

unesp 

CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

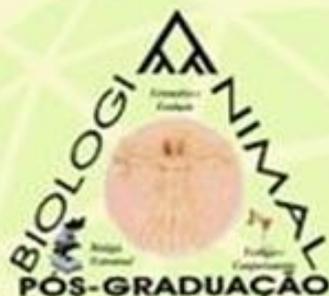
**Um predador generalista na
fronteira entre ecossistemas:
interações tróficas e os processos
ecossistêmicos bromelícolas**

Gustavo Canê de Oliveira Piccoli

DOUTORADO

**PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL**

**Biologia
Estrutural**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL

GUSTAVO CAUÊ DE OLIVEIRA PICCOLI

**“Um predador generalista na fronteira entre ecossistemas:
interações tróficas e os processos ecossistêmicos bromelícolas”**

Tese apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Doutor em Biologia Animal, junto ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, do Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Campus de São José do Rio Preto.

ORIENTADOR: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

2015

Piccoli, Gustavo Cauê de Oliveira.

Um predador generalista na fronteira entre ecossistemas :
interações tróficas e os processos ecossistêmicos bromelícolas /
Gustavo Cauê de Oliveira Piccoli. – São José do Rio Preto, 2015
155 f. : il., tabs.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Tese (Doutorado) – Universidade Estadual Paulista "Júlio
de Mesquita Filho", Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Ecologia aquática. 2. Ecossistemas. 3. Corinnidae.
4. Fitotelmatas. 5. Bromélias. 6. Predação (Biologia) I. Romero,
Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista "Júlio de
Mesquita Filho". Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas.
III. Título.

CDU – 577.4

Ficha catalográfica elaborada pela Biblioteca do IBILCE
UNESP - Câmpus de São José do Rio Preto

BANCA EXAMINADORA

Orientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

UNICAMP – Campinas

Prof. Dra. Patricia Hoffmann

UNIRP – São José do Rio Preto

Prof. Dr. Michel Varajão Garey

UNILA – Foz do Iguaçu

Dr^a. Paula Munhoz de Omena

UNICAMP – Campinas

Prof^a. Dr^a. Lilian Casatti

UNESP – São José do Rio Preto

Dedico este trabalho
aos meus pais, esposa e filhos

AGRADECIMENTOS

Agradeço a todos que estiveram envolvidos ou de alguma forma contribuíram para a realização deste trabalho.

Primeiramente, agradeço ao meu orientador, Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero não só por sempre estar disposto a me ajudar e a compartilhar o seu conhecimento, mas principalmente pela paciência e compreensão com meus erros. Agradeço também pela oportunidade, incentivo e ensinamentos desde o início da minha carreira de pós-graduando, muito obrigado chefe!

Também devo agradecer aos principais envolvidos nesse trabalho porque sem eles nada disso seria possível, as bromélias e os organismos associados. Primeiro à aranha *Corinna demersa* principal motivadora deste trabalho com sua fascinante história de vida. À bromélia *Quesnelia arvensis*, uma planta que merece minha admiração e respeito. E a todos os invertebrados que compuseram o meu sistema de estudo que certamente agregaram muito valor e dificuldade a ele.

Agradeço a Prof^ª. Dr^ª. Maria Stela M. Castilho-Noll, aos professores Dr. Reinaldo J. F. Feres e Dr. Antonio Carlos Lofego por me alojar e me deixar a dispor seus laboratórios durante etapas importantes deste trabalho. Agradeço também ao prof. Luiz Carlos de Pinho (UFSC) pelos ensinamentos taxonômicos e auxílio na identificação das larvas de dípteros bromelícolas. Às professoras Alaíde Gessner (UFSCar) e Sonia Lopez (Museu Nacional – RJ) também pelas identificações dos besouros e baratas, respectivamente. Agradeço ainda a prof^ª Maria Stela e a Dr^ª. Monica C. Bastos pelas contribuições feitas ao trabalho no meu exame de qualificação.

Com certeza foi essencial a ajuda e apoio dos meus amigos nas diversas fases deste trabalho. Primeiro a aqueles que se dedicaram diretamente e sofreram os perrengues na Ilha do Cardoso durante as longas e árduas fases de campo, Hilário, Carol e Adriano (Magrelo), muito obrigado! Ressalvo ainda meus agradecimentos ao Magrelo pela ajuda na identificação de culicídeos e também pela parceria e amizade! Aos meus amigos do LIM sempre dispostos a aguentar minhas reclamações (que não foram poucas) e a colaborarem com este trabalho em campo ou fora dele, Paula, Thiago (Toyoyo), Tiago (Diabético), Gustavo (Talha), Alexandre (Supertramp), Crasso, Sandra e Fátima, meus sinceros agradecimentos! Aos também integrantes do LIM, Pablo e Ana que sempre se dispuseram a me ajudar nos empecilhos estatísticos e revisão de texto, independente do horário e urgência, devo muito a vocês! Ao pessoal da acarologia, Felipe, Zezão, Elizeu, Carioca e Bolinha pela descontração e discussões! Assim, agradeço novamente a todos, não só pelo suporte, mas principalmente pela amizade.

Aos funcionários do Parque Estadual da Ilha do Cardoso pela ajuda na logística durante minha estadia na ilha. A família Neves (Dona Maria, Dú, Noeli, Ivo, Ivaldo, Adriano, Juninho, Tiago, Serginho, Ilso), que se tornaram amigos, pelas caronas, gelo, comida e por me ajudarem em qualquer situação.

Agradeço também ao PPG em Biologia Animal (IBILCE/UNESP) e a CAPES pela bolsa de estudos a mim concedida durante os meus cursos de pós-graduação.

Por fim, sou eternamente grato a minha família. Aos meus pais, Jacó e Ana Maria e aos meus irmãos, Guilherme Cretã e Augusto Nauê por sempre estarem presentes e pela ajuda e apoio durante o desenvolvimento deste trabalho. À minha parceira e esposa Claudia, não só por acompanhar, suportar e superar as adversidades que tivemos durante esse período, mas também pela motivação, inspiração e companheirismo! E por ultimo, aos meus filhos Caíque Nauê e João Iberê que também tiveram que suportar minha ausência e pela motivação indireta.

RESUMO

A predação é uma interação entre espécies com forte impacto na estrutura e dinâmica dos ecossistemas, não só em ambientes aquáticos e terrestres, mas também de forma conectiva em ecótonos onde a fronteira entre eles é tênue. O microcosmo natural misto contido em bromélias tanque, ou seja, formado por componentes terrestres e aquáticos, é um sistema favorável para estudos sobre os efeitos interecossistêmicos da predação e seus reflexos sobre os processos ecossistêmicos bromelícolas. Nesta Tese busquei por meio de observações e experimentos em campo elucidar questões comportamentais e ecológicas de um predador terrestre, a aranha *Corinna demersa* (Corinnidae) e sua relação com os organismos aquáticos e processos ecossistêmicos contido nos fitotelmatas de bromélias tanque em uma área de Mata Atlântica no litoral sudeste brasileiro. No primeiro capítulo, reconheci a interação exclusiva deste predador com bromélias tanque, habitat o qual ele utiliza durante todo seu ciclo de vida com comportamentos adaptados a este ambiente. No segundo capítulo, identifiquei os efeitos diretos e indiretos deste predador terrestre em uma comunidade aquática simplificada e comparei a intensidade da cascata trófica causada por ele, pelo predador aquático e por ambos. Os principais resultados foram os efeitos letais diferenciados do predador terrestre e aquático entre os grupos de detritívoros e a interação antagonística entre eles refletida na sobrevivência total das presas aquáticas. Reconheci a influência da qualidade dos detritos sobre a intensidade das cascatas tróficas desencadeadas pelos predadores sobre a fragmentação de detritos. A cascata ocasionada pelo predador aquático pode ser mais intensa que a ocasionada pelo predador terrestre em determinado tipo de detrito, porém também é amortecida ou intensificada pelo efeito interativo dos predadores sobre os detritívoros. No último capítulo, testei o efeito da oferta de recurso alóctone aferido pela presença de uma presa terrestre sobre a interação entre *C. demersa* e zigópteros em bromélias experimentais dispostas na área de estudo susceptíveis à colonização de organismos de ciclo de vida complexo (*i.e.* desenvolvimento larval aquático). A presença da presa terrestre diminuiu o efeito negativo da aranha sobre a sobrevivência de larvas dos zigópteros experimentais e na riqueza e abundância de zigópteros colonizados. Como *C. demersa* não interfere na composição de espécies aquáticas colonizadoras temos a presença de outros predadores aquáticos dentro do sistema, o que resulta no aumento complexidade trófica da comunidade aquática. Esta diversidade de predadores aquáticos pode agregar um aumento de efeitos de predadores intraecossistêmicos que por sua vez equalizam as cascatas resultantes dos efeitos interecossistêmicos de predadores, mesmo que esta interação seja modificada por recursos alóctones.

Palavras-chave: Interação aranha-bromélia; fitotelmatas; cascata trófica; interações interecossistêmicas; interação entre predadores; funcionamento ecossistêmico.

ABSTRACT

Predation is a kind of ecological interaction that strongly influences the structure and dynamic of not only terrestrial and aquatic ecosystems, but also in a connective way in the ecotones where the borders lines are thin. Tank bromeliads provide a naturally mixed microcosm, composed by both terrestrial and aquatic elements, being suitable for the study of across-ecosystems predation effects, and the consequences in the bromeliad ecosystem effects. In our study we aimed to elucidated behavioral and ecological issues of the terrestrial predator, the spider *Corinna demersa* (Corinnidae), and its relationship with aquatic organisms and the ecosystem processes present in the tank bromeliads of the Atlantic Rainforest in the southeastern coast of Brazil. In the first chapter we identify the exclusive interaction between this predator and tank bromeliads, being the habitat where the spider spends its whole life, showing particular behaviors adapted to this environment. In the second chapter the direct and indirect effects of this predator in an aquatic and simplified community were identified, being the intensity of the trophic cascade compared when initiated by the terrestrial predator, by the aquatic and both. The main results point out the distinct lethal effects between terrestrial and aquatic predators and their antagonistic interaction, which results in the total survivor of aquatic preys. We documented the influence of the quality of detritus on the intensity of trophic cascades triggered by predators over the fragmentation rate of detritus. A cascade generated by the aquatic predator may be more intense than that generated by the terrestrial predator in a specific type of detritus, although it could be either diminished or enhanced due to the interactive effect of predators over detritivorous. In the last part, we verified the effect of the food availability by the presence of a terrestrial prey, on the interaction between *C. demersa* and damselflies (Zygoptera: Coenagrionidae) in bromeliads experimentally disposed in the study sites, which are susceptible to the colonization of complex life cycle organisms (*i.e.* aquatic larval stage). The presence of a terrestrial prey reduced the negative effect of the spider on the survivor of experimental immature damselflies, as well as in the richness and abundance of colonizing damselflies. Whether *C. demersa* does not impact the composition of colonizing aquatic species, there are other aquatic predators within the system, resulting in the increase of trophic complexity of the aquatic assemblage. This diversity of aquatic predators might aggregate an improvement of within-ecosystem effect of predators, which once equalize the resulting cross-ecosystem cascade, even though the interaction has been changed by food supply.

Keywords: ecosystem functioning; across-ecosystem predators interaction; intraguild predation; spider-bromeliad interaction; phytotelmata; trophic cascade.

SUMÁRIO

INTRODUÇÃO GERAL.....	11
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	31
CAPÍTULO I	42
INTRODUÇÃO	44
MATERIAL E MÉTODOS	46
RESULTADOS	51
DISCUSSÃO	54
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	59
FIGURAS E TABELAS.....	63
CAPÍTULO II	68
INTRODUÇÃO	71
MATERIAL E MÉTODOS	76
RESULTADOS	83
DISCUSSÃO	86
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	95
FIGURAS E TABELAS.....	102
APÊNDICE	110
CAPÍTULO III	112
INTRODUÇÃO	115
MATERIAL E MÉTODOS	120
RESULTADOS	127
DISCUSSÃO	129
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	136
FIGURAS E TABELAS.....	142
APÊNDICES	149
SÍNTESE	154

INTRODUÇÃO GERAL

Presente dentre espécies unicelulares até nos maiores animais da Terra, a predação é uma interação entre organismos de fundamental importância para a biodiversidade e processos ecológicos. O hábito predatório em uma espécie molda sua biologia, história de vida e, principalmente, suas interações com as demais espécies com que coocorrem no ambiente. Estas características tornam os predadores, os efeitos sobre suas presas e os reflexos no funcionamento dos ecossistemas um dos temas mais estudados na ecologia moderna (Taylor 1984, Crawley 1992). Ademais, é reconhecida a alta fragilidade dos predadores perante as pressões antrópicas e o forte impacto de sua ausência sobre a diversidade biológica e processos ecossistêmicos (Jackson *et al.* 2001, Myers & Worm 2003, Myers *et al.* 2007, Estes *et al.* 2011). Assim, estudos que envolvem a predação, sejam eles direcionados apenas às características da história de vida do predador ou a gama de efeitos tróficos resultantes da interação direta com suas presas, ainda são importantes para o conhecimento dos impactos da perda destes organismos sobre a dinâmica natural dos ecossistemas.

Os efeitos diretos dos predadores sobre suas presas

O conceito de predação pode ser simples, uma interação interespecífica onde um organismo (predador) consome em parte ou em sua totalidade outro organismo (presa) como fonte de energia (alimento), o qual deve estar vivo no início do ataque (Lourenço *et al.* 2014). Porém, este conceito abrange uma variedade de tipos de interações e predadores (ver em Begon *et al.* 2006). Para mantermos simples, consideremos apenas os predadores verdadeiros, como os grandes felinos e aranhas. Os predadores verdadeiros capturam e matam suas presas logo após o ataque e tendem a consumir muitos ou alguns indivíduos-presas durante todo seu ciclo de vida (Begon *et al.* 2006). O resultado da predação é dependente de características da história de vida tanto dos predadores (*e.g.* como modo de forrageamento e seleção de um habitat favorável à caça) quanto de suas presas (*e.g.* comportamentos antipredatórios e defesas morfológicas ou químicas contra predadores).

Os efeitos diretos dos predadores sobre suas presas podem ser letais, dados pela captura e consumo da presa, ou não letais resultantes da percepção da presença do predador (Lima 1998). Ao capturar e consumir o indivíduo-presa, o predador interfere diretamente na sobrevivência deste e, assim, na demografia de sua população. Esta interação direta subsidia importantes fundamentos da ecologia, como a relação entre as dinâmicas populacionais do predador e presa (*i.e.* modelos de Lotka, Volterra e Gause) (Taylor 1984) e seus efeitos sobre a regulação da diversidade de espécies (Paine 1966, Almany & Webster 2004). Complementariamente, os efeitos não letais possuem um papel importante dentro da dinâmica da interação predador-presa, muitas vezes comparável em magnitude ao efeito letal e devem ser considerados nos resultados totais da predação (Lima 1998, Werner & Peacor 2003,

Nelson *et al.* 2004, Creel & Christianson 2008). Uma espécie pode perceber o risco de predação por diversos tipos de indícios sensoriais, como químicos (*e.g.* excretas e caïromônios), visuais, táteis ou mecânico/acústicos (*e.g.* movimentação do ar, vocalizações) (Petranka *et al.* 1987, Lima & Dill 1990, Brinkerhoff *et al.* 2005, Ferrari *et al.* 2010, Turner 2008, Breviglieri *et al.* 2014) e assim adotar estratégias comportamentais antipredatórias ou utilizar de suas defesas (Lima 1998). Porém, as alterações morfológicas (McCollum & Leimberger 1997, Van Burskirk & Schmidt 2000, Relyea 2001, Benard 2004), na história de vida (Ball & Baker 1996, Boersma *et al.* 1998), e principalmente, comportamentais (Lima 1998, Breviglieri *et al.* 2014) induzidas pelo risco de predação agregam alguns custos para o indivíduo presa (Lima & Dill 1990, Lima 1998). Por exemplo, uma presa pode diminuir seu forrageamento, o que pode diminuir a entrada de energia e refletir em seu crescimento (Skelly & Werner 1990, Skelly 1992), prejudicar seu desempenho reprodutivo ou ao longo do tempo, sua sobrevivência (Lima 1998).

Esse conjunto de componentes que formam a interação entre predador e presa está relacionado com a identidade dos organismos envolvidos (Schmitz 2008, Romero & Srivastava 2010, Breviglieri *et al.* 2014), porém, seus efeitos não se restringem apenas a eles (Lima & Dill 1990, Relyea 2001, Wilby *et al.* 2005).

Efeitos indiretos da predação e as cascatas tróficas

Predadores e presas existem como parte de uma comunidade e, com a complexidade biológica desta, outros organismos são susceptíveis aos resultados da interação entre eles (Abrams *et al.* 1996). Ao atuar diretamente sobre a abundância ou comportamentos de suas presas o predador acaba interferindo nos padrões de

consumo de recursos das mesmas e passa influenciá-lo indiretamente (Abrams 1995, Strauss 1991, Wootton 1993). O tipo de efeito direto do predador sobre a presa determina o tipo de efeito indireto sobre a espécie/recurso (Wootton 1994, Abrams *et al.* 1996). Se um predador reduz a abundância da espécie presa, interferindo no impacto dela sobre seu recurso alimentar temos um “efeito indireto mediado pela densidade” (EIMD) (Abrams *et al.* 1996). Por outro lado, se o predador através de um efeito não letal modifica o modo como a presa interage com seu recurso, temos um “efeito indireto mediado pelo comportamento” (EIMC) (Abrams *et al.* 1996, Schmitz 1998). Por exemplo, ao consumir uma presa herbívora, um predador diminui a densidade da população e beneficia a planta que é utilizada como recurso (EIMD ou “interação em cadeia”, ver em Wootton 1993, 2002, Abrams *et al.* 1996, Schmitz *et al.* 1997). De outra maneira, pela percepção do risco de predação o herbívoro reduz sua atividade forrageamento ou altera o habitat selecionado para alimentação, que por sua vez também beneficia o produtor primário (EIMC ou “modificação de interação”, ver em Wootton 1993, 2002, Abrams *et al.* 1996, Schmitz *et al.* 1997).

Por meio desses mecanismos indiretos os efeitos da predação perpetuam pelos demais níveis da cadeia alimentar através da “cascata trófica” (Paine 1980, Carpenter *et al.* 1985) exercendo um controle sobre os demais níveis conhecido como “top down” (Hunter & Price 1992, Power 1992). Este conceito utilizado por Paine (1980) pode ser simples se visualizado em uma cadeia alimentar contendo apenas três níveis tróficos (*e.g.*, predador-herbívoro-planta), de tal forma que serviu para a fundamentação da Hipótese do Mundo Verde (Hairston *et al.* 1960), que prevê a grande diversidade vegetal mediada pela supressão dos herbívoros pelos predadores. Porém, as comunidades naturais são compostas por cadeias alimentares complexas e

não apenas por simples cadeias e, por isto é sugerido à distinção de cascatas tróficas em nível de espécie e de comunidade (Polis 1999, Polis *et al.* 2000). A cascata em nível de espécies ocorre dentro de um subconjunto da comunidade ou compartimento da cadeia trófica, onde os resultados da predação são visíveis em apenas no subconjunto das espécies de produtores, enquanto que em nível de comunidade há alterações na distribuição biomassa dos produtores em toda comunidade (Polis 1999, Polis *et al.* 2000).

Em definição, cascatas tróficas são efeitos recíprocos da interação entre predador-presa que alteram a abundância, biomassa ou produtividade de uma população, comunidade ou nível trófico por meio de mais de uma conexão da teia trófica (Pace *et al.* 1999). Esta definição agrega importantes generalizações ao termo; Primeiro, ela qualifica toda forte interação multitrófica como cascata trófica independente do mecanismo indireto que a desencadeia (Polis *et al.* 2000). Segundo, torna as cascatas, tanto em nível de espécie quanto de comunidade, independentes da força do impacto sobre a dinâmica da comunidade (Polis *et al.* 2000). E por último, cascatas em níveis específicos não necessitam impactar em mesma intensidade os processos ecossistêmicos como o predito para as cascatas em nível de comunidade (Polis *et al.* 2000). Estabelecido o conceito, as cascatas tróficas ocasionadas pelos predadores ganharam grande fundamentação teórica e empírica nas últimas décadas, sendo considerado um importante paradigma na dinâmica das teias alimentares (Pace *et al.* 1999, Polis *et al.* 2000, Schmitz *et al.* 2000, Halaj & Wise 2001, Shurin *et al.* 2002, 2006, Terborgh & Estes 2010, DeLong *et al.* 2015).

Assim como a onipresença dos predadores, as cascatas tróficas promovidas por eles também ocorrem tanto em ambientes aquáticos e terrestres (Pace *et al.* 1999,

Halaj & Wise, 2001, Schmitz 2004). Porém, são reconhecidas diferenças entre estes ambientes que interferem tanto nos fatores que propiciam a ocorrência da cascata quanto na força do controle *top-down* (Polis *et al.* 2000, Shurin *et al.* 2002, 2006, Shurin & Seabloom 2005). Polis e colaboradores (2000) afirmam que as cadeias aquáticas são mais susceptíveis às cascatas em nível de comunidade, sendo raras em sistemas terrestres onde são observadas em sua maioria em nível específico em cadeias tróficas simples e pouco diversas (*e.g.* sistemas agrícolas). Sistemas aquáticos tendem a serem mais propensos a possuírem as seguintes características (Polis *et al.* 2000): (1) Os habitats são relativamente discretos e homogêneos; (2) As dinâmicas populacionais das presas são relativamente mais rápidas do que as dos predadores; (3) As presas comuns são mais ou menos uniformemente palatáveis e (4) Os sistemas são simples e troficamente estratificados com fortes interações entre as espécies. Já os sistemas naturais terrestres são muito mais complexos: (1) Os habitats são heterogêneos e com limites difusos; (2) exibem uma variabilidade de dinâmicas populacionais de presas, ou são muito rápidas ou muito lentas em relação às dinâmicas populacionais dos predadores; (3) Presas quase nunca são uniformemente palatáveis para um único consumidor e (4) Os sistemas são reticulados e complexos e as interações entre as espécies tendem a ser fracas e difusas. Adicionalmente, Shurin e colaboradores (2006) reforçam essas diferenças na estrutura e funcionamento entre as cadeias tróficas aquáticas e terrestres, estas influentes na força do controle *top-down* nestes sistemas e com isso propõem duas categorias de explicação para esses padrões. Primeiro, os autótrofos diferem em tamanho, alocação de nutrientes e energia em diferentes tecidos, taxa de crescimento, composição química e qualidade.

Segundo, estes sistemas diferem nos padrões de conexões alimentares, no grau de complexidade trófica, onivoria, defesas e especialização (Shurin *et al.* 2006).

Apesar da complexidade trófica, palatabilidade e onivoria terem impacto sobre a ocorrência e/ou intensidade da cascata trófica (Strong 1992, Polis & Strong 1996, Peacor & Werner 2001), a utilização desses como fatores diferenciais entre as cascatas tróficas nos ambientes aquático e terrestre são incertos (Chase 2000, Shurin & Seabloom 2005). Por outro lado, a proeminência das cascatas tróficas nos ambientes aquáticos é real e pode ser predita por fatores alométricos e energéticos atribuídos principalmente à discrepância entre a natureza dos produtores e consumidores de cada ambiente (Polis 1999, Shurin *et al.* 2002). O contraste entre a razão produtividade e biomassa dos produtores e a relação do tamanho corpóreo entre consumidores e recursos entre estes ambientes (Cebrian 1999) suportam as diferenças na intensidade e ocorrência do controle *top-down* entre estes sistemas (Shurin & Seabloom 2005).

Embora seja importante o conhecimento da diferença entre a magnitude das cascatas entre os ambientes, estas informações ainda pouco explicam os mecanismos que atuam na sua intensidade (Borer *et al.* 2005). Entre e dentro dos ecossistemas, o tamanho corpóreo é reconhecido como um importante elemento modulador das forças de interação (Barnes *et al.* 2010, van Veen & Sanders 2013) e assim, das cascatas tróficas (Borer *et al.* 2005, DeLong *et al.* 2015). DeLong e colaboradores (2015) apresentam um importante mecanismo para uma cascata trófica estruturada pelo tamanho corporal: o potencial para o controle *top-down* é definido pela força de interação entre o primeiro e segundo nível trófico e a magnitude aferida pela força de interação entre predador e presa. Características biológicas intrínsecas dos herbívoros e predadores (*e.g.* taxonomia, metabolismo, comportamentos) também são bons

predadores da magnitude da cascata trófica. Por exemplo, herbívoros possuem um papel crucial na determinação da força do efeito em cascata relacionado à eficiência da herbivoria, alta vulnerabilidade à predação (Polis & Strong 1996) e com as estratégias comportamentais antipredatórias (Schmitz *et al.* 2004). Do outro lado, o modo de forrageamento e domínio do habitat (Schmitz 2008), assim como a taxa de consumo (Straube & Snyder 2006) são importantes fatores relacionados ao predador que interferem na magnitude do controle *top-down*.

Efeitos de múltiplos predadores e o impacto da diversidade de predadores sobre o controle top-down das cadeias tróficas

Os sistemas naturais são compostos por cadeias alimentares complexas que, comumente, agrupam uma diversidade de espécies predadoras distribuídas de forma hierárquica e com uma ou mais ocupando o topo da cadeia (Paine 1966, Schmitz & Suttle 2001). Os efeitos de múltiplos predadores (EMPs) emergem da interação entre eles, seja derivada da competição pelos recursos ou de uma relação predador-presa hierárquica (*e.g.* predador de topo vs. predador intermediário) ou recíproca (*e.g.* predador intermediário vs. predador intermediário). As interações entre predadores podem ser lineares ou não lineares (Sih *et al.* 1998, Schmitz 2007). A linearidade na interação se dá pela substituição de seus efeitos sobre suas presas, sendo estes similares aos efeitos *per capita* causados por cada predador (Sih *et al.* 1998, Schmitz 2007). A não-linearidade dos EMPs surge em dois tipos, como um aumento (interações sinérgicas) ou redução (interações antagonísticas) do risco de predação para suas presas (Sih *et al.* 1998, Schmitz 2007). No aumento de risco, a diversidade e função das espécies de predadores estão relacionadas positivamente, e surge se a mortalidade

das presas em um sistema com múltiplos predadores é maior do que a soma dos efeitos dos predadores separadamente (Sih et al. 1998, Schmitz 2007). De maneira contrária, na redução de risco, a diversidade e função estão negativamente relacionadas, sendo evidenciada quando o EMP sobre a mortalidade das presas é menor do que o esperado na soma dos efeitos dos predadores individualmente (Sih et al. 1998, Schmitz 2007). A redução de risco pode ser originada por dois mecanismos interativos entre predadores, a predação intra guilda (PIG, ver conceito em Polis & Holt 1992) e por uma modificação de interação (Schmitz 2007). Resumidamente, a PIG é o efeito letal direto e a modificação de interação são efeitos não letais de um predador sobre outro.

O surgimento dos EMPs não lineares está relacionado a características morfológicas dos predadores, a sua utilização do microhabitat, comportamento de forrageamento e resposta fenotípica da presa a uma espécie específica de predador. Com a finalidade de incorporar detalhes biológicos aos mecanismos desencadeadores, Schmitz (2007) associa os EMPs a duas características funcionais dos predadores, modo de forrageamento e domínios do habitat (*i.e.* escolha do microhabitat e extensão espacial de movimentação dentro do microhabitat escolhido). Este autor sugere que diferenças e semelhanças entre os modos de forrageamento dos predadores associados ao tamanho e sobreposição do domínio do habitat dos predadores e suas presas são potenciais moduladores dos EMPs (Schmitz 2007).

Como o esperado, os efeitos dos múltiplos predadores sobre suas presas alteram indiretamente a interação entre elas e seus recursos, influenciando assim a cascata trófica (Spiller & Schoener 1994, Snyder & Wise 2001, Schmitz & Sokol-Hessner 2002, Lang 2003, Finke & Denno 2004, Siddon & Witman 2004, Byrnes *et al.* 2006,

Schmitz 2008). O impacto do EMPs na intensidade da cascata trófica está relacionado ao tipo de efeito gerado pelos predadores. Se os efeitos dos predadores forem substitutivos (*i.e.* lineares) sobre suas presas, os efeitos indiretos são substitutivos sobre o recurso (Finke & Denno 2005, Byrnes *et al.* 2006). Se a interação entre eles promove uma redução de risco para a presa, consequentemente, há uma redução no efeito indireto sobre o recurso (Siddon & Witman 2004, Finke & Denno 2004).

Os resultados de mudanças na diversidade de predadores sobre a força da cascata trófica pode ser promovido por três tipos de mecanismos (Byrnes *et al.* 2006). Se as espécies de predadores possuem efeitos complementares sobre os herbívoros (*i.e.* aumento de risco), um incremento na diversidade de predadores diminui as taxas de herbivoria (*e.g.* por complementaridade na redução da densidade de herbívoros ou nas alterações comportamentais), que por sua vez aumenta o efeito indireto positivo sobre a biomassa de plantas (Cardinale *et al.* 2003, Duffy 2003, Gamfeldt *et al.* 2005, Schmitz *et al.* 2004, Preisser *et al.* 2005, Byrnes *et al.* 2006). De outra forma, se os predadores interagem entre si de forma antagonística (*i.e.* redução de risco), devido à predação intra guilda ou modificação de interação, o efeito negativo sobre os herbívoros é diminuído (Lang 2003, Finke & Denno 2004, Siddon & Witman 2004) e a cascata sobre a biomassa de produtores é amortecida (Finke & Denno 2004). Desta maneira, surge uma relação inversa entre a diversidade de predadores e a força da cascata. Por último, o aumento na diversidade de predadores aumenta a chance da ocorrência de um predador capaz exercer um efeito dominante sobre a densidade e comportamento de todas as presas (Tilman *et al.* 1997), assim considerado um predador chave ("*keystone predator*", Paine 1966) com forte influência sobre a força da cascata trófica. Com isto a diversidade de predadores coexistentes dentro de uma

teia trófica e os tipos de interações entre eles são pontos cruciais na dinâmica trófica e organização das comunidades naturais.

