desarrollan dos clases de bosques nativos, los bosques serranos y los ribereños.

Los bosques serranos tienen continuidad con la flora de Río Grande do Sul, Brasil, mediante las quebradas y serranías del este del país, integrando en su conjunto una unidad biológica (Toranza et al. 2018) que se considera críticamente amenazada por el cambio en el uso del suelo (Olson y Dinerstein 2002). Ocurren en la mayoría de las ocasiones como pequeñas agrupaciones formadas por unos pocos árboles y arbustos, separados entre sí por vegetación arbustiva y/o herbácea (Brussa y Grela 2007). Estos bosques se caracterizan por la presencia de especies xerófilas, pero en los lugares con

mayor humedad y materia orgánica en los suelos (entre laderas) se da el mayor desarrollo de la vegetación leñosa (Brussa y Grela 2007). En muchas ocasiones, en la cima, la vegetación adopta una forma más achaparrada y está compuesta por especies de subarbustos, arbustos e inclusive árboles, generalmente espinosos (Muñoz et al. 1993). El porcentaje de cobertura del suelo por parte del estrato arbóreo es muy variable, pudiéndose encontrar zonas en donde es muy bajo y otras en donde la cobertura es casi total (Brussa y Grela 2007). Algunas de las especies presentes en este tipo de bosques son: *Lantana camara* L. "Lantana" (Verbenaceae), *Berberis laurina* Billb. "Espina amarilla" (Berberidaceae), *Jodina rhombifolia* (Hook. & Arn.) Reissek "Sombra de toro" (Santalaceae), *Celtis tala* Gillies ex Planch. "Tala" (Cannabaceae), *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg "Arrayán" (Myrtaceae), entre otras (Muñoz et al. 1993). Se pueden distinguir en general dos estratos, uno superior conformado por árboles y arbustos, y otro inferior integrado por hierbas (Machado y González 2016).

Los bosques ribereños se desarrollan en las proximidades de los ríos y arroyos, su vegetación es en su mayoría arbórea y asociada a ésta se encuentran arbustos y hierbas (Muñoz et al. 1993). El dosel de la vegetación arbórea es continuo y sombrea totalmente el suelo (Brussa y Grela 2007). A su vez, las especies se distribuyen de acuerdo al gradiente de humedad que se establece en los suelos (Muñoz et al. 1993). En la proximidad al curso de agua se encuentran especies hidrófilas como: *Pouteria salicifolia* (Spreng.) Radlk. "Mataojo" (Sapotaceae), *Salix humboldtiana* Andersson "Sauce criollo" (Salicaceae), *Cephalanthus glabratus* (Spreng.) K. Schum. "Sarandí colorado" (Rubiaceae) y *Phyllanthus sellowianus* (Klotzsch) Müll. Arg. "Sarandí blanco" (Phyllanthaceae); por otro lado, en suelos más secos, que están más alejados de los márgenes, podemos hallar especies como: *Scutia buxifolia* Reissek "Coronilla" (Rhamnaceae), *Celtis tala* Gillies ex Planch. "Tala" (Cannabaceae), *Sebastiania commersoniana* (Baill.) L.B. Sm. & Downs "Blanquillo" (Euphorbiaceae) y *Myrsine laetevirens* (Mez) Arechav. "Canelón" (Primulaceae) (Muñoz et al. 1993). En estos bosques predominan las especies arbóreas caducifolias, condición que no ocurre en los bosques serranos (Brussa y Grela 2007). A diferencia de los bosques serranos, los ribereños se encuentran sometidos a disturbios periódicos como las inundaciones (Holmes et al. 2005; Búrmida 2011). En los bosques ribereños se pueden diferenciar tres estratos: uno superior integrado por el dosel arbóreo, otro intermedio formado por

vegetación de sotobosque y regeneración, y uno inferior conformado por hierbas (Machado y González 2016).

La presencia de un estrato superior más complejo en los bosques serranos (integrado por árboles y arbustos), que el de los bosques ribereños compuesto exclusivamente por árboles, hacen a los bosques serranos más heterogéneos que los ribereños desde el punto de vista de la estructura de la vegetación, presentando así un mayor número de microhábitats. De acuerdo a Del Puerto (1987) la gran heterogeneidad en los ambientes serranos permite la existencia de numerosos microambientes.

Las arañas constituyen el séptimo orden de los organismos vivos con mayor riqueza de especies conocidas (Cardoso 2012), contando actualmente con 48.974 descritas (World Spider Catalog 2020). Este orden habita en casi todos los ecosistemas terrestres, donde representa uno de los más abundantes grupos de artrópodos (Cardoso et al. 2007) y son considerados buenos bioindicadores (Cardoso et al. 2004; Jung et al. 2005; Scott et al. 2006). A su vez, las arañas son componentes claves de los bosques, ocupando una posición única en las redes tróficas, tanto como depredadores y presas (Oxbrough y Ziesche 2013). Las ventajas que presentan las arañas como grupo de estudio son su gran abundancia en los ecosistemas y su condición de depredadores generalistas en estratos intermedios de la cadena alimenticia, de manera que pueden reflejar lo que ocurre en los otros niveles (Riechert y Lockley 1984; Foelix 2011). Por constituir un grupo megadiverso, se ha comprobado su utilidad en estudios comparativos de biodiversidad, permitiendo tomar decisiones en la definición de áreas prioritarias para conservación (Coddington y Levi 1991; Stork 1994; Jones y Eggleton 2000; Kitching et al. 2001; Ghione et al. 2013).

A nivel regional se han realizado diversos estudios de diversidad de arañas en bosques, desde el punto de vista de la composición de gremios (Rodrigues y Mendonça 2012), considerando los efectos de la heterogeneidad de la vegetación y los distintos microhábitats dentro del bosque (Rodrigues et al. 2014), a nivel de la diversidad alfa y beta de distintos bosques (Rubio 2015), desde el estudio de los rasgos funcionales de las especies que integran el bosque (Munévar et al. 2020) y teniendo en cuenta un enfoque integrado de la biodiversidad (Gonçalves-Souza et al. 2015).

El conocimiento de las arañas en Uruguay es muy parcial, siendo las zonas este y norte las menos estudiadas (Simó 2005). Los estudios de la araneofauna no solo aportan

conocimientos sobre las especies de arañas, sino que también permiten evaluar los cambios producidos por la acción humana sobre la fauna nativa, así como estimar y minimizar los impactos sobre este grupo biológico y el ecosistema (Simó et al. 2011). Desde el punto de vista biogeográfico, Uruguay se encuentra en la Provincia Pampa, pero estudios de flora arbórea (Grela 2004) y arácnidos (Simó et al. 2014; Simó et al. 2015; Laborda et al. 2018) han demostrado que el país representa una encrucijada biogeográfica con otras Provincias de la región.

Un aspecto importante en el estudio de la diversidad es la comprensión de la funcionalidad de los ensambles de arañas. Tradicionalmente la diversidad de los ambientes ha sido estudiada considerando la riqueza y abundancia de las especies, sin embargo, estos índices basados solamente en la identidad taxonómica de las comunidades brindan una visión incompleta acerca de la diversidad de los ecosistemas, ya que no toman en cuenta las diferencias funcionales entre especies (Villéger et al. 2008). De este modo, debemos considerar el rol de las distintas especies en los ecosistemas y las respuestas de las especies a las condiciones ambientales (Villéger et al. 2008). Es aquí donde entra el estudio funcional de los ecosistemas.

La diversidad funcional hace referencia a los componentes de la biodiversidad que repercuten en el funcionamiento de los ecosistemas, y se define como el rango y valor de los rasgos de las especies que influyen sobre los mismos (Tilman 2001). La diversidad funcional también se puede definir como la diversidad de rasgos en una comunidad ponderados por su abundancia relativa (Petchey y Gaston 2006). Por ejemplo, en el caso de las arañas, la diversidad funcional refiere a cuán diversos son los ecosistemas desde el punto de vista de la diversidad de estrategias y modos de caza, momentos de actividad y estrategias de dispersión, entre otros rasgos funcionales, del conjunto de especies que habitan en estos ambientes en función de su abundancia relativa.

La diversidad funcional puede dividirse en tres componentes principales: riqueza funcional, divergencia funcional y uniformidad funcional (Mason et al. 2005). El espacio funcional es el espacio  $N$  dimensional definido por  $N$  ejes, en donde cada eje corresponde a un rasgo (Villéger et al. 2008), como por ejemplo la estrategia de caza, rango de alimentación o preferencia de estrato (Munévar et al. 2020). La riqueza funcional (FRic) representa el volumen de espacio funcional ocupado por la comunidad, la divergencia funcional (FDiv) informa sobre la divergencia en la distribución de la

abundancia en ese volumen, y por último, la equitatividad funcional (FEve) hace referencia a la regularidad de la distribución de la abundancia en ese volumen (Villéger 2008). El valor de FEve no se correlaciona con la riqueza específica y oscila entre 0 (desigualdad completa) y 1 (completamente iguales); este aumenta a medida que las abundancias relativas de las especies se encuentran distribuidas más uniformemente (Pla et al. 2011).

Otra forma de estimar la diversidad funcional es mediante el índice Rao de entropía cuadrática (FDQ), que al igual que los índices anteriores permite analizar múltiples rasgos y toma en cuenta las abundancias de las especies (Pla et al. 2011).

En el presente trabajo se tuvieron en cuenta estos diferentes índices, de forma de obtener un enfoque integrado de la diversidad funcional de arañas en ambos tipos de bosques de la sierra de Carapé. Lo primero que se debe hacer para estimar la diversidad funcional de una comunidad, es la elección de los rasgos funcionales que serán utilizados en su análisis (Córdova-Tapia y Zambrano 2015). Un rasgo funcional debe estar relacionado con procesos ecosistémicos o con la estabilidad ecosistémica en cuanto a su resistencia y resiliencia (Villéger et al. 2008).

La estructura física de los ambientes tiene una profunda influencia en la alimentación de las arañas y en la estructura de sus comunidades (Uetz 1991). La diversidad funcional de arañas podría estar afectada por la estructura y tipo de vegetación (Gallé et al. 2017). Aquellos sitios que presentan una vegetación con mayor complejidad pueden ofrecer una mayor variedad de presas y oportunidades para que las arañas construyan trampas y refugios (Cardoso et al. 2011a). La diversidad de arañas se ve influenciada fuertemente por la variación en la estructura del hábitat en cuanto a las características del suelo (hojarasca, troncos caídos) y estratos vegetales (Oxbrough y Ziesche 2013). En cuanto a la hojarasca, su espesor, estructura y composición son importantes para las arañas (Bultman y Uetz 1982; Oxbrough y Ziesche 2013) ya que condicionan su humedad, pH, y disponibilidad de presas entre otros factores (Oxbrough y Ziesche 2013). La heterogeneidad vegetal provee distintas estructuras las cuales pueden ser utilizadas como refugios y sitios de alimentación por las arañas, lo cual puede influenciar sobre la distribución, densidad y diversidad de arañas (Uetz 1991; Rodrigues et al. 2014; Ávila et al. 2017). Aparentemente la estructura física del ambiente puede ser muy importante para las comunidades de arañas y la selección del microhábitat se encuentra determinada principalmente por la arquitectura vegetal y no tanto por factores

microclimáticos o la disponibilidad de presas (Uetz 1991; Vasconcellos-Neto et al. 2017).

La diversidad de la araneofauna de serranías de Uruguay es poco conocida. Existen estudios en Sierra de Ánimas que abarcan solo a nivel de familias de araneomorfas (Costa et al. 1991) y de especies de migalomorfas (Pérez-Miles et al. 1993). Tampoco hay estudios previos en el país acerca de la diversidad funcional de este grupo zoológico. Por tanto, conocer la relación que las características ambientales tienen con la diversidad de arañas en los dos tipos de bosques de serranías, permitirá comprender aspectos funcionales de estos ecosistemas de importancia para su conservación.

## **OBJETIVOS**

### **Objetivo general e hipótesis**

Describir y comparar las comunidades de arañas de los bosques serranos y ribereños en la Sierra de Carapé, Maldonado, Uruguay.

A partir de lo expuesto anteriormente surge la siguiente hipótesis a evaluar:

La estructura del hábitat condiciona la composición de especies y la diversidad funcional de arañas de los bosques (Gallé et al. 2018).

### **Predicciones**

La composición, estructura y diversidad de los ensambles de arañas están altamente influenciadas por la heterogeneidad espacial del ambiente (Uetz 1991; Toti et. al 2000; Rodrigues y Mendoça 2012; Štokmane y Spunģis 2016). En virtud de ello, se espera que existan diferencias a nivel de la comunidad de arañas entre el bosque serrano y el bosque ribereño.

Se espera que los bosques serranos presenten una mayor riqueza y abundancia de arañas a nivel del follaje que los bosques ribereños, ya que los bosques serranos, presentan estratos superiores más complejos que los ribereños y por consiguiente una mayor diversidad de microhábitats (Del Puerto 1987). Por otra parte, si bien los bosques ribereños poseen mayor representación de especies arbóreas caducifolias que los bosques serranos (Brussa y Grela 2007), el suelo de estos bosques está sometido a disturbios producidos por inundaciones periódicas (Holmes et al. 2005), con lo cual se espera que el bosque serrano presente una mayor riqueza y abundancia de arañas a nivel del suelo.

### **Objetivos Específicos**

- 1) Describir la composición taxonómica de arañas en cada uno de los bosques.
- 2) Identificar los gremios funcionales de arañas.
- 3) Estimar y comparar la composición específica, riqueza, abundancia y diversidad taxonómica y funcional de arañas, asociadas a bosques serranos y ribereños de la Sierra de Carapé.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio y sitios de muestreo

La Sierra de Carapé (Figura 1) se encuentra en el sureste de Uruguay abarcando principalmente el departamento de Maldonado y haciendo intromisión en los límites con los departamentos de Lavalleja y Rocha. En el área de estudio ( $34^{\circ}31'12.49''\text{S}$ ,  $54^{\circ}58'37.50''\text{W}$ ) se eligieron dos sitios de muestreo, uno correspondiente a bosque serrano (BS) y otro a bosque ribereño (BR). Se realizaron tres réplicas de cada uno (subsitos), denominadas BS1 (120 msnm), BS2 (230 msnm), BS3 (200 msnm), BR1 (90 msnm), BR2 (90 msnm) y BR3 (100 msnm) (Figura 2). Las réplicas fueron realizadas a una distancia mayor a 1 km entre sí, de modo de garantizar la independencia de los datos tomados. Cada muestra se denominó numéricamente para cada subsitio, de este modo la muestra 1 del bosque serrano 1 (BS1) se denominó BS1-1, la muestra 2 se denominó BS1-2 y así sucesivamente hasta la muestra 5 (BS1-5); esta nomenclatura se aplicó de igual forma a los restantes subsitos.



Figura 1. Área de estudio (●): Sierra de Carapé, Maldonado, Uruguay; Sierra de Carapé (••••); Cuchilla Grande (—•).

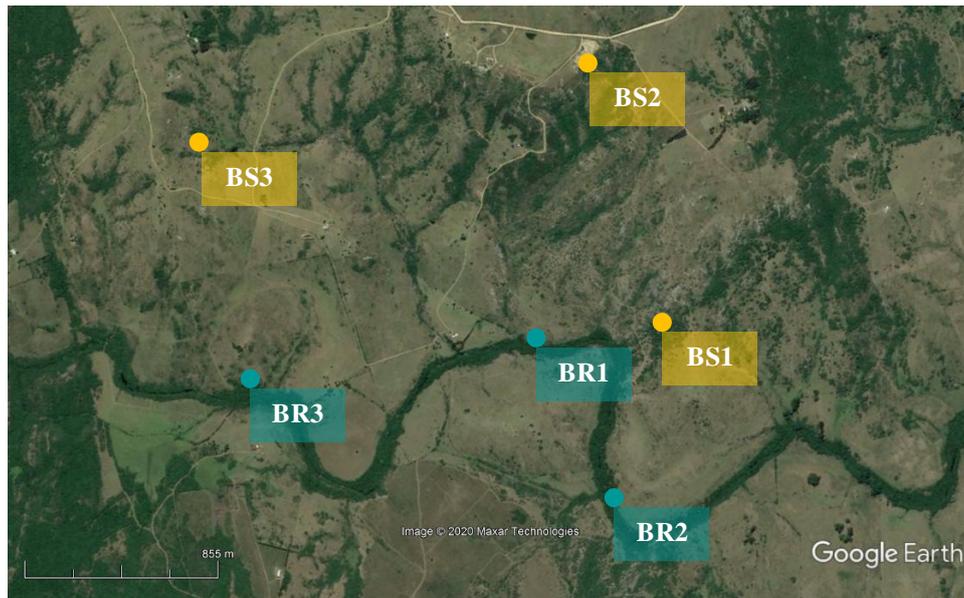


Figura 2. Subsitios de muestreo. BS = bosque serrano; BR = bosque ribereño.

