

Influencia del uso de la tierra sobre la relación entre la diversidad de arañas y sus presas potenciales

CAROLINA M. PINTO; M. ISABEL BELLOCQ[§]; MARTÍN N. RIBERO & JULIETA FILLOY[✉]

Laboratorio de Ecología de Comunidades y Macroecología. EGE-IEGEBA, UBA-CONICET. [§] QEPD

RESUMEN. Los factores que regulan la diversidad de organismos a través de las redes tróficas han sido muy estudiados, aunque el componente ambiental no suele ser tenido en cuenta. En el marco de los cambios ambientales dados por el uso de la tierra y de su influencia sobre la biodiversidad, es clave considerar cómo esos cambios influyen sobre la regulación de las redes tróficas. Aquí nos propusimos investigar el efecto de la diversidad y la abundancia de presas sobre la diversidad de depredadores (arañas) en distintas condiciones ambientales dadas por el uso de la tierra. Se establecieron parcelas en sitios con cultivos de soja y plantaciones forestales. A la mitad de ellas se las trató aplicando cebo atractivo para presas potenciales de arañas, y el resto sin tratar sirvió de control. Se colectaron presas potenciales mediante trampas pegajosas, y arañas mediante trampas de caída. La respuesta de la riqueza específica, la diversidad funcional y los rasgos particulares de las arañas al tipo de uso de la tierra y al tratamiento con cebo se estudió por medio de modelos lineales generalizados mixtos incluyendo la interacción entre factores. La riqueza específica de arañas fue similar entre usos de la tierra y tratamiento con y sin cebo, aunque su abundancia fue mayor en campos de soja que en plantaciones. En éstas, la diversidad funcional resultó menor en las parcelas con cebo que en los controles. Los diferentes rasgos examinados mostraron respuestas variadas a los factores. Los cultivos de soja y las plantaciones de eucalipto parecen limitar la riqueza específica de arañas de manera similar, pero no la diversidad funcional, aun en presencia de mayor diversidad de recursos alimenticios.

[Palabras clave: Aranae, cultivos de soja, diversidad funcional, plantaciones forestales, rasgos, riqueza específica]

ABSTRACT. *Influence of land use in the relationship between spiders diversity and their potential preys.* The factors that regulate the diversity of organisms through trophic webs have been widely studied, although the environmental component is not frequently considered. Within the framework of environmental changes caused by land use and its influence on biodiversity, it is essential to consider how these changes influence the regulation of food webs. Here, we set out to investigate the effect of the diversity and abundance of prey on the diversity of predators (spiders) in different environmental conditions given by land use. Plots were established on sites with soybean crops and forest plantations. Half of them were treated by applying attractive bait for potential spider prey and the rest untreated as a control. Potential preys were collected using sticky traps, and spiders using drop traps. The response of specific richness, functional diversity and particular traits of spiders to the type of land use and treatment with bait was studied by means of mixed generalized linear models including the interaction between factors. The specific richness of spiders was similar between land uses and treatment with and without bait, although its abundance was greater in soybean fields than in plantations. In the latter, the functional diversity was lower in the bait plots than in the controls. The different traits examined showed varied responses to the factors. Soybean crops and eucalyptus plantations seem to limit the specific richness of spiders in a similar way, but not the functional diversity, even in the presence of greater diversity of food resources.

[Keywords: Aranae, commercial forests, functional diversity, soybean cropfields, species richness, traits]

INTRODUCCIÓN

El estudio de los factores que impulsan cambios en poblaciones y en la composición de las comunidades es central en ecología (Hunter and Price 1992). La Hipótesis del Mundo Verde (Hairston et al. 1960) atribuyó a los depredadores la responsabilidad de mantener verde al mundo, ya que serían los que controlan la abundancia de herbívoros, mientras que las poblaciones de productores y descomponedores se encontrarían limitados por sus respectivos recursos. Hunter and Price (1992) propusieron que en hábitats en los que existe una limitación de recursos en las poblaciones que componen la base de la cadena trófica, el control de abajo hacia arriba sería el que predomina. Bajo este escenario, cualquier incremento en los recursos que consumen los organismos de la base de la cadena trófica se propagaría a las poblaciones de organismos que se encuentran en niveles superiores de la cadena (Oksanen 1988). Así, variables asociadas con la estructura de la vegetación y las condiciones ambientales de los distintos tipos de hábitat podrían modificar las interacciones entre las distintas especies (Brose 2003; Scherber et al. 2010). Dada la actual transformación de los ambientes naturales por el uso antrópico de la tierra, para entender las causas de su impacto sobre la biodiversidad es necesario profundizar sobre la influencia de las condiciones ambientales sobre dichas interacciones.

Los artrópodos constituyen un elemento importante de la biodiversidad global, por lo que es necesario entender las interacciones entre ellos y su entorno. En los estudios llevados a cabo en agroecosistemas y forestaciones ha cobrado relevancia el papel de los depredadores en la estructura de las comunidades, acompañando al tradicional interés por ser agentes de control biológico (Liu et al. 2015). Las arañas son depredadores generalistas muy abundantes en los sistemas terrestres, por lo que suelen cumplir un rol importante en las redes alimentarias (Schmitz 2009). En particular para los ensamblajes de arañas se reportó que existe una asociación positiva entre su diversidad y la abundancia de presas (Chen and Wise 1999; Snyder et al. 2006; Betz and Tschardt 2017). Sin embargo, si bien numerosos trabajos analizaron la relación entre la abundancia de presas y la diversidad de arañas, la mayoría se enfocó en el control de plagas en agroecosistemas (Symondson et al. 2002); queda pendiente, aún, un análisis de la importancia de la diversidad de presas

desde el punto de vista de la conservación de las arañas en los ambientes productivos.

El cambio del uso de la tierra de ambientes naturales a sistemas productivos suele reducir la diversidad de especies y la complejidad de las interacciones bióticas (Weiner et al. 2014). En particular, los usos intensivos de la tierra pueden afectar a la diversidad de los organismos y los servicios ecosistémicos asociados a las interacciones depredador-presa (Zhao et al. 2015), por ejemplo, generando un aumento en los eventos de brotes de plagas agrícolas por disminución de la diversidad y la abundancia de depredadores (Chaplin-Kramer et al. 2013; Zhao et al. 2013; Prieto-Benítez and Méndez 2011). Sin embargo, todavía no se logró discernir entre los diversos factores que afectarían a estos últimos (Cadotte and Tucker 2017). Si acaso las modificaciones introducidas por las actividades antrópicas son las que provocan una limitación de recursos que afecta a los sucesivos niveles tróficos, o si lo que predomina es el efecto de las condiciones ambientales impuesto por los distintos tipos de uso, constituye un interrogante no resuelto y poco abordado. Es probable que la importancia relativa de estos factores dependa de diversas variables como, por ejemplo, la estructura física y las condiciones abióticas del hábitat antrópico particular. En especial, preservar las características fisonómico-estructurales respecto al ambiente original que los hábitats antrópicos reemplazan parece tener una influencia menos desfavorable sobre los ensamblajes de especies que las transformaciones ambientales más drásticas (Fillooy et al. 2010; Corbelli et al. 2015). En este estudio se empleó una aproximación experimental a campo para dilucidar si existe una interacción entre la diversidad de presas y el tipo de uso de la tierra sobre la diversidad de arañas.