Predadores e o funcionamento dos ecossistemas

Com perpetuação de seus efeitos por meio da cascata trófica, os predadores podem participar indiretamente da dinâmica de importantes processos ecossistêmicos (Ives *et al.* 2005, Schmitz 2008), como produtividade primária (Schmitz 2003, 2006), taxa de decomposição de detritos (Malmqvist 1993, Konish *et al.* 2001, Rosemond *et al.* 2001, Greig & McIntosh 2006, Srivastava 2006) e ciclagem de nutrientes (Ngai & Srivastava 2006, Schmitz 2008, Romero & Srivastava 2010, Schmitz *et al.* 2010).

Como a maioria dos estudos sobre interações tróficas, o conhecimento do papel dos predadores sobre o controle de processos ecossistêmicos é mais comum em cadeias com base em organismos autótrofos (*i.e.*, predadores-herbívoros-plantas) (Brett & Goldman 1996, Pace *et al.* 1999, Schmitz *et al.* 2000, Halaj & Wise 2001). Nestas cadeias, tanto em ambientes terrestres quanto aquáticos, são muitas as evidências do potencial impacto positivo dos predadores sobre a produção primária, refletida na distribuição da biomassa dos produtores pela comunidade (*i.e.* cascatas em nível de comunidade) ou até mesmo no crescimento vegetativo e desempenho reprodutivo de uma única espécie (*i.e.* cascata em nível de espécie) (Brett & Goldman 1996, Pace *et al.* 1999, Schmitz *et al.* 2000, Halaj & Wise 2001).

Porém, estima-se que 70-90% da produção primária subsidiam com matéria orgânica não viva (*e.g.* folhas senescentes, galhos secos e plantas mortas) cadeias tróficas com base energética em detritos (O'Neil & Reichle 1980, Wetzel & Ward 1992). A decomposição dos detritos e a ciclagem de elementos são os principais

processos ecossistêmicos associados a esta cadeia (DeAngelis 1992, Moore *et al.* 2004). Predadores podem atuar de maneiras distintas sobre a taxa de decomposição de detritos e ciclagem de nutrientes (Vanni 2002, Schmitz *et al.* 2010) devido a existência de diferentes etapas destes processos, como a fragmentação gradual da matéria orgânica e a mineralização de moléculas orgânicas dissolvidas por microorganismos (Moore *et al.* 2004). Os predadores podem afetar negativamente a taxa de fragmentação da matéria orgânica pelo controle *top-down* da cadeia detritívora ao consumir ou diminuir o forrageamento dos detritívoros (Malmqvist 1993, Wyman 1998, Mancinelli *et al.* 2002, 2007, Ruetz III *et al.* 2002, Greig & McIntosh 2006). Em uma meta-análise recente, Schmitz (2010) verificou que, em cadeias tritróficas, predadores podem reduzir em até três vezes as taxas de decomposição e mineralização e, em cadeias com quatro níveis tróficos, são capazes de aumentar a taxa de decomposição em 20%. Porém, alterações no uso do habitat pelas presas, induzidas pelo risco de predação, podem ter um efeito positivo na taxa de mineralização de nutrientes (Stief & Holker 2006, Schmitz 2008). Por exemplo, perante indícios químicos da presença dos predadores, larvas aquáticas de *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) tendem passar mais tempo escondidas, se alimentando e defecando dentro de suas tocas no sedimento bêntico (Stief & Holker 2006). Isto por sua vez causa um aumento no acúmulo da matéria orgânica e aeração do sedimento pela ventilação nas tocas que propiciam o aumento da mineralização microbiana de nutrientes (Stief & Holker 2006).

Predadores também podem exercer diretamente um efeito positivo nas taxas de decomposição e mineralização e ciclagem de nutrientes por meio de excretas e ou carcaças de presas (Vanni 2002, Beard *et al.* 2003, Ngai & Srivastava 2006, Sin *et al.*

2008, Schmitz *et al.* 2010). Por exemplo, a espécie de anuro *Eleutherodactylus coqui* ao excretar amônia e disponibilizar formas inorgânicas de nitrogênio e fósforo sobre a serrapilheira contribui para o aumento da densidade de microorganismos, que consequentemente aceleram a taxa de decomposição de detritos (Beard *et al.* 2003, Sin *et al.* 2008). Esta participação direta dos predadores na dinâmica de nutrientes tende a ser mais intensa e rápida do que por meio da cascata trófica (Schmitz *et al.* 2010).

Estes mecanismos tornam os predadores atuantes na dinâmica dos processos contidos em um ecossistema (Ives *et al.* 2005, Schmitz *et al.* 2010). Logo, é de extrema importância o conhecimento dos aspectos que influenciam estes mecanismos, como por exemplo, os efeitos de múltiplos predadores ou alterações fisiológicas do predador perante as alterações climáticas.

Quando a predação ultrapassa a fronteira entre ecossistemas

Em ecossistemas limítrofes entre o ambiente aquático e terrestre (*e.g.* mata ripária, costão rochoso) o fluxo de organismos com ciclo de vida complexo constitui uma importante conexão entre eles capaz de influenciar direta e indiretamente a estrutura trófica e processos ecossistêmicos de ambos ambientes (Baxter *et al.* 2005, Schreiber & Rudolf 2008, McCoy *et al.* 2009). Isso ocorre porque organismos com o ciclo de vida complexo utilizam mais de um ambiente para completar seu ciclo de vida, por exemplo, alguns artrópodes holometábolos e anuros terrestres utilizam o ambiente aquático para seu desenvolvimento larval (Wilbur 1980). Estes organismos estão inclusos na cadeia trófica aquática e terrestre como predadores ou presas e, com isso, os efeitos da predação sobre ou efetuados por eles também transpõem a

fronteira entre estes ambientes (Nakano *et al.* 1999, Knight *et al.* 2005, Marczak *et al.* 2007, Schreiber & Rudolf 2008, Zhang & Richardson 2010, Romero & Srivastava 2010).

Muitos predadores terrestres que habitam e forrageiam nas áreas limítrofes entre o ambiente aquático e terrestre podem consumir os insetos adultos que emergem (Paetzold *et al.* 2005), que se aproximam ambiente aquático para oviposição (Romero & Srivastava 2010), ou até mesmo as fases larvais aquáticas (Chua & Lim 2012) e assim influenciam a qualidade e quantidade dos subsídios entre estes ecossistemas (Marczak *et al.* 2007). Por exemplo, insetos que emergem do ambiente aquático compõem grande parte da dieta de predadores residentes na vegetação marginal (*e.g.* aranhas e lagartos) (Sabo & Power 2002, Paetzold *et al.* 2005, Paetzold & Tockner 2005) que possuem grande potencial para regular o tamanho populacional desses insetos nas gerações subsequentes (Enders & Wagner 1996). Do outro lado da fronteira, a predação no ambiente aquático sobre as fases larvais dos organismos com ciclo de vida complexo também é refletida no ambiente terrestre (Baxter *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005, Gergs *et al.* 2014). Ao reduzirem a densidade das larvas aquáticas, os predadores aquáticos (*e.g.* peixes e decápodos) afetam indiretamente a dieta dos predadores ripários (Gergs *et al.* 2014) podendo reduzir drasticamente suas densidades (Baxter *et al.* 2004). De maneira mais complexa, peixes predadores ao consumirem preferencialmente larvas de odonatas reduzem a densidade dos adultos predadores de agentes polinizadores, interferindo assim positivamente na aptidão reprodutiva de arbustos na vegetação ripária (Knight *et al.* 2005).

Estudos sobre as cascatas tróficas que transpõem a fronteira entre os ambientes aquático e terrestre são essenciais para a compreensão dos resultados ocasionados pela perda de predadores sobre a dinâmica trófica e os processos

ecossistêmicos entre esses ambientes (Knight *et al.* 2005, Schreiber & Rudolf 2008). Mesmo com o atual conhecimento do potencial das interações tróficas inter ecossistêmicas existem algumas lacunas, como por exemplo, os resultados na dinâmica das cadeias alimentares desencadeados pelas interações entre predadores de ambos ambientes (Capítulos 2 e 3).

O ecossistema bromelícola: da associação entre o predador e o habitat a um completo sistema para estudos inter ecossistêmicos

As bromélias (Bromeliaceae) são reconhecidas pela configuração em roseta de suas folhas, esta que propicia a retenção de matéria orgânica (*e.g.* folhas e galhos) senescente do dossel e, em muitas espécies, de água proveniente de precipitações em suas axilas foliares (*i.e.* fitotelmatas em bromélias tanque) (Benzing 1986, 1990). Os fitotelmatas bromelícolas são utilizados por uma diversa fauna de macro e microinvertebrados e microorganismos semi-aquáticos e aquáticos, enquanto as partes restantes fora dos tanques são ocupadas por uma fauna terrestre (Richardson 1999, Kitching 2000, 2001, Frank & Lounibos 2008). A grande maioria dos organismos associados a estas plantas são endêmicos desse microhabitat (Frank & Lounibos 2008, Kitching 2000, Gonçalves-Souza *et al.* 2010), principalmente organismos aquáticos que encontram características físicas e químicas distintas na água contida em seus tanques (Lopez *et al.* 2009). Com isso, as bromélias-tanque são consideradas ampliadores de diversidade (Rocha *et al.* 2000, Gonçalves-Souza *et al.* 2010) por serem essenciais para a sobrevivência de diversas espécies animais (Nadkarni 1994).

Enquanto a comunidade de microorganismos presente nos fitotelmatas bromelícolas é composta por bactérias, algas, fungos e protozoários (Maguire 1971,

Sophia 1999, Foissner *et al.* 2003) a grande maioria dos animais é composta por micro e macro invertebrados (Kitching 2000, Frank & Lounibos 2008). Dentro dos fitotelmatas são encontrados macroinvertebrados com ciclo de vida simples como ostrácodos (Crustacea), oligoquetos e hirudíneos (Annelida). Mas a grande maioria, em abundância e riqueza, são insetos com ciclo de vida complexo que utilizam o ambiente aquático dos fitotelmatas para seu desenvolvimento larval (Kitching 2000, Frank & Lounibos 2008). Dentre eles, tricópteros (*e.g.* Calomoceratidae), algumas famílias de dípteros (*e.g.* Chironomidae, Culicidae, Ceratopogonidae, Psychodidae, Syrphidae e Tabanidae) e coleópteros (*e.g.* Scirtidae), dos quais espécies das famílias Dytiscidae e Hydrophilidae também utilizam o habitat quando adultos (Frank & Lounibos 2008). O principal predador dentro do ambiente aquático bromelícola são as larvas de odonata, principalmente do gênero *Leptagrion* (Zygoptera: Coenagrionidae), consideradas predadores generalistas capaz exercer um controle *top-down* sobre a cadeia trófica aquática (ver Capítulo 2). As espécies desse gênero são exclusivamente bromelícolas e utilizam os fitotelmatas durante todo seu desenvolvimento larval, que pode durar de seis meses a um ano (Santos 1966).

As partes não submersas do habitat bromelícola também abrigam uma grande variedade e abundância de invertebrados terrestres como Gastropoda, Blattaria, Orthoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Coleoptera, Colembola, Hymenoptera, Isoptera, Psocoptera, Crustacea e Chelicerata (*e.g.* aranhas, pseudoescorpiões, opiliões e ácaros) (Frank & Lounibos 2008, Piccoli e colaboradores, dados não publicados). Quando comparados aos organismos aquáticos estes grupos terrestres tendem a ser menos especialistas ao habitat bromelícola (Frank & Lounibos 2008), porém em alguns deles tem se evidenciado uma associação exclusiva com estas plantas como, por exemplo,

aranhas (Barth *et al.* 1988, Romero 2006, Gonçalves-Souza *et al.* 2010, Bertani 2012). As aranhas são os predadores mais comuns sobre as bromélias e, quando relacionadas estritamente com esse habitat, encontram nele sítios favoráveis para o seu forrageamento, reprodução, recrutamento de jovens para a população, proteção contra predadores e adversidades climáticas (Romero & Vasconcellos-Neto 2005, Omena & Romero 2008). Quando estes predadores estão exclusivamente associados a este microhabitat, conseqüentemente passam a interagir com os demais organismos ali presentes, conectando as cadeias tróficas aquáticas e terrestres (Capítulos 2 e 3, Romero & Srivastava 2010). Por exemplo, sabe-se que a espécie *Aglaoctenus castaneus* (Lycosidae), uma aranha construtora de teia, reduz a riqueza, abundância e biomassa de larvas aquáticas por efeitos letais ou não letais via colonização do fitotelmata por insetos com ciclo de vida complexo (Romero & Srivastava 2010).

Com essa grande diversidade de organismos em um espaço restrito é natural que eles interajam e estabeleçam uma cadeia trófica aquática associada aos fitotelmatas, porém inter ecossistêmica com a participação dos organismos terrestres (Richardson 1999, Richardson *et al.* 2006, Leroy *et al.* 2009, Romero & Srivastava 2010). O conhecimento sobre as cadeias tróficas bromelícolas afirmam que a principal base energética deriva da matéria orgânica acumulada nas axilas foliares (Richardson 1999, Kitching 2000), porém estudos recentes sugerem também a existência de uma cadeia trófica autótrofa com base em algas quando estas plantas estão em ambientes mais expostos ao sol (Brouard *et al.* 2012). A matéria orgânica recém acumulada na roseta sofre decomposição por microorganismos e fragmentação por macroinvertebrados, tanto antes de chegar ao ambiente aquático, por milípedes e baratas, quanto imersas no fitotelmata por limonídeos e tricópteros (Richardson *et al.*

2006). Posteriormente, os particulados orgânicos são disponibilizados nos tanques e, em seguida, processados dentro dos tratamentos digestivos de organismos coletores e filtradores. Animais mortos, assim como dejetos e os particulados orgânicos mais finos são decompostos e mineralizados por microorganismos, sendo transformados em nutrientes sob formas mais simples e absorvíveis pela bromélia (Benzing 1990, Richardson 1999, Kitching 2000, Brouard *et al.* 2012, Dezerald *et al.* 2013).

Mediadas pela teia trófica, a fragmentação e decomposição de detritos são importantes processos ecossistêmicos dentro do microecossistema bromelícola (Srivastava 2006). Devido à presença de tricomas especializados na base de suas folhas, grande parte da nutrição das bromélias é derivada do processo de decomposição da matéria orgânica e de nutrientes provenientes de excretas animais (Benzing 1990, Ngai & Srivastava 2006, Romero *et al.* 2006, Romero *et al.* 2010, Gonçalves *et al.* 2011). Esta adaptação morfológica associada à utilização de técnicas com isótopos estáveis (*e.g.* ^{15}N) propiciam estudos sobre a participação da fauna e microorganismos na dinâmica de nutrientes dentro do sistema (Ngai & Srivastava 2006, Leroy *et al.* 2009, Romero & Srivastava 2010). Por exemplo, sabe-se que as larvas de odonata podem acelerar o fluxo de nitrogênio (N) proveniente do detrito para a bromélia (Ngai & Srivastava 2006). Ao consumir os detritívoros com ciclo de vida complexo, os quais retirariam parte do N do sistema com a metamorfose para a fase adulta, as larvas de odonata retornam parte dos nutrientes para a bromélia por meios de suas fezes (Ngai & Srivastava 2006).

Uma macrofauna e microorganismos, que compõem uma comunidade troficamente estratificada e participativa nos processos ecossistêmicos-chaves somados à facilidade de amostragem de elementos bióticos e abióticos, tamanho

reduzido que facilita a replicabilidade, tornam as bromélias-tanques um microcosmo natural de grande utilidade em estudos ecológicos (Srivastava *et al.* 2004). Por suportar tanto um ambiente aquático quanto terrestre com uma fronteira tênue entre eles, as bromélias começaram a ser utilizadas em estudos em contexto interecossistêmico (Romero & Srivastava 2010, Omena 2014). A predação é uma importante interação moduladora da dinâmica trófica e do funcionamento ecossistêmico nos fitotelmatas (Kitching 2000, Srivastava 2006, Ngai & Srivastava 2006, Starzomski *et al.* 2010, Romero & Srivastava 2010). Por abrigar espécies predadoras aquáticas e terrestres este é um sistema adequado para investigações sobre os efeitos da predação entre ecossistemas. Neste contexto, utilizamos a bromélia-tanque *Quesnelia arvensis* (Bromeliaceae) (Figura 1A) e sua fauna associada para investigarmos o papel da aranha *Corinna demersa* (Corinnidae) (Figura 1B) neste sistema inter ecossistêmico. Buscamos elucidar os aspectos da associação deste predador terrestre com o habitat bromelícola, assim como suas interações tróficas com a comunidade aquática e sua participação direta e indireta sobre a taxa de fragmentação de matéria orgânica, fluxo de N e crescimento vegetativo da bromélia.

Objetivos gerais

Capítulo 1: Verificar a existência da associação exclusiva de *Corinna demersa* com bromélias-tanques e descrever seus comportamentos relacionados ao uso do habitat bromelícola.

Capítulo 2: Comparar a força do controle *top down* exercido pelos predadores aquático, terrestre e pela interação ente eles sobre a fragmentação de detritos, fluxo

de N e crescimento vegetativo da bromélia mediado pelos seus impactos sobre a sobrevivência dos detritívoros aquáticos.

Capítulo 3: Identificar o efeito de uma presa terrestre sobre a interação ente *C. demersa* e o predador aquático e seus resultados em cascata sobre a comunidade aquática de macroinvertebrados e seus reflexos sobre os principais processos ecossistêmicos bromelícolas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P.A. 1995. Implications of dynamically-variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *American Naturalist* 146:112-134.
- Abrams, P.A., B.A. Menge, G.G. Mittelbach, D. Spiller & P. Yodzis. 1996. The role of indirect effects in food webs. – Em: G.A. Polis e K.O. Winemiller (eds), *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, pp. 371–395.
- Almany, G.R. & M.S. Webster. 2004. Odd species out as predators reduce diversity of coral-reef fishes. *Ecology* 85:2933-2937.
- Ball, S.L. & R.L. Baker. 1996. Predator-induced life history changes: antipredator behavior costs or facultative life history shifts? *Ecology* 77:1116-1124.
- Barnes, C., D. Maxwell, D.C. Reuman & S. Jennings. 2010. Global patterns in predator-prey size relationships reveal size dependency of trophic transfer efficiency. *Ecology* 91:222–232.
- Barth, F.G., E. Seyfarth, H. Bleckmann & W. Schüch. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1981 (Araneae, Ctenidae). I. Range distribution, dwelling plants, and climatic characteristics of the habitats. *Oecologia* 77:187-193.
- Baxter, C.V., K.D. Fausch, M. Murakami & P.L. Chapman. 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* 85:2656-2663.
- Baxter, C.V., K.D. Fausch & W.C. Saunders. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* 50:201-220.
- Beard, K.H., A.K. Eschtruth, K.A. Vogt, D.J. Vogt & F. Scatena. 2003. The effects of the frog *Eleutherodactylus coqui* on invertebrates and ecosystem process at two scales in the Luquillo Experimental Forest, Porto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 19:607-617.
- Begon, M., C. R. Townsend, J. L. Harper. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Blackwell Publishing, Oxford.
- Benard, M.F. 2004. Predator-induced phenotypic plasticity in organisms with complex life histories. *Annual Review in Ecology and Systematics* 35:651-673.
- Benzing, D.H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bertani, R. 2012. Revision, cladistic analysis and biogeography of *Typhochlaena* C.L. Koch, 1850, *Pachistopelma* Pocock, 1901 and *Iridopelma* Pocock, 1901 (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). *Zootaxa* 230:1-94.
- Boersma, M., P. Spaak & L. De Meester, 1998. Predator mediated plasticity in morphology, life history, and behavior of *Daphnia*: The uncoupling of responses. *The American Naturalist* 152: 237–248.

- Borer, E.T., E.W. Seabloom, J.B. Shurin, K.E. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper & B.S. Halpern. 2005. What determines the strength of a trophic cascade. *Ecology* 86:528-537.
- Breviglieri, C.P.B., G.C.O. Piccoli, W. Uieda & G.Q. Romero. 2013. Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. *Oecologia* 173:905-912.
- Brett, M.T. & C.R. Goldman. 1996. A meta-analysis of the freshwater trophic cascades. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 93:7723-7726.
- Brinkerhoff, R.J., N.M. Haddad & J. Orrock. 2005. Corridors and olfactory predator cues affect small mammal corridors. *Journal of Mammalogy* 86:662-669.
- Brouard, O., R. Céréghino, B. Corbara, C. Leroy, L. Pelozuelo, A. Dejean & J. Carrias. 2012. Understorey environments influence functional diversity in tank-bromeliad ecosystems. *Freshwater Biology* 57:815-823.
- Byrnes, J., J.J. Stachowicz, K.M. Hultgren, A.R. Hughes, S.V. Olyarnik & C.S. Thornber. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* 9:61-71.
- Cardinale, B.J., C.T. Harvey, K. Gross & A.R. Ives. 2003. Biodiversity and biocontrol: emergent impacts of a multi enemy assemblage on pest suppression and crop yield in an agroecosystem. *Ecology Letters* 6:857-865.
- Carpenter, S.R., J.F. Kitchell & J.R. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35:634-639.
- Cebrian, J. 1999. Patterns in the fate of production in plant communities. *The American Naturalist* 154:449-468.
- Chase, J. M. 2000. Are there real differences among aquatic and terrestrial food webs? *Trends in Ecology and Evolution* 15:408-412.
- Chua, T.J.L. & M.L.M. Lim. 2012. Cross-habitat predation in *Nepenthes gracilis*: the red crab spider *Misumenops nepenthicola* influences abundance of pitcher dipteran larvae. *Journal of Tropical Ecology* 28:97-104.
- Crawley, M.J. 1992. *Natural Enemies: the population biology, parasites and diseases*. Oxford: Blackwell Scientific Pub.
- Creel, S. & D. Cristhianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194-201
- DeAngelis, D.L. 1992. *Dynamics of nutrients cycling and food webs*. Chapman & Hall. London.

- DeLong, P.J., B. Gilbert, J.B. Shurin, V. M. Savage, B.T. Barton, C.F. Clements, A.I. Dell, H.S. Greig, C.D G. Harley, P. Kratina, K.S. McCann, T.D. Tunney, D.A. Vasseur & M.I. O'Connor. The body size dependence of trophic cascade. *The American Naturalist* 185:354-366.
- Dézerald, O., C. Leroy, B. Corbara, J. Carrias, L. Pélozuelo, A. Dejean & R. Céréghino. 2013. Food-web structure in relation to environmental gradients and predator-prey ratios in tank-bromeliad ecosystems. *PLoS ONE* 8:e71735.
- Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew, and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6:680–687.
- Enders, G. & R. Wagner. 1996. Mortality of *Apatania fimbriata* (Insecta: Trichoptera) during embryonic, larval and adult life stages. *Freshwater Biology* 36:93–104.
- Estes, J.A., J. Terborgh, J.S. Brashares, M.E. Power, J. Berger, W.J. Bond, S.R. Carpenter, T.E. Essington, R.D. Holt, J.B.C. Jackson, R.J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R.T. Paine, E.K. Pickett, W.J. Ripple, S.A. Sandin, M. Scheffer, T.W. Schoener, J.B. Shurin, A.R.E. Sinclair, M.E. Soulé, R. Virtanen & D.A. Wardle. 2011. Trophic downgrading of planet earth. *Science* 333:301-306.
- Ferrari, M.C.O, B.D. Wisenden & D.P. Chivers. 2010. Chemical ecology of predator-prey interactions in aquatic ecosystems: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 88:698-724.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429:407-410.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8:1299–1306.
- Foissner, W., M. Strüder-Kypke, G.W.M. van der Staay, S.M. van der Staay & J.H.P. Hackstein. 2003. Endemic ciliates (Protozoa, Ciliphora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. *European Journal of Protistology* 39:365-372.
- Frank, J.H. & L.P. Lounibos. 2008. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews* 1:125-153.
- Gamfeldt, L., H. Hillebrand & P.R. Jonsson. 2005. Species richness changes across two trophic levels simultaneously affect prey and consumer biomass. *Ecology Letters* 8:696–703.
- Gergs, R., M. Koester, R.S. Schulz & R. Schulz. 2014. Potential alteration of cross-ecosystem resource subsidies by an invasive aquatic macroinvertebrate: implications for the terrestrial food web. *Freshwater Biology* 59:2645-2655.
- Gonçalves, A.Z., H. Mercier, P. Mazzafera & G.Q. Romero. 2011. Spider-fed bromeliads: seasonal and interspecific variation in plant performance. *Annals of Botany* 107:1047–1055.

- Gonçalves-Souza, T., A.D. Brescovit, D.C. Rossa-Feres & G.Q. Romero. 2010. Bromeliads as biodiversity amplifiers and habitat segregation of spider communities in a Neotropical rainforest. *The Journal of Arachnology* 38:270-279.
- Greig, H.S. & A.R. McIntosh. 2006. Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos* 112:31-40.
- Hairton, N., F. Smith & L. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *The American Naturalist* 94: 421-425.
- Halaj, J. & D.H. Wise. 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? *The American Naturalist* 157:262–281.
- Hunter, M.D. & 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.
- Ives, A.R., B.J. Cardinale & W.E. Snyder. 2005. A synthesis of subdisciplines: predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8:102-116.
- Jackson, J.B.C., M.X. Kirby, W.H. Berger, K.A. Bjorndal, L.W. Botsford, B.J. Bourque, R.H. Bradbury, R. Cooke, J. Erlandson, J.A. Estes, T.P. Hughes, S. Kidwell, C.B. Lange, H.S. Lenihan, J.M. Pandolfi, C.H. Peterson, R.S. Steneck, M.J. Tegner & R.R. Warner. 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science* 293:629-638.
- Kitching, R.L. 2000. Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kitching, R.L. 2001. Food webs in phytotelmata: “botton-up” and “top-down” explanations for community structures. *Annual Review in Entomology* 46:729-760.
- Knight, T.M., M.W. McCoy, J.M. Chase, K.A. McCoy & R.D. Holt. 2005. Trophic cascade across ecosystems. *Nature* 437:880-883.
- Konish, M., S. Nakano & T. Iwata. 2001. Trophic cascading effects of predatory fish on leaf litter processing in a Japanese stream. *Ecological Research* 16:415-422.
- Lang, A. 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134:144–153.
- Leroy, C., B. Corbara, A. Dejean & R. Céréghino. 2009. Ants mediated foliar structure and nitrogen acquisition in tank-bromelid. *New Phytologist* 183:1124-1133.
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects on ecology of predator-prey interaction.

- Lima, S.L. & L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under risk predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Lopez, L.C.S, R.R.N. Alves & R.I Rios. 2009. Micro-environmental factors and the endemism of bromeliad aquatic fauna. *Hydrobiology* 625:151-156.
- Lourenço R. V. Penteriani, J.E. Rabaça & E. Korpimäki. 2014. Lethal interactions among vertebrate top predators: a review of concepts, assumptions and terminology. *Biological Reviews* 89:270–283.
- Maguire, B.Jr. 1971. Phytotelmata: biota and community structure determination in plant-held waters. *Annual Review in Ecology and Systematics* 2:439–464.
- Malmqvist, B. 1993. Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos* 66:454–462.
- Mancinelli, G., M.L. Constantini & L. Rossi. 2002. Cascading effects of predatory fish exclusion on the detritus-based food webs of a lake littoral zone (Lake Vico, central Italy). *Oecologia* 133:402-411.
- Mancinelli, G., M.L. Constantini & L. Rossi. 2007. Top-down control of reed detritus processing in a lake littoral zone: experimental evidence of a seasonal compensation between fish and invertebrate predation. *International Review of Hydrobiology* 92:117-134.
- Marczak, L.B., T.M. Hoover & J.S. Richardson. 2007. Trophic interception: how a boundary-foraging organism influences cross-ecosystem fluxes. *Oikos* 116:1651-1662.
- McCollum, S.A. & J.D. Leimberger. 1997. Predator-induced morphological changes in an amphibian: predation by dragonflies affects tadpole shape and color. *Oecologia* 109:615-621.
- McCoy, M.W., M. Barfield & R.D. Holt. 2009. Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. *Oikos* 118: 87-100.
- Moore, J.C., E.L. Berlow, D.C. Coleman, P.C. deRuiter, Q. Dong, A. Hastings, N.C. Johnson, K.S. McCann, K. Melville, P.J. Morin, K. Nadelhoffer, A.D. Rosemond, D.M. Post, J.L. Sabo, K.M. Scow, M.J. Vanni & D.H. Wall. 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecology Letters* 7:584-600.
- Myers, R.A. & B. Worm. 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423:280-284.
- Myers, R.A., J.K. Baum, T.D. Shepherd, S.P. Powers, C.H. Peterson. 2007. Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science* 315:1846-1850.