En los bosques serranos (Figura 3.A) se identificaron tres estratos. El primero (0 - 0.25 m de altura), estaba conformado por hierbas muy diversas en tipos funcionales (cespitosas, postradas, erectas, arrossetadas), así como también sufrúctices y plántulas. Algunas de las especies presentes fueron: *Dichondra sericea* SW. "Orejita de ratón" (Convolvulaceae), *Oplismenus hirtellus* (L.) P. Beauv. ssp. *setarius* (Lam.) Mez ex Ekman (Poaceae), *Blechnum auriculatum* Cav. (Blechnaceae), *Baccharis trimera* (Less.) DC. "Carqueja" (Asteraceae), *Oxalis* spp. "Macachines" (Oxalidaceae) y *Eryngium* spp. (Umbeliferae). El segundo estrato (0 - 2 m de altura) estaba integrado por arbustos de follaje denso, generalmente espinosos, que se encontraban principalmente hacia el ecotono con el pastizal, algunas de las especies más abundantes fueron: *Colletia paradoxa* (Spreng.) Escal. "Espina de la cruz" (Rhamnaceae), *Mimosa* spp. (Fabaceae), y *Daphnopsis racemosa* Griseb. "Envira" (Thymelaeaceae). En el tercer estrato (0 - 4 (5) m de altura), el superior, estaba conformado por especies de árboles heliófilos como: *Myrrhinium atropurpureum* var. *octandrum* Benth. "Palo de hierro" (Myrtaceae), *Blepharocalyx salicifolius* (Kunth) O. Berg "Arrayán" (Myrtaceae), *Schinus lentiscifolius* Marchand "Molle ceniciento" (Anacardiaceae), *Schinus longifolius* (Lindl.) Speg. "Molle" (Anacardiaceae), y *Scutia buxifolia* Reissek "Coronilla" (Rhamnaceae).

Por otro lado, en los bosques ribereños (Figura 3.B) también se diferenciaron tres estratos. El primer estrato (0 - 0.25 m de altura), estaba integrado por especies

herbáceas (principalmente gramíneas postradas y hierbas erectas) como *Oplismenus hirtellus* (L.) P. Beauv. ssp. *setarius* (Lam.) Mez ex Ekman (Poaceae), *Blechnum auriculatum* Cav. (Blechnaceae) ) y trepadoras como *Cissus striata* Ruiz & Pav. (Vitaceae). El estrato intermedio (0 - 1 m de altura) lo conformaban especies leñosas ralas (plántulas) de *Daphnopsis racemosa* Griseb. "Envira" (Thymelaeaceae), *Allophylus edulis* (A. St.-Hil., A. Juss. & Cambess.) Hieron. ex Niederl. "Chal-chal" (Sapindaceae), entre otras. El tercer estrato (0 - 6 (8) m de altura) estaba compuesto por árboles, sobre los que se desarrollaban numerosas epífitas como *Microgramma squamulosa* (Kaulf.) de la Sota (Polypodiaceae).



Figura 3. Sierra de Carapé, Maldonado, Uruguay. (A) Bosque serrano. (B) Bosque ribereño.

## **Muestreos**

Se realizaron dos muestreos, uno en otoño (abril-mayo) y otro en primavera (octubre-noviembre) de 2019. Fueron llevados a cabo de forma que permitieron obtener una alta representación de las especies y gremios presentes en cada lugar relevado. A su vez, los métodos de muestreo y su duración fueron complementarios, factibles de ejecución y adecuados para analizar estadísticamente los datos. Se realizaron muestreos estandarizados en cada una de las réplicas, mediante métodos semi-cuantitativos, ya que estos resultan ser los más eficientes en estudios de riqueza específica y son recomendados por la robustez de los análisis estadísticos de los datos obtenidos (Cardoso 2009).

Como métodos de captura se emplearon el aspirador “G-Vac”, la recolección manual (nocturna o diurna) y trampas de caída. Estos métodos han sido muy eficientes en el estudio de artrópodos del follaje y del suelo (Coddington et al. 1996; Adis 2002; Jorge et al. 2013).

En cada subsitio se trabajó en transectas de 100 m de largo por 10 m de ancho (Figura 4). Se instalaron 5 trampas de caída de plástico de 11 cm de diámetro (Figura 5.A), separadas 25 m entre sí. Dentro de cada trampa se colocó una solución de propilenglicol al 50%, agua y detergente. El propilenglicol permitió que los ejemplares se mantuvieran en condiciones apropiadas durante el tiempo que permanecieron en la trampa. Las trampas estuvieron activas durante un período de 7 a 10 días. Cada trampa de caída fue cubierta por rocas, ritidoma y/o fragmentos de tallos para generar un ambiente potencial para el refugio de las arañas. Posteriormente, las trampas fueron procesadas en el laboratorio y el material fue fijado en alcohol 75 % para su preservación y posterior estudio. Totalizaron 30 muestras de trampa de caída (5 en otoño más 5 en primavera por subsitio) para el bosque serrano. Ídem para el bosque ribereño.

Alrededor de cada trampa se tomó una muestra de “G-Vac” de un minuto (abarcando el follaje de los distintos estratos vegetales). Se aspiró el follaje y tronco de la vegetación arbustiva y arbórea, así como también el follaje de hierbas y epífitas, en un radio de 2 m y hasta una altura máxima de 2.5 m aproximadamente (Rubio 2015). El material aspirado fue depositado momentáneamente en bolsas con cierre hermético, para más tarde coleccionar las arañas utilizando un aspirador bucal y fijarlas en alcohol 75%. Se utilizó un aspirador “G-Vac” Husqvarna 125bvx.

En total se tomaron 30 muestras de aspirador "G-Vac" (5 en otoño más 5 en primavera por subsitio) para el bosque serrano. Ídem para el bosque ribereño.

Para la recolección manual se tomaron 4 muestras de media hora cada una a lo largo de toda la transecta y se recolectó tanto en suelo como en vegetación, utilizando la técnica "looking up" y "looking down" (Coddington et al. 1991). De modo de facilitar la observación y ubicación se utilizaron linternas de cabeza. Las arañas se recolectaron en tubos falcon e inmediatamente fueron fijadas en alcohol 75%. En total se tomaron 24 muestras de recolección manual (4 en otoño más 4 en primavera por subsitio) para el bosque serrano. Ídem para el bosque ribereño.

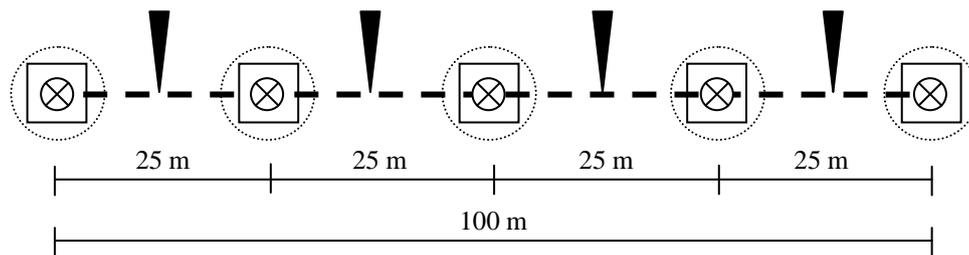


Figura 4. Diseño metodológico. Línea discontinua: transecta; círculos discontinuos: aspiración de "G-Vac"; círculos con cruz: trampa de caída; punta de flecha: recolección manual; cuadrado: cuadrante para la cuantificación de heterogeneidad vegetal y registro de las condiciones ambientales.

### Heterogeneidad ambiental

La heterogeneidad vegetal se cuantificó mediante tres variables: riqueza vegetal herbácea, cobertura vegetal herbácea y cobertura del dosel arbóreo.

Se emplearon cuadrantes de 0.50 m por 0.50 m (Figura 5.B) alrededor de cada trampa de caída y se cuantificó la riqueza de especies vegetales del suelo. Se tomaron fotos del cielo y suelo en cada cuadrante a una altura de 1.5 m.

La densidad del dosel arbóreo fue estimada a partir de fotografías del cielo, siguiendo como referencia la metodología propuesta por Gilbert y Butt (2009). Para ello se utilizó el programa Adobe Photoshop (versión 10.0, Adobe™), mediante la herramienta grabación de medidas, la cual permitió cuantificar la cantidad de píxeles ocupados por la parte aérea de los vegetales, y así obtener una medida relativa de la densidad del dosel arbóreo en proporción al área total de la foto.

Las fotos del suelo permitieron estimar el porcentaje de cobertura vegetal, para ello también se utilizó el programa Adobe Photoshop (versión 10.0, Adobe™) y la misma metodología y herramienta mencionada anteriormente.

Las variables ambientales registradas fueron: temperatura del suelo, humedad relativa de la superficie del suelo y profundidad del mantillo; éstas fueron medidas dentro de cada cuadrante. Los valores de temperatura y humedad fueron registrados utilizando un termohigrómetro digital Cornwall (117) con sonda.



Figura 5. Métodos de muestreo: (A) Trampa de caída cubierta parcialmente por troncos. (B) Cuadrante utilizado para el conteo de la riqueza vegetal y como referencia para las fotos del suelo; a su derecha se observa el termohigrómetro.

### **Análisis de datos**

Los ejemplares recolectados fueron analizados en microscopios estereoscópicos en el laboratorio de la Sección Entomología de la Facultad de Ciencias (UdelaR). El material de referencia de las especies fue depositado en la colección aracnológica de la institución (FCE-Ar).

Se examinaron todos los ejemplares, juveniles y adultos, los cuales fueron identificados a nivel de familia, a los efectos de reconocer el gremio funcional al cual pertenecen. Se identificaron grupos jerárquicos de especies basados en la abundancia para cada bosque (Cardoso et al. 2011b): dominantes (>5-10%), subdominantes (>2-5%), eventuales (>1-2%) y raras (<1%). Los ejemplares adultos recolectados se identificaron en primer lugar a nivel de morfoespecies y luego en la medida de lo posible a nivel de especie mediante el uso de claves y diversos trabajos taxonómicos (Exline y Levi 1962; Levi 1962,

1963a, 1963b, 1991, 1992, 2002; Argañaraz et al. 2013; Coddington 1986; Brescovit 1996; Miller 2007; Castro 2010; Rodrigues y Marques 2010; Lemos y Brescovit 2013; Grismado et al. 2014; Poeta 2014; Silva 2016; LeMay y Agnarsson 2020). Por otro lado, también se identificaron los juveniles (a nivel de género o especie cuando fuera posible) en aquellos casos donde los ejemplares presentaban características fenotípicas que eran reconocibles y distintivas durante la adultez (Rubio 2015). A su vez, el grupo de investigación en arácnidos de la Sección Entomología, cuenta con una base de datos fotográfica de especies y morfoespecies de arañas del Uruguay que ayudaron en la identificación del material recolectado.

Para observar diferencias entre bosques en función de las distintas variables (bióticas y abióticas) se utilizó el test estadístico para dos muestras de Wilcoxon (Mann-Whitney) utilizando el programa InfoStat (versión 2020, Di Rienzo et al. 2020).

Se realizaron análisis de curvas de acumulación de especies mediante el programa EstimateS (versión 9.1, Colwell 2013). Estas funciones permiten conocer de qué forma se distribuye una comunidad de acuerdo a la proporción de las especies comunes y raras (Moreno 2002). Para dichos análisis se tomaron en cuenta exclusivamente individuos adultos. Cada muestra obtenida en los distintos métodos constituyó una muestra independiente, considerándose las muestras de otoño y primavera para el mismo subsitio y método como una sola, de este modo totalizaron 42 muestras para el bosque serrano (15 de trampa de caída, 15 de aspirador "G-Vac" y 12 de recolección manual) y 42 para el bosque ribereño.

Las familias fueron agrupadas en gremios en base a la estrategia de forrajeo según Uetz et al. (1999), Miller (2007), Dias et al. (2010) y Cardoso et al. (2011a). De este modo se utilizó una clasificación mixta a partir de estos autores, ya que se consideró más informativa y adecuada para las familias presentes en estos bosques. Los gremios conformados fueron: acechadoras, cazadoras de suelo, corredoras de follaje, emboscadoras, tejedoras de tela en sábana, tejedoras de telas espaciales, tejedoras de telas orbiculares.

Al momento de contabilizar la riqueza de especies y su abundancia en la vegetación, se tomaron en cuenta aquellos individuos recolectados utilizando el método de "G-Vac", ya que el mismo colecta básicamente sobre el follaje vegetal de los distintos estratos. Por otro lado, para registrar la riqueza y abundancia de arañas en el suelo, se consideró exclusivamente aquellos ejemplares colectados en trampas de caída.

Los índices de diversidad  $\alpha$  calculados fueron: Simpson, Gini-Simpson, Inverso de Simpson, Shannon, Exponencial de Shannon y Equitatividad; estos, al igual que los estimadores de riqueza específica: ACE (abundance-based coverage estimator), ICE (incidence-based coverage estimator), Chao 1, Chao 2, Jacknife de primer orden, Jacknife de segundo orden, Bootstrap y MM (Michaelis-Menten -media-), fueron obtenidos utilizando el programa EstimateS (versión 9.1, Colwell 2013), para dichos cálculos se tuvieron en cuenta solamente los ejemplares adultos. A partir de la riqueza observada y la estimada se estimó la eficiencia de muestreo.

A su vez, se estimó la disimilaridad de la estructura de las comunidades entre subsitios mediante un Análisis de Similaridad de 1 vía (ANOSIM) y entre sitios a través del análisis de Porcentajes de Similaridad (SIMPER), teniendo en cuenta la abundancia (sin transformación de datos, ya que la diferencia de abundancia entre especies raras y comunes fue baja) de todas las especies de ejemplares adultos y utilizando el método Bray-Curtis como medida de distancia ya que resulta uno de los más confiables y ampliamente utilizados en estudios ecológicos (Faith et al. 1987). Para el ANOSIM se utilizaron en total 30 unidades de muestreo, estando cada una de ellas conformadas por dos muestras de aspirador "G-Vac" (una de otoño y otra de primavera) y dos de trampa de caída (una de otoño y otra de primavera) correspondientes al mismo punto de la transecta. En el análisis SIMPER se consideraron los datos por subsitio incluyendo todos los métodos de captura.

ANOSIM es un test no paramétrico utilizado para discriminar entre dos o más grupos al poner a prueba la hipótesis de no diferencias entre sitios (Clarke 1993), en el presente trabajo se realizó para saber si efectivamente podemos considerar a las comunidades de arañas de los bosques serranos y ribereños como diferentes entre sí o no.

Mediante el SIMPER podemos conocer qué especies son las principales responsables de los agrupamientos de las muestras (Clarke 1993), es decir, qué especies caracterizan cada ambiente y a su vez lo diferencian de los otros. Con los mismos datos se realizó un dendrograma de ambientes utilizando la herramienta CLUSTER. Para complementar la información obtenida en el dendrograma se utilizó un Escalado Multidimensional No Métrico (NMDS), este es uno de los análisis más utilizados para representar gráficamente las relaciones entre comunidades (Clarke 1993). Tanto para el dendrograma como para el NMDS se utilizaron los mismos datos que para el ANOSIM.

Siguiendo a Rodrigues y Mendonça (2012) se implementó un Análisis Multivariado de Varianza (MANOVA) para comparar las proporciones en la abundancia de los gremios entre bosques.