Un enfoque basado en los rasgos funcionales podría aportar a la comprensión de los efectos de la disponibilidad de presas sobre la diversidad de depredadores en diferentes hábitats de uso antrópico. Estudios previos demostraron que la diversidad funcional de las especies puede ser alterada por las condiciones ambientales de los hábitats (Schweiger et al. 2005; Ng et al. 2018), aunque el control por parte de la disponibilidad de recursos alimenticios ha sido menos explorado hasta el momento (pero ver Rzanny et al. 2013). En ambientes antrópicos donde las potenciales presas de arañas podrían disminuir debido a las condiciones impuestas por éstos (Lengyel

et al. 2016; Munévar et al. 2018), es probable que sólo algunos rasgos se encuentren determinados por la limitación de recursos, mientras que otros sean afectados por las características de los ambientes (Weiher et al. 1995). Por ejemplo, el tamaño corporal de las arañas se ha asociado a la cantidad y al tipo de presa consumida (Emmerson and Raffaelli 2004), con lo cual, la abundancia y la diversidad de presas podría ser una variable que limite el tamaño de las arañas de los ensamblajes en hábitats antrópicos. La actividad circadiana es otro rasgo que se asoció a la disponibilidad de recursos, sobre todo porque reflejaría una diferenciación en los momentos del día en que los recursos alimenticios son explotados por parte de las diferentes especies de arañas, en particular si son limitantes (Uetz et al. 1999). Por otro lado, rasgos como la estrategia de caza (Greenstone 1984) y la capacidad de aerodispersión (*ballooning*) se encuentran asociadas a la estructura del hábitat. En particular, la aerodispersión suele ser llevada a cabo por individuos que habitan ambientes abiertos e inestables (Rypstra et al. 1999). Así, estudiar los rasgos funcionales mencionados podría dar cuenta de la influencia del uso de la tierra y la disponibilidad de recursos alimenticios sobre las funciones ecosistémicas retenidas en los ambientes antropizados.

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del control de abajo hacia arriba sobre la diversidad de arañas dado por la abundancia y diversidad de presas, en función del tipo de uso de la tierra. En particular, analizar la respuesta de las arañas a la abundancia y la diversidad de presas en hábitats de uso antrópico en dos tipos de uso de la tierra fisonómica y ambientalmente contrastantes, cultivos de soja y plantaciones forestales, desarrollados en una misma región (pastizal mesopotámico). En particular 1) se comparó la respuesta de la abundancia, la riqueza específica y la diversidad funcional de arañas al incremento en la abundancia y la diversidad de presas en cultivos de soja y en plantaciones forestales de eucalipto (de aquí en más, forestaciones), y 2) se examinaron rasgos funcionales de arañas para identificar aquellos que son principalmente afectados por la abundancia y la diversidad de presas, y los que son principalmente afectados por las condiciones ambientales de los cultivos de soja y las forestaciones. La hipótesis postula que la diversidad y la abundancia de las presas y el tipo de uso de la tierra determinan la diversidad y la composición de especies y rasgos

funcionales de arañas en hábitats antrópicos. Además, si la respuesta de los ensamblajes de especies depende de la similitud fisonómico-estructural entre los hábitats antrópicos y el ambiente nativo correspondiente a la región donde se emplazan (Fillooy et al. 2010; Corbelli et al. 2015), se espera que la abundancia y la diversidad taxonómica y funcional de los ensamblajes de arañas aumenten con el incremento de la abundancia y la diversidad de presas en mayor medida en campos de soja que en forestaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

Diseño del estudio

El experimento se llevó a cabo en la Reserva de Usos Múltiples El Potrero de San Lorenzo, Entre Ríos (Figura 1). Allí se seleccionaron 10 sitios de muestreo con dos tipos de uso de la tierra: 5 plantaciones forestales maduras de *Eucaliptus grandis* y 5 en campos de cultivo de soja (*Glycine max*) separados al menos 500 m entre sí, y de ~7.5 ha de superficie. En cada sitio se establecieron 10 parcelas que consistieron en cuadrantes 1.5x1.5 m en el suelo (Raub et al. 2014), separados por un mínimo de 10 m de distancia para evitar que interfirieran entre sí, y dispuestas a 50 m de los límites del sitio para evitar posible efecto borde (Pinto et al. 2018). Se seleccionaron 5 de ellas al azar para aplicar un tratamiento y 5 quedaron como control sin tratar. El tratamiento consistió en distribuir homogéneamente dentro de cada cuadrante

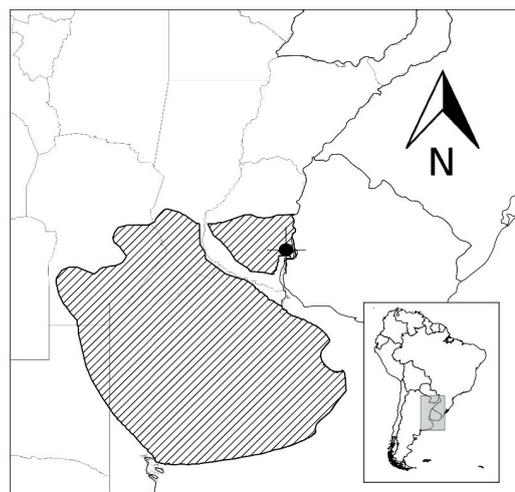


Figura 1. Ubicación de los sitios de muestreo. En sombreado rayado se resalta la ecorregión pampeana.

Figure 1. Location of survey sites. The Pampas ecoregion is highlighted in striped shading.

cebo atractor de invertebrados al comienzo del estudio (inicio del verano), y luego repetir la aplicación cada 2 semanas hasta el final del experimento de 3 meses, abarcando el verano. El cebo consistió en 200 g de papa, naranja y mandarina cortada en trozos (modificado de Chen and Wise 1999).

Monitoreo de presas potenciales

Para evaluar la efectividad del cebo sobre el incremento de artrópodos potenciales presas de arañas se realizaron dos muestreos durante los 3 meses que duró el estudio. En 3 de los 5 sitios de cada tipo de uso de la tierra se seleccionaron 4 parcelas (dos tratadas con cebo y dos control sin cebo), y se colocó una trampa adhesiva de 10x12 cm en el centro de cada cuadrante, aproximadamente a 10 cm del suelo. Las trampas se dispusieron en sentido vertical con el fin de interceptar los artrópodos del suelo atraídos por el cebo, pudiendo ser atrapados a ambos lados. Quedaron abiertas por un período de 7 días en cada instancia de muestreo, y luego se trasladaron al laboratorio. Los artrópodos pegados en las trampas se identificaron a nivel de orden y se contabilizaron los individuos de cada uno. Para los análisis del efecto del cebo sobre la abundancia y la diversidad de órdenes de presas potenciales, del total de los artrópodos colectados sólo se consideraron Diptera, Hemiptera, Hymenoptera, Collembola, Psocoptera, Acari, Opilión, Coleoptera, Tysanoptera, Orthoptera, Blattodea y Lepidoptera (Schmidt and Rypstra 2010; Michalko and Pekár 2016; Landsman and Bowman 2017; Roubinet et al. 2017).