- Nadkarni, N.M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoologist* 34:70-78.
- Nakano, S., H. Miyasaka & M. Kuhara. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80: 2435-2441.
- Nelson, E.H., C.E. Matthews & J.A. Rosenheim. 2004. Predators reduce prey populations growth by inducing changes in prey behavior. *Ecology* 85:1853–1858.
- Ngai, J.T. & D.S. Srivastava. 2006. Predator accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314:963.
- Omena, P.M. 2014. Effects of predators on bromeliad-aquatic arthropod communities and ecosystem functioning. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 159.
- Omena, P.M. & G.Q. Romero. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:653-662.
- O'Neill, R.V. & D.A. Reichle. 1980. Dimensions of ecosystem theory – Em: R.H. Waring (ed). *Forests: fresh perspectives from ecosystem analysis*. Oregon State University Press, pp. 11-26.
- Pace M.L., J.J. Cole, S.R. Carpenter & J.F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:483-488.
- Paetzold, A., C.J. Schubert & Klement Tockner. 2005. Aquatic terrestrial linkages along a braid-river: riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8:748-759.
- Paetzold A. & K. Tockner. 2005. Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence. *Journal of the North American Benthological Society* 24:395–402.
- Paine, R. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 100:65–75.
- Paine, R. T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology* 49:667–685.
- Peacor, S.D. & E.E. Werner. 2001. The contribution of trait-mediated indirect effects to the net effects of a predator. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 98:3904-3908.
- Petranka, J.W., L.B. Kats & A. Sih. 1987. Predator-prey interactions among fish and larval amphibians: use of chemical cues to detect predatory fish. *Animal Behaviour* 35:420–425.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3–15.

- Polis, G.A. & R.D. Holt. 1992. Intraguild predation: the dynamics of complex trophic interactions. *Trends in Ecology and Evolution* 7:150-154.
- Polis, G.A., & D.R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist* 147:813–846.
- Polis, G.A., A.L.W. Sears, G.R. Huxel, D.R. Strong & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 15:473-476.
- Power, M.E. 1992. Top-down and Bottom-up forces in food webs: do plants have primacy? *Ecology* 73:733-746.
- Preisser, E.L., D.I. Bolnick & M.F. Benard. 2005. Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions.
- Relyea, R.A. 2001. Morphological and behavioral plasticity of larval anurans in response to different predators. *Ecology* 82:523–540.
- Relyea, R.A. & J.T. Hoverman. 2003. The impact of larval predators and competitors on the morphology and fitness of juvenile treefrogs. *Oecologia* 134:596–604.
- Richardson, B.A. 1999. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31:321-336.
- Richardson, B.A., S. Borges & M.J. Richardson. 2006. Differences between epigeic earthworm populations in tank bromeliads from Puerto Rico and Dominica. *Caribbean Journal of Science* 42:380-385.
- Rocha, C.F.D., L. Cogliatti-Carvalho, D.R. Almeida & A.F.N. Freitas. 2000. Bromeliads: biodiversity amplifiers. *Journal of the Bromeliad Society* 50:81–83.
- Romero, G.Q. 2006. Geographic range, habitats and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Biotropica* 38:522-530.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2005. Spatial distribution and microhabitat preference of *Psecas chapoda* (Peckham & Peckham) (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology* 33:124-134.
- Romero, G.Q., P. Mazzafera, J. Vasconcellos-Neto & P.C.O. Trivelin. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology* 87:803-808.
- Romero, G.Q. & D.S. Srivastava. 2010. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79:1122-1131.

- Romero, G.Q., F. Nomura, A.Z. Gonçalves, N.Y.N. Dias, H. Mercier, E.C. Conforto & D.C. Rossa-Feres. 2010. Nitrogen fluxes from treefrogs to tank epiphytic bromeliads: an isotopic and physiological approach. *Oecologia* 162:941-949.
- Rosemond, A.D., C.M. Pringle, A. Ramírez & M.J. Paul. 2001. A test of top-down and bottom-up control in a detritus-based food web. *Ecology* 82:2279-2293.
- Ruetz III, C.R., R.M. Newman & B. Vondracek. 2002. Top-down control in a detritus-based food-web: fish, shredders, and leaf breakdown. *Oecologia* 132:307-315.
- Sabo, J.L. & M.E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869.
- Santos, N.D. 1966. Contribuição ao conhecimento da fauna do estado da Guanabara. 56. Notas sobre coenagriídeos (Odonata) que se criam em bromélias. Atas da Sociedade de Biologia do Rio de Janeiro
- Schmitz, O.J. 1998. The direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interactions webs. *The American Naturalist* 151:327-342.
- Schmitz, O.J. 2003. Top predator control of plant biodiversity and productivity in an old-field ecosystem. *Ecology Letters* 6:156-163.
- Schmitz, O.J. 2006. Predators have large effects on ecosystem properties by changing plant diversity not biomass. *Ecology* 87:1432–1437.
- Schmitz, O.J. 2007. Predators diversity and trophic interactions. *Ecology* 88:2415-2426.
- Schmitz, O.J. 2008. Effects of predators hunting mode on grassland ecosystem process. *Science* 319:952-954.
- Schmitz, O.J. 2010. *Resolving Ecosystem Complexity*. Princeton University Press, Princeton.
- Schmitz, O.J., A.P. Beckerman & K.M. O'Brien. 1997. Behaviorally mediated trophic cascades effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78:1388-1399.
- Schmitz, O.J., P.A. Hambäck & A.P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155:141-153.
- Schmitz, O.J. & K.B. Suttle. 2001. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. *Ecology* 82:2072-2081.
- Schmitz, O.J. & L. Sokol-Hessner. 2002. Linearity in the aggregate effects of multiple predators on a food web. *Ecology Letters* 5:168–172.
- Schmitz, O.J., V. Krivan & O. Ovadia. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7:153–163.

- Schmitz, J.O., D. Hawlena & C. Trussell. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters* 13:1199-1209.
- Schreiber, S. & V.H.W. Rudolf. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology Letters* 11: 576–587.
- Shurin J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper & S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785-791.
- Shurin, J.B. & E.W. Seabloom. 2005. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. *Journal of Animal Ecology* 74:1029–1038.
- Shurin J.B., D.S. Gruner & H. Hillebrand. 2006. All wet or dried up? Real difference between aquatic and terrestrial foodwebs. *Proceedings of Royal Society of Biology* 273:1-9.
- Siddon, C.E. & J.E. Witman. 2004. Behavioral indirect interactions: multiple predator effects and prey switching in the rocky subtidal. *Ecology* 85:2938–2945.
- Sih, A., G. Englund & D. Woster. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. 1998. *Trend in Ecology and Evolution* 13:350-351.
- Sin, H., Beard, K.H. & Pitt, W.C. (2008). An invasive frog, *Eleutherodactylus coqui*, increases new leaf production and leaf litter decomposition rates through nutrient cycling in Hawaii. *Biological Invasions* 10:335–345.
- Skelly, D.K. 1992. Field evidence for a cost of behavioral antipredator response in a larval amphibian. *Ecology* 73:704–708.
- Skelly D.K. & E.E. Werner. 1990. Behavioral and life-historical responses of larval American toads to an odonate predator. *Ecology* 71:2313–22.
- Snyder, W.E. & D.H. Wise. 2001. Constrating trophic cascades generated by a community of generalist predator. *Ecology* 82:1571-1583.
- Sophia, M.G. 1999. Desmídias de ambientes fitotélmicos bromelícolas. *Revista Brasileira de Biologia* 59:141-150.
- Spiller, D.A. & T.W. Schoener. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75:182–196.
- Srivastava, D.S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia* 149:493-504.
- Srivastava, D.S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S.P. Lawler, T.E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D.C. Schneider & M.K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19:379–384.

- Starzomski, B.M., D. Suen & D.S. Srivastava. 2010. Predation and facilitation determine chironomid emergence in a bromeliad-insect food web. *Ecological Entomology* 35:53-63
- Stief, P. & F. Holker. 2006. Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology* 87:3152–3159.
- Straub, C.S. & W.E. Snyder. 2006. Species identity dominates the relationship between predator biodiversity and herbivore suppression. *Ecology* 87:277-282.
- Strauss, S.Y. 1991. Indirect effects in community ecology: their definition, study and importance. *Trends in Ecology and Evolution* 6:206-10.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73:747-754.
- Taylor, R.J. 1984. *Predation*. London: Chapman & Hall.
- Terborgh, J., & J.A. Estes. 2010. *Trophic cascades predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington, DC.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300–1302.
- Turner, A.M. 2008. Predator diet and prey behavior: a freshwater snails discriminate among closely related prey in a predator's diet. *Animal Behaviour* 76:1211-1217.
- Vanni, M.J. 2002. Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review in Ecology and Systematics* 33:341–370.
- van Buskirk, J. & B.R. Schmidt. 2000. Predator induced phenotypic plasticity in larval newts: trade-offs, selection, and variation in nature. *Ecology* 81:3009–3028.
- van Veen, F.J.F. & D. Sanders. 2013. Herbivore identity mediates the strength of trophic cascades on individual plants. *Ecosphere* 4:64.
- Werner, E. E. & S.D. Peacor. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84:1083–1100.
- Wetzel, R.G. & A.K. Ward. 1992. Primary production. Pages 354–369 in P. Calow and G. E. Petts, editors. *The rivers handbook: hydrological and ecological principles*. Blackwell, Oxford, UK.
- Wilbur, H.M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11:67-93.
- Wilby, A., S.C. Villareal, L.P. Lan, K.L. Heong & M.B. Thomas. 2005. Functional benefits of predator species diversity depend on prey identity. *Ecological Entomology* 30:497-501.
- Wootton, J.T. 1993. Effects and Habitat use in an intertidal community: interactions chains and interaction modifications. *The American Naturalist* 141:71-89.

Wootton, J.T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:443-466.

Wootton, J.T. 2002. Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenges. *Journal of Sea Research* 48:157-172.

Wyman, R.L. 1998. Experimental assessment of salamander as predator of detrital food webs: effects on invertebrates, decomposition and carbon cycle. *Biodiversity and Conservation* 7:641-650.

Zhang, Y. & J.S. Richardson. 2011. Contrasting effects of cross-ecosystem subsidies and predation on benthic invertebrates in Pacific coastal streams. *Aquatic Science*. 73:53-62

CAPÍTULO I

Um novo hábito para corinídeos (Araneae: Corinnidae): interação entre *Corinna demersa* e bromélias

Gustavo Cauê de Oliveira Piccoli¹, Gustavo Quevedo Romero²

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, UNESP/IBILCE, São José do Rio Preto – SP, Brasil.

² Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas – SP, Brasil.

RESUMO: Entre os predadores mais abundantes e diversos sobre a vegetação, as aranhas são capazes de selecionar e ocupar os habitats com características mais favoráveis a sua sobrevivência. Uma das principais associações entre aranhas e grupos específicos de plantas são as interações entre aranhas e bromélias. Neste estudo evidenciamos e caracterizamos a especialização no uso de bromélias tanque pela aranha *Corinna demersa* (Corinnidae) Rodrigues & Bonaldo 2014. Para isso amostramos a serrapilheira, solo, vegetação e bromélias em uma área de Mata Atlântica no litoral sudeste brasileiro e realizamos observações em campo para a descrição da arquitetura do abrigo e alguns comportamentos associados ao seu uso. Nossos resultados mostraram que *C. demersa* ocorre exclusivamente sobre bromélias durante todo seu ciclo de vida utilizando um abrigo com arquitetura adaptada ao microhabitat bromelícola. A espécie encontra nas bromélias um local favorável para a construção de seu abrigo que é utilizado durante seu ciclo reprodutivo e na atividade de forrageio. Assim, este estudo evidencia o primeiro caso de interação exclusiva entre uma espécie de aranha da família Corinnidae e bromélias.

Palavras-chave: Associação aranha - planta, fitotelmatas, uso do habitat.

ABSTRACT: Spiders are among the most abundant and diverse predators in the vegetation, being able to select and occupy the most suitable habitats for their survival. Considering the interactions between spiders and specific groups of plants, the associations with bromeliads are one of the most important. In this study we highlighted and characterized the particular specialization on the use of tank-bromeliads by the spider *Corinna demersa* (Corinnidae) Rodrigues & Bonaldo 2014. Thus, we conducted samples in the leaf litter, soil, surrounding vegetation and bromeliads of an area of Atlantic Rainfall Forest in the southeastern Brazilian coast. Furthermore, we also performed field observations in order to describe the shelter architecture and the spider's behavior associated with its use. Our results pointed out for the exclusive occurrence of *C. demersa* on bromeliads over its life, using an architecture adapted shelter to the bromeliad microhabitat. The bromeliad may provide a suitable environment for the construction of the shelter which will be used for the reproductive cycle and foraging activity of the spiders. Thereby, this study highlights the first case of exclusive interaction between a Corinnidae species and bromeliads.

Keywords: spider-plant association, phytotelmata, habitat use.

INTRODUÇÃO

Com distribuição quase exclusiva na região Neotropical, as bromélias (Bromeliaceae) compreendem grande parte da vegetação não arbórea na floresta Atlântica brasileira (Mori *et al.* 1981) estando presente em todas suas fitofisionomias (*e.g.* florestas Ombrófilas, restingas e mangues). Estas plantas são conhecidas por abrigarem uma diversa fauna tanto aquática, quando apresentam fitotelmatas (*i.e.* bromélias-tanques), quanto terrestres (Kitching 2000, Frank & Lounibos 2008). Com isso as bromélias funcionam como ampliadores de diversidade (Rocha *et al.* 2000, Gonçalves-Souza *et al.* 2010) e, por serem essenciais para a sobrevivência de diversas espécies animais que estão estritamente relacionadas a elas, são definidas como “*espécies de plantas-chave*” (“*key-stone plant species*”, Nadkarni 1994). Logo, compreender suas relações com espécies de vertebrados e invertebrados é uma importante contribuição para a conservação da biodiversidade em um dos biomas mais ameaçados no Brasil (Ribeiro *et al.* 2009, Gonçalves-Souza 2015).

Aranhas estão entre os predadores mais comuns sobre vegetação (Wise 1993) e são comumente encontradas em bromélias (Dias *et al.* 2000, Frank *et al.* 2004, Gonçalves-Souza *et al.* 2010, 2011). Estes predadores encontram em suas plantas hospedeiras um habitat favorável para forragear, se reproduzir, recrutar jovens para a população e também se proteger contra predadores e condições climáticas adversas (Barth & Seyfarth 1979, Dias & Brescovit 2004, Romero *et al.* 2006, 2007, Omena & Romero 2008). Alguns estudos evidenciam a interação com bromélias de espécies da família Salticidae (Romero & Vasconcellos-Neto 2004, 2005a, Romero 2006, Romero *et al.* 2006), Ctenidae (Barth & Seyfarth 1979, Barth *et al.* 1988, Dias & Brescovit 2004) e

Theraphosidae (Dias & Brescovit 2003, 2004, Bertani 2012). Porém, há indícios de que espécies de outras famílias possam ter associações exclusivas com essas plantas tais como Theridiidae, Lycosidae, Solenopidae e, como evidenciado neste estudo, Corinnidae.

Aranhas da família Corinnidae habitam desde a serrapilheira até o estrato médio das florestas, onde são encontradas em troncos de árvores ou sobre a folhagem (Dias *et al.* 2010). Sabe-se que algumas espécies do gênero *Corinna* espreitam suas presas sobre a vegetação ou em cavidades em troncos (Rodrigues & Bonaldo 2014) e são incluídas nas guildas de caçadoras aéreas ou de solo (Dias *et al.* 2010). Quanto às interações entre esses predadores e determinadas espécies de plantas são reportadas ocorrências de algumas espécies de corinídeos em bromélias em áreas costeiras e interioranas do território brasileiro (Cotgrave *et al.* 1993, Dias *et al.* 2000, Mestre *et al.* 2001, Araújo *et al.* 2007, Gonçalves-Souza *et al.* 2010). Porém, estudos que comprovem a exclusividade de interação de espécies dessa família com bromélias, bem como aspectos ecológicos e comportamentais relativos a elas, são inexistentes.

Recentemente, Rodrigues e Bonaldo (2014) revisaram a taxonomia do grupo *rubripes* dentro do gênero *Corinna* o que resultou na descrição de 17 novas espécies, dentre elas, *Corinna demersa*. O holótipo utilizado na descrição da espécie foi coletado no litoral sudoeste brasileiro sobre a bromélia *Quesnelia arvensis* (Vell.) Mez. (Bromelioideae), onde é frequentemente encontrada, porém também pode ocupar outras espécies de bromélias. Além disso, a espécie também foi reportada ocupando bromélias em outras localidades do litoral brasileiro, distribuindo-se entre os estados da Bahia, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo e Rio Grande do Sul (Rodrigues &

Bonaldo 2014). O nome específico desta espécie faz menção ao comportamento de submersão no fitotelmata bromelícola apresentado por ela. Este comportamento é possível devido presença em grande densidade de setas ramificadas em seu abdômen. Estas setas atuam na formação de uma fina película de ar que recobre suas traquéias e que lhe propicia as trocas gasosas durante a submersão, que pode ser utilizada para fuga perante o risco de predação e para captura de presas aquáticas (Piccoli e colaboradores, dados não publicados). Outro aspecto da ocupação de bromélias por *C. demersa* é a utilização de um abrigo construído nas axilas foliares destas plantas, sempre formado pela secção transversal do fitotelmata por uma seda com, geralmente, duas aberturas para seu acesso.

Devido às adaptações morfológicas e comportamentais apresentadas por *C. demersa* em ocupar um habitat específico como o bromelícola, esta espécie foi utilizada como objeto de estudo para evidenciar o primeiro caso de interação entre um corinídeo e um grupo específico de plantas. Devido a adaptações de *C. demersa* e as características das bromélias-tanques que sugerem benefícios à aranha como, por exemplo, grande disponibilidade de presas e segurança, aventamos a existência de uma associação exclusiva entre *C. demersa* com bromélias-tanques. Secundariamente, descrevemos os padrões na arquitetura do abrigo e sua utilização nos comportamentos de reprodução e forrageamento.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos este estudo em uma área de restinga no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no litoral sudeste brasileiro. A mata de restinga e a restinga arbustiva (Araujo 2000, Bernardi *et al.* 2005) são fitofisionomias comuns em áreas baixas litorâneas de Mata Atlântica e atualmente encontram-se sob um alto risco de desaparecimento (Fundação SOS Mata Atlântica/INPE 2001, Rocha *et al.* 2007, Gonçalves-Souza *et al.* 2015). A área de mata de restinga do PEIC apresenta o dossel contínuo com cerca de nove metros de altura onde predominam espécies arbóreas da família Myrtaceae e com estrato herbáceo composto, principalmente, por espécies de bromeliáceas e orquidáceas (Bernardi *et al.* 2005). A flora fanerogâmica do PEIC apresenta 42 espécies de Bromeliaceae (Wanderley & Molloy 1992), com predominância da espécie *Q. arvensis* na área de estudo.

A espécie *Q. arvensis* é considerada uma bromélia tanque de grande porte que pode possuir mais de 100 folhas e ultrapassar um metro de altura (obs. pessoal). Suas axilas foliares formam fitotelmatas distintos e podem acumular grande quantidade de água provida de precipitações e detritos orgânicos senescentes do dossel (Romero & Srivastava 2010). A diversa fauna associada a ela compreende organismos aquáticos (e.g. larvas de dípteros e besouros), terrestres (e.g. aranhas e baratas) (Cotgrave *et al.* 1993, Romero & Srivastava 2010) e anfíbios, que podem utilizar seus fitotelmatas e partes não submersas como habitat durante seu estágio larval, quando adultos ou em ambos.

Associação exclusiva com bromélias

Previamente às amostragens, criamos em laboratório três fêmeas de *C. demersa* coletadas na área de estudo. As aranhas foram mantidas em terrários com

bromélias onde depositaram seus ovos em ootecas, que posteriormente foram recortadas das folhas e acondicionadas em recipientes fechados. Destas ootecas emergiram os imaturos, dos quais 20 foram criados em recipientes individuais contendo microtúbulos plásticos fixados verticalmente com a finalidade de simular um fitotelmata. A criação destes jovens teve como finalidade proporcionar o reconhecimento da morfologia dos imaturos da espécie, da variação em características da teia durante os diferentes ínstares do ciclo de vida e prover material testemunho para comparações posteriores.

A coleta de dados em campo foi realizada em março de 2009. Para verificarmos a associação exclusiva de *C. demersa* com bromélias, delimitamos na área de estudo 17 parcelas retangulares (3 x 15m) paralelamente posicionadas e equidistantes 25 metros. Inicialmente, inventariamos os possíveis habitats para a ocorrência de *C. demersa*. Com exceção do dossel da mata, foram vistoriados cinco diferentes grupos de habitats. Em cada parcela amostramos indivíduos de *Q. arvensis* de diferentes tamanhos (n = 3 indivíduos), serrapilheira e solo (n = 3 parcelas circulares), a vegetação arbustiva de dicotiledôneas (n = 16 indivíduos) e palmeiras (n = 16 indivíduos). O número de réplicas dos diferentes habitats em cada parcela foi determinado pela área disponível no caso da amostragem da serrapilheira e solo e pela média de indivíduos para a vegetação. Eventualmente, indivíduos de *C. demersa* são observados em outras espécies de bromélias tanque, porém amostramos apenas a espécie *Q. arvensis* por ser a mais abundante e por *C. demersa* ser frequentemente encontrada sobre ela. Com isso evitamos possíveis interferências de diferenças arquiteturais entre as espécies de bromélias na ocorrência da aranha. Em cada indivíduo de *Q. arvensis* foram vistoriadas todas as axilas foliares, folhas senescentes,

talo e rizomas. Para isso cada bromélia foi retirada do solo e levada a uma área bem iluminada para a procura das aranhas. Para equipararmos o esforço amostral entre bromélias, serrapilheira e solo utilizamos a medida do maior diâmetro da bromélia amostrada (*i.e.* distância entre os ápices das duas maiores folhas) para delimitarmos uma área circular com o diâmetro de mesmo valor no solo da restinga. Após a amostragem da bromélia demarcamos próximo a ela a área circular no solo. Em seguida recolhemos toda a serrapilheira das margens da área para o centro e colocamos sobre bandejas brancas para inspeção. Após a vistoria minuciosa da matéria orgânica coletada inspecionamos o solo e raízes que ficaram expostos dentro da parcela circular. Para o habitat vegetação do sub bosque consideramos as árvores e arbustos com até 2,5m de altura, dos quais examinamos previamente os caules, em seguida, amostramos a folhagem com um guarda-chuva entomológico (Coddington *et al.* 1991). Amostramos da mesma maneira a folhagem das palmeiras e vistoriamos manualmente as axilas foliares das mesmas. Troncos secos caídos ou ainda fixados ao solo, quando presentes dentro das parcelas, também foram minuciosamente vistoriados. Todos os indivíduos de *C. demersa* foram coletados e fixados em álcool hidratado (70%) para comparação com os espécimes criados em laboratórios e, posteriormente, categorizados em adultos (fêmeas e machos) e imaturos.

Padrões na arquitetura do abrigo e comportamentos reprodutivos e alimentares relacionados ao seu uso

Entre os anos de 2008 e 2014 compilamos informações prévias sobre a arquitetura do abrigo e comportamentos apresentados por adultos e jovens de *C. demersa*. Obtivemos estas informações de experimentos manipulativos que envolviam

C. demersa e *Q. arvensis* (Romero & Srivastava 2010, Capítulo 2, G.C.O. Piccoli e colaboradores, dados não publicados), assim como de observações aleatórias em campo. Realizamos a coleta sistematizada dos dados na área de estudo em Janeiro de 2014. Dois dias antes das observações marcamos 30 bromélias, cada uma, ocupada naturalmente por uma fêmea adulta de *C. demersa* (n=30 aranhas). Utilizamos esses indivíduos focais na quantificação das características da arquitetura do abrigo e nas observações dos comportamentos relacionados ao seu uso. Apesar de machos adultos de *C. demersa* serem encontrados também ocupando os abrigos com a mesma arquitetura que as fêmeas, ele são vistos com mais frequência em movimentação sobre as superfícies foliares das bromélias (obs. pess.), provavelmente, devido à necessidade de procura pelas fêmeas para a reprodução. Assim, optamos pela utilização apenas de fêmeas devido a sua maior fidelidade ao abrigo quando comparadas aos machos.

Verificamos a utilização do abrigo nos comportamentos reprodutivos e alimentares por meio de turnos de observações sobre os indivíduos focais nos período diurno e noturno durante três dias consecutivos. Em cada turno, nos aproximamos cautelosamente da bromélia marcada previamente e registramos a localização da aranha (*i.e.* dentro ou fora do abrigo) e qual o comportamento ela apresentava no momento das observações, estes categorizados em; (i) movimentação pelas folhas das bromélias, (ii) forrageamento por emboscada, (iii) alimentação, (iv) corte, (v) oviposição, (vi) cuidado parental. Demonstramos a frequência de cada tipo de comportamento pela razão entre a ocorrência de determinado tipo de comportamento e o total de observações. Os comportamentos observados são

distinguíveis por posturas ou movimentos apresentados pelos os indivíduos e serão descritos nos resultados.

Quando encontramos a aranha em atividade de forrageio verificamos a utilização ou não do abrigo e, quando em uso, qual a abertura do abrigo era utilizada para a espreita. Como métrica, adotamos para cada indivíduo focal a frequência de ocorrência (n° de ocorrência/ n° total de observações por indivíduo) em determinada localização e seu posicionamento em determinada abertura. As aberturas foram discriminadas pela sua disposição em relação ao ápice da folha em que se encontra o abrigo (*i.e.* frontal e lateral, Fig. 1). Verificamos a predominância do uso do abrigo e de determinada saída na atividade de forrageamento com um teste *t* pareado com software R.

RESULTADOS

Associação exclusiva com bromélias

Encontramos indivíduos de *C. demersa* apenas no habitat bromelícola de *Q. arvensis* e dentro deste, apenas nos abrigos nas axilas foliares ou se movimentando pelas folhas, não ocorrendo em folhas senescentes, talos ou rizomas. Registramos o total de 69 indivíduos de *C. demersa* em 76% das bromélias amostradas, entre eles 45 imaturos e 24 adultos ($n_{\text{♀}} = 19$, $n_{\text{♂}} = 5$). Também encontramos ootecas no interior de dois abrigos, cada qual, ocupado por uma fêmea adulta.

Padrões na arquitetura do abrigo e comportamentos reprodutivos e alimentares relacionados ao seu uso

Ao ocupar uma bromélia *C. demersa* utiliza apenas uma única axila foliar para estabelecimento de seu abrigo. O abrigo é formado por uma teia horizontal logo acima da junção das folhas que formam o fitotelmata (Fig. 1). Geralmente, esta teia possui duas aberturas localizadas em extremidades opostas, característica encontrada em 100% dos abrigos ocupados pelos indivíduos observados. Estas aberturas são utilizadas para entrada e saída da aranha durante o forrageamento (Fig. 4A) ou fuga perante o risco de predação. A abertura anterior é direcionada para o ápice da folha que forma o fitotelmata ocupado, com uma leve inclinação em relação ao eixo longitudinal da folha (Fig. 1) e possibilita o acesso a toda a extensão da parte adaxial da folha de maneira direta, sendo denominada abertura frontal. A abertura posterior é localizada acima do vértice formado pela junção da borda da folha com as folhas internas do fitotelmata (Fig. 1) e serve de acesso à face abaxial de ambas as folhas, sendo denominada abertura lateral. A configuração de uma abertura frontal e uma lateral foi observada em 93,3% dos abrigos amostrados, sendo uma configuração de duas aberturas laterais observado em um indivíduo. Com as observações dos imaturos criados em laboratório, verificamos o mesmo padrão na arquitetura do abrigo no interior dos microtúbulos plásticos. Isso também se repete nas bromélias onde foi possível diferenciar os abrigos utilizados por imaturos (Fig. 1B) e adultos pelo diâmetro das aberturas, os quais são proporcionais ao tamanho dos indivíduos.

Nas observações comportamentais evidenciamos que as fêmeas adultas de *C. demersa* utilizaram o abrigo tanto em comportamentos relacionados à reprodução (5,4%), quanto à alimentação (85,6%) (Tab. 1). O restante das observações (8,1%) foi representado por indivíduos em movimentação fora do abrigo nas folhas das

bromélias e que estavam em repouso de forma não característica ao forrageamento por emboscada.

Comportamentos reprodutivos como, corte (0,7%), oviposição (2%) e cuidado parental (2,7%) foram realizados no interior do abrigo pelas fêmeas. Durante o comportamento de corte o macho se aproxima do abrigo ocupado pela fêmea, se posicionando de frente para a abertura frontal. Em algumas ocasiões, fora das amostragens sistematizadas, o macho se aproximou do abrigo carregando uma presa. Em uma dessas ocasiões acompanhamos o casal até a cópula, que ocorre dentro do abrigo ocupado pela fêmea.

A ooteca é construída dentro do abrigo na porção acima da linha limite de acúmulo de água do fitotelmata e é constituída por uma teia circular muito fina que adere à face adaxial da folha (Fig. 2A) e pelo compartimento de armazenamento dos ovos. Este se encontra no centro da teia e não fica em contato com a superfície da folha. Durante as observações presenciamos uma modificação do abrigo para a oviposição e construção da ooteca. Neste caso a fêmea fecha as entradas do abrigo com uma teia (Fig. 2B), reabrindo-as após o término da construção. Verificamos também que as fêmeas com ootecas dentro de seus abrigos apresentam um possível comportamento de cuidado parental, onde permanecem constantemente sobre a ooteca.