Para el estudio de las relaciones entre las variables ambientales y la abundancia de arañas en cuanto a gremios, se realizó un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) tomando como referencia a Rodrigues et al. (2012 y 2014). Este análisis es una técnica multivariada que permite relacionar variaciones en las comunidades, en cuanto a su composición, con variables ambientales conocidas (Ter Braak 1986). En la misma se obtiene un diagrama en donde aparecen puntos que representan especies (o gremios en este caso) y sitios, y además vectores que representan las variables ambientales elegidas (Ter Braak 1986). En estos diagramas se ilustran los patrones (y centros) de distribución de los distintos taxa que pueden ser explicados en función y a lo largo de las variables ambientales (Ter Braak 1986). Según Ter Braak (1986), este análisis es una herramienta efectiva para sintetizar las relaciones entre una comunidad biológica y su ambiente, para grupos como el de las arañas entre otros.

Además, se empleó un análisis de correlación para identificar relaciones en la distribución de la abundancia de los gremios y las variables ambientales registradas. Tanto para los CCA como para los análisis de correlación de los sitios, se consideraron todos los ejemplares recolectados (tanto adultos como juveniles) en los distintos métodos, se utilizaron sus abundancias sin transformaciones y los únicos valores que fueron normalizados fueron los correspondientes a la heterogeneidad ambiental y las variables ambientales.

La diversidad funcional se calculó para cada una de las réplicas utilizando los índices de riqueza funcional (FRic, Vélleger et al. 2008), divergencia funcional (FDiv, Vélleger et al. 2008), equitatividad funcional (FEve, Vélleger et al. 2008) y la entropía cuadrática de Rao (FDQ, Rao 1982) utilizando el programa FDiversity (Casanoves et al. 2011). Para su estudio se eligieron tres rasgos funcionales cualitativos: estrategia de caza (tejedoras de tela o cazadoras activas, Gallé et al. 2019), ubicación en estratos (suelo o vegetación, Cardozo et al. 2011a) y momento de actividad (día y/o noche, Cardozo et al. 2011a); los datos utilizados se obtuvieron a partir de los registros en los distintos métodos de captura, bibliografía (Miller 2007; Cardozo et al. 2011a) y observaciones a campo. Para los análisis de diversidad funcional de los sitios se utilizaron solo los ejemplares adultos, colectados con los distintos métodos de captura, y sus abundancias fueron expresadas en término de abundancia relativa para cada bosque.

## RESULTADOS

En lo que refiere a la heterogeneidad de la vegetación y las variables ambientales, se encontraron diferencias significativas en la cobertura vegetal del estrato herbáceo, riqueza media de especies vegetales y en la profundidad media de hojarasca, siendo mayores en el bosque serrano que en el ribereño (Tabla 1). En el bosque serrano se encontraron valores mayores de humedad relativa superficial media del suelo que en el bosque ribereño. Por su parte, se encontraron diferencias significativas en la cobertura del dosel arbóreo y temperatura superficial media del suelo, las cuales fueron mayores en el bosque ribereño que en el serrano (Tabla 1).

Tabla 1. Valores medios de las variables ambientales medidas en ambos bosques ( $\pm$  EE). p-valor obtenido según el test estadístico para dos muestras de Wilcoxon (Mann-Whitney). \* =  $p < 0.05$

Heterogeneidad ambiental	BS	BR	p
Cobertura vegetal del estrato herbáceo (%)	69.65 $\pm$ 2.61	63.83 $\pm$ 1.94	0.0084*
Riqueza especies vegetales herbáceas	14.00 $\pm$ 0.82	11.43 $\pm$ 0.64	0.0177*
Cobertura del dosel arbóreo (%)	77.34 $\pm$ 3.40	86.56 $\pm$ 1.84	0.0026*
Profundidad de la hojarasca (cm)	1.96 $\pm$ 0.23	1.29 $\pm$ 0.17	0.0432*
Temperatura superficial del suelo ( $^{\circ}$ C)	19.80 $\pm$ 0.69	21.35 $\pm$ 0.46	0.0359*
Humedad relativa superficial del suelo (%)	51.87 $\pm$ 1.43	49.63 $\pm$ 1.46	0.2749

En total se recolectaron 1637 individuos de los cuales el 32% fueron adultos (N = 527) y el 68% juveniles (N = 1110). La riqueza total en ambos bosques fue de 163 especies/morfoespecies distribuidas en 23 familias.

En cuanto a la abundancia, fue mayor en el bosque serrano que en el ribereño (Tabla 2). Se recolectó un mayor número de individuos en sobre la vegetación del bosque serrano que en el ribereño, de igual forma sucedió en el suelo (Tabla 2).

Tabla 2. Abundancia de arañas por familia en ambos bosques y discriminada por métodos de captura. BS = bosque serrano; BR = bosque ribereño; GV = "G-Vac"; TC = trampa de caída; M = recolección manual.

Familia	BS				BR			
	GV	TC	M	Total	GV	TC	M	Total
Amaurobiidae	0	0	1	1	0	0	0	0
Anyphaenidae	93	2	22	117	24	3	23	50
Araneidae	142	0	128	270	33	0	119	152
Corinnidae	1	0	2	3	0	0	0	0
Ctenidae	1	3	3	7	0	0	2	2
Desidae	0	1	3	4	0	0	0	0
Hahniidae	9	2	0	22	8	3	2	2
Linyphiidae	155	18	27	200	107	9	20	136
Lycosidae	18	40	19	77	6	23	29	58
Mimetidae	0	0	5	5	0	0	10	10
Nesticidae	0	0	0	0	1	0	1	2
Oxyopidae	0	0	2	2	0	0	2	2
Pholcidae	2	0	4	6	3	0	0	3
Pycnothelidae	0	1	0	1	0	0	0	0
Salticidae	11	1	11	23	6	0	5	11
Selenopidae	0	0	0	0	0	0	2	2
Sparassidae	0	0	0	0	0	0	1	1
Tetragnathidae	1	0	9	10	5	0	63	68
Theridiidae	62	9	44	116	56	1	37	95
Theridiosomatidae	8	0	1	9	19	0	0	19
Thomisidae	22	0	31	53	5	2	70	77
Trachelidae	5	1	2	8	1	0	0	1
Trechaleidae	0	0	0	0	0	0	12	12
<b>TOTAL</b>	<b>530</b>	<b>78</b>	<b>314</b>	<b>934</b>	<b>274</b>	<b>41</b>	<b>398</b>	<b>703</b>

El bosque serrano presentó una mayor riqueza de arañas que el bosque ribereño (Tabla 3), sin embargo, esta diferencia no es significativa ya que sus intervalos de confianza se superponen en la curva de rarefacción de especies (Figura 6).

Se encontró una mayor riqueza a nivel de la vegetación en el bosque serrano (60 especies) que en el ribereño (46 especies); lo mismo ocurrió en el suelo, en donde la riqueza de especies en el bosque serrano fue de 22 especies contra 11 especies presentes en el bosque ribereño (Tabla 3).

Del total de especies, 65 resultaron exclusivas del bosque serrano y 44 del bosque ribereño, mientras que 54 especies se observaron en ambos bosques.

Tabla 3. Riqueza de arañas por familia en ambos bosques y discriminada por métodos de captura. BS = bosque serrano; BR = bosque ribereño; GV = "G-Vac"; TC = trampa de caída; M = recolección manual.

Familia	BS				BR			
	GV	TC	M	Total	GV	TC	M	Total
Amaurobiidae	0	0	1	1	0	0	0	0
Anyphaenidae	3	0	5	8	2	1	2	2
Araneidae	8	0	12	16	6	0	22	25
Corinnidae	1	0	2	2	0	0	0	1
Ctenidae	1	1	1	1	0	0	1	1
Desidae	0	1	2	2	0	0	0	0
Hahniidae	1	1	0	1	1	1	1	1
Linyphiidae	14	7	8	19	10	6	6	15
Lycosidae	1	2	6	6	2	1	2	3
Mimetidae	0	0	1	1	0	0	1	1
Nesticidae	0	0	0	0	1	0	1	1
Oxyopidae	0	0	1	1	0	0	2	2
Pholcidae	1	0	2	2	1	0	0	1
Pycnothelidae	0	1	0	1	0	0	0	0
Salticidae	3	1	7	10	1	0	4	4
Selenopidae	0	0	0	0	0	0	1	1
Sparassidae	0	0	0	0	0	0	1	1
Tetragnathidae	1	0	1	1	4	0	4	4
Theridiidae	15	7	21	32	13	1	17	28
Theridiosomatidae	3	0	1	3	2	0	0	2
Thomisidae	4	0	5	7	1	1	3	3
Trachelidae	4	1	1	5	1	0	0	0
Trechaleidae	0	0	0	0	0	0	2	2
<b>TOTAL</b>	<b>60</b>	<b>22</b>	<b>77</b>	<b>119</b>	<b>45</b>	<b>11</b>	<b>70</b>	<b>98</b>

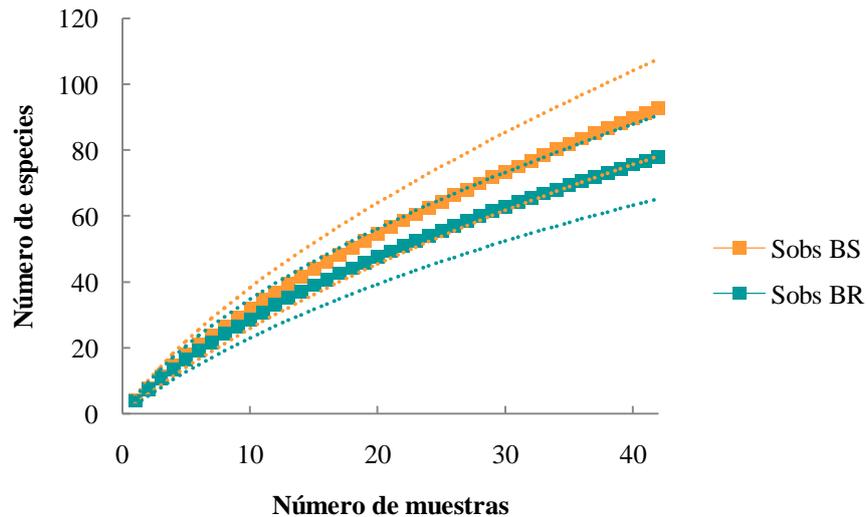


Figura 6. Curva de rarefacción de especies (solo se consideraron individuos adultos) para el bosque serrano y ribereño. Sobs BS = riqueza observada en el bosque serrano; Sobs BR = riqueza observada en el bosque ribereño. Las líneas discontinuas indican el intervalo de confianza al 95% para la riqueza observada en los respectivos bosques.

Para el bosque serrano, de acuerdo al comportamiento asintótico horizontal de la función, el estimador que mejor describió la riqueza esperada fue Chao 2 ( $235.8 \pm 53.6$  especies) (Figura 7) mientras que para el bosque ribereño lo fue Chao 1 ( $169.7 \pm 40$ ) (Figura 8). De acuerdo con estos datos, la eficiencia de muestreo fue de 39.4 % en el bosque serrano y 45.97% en el ribereño.

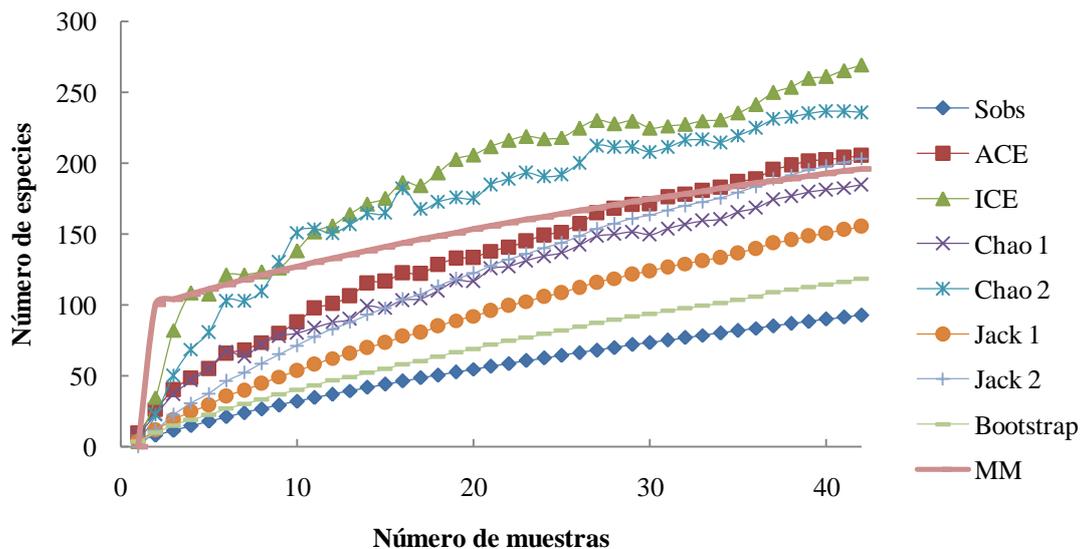


Figura 7. Curvas de estimadores de riqueza de especies para el bosque serrano. Sobs = riqueza observada. Solo se consideraron individuos adultos.

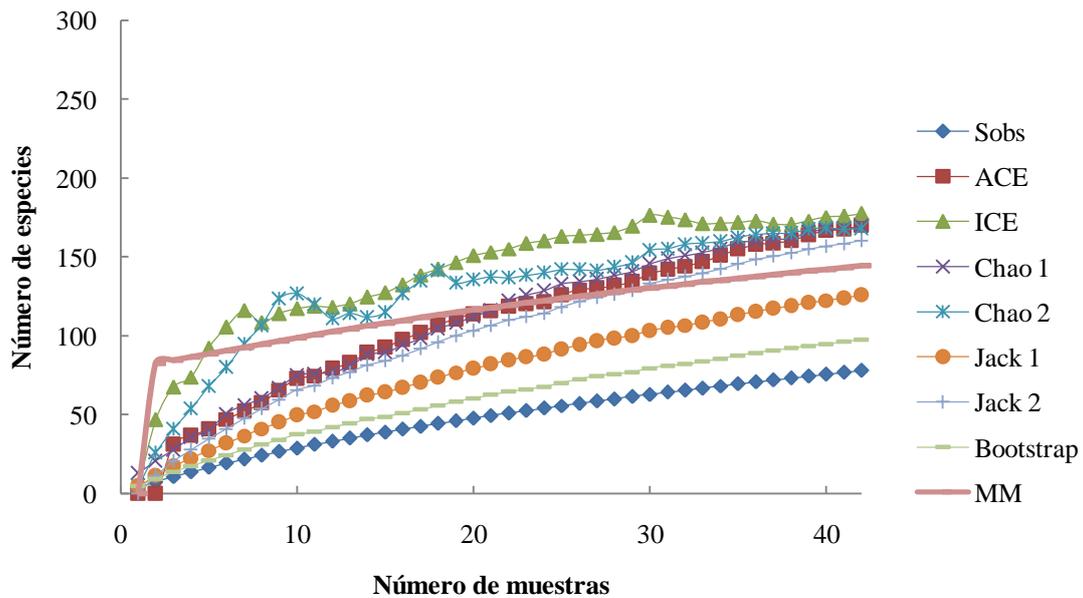


Figura 8. Curva de estimadores de riqueza de especies para el bosque ribereño. Sobs = riqueza observada. Solo se consideraron individuos adultos.

A nivel de diversidad  $\alpha$ , los índices de diversidad de Shannon, Gini-Simpson y de Equitatividad fueron altos en ambos bosques, siendo mayores en el serrano que en el ribereño, con excepción del índice de Simpson que fue más bajo en el serrano que en el ribereño (Tabla 4). Los índices de diversidad verdadera (Exponencial de Shannon) dan una diferencia de 12 especies entre bosques.

Tabla 4. Valores de diversidad  $\alpha$  obtenidos para el bosque serrano y bosque ribereño. BS = bosque serrano; BR = bosque ribereño. Los valores de riqueza específica tienen en cuenta tanto individuos juveniles como adultos.