Colecta de arañas y diversidad taxonómica

Las arañas se colectaron al final del período (10 parcelas por sitio, 100 en total) utilizando una trampa de caída por parcela, ubicada en el centro de éstas. Las trampas permanecieron abiertas durante 7 días y consistieron en contenedores plásticos de 0.5 L y 9 cm de diámetro enterrados al ras. Para protegerlas de la lluvia y del sol se les colocó una tapa plástica separada del suelo 5 cm. Se utilizó una dilución de propilenglicol y agua (30%), conservante de invertebrados no tóxico para vertebrados. Los individuos adultos se identificaron a nivel de especie (o morfoespecie) usando claves y asistencia de especialistas (Grismado et al. 2015). Los juveniles no fueron determinados dado que a las arañas se las suele identificar por su estructura genital, que aparece recién

en el estadio adulto (Derraik et al. 2002). Por lo tanto, los adultos y los juveniles fueron incluidos para las estimaciones de abundancia mientras que la riqueza de especies o morfoespecies consideró sólo adultos. Ambas variables se obtuvieron agrupando el total de las submuestras tomadas en cada sitio.

Rasgos y diversidad funcional

Para analizar la diversidad funcional se utilizaron rasgos que potencialmente afectan a los patrones de ocurrencia de las especies, relacionados con la historia de vida (Bonte et al. 2006; Lambeets et al. 2009) y basados en estudios previos en los que se analizó la respuesta de la diversidad funcional de arañas a las perturbaciones antrópicas (Corcuera et al. 2016; Gallé et al. 2019). Como características morfológicas se tomaron las medidas de los individuos colectados. Las arañas se caracterizaron según su tamaño corporal (longitud del cefalotórax), modo de caza (red, emboscada o caza activa), capacidad de dispersión (aerodispersión común o no) y actividad circadiana (diurna y nocturna o nocturna exclusiva) (Tabla 1). Estas variables categóricas fueron extraídas de la bibliografía disponible de acuerdo con su filiación a nivel de familia (Cardoso et al. 2011). Para estimar el tamaño corporal de cada especie se midieron 4 individuos, excepto para aquellas especies con menos capturas, tomando la medida de la longitud del cefalotórax con un micrómetro ocular de 0.01 mm montado en un microscopio estereoscópico Carl-Zeiss Discovery V8 (Langlands et al. 2011).

Para cada rasgo funcional se calculó el índice de la media ponderada para la comunidad (CWM) por rasgo, que para rasgos cuantitativos constituye el valor medio del rasgo ponderado por su abundancia en el ensamble. Para rasgos binarios constituye la proporción de individuos con determinado estado del rasgo. Este índice proporciona información sobre los valores de rasgos dominantes dentro de una comunidad. El CWM por rasgo se calculó considerando a todas las arañas colectadas en el experimento, incluso juveniles. También se calculó el índice de rasgos múltiples FDis (Laliberté and Legendre 2010). FDis es una medida de diversidad funcional que considera la abundancia relativa de los rasgos de especies para estimar su dispersión en un espacio de rasgos multidimensional (Laliberté and Legendre 2010). FDis puede calcularse a partir de cualquier medida de disimilitud (Anderson

Tabla 1. Rasgos funcionales de arañas y respuesta esperada al tipo de uso o a la abundancia de presas.

Table 1. Functional traits of spiders and expected response to the land use type or to prey abundance.

Rasgo	Variable	Factores asociados	Respuesta esperada
Tamaño medio corporal	Longitud cefalotórax (mm)	Asociado con las tasas de depredación (Rusch et al. 2015). Arañas de mayor tamaño poseen mayores requerimientos nutricionales	Arañas de mayor tamaño a mayor disponibilidad de presas. En cultivos el aumento será mayor que en forestaciones
Estrategia de caza	Cazadora activa/Red	Asociada a la estructura del hábitat (Greenstone 1984). Mantillo escondite para cazadoras activas y vegetación estructura vertical para la red (Rypstra et al. 1999)	Mayor proporción de cazadoras activas en forestaciones que en cultivos
Capacidad de dispersión	Aerodispersión (<i>Ballooning</i>) - No	Asociado a la capacidad de colonización; realizado por arañas de hábitats abiertos e inestables (Blandenier 2009)-	Mayor proporción de arañas que se dispersa por aerodispersión en cultivos
Actividad circadiana	Diurna y nocturna/ Nocturna exclusiva	Asociado a la diferenciación en la utilización de recursos (Uetz et al. 1999). Arañas con recursos limitados mayor diferenciación en utilización de recursos	Menor proporción de arañas exclusivamente nocturnas en parcelas con mayor disponibilidad de presas. En cultivos este cambio será mayor que en forestaciones

2006), puede manejar datos cuantitativos o categóricos y cualquier número de rasgos. Para los rasgos categóricos, cada categoría fue binaria, se asignó 1 o 0 dependiendo de si la especie presentaba o no esa categoría de rasgo. Todas las categorías de un mismo rasgo fueron mutuamente excluyentes; es decir, sólo una de las categorías podía tener valor 1. Los índices se calcularon utilizando la función *dbFD* del paquete *FD* en *R* (Laliberté et al. 2011; R Development Core Team 2012).

Análisis estadísticos

Se evaluó si el tratamiento aplicado en las parcelas experimentales incrementó la abundancia y la diversidad de las potenciales presas, independientemente del tipo de uso de la tierra. La abundancia de presas fue transformada logarítmicamente porque el número de individuos incluía un rango muy amplio de valores (Bianchi et al. 2017). Se corrieron modelos lineales generalizados mixtos (GLMM), considerando como variables respuesta a la riqueza de órdenes y al logaritmo de la abundancia de presas, y el tratamiento con cebo (2 niveles: con cebo y control) fue el factor explicativo; el sitio fue incorporado como factor aleatorio. La distribución de errores para el caso de la riqueza de órdenes y para el logaritmo de la abundancia fue gaussiana (Zuur et al. 2009).

Los cambios en la abundancia, la riqueza y los índices de diversidad funcional de las arañas también fueron analizados mediante GLMM.

Para la riqueza de especies, los modelos consideraron la distribución de Poisson debido a provenir de conteos y a tener una esperanza baja (i.e., menor a 6) (Zuur et al. 2009); para el resto de los modelos, la distribución usada fue la de Gauss. Para las variables binarias habilidad de aerodispersión (si-no), estrategia de caza (caza activa - red) y ritmo circadiano (diurna y nocturna - exclusiva nocturna) se corrieron modelos con distribución binomial y función de enlace *logit*. En todos los modelos se tomaron como variables fijas el tipo de uso del suelo (2 niveles) y el tratamiento (2 niveles), su interacción, y se incluyó como variable aleatoria al sitio de muestreo. Para analizar la acción diferencial del tratamiento con cebo de acuerdo con la similitud ambiental del tipo de uso, se evaluó el término de interacción; con interacción significativa se estudiaron comparaciones de Tukey *a posteriori*.