Quanto à utilização do abrigo nos comportamentos relacionados à alimentação, em 82,6 % das observações encontramos os indivíduos focais em atividade de forrageamento por emboscada e em 4% indivíduos consumindo presas capturadas antes do início da observação no interior do abrigo. O percentual (11,4%) restante

representou a não utilização do abrigo nestes comportamentos. A frequência da utilização do abrigo como ponto fixo de posicionamento para espreita de presas foi maior ($t = 25.7422$, $gl = 54$, $P < 0,0001$) do que a utilização de locais fora dele (Fig. 3 e 4A). Verificamos também que as fêmeas utilizam preferencialmente a saída lateral para emboscar suas presas ($t = 13.4911$, $gl = 53.889$, $P < 0,0001$) (Fig. 3A e 4B). A espécie *C. demersa* forrageia predominantemente por emboscada. Após a percepção da presa, a aranha pode se deslocar em uma rápida investida por até cerca 20 centímetros para a captura da presa. Quando utiliza o abrigo para o forrageio, a aranha se posiciona em uma das aberturas com apenas as porções distais do primeiro par de pernas apontadas para frente e fora do abrigo, característica utilizada para caracterizar o comportamento. Nas situações em que as fêmeas não utilizam o abrigo como ponto fixo de espera, elas se posicionam orientadas para cima no interior de outra axila foliar. Porém também é notado um posicionamento inverso, próximo a linha d'água (Fig. 3B), nestas situações a aranha se posiciona com um ou os dois tarsos do primeiro par de pernas sobre a superfície da água contida no fitotelmata. Observamos, também, que o abrigo enclausura as larvas aquáticas dentro do fitotelmata. Estas larvas podem ser consumidas pela aranha quando o adulto que emerge fica aprisionado na teia ou quando a larva tenta se movimentar de um fitotelmata ao outro.

DISCUSSÃO

A ocorrência de *C. demersa* apenas sobre *Q. arvensis* em todas as fases do seu ciclo de vida corrobora a nossa hipótese de que esta espécie de aranha esteja

estritamente associada à fitotelmatas de bromélias-tanques. A maneira pela qual *C. demersa* ocupa sua planta hospedeira, como a utilização de um abrigo com arquitetura distinta em comportamentos reprodutivos e alimentares, reforça a idéia de uma especialização na utilização deste microhabitat. Os resultados obtidos localmente da interação entre a espécie e bromélias-tanques podem ser generalizados para os demais pontos de distribuição de *C. demersa*, considerando que sua amostragem está relacionada ao habitat bromelícola (B.V.B Rodrigues, com. pess.). Desta forma, este estudo evidencia mais um caso de interação obrigatória de espécies de aranhas com bromélias e comprova o primeiro caso de uma associação de aranhas da família Corinnidae com estas plantas.

A existência da interação entre *C. demersa* e bromélias pode ser atribuída aos benefícios providos por estas plantas para espécies de aranhas associadas a elas (Dias & Brescovit 2004, Romero & Vasconcellos-Neto 2005a, Romero et al. 2007). A conformação em roseta de suas folhas e as axilas foliares das bromélias-tanque forma um habitat no qual *C. demersa* pode encontrar proteção contra predadores e dissecação e sítios favoráveis para sua reprodução e forrageamento. Estes benefícios respaldam a existência das interações entre aranhas e bromélias e podem ser moduladores da biologia e comportamento destas espécies de aracnídeos. Desta maneira, algumas destas interações podem se tornar obrigatórias onde a ocorrência de determinada espécie de aranha fica dependente da existência do habitat bromelícola (Romero & Vasconcellos-Neto 2005a, Romero et al. 2007, Dias & Brescovit 2003, 2004; Bertani 2012), como o caso de *C. demersa*. Com isso, este estudo reforça o conceito de que bromélias são espécies-chaves para a conservação de animais por possuírem táxons estritamente associados.

Outro fator que reforça a idéia de especialização de *C. demersa* na ocupação de bromélias é a utilização de um abrigo com padrões arquiteturais adaptado aos fitotelmatas bromelícolas. A semelhança arquitetural entre as teias de imaturos e adultos, principalmente de imaturos que nunca estiveram em contato com bromélias, sugere que esse seja um comportamento inato que favorece a ocupação de cavidades como as formadas pelas axilas foliares destas plantas. A arquitetura do abrigo *C. demersa* se assemelha a dos terafosídeos bromelícolas *Pachistopelma rufonigrum* (Dias & Brescovit 2003) e *P. bromelicola* (Bertani 2012), porém este se expande para as folhas adjacentes da bromélia (Dias & Brescovit 2003) e não possui um padrão arquitetural tão definido quanto o de *C. demersa*. Assim como algumas espécies de terafosídeos (Foelix 1996), os corinídeos do gênero *Corinna* possuem o hábito de se abrigarem em fendas ou cavidades (Rodrigues & Bonaldo 2014). Com isso, é possível que a cavidade formada pelas axilas foliares das bromélias-tanques tenha sido uma característica determinante para a seleção desses microhabitat pelas espécies bromelícolas dessas famílias. A existência de um padrão arquitetural do abrigo utilizado por *C. demersa* serve de subsídio para investigações futuras sobre fatores que possam modificar esses padrões, auxiliando no entendimento ecológico e comportamental da seleção de microhabitats por predadores e, conseqüentemente, das interações aranhas e plantas.

A utilização da bromélia por *C. demersa* como sítios reprodutivos, assim como por outras aranhas bromelícolas, (Barth *et al.* 1988, Rossa-Feres *et al.* 2000, Dias & Brescovit 2003, 2004) e locais para o recrutamento de jovens para a população (Romero & Vasconcellos-Neto 2005b) também pode estar relacionado ao caráter protetor deste habitat. O uso do abrigo por *C. demersa* nos comportamentos de corte,

cópula e oviposição reforçam a idéia de associação exclusiva com bromélias por demonstrar a necessidade da ocupação deste habitat para seu ciclo reprodutivo. A utilização de teias em comportamentos reprodutivos por aranhas bromelícolas também pode estar relacionada com a proteção da prole. Por exemplo, o modo de construção da ooteca de *C. demersa* é semelhante à construída por fêmeas de *Psecas chapoda* (Salticidae). A fêmea desta espécie tece uma teia plana sobre a ooteca fixada as margens da folha da bromélia (Rossa-Feres et al. 2000) e se posiciona sob esta teia e sobre a ooteca, exercendo um cuidado parental (Vieira & Romero 2008). Barth e colaboradores (1988) também relataram a construção de teias em axilas foliares de bromélias por fêmeas de ctenídeos do gênero *Cupiennius* fecundadas ou carregando ootecas. Logo, o uso de uma teia acessória na reprodução e a existência de cuidado parental em espécies de aranhas bromelícolas pode estar relacionado aos limites definidos deste habitat, o que poderiam resultar em uma maior probabilidade de encontro dos ovos por predadores e parasitóides. Nossos resultados mostram alguns comportamentos relevantes sobre a reprodução de *C. demersa*, como a modificação arquitetural da teia para oviposição, um possível cuidado parental e agregação do presente nupcial (Vahed 1998) pelo macho durante a corte. Assim, a utilização não só da bromélia, mas também de um local distinto (*i.e.* abrigo) por *C. demersa* durante todo seu ciclo reprodutivo a torna um organismo de fácil acesso e manipulação para estudos sobre a biologia reprodutiva de corinídeos e aranhas bromelícolas.

Agregada à qualidade do local para abrigo e reprodução, a variedade de organismos existente no habitat bromelícola (Frank & Lounibos 2008) o torna um sítio de forrageamento ideal para *C. demersa*. Sabemos que este predador se alimenta tanto de organismos terrestres (*e.g.* formigas, baratas, aranhas e pequenos anuros),

quanto das formas aquáticas dos animais de ciclo de vida complexo (e.g. dípteros, besouros, odonatas e girinos) que ocupam as bromélias. Provavelmente, a constante visita de insetos adultos para oviposição e a necessidade de utilização do habitat por outros organismos bromelícolas, torna o local vantajoso para um predador de emboscada. A segurança oferecida pelo abrigo durante a atividade de forrageio e consumo da presa pode explicar a predominância do uso do refúgio durante a espreita, o que diminui o risco de predação. A preferência pela saída lateral como ponto para a espreita pode estar relacionada à área de abrangência de percepção e captura de presas. O posicionamento do indivíduo na saída frontal lhe proporciona apenas o acesso rápido para investida e percepção de presas que se aproximam pela folha que forma o assoalho do abrigo. Logo, o posicionamento da aranha na saída lateral pode oferecer a ela a percepção de aproximação de presas tanto pela folha que forma axila quanto às que formam a parte interna do abrigo. Dessa maneira o indivíduo aumenta sua chance de sucesso durante a predação. É possível que outros fatores estejam ligados à relação entre a ocupação e utilização do abrigo e o forrageamento e possam ser alvos de investigações futuras, como por exemplo, a seleção de determinado microhabitat dentro da bromélia por *C. demersa* ou características arquiteturais da plantas.

Este estudo demonstra não só mais uma associação entre aranhas e bromélias, mas também características da utilização do habitat bromelícola por *C. demersa* para seu desenvolvimento e reprodução. O conhecimento de elementos da história de vida de um predador, como a seleção e utilização de seu habitat auxilia diretamente no entendimento de sua participação na dinâmica das comunidades naturais também contidas nesse habitat. Desta forma, ao ocupar estritamente o microcosmo

bromelícola, *C. demersa* participa da cadeia trófica formada pela fauna aquática associada (Romero & Srivastava 2010). O ambiente bromelícola possui vantagens reconhecidas para sua utilização em estudos ecológicos (Srivastava *et al.* 2004), neste contexto *C. demersa* se torna mais um elo neste ecossistema com grande utilidade em investigações sobre os efeitos de predadores sobre a dinâmica dos ecossistemas.

Agradecimentos

Nós agradecemos à C. A. P. Neves pela ajuda nos trabalhos de campo e aos funcionários e moradores locais do PEIC – Núcleo Pererinha pelo auxílio logístico durante o desenvolvimento do estudo. Este projeto foi financiado pela FAPESP (Proc. Nº 2012/51143-3). G.C.O. Piccoli agradece ao PPG em Biologia Animal (UNESP/IBILCE) pela contemplação da bolsa de estudos pela CAPES durante a realização do trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Araújo, D.S.D. 2000. Análise florística e fitogeográfica das restingas do Estado do Rio de Janeiro. Tese de Doutorado, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro.
- Araújo, V. A., S.K. Melo, A.P.A. Araújo, M.L.M. Gomes and M.A.A. Carneiro. 2007. Relationship between invertebrate fauna and bromeliad size. *Brazilian Journal of Biology* 67:611-617.
- Barth, F.G. & E.A. Seyfarth. 1979. *Cupiennius salei* Keyserling (Araneae) in the highlands of central Guatemala. *Journal of Arachnology* 7:255–263.
- Barth, F.G., E.A. Seyfarth, H. Bleckmann and W. Schüch. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae). I. Range distribution, dwelling plants, and climatic characteristics of the habitats. *Oecologia* 77:187-193.
- Bernardi, J.V.E., P.B.M. Landim, C.L. Barreto and R.C. Monteiro. 2005. Spatial study of the vegetation gradient from Cardoso Island State Park, SP, Brazil. *Holos Environment* 5:1-22.
- Bertani, R. 2012. Revision, cladistic analysis and biogeography of *Typhochlaena* C. L. Koch, 1850, *Pachistopelma* Pocock, 1901 and *Iridopelma* Pocock, 1901 (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). *ZooKeys* 230:1-94.
- Coddington, J.A., C.E. Griswold, D. Silva, E. Peñaranda and S.F. Larcher. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. pp 44-60. In: The

unity of evolutionary biology. Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology (E.C. Dudley, ed.). Dioscorides Press, Portland.

Cotgrave, P., M.J. Hill and J.A.G. Middleton. 1993. The relationship between body size and population size in tank bromeliad fauna. *Biological Journal of Linnean Society* 49:367-380.

Dias, S.C. & A.D. Brescovit. 2003. Notes on the behavior of *Pachistopelma rufonigrum* (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). *Revista Brasileira de Zoologia* 20:13-17.

Dias, S.C. & A.D. Brescovit. 2004. Microhabitat selection and cooccurrence of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae) and *Nothroctenus fuxico* sp. nov. (Araneae, Ctenidae) in tank bromeliads from Serra de Itabaiana, Sergipe, Brazil. *Revista Brasileira de Zoologia* 21:789–796.

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

Dias, S.C., A.D. Brescovit, L.T. Santos and E.C.G. Couto. 2000. Aranhas em bromélias de duas restingas do estado de Sergipe, Brasil. *Biologia Geral e Experimental* 1:22-24.

Foelix, R.F. 1996. *Biology of Spiders*. Third Edition. Oxford University Press, Oxford.

Frank, J.H., S.S. Reenivasan, P.J. Benschhoff, M.A. Deyrup, G.B. Edwards, S.E. Halbert, A.B. Hamon, M.D. Lowman, E.L. Mockford, R.H. Schefrahn, G.J. Steck, M.C. Thomas, T.J. Walker and W.C. Welburn. 2004. Invertebrates animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarota Beach, Florida. *Florida Entomologist* 87:176-185.

Frank, J.H. & L.P. Lounibos. 2008. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews* 1:125-153.

Foelix, R.F. 1996. *Biology of Spiders*. Third Edition. Oxford University Press, Oxford.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA/INPE. 2001. Atlas dos remanescentes florestais do Rio de Janeiro.

Gonçalves-Souza, T., A.D. Brescovit, D.C. Rossa-Feres and G.Q. Romero. 2010. Bromeliads as biodiversity amplifiers and habitat segregation of spider communities in a Neotropical rainforest. *Journal of Arachnology* 38:270–279.

Gonçalves-Souza, T., A.J. Santos, G.Q. Romero and T.M. Lewinshon. 2015. Conservation along a hotspot rim: spiders in Brazilian coastal restingas. *Biological Conservation* (in press).

Gonçalves-Souza, T., M. Almeida-Neto and G.Q. Romero. 2011. Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. *Austral ecology* 36: 476-484.

Kitching, R.L. 2000. Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge.

Mestre, L.A.M., J.M.R. Aranha and M.L.P. Esper. 2001. Macroinvertebrate Fauna Associated to the Bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44:89-94.

Mori, S.A., B.M. Boom and G.T. Prance. 1981. Distribution patterns and conservation of eastern Brazilian coastal forest tree species. *Brittonia* 33:233-245.

- Nadkarni, N.M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. *American Zoology* 34:70-78.
- Omena, P.M. & G.Q. Romero. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 94:653-662.
- R Development Core Team. 2014. A language and environment for statistical Computing.
- Ribeiro, M.C., J.P. Metzger, A.C. Martensen, F.J. Ponzoni and M.M. Hirota. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation* 142:1141-1153.
- Rocha, C.F.D., L. Cogliatti-Carvalho, D.R. Almeida and A.F.N. Freitas. 2000. Bromeliads: biodiversity amplifiers. *Journal of Bromeliads Society* 50:81-83.
- Rocha, C.F.D, H.G. Bergallo, M. Van Sluys, M.A.S. Alves and C.E. Jamel. 2007. The remnants of restinga habitats in the Brazilian Atlantic Forest of Rio de Janeiro state, Brazil: Habitat loss and risk of disappearance. *Brazilian Journal of Biology* 67:263-273
- Rodrigues, B.V.B. & A.B. Bonaldo. 2014. Taxonomic revision of the species group *rubripes* of *Corinna* Koch, 1842 (Araneae, Corinnidae). *Zootaxa* 3815:451-493
- Romero, G. Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2004. Spatial distribution patterns of jumping spiders associated with terrestrial bromeliads. *Biotropica* 36:596-601.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2005a. Spatial distribution and microhabitat preference of *Psecas chapoda* (Peckham & Peckham) (Araneae, Salticidae). *Journal of Arachnology* 33:124-134.
- Romero, G.Q. & J. Vasconcellos-Neto. 2005b. Population dynamics, age structure and sex ratio of the bromeliad-jumping spider, *Psecas chapoda* (Salticidae). *Journal of Arachnology* 39:153-163.
- Romero, G.Q., P. Mazzafera, J. Vasconcellos-Neto and P.C.O. Trivelin. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology* 87:803-808.
- Romero, G.Q. 2006. Geographic range, habitats and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Araneae, Salticidae). *Biotropica* 38:522-530.
- Romero, G.Q., A.J. Santos and E.H. Wienskoski. 2007. Association of two new *Coryphasia* species (Araneae, Salticidae) with tank-bromeliads in southeastern Brazil: habitats and patterns of host plants use. *Journal of Arachnology* 35:181-182.
- Romero, G.Q. & D.S. Srivastava. 2010. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79:1122-1131.
- Rossa-Feres, D., G.Q. Romero, E. Gonçalves-de-Freitas and R.J.F. Feres. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). *Revista brasileira de Biologia* 60:221-228.
- Srivastava, D.S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S.P. Lawler, T.E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D.C. Schneider, and M.K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19:379-384.

Vahed, K. 1998. The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies. *Biological Reviews* 73:43-78.

Vieira, C. & G.Q. Romero. 2008. Maternal care in a neotropical jumping spider (Salticidae). *Journal of Zoology* 276:237-241.

Wanderley, M.G.L. & L. Mollo. 1992. Bromeliaceae. pp. 89-140 *em* Melo, M.M.R.F., F. Barros, S.A.C. Chiea, M.G.L. Wanderley, S.L. Jung-Mendaçolli & M. Kirizawa (eds.). *Flora Fanerogâmica da Ilha do Cardoso*. vol. 3. Instituto de Botânica, São Paulo.

Wise, D.H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge Series in Ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

FIGURAS E TABELAS

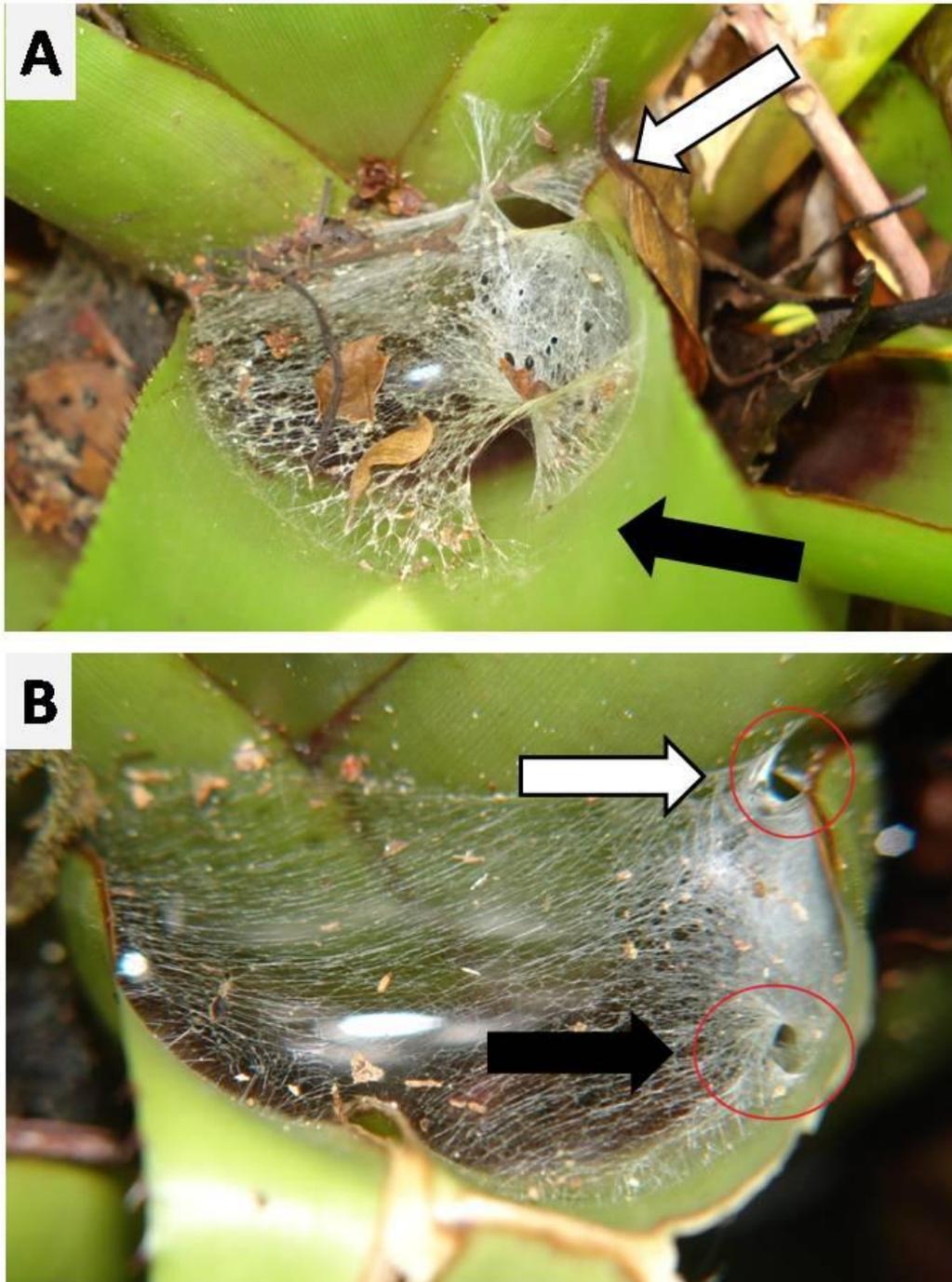


Figura 1: Abrigo utilizado por *Corinna demersa* ao ocupar a bromélia *Quesnelia arvensis*, abertura frontal (seta preta) e abertura lateral (seta branca). (A) Abrigo utilizado por uma fêmea adulta de *C. demersa*. (B) Abrigo ocupado por um imaturo de 4º instar de *C. demersa*, detalhe dos diâmetros das aberturas (círculos vermelhos).

Tabela 1: Comportamentos reprodutivos e relacionados à alimentação apresentados por *Corinna demersa* com a utilização ou não do abrigo.

Comportamentos	Dentro do abrigo	Fora do abrigo
Reprodutivo	Coorte (fêmea) Cópula Oviposição Cuidado parental	Coorte (macho)
Forrageamento	Emboscada Captura da presa Consumo da presa	Emboscada Captura da presa Consumo da presa

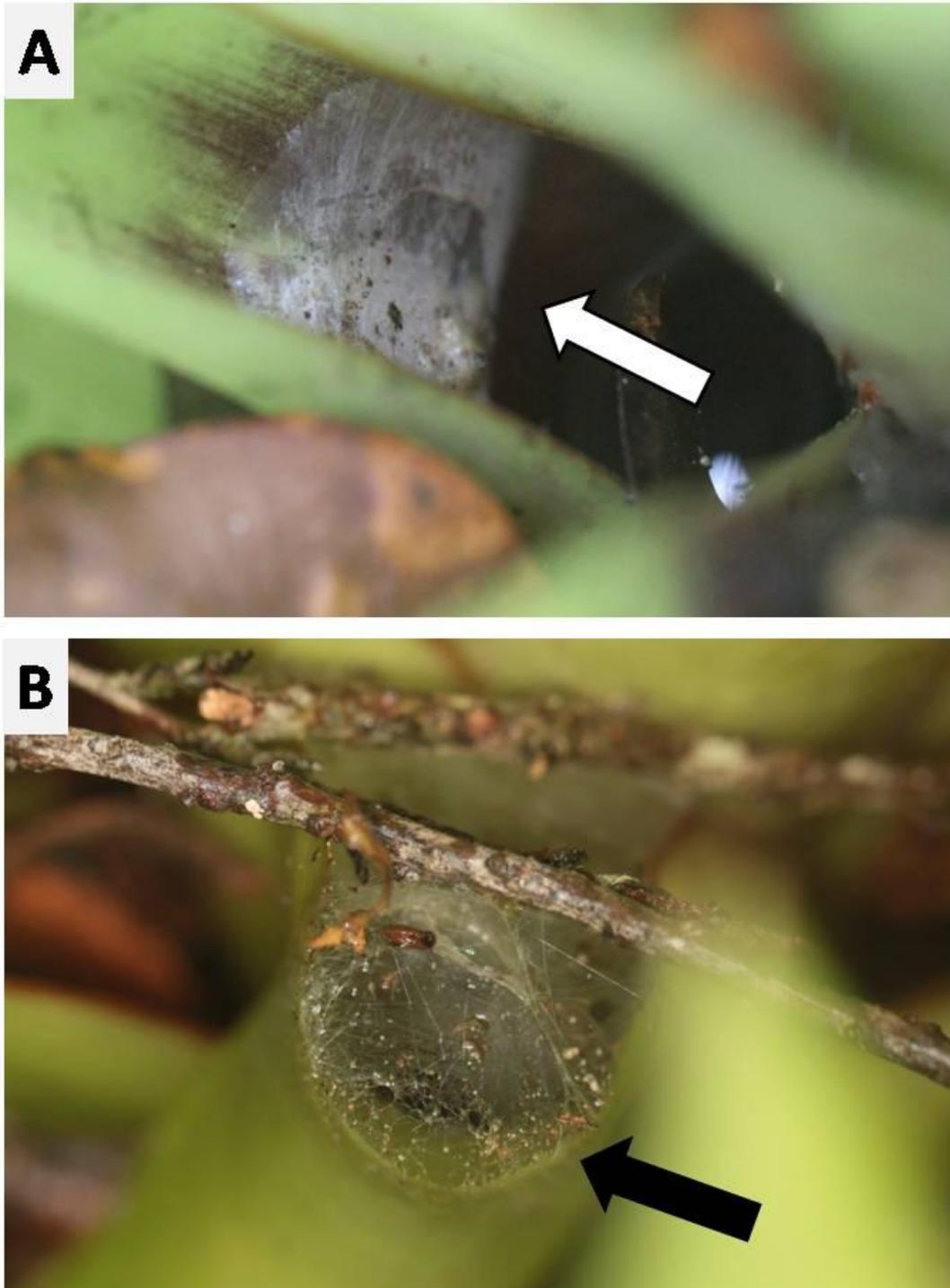


Figura 2: Aspectos de algumas etapas do ciclo reprodutivo de *Corinna demersa* sobre *Quesnelia arvensis*. (A) Ooteca aderida à face adaxial da folha que forma a axila utilizada como abrigo pela fêmea (seta), teia do abrigo removida para facilitar a visualização da ooteca. (B) Abrigo de uma fêmea com as entradas frontal (seta preta) e lateral fechadas para a construção da ooteca.

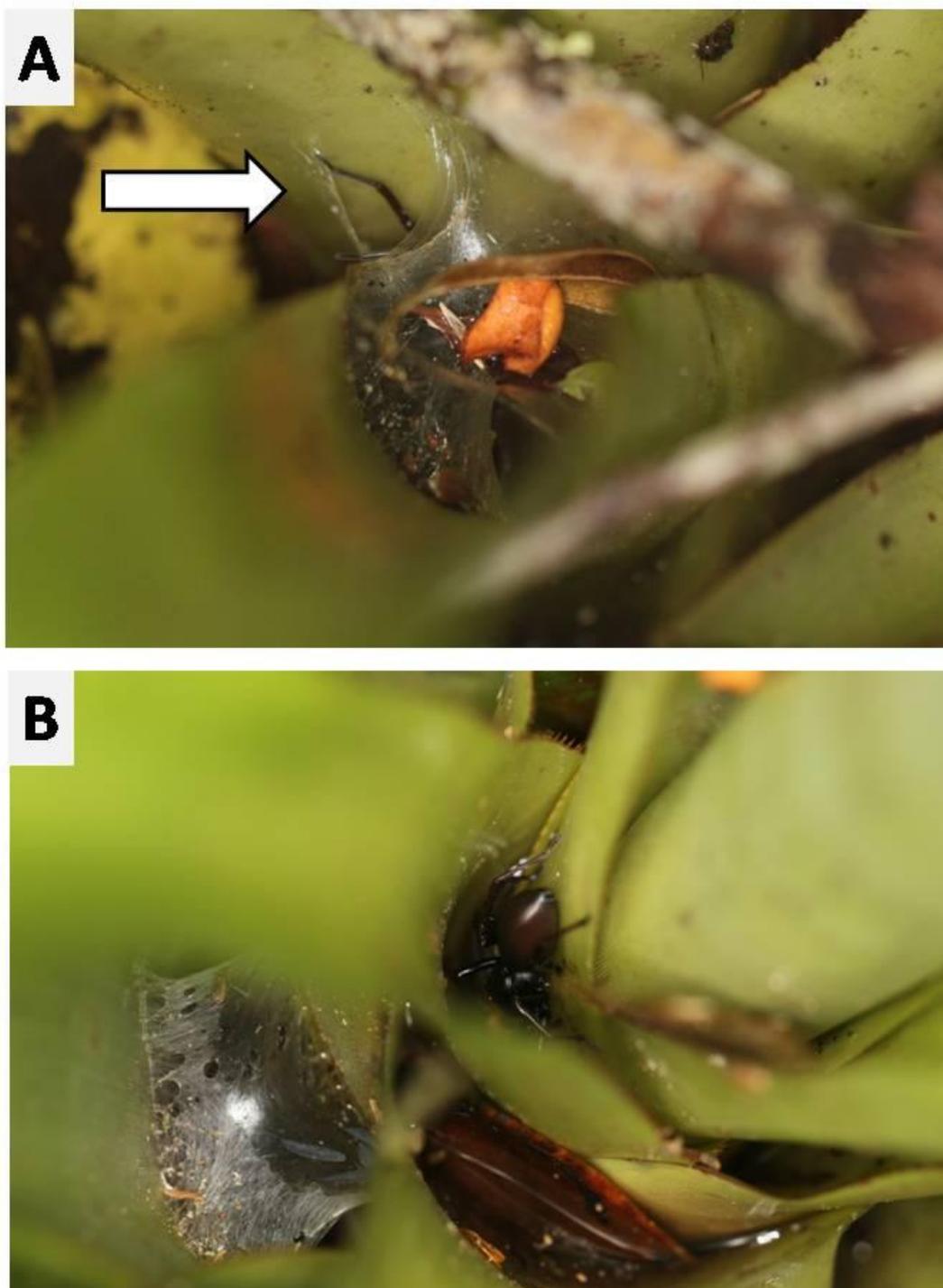


Figura 3: Aspectos do comportamento de forrageamento de *Corinna demersa*. (A) Fêmea adulta no interior do abrigo utilizando a abertura lateral como ponto fixo para a espreita, posição do primeiro par de pernas característica do comportamento (seta branca). (B) Fêmea adulta em comportamento de espreita fora do abrigo, indivíduo voltado para à superfície da água contida no fitotelmata de uma axila foliar de uma camada mais interna da bromélia.