Diversidad $\alpha$	BS	BR
Riqueza específica	119	98
Abundancia	934	703
Simpson	0.03632	0.04678
Gini-Simpson	0.9637	0.9532
Shannon	3.934	3.638
Exponencial de Shannon	50.59	38.46
Equitatividad	0.8678	0.8374

Se identificaron ocho gremios: acechadoras (Mimetidae, Oxyopidae y Salticidae), cazadoras de suelo (Corinnidae, Ctenidae, Desidae, Lycosidae y Trachelidae),

corredoras de follaje (*Anyphaenidae*), emboscadoras (*Selenopidae*, *Sparassidae*, *Thomisidae* y *Trechaleidae*), tejedoras de telas de detección (*Pycnothelidae*), tejedoras de telas en sábana (*Amaurobiidae*, *Hahniidae* y *Linyphiidae*), tejedoras de telas espaciales (*Nesticidae*, *Pholcidae* y *Theridiidae*) y tejedoras de telas orbiculares (*Araneidae*, *Tetragnathidae* y *Theridiosomatidae*).

En ambos bosques el gremio tejedoras de telas orbiculares fue el que tuvo mayor abundancia, seguido por el gremio tejedoras de telas en sábana (Figura 9). Todos los gremios tuvieron una mayor representación en el bosque serrano, con excepción del gremio de las arañas emboscadoras (Figura 8). Por otro lado, el gremio de las arañas tejedoras de telas de detección fue exclusivo del bosque serrano.

A través del test MANOVA se encontraron diferencias significativas entre los bosques, en la proporción de los gremios cazadoras de suelo ( $p < 0.01$ ), cazadoras de follaje ( $p < 0.01$ ), emboscadoras ( $p < 0.01$ ), tejedoras de telas espaciales ( $p < 0.001$ ), tejedoras de telas orbiculares ( $p < 0.001$ ) y tejedoras de telas en sábana ( $p < 0.001$ ).

Las familias *Amaurobiidae*, *Desidae*, *Corinnidae* y *Pycnothelidae* solo se encontraron en el bosque serrano, mientras que por su parte *Nesticidae*, *Selenopidae*, *Sparassidae* y *Trechaleidae* fueron exclusivas del bosque ribereño (Tabla 3).

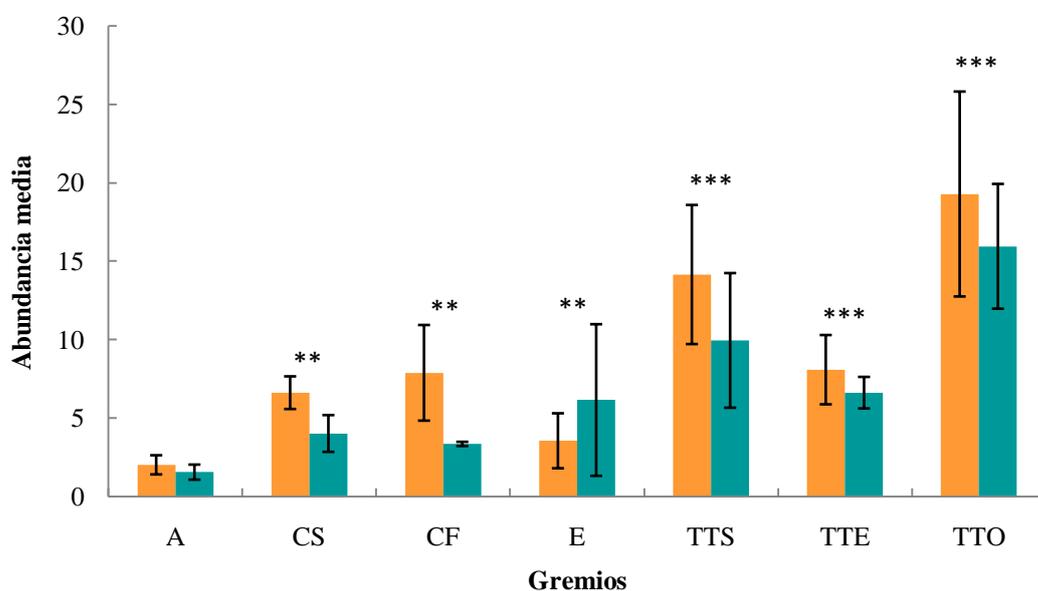


Figura 9. Abundancia media ( $\pm$  EE) de arañas en cada gremio. Bosque serrano (■); bosque ribereño (■). A = Acechadoras; CS = Cazadoras de suelo; CF = Corredoras de follaje; E = Emboscadoras; TTS = Tejedoras de tela en sábana; TTE = Tejedoras de telas espaciales; TTO = Tejedoras de telas orbiculares. \*\* =  $p < 0.01$ ; \*\*\*  $p < 0.001$ . El gremio tejedoras de telas de detección se encontró representado por un único individuo, por ende no se representa en el gráfico.

En lo que respecta a la diversidad  $\beta$ , los sitios resultaron diferentes en cuanto a su composición específica, pero con cierto grado de solapamiento, según los valores del ANOSIM ( $R = 0.5629$ ,  $p = 0.0001$ ) (Tabla 5). De este modo se encontraron diferencias significativas en la composición específica entre los bosques serranos y ribereños (Tabla 5). A su vez, esta diferencia entre bosques se observa en el análisis de cluster (Figura 10) y en el análisis de ordenamiento multidimensional (NMDS) (Figura 11), donde en ambos se forman dos grandes grupos que corresponden uno al bosque serrano y otro al bosque ribereño. También se observaron diferencias entre los tres subsitios correspondientes al bosque serrano (Tabla 5).

Según el test SIMPER, la disimilaridad total promedio entre bosques fue 71.28. *Exocora ribeiroi* (Linyphiidae), *Tmarus* sp. 1 (Thomisidae), *Scolecuroa propinqua* (Linyphiidae), *Wendilgarda cf. clara* (Theridiosomatidae), *Lobizon humilis* (Lycosidae), *Tutaibo velox* (Linyphiidae) y *Tetragnatha* sp. 2 (Tetragnathidae) contribuyeron al 30% de la disimilaridad total; *Exocora ribeiroi* fue la especie que más contribuyó a la disimilaridad con un 6.19%.

Tabla 5. ANOSIM de una vía (Bray-Curtis como medida de distancia) y valores de p para los distintos subsitios. En gris se marcan aquellos valores en donde existen diferencias significativas. BS= bosque serrano; BR= bosque ribereño. Se consideran individuos adultos colectados mediante el método de "G-Vac" y trampa de caída. \* =  $p < 0.05$

ANOSIM		BS1	BS2	BS3	BR1	BR2	BR3
Permutaciones (N)	9999	<b>BS1</b>	0.0322*	0.0166*	<b>0.0071*</b>	<b>0.0074*</b>	<b>0.0075*</b>
R	0.5629	<b>BS2</b>	0.0322*	0.0079*	<b>0.0082*</b>	<b>0.0088*</b>	<b>0.0093*</b>
p	0.0001	<b>BS3</b>	0.0166*	0.0079*	<b>0.0092*</b>	<b>0.0083*</b>	<b>0.0081*</b>
		<b>BR1</b>	<b>0.0071*</b>	<b>0.0082*</b>	<b>0.0092*</b>	0.535	0.0494*
		<b>BR2</b>	<b>0.0074*</b>	<b>0.0088*</b>	<b>0.0083*</b>	0.535	0.1527
		<b>BR3</b>	<b>0.0075*</b>	<b>0.0093*</b>	<b>0.0081*</b>	0.0494*	0.1527

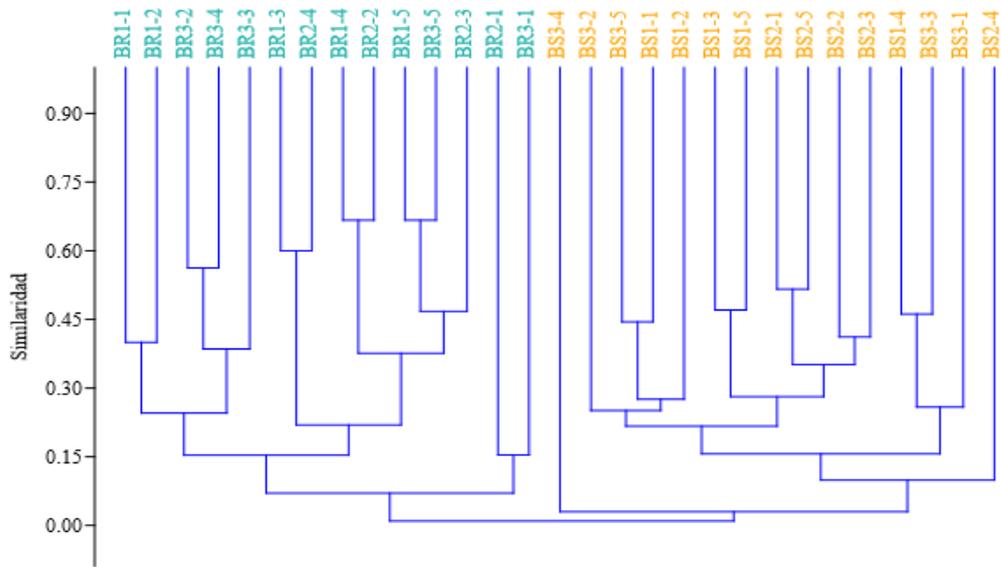


Figura 10. Dendrograma jerárquico de las unidades de muestreo de los distintos bosques (Algoritmo UPGMA, índice Bray-Curtis). BS = bosque serrano; BR = bosque ribereño. Se consideran individuos adultos colectados mediante el método de "G-Vac" y trampa de caída.

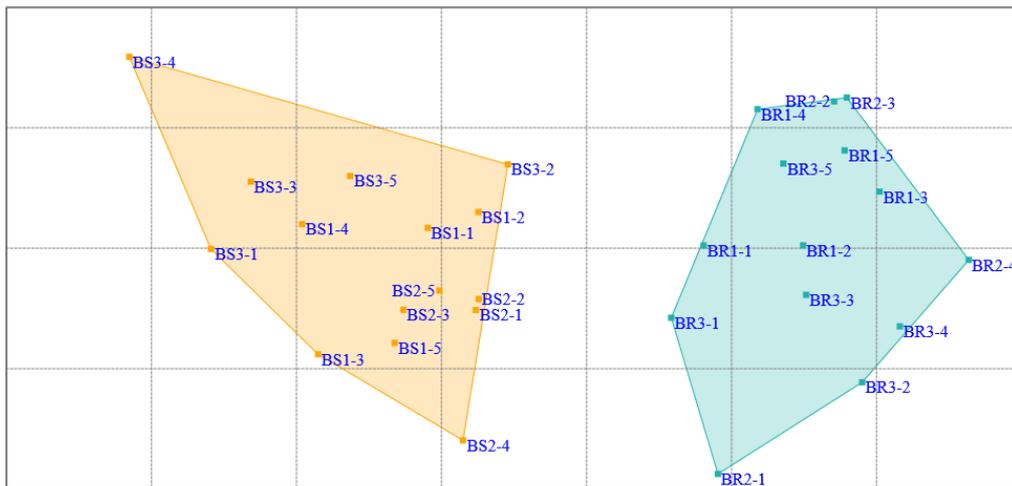


Figura 11. Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de la composición de arañas por unidades de muestreo, utilizando el índice de similitud de Bray-Curtis (BR2-5 se excluyó del análisis por generar ruido). BS = bosque serrano (■); BR = bosque ribereño (■). Se consideran individuos adultos colectados mediante el método de G-Vac" y trampa de caída. Stress = 0.4508.

Las especies dominantes, en orden de abundancia, en el bosque serrano fueron: *Exocora ribeiroi* (Linyphiidae), *Lobizon humilis* (Lycosidae), *Mangora fundo* (Araneidae) y *Eustala photographica* (Araneidae) (Tabla 6). Por su parte, en el bosque ribereño las especies dominantes fueron: *Scolecuroa propinqua* (Linyphiidae), *Tetragnatha* sp. 2 (Tetragnathidae), *Tmarus* sp. 1 (Thomisidae), *Exocora ribeiroi* y *Lobizon humilis* (Tabla 6).

Se registran por primera vez 23 nuevas especies para el país (Tabla 6). La especie introducida *Zygiella x-notata* (Araneidae), aparece por primera vez en un ambiente natural de Uruguay, constituyendo el primer registro de una especie de araña invasora en el país. Fueron encontradas las siguientes especies prioritarias para la conservación (Ghione et al. 2017): *Aglaoctenus oblongus* (Lycosidae), *Aglaoctenus lagotis* (Lycosidae), *Lycosa carbonelli* (Lycosidae), *Mesabolivar charrua* (Pholcidae), *Mesabolivar uruguayensis* (Pholcidae) y *Trechaleoides keyserlingi* (Trechaleidae).

Tabla 6. Especies/ morfoespecies presentes en ambos bosques. En asterisco (\*) se indican los nuevos registros para el país. Dominancia de las especies según su abundancia: dominantes (>5-10%), subdominantes (>2-5%), eventuales (>1-2%) y raras (<1%). BS= bosque serrano; BR= bosque ribereño; Subdom. = Sudominante; Dom. = Dominante. \* = primer registro para el país.

Familia	Especie/ morfoespecie	Dominancia	
		BS	BR
Amaurobiidae	Amarurobiidae sp. 1	Rara	Ausente
Anyphaenidae	<i>Aysha yacupoi</i> (Brescovit, 1992) *	Ausente	Rara
	<i>Aysha</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Aysha prospera</i> (Keyserling, 1891)	Rara	Ausente
	<i>Aysha triunfo</i> (Brescovit, 1992)	Rara	Rara
	<i>Oxysoma cf. kuni</i>	Rara	Ausente
	<i>Sanogasta backhauseni</i> (Simon, 1895)	Rara	Ausente
Anyphaenidae	<i>Sanogasta maculatipes</i> (Keyserling, 1878)	Rara	Ausente
	<i>Tasata parcepunctata</i> (Simon, 1903)	Eventual	Ausente
	<i>Tasata variolosa</i> (Mello-Leitão, 1943)	Rara	Ausente
Araneidae	<i>Alpaida gallardoi</i> (Levi, 1988)	Subdom.	Rara
	<i>Alpaida</i> sp. 1	Ausente	Rara
	Araneidae sp. 2	Ausente	Rara
	Araneidae sp. 3	Rara	Rara
	<i>Araneus corporosus</i> (Keyserling, 1892)*	Ausente	Rara
	<i>Cyclosa bifurcata</i> (Walckenaer, 1841)	Ausente	Rara
	<i>Cyclosa diversa</i> (O. Pickard-Cambridge, 1894)	Ausente	Rara
	<i>Cyclosa machadinho</i> (Levi, 1999)	Ausente	Rara
	<i>Cyclosa</i> sp. 2	Rara	Rara
	<i>Eustala albiventer</i> (Keyserling, 1884)*	Rara	Ausente
	<i>Eustala minúscula</i> (Keyserling, 1892)	Ausente	Rara
	<i>Eustala pérfida</i> (Mello-Leitão, 1947)	Ausente	Rara
	<i>Eustala photographica</i> (Mello-Leitão, 1944)	Dom.	Subdom.
	<i>Eustala</i> sp. 1	Ausente	Eventual
	<i>Eustala</i> sp. 4	Rara	Rara
	<i>Eustala</i> sp. 5	Ausente	Rara
	<i>Mangora fundo</i> (Levi, 2007)	Dom.	Subdom.
	<i>Metepeira glomerabilis</i> (Keyserling, 1892)	Rara	Ausente
	<i>Micrathena nigrichelis</i> (Strand, 1908)	Subdom.	Eventual
	<i>Parawixia audax</i> (Blackwall, 1863)	Rara	Eventual
<i>Parawixia undulata</i> (Keyserling, 1892)	Eventual	Rara	
<i>Scoloderus cf. tuberculifer</i>	Subdom.	Eventual	
<i>Scoloderus</i> sp. 2	Rara	Rara	
<i>Verrucosa undecimvariolata</i> (O. Pickard-Cambridge, 1889)*	Ausente	Rara	
<i>Paraverrucosa heteracantha</i> (Mello-Leitão, 1943)*	Rara	Rara	
<i>Zygiella x-notata</i> (Clerck, 1757)	Rara	Ausente	
Corinnidae	Castianeirinae sp. 1	Rara	Ausente
	<i>Castianeira</i> sp. 4	Rara	Rara