Para analizar la respuesta de los rasgos de arañas al tratamiento y a los tipos de uso de la tierra se llevaron a cabo GLMM por rasgo, utilizando el CWM por rasgo y *FD* como variables respuesta, el tratamiento y el tipo de uso como variables explicativas fijas, y el sitio como variable explicativa aleatoria. El término de interacción entre ambos factores fue evaluado con el fin de determinar si la abundancia o diversidad de presas ejercía un control diferencial en función del tipo de uso de la tierra sobre los rasgos funcionales de las arañas. En los modelos que presentaron interacción se realizaron comparaciones de Tukey *a posteriori*.

RESULTADOS

Efecto del tratamiento sobre las presas

Se recolectaron un total de 24407 artrópodos potenciales presas de arañas pertenecientes a 12 órdenes. El orden Collembola fue el más numeroso y representó el 79% de los individuos colectados. Fue seguido por Diptera (con un 9%) y Thysanoptera (que comprendió el 7% de los artrópodos, presas potenciales de arañas, recolectados).

Los modelos lineales generalizados llevados a cabo para monitorear el efecto del agregado de cebo sobre las potenciales presas de arañas mostraron que hubo diferencias significativas sobre la riqueza de órdenes ($t=2.429$, $P=0.015$) (Material Suplementario-Tabla A2), mostrando un incremento en parcelas tratadas con cebo respecto al control (Figura 2). Sin embargo, la abundancia de presas no mostró diferencias significativas entre parcelas con cebo y control ($t=1.652$, $P=0.098$), aunque las cebadas mostraron una tendencia a presentar mayor abundancia de presas respecto al control (Figura 2).

Respuesta de los ensambles de arañas

Riqueza específica y abundancia. Se recolectaron un total de 110 arañas y se identificaron 13 especies o morfoespecies (Material Suplementario-Tabla A1). La familia Lycosidae fue la que registró mayor cantidad de individuos (62%), seguida por Linyphiidae (11%) y Theridiidae (9%). La especie más abundante fue *Lycosa erythrognatha*, de la familia Lycosidae, seguida por *Agyneta* sp.1, perteneciente a la familia Linyphiidae.

El modelo lineal generalizado mixto realizado para poner a prueba el efecto del tratamiento con cebo y el tipo de uso de

la tierra sobre la riqueza de arañas mostró que no hubo interacción significativa entre ambos factores ($z=-0.141$, $P=0.888$) (Material Suplementario-Tabla A3). La riqueza media de arañas no difirió significativamente entre parcelas tratadas con cebo y control ($z=0.208$, $P=0.834$) ni entre tipos de uso de la tierra ($z=-0.228$, $P=0.819$). El modelo llevado a cabo para la abundancia de arañas mostró que no hubo efecto de interacción entre el tratamiento con cebo y el tipo de uso de la tierra sobre dicho atributo ($t=-0.887$, $P=0.375$). Además, la abundancia de arañas fue similar en parcelas sometidas al tratamiento con cebo y las parcelas control ($t=0.951$, $P=0.630$), pero difirió de acuerdo con el tipo de uso de la tierra (valor $t=-2.325$, $P=0.009$). La abundancia media de arañas en los campos de cultivo fue significativamente mayor en campos de soja que en forestaciones (Figura 3a).

Diversidad funcional y la respuesta por rasgo. En el modelo de FDis, en función del tipo de uso de la tierra y el tratamiento con cebo la interacción entre ambos factores fue significativa, es decir que el efecto del tratamiento dependió del tipo de uso de la tierra ($t=-2.573$, $P=0.010$) (Material Suplementario-Tabla A4). Las comparaciones de Tukey mostraron que en cultivos, la diversidad funcional no varió entre parcelas con cebo y control ($z=0.404$, $P=0.976$), pero en las forestaciones se observó una diversidad funcional menor en las parcelas sometidas al tratamiento con cebo atractor de potenciales presas que en las parcelas control ($z=3.235$, $P=0.006$) (Figura 3b).

Los modelos para evaluar la respuesta del CWM por rasgo al tratamiento con cebo en los dos tipos de uso de la tierra mostraron respuestas diferentes de acuerdo con el rasgo analizado; en todos los casos no presentaron

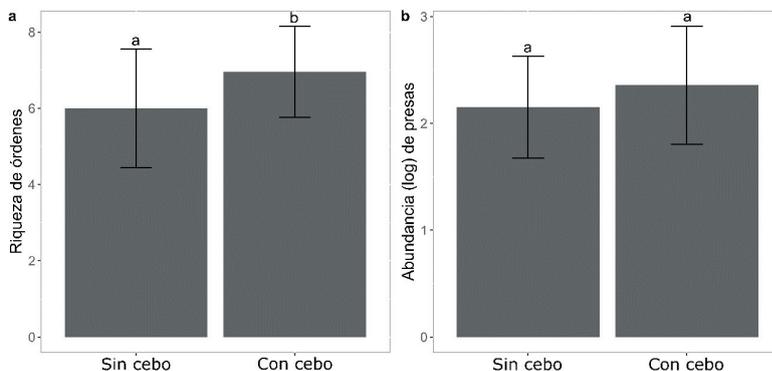


Figura 2. Riqueza de órdenes (a) y (log) abundancia (b) de artrópodos potenciales presas de arañas en función de la aplicación de cebo (sin cebo: control, con cebo: tratamiento). Las letras distintas de indican diferencias significativas obtenidas de las comparaciones múltiples de Tukey.

Figure 2. Richness of orders (a) and (log) abundance (b) of potential spider prey arthropods as a function of bait application (unbaited: control, baited: treatment). Different letters mean significant differences obtained by Tukey multiple comparisons.

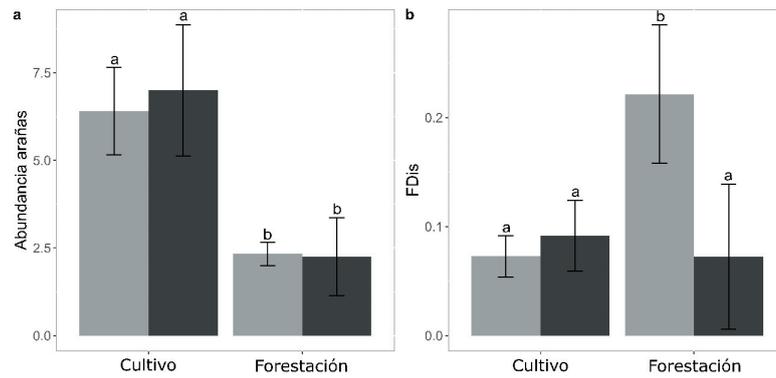


Figura 3. Respuesta de las arañas al tipo de uso de la tierra: cultivo de soja y forestación de eucalipto. a) Abundancia media de arañas (número de individuos por sitio). b) Diversidad funcional media (gris claro: control sin cebo; gris oscuro: tratamiento con cebo). Las letras distintas de indican diferencias significativas obtenidas de las comparaciones múltiples de Tukey.