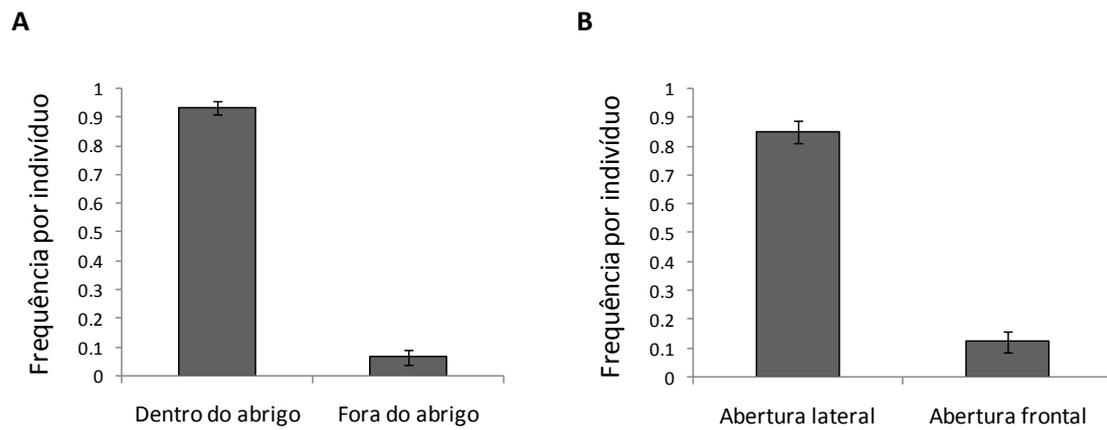


Figura 4: (A) Frequência por indivíduo da utilização ou não do abrigo durante o comportamento de forrageamento por emboscada (gl = 54, $P < 0,0001$). (B) Frequência por indivíduo da utilização da abertura lateral ou frontal como ponto fixo para a espreita (gl = 53.889, $P < 0,0001$). Barras representando o erro padrão.

CAPÍTULO II

Efeitos de predadores dentro e através das fronteiras entre ecossistemas: impactos sobre a sobrevivência de presas compartilhadas e no funcionamento ecossistêmico bromelícola

Gustavo Cauê de O. Piccoli¹, Gustavo Q. Romero² e Diane S. Srivastava³

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, UNESP/IBILCE, São José do Rio Preto – SP, Brasil.

² Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas – SP, Brasil.

³ Departamento de Zoologia e Centro de Pesquisa da Biodiversidade, UBC, Vancouver - CB, Canadá

RESUMO: Assim como os predadores, as cascatas tróficas desencadeadas por eles estão presentes em diversos ecossistemas, porém divergentes quanto à intensidade. Os predadores de ecossistemas terrestres limítrofes a ecossistemas aquáticos podem participar da cadeia trófica aquática com efeitos diretos e indiretos conectando as cadeias tróficas de ambos ambientes. Neste estudo comparamos os efeitos de um predador terrestre, um aquático e da interação de ambos sobre um conjunto de presas aquáticas e as cascatas resultantes sobre processos ecossistêmicos em um microcosmo bromelícola. Manipulamos experimentalmente bromélias tanques e organismos associados a elas para acessarmos os resultados das diferentes configurações de predadores sobre a taxa de sobrevivência das larvas detritívoras, taxa de fragmentação de detritos, fluxo de nitrogênio e seus reflexos no crescimento da bromélia. Considerando todos os grupos de detritívoros, o predador aquático reduz com maior intensidade a sobrevivência quando comparado com o predador terrestre. Entretanto este efeito é diferencial em cada grupo de detritívoro sendo, invertido sobre os tricópteros que apresentam uma defesa física contra o predador aquático. Quando coocorrentes, o predador terrestre interfere na atividade do predador aquático, reduzindo seu impacto sobre os detritívoros e afetando seu crescimento. O efeito em cascata sobre o processo de fragmentação de detritos é desencadeado principalmente na presença do predador aquático, porém o efeito da interação dos predadores é dependente do tipo de detrito, sendo aditivo sobre *O. pulchella* e suprimido em *E. uniflora*. A presença dos predadores, tanto separadamente e quanto conjuntamente, reduziu o fluxo de nitrogênio do detrito para a bromélia, porém apenas o efeito interativo interferiu negativamente sobre a concentração total de N nas folhas. Apenas a presença do predador terrestre reduziu a produção de folhas novas da bromélia e nenhum tratamento contendo predadores afetou o crescimento foliar. Nosso estudo evidencia a diferença na magnitude dos efeitos causados por predadores de dentro e de fora do ecossistema, sendo a cascata trófica intra mais forte que a inter ecossistêmica. Demonstramos também uma interação antagonística entre predadores de diferentes ecossistemas, provavelmente modelada pelo risco de predação. A história de vida e comportamento dos organismos envolvidos e características funcionais dos detritos são outros fatores influentes na magnitude e intensidade das cascatas tróficas intra e inter ecossistêmicas e merecem investigações futuras mais detalhadas.

Palavras-chave: Cascata trófica interecossistêmica, controle top down, fitotelmata, fluxo de nutrientes taxa de fragmentação de detritos

ABSTRACT: Predators, and the trophic cascades triggered by them are present in several ecosystems, although they can vary in intensity. Predators of terrestrial ecosystems neighboring aquatic ecosystems may play a role in the aquatic food chain, with direct and indirect effects, connecting the trophic cascades of both environments. In our study we compared the effects of terrestrial and aquatic predators, and the interaction between them over a set of aquatic preys, and the trophic cascade resulting of ecosystem processes in a bromeliad microcosm. Tank bromeliads and their associated species were experimentally manipulated in order to retrieve the effects of different sets of predators over: the survivor rate of detritivorous larvae, the rate of fragmentation of detritus, and the nitrogen flow and its consequences in the bromeliad growing rate. The effect of aquatic predator over the whole set of detritivorous species was more intense than the effect of terrestrial predator, although they perform a differential effect for each group of detritivorous, being inverse on caddysflie larvae which already present a physical defense against aquatic predators. When the terrestrial and aquatic predators are competitors, the first plays a negative effect in the foraging activity of the former, and as a result reducing its effect on the detritivorous and their the growing rates. The cascade effect over the detritus fragmentation was triggered mainly by the presence of the aquatic predator, however the effect of interaction between predators is dependent of the type of detritus, being additive in *O. pulchella* and suppressed in *E. uniflora*. The presence of predators, when separated as well as together, significantly reduces the nitrogen flow from the detritus to the bromeliad, although only the integrative effect have play a negative role in the total concentration of N of the leaves. The release of new leaves was reduced only in the presence of the terrestrial predator, and none treatment have affected the rate of foliar grow. Our study highlight the differences in the scale of effects caused by predators in and across ecosystems, being the trophic cascade intra stronger than inter-ecosystemic. We also pointed out an antagonistic interaction between predators from different ecosystems, probably modeled by the predation risk. The life history and behavior of the involved organisms, as well as the functional characteristics of the detritus are additional factors that influence the magnitude and intensity of the trophic cascades intra and inter-ecosystems, and deserve further and detailed investigation.

Keywords: Cross-ecosystem trophic cascade, leaf litter breakdown rate, nutrient flow, phytotelmata, top down control.

INTRODUÇÃO

Os efeitos em cascata desencadeados pelos predadores são considerados importantes moduladores da dinâmica das cadeias tróficas das quais eles participam. Esta cascata trófica surge como resultado dos efeitos diretos letais e/ou não letais dos predadores sobre suas presas, refletidos indiretamente nos níveis tróficos inferiores (Hunter & Price 1992, Schmitz *et al.* 2004) que podem alcançar a dinâmica de importantes processos ecossistêmicos (Malmqvist 1993, Ives *et al.* 2005, Greig & McIntosh 2006, Schmitz 2008, Schmitz *et al.* 2010). Porém, os sistemas naturais são compostos por cadeias alimentares complexas onde comumente são encontrados mais de um predador e, com as interações entre eles a intensidade e direção das cascatas são influenciadas (Finke & Denno 2004, Byrnes *et al.* 2006). Por exemplo, as interações não lineares entre predadores podem ser de natureza sinérgica ou antagonística (ver em Sih *et al.* 1998), que ao resultarem no aumento, ou de outra forma, na redução do risco de predação resultam uma intensificação (Wesner 2012) ou tamponamento do efeito em cascata (Finke & Denno 2004), respectivamente.

As cascatas desencadeadas pelos predadores são reconhecidas em diversos ecossistemas terrestres e aquáticos (Pace *et al.* 1999, Schmitz *et al.* 2000, Shurin *et al.* 2002, Shurin & Seabloom 2005). A diferença entre a estrutura e dinâmica desses sistemas e biológicas dos organismos neles incluídos (*e.g.* taxonomia, história de vida e comportamentos) resultam em uma disparidade na magnitude e intensidade entre as cascatas tróficas terrestres e aquáticas (Polis *et al.* 2000, Borer *et al.* 2005, Shurin *et al.* 2006, Schmitz 2008). Porém em muitos ecossistemas a fronteira entre os ambientes aquático e terrestre é tênue e transponível pelo fluxo de matéria, energia e organismos entre eles (Polis *et al.* 2004), assim como pelos efeitos resultantes das

interações entre predadores e presas (Polis & Hurd 1996, Polis *et al.* 1997, Nakano *et al.* 1999, Sabo & Power 2002, Marczak *et al.* 2007, Burdon & Harding 2008, Baxter *et al.* 2004, Knight *et al.* 2005, Romero & Srivastava 2010). Alguns estudos comprovam a cascata trófica inter ecossistemas (*i.e.* entre o ambiente aquático e terrestre) (Knight *et al.* 2005, Romero & Srivastava 2010, Wesner 2012), porém comparações entre os efeitos causados por um predador aquático, um terrestre e a interação entre ambos ainda são inexistentes. Desta forma, estudos que abordam a interação entre predadores de diferentes ecossistemas e a cascata sobre processos ecossistêmicos são essenciais para a compreensão das alterações antropogênicas ou naturais nos ambientes (Knight *et al.* 2005, Schreiber *et al.* 2008).

Um eficiente sistema de estudos sobre a dinâmica de cadeias tróficas inter ecossistêmicas são os microcosmos naturais contidos em bromélias-tanques (Bromeliaceae) (Srivastava *et al.* 2004, Romero & Srivastava 2010, Omena 2014). Os fitotelmatas (Greeney 2001) e a porção não emersa de suas folhas abrigam um ambiente aquático e terrestre, respectivamente (Frank & Lounibos 2008). Como esperado, predadores terrestres (*e.g.* aranhas) e aquáticos (*e.g.* larvas de odonatas) ocupam este microcosmo natural, muitas vezes compartilhando um mesmo conjunto de presas. Logo este micro ecossistema, passível à manipulação, torna-se viável para as investigações sobre as cascatas tróficas ocasionadas por predadores de diferentes ecossistemas.

Este micro ambiente comporta uma cadeia trófica complexa com base nos detritos acumulados do dossel (Benzing 1986, Richardson 1999). Os macro-invertebrados detritívoros (*e.g.* insetos, crustáceos e anelídeos) participam de uma

série de interações facilitadoras na quebra destes detritos (Kitching 2000, Richardson *et al.* 2000, Richardson *et al.* 2005). Os nutrientes liberados a partir desta quebra (Benzing 1986) e os liberados por excretas dos animais (Romero *et al.* 2006, Ngai & Srivastava 2006) são absorvidos pelas bromélias por tricomas especializados na base de suas folhas e contribuem para a nutrição da planta (Benzing 1990) podendo refletir diretamente em seu crescimento (Romero *et al.* 2006, Ngai & Srivastava 2006). Desta maneira, o processamento dos detritos (*i.e.* perda de biomassa de partes inteiras pela ação dos macro-invertebrados) e o fluxo de nutrientes relacionados a ele ou via excreção, são importantes processos ecossistêmicos dentro do microcosmo bromelícola (Srivastava 2006).

A dinâmica da cadeia trófica e os processos ecossistêmicos bromelícolas possuem algumas peculiaridades, por exemplo, a participação dos detritívoros como beneficiadores do fluxo de nutrientes para a bromélia pode ser mais complexa e dependente da história de vida desses organismos. Apesar de contribuírem com a fragmentação dos detritos, alguns detritívoros de ciclo de vida complexo (*e.g.*, larvas de dípteros e besouros) podem atuar negativamente na disponibilidade de N absorvível pela bromélia, alocando-o durante seu ciclo larval e retirando-o do sistema pela emergência dos adultos (Ngai & Srivastava 2006). Sabe-se que larvas de odonatas predadoras, exerce um forte efeito sobre a estrutura da comunidade, dinâmica da cadeia trófica e no funcionamento ecossistêmico bromelícola (Srivastava 2006, Ngai & Srivastava 2006, Hammill *et al.* 2014, Atwood *et al.* 2014). Mesmo afetando diretamente a sobrevivência de detritívoros e negativamente a taxa de fragmentação de detritos, as náides de odonatos podem acelerar o fluxo de nutrientes por

disponibilizar parte deste N em formas mais absorvíveis pela bromélia por meio de suas excretas (Ngai & Srivastava 2006).

Algumas aranhas residentes nas bromélias também exercem um efeito negativo sobre os organismos aquáticos de ciclo de vida complexo, porém este efeito é dependente da identidade do predador (Romero & Srivastava 2010). Este efeito pode ser atribuído principalmente às espécies de aranhas construtoras de teias que possuem maior potencial em interceptar e consumir os adultos alados durante sua aproximação ao fitotelmata para oviposição (Romero & Srivastava 2010). Aranhas com o forrageamento ativo ou por emboscada, apesar de não serem efetivas na redução da riqueza e abundância dos organismos aquáticos por meio da oviposição (Romero & Srivastava 2010), consomem adultos recém emergidos ou larvas aquáticas pela submersão no fitotelmata (obs. pess.). Também é reconhecida a capacidade desses predadores em contribuir com a nutrição da bromélia por meio da liberação de compostos nitrogenados contidos em suas fezes (Romero *et al.* 2006, Gonçalves *et al.* 2011) atuando como canalizador de subsídios alóctones para o ecossistema (Romero & Srivastava 2010).

Apesar de alguns estudos (Romero & Srivastava 2010, Omena 2014) elucidarem alguns pontos do papel dos predadores terrestres sobre a colonização de organismos de ciclo de vida complexo, ainda resta entender como estes predadores interagem com as formas aquáticas desses organismos. Neste contexto comparamos os efeitos de um predador terrestre, um aquático e a interação entre eles sobre um mesmo grupo de presas detritívoras e a cascata gerada sobre a taxa de fragmentação de detritos e o fluxo de N detrito-bromélia (Figura 1). Adicionalmente, investigamos como

essas dinâmicas tróficas influenciaram na quantidade total de N nas folhas e no crescimento das bromélias. Nossa primeira predição está relacionada à diferença na intensidade predatória dos predadores sobre os detritívoros (Figura 1A), maior quando exercida pelo predador aquático (Figura 1A) do que e pelo predador terrestre (Figura 1B). Complementar a nossa primeira predição, é possível que estratégias ou características morfológicas antipredatórias apresentadas pelos diferentes grupos de presas sejam mais eficazes a um tipo de predador do que ao outro. Secundariamente, aventamos a natureza sinérgica da interação entre esses predadores, aumentando assim o efeito negativo sobre os detritívoros potencializando a cascata trófica sobre os processos ecossistêmicos (Figura 1C). De forma contrária, também é possível uma interação antagonística onde há a supressão da densidade ou comportamental do predador aquático pelo terrestre, amenizando assim o efeito em cascata ocasionado pelo predador aquático (Figura 1C). Nossa terceira hipótese é de que a cascata trófica sobre a taxa de fragmentação de detritos e o fluxo de N detrito-bromélia também seja mais intensa quando ocasionada pelo predador aquático do que pelo predador terrestre e a cascata produzida pela interação entre eles possa ser intensificada pelo sinergismo ou amenizada pelo antagonismo da interação. Nossa última predição também condiz com os efeitos em cascata supracitados, porém sobre a quantidade total de N ($^{15}\text{N} + ^{14}\text{N}$) nas folhas e o crescimento da bromélia, ou seja, uma maior influência negativa do predador aquático em relação ao terrestre e maior ou menor dependendo do efeito interativo dos predadores.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e organismos

O estudo foi conduzido no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no litoral sul do Estado de São Paulo, Brasil. A coleta dos organismos e o experimento foram realizados em uma área de restinga com dossel contínuo (25°4'21.83"S, 47°55'25.45"W) onde predominam espécies arbóreas da Família Myrtaceae e, no sub-bosque, bromélias e orquídeas. A bromélia tanque *Quesnelia arvensis* (Bromeliaceae, Bromelioideae) é a mais abundante e está densamente distribuída pela área. Esta espécie é uma bromélia de grande porte que pode acumular mais 2,8L de água (Romero & Srivastava 2010) e capaz de hospedar uma fauna aquática e terrestre diversa (Cotgreave *et al.* 1993, Romero & Srivastava 2010).

O sistema de estudo compreendeu a fauna aquática associada à bromélia-tanque *Q. arvensis*, assim como o predador generalista terrestre bromelícola *Corinna demersa* (Araneae, Corinnidae). A guilda dos detritívoros utilizados neste estudo foi composta pelas larvas aquáticas de dípteros (Chironomidae, Culicidae e Limoniidae), coleópteros (Scirtidae) e tricóptero *Phylloicus bromeliarum* (Calamoceratidae). Apesar dos filtradores (Culicidae) não participarem diretamente da quebra dos detritos, optamos por tratá-los como detritívoros, pois tendem a consumir partículas orgânicas mais finas suspensas na coluna d'água ou aderidas à superfície dos detritos. Estes organismos foram selecionados para o estudo por abrangerem grande parte da biomassa e grupo funcionais de detritívoros encontrados naturalmente nos tanques de *Q. arvensis* (obs. pessoal). Optamos em utilizar mais de uma espécie de chironomídeos

e culicídeos, pois a manipulação para a diferenciação entre as espécies poderia causar injúrias e alterações comportamentais ou fisiológicas nos indivíduos experimentais.

Os chironomídeos utilizados no estudo foram *Polypedilum marcondesi*, *P. kaingang* e *Chironomus* aff. *detriticula* (Chironomidae, Chironominae), estes são coletor-catadores de partículas de matéria orgânica das quais se alimentam e constroem casulos utilizados como abrigos. As espécies de mosquitos do gênero *Wyeomyia* (*Phoniomyia*) spp. e *Culex* (*Microculex*) spp. (Culicidae) são filtradores de particulados mais finos da matéria orgânica suspensa e se movimentam livremente pela coluna d'água. O último grupo de díptero presente no experimento é representado pela espécie *Trentepohlia* sp. (Limoniidae), um picador de partes maiores de detritos (e.g. folhas inteiras) e comumente encontrado aderidos a elas. As larvas das duas espécies de besouros, *Scirtes* spp. (Scirtidae), são raspadoras e forrageiam ativamente sobre a superfície dos detritos e das partes submersas das folhas que formam o tanque da bromélia. O tricóptero *P. bromeliarum* (Calamoceratidae) é um importante picador de detritos dentro do microecossistema bromelícola. Os detritos que servem de alimento também são utilizados na construção do casulo ocupado durante toda sua fase larval (obs. pessoal) que promove proteção mecânica e camuflagem contra a predação (Peckarsky 1982). Todos os organismos detritívoros foram utilizados em abundâncias próximas às encontradas naturalmente em bromélias de tamanhos similares às bromélias experimentais.

O predador aquático, a larva de *Leptagrion andromache* (Zygoptera, Coenagrionidae), é uma espécie que utiliza exclusivamente fitotelmatas de bromélias para seu desenvolvimento larval (Muzon et al. 2009). As larvas do gênero *Leptagrion*

são classificadas como escaladoras (Carvalho & Nessimian 1998), ou seja, se deslocam verticalmente pelas paredes do fitotelmata ou nos detritos neles acumulados (Cummins *et al.* 2008) assim como entre os fitotelmatas da mesma bromélia e entre plantas diferentes (obs. pessoal).

A aranha *Corinna demersa*, recentemente descrita (Rodrigues & Bonaldo 2014), possui hábito estritamente bromelícola e utiliza este microhabitat durante todo seu ciclo de vida (ver Capítulo 1). A espécie também apresenta adaptações morfológicas que lhe beneficia na utilização do habitat, é o caso da presença abundante de cerdas hidrofóbicas em seu opistossoma que atuam na formação de um *plastron* (ver em Crisp & Thorpe 1948) que lhe propicia a respiração durante a submersão no fitotelmata (G. C. O. Piccoli e G. Q. Romero, dados não publicados, Figura 2A). Este comportamento de submersão pode ser utilizado na fuga perante o risco de predação e também para a captura de presas aquáticas (G. C. O. Piccoli e G. Q. Romero, dados não publicados). O abrigo é utilizado para proteção, reprodução e na atividade de forrageio. Neste último, a aranha se situa dentro do abrigo para emboscar presas, porém este modo de forrageio também é utilizado fora do abrigo em outras axilas foliares, assim como a espreita voltada para a linha d'água para a captura de organismos aquáticos (ver Capítulo 1).

Efeitos dos predadores sobre a sobrevivência dos detritívoros e processos ecossistêmicos bromelícolas: desenho experimental

Manipulamos as diferentes configurações de predadores, suas presas e os detritos utilizados como recurso por elas em bromélias experimentais acondicionadas em caixas de exclusão. Cada caixa de exclusão era constituída por uma estrutura

retangular de arame e uma tela de tecido que permitia moderada passagem de luz, ambos fixados ao vaso onde foi plantada coada bromélia experimental (Figura 2C). Uma armadilha do tipo “covo” foi colocada no topo de cada caixa para a captura dos adultos dos detritívoros emergidos durante o experimento. Utilizamos 48 bromélias dispostas em 12 blocos aleatorizados com quatro tratamentos, cada um com uma diferente topologia da cadeia alimentar; (i) detritos + detritívoros; (ii) detritos + detritívoros + predador aquático; (iii) detritos + detritívoros + predador terrestre; (iv) detritos + detritívoros + predador aquático + predador terrestre. Este experimento foi realizado entre os meses de janeiro e março de 2010 e teve a duração de 35 dias.

Previamente à execução do experimento, selecionamos e coletamos na área de estudo as bromélias experimentais com tamanhos semelhantes entre si. Em seguida, lavamos as plantas minuciosamente para a retirada de todos os organismos e detritos de seus fitotelmatas e as plantamos nas caixas exclusão, onde permaneceram por 60 dias antes do início do experimento. Este tempo foi suficiente para nos certificarmos de que possíveis larvas ou ovos remanescentes eclodissem e/ou completassem seu ciclo larval e para adaptação da planta à caixa de exclusão. Com o término do período preparatório para o experimento, retiramos as bromélias das caixas e as lavamos novamente. Em seguida mensuramos o volume máximo de capacidade de suporte de água (média=366,53 ml; DP \pm 42,6 ml) e o número de folhas (média= 20,82; DP \pm 1,55). Mensuramos também o comprimento de três folhas previamente definidas com o auxílio de uma haste fina e flexível.

Para o início do experimento replantamos cada bromélia na caixa de exclusão e, em seguida, adicionamos água não clorada filtrada até sua capacidade máxima de

suporte. Primeiramente, adicionamos porções de folhas previamente secas e pesadas de *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) (média=0,24 g; SD \pm 0,002 g) e *Ocotea pulchella* (Lauraceae) (média=0,57 g; SD \pm 0,009) distribuídas igualmente entre as axilas foliares das bromélias. Apesar de diferirem no peso médio os dois tipos de detritos eram similares em números de folhas inteiras, aproximadamente 15 folhas por porção. Ambos os tipos são comumente encontradas na área de estudo e no interior das bromélias. Os detritos de *E. uniflora* e *O. pulchella* diferem em suas áreas específicas foliares (AEF) possuindo, respectivamente, os valores de AEF=97,77 cm².g⁻¹ \pm 27,3 (G. Migliorini, com. pess.) e AEF=67,9 cm².g⁻¹ \pm 5,0 (Boerger & Wisniewski 2003). A área específica da folha infere o investimento da planta em defesas estruturais (e.g. teor de lignina) interferentes na palatabilidade, ou seja, quanto menor o valor da AEF menor sua palatabilidade (Cornelissen *et al.* 2003) Além de utilizados na taxa de decomposição, os detritos de *E. uniflora* foram enriquecidos (Apêndice A) com isótopo de nitrogênio (¹⁵N) para a análise dos efeitos dos tratamentos sobre o fluxo de nitrogênio dos detritos para a bromélia.

Posteriormente, adicionamos dez chironomídeos, cinco de culicídeos, três limonídeos, três scirtídeos e dois tricópteros. No dia seguinte, adicionamos nos tratamentos condizentes, uma larva de *L. andromache* (média do comprimento corporal = 11,3 mm \pm 0,21 mm) e uma fêmea adulta de *C. demersa*. Simulamos uma colonização natural dos detritívoros no 18º dia de experimento adicionando cinco chironomídeos, dois culicídeos, um limonídeo, dois scirtídeos e um tricóptero. As abundâncias utilizadas na colonização foram reduzidas em relação à quantidade inicial para evitar a competição entre detritívoros dentro dos fitotelmatas. Após a finalização da montagem, disponibilizamos os blocos na área de estudo com uma distância

mínima de 20 metros entre eles (Figura 2B). Vistoriamos o experimento diariamente para a coleta e fixação (álcool hidratado 70%) dos adultos emergentes capturados nas armadilhas.

Ao término do experimento, cada planta foi retirada dos vasos e, logo após a mensuração final do crescimento foliar e do número de folhas, retiramos três folhas para análise da absorção de ^{15}N pela bromélia e concentração de N ($\mu\text{g N mg}^{-1}$ de N em tecido seco da planta). Em seguida, dissecamos a bromélia folha por folha e as lavamos sobre uma bandeja com água. Logo após, recolhemos as partes inteiras dos detritos, separando-os quanto ao tipo e condicionando-os em sacos de papel para posterior secagem e pesagem. Em seguida, coletamos os organismos remanescentes. Para verificarmos se a presença da aranha interfere na ocorrência de mudas de *L. andromache*, coletamos e quantificamos suas ecdises.

Assumimos que a sobrevivência de cada grupo de detritívoros como a razão entre a abundância de sobreviventes (*i.e.* larvas remanescentes e adultos capturados) e o total de larvas utilizadas no experimento. Aferimos a fragmentação de detritos pelo percentual de perda de biomassa em relação ao peso inicial, sendo a fragmentação total obtido pelo percentual da soma dos valores dos dois tipos, *O. pulchella* e *Eugenia uniflora*. Determinamos o fluxo de ^{15}N dos detritos de *E. uniflora* e a bromélia pelo $\delta^{15}\text{N}$ encontrado nas folhas de *Q. arvensis* e a concentração de N pelo percentual de N por grama de biomassa seca das folhas de *Q. arvensis*. Para variáveis referentes ao crescimento vegetativo da bromélia analisadas, obtivemos a média da diferença entre o comprimento foliar inicial e final das três folhas e o número bruto para a produção de novas folhas.

Análises estatísticas

Verificamos o efeito de cada predador e da presença de ambos sobre a sobrevivência dos detritívoros utilizamos uma análise de variância multivariada (Manova) com teste de Pillai. Consideramos os tratamentos como fator fixo e o percentual de sobrevivência dos detritívoros como variáveis dependentes. Para compararmos os efeitos dos tratamentos sobre cada grupo de detritívoros utilizamos um Modelo Linear de efeito misto (Lme), com os tratamentos como efeito fixo e o bloco como efeito aleatório. Quando necessário comparamos os tratamentos com o teste *a posteriori* de Tukey ($P < 0,05$). Utilizamos o mesmo teste multivariado e univariado para acessarmos os efeitos dos tratamentos sobre os processos ecossistêmicos e crescimento da bromélia, considerando a fragmentação de detritos, quantidade de nitrogênio e $\delta^{15}\text{N}$, crescimento foliar e número de folhas novas como variáveis dependentes.

Evidenciamos a diferença no número de ecdises das larvas de *L. andromache* entre os tratamentos com presença e ausência de *C. demersa* com um Modelo Generalizado Linear Misto (Glm) devido à distribuição binomial da variável resposta (*i.e.* ocorrência de mudas de *L. andromache*). Utilizamos a presença de *C. demersa* como variável preditora e o bloco como fator aleatório. Previamente a esta análise foram feitas as validações do modelo pela verificação da dispersão dos dados.