Ctenidae	<i>Asthenoctenus borellii</i> (Simon, 1897)	Rara	Rara
Desidae	<i>Metaltella iheringi</i> (Keyserling, 1891)	Rara	Ausente
	<i>Metaltella simoni</i> (Keyserling, 1878)	Rara	Ausente
Hahniidae	<i>Hahniidae</i> sp. 1	Eventual	Eventual
Linyphiidae	<i>Dubiaranea abjecta</i> (Millidge, 1991)*	Subdom.	Rara
	<i>Dubiaranea difficilis</i> (Mello-Leitão, 1944)	Eventual	Rara
	<i>Dubiaranea</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Exocora ribeiroi</i> (Lemos & Brescovit, 2013)*	Dom.	Dom.
	<i>Exocora</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Gigapassus octarine</i> (Miller, 2007)*	Rara	Ausente
	Linyphiidae sp. 11	Rara	Rara
	Linyphiidae sp. 15	Rara	Ausente
	Linyphiidae sp. 19	Ausente	Rara
	Linyphiidae sp. 2	Eventual	Subdom.
	Linyphiidae sp. 22	Ausente	Rara
	Linyphiidae sp. 23	Rara	Rara
	Linyphiidae sp. 28	Rara	Ausente
	Linyphiidae sp. 32	Ausente	Rara
	<i>Moyosi rugosa</i> (Millidge, 1991)*	Rara	Ausente
	<i>Psilocymbium lineatum</i> (Millidge, 1991)	Ausente	Rara
	<i>Scolecurea propinqua</i> (Millidge, 1991)	Subdom.	Dom.
	<i>Sphecozone diversicolor</i> (Keyserling, 1886)*	Rara	Ausente
	<i>Sphecozone</i> sp. 3	Rara	Ausente
	<i>Sphecozone venialis</i> (Keyserling, 1886)	Eventual	Rara
<i>Turbinellina nigra</i> (Millidge, 1991)*	Eventual	Ausente	
<i>Tutaibo</i> sp. 1	Rara	Rara	
<i>Tutaibo</i> sp. 3	Ausente	Rara	
<i>Tutaibo velox</i> (Keyserling, 1886)*	Subdom.	Rara	
Lycosidae	<i>Aglaoctenus lagotis</i> (Holmberg, 1876)	Rara	Rara
	<i>Aglaoctenus oblongus</i> (C. L. Koch, 1847)	Ausente	Rara
	<i>Hogna bivittata</i> (Mello-Leitão, 1939)	Rara	Ausente
	<i>Lobizon humilis</i> (Mello-Leitão, 1944)	Dom.	Dom.
	<i>Lobizon</i> sp. 3	Rara	Ausente
	<i>Lycosa carbonelli</i> (Costa y Capocasale, 1984)	Rara	Ausente
<i>Lycosa poliostoma</i> (C. L. Koch, 1847)	Rara	Ausente	
Mimetidae	<i>Gelanor zonatus</i> (C. L. Koch, 1845)	Eventual	Eventual
Pycnothelidae	<i>Stenoterommata</i> sp.1	Rara	Ausente
Nesticidae	<i>Nesticus potreiro</i> (Ott y Lise, 2002)*	Ausente	Rara
Oxyopidae	<i>Hamataliwa</i> sp.1	Ausente	Rara
Oxyopidae	<i>Hamataliwa</i> sp.2	Rara	Rara
Pholcidae	<i>Mesabolivar charrua</i> (Machado, Laborda, Simó & Brescovit, 2013)	Rara	Ausente
	<i>Mesabolivar uruguayensis</i> (Machado, Laborda, Simó & Brescovit, 2013)	Rara	Rara
Salticidae	<i>Breda bicrucata</i> (Mello-Leitão, 1943)	Rara	Ausente
	<i>Cotinusa trifasciata</i> (Mello-Leitão, 1943)	Rara	Rara
	<i>Dendryphantès mordax</i> (C. L. Koch, 1846)	Rara	Ausente

Salticidae	Dendryphantini sp. 1	Ausente	Rara
	Dendryphantini sp. 2	Ausente	Rara
	Euophryni sp. 1	Rara	Rara
	Euophryni sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Hisukattus transversalis</i> (Galiano, 1987)	Rara	Ausente
	<i>Hurios</i> sp. 1	Rara	Ausente
	<i>Sarinda marcosi</i> (Piza, 1937)	Rara	Ausente
	<i>Semiopyla cataphracta</i> (Simon, 1901)	Rara	Ausente
	<i>Tullgrenella música</i> (Mello-Leitão, 1945)	Rara	Ausente
	Selenopidae	<i>Selenops spixi</i> (Perty, 1833)	Ausente
Theridiidae	<i>Achaeearanea</i> sp. 1	Ausente	Rara
	<i>Anelosimus</i> sp. 1	Rara	Ausente
	<i>Argyrodes elevatus</i> (Taczanowski, 1873)	Ausente	Rara
	<i>Cryptachaea altiventer</i> (Keyserling, 1884)	Rara	Rara
	<i>Cryptachaea</i> sp. 2	Rara	Rara
	<i>Cryptachaea</i> sp. 4	Ausente	Rara
	<i>Cryptachaea</i> sp. 5	Rara	Ausente
	<i>Cryptachaea</i> sp. 6	Ausente	Rara
	<i>Dipoena granulata</i> (Keyserling, 1886)	Rara	Rara
	<i>Dipoena pumicata</i> (Keyserling, 1886) *	Rara	Ausente
	<i>Dipoenata conica</i> (Chickering, 1943)*	Rara	Ausente
	<i>Dipoena</i> sp. 1	Ausente	Rara
	<i>Dipoena</i> sp. 2	Ausente	Rara
	<i>Dipoena</i> sp. 3	Rara	Ausente
	<i>Faiditus acuminatus</i> (Keyserling, 1891)*	Rara	Rara
	<i>Faiditus caudatus</i> (Taczanowski, 1874)*	Subdom.	Subdom.
	<i>Faiditus plaumanni</i> (Exline & Levi, 1962)	Eventual	Subdom.
	<i>Guaraniella mahnerti</i> (Baert, 1984)	Rara	Ausente
	<i>Phycosoma altum</i> (Keyserling, 1886)*	Ausente	Rara
	<i>Phoroncidia piratini</i> (Rodrigues & Marques, 2010)*	Rara	Rara
	<i>Phoroncidia</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Rhomphaea</i> sp. 1	Rara	Rara
	<i>Spintharus gracilis</i> (Keyserling, 1886)*	Rara	Rara
	<i>Steatoda ancorata</i> (Holmberg, 1876)	Rara	Ausente
	<i>Steatoda</i> sp. 2	Ausente	Rara
	Theridiidae sp. 2	Rara	Ausente
	Theridiidae sp. 3	Rara	Ausente
	Theridiidae sp. 4	Rara	Rara
	Theridiidae sp. 8	Ausente	Rara
	Theridiidae sp. 9	Ausente	Rara
Theridiidae sp. 12	Eventual	Rara	
Theridiidae sp. 15	Ausente	Rara	
Theridiidae sp. 17	Rara	Rara	
Theridiidae sp. 18	Rara	Ausente	
Theridiidae sp. 19	Rara	Ausente	

Theridiidae	Theridiidae sp. 29	Rara	Ausente
	Theridiidae sp. 30	Ausente	Rara
	Theridiidae sp. 31	Rara	Ausente
	Theridiidae sp. 32	Rara	Ausente
	Theridiidae sp. 33	Ausente	Rara
	Theridiidae sp. 34	Rara	Rara
	<i>Theridion tinctorium</i> (Keyserling, 1891)*	Rara	Ausente
	<i>Thwaitesia affinis</i> (O. Pickard-Cambridge, 1882)*	Eventual	Rara
	<i>Thymoites puer</i> (Mello-Leitão, 1941)	Eventual	Rara
	<i>Thymoites</i> sp. 3	Eventual	Ausente
Theridiosomatidae	Theridiosomatidae sp. 1	Ausente	Rara
	Theridiosomatidae sp. 2	Rara	Ausente
	Theridiosomatidae sp. 5	Rara	Ausente
	<i>Wendilgarda cf. clara</i>	Eventual	Subdom.
Tetragnathidae	<i>Chrysoneta pena</i> (Simó, Álvarez & Laborda, 2016)	Ausente	Rara
	<i>Leucauge volupis</i> (Keyserling, 1893)	Ausente	Rara
	<i>Leucauge</i> sp. 2	Ausente	Rara
	<i>Tetragnatha</i> sp. 1	Eventual	Subdom.
	<i>Tetragnatha</i> sp. 2	Ausente	Dom.
Thomisidae	<i>Sidymella</i> sp. 1	Rara	Ausente
	<i>Strophius</i> sp. 1	Rara	Ausente
	<i>Strophius</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Tmarus</i> sp. 1	Subdom.	Dom.
	<i>Tmarus</i> sp. 3	Rara	Rara
	<i>Tmarus</i> sp. 4	Rara	Rara
	<i>Tmarus</i> sp. 5	Rara	Ausente
Trachelidae	<i>Meriola</i> sp. 2	Rara	Ausente
	<i>Meriola cf. cetiformis</i>	Rara	Ausente
	<i>Meriola mauryi</i> (Platnick & Ewing, 1995)*	Rara	Ausente
	Trachelidae sp. 5	Rara	Ausente
	<i>Trachelopachys cf. quadriolcellatus</i>	Rara	Ausente
Trechaleidae	<i>Paratrechalea ornata</i> (Mello-Leitão, 1943)	Ausente	Eventual
	<i>Trechaleoides keyserlingi</i> (F. O. Pickard-Cambridge, 1903)	Ausente	Eventual
Sparassidae	<i>Polybetes pythagoricus</i> (Holmberg, 1875)	Ausente	Rara

En el análisis de CCA para gremios del bosque ribereño se obtuvo significancia estadística para el primer eje y segundo eje ( $p = 0.041$ ;  $p = 0.034$ ). En el bosque ribereño, los vectores para las variables ambientales explican el 89.8% de la variación en los centros de distribución de los gremios (Tabla 7), es decir que la distribución (de la abundancia) de los gremios se puede explicar mediante las variables ambientales en un 89.8% de acuerdo este diagrama (Figura 12). A partir de la lectura del diagrama de CCA se desprende que el gremio cazadoras de suelo se encontró principalmente en los sitios con mayor riqueza vegetal y cobertura vegetal; contrariamente las acechadoras se encontraron mayoritariamente en sitios con menor riqueza y cobertura vegetal. Las tejedoras de telas espaciales (en mayor medida) y corredoras de follaje ocurrieron principalmente en suelos con mayor contenido de hojarasca, mientras que las tejedoras de telas orbiculares y tejedoras de telas en sábana fueron más abundantes en suelos ligeramente más húmedos. Las acechadoras y emboscadoras fueron más abundantes en suelos con menor temperatura.

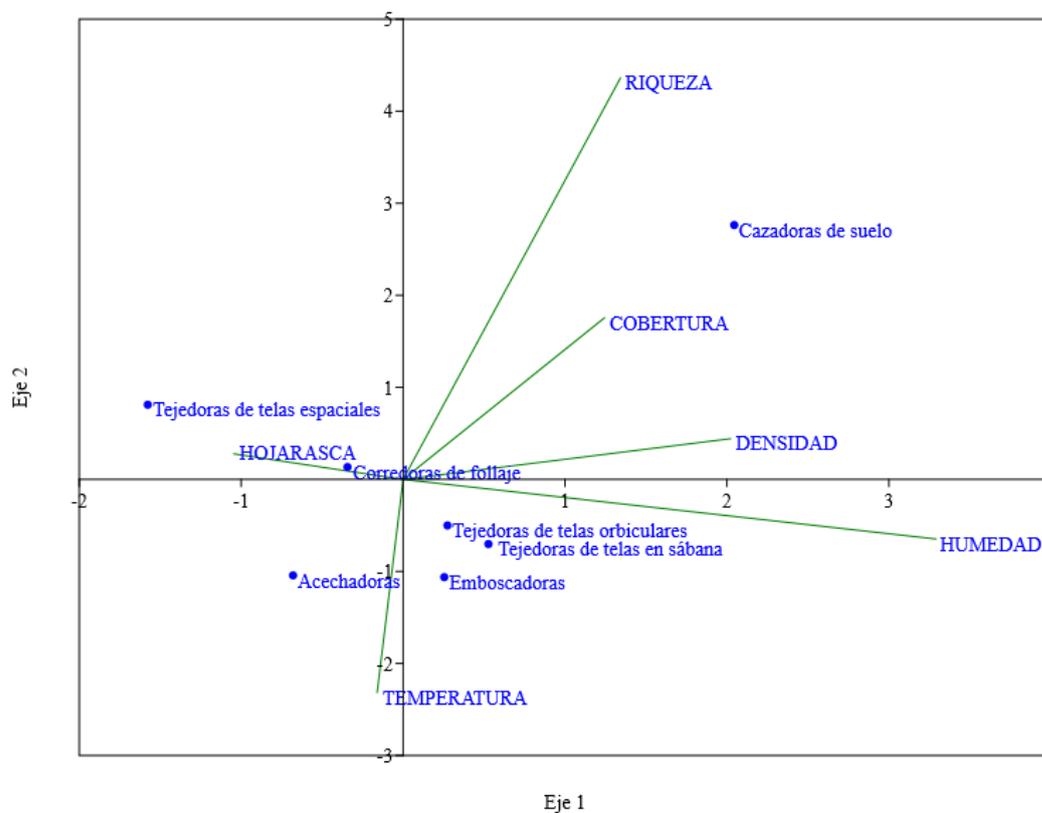


Figura 12. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para gremios de arañas del bosque ribereño (arañas adultas y juveniles). Variables ambientales (vectores): profundidad de hojarasca (cm), temperatura superficial del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa superficial del suelo (%), riqueza de especies vegetales herbáceas, cobertura vegetal del estrato herbáceo (%) y densidad del dosel arbóreo y arbustivo (%). Datos correspondientes al muestreo ("G-Vac" y trampa de caída) de otoño.

Tabla 7. *Eigenvalues* y valores de p del CCA para gremios de arañas del bosque ribereño. \* =  $p < 0.05$

Eje	Eigenvalue	porcentaje	p
1	0.2689	53.96	0.041*
2	0.1786	35.84	0.034*
3	0.03462	6.946	0.598
4	0.01406	2.821	0.483
5	0.002101	0.4216	0.781
6	5.806 <sup>-05</sup>	0.01165	0.771

En el bosque ribereño, se observó una correlación significativa positiva ( $p < 0.05$ ) entre las emboscadoras (abundancia) y la temperatura del suelo, y negativa de las corredoras de suelo, emboscadoras, tejedoras de telas en sábana y tejedoras de telas orbiculares con la riqueza de especies vegetales herbáceas (Figura 13).