Figure 3. Spiders response to land use type: soybean cultivation and eucalypt plantations. a) Mean abundance of spiders (number of individuals per site). Mean functional diversity (light grey: unbaited control; dark grey: bait treatment). Different letters mean significant differences obtained by Tukey multiple comparisons.

interacción significativa entre los factores (Tabla 2). El tamaño de las arañas no difirió significativamente entre parcelas tratadas y no tratadas, pero sí difirió entre tipos de uso de la tierra. Las arañas en campos de cultivo fueron de mayor tamaño que en las forestaciones (Figura 4a). La proporción de arañas diurnas y nocturnas no difirió significativamente entre parcelas tratadas y control, pero sí entre tipos

de uso de la tierra. La proporción de arañas diurnas y nocturnas fue mayor en campos de cultivo que en forestaciones (Figura 4b). La proporción de arañas nocturnas no difirió significativamente entre tipos de uso ni entre tratamientos. La proporción de arañas con habilidad de aerodispersión resultó significativamente mayor en campos de cultivo que en forestaciones (Figura 4c), y no

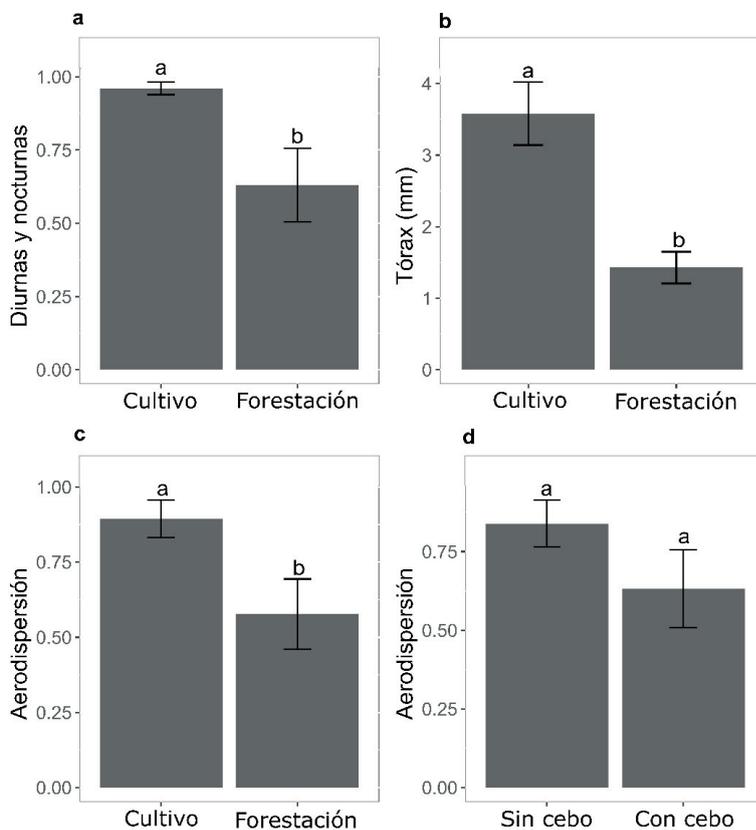


Figura 4. Respuesta de diferentes rasgos (media±error estándar) en función del tipo de uso (cultivos de soja y forestaciones) y a la aplicación de cebo (control sin cebo y tratamiento con cebo). a) Proporción de arañas diurnas y nocturnas. b) Longitud del tórax. c) y d) Proporción de arañas con capacidad de aerodispersión. Las letras distintas de indican diferencias significativas obtenidas de las comparaciones múltiples de Tukey.

Figure 4. Response of different traits (mean standard error) as a function of the land use type (soybean cultivation and forest plantation) and to bait application (unbaited control and bait treatment). a) Proportion of diurnal and nocturnal spiders. b) Thorax length. c) and d) Proportion of spiders with aerodispersión capability. Different letters mean significant differences obtained by Tukey multiple comparisons.

Tabla 2. Resultados de los modelos GLMM realizados para analizar el efecto sobre los diferentes rasgos de arañas del tratamiento con cebo atractor de presas en dos tipos de uso de la tierra, forestaciones y cultivo de soja.

Table 2. Results of GLMM models conducted to analyse the effect on different spider traits of the prey attractant bait treatment on two land use types, forest plantation and soybean cultivation.

Rasgo	Tratamiento*Tipo de uso	Tratamiento	Tipo de uso
Longitud tórax (mm)	t=-1.343, P=0.179	t=1.703, P=0.281	t=-2.333, P<0.001
Diurnas y nocturnas	z=0.907, P=0.364	z=-0.903, P=0.366	z=-2.310, P=0.021
Aerodispersión	z=0.935, P=0.349	z=-1.703, P=0.089	z=-2.206, P=0.027
Modo de caza	z=-1.507, P=0.131	z=1.143, P=0.253	z=0.406, P=0.685

difirió significativamente entre tratamientos, aunque mostró una tendencia a ser mayor en las parcelas control que en las tratadas con cebo (Figura 4d). Por último, la proporción de arañas cazadoras no difirió entre tratamiento con cebo y control ni entre tipos de uso de la tierra.

DISCUSIÓN

El enfoque experimental utilizado en este estudio aportó evidencia que respalda la preponderancia del control sobre la riqueza y la abundancia de arañas por parte de las condiciones que determinan los tipos de uso de la tierra, ya sea ambientales o interacciones biológicas, por encima de la diversidad y la abundancia de presas. La diversidad de presas e interacciones con el ambiente parecen afectar la diversidad de rasgos funcionales de arañas, al menos en plantaciones forestales. La respuesta de la diversidad de rasgos en ausencia de cambios en la riqueza de especies podría implicar que el efecto de la interacción entre ambos factores generó modificaciones en la composición de especies y rasgos de los ensambles. Si bien estudios previos mostraron que en un contexto de pastizal, los campos de cultivo preservaron más diversidad nativa de aves que las plantaciones forestales (Fillooy et al. 2010; Vaccaro et al. 2019); para arañas, ambos tipos de uso limitarían a la diversidad local en forma similar, aun en presencia de mayor diversidad —y posiblemente abundancia— de recursos alimenticios. Por otra parte, la ausencia de respuesta de la abundancia y la diversidad de arañas a la diversidad de presas también podría deberse a limitaciones del estudio, como que el incremento de las presas en las parcelas con cebo resultara insuficiente, o a la baja captura de individuos asociada a las trampas de caída en la época muestreada (Liljeström et al. 2002) o por un tiempo de permanencia insuficiente de las trampas en el campo.