Explicamos a relação direta dos efeitos dos predadores sobre os detritívoros e suas relações indiretas sobre os processos ecossistêmicos e crescimento vegetativo da bromélia com um procedimento multivariado de modelos de equações estruturais (SEM), representados em uma análise de rota (*Pathway analysis*). Utilizamos a

presença/ausência dos predadores como variáveis independentes e, a sobrevivência dos detritívoros com (tricíptero) e sem (outros grupos somados) proteção mecânica contra predadores, fragmentação total dos detritos, $\delta^{15}\text{N}$ e número de novas folhas como variáveis independentes. Adicionalmente, analisamos com SEM o efeito da presença de *C. demersa* sobre a quantidade de exúvias de *L. andromache*.

Previamente às análises, inspecionamos a distribuição dos dados graficamente quanto a normalidade, homocedasticidade e outliers usando histogramas, boxplots, resíduos vs. valores preditos, q-q plots e Cook's D. As análises foram feitas em ambiente e linguagem com o programa R versão 3.0.2 (R Development Core Team 2014) usando os pacotes *nlme* (Pinheiro & Bates 2007) para a estatística univariada (Lme), o pacote *glmmadmb* (Fournier *et al.* 2012) para o Glmm. Os Modelos de equação estrutural (SEM) padronizados foram obtidos com o pacote *lavaan* (Rosseeel 2012), usando maximum likelihood (ML) como estimador.

RESULTADOS

Efeitos dos predadores sobre a sobrevivência dos detritívoros e processos ecossistêmicos bromelícolas

Em relação aos valores obtidos no tratamento controle, as presenças dos predadores reduziram (Tabela 2) a sobrevivência de todos os detritívoros, sendo reduzida intensamente pelo predador aquático (77%), moderadamente pelo predador terrestre (27,4%), e com a presença de ambos de maneira intermediária (47%), resultados também visíveis com a análise multivariada (MANOVA, $P < 0,001$; Tabela 1A). As análises univariadas mostraram que cada predador afetou em diferentes

intensidades cada grupo de detritívoros (Tabela 2, Figura 4). A sobrevivência dos chironomídeos foi reduzida tanto por *L. andromache* e quanto por *C. demersa* separadamente e conjuntamente (Tabela 2, Figura 4). Quanto aos culicídeos, sua sobrevivência foi reduzida apenas nos dois tratamentos em que o predador aquático esteve presente (Tabela 2, Figura 4). Ambos os predadores reduziram a sobrevivência dos limonídeos (Tabela 2, Figura 4) e dos scirtídeos (Tabela 2, Figura 4). A sobrevivência dos tricópteros foi afetada apenas por *C. demersa*, tanto separadamente como em associação com *L. andromache* (Tabela 2, Figura 4). Os efeitos negativos de *L. andromache* sobre os dípteros detritívoros foram reduzidos na presença de *C. demersa* (Tabela 2, Figura 4), evidenciados pela interação antagonística entre os dois predadores. Não capturamos nenhum adulto de *L. andromache* durante o experimento e em apenas um dos doze blocos não encontramos a larva de *L. andromache* no tratamento em que co-ocorria com *C. demersa*, neste caso inferimos a ocorrência de um evento de predação pela aranha. A presença de mudas de *L. andromache* encontradas no tratamento onde apenas ele esteve presente foi maior do que no tratamento em que esteve associado com *C. demersa* (sem aranhas: 92%; com a presença de aranhas: 25%; GLMM, $z = -1,99$; $P = 0,046$).

A análise multivariada indicou os efeitos individuais de *L. andromache* e de *C. demersa* sobre as variáveis referentes aos processos ecossistêmicos (Tabela 1B), com a ausência de efeitos da interação entre ambos. A fragmentação total dos detritos foi reduzida principalmente pela presença do predador aquático, tanto sozinho quanto na presença do predador terrestre (Tabela 2, Figura 5). Entretanto, quando analisados separadamente, a fragmentação dos dois tipos de detritos foram afetadas diferentemente pelos predadores (Tabela 2, Figura 5). A perda de biomassa de *O.*

pulchella foi menor apenas na presença simultânea dos dois predadores, enquanto a de *E. uniflora* foi afetada negativamente quando apenas *L. andromache* esteve presente (Tabela 2, Figura 5). O delta de ^{15}N nas folhas da bromélia foi afetado negativamente por ambos os predadores individualmente e conjuntamente (Tabela 2, Figura 6). A quantidade total de nitrogênio encontrado nas folhas das bromélias foi reduzida apenas quando o predador terrestre e aquático co-ocorreram (Tabela 2, Figura 6). Quanto ao crescimento vegetativo da bromélia, o crescimento foliar não foi afetado por nenhum dos predadores, porém, a produção de folhas novas foi menor na presença de *C. demersa* separadamente e em conjunto com *L. andromache* (Tabela 2, Figura 6).

Os Modelos de equações estruturais (SEM) corroboram com os resultados obtidos com as análises univariadas. Os resultados (Figura 7A) demonstraram o forte efeito negativo do predador terrestre sobre a presa que apresenta proteção e do predador aquático sobre as presas sem proteção. Houve também uma correlação direta entre os detritívoros sem proteção e a fragmentação de detritos, e entre esta o fluxo de N detrito-bromélia. O efeito indireto negativo dos predadores sobre o fluxo de N do predador terrestre foi mais intenso do que o efetuado pelo predador aquático, que foi marginalmente significativo. A análise mostrou ainda um forte efeito negativo de *C. demersa* e um efeito positivo menos intenso de *L. andromache* sobre a produção de folhas novas. Corroborando com os resultados do Glmm, o SEM demonstrou um forte efeito negativo da presença de *C. demersa* sobre o número de exúvias de *L. andromache* (Figura 7B).

DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstraram como os predadores de dentro e de fora do ambiente aquático, assim como a interação entre eles, diferem nos efeitos sobre a estrutura da cadeia e na cascata trófica sobre processos ecossistêmicos contidos no microecossistema aquático bromelícola. De maneira geral, o efeito negativo do predador aquático sobre as presas aquáticas é mais forte do que o ocasionado pelo predador terrestre. Porém, a defesa contra a predação apresentada pelo tricóptero é eficiente contra o predador aquático, mas não contra o terrestre que reduz sua sobrevivência. A coocorrência destes predadores impactou de maneira intermediária os detritívoros, o que configurou em uma interação antagonística entre eles que resultou na supressão do desenvolvimento do predador aquático. Isto foi refletido na cascata sobre a fragmentação total de detritos, que foi mais intensa apenas na presença do predador aquático e amenizada na presença do predador terrestre. Porém, o tipo do detrito interferiu na cascata resultante da interação entre os predadores, que foi amortecida pelo antagonismo da interação em *E. uniflora* e intensificada pelo efeito do predador terrestre sobre o tricóptero em *O. pulchella*. Os predadores reduziram fortemente o fluxo de N e apenas a interação entre eles diminuiu a concentração de N nas folhas das bromélias. Quanto à resposta do crescimento vegetativo da bromélia, apenas a presença do predador terrestre resultou em uma baixa produção de novas folhas. Com essas informações, esse estudo demonstrou o contraste entre as cascatas intra e interecossistêmicas ocasionadas por predadores, além da relação destes efeitos com a identidade das presas e a qualidade do recurso basal. Adicionalmente, mostramos a capacidade do predador terrestre em interferir negativamente no crescimento vegetativo da bromélia.

O contraste da intensidade dos efeitos negativos dos predadores sobre os detritívoros nas cadeias tritróficas (Abrams 1995) corroboram com a nossa primeira predição de que na comunidade total, o predador aquático exerce um maior impacto sobre as presas em comparação ao predador terrestre. Porém, estes efeitos são diferentes quando examinados cada grupo de presa. A diferença na intensidade da predação pode ser explicada por características inerentes a utilização do habitat por estes predadores e suas presas, assim como pela história de vida destes organismos. Por dividirem o mesmo espaço, um predador de dentro do ecossistema aquático possui maior chance de encontrar suas presas, como o caso de *L. andromache* e de alguns grupos de detritívoros aquáticos. As larvas de odonatas são tidas como generalistas e exercem uma forte influência negativa sobre os principais grupos de detritívoros bromelícolas, como larvas de chironomídeos e limonídeos (Srivastava 2006, Srivastava & Bell 2009, Starzonski *et al.* 2010, Atwood *et al.* 2014, Petermann *et al.* 2014). Estes dípteros ficam aderidos aos detritos ou nas folhas das bromélias e ocupam tubos construídos com pequenas partículas orgânicas (Starzonski *et al.* 2010, obs. pess.) e podem ocupar a conjuntura das folhas que formam os tanques. Estes fatores podem dificultar tanto a percepção quanto o acesso a estes organismos pela aranha, diminuindo o efeito predatório sobre eles. Quanto aos culicídeos, é provável que seu pequeno tamanho associado a sua mobilidade dificultem sua captura pela aranha, com os eventos predatórios restritos a adultos recém emergidos. Os besouros scirtídeos por sua vez, tiveram sua sobrevivência afetada de maneira equivalente por ambos os predadores. As larvas desses besouros movem-se ativamente pela superfície dos detritos e das partes submersas das folhas das bromélias, além de utilizarem as partes não submersas para empupar (obs. pess.), o que provavelmente beneficia a

predação por *C. demersa*. Um caso inverso ao esperado foi o do tricóptero *P. bromeliarum* que, por apresentar uma proteção física contra predadores, não é afetado diretamente pelo predador aquático, mas sim pelo predador terrestre. A característica protetora do casulo de detritos é eficiente contra a predação por *L. andromache* (Johansson & Johansson 1992, Ferry *et al.* 2012), por outro lado, esta defesa não foi suficiente para evitar o predador terrestre, que possui uma digestão extracorpórea (Foelix 2011). O comportamento de manipulação dos detritos desenvolvido pela aranha pode ter aumentado a percepção deste tipo de presa pelo predador, diminuindo assim, a eficiência da camuflagem do casulo.

Neste contexto, *C. demersa* se mostra frequentemente participativa da cadeia trófica aquática bromelícola, assim como evidenciado para outras aranhas residentes em fitotelmatas (Chua & Lim 2012). Apesar do efeito total do predador aquático ser mais forte, nossos resultados demonstram que a intensidade do efeito sobre os detritívoros causados pelo predador aquático e terrestre é dependente da identidade dos predadores e presas e das estratégias antipredatórias apresentadas por elas. Isso demonstra a necessidade de futuros estudos de como a diversidade e a abundância de presas podem influenciar os efeitos intra e inter ecossistêmicos dos predadores.

Na natureza é comum a coocorrência destes predadores aquático e terrestre na mesma bromélia, e com isso a interação entre eles. Apesar da complementaridade na predação sobre a comunidade com diferentes tipos de presas, nossos dados sugerem que interação entre estes predadores seja preponderantemente antagonística (Lima & Dill 1990, Schmitz 2007). Isso pode ser aferido pela amortização da redução da sobrevivência total dos detritívoros, principalmente sobre os dípteros, na presença de

ambos predadores em relação ao efeito individual do predador aquático (Sih *et al.* 1998). Devido à baixa predação de *C. demersa* sobre *L. andromache*, sugerimos que o efeito indireto positivo sobre os dípteros detritívoros seja devido a alterações comportamentais de *L. andromache* perante a percepção da presença de *C. demersa* com a finalidade de reduzir o risco de predação (Lima 1998, Lind & Cresswell 2005). Por exemplo, como estratégia antipredatória os culicídeos se deslocam verticalmente na coluna d'água e tendem a ficar mais próximo da superfície (Juliano & Gravel 2002) e podem desenvolver este comportamento apenas com indícios da presença do predador aquático (Hammil *et al.* 2014). Conseqüentemente, *L. andromache* necessitaria se posicionar mais próximo da superfície para a captura dos culicídeos e, assim, ficar mais susceptível a percepção por *C. demersa*. Logo, para reduzir o risco de predação por *C. demersa*, *L. andromache* pode se localizar mais ao fundo o que diminuiria a chance de captura dos culicídeos. De outra maneira, ao esgotar o recurso alimentar de um fitotelmata, *L. andromache* necessita se deslocar para outra axila em busca de presas como chironomídeos e limonídeos que ficam aderidos aos detritos e a diminuição desse deslocamento também pode ser uma estratégia antipredatória. Porém, a diminuição do deslocamento pode não ser o suficiente para beneficiar os scirtídeos, que se deslocam frequentemente. Essa alteração da atividade perante o risco de predação resulta em um custo ao indivíduo, como redução do comportamento de forrageamento, taxa de alimentação e crescimento (Sih 1980, Sih 1992, Lima 1998, Relyea 2002, Creel & Christianson 2008). Em coocorrência com *C. demersa*, tanto a diferença na sobrevivência dos detritívoros quanto o desenvolvimento de *L. andromache* (*i.e.* ocorrência de exúvias) suportam a hipótese de diminuição da atividade do predador aquático como custo do comportamento antipredatório. Assim

como o baixo índice de predação do predador aquático pelo terrestre no experimento e bioensaios sugere a eficiência deste comportamento em evitar a predação pela aranha.

Esta modificação de interação nas relações entre predadores de topo e predadores intermediários já foi evidenciada em ambientes aquáticos (Huang & Sih 1990, 1991, Wissinger & McGrady 1993), porém em ambientes terrestres parece haver prevalência da predação intraguilda como força moduladora das interações entre predadores (Finke & Denno 2003, 2004). Assim, nossos resultados são a primeira indicação de uma modificação de interação entre um predador aquático e suas presas pela presença do predador terrestre. Ademais, este estudo serve de subsídio para estudos comportamentais (*e.g.* percepção de risco de predação e estratégias antipredatórias) e ecológicos (*e.g.* complexidade estrutural do habitat) sobre efeitos de múltiplos predadores sobre suas presas em um contexto inter ecossistêmico.

Os efeitos negativos em diferentes intensidades dos predadores sobre os detritívoros influenciaram as cascatas tróficas sobre os processos ecossistêmicos, sendo a fragmentação de detritos a primeira afetada. A forte correlação entre a fragmentação total e os detritívoros sem proteção está relacionada como a maior abundância e abrangência funcional dos organismos presentes nesse grupo. Logo, o efeito negativo causado pelo predador aquático sobre os detritívoros sem proteção é a cascata com maior influência sobre a fragmentação total de detritos, corroborando com nossa segunda predição e premissas de outros estudos em fitotelmatas bromelícolas (Srivastava 2006, Atwood *et al.* 2014). Porém quando analisamos a fragmentação de cada tipo de detrito separadamente, identificamos que os efeitos

complementares de ambos predadores sobre os detritívoros promovem uma cascata sobre a fragmentação de *O. pulchella*. Em relação à fragmentação de *E. uniflora*, há um relaxamento da cascata devido a interação antagonística entre os predadores sobre os detritívoros sem proteção. Esta influência da qualidade do detrito pode ser atribuída, primeiramente, às diferenças em traços funcionais entre elas, como a AEF que pode ter resultado em uma seletividade no consumo por parte dos detritívoros (Graça *et al.* 2001). A AEF de *O. pulchella* é menor que a de *E. uniflora*, que infere em uma maior resistência (Cornelissen *et al.* 2003) à ação da fragmentação pelos picadores sobre *O. pulchella*. Assim, a cascata sobre *O. pulchella* quando ambos os predadores estão presentes pode ser o resultado dos efeitos dos predadores sobre os dois principais picadores, o limonídeo e o tricóptero. Estes resultados demonstram uma relação entre o efeito diferencial dos predadores sobre os detritívoros e a qualidade do recurso basal como fatores influentes na intensidade da cascata trófica interecossistêmica.

O processo ecossistêmico subsequente afetado foi o fluxo de ^{15}N proveniente dos detritos para a bromélia, aferido pelo $\delta^{15}\text{N}$ absorvido pela bromélia. Os predadores, tanto individualmente quanto cocorrentes, afetam negativamente o fluxo de N, principalmente a presença do predador terrestre. Este efeito negativo pode ser explicado pela dependência do fluxo à fragmentação de *E. uniflora* sendo passível do efeito em cascata ocasionado pelos predadores (Schmitz *et al.* 2010). Porém, o efeito negativo deveria ser evidente apenas na presença de *L. andromache*, o que nos leva a inferir a existência de mecanismos indiretos da presença de predadores influente sobre o fluxo de ^{15}N detrito-bromélia. É provável que indícios da presença (*e.g.* compostos químicos) dos predadores possam ter resultado na redução na taxa de forrageamento dos detritívoros (Stief & Holker 2006), diminuindo a taxa de consumo

(Short & Holomuski 1992, Trussell *et al.* 2003) *per capita* de *E. uniflora*. O stress causado pelo risco de predação (Creel & Christianson 2008) pode modificar a fisiologia da presa como custo do comportamento antipredatório (Trussell *et al.* 2006), alterando a razão C:N:P dentro da presa e em suas excretas (Schmitz *et al.* 2010) e influenciando indiretamente o fluxo de N. Assim, ambos predadores promovem dois mecanismos já conhecidos do controle de predadores sobre a dinâmica de nutrientes, via cascata trófica pelo consumo das presas e, mais intensamente, via alteração de comportamento das presas perante o risco de predação (Schmitz *et al.* 2010). O resultado mais atenuante do predador terrestre sobre o fluxo de N detrito-bromélia via alterações comportamentais das presas, pode ser explicado pela maior mobilidade da aranha. Isto pode acarretar em uma maior dispersão de indícios químicos da presença do predador dentro dos fitotelmatas da bromélia, tornando a cascata interecossistêmica mais intensa do que a intraecossistêmica. Nossos resultados contrapõem com a hipótese da aceleração do fluxo de N detrito-bromélia por meio da excreção, principalmente pelo predador aquático (Ngai & Srivastava 2006) e levantam evidências de novos mecanismos de participação dos predadores na dinâmica de nutrientes dentro de fitotelmatas bromelícolas, principalmente no contexto interecossistêmico.

Assim com o fluxo de ^{15}N , a concentração de N total nas folhas da bromélia pode ter sido influenciada pela cascata trófica, corroborando nossa última predição. Porém, apenas a cascata desencadeada pela interação dos predadores reduziu o percentual de N total nas folhas das bromélias, podendo estar mais relacionada com a fragmentação de *O. pulchella*. Este resultado reforça a ideia de alteração comportamental dos detritívoros e da seletividade do tipo de detrito, principalmente

sobre os picadores. No entanto, o crescimento vegetativo da bromélia não acompanhou a concentração de N total, e os efeitos em cascata não demonstraram ser influentes sobre o crescimento foliar, pelo menos em um curto período. Entretanto, a produção de folhas novas foi afetada negativamente, principalmente na presença de *C. demersa*. Apesar de não evidenciado o papel benéfico dos predadores na aceleração de fluxo N detrito-bromélia, a redução da produção de folhas pode estar relacionada à diferença na dissolução de compostos nitrogenados orgânicos (*e.g.* uréia e ácido úrico) e inorgânicos (*e.g.* amônia e nitratos) na água contida em seus fitotelmatas (Benzing & Renfrow 1974, Leroy *et al.* 2015) provenientes das excretas dos organismos envolvidos. Larvas aquáticas de insetos excretam maior quantidade amônia em relação a outros compostos nitrogenados (Grimm 1988), enquanto às excretas de aranhas formadas em sua maior parte por ácido úrico, um composto quase insolúvel em água (Foelix 2011). A insolubilidade pode ser um fator importante para a discrepância dos nossos dados e o conhecimento sobre a interação mutualística nutricional entre aranhas e bromélias (Romero *et al.* 2006, Gonçalves *et al.* 2011). Estes estudos demonstram a relação positiva do aumento de N oriundo de excretas e de aranhas absorvido pela bromélia *Bromelia balansae* e sua taxa de crescimento foliar (Romero *et al.* 2006, Gonçalves *et al.* 2011). No entanto, *B. balansae* não acumula água em suas bainhas e possui o mecanismo fotossintético C₃ no que se difere de *Q. arvensis*, uma bromélia CAM com fitotelmatas. Em um estudo comparativo, Gonçalves e colaboradores (2011) verificaram que *Aechmea distichantha*, uma bromélia CAM e com fitotelmatas, tende a alocar o N proveniente das fezes das aranhas para uma condição de stress nutricional do que utilizá-lo em seu crescimento foliar, como *B. balansae*. Este mecanismo pode ser o mesmo utilizado por *Q. arvensis*, devido ao baixo

número de folhas produzidas pelas bromélias com apenas *C. demersa*. É possível também que o N proveniente da amônia excretada pelos organismos aquáticos seja absorvido e assimilado mais rapidamente pela bromélia do que o ácido úrico e guanina excretados pela aranha, que necessitaria da mineralização do N em formas mais simples por microorganismos (Gonçalves *et al.* 2014). Adicionalmente, os possíveis efeitos indiretos sobre a fisiologia dos picadores desencadeados pela presença de *C. demersa* podem contribuir para um déficit de amônia no sistema. Logo, as relações entre efeitos não letais de predadores intra e interecossistêmicos, cascatas tróficas sobre a fragmentação de detritos e disponibilização de nutrientes e crescimento vegetativo da bromélia são complexas e necessitam de novos estudos, principalmente associando microorganismos a estes fenômenos.

Um dos principais pontos dentro da discussão que envolve as cascatas tróficas está na necessidade de distinção entre cascatas tróficas em níveis específicos e em níveis de comunidade (Polis 1999, Polis *et al.* 2000) e este estudo reforça esta necessidade em alguns pontos, mas exclusivamente em um contexto interecossistêmico. Primeiro, as variações morfológicas e comportamentais dentro da comunidade de presas compartilhadas são moduladoras não apenas das diferenças entre os efeitos letais causados por predadores de diferentes ambientes, mas também da interação entre eles. Segundo, em uma cadeia trófica detritívora a diversidade do recurso basal, que agrega variações em seus traços funcionais, tem o potencial de alterar a intensidade das cascatas tróficas causadas pelos predadores terrestres e aquáticos individualmente e também pelos seus efeitos interativos. Dentre a variedade dos efeitos de predadores na cadeia detritívora, ressaltamos a importância de novos estudos sobre a dinâmica da cadeia trófica intra e interecossistêmica, biologia dos

organismos e microorganismos na promoção do mutualismo nutricional entre a fauna associada e bromélias-tanque.

Agradecimentos

Agradecemos à H. A. Rocha Junior e C. A. P. Neves pelo auxílio nos trabalhos de campo e aos funcionários e moradores locais do PEIC – Núcleo Pererinha pelo auxílio logístico durante o desenvolvimento do estudo. Este projeto foi financiado pela FAPESP (Proc. Nº 2010/51636-4). G.C.O. Piccoli agradece ao PPG em Biologia Animal (UNESP/IBILCE) pela contemplação da bolsa de estudos pela CAPES durante a realização do trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abrams, P.A. 1995. Implications of dynamically-variable traits for identifying, classifying, and measuring direct and indirect effects in ecological communities. *American Naturalist* 146:112-134.

Abrams, P.A., B.A. Menge, G.G. Mittelbach, D. Spiller & P. Yodzis. 1996. The role of indirect effects in food webs. Pages 371–395 in G. Polis and K. O. Winemiller, editors. *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.

Atwood, T.B., E. Hammil & D.S. Sirivastava. 2014. Competitive displacement alters top-down effects on carbon dioxide concentrations in a freshwater ecosystem. *Oecologia* 175:353-361.

Baxter, C.V., K.D. Fausch, M. Murakami & P.L. Chapman. 2004. Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* 85:2656–2663.

Benzing, D.H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.

Benzing, D.H. & A. Renfrow. 1974. The mineral nutrition of Bromeliaceae. *Botanical Gazette* 134:281–288.

Benzing, D.H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.

Borer, E.T., E.W. Seabloom, J.B. Shurin, K.E. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper & B.S. Halpern. 2005. What determines the strength of a trophic cascade. *Ecology* 86:528-537.

Burdon, F.J. & J.S. Harding. 2008. The linkage between riparian predators and aquatic insects across a stream-resource spectrum. *Freshwater Biology* 53:330–346.

Byrnes, J., J.J. Stachowicz, K.M. Hultgren, A.R. Hughes, S.V. Olyamik & C.S. Thornbert. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behavior. *Ecology Letters* 9:61-71.

- Carvalho, A.L., & J.L. Nessimiam. 1998. Odonata do estado do Rio de Janeiro, Brasil: Hábitats e Hábitos das larvas. pp. 3-28 *em* Nessimian, J.L. & A.L. Carvalho (eds.). Ecologia de insetos aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Chua, T.J.L. & M.L.M. Lim. 2012. Cross-habitat predation in *Nepenthes gracilis*: the red crab spider *Misumenops nepenthicola* influences abundance of pitcher dipteran larvae. *Journal of Tropical Ecology* 28:97-104.
- Cotgrave, P., M.J. Hill & J.A.G. Middleton. 1993. The relationship between body size and population size in tank bromeliad fauna. *Biological Journal of Linnean Society* 49:367-380.
- Cornelissen, J.H.C., S. Lavorel, E. Garnier, S. Díaz, N. Buchmann, D.E. Gurvich, P.B. Reich, H. ter Steege, H.D. Morgan, M.G.A. van der Heijden, J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51:335–380.
- Creel, S. & D. Cristhianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194-201
- Crisp, D.J. & W.H. Thorpe. 1948. The water protecting properties of insect hairs. *Discussion of Faraday Society* 3:210–220.
- Cummins, K.W., R.W. Merrit & M.B. Berg. 2008. Ecology and distribution of aquatic insects. pp. 105 -122 *em* Merrit, R.W, K.W. Cummins & M.B. Berg (eds.). An introduction of aquatic insects of North America (fourth edition). Kendall/Hunt, Dubuque.
- Dobson, A., D. Lodge, J. Alder, G.S. Cumming, J. Keymer & J. McGlade. 2006. Habitat loss, trophic collapse, and the decline of ecosystem services. *Ecology* 87:1915–1924.
- Duffy, J.E. 2003. Biodiversity loss, trophic skew, and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 6:680–687.
- Ferry, E.E., G.R. Hopkins, A.N. Stokes, S. Mohammadi, E. D. Brodie Jr. & B.G. Gall. 2012. Do all portable cases constructed by caddisfly larvae function in defense? *Journal of Insect Science* 13:1-9.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2003. Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivory populations. *Ecological Entomology* 28:67-73.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429:407-410
- Frank, J.H. & L.P. Lounibos. 2008. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews* 1:125-153.
- Foelix, R.F. 2011. *Biology of Spiders* (third edition). Oxford University Press, Oxford.
- Fournier, D.A., H.J. Skaug, J. Ancheta, J. Ianelli, A. Magnusson, M.N. Maunder, A. Nielsen & J. Sibert. 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. *Optimal Methods Software*. 27:233-249.

- Gonçalves, A.Z., H. Mercier, P. Mazzafera & G.Q. Romero. 2011. Spider-fed bromeliads: seasonal and interspecific variation in plant performance. *Annals of Botany* 107:1047–1055.
- Gonçalves, A.Z., F.L. Hoffmann, H. Mercier, P. Mazzafera & G.Q. Romero. 2014. Phyllosphere bacteria improve animal contribution to plant nutrition. *Biotropica* 46:170-174.
- Graça, M.A.S., C. Cressa, M.O. Gessner, M.J. Feio & K.A. Callies. 2001. Food quality, feeding preferences, survival and growth of shredders from temperate and tropical streams. *Freshwater Biology* 46:947-957.
- Greig, H.S. & A.R. McIntosh. 2006. Indirect effects of predatory trout on organic matter processing in detritus-based stream food webs. *Oikos* 112:31-40.
- Greeney, H.F. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. *Journal of Tropical Ecology* 17: 241–260.
- Grimm, N.B. 1988. Role of macroinvertebrates in nitrogen dynamics of a desert stream. *Ecology* 69:1884-1893.
- Hammil, E., T.B. Atwood, P. Corvalan & D.S. Srivastava. 2014. Behavioural responses to predation may explain shifts in community structure. *Freshwater Biology* 60:125-135.
- Hunter, M.D. & 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.
- Huang, C. & A. Sih. 1990. Experimental studies on behaviorally mediated indirect interactions through a shared predator. *Ecology* 71:1515-1522.
- Huang, C. & A. Sih. 1991. Experimental studies on direct and indirect interactions in a three trophic-level stream system. *Oecologia* 85:530-536.
- Ives, A.R., B.J. Cardinale & W.E. Snyder. 2005. A synthesis of subdisciplines: predator–prey interactions, and biodiversity and ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8:102-116.
- Johansson, A. & F. Johansson. 1992. Effects of two different caddisfly case structures on predation by a dragonfly larva. *Aquatic Insects* 14:73-84.
- Juliano, S.A. & M.E. Gravel. 2002. Predation and the evolution of prey behavior: an experiment with tree hole mosquitoes. *Behavioral Ecology* 3:301-311.
- Knight, T.M., M.W. McCoy, J.M. Chase, K.A. McCoy & R.D. Holt. 2005. Trophic cascade across ecosystems. *Nature* 437:880-883.
- Kitching, R.L. 2000. Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge.
- Leroy, C., J.F. Carrias, R. Céréghino & B. Corbara. 2015. The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. *Journal of Plant Ecology* (in press).
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects on ecology of predator-prey interaction.