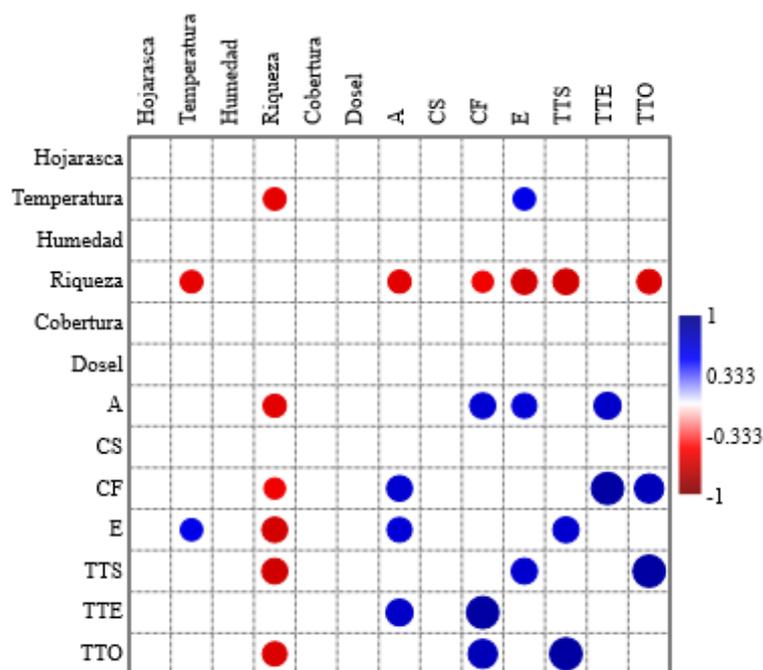


Figura 13. Análisis de correlación para gremios (abundancia) de arañas del bosque ribereño (arañas adultas y juveniles) y variables ambientales. Se señalan solamente aquellas correlaciones con significancia de  $p < 0.05$ . Hojarasca = profundidad de hojarasca (cm), Temperatura = temperatura superficial del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ), Humedad = humedad relativa superficial del suelo (%), Riqueza = riqueza de especies vegetales herbáceas, Cobertura = cobertura vegetal del estrato herbáceo (%), Densidad = densidad del dosel arbóreo y arbustivo (%). A = Acechadoras, CS = Cazadoras de suelo, CF = Corredoras de follaje, E = Emboscadoras, TTS = Tejedoras de tela en sábana, TTE = Tejedoras de telas espaciales, TTO = Tejedoras de telas orbiculares. Datos correspondientes al muestreo ("G-Vac" y trampa de caída) de otoño.

Por el contrario, en el bosque serrano no se obtuvieron valores significativos para ninguno de los ejes (Tabla 8), de modo que en este ambiente no podemos afirmar que exista una correlación significativa entre la distribución de los gremios y las variables ambientales en su conjunto (Figura 14). Sin embargo, en los estudios de correlación se encontraron correlaciones significativas ( $p < 0.05$ ) (Figura 15) para las cazadoras de suelo (abundancia), positiva con la temperatura del suelo y negativa con la riqueza de especies vegetales herbáceas.

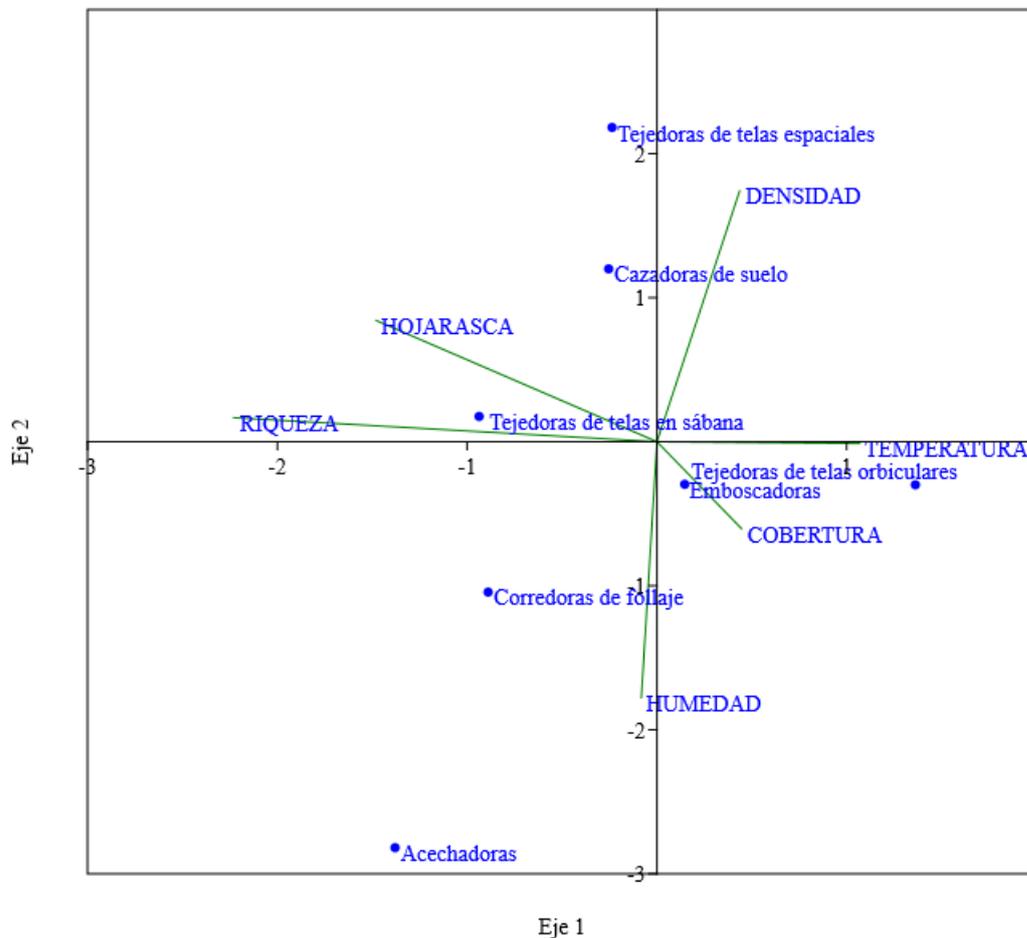


Figura 14. Diagrama de Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) para gremios de arañas del bosque serrano (arañas adultas y juveniles), Variables ambientales (vectores): profundidad de hojarasca (cm), temperatura superficial del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa superficial del suelo (%), riqueza de especies vegetales herbáceas, cobertura vegetal del estrato herbáceo (%) y densidad del dosel arbóreo y arbustivo (%). Datos correspondientes al muestreo ("G-Vac" y trampa de caída) de otoño.

Tabla 8. *Eigenvalues* y valores de p del CCA para gremios de arañas del bosque serrano.

Eje	Eigenvalue	porcentaje	p
1	0.3169	75.17	0.524
2	0.07521	17.84	0.611
3	0.02365	5.61	0.857
4	0.004291	1.018	0.969
5	0.001452	0.3444	0.836
6	6.327 <sup>-05</sup>	0.01501	0.734

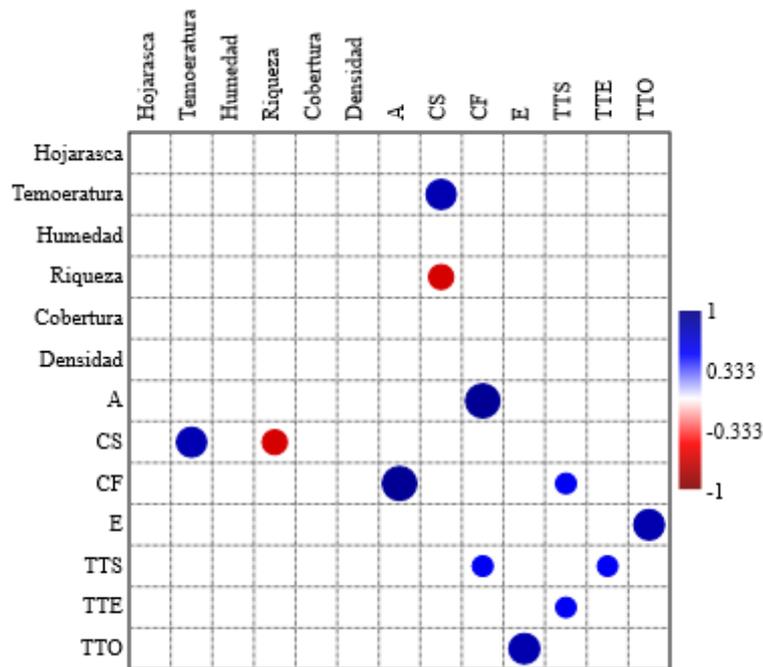


Figura 15. Análisis de correlación para gremios (abundancia) de arañas del bosque serrano (arañas adultas y juveniles) y variables ambientales. Se señalan solamente aquellas correlaciones con significancia de  $p < 0.05$ . Hojarasca = profundidad de hojarasca (cm), Temperatura = temperatura superficial del suelo ( $^{\circ}\text{C}$ ), Humedad = humedad relativa superficial del suelo (%), Riqueza = riqueza de especies vegetales herbáceas, Cobertura = cobertura vegetal del estrato herbáceo (%), Densidad = densidad del dosel arbóreo y arbustivo (%). A = Acechadoras, CS = Cazadoras de suelo, CF = Corredoras de follaje, E = Emboscadoras, TTS = Tejedoras de tela en sábana, TTE = Tejedoras de telas espaciales, TTO = Tejedoras de telas orbiculares. Datos correspondientes al muestreo ("G-Vac" y trampa de caída) de otoño.

En cuanto a la diversidad funcional entre sitios, el bosque serrano presentó valores más altos en todos los índices que el bosque ribereño (FRic, FDiv y FDQ) con excepción del índice FEve que fue mayor en el bosque ribereño (Figura 16).

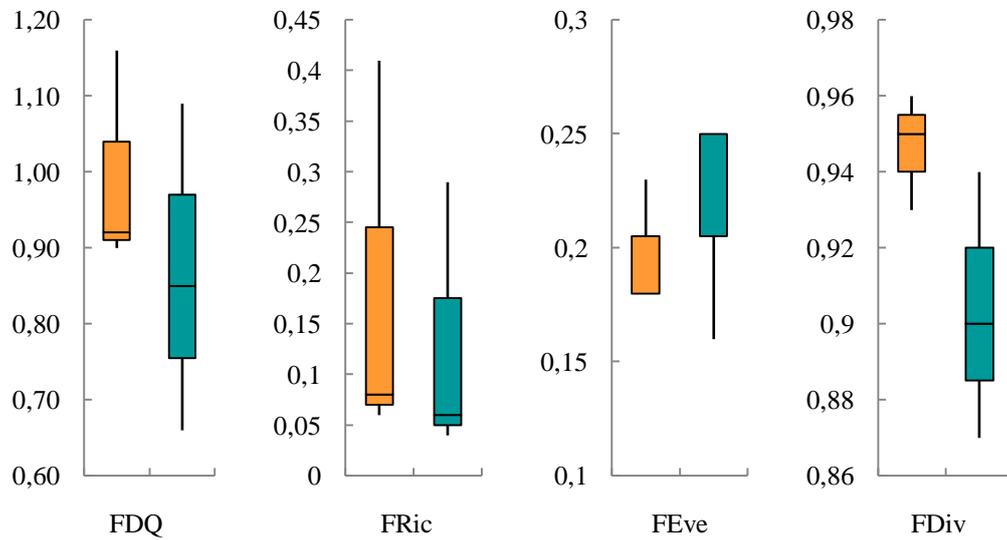


Figura 16. Índices de diversidad funcional para el bosque serrano (■) y bosque ribereño (■). FDQ = Entropía cuadrática de Rao; FRic = Riqueza funcional; FEve = Equitatividad funcional; FDiv = Divergencia funcional.

## DISCUSIÓN

Los trabajos previos sobre comunidades de arañas en ambientes naturales de Uruguay se han realizado en regiones costeras (Costa et al. 2006), pastizales (Laborda 2012), cerros tabulares del noreste del país (Simó et al. 2015) e islas del Río Uruguay (Laborda et al. 2018). En Sierra de las Ánimas se realizó un estudio de la araneofauna pero solo a nivel de familias (Costa et al. 1991), Este trabajo constituye el primer análisis de la comunidad de arañas en bosques serranos a nivel de especie utilizando diversos parámetros de diversidad y aspectos ecológicos, lo cual representa un aporte para el conocimiento y conservación de estos ambientes.

Se observó una mayor diversidad taxonómica y funcional de arañas en el bosque serrano que en el bosque ribereño. Esto podría explicarse por una mayor heterogeneidad ambiental en el bosque serrano, ocasionada por una mayor cobertura vegetal, mayor riqueza de especies herbáceas y mayor profundidad de hojarasca en este bosque. Esta argumentación se sustenta en que la complejidad del ambiente es el principal determinante de la diversidad animal (Tews et al. 2004). La mayor riqueza de especies del tapiz vegetal del suelo, junto con una mayor variedad de tipos funcionales de plantas (observación personal), podrían sostener una mayor diversidad de arañas en el estrato inferior del bosque. De igual forma, una mayor profundidad de hojarasca podría albergar comunidades de arañas de suelo más diversas. Estas características harían más complejos espacialmente a este tipo de bosque, brindando un mayor número de microhábitats. Esto se sustenta en la hipótesis de heterogeneidad, la cual asume que hábitats más complejos estructuralmente pueden proveer un mayor número de nichos potenciales, y en donde a su vez, la heterogeneidad ambiental es el mecanismo más relevante para explicar la estructura de una comunidad (Soininen et al. 2007; Losos et al. 2010; Silva et al. 2010; Ávila et al. 2017). La estructura espacial de un bosque, generada por la vegetación, puede influenciar fuertemente en el número y la variedad de arañas que viven en este ambiente (Rodrigues y Mendoça 2012). Varios estudios han demostrado que una mayor complejidad de la vegetación resulta comúnmente en una mayor diversidad de arañas (Uetz 1991; Štokmane y Spunģis 2016; Pompozzi et al. 2019). El aumento de la complejidad ambiental puede permitir la coexistencia de un mayor número de especies de depredadores dentro de un mismo hábitat, de modo que hábitats más complejos estructuralmente, pueden sostener mayores densidades de especies de arañas así como también una mayor diversidad (Hatley y Macmahon 1980).

La diversidad de las comunidades de arañas está relacionada con la estructura del ambiente, con una mayor riqueza y equitatividad en ambientes estructuralmente más complejos (Uetz 1991).

Más de la mitad de las especies encontradas en el bosque serrano fueron exclusivas de este ambiente, situación similar se observó en el bosque ribereño, lo cual nos indica que estas clases de bosques no solo se diferencian en cuanto a su vegetación y ubicación espacial, sino también en cuanto a la composición de arañas; esta observación fue a la vez apoyada por los diferentes análisis de datos realizados. También se debe considerar que el bosque serrano presentó diferencias en la composición específica entre subsitios, lo cual habla de la variabilidad que existe dentro del mismo bosque. De modo que los resultados obtenidos en este estudio apoyarían la distinción tradicional de estos bosques, aunque en este caso desde la composición de las comunidades de arañas.

Las especies/morfoespecies *Exocora ribeiroi* (Linyphiidae), *Tmarus* sp. 1, *Scolecurea propinqua* (Linyphiidae), *Wendilgarda cf. clara* (Theridiosomatidae), *Lobizon humilis* (Lycosidae), *Tutaibo velox* (Linyphiidae) y *Tetragnatha* sp. 2 (Tetragnathidae), en ese orden de importancia, determinaron un 30% de la disimilaridad total entre bosques. El que no se hayan identificado especies tipificantes se podría explicar por la alta equitatividad obtenida para ambos bosques.

*Exocora ribeiroi* además de constituir el primer registro para el país, es una especie que se encuentra en Brasil en los ambientes de Bosque Atlántico (Lemos y Brescovit 2013), de modo que indica la influencia de este ecosistema en nuestro país. *Scolecurea propinqua* es una especie citada para el norte de Argentina (Miller 2007), mientras que *Tutaibo velox* lo es para el sur de Brasil (Miller 2007). En cuanto a *Lobizon humilis*, prefiere los pastizales abiertos y se encuentra citada para el centro y centro-este de Argentina (Piacentini y Grismado 2009). La presencia de especies como *Exocora ribeiroi* y *Tutaibo velox* demuestra, a nivel biológico, la conexión actual que existe entre las serranías del este de Uruguay con las del sur de Rio Grande do Sul en Brasil; a su vez, estas especies junto con *Scolecurea propinqua* y *Lobizon humilis*, apoyarían la idea de que los sistemas serranos del Arco Peripampásico presentaban conexiones de sus biotas en el pasado.

*Zygiella x-notata* (Araneidae) es una especie probablemente cosmopolita debido a la acción antrópica, introducida en América, se encuentra citada para Uruguay (Levi

1974). Su primer registro en un ambiente natural en el país la convierte en la primera especie de Araneae exótica invasora, ya que hasta el momento no se registraban especies dentro de este orden bajo este estatus en Uruguay (Aber et al. 2014).