La diversidad de especies de arañas no cambió con la diversidad taxonómica de presas en los usos de la tierra analizados. Contrariamente a lo esperado, los campos de cultivo y las forestaciones limitan en igual medida a la diversidad de arañas, aun en presencia de mayor variedad de recursos alimenticios. Esto implicaría que, cuando los filtros ambientales son muy intensos (i.e., monocultivo de soja o eucalipto), la riqueza de especies no es controlada desde abajo hacia arriba por la diversidad de recursos, sino por las condiciones abióticas y otras interacciones interespecíficas (Kraft et al. 2015). Aunque numerosos estudios observacionales previos mostraron una correlación positiva entre la diversidad de presas y la de arañas (Horváth et al. 2005; Dennis et al. 2015; Marín et al. 2016), el control de uno por parte del otro podría no ser el motivo de dicha asociación. La correlación podría ocurrir también si en los ambientes analizados, tanto la diversidad de presas como la de las arañas responden de manera similar a las condiciones ambientales del hábitat (Zografou et al. 2017). Los tipos de uso de la tierra analizados constituyen hábitats de manejo intensivo asociados a la pérdida de diversidad (Brockerhoff et al. 2008); sin embargo, el tratamiento con cebo mostró un incremento en la diversidad de las potenciales presas de arañas. Así, los resultados obtenidos podrían indicar que la determinación en la riqueza de especies de arañas está dada sobre todo por un efecto de las condiciones ambientales que estos usos de la tierra y sus manejos asociados imponen, ya sea por las condiciones abióticas como por cambios en otras interacciones interespecíficas (Kraft et al. 2015). Más aun, las presas potenciales relevadas podrían no estar reflejando las respuestas de las presas que consumen las arañas errantes del suelo.

La abundancia de arañas mostró estar influenciada por el tipo de uso de la tierra,

siendo mayor en cultivos que en forestaciones. Si bien se esperaba que el aumento en la base de los recursos se propague a través de la red alimentaria —lo que llevaría a incrementar la abundancia de arañas—, no se encontró esta respuesta en campos de cultivo ni en forestaciones. Por un lado, esto prueba que las condiciones impuestas por los tipos de uso de la tierra, ya sea ambientales como nuevas relaciones interespecíficas, podrían ser determinantes también en la abundancia de arañas; por otro lado, prueba que la similitud ambiental de los campos de soja respecto a los pastizales nativos podría explicar el establecimiento de una mayor abundancia de individuos allí en comparación con las forestaciones (Filloy et al. 2010). La influencia de la disponibilidad de presas sobre la abundancia de arañas fue reportada en numerosos trabajos previos llevados a cabo tanto en hábitats naturales (Chen and Wise 1999) como en ambientes de uso antrópico (Betz and Tscharrntke 2017). Sin embargo, la densidad de arañas también mostró estar muy relacionada con la estructura del hábitat (Schmidt and Rypstra 2010). Los hábitats estructuralmente diversos pueden proporcionar una gama amplia de microhábitats y ofrecer sitios de refugio frente a perturbaciones físicas, condiciones ambientales extremas o contra depredadores (Rypstra et al. 1999; Langellotto and Denno 2004).

La diversidad de presas potenciales influyó sobre la diversidad funcional de arañas presentes en las forestaciones, pero no en campos de cultivo. Contrariamente a lo esperado, la diversidad funcional disminuyó en parcelas tratadas respecto a las parcelas control en forestaciones. Estudios previos sugirieron que los hábitats con mayor disponibilidad de recursos potenciales se encuentran asociados con una mayor diversidad funcional de arañas (Schirmel et al. 2012). Esta afirmación no había sido puesta a prueba con respecto a la disponibilidad de recursos en términos alimenticios. En este estudio, la menor diversidad funcional en forestaciones con mayor diversidad de presas en relación con las plantaciones forestales control se podría explicar por cambios en la proporción relativa de los valores o estados de los diferentes rasgos funcionales registrados en las especies que componen los ensambles de esos ambientes. Es posible que estos cambios se deban a que en las plantaciones, los rasgos funcionales de los ensambles toman valores más extremos (Stubbs and Wilson

2004; Pinto et al. 2021) frente a una limitación en los recursos alimenticios; en sitios los recursos no son limitantes varias especies podrían compartir los valores para los rasgos funcionales y por lo tanto verse reducida la diversidad funcional del ensamble.

Los cambios en los rasgos analizados ocurrieron principalmente en función del tipo de uso de la tierra, más allá del tratamiento aplicado. Esto podría indicar que las condiciones ambientales de cada uso, directa o indirectamente a través de otras interacciones, juegan un papel central en la determinación de la composición funcional de los ensambles de arañas. No encontramos rasgos particularmente asociados al incremento en la diversidad de presas. Con respecto al tamaño corporal, es posible que la respuesta encontrada se deba a diferencias en las condiciones abióticas de los microhábitats, como la temperatura, y su sensibilidad por ser organismos ectotermos (Deutsch et al. 2008). En cuanto al ritmo circadiano, la proporción de arañas diurnas y nocturnas en forestaciones resultó menor y presentó una tendencia a poseer mayor proporción de nocturnas en forestaciones que en cultivos. Trabajos previos observaron que la cobertura del dosel puede influir en el ritmo circadiano de los insectos (Tuf et al. 2012), y esto, a su vez, alterar las interacciones entre presas y depredadores (Weber et al. 2008). Así, es probable que los resultados se deban a que la alteración en la estructura de la vegetación debido a los tipos de uso modifique variables relevantes para la fauna del suelo (e.g., la temperatura y la insolación que permea a través de ésta), y que estas variables sean más limitantes que la abundancia de recursos alimenticios para los ensambles de arañas.

CONCLUSIONES

Si bien el control de abajo hacia arriba por parte de los recursos y el efecto de los usos sobre los ensambles han sido estudiados ampliamente (Horváth et al. 2005; Prieto-Benítez and Méndez 2011), hasta donde sabemos, en este trabajo se analiza por primera vez la interacción entre ellos. Con respecto a la ausencia de respuesta a la interacción analizada por parte de la riqueza taxonómica, los hallazgos de este trabajo son consistentes con resultados previos (Pinto et al. 2021) en los que se aportó evidencia en favor de que las condiciones ambientales impuestas por los tipos de uso determinarían la riqueza de los

ensambles de arañas en hábitats antropizados. Sin embargo, es posible que la ausencia de evidencia de control de abajo hacia arriba en la riqueza y la abundancia de arañas también se encuentre asociada a limitaciones del estudio, como se explicó previamente. La incorporación de otras variables como la biomasa total de depredadores y presas como medida adicional para corroborar estos resultados, junto con otros modelos de depredadores, podrían profundizar el estudio de la interacción de factores bióticos y abióticos sobre la diversidad de los ensambles de interés. En este estudio se evidenció que la restricción ambiental que

imponen los usos de la tierra a los ensambles de arañas podría depender de la diversidad de recursos alimenticios para ellas, reflejado en la diversidad de rasgos funcionales.

AGRADECIMIENTOS. Los permisos legales fueron otorgados por el Área Fauna y Flora Silvestre, Dir. Gral. de Recursos Naturales, prov. de Entre Ríos. La Reserva el Potrero de San Lorenzo dio apoyo logístico. C. Grismado (MACN) y L. Peralta (IIMyC) contribuyeron con la identificación de las arañas. Este trabajo contó con el financiamiento de ANPCyT-FONCYT, UBA y UCAR-Min.Agro.