- Lima, S.L. & L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under risk predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* 68:619-640.
- Lind, J. & W. Cresswell. 2005. Determining the fitness consequences of antipredation behavior. *Behavioral Ecology* 16:945-956.
- Malmqvist, B. 1993. Interactions in stream leaf packs: effects of a stonefly predator on detritivores and organic matter processing. *Oikos* 66:454-462.
- Marczak, L.B., T.M. Hoover & J.S. Richardson. 2007. Trophic interception: how a boundary-foraging organism influences cross-ecosystem fluxes. *Oikos* 116:1651-1662.
- Muzon, J, S.W. Muñoz & R. Campos. 2009. Description of the bromeliad-dwelling final instar larva of *Leptagrion andromache* Hagen in Selys (Zygoptera: Coenagrionidae). *Zootaxa* 2089:65-68.
- Nakano, S., H. Miyasaka & M. Kuhara. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80: 2435-2441.
- Ngai, J.T. & D.S. Srivastava. 2006. Predator accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314:963.
- Omena, P.M. 2014. Effects of predators on bromeliad-aquatic arthropod communities and ecosystem functioning. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 159.
- Pace M.L., J.J. Cole, S.R. Carpenter & J.F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:483-488.
- Peckarsky, B.L. 1982. Aquatic insect predator-prey relations. *BioScience* 32:261-266.
- Petermann, J.S., V.F. Farjalla, M. Jocque, P. Kratina A.A.M. MacDonald, N.A.C. Marino, P.M. Omena, G.C.O. Piccoli, B.A. Richardson, M.J. Richardson, G.Q. Romero, M.Videla & D.S. Srivastava. 2014. Dominant predators mediate the impact of habitat size on trophic structure in bromeliad invertebrate communities. *Ecology* (in press).
- Pinheiro, J., D. Bates, S. DebRoy & D. Sarkar. 2007. Linear and nonlinear mixed effects models. R package version.
- Polis, G.A. 1999. Why are parts of the world green? Multiple factors control productivity and the distribution of biomass. *Oikos* 86:3-15.
- Polis, G.A. & S.D. Hurd. 1996. Allochthonous input across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades: examples form a ocean-land interface. Pp. 275-285. In: *Food-webs: integration of patterns and dynamics* (G.A. Polis & K.O. Winwmler, eds.). Chapman and Hall, New York.
- Polis, G.A., W.B. Anderson & R.D. Holt. 1997. Towards an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review in Ecology and Systematics* 28:289-316.

- Polis, G.A., A.L.W. Sears, G.R. Huxel, D.R. Strong & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 15:473-476.
- Polis, G.A., F. Sanchez-Pinero, P.T. Stapp, W.B. Anderson & M.D. Rose. 2004. Trophic flows from water to land: marine input affects food webs of islands and coastal ecosystems worldwide. In: *Food Webs at the Landscape Level* (eds Polis, G.A., Power, M.E. & Huxel, G.). University of Chicago Press, Chicago, pp. 200–216.
- R Development Core Team. 2014. A language and environment for statistical Computing.
- Relyea, R.A. 2002. Cost of phenotypic plasticity. *The American Naturalist* 159:272-282.
- Richardson, B. A. 1999. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31:321-336.
- Richardson, B.A., M.J. Richardson, F.N. Scatena & W.H. McDowell. 2000. Effects of nutrient availability and other elevational changes on bromeliad Populations and their Invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 16:167-188.
- Richardson, B.A., J.M. Richardson & F.N. Soto-Adames. 2005. Separating the effects of forest type and elevation on the diversity of litter invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Animal Ecology* 74:926-936.
- Rodrigues, B. V. B. & Bonaldo, A. B. 2014. Taxonomic revision of the species group *rubripes* of *Corinna* Koch, 1842 (Araneae, Corinnidae). *Zootaxa* 3815:451-493
- Romero, G.Q., P. Mazzafera, J. Vasconcellos-Neto & P.C.O. Trivelin. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology* 87:803-808.
- Romero, G.Q. & D.S. Srivastava. 2010. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79:1122-1131.
- Rosseel, Y. 2012. Lavaan: an R package for structural equation modeling. *Journal of Statistical Software* 48:1-36.
- Sabo, J.L. & M.E. Power. 2002. River-watershed exchange: effects of riverine subsidies on riparian lizards and their terrestrial prey. *Ecology* 83:1860–1869.
- Schreiber, S. & V.H.W. Rudolf. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology letters* 11: 576–587.
- Schmitz, O. 2007. Predators diversity and trophic interactions. *Ecology* 88:2415-2426.
- Schmitz, O.J. 2008. Effects of predators hunting mode on grassland ecosystem process. *Science* 319:952-954.
- Schmitz, O.J., P.A. Hambäck & A.P. Beckerman. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *The American Naturalist* 155:141-153
- Schmitz, O. J., V. Krivan & O. Ovadia. 2004. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. *Ecology Letters* 7:153–163.

- Schmitz, J.O, D. Hawlena & C. Trussell. 2010. Predator control of ecosystem nutrient dynamics. *Ecology Letters* 13:1199-1209.
- Short, T.M & J.R. Holomuzki. 1992. Indirect effects of fish on foraging behavior and leaf processing by the isopod *Liceus fontinalis*. *Freshwater Biology* 27:91-97.
- Sih, A. 1980. Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands? *Science* 210:1041-1043.
- Sih, A. 1992. Prey uncertainty and the balancing of antipredator and feeding needs. *American Naturalist* 139:1052-1069.
- Sih, A., G. Englund & D. Woster. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. 1998. *Trend in Ecology and Evolution* 13:350-351.
- Srivastava, D.S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S.P. Lawler, T.E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D.C. Schneider & M.K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19:379–384.
- Srivastava, D.S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia* 149:493-504.
- Srivastava, D.S. & T. Bell. 2009. Reducing horizontal and vertical diversity in a foodweb triggers extinctions and impacts functions. *Ecology Letters* 12:1016-1028.
- Shurin J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper & S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785-791.
- Shurin, J.B. & E.W. Seabloom. 2005. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. *Journal of Animal Ecology* 74:1029–1038.
- Shurin J.B., D.S. Gruner & H. Hillebrand. 2006. All wet or dried up? Real difference between aquatic and terrestrial foodwebs. *Proceedings of Royal Society of Biology* 273:1-9.
- Starzomski, B.M., D. Suen & D.S. Srivastava. 2010. Predation and facilitation determine chironomid emergence in a bromeliad-insect food web. *Ecological Entomology* 35:53-60.
- Stief, P. & F. Hölker. 2006. Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. *Ecology* 87:3152-3159.
- Trussell, G.C., P.J. Ewanchuk & M.D. Bertness. 2003. Trait-mediated effects in rock intertidal food chains: predator risk cues alter prey feeding rates. *Ecology* 84:629-640.
- Trussell, G.C., P.J. Ewanchuk & C.M. Matassa. 2006. The fear of being eaten reduces energy transfer in a simple food chain. *Ecology* 87:2979-2984.
- Wesner, J.S. 2012. Predator diversity effects cascade across an ecosystem boundary. *Oikos* 121:53-60.

Wissinger, S. & J. McGrady. 1993. Intraguild predation and Competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. *Ecology* 74:207-218.

FIGURAS E TABELAS

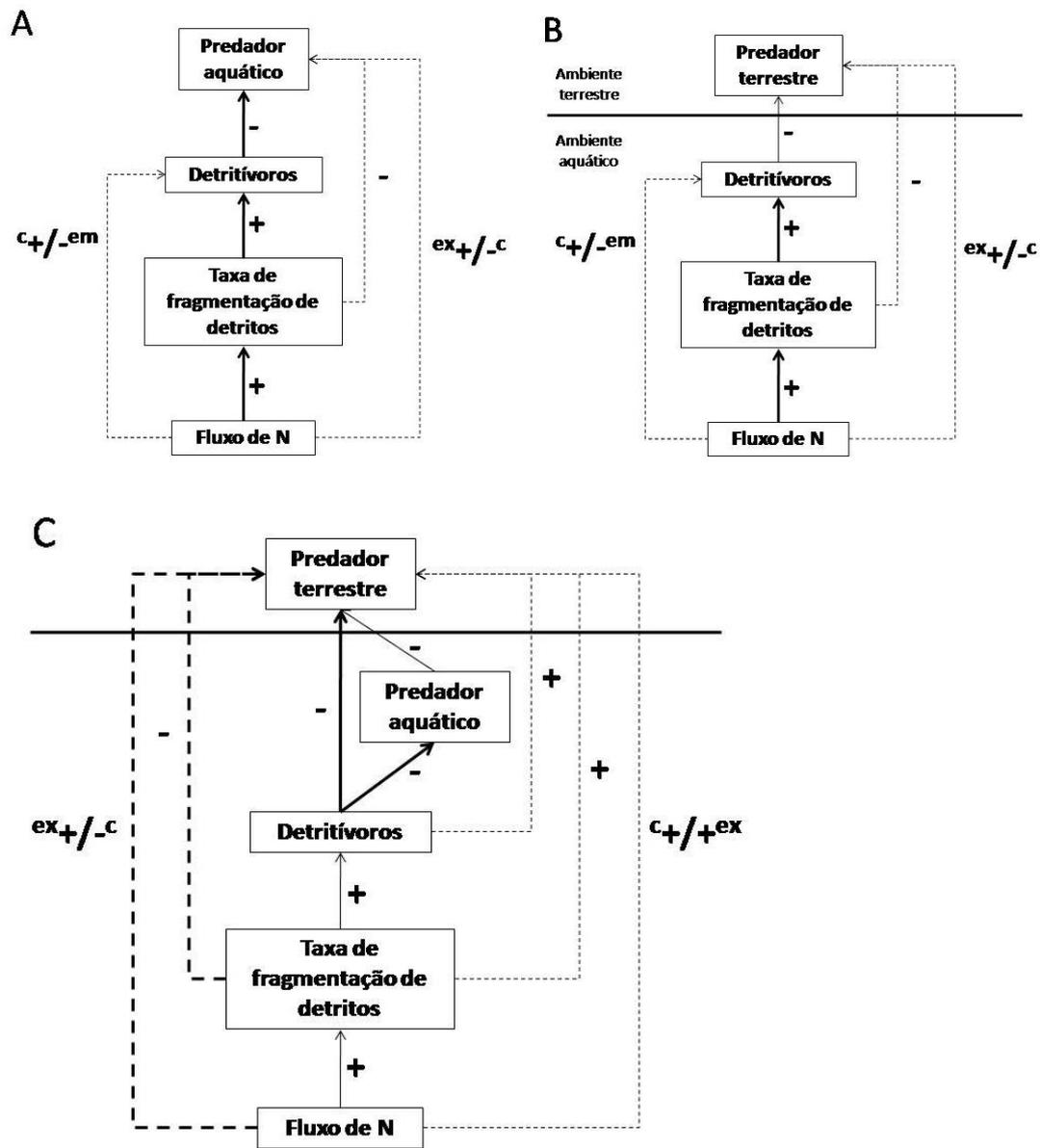


Figura 1: Diagramas preditivos sobre os efeitos dos predadores aquático, terrestre e da interação entre eles sobre os detritívoros e os processos ecossistêmicos dentro do ambiente aquático bromelícola. Efeitos diretos (setas inteiras) e indiretos (setas pontilhadas), diferenças entre a força do efeito representado pela espessura das setas. (A) Interações entre o predador aquático, detritívoros e processos ecossistêmicos, efeito indireto negativo do predador sobre o fluxo de N pela cascata trófica ($-^c$) e positivo pela excreção ($+^{ex}$), efeito indireto positivo dos detritívoros sobre o fluxo de N pela cascata trófica ($+^c$) e, negativo pela emersão de adultos ($-^{em}$). (B) Interações entre o predador terrestre, detritívoros e processos ecossistêmicos, efeito indireto negativo do predador sobre o fluxo de N pela cascata trófica ($-^c$) e positivo pela excreção ($+^{ex}$). (C) Interação entre os predadores, lado esquerdo representando uma interação sinérgica e lado direito uma interação antagonística.

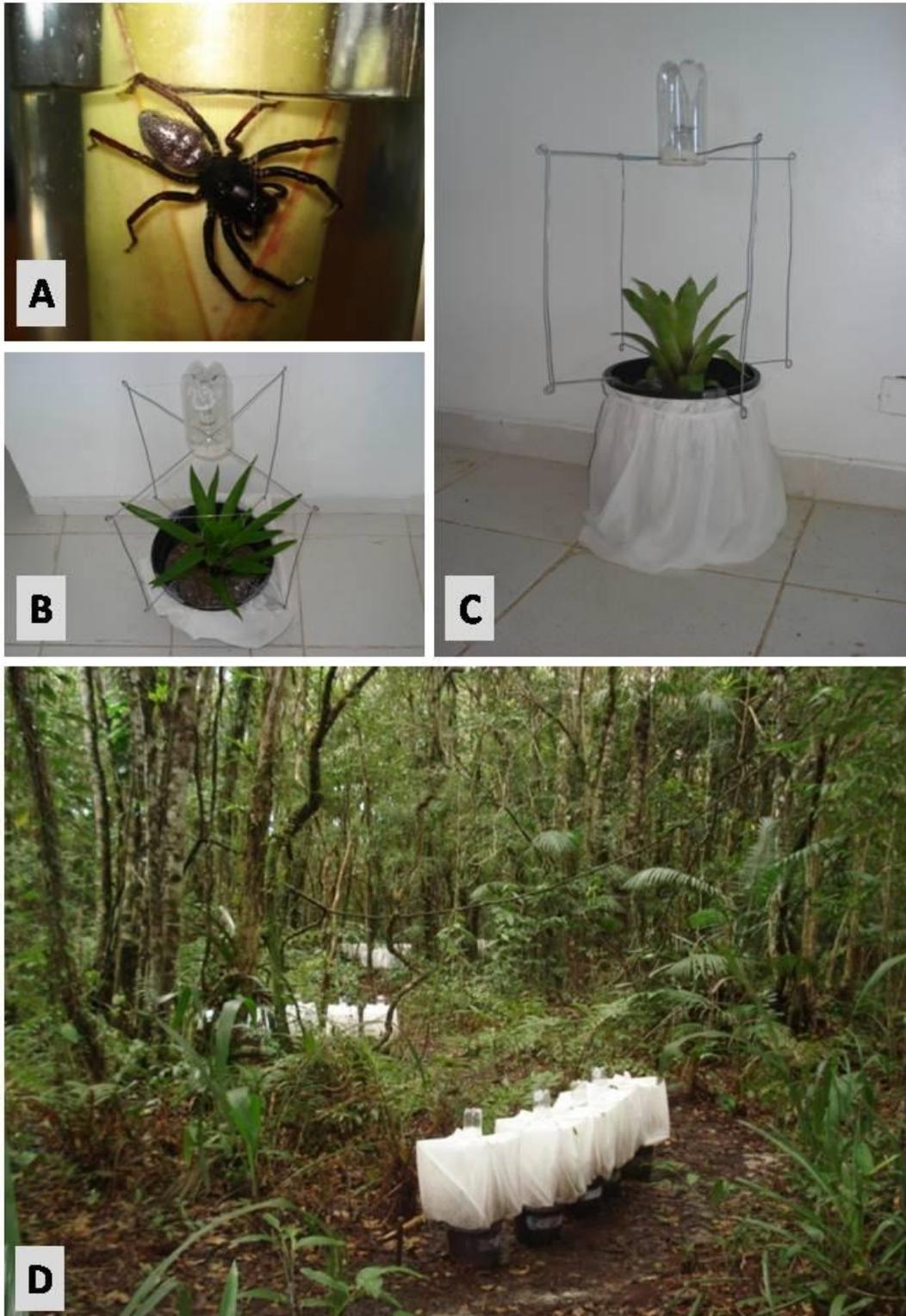


Figura 2: (A) Fêmea adulta da aranha bromelícola *Corinna demersa* em comportamento de submersão. Vista de cima (B) e frontal (C) de uma bromélia experimental na caixa de exclusão (descoberta) com uma armadilha “em covo” para captura de insetos adultos emergidos. (D) Blocos experimentais dispostos na área de estudo. Fotos: Gustavo Cauê de Oliveira Piccoli.

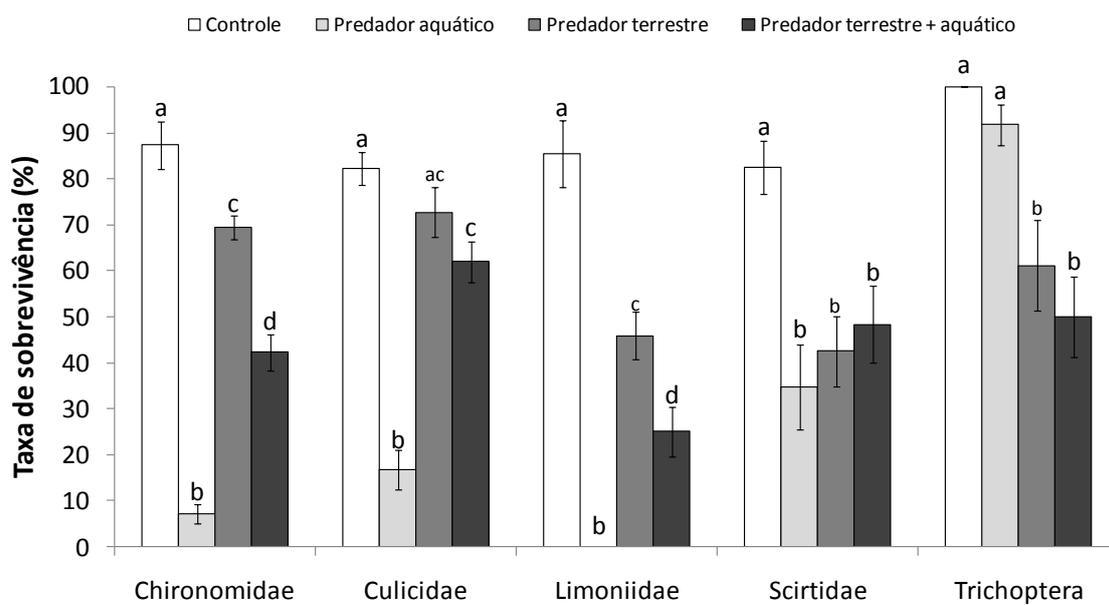


Figura 3: Efeitos dos tratamentos sobre o percentual de sobrevivência dos diferentes grupos taxonômicos de detritívoros. Barras de erro representam \pm EP. As letras sobre as barras indicam as diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$, Lme/Teste a posteriori de Tukey).

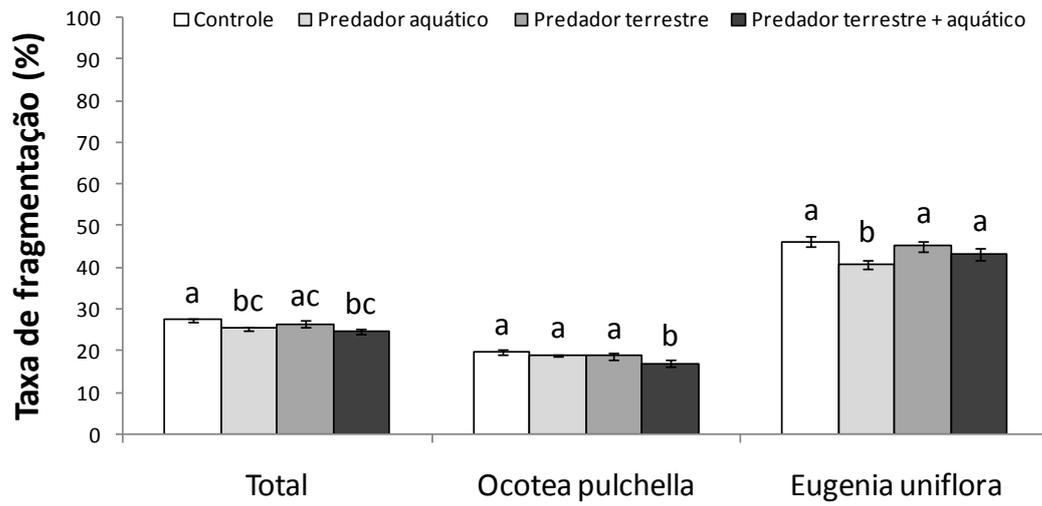


Figura 4: Efeito dos tratamentos sobre a perda de biomassa total e separadamente dos dois tipos de detritos usados no experimento, *Ocotea pulchella* e *Eugenia uniflora*. Barras de erro representam \pm EP. As letras sobre as barras indicam as diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$, Lme/Teste a posteriori de Tukey).

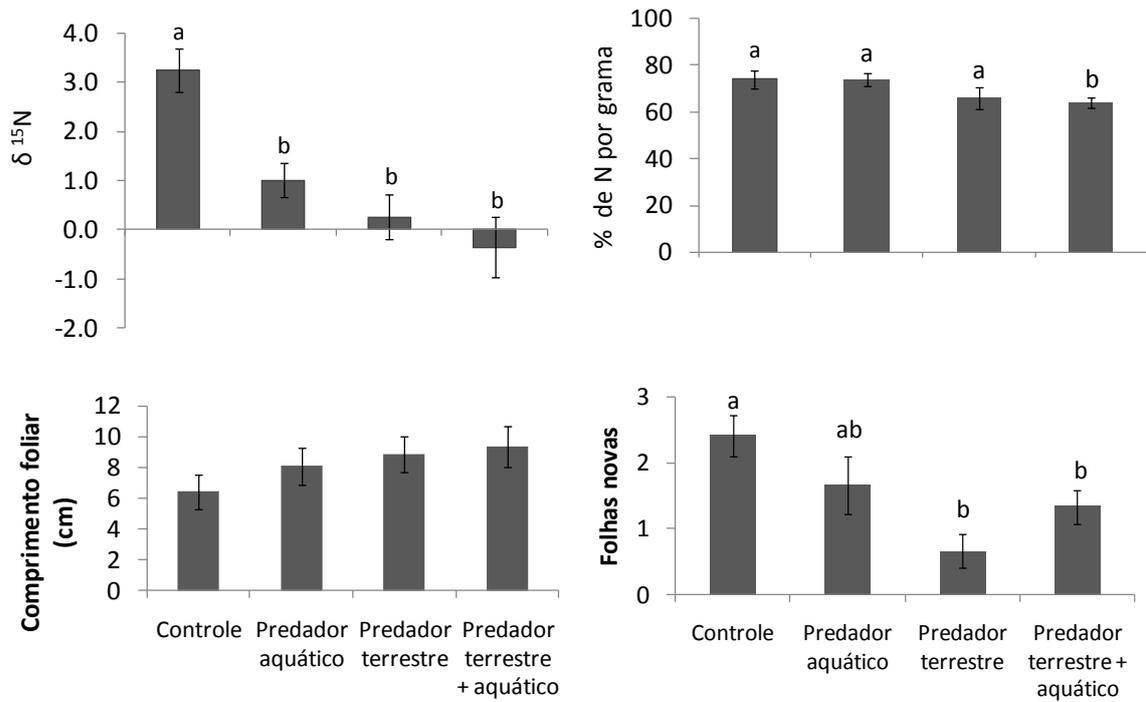


Figura 5: Efeitos dos tratamentos sobre o o fluxo do isótopo de N dos detritos para a bromélia, percentual de N por grama nas folhas das bromélias, comprimento foliar e produção de folhas novas pela bromélia. Barras de erro representam \pm EP. As letras sobre as barras indicam as diferenças significativas entre os tratamentos ($P < 0,05$, LME/Teste *a posteriori* de Tukey).

Tabela 1A: Análise de variância multivariada (MANOVA, Pillai test) examinando os efeitos principais e interativos dos predadores sobre o percentual de sobrevivência de todos os detritívoros. Valores de *P* significativos em negrito ($P < 0,05$).

	Pillai	F	df	P
<i>L. andromache</i>	0.900	52.059	5	< 0.001
<i>C. demersa</i>	0.687	12.756	5	< 0.001
<i>L. andromache + C. demersa</i>	0.724	15.194	5	< 0.001
Block	1.181	0.928	55	0.618

Tabela 1B: Análise de variância multivariada (MANOVA, Pillai test) examinando os efeitos principais e interativos dos predadores sobre a fragmentação total de detritos e dos detritos de *Ocotea pulchella* e *Eugenia uniflora* separadamente, fluxo de ^{15}N para a bromélia, percentual de N por grama de biomassa seca nas folhas, comprimento foliar e produção de folhas novas pela bromélia. Valores de significativos *P* em negrito ($P < 0,05$).

	Pillai	F	df	P
<i>L. andromache</i>	0.404	2.618	7	0.033
<i>C. demersa</i>	0.763	12.478	7	<0.001
<i>L. andromache + C. demersa</i>	0.229	1.148	7	0.258
Block	1.903	1.120	77	0.363

Tabela 2: Resultados das análises univariadas (Lme) examinando os efeitos dos predadores e de sua interação sobre a sobrevivência dos diferentes grupos de detritívoros, perda de biomassa total e individual dos dois tipos de detritos (*O. pulchella* e *E. uniflora*), fluxo de ^{15}N , concentração total de N nas folhas, comprimento foliar e produção de folhas novas em *Q. arvensis*. Graus de liberdade para todos os testes $t = 33$. Valores significativos em negrito ($P < 0,05$).

	Predador aquático		Predador terrestre		Predador aquático + Predador terrestre	
	<i>t</i>	<i>P</i> - value	<i>t</i>	<i>P</i> - value	<i>t</i>	<i>P</i> - value
Sobrevivência dos detritívoros						
Total	-16.55	<0.001	-5.90	<0.001	-10.10	<0.001
Chironomidae	-15.64	<0.001	-3.48	0.001	-8.80	<0.001
Culicidae	-10.62	<0.001	-1.54	0.13	-3.28	0.002
Limoniidae	-11.68	<0.001	-5.41	<0.001	-8.26	<0.001
Scirtidae	-4.34	<0.001	-3.63	<0.001	-3.10	0.003
Trichoptera	-0.85	0.40	-3.96	<0.001	-5.09	<0.001
Taxa de fragmentação						
Total	-2.62	0.013	-1.14	0.26	-3.57	0.001
<i>Oocotea pulchella</i>	-0.85	0.40	-0.92	0.36	-2.85	0.007
<i>Eugenia uniflora</i>	-2.98	0.005	-0.54	0.59	-1.60	0.12
Fluxo de ^{15}N ($\delta^{15}\text{N}$)	-3.50	0.001	-4.67	<0.001	-5.64	<0.001
Concentração total de N	0.19	0.85	-1.64	0.11	-2.15	0.039
Crescimento vegetativo da bromélia						
Folhas novas	-1.64	0.11	-3.84	<0.001	-2.38	0.023
Comprimento foliar	0.98	0.33	1.44	0.16	1.72	0.10

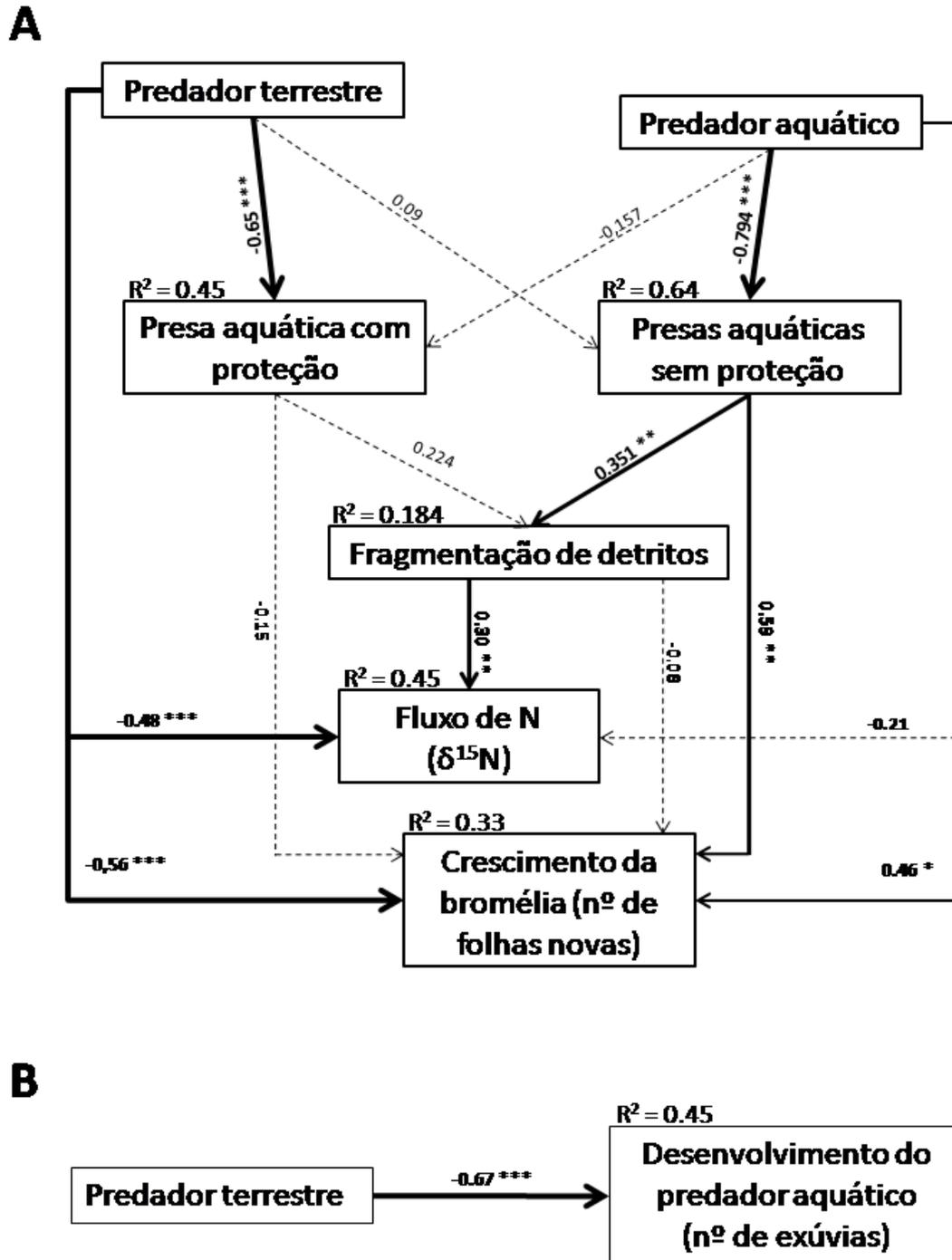


Figura 6: Resultados do modelo de equações estruturais (SEM). (A) Efeitos da presença do predador terrestre e aquático sobre as presas com e sem proteção, fragmentação de detritos, fluxo de N e crescimento da bromélia. Valores de ajuste do modelo, $\chi^2 = 9,74$, GL = 5, $P = 0,083$. (B) Efeito da presença do predador terrestre *C. demersa* sobre o número de exúvias de *L. andromache*. Setas tracejadas representam efeitos não significativos e a espessura das setas são proporcionais à magnitude do coeficiente padronizado de cada rota. Os valores associados às setas entre as variáveis representam valores padronizados dos coeficientes. Os valores de R^2 ajustados estão apresentados sobre as caixas das variáveis endógenas. * $P \leq 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

APÊNDICES

Apêndice A

Efeitos diretos do predador terrestre sobre os organismos aquáticos: bioensaios

Verificamos a frequência de predação e os modos de captura dos organismos aquáticos por *C. demersa* com bioensaios em laboratório com os organismos coletados na área de estudo. Cada bioensaio consistiu em folhas da bromélia *Q. arvensis* arranjadas para formar cinco fitotelmatas em um recipiente com água fechado com tecido do tipo organza (Figura). Após a montagem do cativeiro inserimos uma larva aquática e folhas secas para caracterizar a matéria orgânica acumulada nos fitotelmatas e, no dia seguinte, uma fêmea adulta de *C. demersa*. Realizamos dez réplicas para cada um dos grupos de detritívoros utilizados no experimento e também com larvas de *L. andromache*. Observamos as réplicas diariamente no período noturno e diurno durante 30 minutos. O tempo limite para cada réplica foi de dez dias e a frequência do evento de predação foi calculada para cada tipo de organismo aquático.