Los resultados obtenidos de diversidad funcional y composición de los distintos bosques apoyan la hipótesis propuesta, según la cual la estructura del hábitat condiciona la composición de especies y la diversidad funcional de arañas de los bosques (Gallé et al. 2018).

Se cumplió la predicción según la cual se esperaba una mayor riqueza y abundancia de arañas en el follaje de los bosques serranos que en el de los bosques ribereños. Esta puede fundamentarse en que los bosques serranos presentan un estrato intermedio más denso por presentar arbustos, a diferencia de los bosques ribereños que presentan vegetación de regeneración (Machado y González 2016). Además, el estrato inferior del bosque serrano presenta una mayor cobertura y riqueza de especies vegetales que los bosques ribereños. Estas diferencias entre bosques en cuanto a su fisonomía y diversidad vegetal, harían que los bosques serranos, a nivel del estrato intermedio e inferior presenten un mayor número de microhábitats para aquellas especies de arañas que requieran de la vegetación para capturar a sus presas, construcción de telas y/o refugio. Un futuro estudio podría orientarse a medir la complejidad de la vegetación a nivel de estratos.

Se cumplió la predicción según la cual se esperaba que los bosques serranos tuvieran una mayor riqueza y abundancia de arañas a nivel del suelo que los bosques ribereños, ya que estos últimos se encuentran sometidos a perturbaciones frecuentes como consecuencia de los procesos hidrológicos (Richardson et al. 2007). Esto podría afectar la distribución y abundancia de la fauna edáfica en estos bosques así como el contenido de hojarasca en el suelo.

Múltiples factores podrían explicar que el gremio de las arañas emboscadoras haya sido más abundante en el bosque ribereño que en el serrano, por un lado, hay que tener en cuenta que dentro de este gremio se encuentran las especies *Trechaleoides keyserlingi* (Trechaleidae) y *Paratrechalea ornata* (Trechaleidae) las cuales tienen hábitos semiacuáticos (Carico 2005; Costa-Schmidt y de Araújo 2010) y por ende ocurren en ambientes con cursos de agua. Rypstra et al. (2007) encontraron que la complejidad del ambiente puede afectar negativamente la captura de presas en una especie emboscadora,

otro factor podría ser el sustrato en el cual esperan a las presas ya que también es importante dentro de este gremio (Willemart y Lacava 2017), es así que la diferente fisonomía de estos bosques en cuanto a su heterogeneidad espacial (por ejemplo mayor número de epífitas y troncos caídos) podría explicar la mayor abundancia de individuos dentro de este gremio en el bosque ribereño.

La mayor proporción de arañas tejedoras de telas orbiculares en bosques serranos, se debe, a que si bien, los bosques ribereños presentan en su interior una mayor cantidad de espacios abiertos que los bosques serranos, estos últimos presentan un dosel menos denso y una configuración espacial en forma de parches, lo que genera áreas abiertas que permiten la construcción de telas externamente entre los grupos de árboles adyacentes que conforman los distintos parches. De modo que el espaciamiento entre parches, al generar espacios abiertos (presumiblemente equivalentes a los encontrados en el interior de los bosques ribereños), explicaría el por qué estos gremios están más representados en el bosque serrano, ya que aquellas áreas más abiertas son favorables para la construcción de telas (en particular orbiculares) debido a que necesitan espacio para su expansión y requieren de pocos puntos de anclaje (Shear 1986).

En cuanto a las tejedoras de telas en sábana, el uso de hojas para el soporte estructural de la tela es probablemente esencial para las telas (Haberker et al. 2020), mientras que tanto para las tejedoras de telas en sábana como espaciales, los estratos vegetales son de suma importancia ya que construyen sus telas típicamente entre dos niveles (Harmer et al. 2011; Haberkern et al. 2020). De este modo, la mayor complejidad de los estratos en el bosque serrano, podrían determinar la mayor abundancia de estos gremios (principalmente de tejedoras de telas espaciales) dentro de este bosque frente al ribereño. Por otro lado, dentro del gremio de las tejedoras de telas en sábana, la familia Linyphiidae fue la más abundante. Las especies de Linyphiidae presentes en ambos bosques pertenecen a la subfamilia Erigoninae, las cuales construyen sus telas sobre el suelo y cazan frecuentemente fuera de sus telas (Harwood et al. 2003). Estas localizan sus telas en microhábitats en donde hay una mayor disponibilidad de alimento (Harwood et al. 2003), por lo tanto, la mayor abundancia de este gremio en el bosque serrano estaría determinada por una mayor abundancia de presas, quizás esto se asocie a que estos bosques presentaron un mayor contenido de hojarasca y por ende una mayor fauna edáfica.

Con respecto a las corredoras de follaje, su mayor abundancia y riqueza en el bosque serrano podría fundamentarse en una mayor riqueza de especies herbáceas y a un estrato arbustivo intermedio más denso.

Dentro del bosque ribereño, la riqueza y cobertura vegetal se asoció positivamente con la abundancia de corredoras de suelo (Corinnidae, Ctenidae, Desidae, Lycosidae -principalmente- y Trachelidae). Estudios realizados en cuanto a la selección de microhábitat en *Schizocosa ocreata* (Lycosidae), encontraron que su abundancia fue mayor en sitios con mayor cobertura vegetal herbácea (Cady 1983). La vegetación herbácea en los bosques forma un “micro-dosel” sobre la hojarasca, modificando el microhábitat (Cady 1983). Halaj et al. (2008) encontraron una correlación positiva en el porcentaje de cobertura vegetal y la abundancia de licósidos.

También dentro del bosque ribereño, en lo que refiere a abundancia de arañas en función de las características del suelo, las tejedoras de telas en sábana (Amaurobiidae, Hahniidae y Linyphiidae -principalmente-) fueron más abundantes en suelos ligeramente más húmedos. Familias como Amaurobiidae y Linyphiidae podrían restringirse a las capas inferiores de la hojarasca (donde se mantiene más la humedad) debido a que estas arañas tienen una relación superficie/volumen grande, lo cual haría que la regulación higrotérmica sea más difícil en las capas superiores (Wagner et al. 2003). La temperatura y humedad del suelo son factores críticos que influyen en la selección del microhábitat en numerosas especies de arañas (Cady 1983). Por el contrario las tejedoras de telas espaciales ocurrieron principalmente en suelos con mayor contenido de hojarasca. Bultman y Uetz (1982), encontraron que la complejidad de la hojarasca afecta la abundancia de las arañas tejedoras pero no la de las cazadoras, lo cual se debería a la necesidad de las primeras de sitios de anclaje de las telas. Para las comunidades de arañas del suelo de los bosques, se ha observado que la profundidad de la hojarasca es más importante que otras características, como su complejidad estructural o contenido de nutrientes (Bultman y Uetz 1982).

A modo de comparación, y teniendo en cuenta que existen diferencias en cuanto a la intensidad y metodología utilizada, la riqueza de especies/morfoespecies en los bosques de serranías del este de Uruguay (s= 163) fue mayor que la encontrada en bosques ribereños de islas del Río Uruguay (s= 145) (Laborda et al. 2017), y considerablemente mayor a la registrada en cerros chatos del noreste del país (s= 71) (Simó et al. 2015). Por lo tanto, podemos afirmar que estos bosques albergan una alta riqueza de arañas.

Comparativamente con bosques de menor latitud, la riqueza observada en los bosques de serranías fue menor a la registrada en ambientes de yungas ( $s = 188$ ) (Rubio 2015).

Finalmente, se propone la inclusión a la lista de especies prioritarias para la conservación citadas en Ghione et. al (2017) a las especies: *Exocora ribeiroi*, *Gigapassus octarine*, *Moyosi rugosa*, *Sphecozone diversicolor*, *Sphecozone venialis*, *Turbinellina nigra*, *Tutaibo velox*, *Nesticus potreiro*, *Eustala albiventer*, *Eustala minuscula*, *Eustala perfida* (criterio 5 -especies para las cuales Uruguay es su límite de distribución); *Meriola mauryi*, *Phoroncidia piratini* (criterio 1-especies endémicas de Uruguay o la región- y criterio 5).

Como conclusión final, el presente estudio brinda conocimiento acerca de las comunidades de arañas en bosques serranos y ribereños de las sierras del este de Uruguay, esto lo convierte en un contribución relevante para el manejo, valoración y conservación de estos ambientes naturales, teniendo en cuenta que estos ambientes albergan una alta diversidad de especies y actúan como corredores biológicos. Aún más, estos bosques, no solo son diferentes taxonómicamente en cuanto a las comunidades de arañas, sino también funcionalmente, de modo que constituyen ambientes distintos y singulares, y por ende tienen un alto valor biológico y servicios ecosistémicos para su conservación.

## AGRADECIMIENTOS

A la CSIC por el financiamiento de las salidas de campo. A Miguel Simó por su ayuda en todas las fases de desarrollo de la presente tesis, desde su ideación, el trabajo en todas las salidas de campo, la revisión de material y el estudio crítico del manuscrito junto con sus innumerables comentarios y sugerencias. A Damián Hagopíán, por enseñarme la taxonomía de un sin número de grupos y siempre estar disponible, por la determinación de numerosas especies y en particular de todas las especies de la familia Salticidae, y además por su colaboración en las salidas de campo. A Gabriel Pompozzi por sus muy valiosos aportes en cuanto a sugerencias y comentarios, las cuales enriquecieron notablemente el enfoque de la presente tesis, otorgándole un abordaje no solo desde la taxonomía sino también desde la ecología. También por participar en las salidas de campo. A Álvaro Laborda por participar de todas las salidas de campo, colaborar en la determinación de material, y su gran experiencia en la recolección de arañas, gracias a la cual se explica la gran diversidad de especies recolectadas durante la salida de campo. A Santiago Teijón y Sofía Copperi por colaborar de las salidas de campo. A la familia Chocho, la cual nos permitió realizar los muestreos dentro de sus predios y siempre nos recibieron de la mejor forma y disponibilidad. A Patricia González-Vainer y Alejandro Brazeiro por integrar parte del tribunal y sus aportes, correcciones y sugerencias, las cuales mejoraron el presente trabajo en todos los aspectos. A Fernando Pérez-Miles por la determinación de los ejemplares de migalomorfas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aber, A., Ferrari, G., Zerbino, E., Porcile, J. F., Brugnoli, E., y Nuñez, L., (2014). *Especies exóticas invasoras en el Uruguay*. Montevideo: Comité Nacional de Especies Exóticas Invasoras. ISBN: 978-9974-658-02-8
- Achkar, M., Díaz, I., Domínguez, A., & Pesce, F. (2016). *Uruguay: naturaleza, sociedad, economía: una visión desde la geografía*. Ediciones de la Banda Oriental.
- Adis, J. (2002). Recommended sampling techniques. In *Amazonian Arachnida and Myriapoda: identification keys to all classes, orders, families, some genera, and lists of known terrestrial species* (pp. 555-576). Pensoft.
- Argañaraz, C. I., & Rubio, G. D. (2013). Description of the female of *Aysha yacupoi* Brescovit 1992 (Araneae: Anyphaenidae). *Zootaxa*, 3652(5), 582-586.
- Ávila, A. C., Stenert, C., Rodrigues, E. N. L., & Maltchik, L. (2017). Habitat structure determines spider diversity in highland ponds. *Ecological research*, 32(3), 359-367.
- Brazeiro, A. (2015). *Eco-Regiones de Uruguay: Biodiversidad, Presiones y Conservación*. Aportes a la Estrategia Nacional de Biodiversidad. Facultad de Ciencias, CIEDUR, VS-Uruguay, SZU. Montevideo. 122 p.
- Brescovit, A. D. (1996). Revisão de Anyphaeninae Bertkau a nível de gêneros na região neotropical (Araneae, Anyphaenidae). *Revista Brasileira de zoologia*, 13, 1-187.
- Brussa, C. A., & Grela, I. (2007). *Flora Arbórea del Uruguay*. Con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. COFUSA. Mosca. Montevideo, Uruguay, 543.
- Bultman, T.L. and Uetz, G.W. (1982). Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. *Oecologia*, 55:34-41.

Búrmida, M. (2011.). *Leñosas exóticas en bosques fluviales de la zona sur de Uruguay : perturbación antrópica y grado de invasión*. Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Cady, A. B. (1983). Microhabitat selection and locomotor activity of *Schizocosa ocreata* (Walckenaer)(Araneae: Lycosidae). *Journal of Arachnology*, 297-307.

Cardoso, P., Silva, I., de Oliveira, N. G., & Serrano, A. R. (2004). Indicator taxa of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. *Biological Conservation*, 120(4), 517-524.

Cardoso, P., Borges, P. A., & Gaspar, C. (2007). Biotic integrity of the arthropod communities in the natural forests of Azores. *Biodiversity and Conservation*, 16(10), 2883-2901.

Cardoso, P. (2009). Standardization and optimization of arthropod inventories—the case of Iberian spiders. *Biodiversity and Conservation*, 18(14), 3949.

Cardoso, P., Pekár, S., Jocqué, R., & Coddington, J. A. (2011a). Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PloS one*, 6(6), e21710.

Cardoso, J. D. C., de Paula, M. B., Fernandes, A., dos Santos, E., de Almeida, M. A. B., da Fonseca, D. F., & Sallum, M. A. M. (2011b). Ecological aspects of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in an Atlantic forest area on the north coast of Rio Grande do Sul State, Brazil. *Journal of Vector Ecology*, 36(1), 175-186.

Cardoso, P. (2012). Diversity and community assembly patterns of epigeal vs. troglobiont spiders in the Iberian Peninsula. *International Journal of Speleology*, 41(1), 9.

Carico, J. E. (2005). Descriptions of two new spider genera of Trechaleidae (Araneae, Lycosoidea) from South America. *The Journal of Arachnology*, 33(3), 797-812.

Casanoves F., Pla L., Di Rienzo J.A., Díaz S. (2011). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology & Evolution*, 2: 233-237.

Castro O'Neil, M. (2010.). Las arañas lobo en Uruguay : Taxonomía y distribución (Araneae, Lycosidae). Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian journal of ecology*, 18(1), 117-143.

Coddington, J. A. (1986). The genera of the spider family Theridiosomatidae. *Smithsonian contributions to zoology*.

Coddington, J. A., Griswold, C. E., Silva, D., Peñaranda, E., & Larcher, S. F. (1991). Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. In *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*, 2 vols.

Coddington, J. A., & Levi, H. W. (1991). Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual review of ecology and systematics*, 565-592.

Coddington, J. A., Young, L. H., & Coyle, F. A. (1996). Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *Journal of Arachnology*, 111-128.

Colwell, R. K. (2013). EstimateS, Version 9.1: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>

Córdova-Tapia, F., & Zambrano, L. (2015). La diversidad funcional en la ecología de comunidades. *Revista Ecosistemas*, 24(3), 78-87.

Costa, F. G., Pérez-Miles, F., Gudynas, E., Prandi, L., & Capocasale, R. M. (1991). Ecología de los arácnidos criptozoicos, excepto ácaros, de Sierra de las Animas (Uruguay). *Órdenes y familias. Aracnología*, 13(15), 1-41.

Costa, F. G., Aisenberg, A., & Simó Núñez, M. R. (2006). Composición y ecología de la fauna epigea de Marindia (Canelones, Uruguay) con especial énfasis en las arañas: un estudio de dos años con trampas de intercepción (No. 504.4 (899) BAS).

Costa-Schmidt, L. E., & de Araújo, A. M. (2010). Genitalic variation and taxonomic discrimination in the semi-aquatic spider genus *Paratrechalea* (Araneae: Trechaleidae). *The Journal of Arachnology*, 38(2), 242-249.

Crisci, V. J., Freire, E. S., Sancho, G., & Katinas, L. (2001). Historical biogeography of the Asteraceae from Tandilia and Ventania mountain ranges (Buenos Aires, Argentina). *Caldasia*, 21-41.

Del Puerto, O. (1987). Vegetación del Uruguay. *Facultad de Agronomía, Montevideo*.

Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., & Robledo, Y. C. InfoStat versión 2020. Centro de Transferencia InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina. URL <http://www.infostat.com.ar>

Dias, S. C., Carvalho, L. S., Bonaldo, A. B., & Brescovit, A. D. (2010). Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). *Journal of Natural History*, 44(3-4), 219-239.