REFERENCIAS

- Anderson, M. J. 2006. Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245-253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>.
- Bates, D. M. 2010. lme4: Mixed-effects modeling with R. URL: tinyurl.com/5n98jdvdm.
- Betz, L., and T. Tschamntke. 2017. Enhancing spider families and spider webs in Indian rice fields for conservation biological control, considering local and landscape management. *J Insect Conserv* 21:495-508. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9990-2>.
- Bianchi, F. J. J. A., B. J. Walters, S. A. Cunningham, L. Hemerik, and N. A. Schellhorn. 2017. Landscape-scale mass-action of spiders explains early-season immigration rates in crops. *Landsc Ecol* 32:1257-1267. <https://doi.org/10.1007/s10980-017-0518-7>.
- Bonte, D., J. Vanden Borre, L. Lens, and J.-P. Maelfait. 2006. Geographical variation in wolf spider dispersal behaviour is related to landscape structure. *Anim Behav* 72:655-662. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.11.026>.
- Brockhoff, E. G., H. Jactel, J. A. Parrotta, C. P. Quine, J. and Sayer. 2008. Plantation forests and biodiversity: Oxymoron or opportunity? *Biodivers Conserv* 17:925-951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>.
- Brose, U. 2003. Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: Mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407-413. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1222-7>.
- Cadotte, M. W., and C. M. Tucker. 2017. Should Environmental Filtering be Abandoned? *Trends Ecol Evol* 32:429-437. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.03.004>.
- Cardoso, P., S. Pekár, R. Jocqué, and J. A. Coddington. 2011. Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE* 6(6):e21710. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021710>.
- Chaplin-Kramer, R., P. de Valpine, N. J. Mills, and C. Kremen. 2013. Detecting pest control services across spatial and temporal scales. *Agric Ecosyst Environ* 181:206-212. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.007>.
- Chen, B., and D. H. Wise. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology* 80:761-772. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(1999\)080\[0761:BULOPA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(1999)080[0761:BULOPA]2.0.CO;2).
- Corbelli, J. M., G. A. Zurita, J. Filloy, J. P. Galvis, N. I. Vespa, and I. Bellocq. 2015. Integrating taxonomic, functional and phylogenetic beta diversities: interactive effects with the biome and land use across taxa. *PLoS ONE* 10(5):e0126854. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0126854>.
- Corcuera, P., P. L. Valverde, M. L. Jiménez, A. Ponce-Mendoza, G. De la Rosa, and G. Nieto. 2016. Ground Spider Guilds and Functional Diversity in Native Pine Woodlands and Eucalyptus Plantations. *Environ Entomol* 45:292-300. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv181>.
- Dennis, P., J. Skartveit, A. Kunaver, and D. I. McCracken. 2015. The response of spider (Araneae) assemblages to structural heterogeneity and prey abundance in sub-montane vegetation modified by conservation grazing. *Glob Ecol Conserv* 3:715-728. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.03.007>.
- Derraik, J. G. B., G. P. Closs, K. J. M. Dickinson, P. Sirvid, B. I. P. Barratt, and B. H. Patrick. 2002. Arthropod morphospecies versus taxonomic species: A case study with Araneae, Coleoptera, and Lepidoptera. *Conserv Biol* 16:1015-1023. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.2002.00358.x>.
- Deutsch, C. A., J. J. Tewksbury, R. B. Huey, K. S. Sheldon, C. K. Ghalambor, D. C. Haak, et al. 2008. Impacts of climate warming on terrestrial ectotherms across latitude. *Proc Natl Acad Sci* 105:6668-6672. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709472105>.
- Emmerson, M. C., and D. Raffaelli. 2004. Predator - prey body size, interaction strength and the stability of a real food web. *J Anim Ecol* 73:399-409. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00818.x>.
- Filloy, J., G. A. Zurita, J. M. Corbelli, and M. I. Bellocq. 2010. On the similarity among bird communities: Testing the influence of distance and land use. *Acta Oecologica* 36:333-338. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.02.007>.
- Gallé, R., A. K. Happe, A. B. Baillod, T. Tschamntke, and P. Batáry. 2019. Landscape configuration, organic management, and within-field position drive functional diversity of spiders and carabids. *J Appl Ecol* 56:63-72. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13257>.

- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62:299-304. <https://doi.org/10.1007/BF00384260>.
- Grismado, C. J., M. J. Ramírez, and M. A. Izquierdo. 2015. Araneae: Taxonomía, diversidad y clave de identificación de familias de la Argentina. *Biodivers. Artrópodos Argentinos* 3:55-93.
- Hairston, N. G., F. E. Smith, L. B. Slobodkin, T. A. Naturalist, and N. N. Dec. 1960. Hairston et al. 1960 Community structure, population control, and competition *Am Nat* 94:421-425. <https://doi.org/10.1086/282146>.
- Horváth, R., S. Lengyel, C. Szinetár, and L. L. Jakab. 2005. The effect of prey availability on spider assemblages on European black pine (*Pinus nigra*) bark: spatial patterns and guild structure. *Can J Zool* 83:324-335. <https://doi.org/10.1139/z05-009>.
- Hunter, M. D., and P. W. Price. 1992. Playing chutes and ladders: heterogeneity and the relative roles of bottom-up and top-down forces in natural communities. *Ecology* 73:724-732. <https://doi.org/10.2307/1940152>.
- Kraft, N. J., P. B. Adler, O. Godoy, E. C. James, S. Fuller, and J. M. Levine. 2015. Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology* 29(5):592-599. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12345>.
- Laliberté, E., P. Legendre. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits A distance-based framework for measuring from multiple traits functional diversity. *Ecology* 91:299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>.
- Laliberté, E., P. Legendre, B. Shipley, and M. E. Laliberté. 2014. FD: Measuring Functional Diversity from Multiple Traits, and Other Tools for Functional Ecology. R Package Version 1.0-12.
- Lambeets, K., M. Vandegehuchte, M. Jean-Pierre, and B. Dries. 2009. Physical defences wear you down: progressive and. *J Anim Ecol* 78:281-291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2008.01472.x>.
- Landsman, A. P., and J. L. Bowman. 2017. Discordant response of spider communities to forests disturbed by deer herbivory and changes in prey availability. *Ecosphere* 8:e01703. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1703>.
- Langello, G. A., and R. F. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: A meta-analytical synthesis. *Oecologia* 139:1-10. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1497-3>.
- Langlands, P. R., K. E. C. Brennan, V. W. Framenau, and B. Y. Main. 2011. Predicting the post-fire responses of animal assemblages: testing a trait-based approach using spiders. *J Anim Ecol* 80:558-568. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2010.01795.x>.
- Lengyel, S., E. Déri, T. and Magura. 2016. Species richness responses to structural or compositional habitat diversity between and within grassland patches: A multi-taxon approach. *PLoS ONE* 11(2):e0149662. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0149662>.
- Liljeström, G., E. Minervino, D. Castro, and A. Gonzalez. 2002. La Comunidad de Arañas del Cultivo de Soja en la Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Neotrop Entomol* 31(2):197-210. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2002000200005>.
- Liu, S., J. Chen, W. Gan, D. Schaefer, J. Gan, and X. Yang. 2015. Spider foraging strategy affects trophic cascades under natural and drought conditions. *Sci Rep* 5:1-9. <https://doi.org/10.1038/srep12396>.
- Marín, L., S. M. Philpott, A. De la Mora, G. Ibarra Núñez, S. Tryban, and I. Perfecto. 2016. Response of ground spiders to local and landscape factors in a Mexican coffee landscape. *Agric Ecosyst Environ* 222:80-92. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.01.051>.
- Michalko, R., and S. Pekár. 2016. Different hunting strategies of generalist predators result in functional differences. *Oecologia* 181:1187-1197. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3631-4>.
- Munévar, A., G. D. Rubio, and G. A. Zurita. 2018. Changes in spider diversity through the growth cycle of pine plantations in the semi-deciduous Atlantic Forest: The role of prey availability and abiotic conditions. *For Ecol Manage* 424:536-544. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.03.025>.
- Ng, K., P. S. Barton, W. Blanchard, M. J. Evans, D. B. Lindenmayer, S. Macfadyen, et al. 2018. Disentangling the effects of farmland use, habitat edges, and vegetation structure on ground beetle morphological traits. *Oecologia* 188:645-657. <https://doi.org/10.1007/s00442-018-4180-9>.
- Oksanen, L. 1988. Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain Darwinian struggle for existence? *Am Nat* 131:424-444. <https://doi.org/10.1086/284799>.
- Pinto, C. M., S. Santoandré, G. Zurita, M. I. Bellocq, and J. Filloy. 2018. Conifer plantations in grassland and subtropical forest: Does spider diversity respond different to edge effect? *Journal of Forest Research* 23(5):253-259. <https://doi.org/10.1080/13416979.2018.1506248>.
- Pinto, C. M., P. E. Pairo, M. I. Bellocq, and J. Filloy. 2021. Different land-use types equally impoverish but differentially preserve grassland species and functional traits of spider assemblages. *Scientific Reports* 11(1):1-11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-89658-7>.
- Prieto-Benitez, S., and M. Méndez. 2011. Effects of land management on the abundance and richness of spiders (Araneae): A meta-analysis. *Biol Conserv* 144:683-691. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.11.024>.
- R Development Core Team. (2012). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. URL: R-project.org.
- Raub, F., L. Scheuermann, H. Höfer, and R. Brandl. 2014. No bottom-up effects of food addition on predators in a tropical forest. *Basic Appl Ecol* 15:59-65. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.12.001>.
- Rypstra, A. L., P. E. Carter, R. A. Balfour, and S. D. Marshall. 1999. Architectural Features of Agricultural Habitats and Their Impact on the Spider Inhabitants. *J Arachnol* 27:371-377.
- Roubinet, E., K. Birkhofer, G. Malsher, K. Staudacher, B. Ekbom, M. Traugott, et al. 2017. Diet of generalist predators