Evia, G., & Gudynas, E. (2000). Ecología del paisaje en Uruguay. Aportes para la conservación de la Diversidad Biológica. MVOTMA, AECI and Junta de Andalucía, Montevideo.

Exline, H., & Levi, H. W. (1962). American spiders of the genus *Argyrodes* (Araneae, Theridiidae). Arañas americanas del género *Argyrodes* (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 127(2), 75-202.

Faith, D. P., Minchin, P. R., & Belbin, L. (1987). Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69(1-3), 57-68.

Ferretti, N., Pérez-Miles, F., & Gonzalez, A. (2014). Historical relationships among Argentinean biogeographic provinces based on mygalomorph spider distribution data (Araneae: Mygalomorphae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 49(1), 1-10.

Frenguelli, J. (1950). Rasgos generales de la morfología y geología de la provincia de Buenos Aires. Provincia de Buenos Aires, Ministerio de Obras Publicas de la Provincia de Buenos Aires. *Lab. Ensayos Materiales Invest. Tecnol.(LEMIT) Ser. II*, 33, 1-72.

Foelix, R. F. (2011). *Biology of the spiders*. Third edition. Oxford University Press. 419

Gallé, R., Gallé-Szpisjak, N., & Torma, A. (2017). Habitat structure influences the spider fauna of short-rotation poplar plantations more than forest age. *European journal of forest research*, 136(1), 51-58.

Gallé, R., Szabó, Á., Császár, P., & Torma, A. (2018). Spider assemblage structure and functional diversity patterns of natural forest steppes and exotic forest plantations. *Forest Ecology and Management*, 411, 234-239.

Gallé, R., Happe, A. K., Baillod, A. B., Tschardtke, T., & Batáry, P. (2019). Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *Journal of Applied Ecology*, 56(1), 63-72.

Ghione, S., Simó, M., Aisenberg, A., & Costa, F. G. (2013). *Allocosa brasiliensis* (Araneae, Lycosidae) as a bioindicator of coastal sand dunes in Uruguay. *Arachnology*, 16(3), 94-98.

Ghione, S., Coelho, L., Costa, F. G., García, L. F., González, M., Jorge, C., ... & Simó, M. (2017). Arácnidos prioritarios para la conservación en Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 26(1), 1-8.

Gilbert, J. A., & Butt, K. R. (2009). Evaluation of digital photography as a tool for field monitoring in potentially inhospitable environments. *Mires and Peat*, 5(5), 1-6.

Grela, I. (2004). Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay: propuesta para la delimitación de dendrofloras. *PEDECIBA-Universidad de la República, Montevideo*.

Grismado, C. J., Ramírez, M. J., & Izquierdo, M. A. (2014). Araneae: Taxonomía, diversidad y clave de identificación de familias de la Argentina. *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, 3, 55-94.

Gonçalves-Souza, T., Santos, A. J., Romero, G. Q., & Lewinsohn, T. M. (2015). Conservation along a hotspot rim: spiders in Brazilian coastal restingas. *Biodiversity and Conservation*, 24(5), 1131-1146.

Haber Kern, A. M., Fernandez-Fournier, P., & Avilés, L. (2020). Spinning in the rain: Interactions between spider web morphology and microhabitat use. *Biotropica*, 52(3), 480-487.

Halaj, J., Halpern, C. B., & Yi, H. (2008). Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention. *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 887-900.

Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2020). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia electronica*, 4(1), 9.

Harmer, A. M., Blackledge, T. A., Madin, J. S., & Herberstein, M. E. (2011). High-performance spider webs: integrating biomechanics, ecology and behaviour. *Journal of the Royal Society Interface*, 8(57), 457-471.

Harwood, J. D., Sunderland, K. D., & Symondson, W. O. (2003). Web-location by linyphiid spiders: prey-specific aggregation and foraging strategies. *Journal of Animal Ecology*, 72(5), 745-756.

Hatley, C. L., & Macmahon, J. A. (1980). Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture. *Environmental entomology*, 9(5), 632-639.

Holmes, P. M., Richardson, D. M., Esler, K. J., Witkowski, E. T. F., & Fourie, S. (2005). A decision-making framework for restoring riparian zones degraded by invasive alien plants in South Africa. *South African Journal of Science*, 101(11-12), 553-564.

Jorge, C.; Laborda, A.; Simó, M. (2013). Las arañas en plantaciones de *Pinus taeda*: su potencial uso como bioindicadores y controladores biológicos. Serie Técnica de INIA, 209:15 – 22.

Jones, D. T. & Eggleton, P. (2000). Sampling termite assemblages in tropical forests: testing a rapid biodiversity assessment protocol. *Journal of Applied Ecology*, 37: 191-203.

Jung, C. S., Lee, S. B., Jung, M. P., Lee, J. H., Lee, S., & Lee, S. H. (2005). Accumulated heavy metal content in wolf spider, *Pardosa astrigera* (Araneae: Lycosidae), as a bioindicator of exposure. *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 8(2), 185-192.

Kitching, R. L., Li, D. & Stork, N. E. (2001). Assessing biodiversity “sampling packages”: how similar are arthropod assemblages in different tropical rainforests? *Biodiversity and Conservation*, 10: 793-813.

Laborda Turrión, Á. (2012.). Análisis comparativo de la araneofauna de campo natural sobre basalto bajo diferentes manejos ganaderos. Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias.

Laborda, Á., de Oca, L. M., Pérez-Miles, F., Useta, G., & Simó, M. (2018). The spider fauna from Uruguay River islands: understanding its role in a biological corridor. *Biodiversity data journal*, (6).

LeMay, G. A., & Agnarsson, I. (2020). New species of smiley-faced spider *Spintharus* (Araneae, Theridiidae) from Brazil, and comments on unobserved diversity in South America. *ZooKeys*, 915, 17.

Lemos, Y., & Brescovit, A. D. (2013). New species of the spider genus *Exocora* Millidge, 1991 (Araneae: Linyphiidae) from Brazil. *Zootaxa*, 3599(3), 261-278.

Levi, H. W. (1962). The genera of the spider family Theridiidae. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 127, 3-71.

Levi, H. W. (1963a). American spiders of the genera *Audifia*, *Euryopis* and *Dipoena* (Araneae: Theridiidae). Arañas americanas de los géneros *Audifia*, *Euryopis* y *Dipoena* (Araneae: Theridiidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology.*, 129(2), 121-185.

Levi, H. W. (1963b). American spiders of the genus *Theridion* (Araneae, Theridiidae). Arañas americanas del género *Theridion* (Araneae, Theridiidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology.*, 129(10), 481-589.

Levi, H. W. (1974). The orb-weaver genus *Zygiella* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, 146: 267-290.

Levi, H. W. (1991). The Neotropical orb-weaver genera *Edricus* and *Wagneriana* (Araneae: Araneidae). El género neotropical de tejedoras de esferas *Edricus* y *Wagneriana* (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology.*, 152(6), 363-415.

Levi, H. W. (1992). Spiders of the orb-weaver genus *Parawixia* in America (Araneae: Araneidae). Arañas del género de tejedoras de esferas *Parawixia* en América (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology.*, 153(1), 1-46.

Levi, H. W. (2002). Keys to the genera of araneid orbweavers (Araneae, Araneidae) of the americas. *The Journal of Arachnology*, 30(3), 527-562.

Losos, J., Ricklefs, R., & MacArthur, R. (2010) The theory of island biogeography revisited. Princeton University Press, Princeton.

Machado Torme, A y González Rosales, H. (2016.). *Estudio fitosociológico de un bosque de quebradas en la cañada Yerba Sola, Cerro Largo*. Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Agronomía.

Mason, N. W., Mouillot, D., Lee, W. G., & Wilson, J. B. (2005). Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos*, *111*(1), 112-118.

Miller, J. A. (2007). Review of erigonine spider genera in the Neotropics (Araneae: Linyphiidae, Erigoninae). *Zoological Journal of the Linnean Society*, *149*(suppl\_1), 1-263.

Moreno, C. (2002). Métodos para medir la diversidad. Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España.

Moreno, E. S., de Freitas, L. B., Speranza, P. R., & Solís Neffa, V. G. (2018). Impact of Pleistocene geoclimatic events on the genetic structure in mid-latitude South American plants: insights from the phylogeography of *Turnera sidoides* complex (Passifloraceae, Turneroideae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, *188*(4), 377-390.

Munévar, A., Cardoso, P., Espejo, Y. M. P., & Zurita, G. A. (2020). Spiders (Arachnida: Araneae) in the semideciduous Atlantic Forest: An ecological and morphological trait dataset for functional studies. *Biodiversity Data Journal*, *8*.

Muñoz, J., Ross, P., & Cracco, P. (1993). Flora indígena del Uruguay. Montevideo, Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur, 284p.

Olson, D. M., & Dinerstein, E. (2002). The Global 200: Priority ecoregions for global conservation. *Annals of the Missouri Botanical garden*, 199-224.

Oxbrough, A., & Ziesche, T. (2013). Spiders in Forest Ecosystems. In *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity* (pp. 186-193). European Forest Institute.

Pérez-Miles, F., Costa, F. G., & Gudynas, E. (1993). Ecología de una comunidad de Mygalomorphae criptozoicas de Sierra de las Animas, Uruguay (Arachnida, Araneae). *Aracnologia*, 17(18), 1-22.

Petchey, O. L., & Gaston, K. J.. (2006). Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9:741–758.

Piacentini, L. N., & Grismado, C. J. (2009). *Lobizon* and *Navira*, two new genera of wolf spiders from Argentina (Araneae: Lycosidae). *Zootaxa*, 2195(1), 1-33.

Pla, L., Casanoves, F., & Di Rienzo, J. (2011). *Quantifying functional biodiversity*. Springer Science & Business Media.

Poeta, M. R. M. (2014). The orb-weaving spider genus *Eustala* Simon, 1895 (Araneae, Araneidae): eight new species, redescription, and new records. *Zootaxa*, 3872(5), 440-466.pp.

Pompozzi, G., Marrero, H. J., Haedo, J., Fritz, L., & Torretta, J. P. (2019). Non-cropped fragments as important spider reservoirs in a Pampean agro-ecosystem. *Annals of Applied Biology*, 175(3), 326-335.

Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical population biology*, 21(1), 24-43.

Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., ... & Hobbs, R. J. (2007). Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and distributions*, 13(1), 126-139.

Riechert, S. E., & Lockley, T. (1984). Spiders as biological control agents. *Annual review of entomology*, 29(1), 299-320.

Rodrigues, E. N. L., & Marques, M. A. L. (2010). Sobre o gênero *Phoroncidia*: nova espécie, ecologia e descrição do macho de *P. reimoseri* com novas ocorrências para o sul do Brasil (Araneae, Theridiidae). *Iheringia, Série Zoologia*, 100(3), 247-253.

Rodrigues, E. N. L., & Mendonça, M. S. (2012). Spider guilds in the tree-shrub strata of riparian forests in southern Brazil. *The Journal of Arachnology*, 40(1), 39-47.

Rodrigues, E. N. L., Mendonça, M. D. S., & Costa-Schmidt, L. E. (2014). Spider diversity responds strongly to edge effects but weakly to vegetation structure in riparian forests of Southern Brazil. *Arthropod-Plant Interactions*, 8(2), 123-133.

Rubio, G. D. (2015). Diversidad de arañas (Araneae, Araneomorphae) en la selva de montaña: un caso de estudio en las yungas argentinas. *Graellsia*, 71(2): e029. <http://dx.doi.org/10.3989/graellsia.2015.v71.134>

Rypstra, A. L., Schmidt, J. M., & Reif, B. D. (2007) Tradeoffs involved in site selection and foraging in a wolf spider: effects of substrate structure and predation risk. *Oikos*, 116:853–863

Scott, A. G., Oxford, G. S., & Selden, P. A. (2006). Epigeic spiders as ecological indicators of conservation value for peat bogs. *Biological conservation*, 127(4), 420-428.

Shear, W. A. (1986) Spiders: webs, behavior, and evolution. Stanford University Press, Stanford.

Silva Marsicano, B. (2016.). Taxonomía y distribución *Guaraniella*, *Dipoena* y *Thymoites* (Theridiidae): tres nuevos géneros de la araneofauna del Uruguay. Tesis de grado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias..

Silva, R., Diniz, S., & Vaz-De-Mello, F. (2010) Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotrop Entomol*, 39:934–940.

Silva, G. T., San Blas, G., Peçanha, W. T., Moreira, G. R., & Gonçalves, G. L. (2018). Phylogeography of the gall-inducing micromoth *Eucecidoses minutanus* Brèthes (Cecidosidae) reveals lineage diversification associated with the Neotropical Peripampasic Orogenic Arc. *PLoS one*, 13(8), e0201251.

Simó, M. (2005). La Sistemática del Orden Araneae y consideraciones acerca de su estudio en Uruguay. En Biodiversidad y Taxonomía. Presente y futuro en el Uruguay. A. Langguth Editor. UNESCO, DINAMA. 180 pp.

Simó, M., Jorge, C., Laborda, A., & Castro, M. (2011). Araneomorphae: el grupo más diverso de arañas. En: Arácnidos del Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología. C. Viera Ed. Banda Oriental, Montevideo. Pp:19 – 36.

Simó, M., Guerrero, J. C., Giuliani, L., Castellano, I., & Acosta, L. E. (2014). A predictive modeling approach to test distributional uniformity of Uruguayan harvestmen (Arachnida: Opiliones). *Zoological Studies*, 53(1), 50.

Simó, M., Núñez, M., Ojeda, L., Laborda, A., & Queirolo, D. (2015). Knowing the biological linkage: spider composition and guilds in a hill range of northern Uruguay. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay*, 24(2), 117-129.

Soininen, J., McDonald, R., & Hillebrand, H. (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography*, 30:3–12.

Štokmane, M., & Spunģis, V. (2016). The influence of vegetation structure on spider species richness, diversity and community organization in the Apšuciems calcareous fen, Latvia. *Animal Biodiversity and Conservation*, 39(2), 221-236.

Stork, N. E. (1994). Inventories of biodiversity: more than a question of numbers. In P.L. Forey, C.J. Humphries & R.I. Vane-Wright (eds.) Systematics and conservation evaluation. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 81-100.

Ter Braak, C. J. (1986). Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67(5), 1167-1179.

Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., & Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of biogeography*, 31(1), 79-92.

Tilman, D. (2001). Functional diversity. *Encyclopedia of biodiversity*, 3(1), 109-120.

Toranza, C., Haretche, F., & Brazeiro, A. (2018). Distribución y diversidad del bosque serrano en Uruguay. Recientes avances en investigación para la gestión y conservación del bosque nativo de Uruguay. Montevideo: Facultad de Ciencias y Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca, 59-62.

Toti, D. S., Coyle, F. A., & Miller, J. A. (2000). A structured inventory of Appalachian grass bald and heath bald spider assemblages and a test of species richness estimator performance. *The Journal of Arachnology*, 28(3), 329-345.

Uetz, G. W. (1991) Habitat structure and spider foraging. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) Habitat structure. The physical arrangement of objects in space. Chapman and Hall, London, pp 325–348.

Uetz, G. W., Halaj, J., & Cady, A. B. (1999). Guild structure of spiders in major crops. *Journal of Arachnology*, 270-280.

Vasconcellos-Neto, J., Messas, Y. F., da Silva Souza, H., Villanueva-Bonilla, G. A., & Romero, G. Q. (2017). Spider–plant interactions: an ecological approach. In *Behaviour and ecology of spiders* (pp. 165-214). Springer, Cham.

Villéger, S., Mason, N. W., & Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89(8), 2290-2301.

Wagner, J. D., Toft, S., & Wise, D. H. (2003). Spatial stratification in litter depth by forest-floor spiders. *The Journal of Arachnology*, 31(1), 28-39.

Willemart, R. H., & Lacava, M. (2017). Foraging strategies of cursorial and ambush spiders. In *Behaviour and Ecology of Spiders* (pp. 227-245). Springer, Cham.

World Spider Catalog (2020). World Spider Catalog. Version 21.5. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on {31/10/2020}. doi: 10.24436/2