- reflects effects of cropping period and farming system on extra- and intraguild prey. *Ecol Appl* 27(4):1167-1177. <https://doi.org/10.1002/eap.1510>.
- Rzanny, M., A. Kuu, and W. Voigt. 2013. Bottom-up and top-down forces structuring consumer communities in an experimental grassland. *Oikos* 122(7):967-976. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2012.00114.x>.
- Scherber, C., N. Eisenhauer, W. W. Weisser, B. Schmid, W. Voigt, M. Fischer, et al. 2010. Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature* 468(7323):553-556. <https://doi.org/10.1038/nature09492>.
- Schirmel, J., I. Blindow, and S. Buchholz. 2012. Life-history trait and functional diversity patterns of ground beetles and spiders along a coastal heathland successional gradient. *Basic Appl Ecol* 13:606-614. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2012.08.015>.
- Schmidt, J. M., and A. L. Rypstra. 2010. Opportunistic predator prefers habitat complexity that exposes prey while reducing cannibalism and intraguild encounters. *Oecologia* 164:899-910. <https://doi.org/10.1007/s00442-010-1785-z>.
- Schmitz, O. J. 2009. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. *Ecol Soc Am* 90:2339-2345. <https://doi.org/10.1890/08-1919.1>.
- Schweiger, O., J. P. Maelfait, W. Van Wingerden, F. Hendrickx, R. Billeter, M. Speelmans, et al. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *J Appl Ecol* 42:1129-1139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2005.01085.x>.
- Snyder, W. E., G. B. Snyder, D. L. Finke, and C. S. Straub. 2006. Predator biodiversity strengthens herbivore suppression. *Ecol Lett* 9:789-796. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00922.x>.
- Stubbs, W. J., and J. B. Wilson. 2004. Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *J Ecol* 92:557-567. <https://doi.org/10.1111/j.0022-0477.2004.00898.x>.
- Symondson, W. O. C., K. D. Sunderland, and M. H. Greenstone. 2002. Can generalist predators be effective biocontrol agents? *Annu Rev Entomol* 47:561-594. <https://doi.org/10.1146/annurev.ento.47.091201.145240>.
- Terborgh, J., and J. A. Estes (eds.). 2013. *Trophic cascades: Predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press. Pp. 488.
- Tuf, I. H., P. Dedek, and M. Veselý. 2012. Does the diurnal activity pattern of carabid beetles depend on season, ground temperature and habitat? *Arch Biol Sci* 64:721-732. <https://doi.org/10.2298/ABS1202721T>.
- Uetz, G. W., J. Halaj, and A. B. Cady. 1999. Guild structure in major crops. *J Arachnol* 27:270-280.
- Vaccaro, A. S., J. Filloy, and M. I. Bellocq. 2019. What land use better preserves taxonomic and functional diversity of birds in a grassland biome? *Avian Conservation and Ecology* 14(1):1. <https://doi.org/10.5751/ACE-01293-140101>.
- Weber, D. C., R. S. Pfannenstiel, and J. G. Lundgren. 2008. Diel predation pattern assessment and exploitation of sentinel prey: new interpretations of community and individual behaviors. Pp. 485-494 *in* Proceedings of the third international symposium on biological control of arthropods, Christchurch, New Zealand. USDA Forest Service Publication FHTET-2008-06, Morgantown, WV, USA.
- Weihner, E., P. A. Keddy, and C. Kin. 1995. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* 74(1):159-164. <https://doi.org/10.2307/3545686>.
- Weiner, C. N., M. Werner, K. E. Linsenmair, and N. Bluthgen. 2014. Land-use impacts on plant - pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecol Soc Am* 95:466-474. <https://doi.org/10.1890/13-0436.1>.
- Zhao, Z., C. Hui, F. Ouyang, J. Liu, and X. Guan. 2013. Effects of inter-annual landscape change on interactions between cereal aphids and their natural enemies. *Basic Appl Ecol* 14(6):472-479. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.06.002>.
- Zhao, Z. H., H. S. Sandhu, F. Gao, and D. H. He. 2015. Shifts in natural enemy assemblages resulting from landscape simplification account for biocontrol loss in wheat fields. *Ecol Res* 30:493-498. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1245-7>.
- Zografou, K., G. C. Adamidis, M. Komnenov, V. Kati, P. Sotirakopoulos, E. Pitta, et al. 2017. Diversity of spiders and orthopterans respond to intra-seasonal and spatial environmental changes. *J Insect Conserv* 21:531-543. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-9993-z>.
- Zuur, A. F., E. N. Ieno, N. J. Walker, A. A. Saveliev, and G. M. Smith. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. Springer, New York, 574. <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.