Com os bioensaios verificamos a predação de *C. demersa* sobre todos os grupos de organismos aquáticos, com maior frequência sobre os chironomídeos. Durante a execução dos bioensaios notamos que *C. demersa* utilizou diferentes mecanismos para a captura das presas aquáticas. A submersão para a captura da presa foi utilizada na predação das larvas de *L. andromache*, Scirtidae, Chironomidae e Limoniidae. A captura de adultos recém emergidos foi registrado em chironomídeos e culicídeos, nestes eventos aranha capturou os adultos alados ainda sobre a linha d'água. Outro mecanismo utilizado foi observado na captura de *P. bromeliarum*, neste a aranha movimentou os detritos de dentro para fora dos fitotelmatas onde se encontravam aderidos os tricópteros, que após serem notados, foram capturados e consumidos pela aranha.



Figura: Conjunto de bioensaios.

Apêndice B

Protocolo de enriquecimento isotópico de detritos de Eugenia uniflora (Myrtaceae)

O estudo envolvendo a ciclagem de nitrogênio inicia-se previamente aos experimentos com a produção dos detritos orgânicos enriquecidos (*i.e.* folhas secas) e, posteriormente com análise da concentração do isótopo nas folhas das bromélias. Para a produção dos detritos cultivamos dez mudas com cerca de 60 cm de *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) em uma casa de vegetação com sistema automático de irrigação. Obtemos o enriquecimento com ^{15}N por meio da aplicação a cada dois dias de cinco mililitros de solução com concentração de 2,5 g/l de sulfato de amônio $[(^{15}\text{NH}_4)_2\text{SO}_4]$ enriquecido com 10% de excesso de átomos ^{15}N (Cambridge Isotope Laboratories, MA). Este procedimento ocorreu durante 60 dias. Após esse procedimento, cortamos as mudas na base dos caules e as colocamos em uma bandeja para a coleta, após a senescência, de todas as folhas produzidas. Posteriormente, estas folhas foram desidratadas em uma estufa com circulação de ar (Marconi®) a 60 °C por 48h. As amostras de folhas secas utilizadas no experimento foram pesadas em porções individuais com o auxílio de uma balança de alta precisão (0,0001 g) e acondicionadas em envelopes para facilitar sua aplicação no início do experimento.

Para análise final sobre o fluxo de ^{15}N dos detritos de *E. uniflora* para as folhas de *Q. arvensis* coletamos ao término do experimento as porções não submersas de três folhas da terceira camada da roseta de cada bromélia experimental. Essas folhas foram lavadas e acondicionadas separadamente por réplica em sacos de papel. Em laboratório estas folhas foram desidratadas em uma estufa com circulação de ar (Marconi®) a 60 °C por 48h. Posteriormente, cada amostra (*i.e.* três folhas por bromélia) foi moída com nitrogênio líquido e, embaladas seguindo os procedimentos exigidos pelo Stable Isotope Facilities na University of California, Davis, EUA e enviadas para o mesmo laboratório para análise. Os valores de porcentagem de átomos de ^{15}N e de $\delta^{15}\text{N}$ [= ((^{15}N : ^{14}N amostra/ ^{15}N : ^{14}N padrão) – 1) x 1000] das folhas das bromélias foram determinados utilizando o espectrômetro de massas analisador elementar ANCA-SL (Automatic Nitrogen and Carbon Analyzer) com detector magnético de baixa resolução acoplado ao IRMS 20-20 (Europe Scientific, Krewé, UK).

CAPÍTULO III

Recurso terrestre como amortecedor da interação interecossistêmica entre predadores

Gustavo Cauê de O. Piccoli¹, Gustavo Q. Romero² e Diane S. Srivastava³

¹ Programa de Pós-graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, UNESP/IBILCE, São José do Rio Preto – SP, Brasil.

² Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia, UNICAMP, Campinas – SP, Brasil.

³ Departamento de Zoologia e Centro de Pesquisa da Biodiversidade, UBC, Vancouver - CB, Canadá.

RESUMO: A predação é capaz de conectar as cadeias tróficas de ambientes terrestres e aquáticos em ecossistemas aonde os limites entre eles sejam tênues, como os contidos em bromélias-tanques. Os predadores terrestres bromelícolas, principalmente aranhas, exercem efeitos letais e não letais os predadores de topo aquáticos nos fitotelmatas, as larvas de odonatas. Porém pouco se sabe sobre a influência de fatores bióticos nesta interação, como o efeito da oferta de recurso alimentar para o predador terrestre. Neste estudo buscamos reconhecer o efeito da disponibilidade de presas para aranha *C. demersa* em sua interação com os predadores de topo aquáticos, as larvas de odonatas do gênero *Leptagrion*. Adicionalmente, investigamos os reflexos indiretos das alterações nessa interação sobre parâmetros da estrutura trófica da comunidade aquática e na fragmentação de detritos e fluxo de nitrogênio detrito-bromélia. Para isso manipulamos a presença do predador e presa terrestres e larvas de zigópteros experimentais em bromélias previamente limpas susceptíveis a colonização de organismos com ciclo de vida complexo. A presença da presa terrestre diminuiu o impacto de *C. demersa*, aumentando a sobrevivência dos zigópteros experimentais e a riqueza e abundância de zigópteros colonizados deixaram de ser negativamente afetadas. Estes resultados inferem que a saciedade do predador terrestre provida pelo aumento de recurso alimentar, provavelmente, tenham influenciado o comportamento de forrageamento de *C. demersa*, beneficiando os zigópteros. Adicionalmente o aumento da sobrevivência dos zigópteros experimentais beneficiou a riqueza total de organismos aquáticos com ciclo de vida complexo, de detritívoros e filtradores, provavelmente por supressão comportamental de predadores intermediários aquáticos. Ao contrário do esperado a modificação da interação entre os predadores não foi manifestada sobre as presas aquáticas e conseqüentemente não resultou em uma cascata trófica sobre a taxa de fragmentação de detritos e fluxo de N detrito-bromélia. Sugerimos que a complexidade trófica da comunidade aquática resulte em mais efeitos de predadores intra-ecossistêmicos capazes de anular as cascatas desencadeadas pela interação entre predadores interecossistêmicas, mesmo que modificadas pelo aumento da oferta de recurso alimentar ao predador dominante.

Palavras-chave: diversidade de predadores; oferta de recurso; cascata trófica; conexões interecossistêmicas; fitotelmatas.

ABSTRACT: Predation is an efficient mechanism to link trophic chains of terrestrial and aquatic ecosystems, particularly where the boundaries are thin, likewise those within tank bromeliads. The terrestrial bromeliad predators, mostly featured by the spiders, may drive lethal and non-lethal effects on apex predators of aquatic phytotelmata, the damselfly larvae. However, very little is known about the role of biotic factors in this interaction, such as the effect of availability of feeding resources in terrestrial predators. In this study we aimed to elucidate the role of prey availability for *C. demersa* in the interaction with an aquatic apex predator, the odonata larvae of genus *Leptagrion*. Furthermore, we investigate the indirect effects of adjustments on the parameters of trophic structure in the aquatic assemblage, in the fragmentation of detritus, and the nitrogen flow at leaf litter-bromeliad. Based on that, we experimentally manipulated the presence of terrestrial predator and prey, and the larval stage of zygoptera on bromeliads, previously cleaned and susceptible to the colonization of complex life cycle organisms. The incidence of terrestrial prey decreases the effect of *C. demersa*, enhancing the survivor of experimental zygoptera as a consequence, besides the richness and abundance were not affected anymore. These results suggest that the increment of food resource leads to the satiety of terrestrial predator, changing the behavior *C. demersa*, resulting at the end in a benefit to the zygoptera. Additionally, the increase of experimental zygoptera survival has benefited the diversity of aquatic species with complex life cycle, and also the detritivorous and filtering organisms, probably by the behavioral suppression of intermediate aquatic predators. Despite expectations, the alteration in the interaction between predators were not established on the aquatic preys, and as consequence, did not result in a trophic cascade on the rate of detritus fragmentation neither in the detritus-bromeliad nitrogen flow. We suggest that the trophic complexity of the aquatic community may result in more effects of intra-ecosystem predators, which would be able to nullify the trophic cascades triggered by the interaction between inter-ecosystem predators, even modified by food supply for dominant predator.

Keywords: diversity of predator, food supply, trophic cascade, inter-ecosystemic connections, phytotelmatas.

INTRODUÇÃO

As conexões tróficas entre as cadeias alimentares terrestre e aquática são onipresentes em diversos habitats limítrofes, como matas ripárias (Nakano *et al.* 1999, Knight *et al.* 2005, Burdon & Harding 2008), áreas inter-marés (Polis & Hurd 1996, Polis *et al.* 1997) e fitotelmatas (Romero & Srivastava 2010, Chua & Lim 2012), sendo a predação uma das principais interações responsáveis por estas conexões. As conexões estabelecidas pelos efeitos diretos (*i.e.* letais e não letais) e indiretos (*e.g.* cascatas tróficas) de predadores são bem documentadas, principalmente, quando organismos de ciclo de vida complexo (OCVC) (ver conceito em Wilbur 1980) como insetos holometábolos estão envolvidos (Polis *et al.* 1997, Polis *et al.* 2004). Tanto o predador aquático quanto o terrestre, ao consumirem os OCVC em seu ambiente, alteram a disponibilidade de presas para predadores do ambiente adjacente (Paetzold *et al.* 2005, Marczak *et al.* 2007, Romero & Srivastava 2010, Chua & Lim 2012). Este efeito direto da predação pode acarretar efeitos indiretos sobre os níveis tróficos subsequentes, ocasionando uma cascata trófica (ver conceito em Pace *et al.* 1999) inter ecossistêmica (Knight *et al.* 2005, Schreiber & Rudolf 2008) que influencia a estrutura trófica da comunidade e processos ecossistêmicos do ambiente adjacente (Baxter *et al.* 2005, Knight *et al.* 2005, Schreiber & Rudolf 2008, McCoy *et al.* 2009, Wesner 2012). Assim a predação é considerada uma importante interação capaz de influenciar a estrutura e dinâmica dos sistemas naturais, não só nos ambientes terrestre e aquático isoladamente, mas também de maneira conectiva entre eles (Polis *et al.* 2004).

Os sistemas naturais são biologicamente complexos e com a diversidade de espécies predadoras em um mesmo habitat, seja ele aquático ou terrestre, há interações entre elas e seus resultados são conhecidos como efeitos de múltiplos predadores (EMP). A linearidade dos EMP surge quando há a substituição dos efeitos sobre suas presas sendo o resultado semelhante ao de cada predador individualmente (Sih *et al.* 1998, Schmitz 2007). Já os resultados não lineares são mais comuns e surgem como ganho ou redução de risco de predação de suas presas, na existência de uma interação sinérgica ou antagonística dos predadores (*e.g.* Predação Intraguilda e modificação de interação), respectivamente (Sih *et al.* 1998, Schmitz 2007). Consequentemente, os EMP são capazes de interferir na intensidade das cascatas tróficas (Spiller & Schoener 1994, Snyder & Wise 2001, Schmitz & Sokol-Hessner 2002, Lang 2003, Finke & Denno 2004, Siddon & Witman 2004, Byrnes *et al.* 2006, Schmitz 2008) estando os resultados relacionados ao tipo do EMP. Por exemplo, se o EMP for substitutivo (*i.e.* lineares) sobre suas presas, os efeitos indiretos sobre o recurso também são (Finke & Denno 2005, Byrnes *et al.* 2006) ou se o resultado for a redução de risco para a presa, há um declínio no efeito indireto sobre o recurso (Siddon & Witman 2004, Finke & Denno 2004). Os resultados dos EMPs sobre a dinâmica trófica em sistemas terrestres e aquáticos são atualmente bem conhecidos. Porém, estudos que utilizam predadores aquáticos e terrestres são escassos, mas de extrema importância para predizerem mudanças na comunidade e seus reflexos sobre os processos ecossistêmicos nos habitats limítrofes entre esses dois ambientes.

Um completo sistema natural adequado para investigações sobre EMPs em um contexto intecosistêmico são os microcosmos contidos em bromélias-tanques. Além de apresentar características apropriadas para sua utilização em estudos

ecológicos (ver em Srivastava *et al.* 2004), estas plantas abrigam predadores aquáticos (*e.g.* larvas de Odonata) e terrestres (*e.g.* aranhas) estritamente associados, respectivamente, aos seus fitotelmatas (*i.e.* habitat aquático formado pelo acúmulo de água em suas axilas foliares) e partes não submersas de suas folhas (Frank & Lounibos 2008, Romero & Srivastava 2010). Além de predadores, os fitotelmatas bromelícolos também comportam uma comunidade de micro e macro organismos aquáticos que compõem uma cadeia trófica com base nos detritos (*e.g.* folhas e galhos senescentes) acumulados na base de suas folhas (Richardson 1999, Kitching 2000). Esta cadeia trófica está envolvida em importantes processos dentro deste microecossistema, como a fragmentação e decomposição de detritos (Benzing 1986, Richardson *et al.* 2000, Srivastava 2006) e dinâmica de nutrientes (*e.g.* Nitrogênio, Ngai & Srivastava 2006), estes passíveis de absorção pela bromélia devido a existência de tricomas especializados em suas folhas (Benzing 1990). Dentro do microecossistema bromelícola os ambientes aquático e terrestre também estão conectados pelos OCVC, principalmente insetos que utilizam os fitotelmatas para seu desenvolvimento larval aquático. Apesar da estrutura e dinâmica da cadeia trófica aquática ser bem conhecida, atualmente as conexões tróficas via predação entre organismos aquáticos e terrestres estão sendo evidenciadas e podem influenciar de diferentes maneiras o sistema aquático fitotelmico (Romero & Srivastava 2010, Omena 2014, ver Capítulo 2).

Sabe-se que dentro de muitos microecossistemas fitotelmicos bromelícolos o principal predador de topo de cadeia, larvas de odonata, são capazes de suprimir a composição da comunidade e abundância de suas presas pelo consumo direto, afetando negativamente a fragmentação de detritos (Srivastava 2006, Starzomski *et al.* 2010, Atwood *et al.* 2014). Quanto ao fluxo de nutrientes dos detritos para a bromélia,

o predador aquático pode participar da dinâmica do nitrogênio (N) tanto de forma negativa pela cascata sobre a fragmentação de detritos (ver Capítulo 2), quanto acelerando o fluxo por meio da liberação de N em formas mais absorvíveis pela bromélia em suas excretas (Ngai & Srivastava 2006). Já as aranhas, dependendo de seu modo de forrageamento (Romero & Srivastava 2010), podem consumir diretamente as larvas aquáticas (*e.g.* forrageamento por espreita, ver Capítulo 2) ou reduzir indiretamente a riqueza, abundância e biomassa de OCVC da comunidade aquática ao interferir negativamente na oviposição de insetos adultos (*e.g.*, aranhas construtoras de teia em lençol, Romero & Srivastava 2010, Omena 2014). Neste último caso, o efeito em cascata sobre a fragmentação de detritos pode ser diferenciado, não sendo evidenciado um efeito negativo quando afetam os detritívoros (Romero & Srivastava 2010), mas evidentemente positivo quando afetam o predador de topo aquático (Omena 2014). No caso de aranhas que caçam por espreita, sua relação com a comunidade aquática se dá não só pelo consumo das fases larvais (ver Capítulo 2), mas também de insetos e anuros adultos que se aproximam para a colonização. Logo, aranhas com este modo de comportamento podem interagir com o predador aquático de forma antagonística, pelo consumo (predação intraguilda) ou indução de modificações comportamentais do predador aquático perante o risco de predação (ver Capítulo 2). Neste caso, a cascata sobre a fragmentação exercida pelo predador aquático é amortecida ou potencializada devido ao sinergismo na predação de diferentes tipos de presas detritívoras, porém é dependente da qualidade do detrito (ver Capítulo 2). A participação dos predadores na dinâmica do N no sistema bromelícola pode ser positiva ao contribuírem com N alóctone ao sistema aquático por meio de suas fezes e carcaças de presas terrestres (Romero & Srivastava 2010, Leroy et

al. 2015). Porém, em relação ao fluxo detrito-bromélia, um aranha que forrageia por espreita pode interferir negativamente ao induzir mudanças comportamentais e fisiológicas nos detritívoros como resposta ao risco de predação (ver Capítulo 2).

Conhecidos os possíveis EMPs entre o predador terrestre que forrageia por espreita e o predador de topo aquático (Capítulo 2), buscamos neste estudo entender como a oferta de recurso alimentar alóctone ao ecossistema aquático (*i.e.* presa terrestre) para o predador terrestre reflete em sua interação com o predador de topo aquático. A nossa primeira predição esta relacionada à saciedade do predador terrestre perante o aumento do recurso alimentar que pode implicar na diminuição do efeito negativo, letal e não letal, sobre o predador aquático. Predizemos secundariamente um aumento da intensidade da pressão do predador aquático sobre as presas neste mesmo ambiente (*i.e.* redução da riqueza, abundância e biomassa) devido ao relaxamento do efeito negativo exercido pelo predador terrestre. De maneira contrária, podemos considerar atenuante o efeito letal do predador terrestre sobre a comunidade aquática na ausência da presa terrestre, tornando possível o sinergismo do EMP sob esta condição. Como resposta, aventamos também a hipótese de que a fragmentação de detritos e o fluxo de N dos detritos para a bromélia sofrem um impacto negativo devido ao efeito da presa terrestre sobre o aumento da intensidade da cascata trófica exercida pelo predador aquático. Nossa última predição é em relação ao aumento da concentração total de N nas folhas das bromélias devido à disponibilidade de nutrientes alóctone ao ecossistema aquático via predação da presa terrestre pela aranha. Assim, neste estudo pretendemos avaliar; (i) O efeito do recurso alóctone ao ambiente aquático sobre o impacto do predador terrestre na sobrevivência (efeito letal) e na metamorfose (efeito não letal) do predador aquático;

(ii) Associar essas alterações na interação entre os predadores às modificações dos efeitos diretos do predador aquático sobre a abundância, riqueza e biomassa da comunidade aquática; (iii) Identificar modificações na cascata trófica sobre a fragmentação e fluxo de nitrogênio e; (iv) verificar o potencial do recurso alóctone terrestre como fonte de nutriente para a bromélia (*i.e.* concentração total de N nas folhas) via predação pelo predador terrestre.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo e organismos

O estudo foi conduzido no Parque Estadual da Ilha do Cardoso (PEIC), localizado no litoral sudeste brasileiro entre as coordenadas 48°05'W, 25°03'S e 48°53'W, 25°18'S. Realizamos a coleta dos organismos e o experimento em uma área de restinga arbórea onde predominam espécies da Família Myrtaceae e com o sub-bosque ocupado, principalmente, por espécies da Família Bromeliaceae e Orquidaceae. A espécie de bromélia-tanque mais abundante neste local é a *Quesnelia arvensis* (Bromeliaceae, Bromelioideae) (Figura 2A). Capaz de acumular mais de 2,8L de água em seus tanques e possuir folhas com mais de 1m (Romero & Srivastava 2010, obs. pess.), *Q. arvensis* hospeda tanto uma diversa fauna aquática quanto terrestre (Cotgreave *et al.* 1993, Romero & Srivastava 2010, Piccoli e colaboradores, dados não publicados).

A macrofauna de invertebrados aquáticos compreende não só as fases larvais de muitas espécies de insetos com ciclo de vida complexo (*e.g.* Diptera, Trichoptera,

Coleoptera e Odonata) como também alguns adultos (*e.g.* coleópteros das Famílias Dytiscidae e Hydrophilidae). Outros invertebrados aquáticos de ciclo de vida simples, como anelídeos (Oligochaeta: Tubificidae) e crustáceos (Ostracoda) habitam os fitotelmatas durante todas as fases de vida. Estes organismos ocupam todos os níveis tróficos dentro cadeia alimentar bromelícola. Os detritívoros abrangem principalmente os dípteros das Famílias Chironomidae, Psychodidae, Ceratopogonidae, Culicidae, Limoniidae e Syrphidae, coleópteros da Família Scirtidae, tricópteros (Calamoceratidae), crustáceos (Ostracoda: Cytheroidea) e anelídeos (Oligochaeta: Tubificidae). Os predadores estão distribuídos de forma hierárquica dentro da cadeia trófica aquática, entre os predadores intermediários estão dípteros das Famílias Corethrellidae, Ceratopogonidae, Chironomidae (Tanypodinae) e larvas de besouros da Família Dytiscidae e Hydrophilidae. Entre os predadores aquáticos de topo de cadeia temos adultos de besouros da Família Dytiscidae e larvas de tabanídeos (Diptera: Tabanidae), estes classificados como perfuradores devido ao modo de captura e consumo de suas presas (Cummings *et al.* 2008). Em nossa área de estudo, o principal predador de topo são as larvas de libélulas do gênero *Leptagrion* (Zygoptera: Coenagrionidae), que são classificadas como mastigadoras e generalistas na sua dieta (Carvalho & Nessimian 1998). O gênero *Leptagrion* é reconhecido por utilizar exclusivamente fitotelmatas de bromélias tanques para seu desenvolvimento larval, que pode durar mais de seis meses (De Marco Jr. & Furieri 2000). Predadoras generalistas que forrageiam por emboscada, estas larvas se deslocam verticalmente pelas paredes do fitotelmata (Carvalho & Nessimian 1998) ou nos detritos neles acumulados, assim como entre os tanques da mesma bromélia e entre plantas diferentes (obs. pessoal). A espécie utilizada experimentalmente foi *Leptagrion*

andromache Hagen *in* Selys (Coenagrionidae) (zigópteros experimentais) (Figura 1A), a mais abundante sobre *Q. arvensis* na área de estudo.

A fauna de invertebrados terrestres e semi-aquáticos que ocupa *Q. arvensis* é composta principalmente por quelicerados (Araneae, Acari, Pseudoscorpiones, Opiliones), crustáceos (Isópoda) e insetos (Blattaria, Orthoptera, Coleoptera, Lepidoptera e Hemiptera) e também estão distribuídos pelos diferentes níveis da cadeia trófica bromelícola. Destes organismos terrestres dois foram selecionados para este estudo, a aranha *Corinna demersa* (Corinnidae) Rodriguez & Bonaldo 2014 (Figura 1B) e, como presa detritívora, a barata *Lophoblatta bromelicola* (Blattellidae) Lopes & Oliveira 2003 (Figura 1C). O predador terrestre mais abundante sobre *Q. arvensis* na área de estudo, é a aranha *C. demersa*, uma espécie exclusivamente bromelícola durante todo seu ciclo de vida (ver Capítulo 1) capaz de submergir nos fitotelmatas perante o risco de predação e para a captura de persas aquáticas (ver Capítulo 2). Este predador embosca suas presas dentro ou fora do abrigo construído nas axilas foliares de *Q. arvensis* e inclui em sua dieta tanto as fases aquáticas quanto terrestres de organismos bromelícolas (*e.g.* anuros e insetos), assim como espécies exclusivamente terrestres (*e.g.* insetos e outras aranhas). As baratas do gênero *Lophoblatta* são comumente encontradas em bromélias (Lopes & Oliveira 2010) e frequentemente sobre *Q. arvensis* na área de estudo. Assim como em baratas aquáticas e semi-aquáticas (Bell *et al.* 2007), esta espécie é capaz de submergir no fitotelmata bromelícola para fugir de predadores (obs. pess.). Mais ativas durante a noite, são frequentemente vistas se locomovendo sobre as folhas e próximas aos fitotelmatas. Na área de estudo, tanto as ninfas como os adultos sofrem predação por aranhas, principalmente por *C. demersa* e aranhas da família Ctenidae (Apêndice A).

Desenho experimental

O experimento foi realizado entre Janeiro e Maio de 2013 e teve a duração de 95 dias. Em bromélias experimentais previamente limpas e preparadas no interior de cilindros de exclusão manipulamos a ocorrência do predador aquático, do predador terrestre e da presa terrestre (Figura 2A). Selecionamos para o experimento bromélias similares no volume máximo de capacidade de suporte de água (média = 880,79; DP = 148,16) e número de folhas (média = 31,86; DP = 4,51). Aleatorizamos e arranjamos estas bromélias na área de estudo em 11 blocos equidistantes 5-20m (Figura 2B), cada um contendo quatro tratamentos; (i) predador aquático; (ii) predador aquático + detritívoro terrestre; (iii) predador aquático + predador terrestre; (iv) predador aquático + predador terrestre + detritívoro terrestre. Para a manipulação dos predadores, foram adicionadas no primeiro dia de experimento duas larvas de *L. andromache* de tamanhos pouco discrepantes (maior = $14,38 \pm 1,93\text{mm}$; menor = $12,08 \pm 1,69\text{mm}$), e após cinco dias, uma fêmea adulta de *C. demersa* em cada tratamento condizente. Foram adicionados cinco imaturos ápteros de *L. bromelicola* cinco dias e após 15, 45 e 65 dias decorrentes de experimento nos tratamentos com a presença da presa terrestre. O experimento foi vistoriado a cada dois dias para a retirada de eventuais organismos terrestres invasores (*e.g.* outras aranhas, baratas e ortópteros) e verificação da ocorrência exúvias de *L. andromache* nas partes não submersas das folhas da bromélia (Figura 2C) utilizadas na inferência de emersão do adulto.

Acessamos o efeito dos tratamentos sobre a fragmentação de detritos utilizando inicialmente em cada réplica três amostras de folhas secas de *Oocotea*

pulchella (Lauracea), onde cada amostra foi composta por três folhas secas costuradas juntas com uma etiqueta de identificação. Utilizamos também, folhas de *Eugenia uniflora* (Myrtacea) distribuídas igualmente pelos fitotelmatas das bromélias experimentais. Os detritos de *E. uniflora* foram enriquecidos com o isótopo de nitrogênio (^{15}N) e foram utilizados na análise sobre o fluxo de N do detrito para a bromélia (ver detalhes em Apêndice C). Ambos os tipos de detritos foram desidratados em uma estufa com circulação de ar (Marconi®) a 60 °C por 48h e pesados com o auxílio de uma balança de alta precisão (0,0001 g) previamente ao experimento. Estes procedimentos foram repetidos ao término do experimento e a diferença entre a biomassa seca inicial e final de ambos os tipos de detritos foi aferida como a fragmentação de detritos.

Ao término estipulado para a duração do experimento, retiramos as bromélias experimentais do campo e as levamos ao laboratório. Inicialmente, cortamos três folhas de cada bromélia para análises isotópicas do fluxo de N (Apêndice C) e retiramos as amostras de *O. pulchella*. Em seguida, dissecamos cada bromélia folha por folha e as lavamos em uma bacia. O material proveniente dessa lavagem foi colocado em bandejas brancas de onde separamos as partes inteiras dos detritos de *E. uniflora*. Neste material também coletamos todos invertebrados aquáticos visíveis a olho nu e os fixamos em álcool hidratado (70%) e, posteriormente, em laboratório com o uso de um esteromicroscópio, os quantificamos e identificamos. O grupo trófico de cada organismo foi definido com a ajuda de bibliografia (Cummins *et al.* 2008) ou observações diretas de seus comportamentos. A biomassa seca de cada organismo foi obtida com uma base de dados para organismos bromelícolas ocorrentes na área de estudo.

Análises estatísticas

Efeitos da presa terrestre sobre a interação entre o predador aquático e terrestre

Investigamos a influência da presa terrestre sobre a interação entre predador terrestre e aquático, analisando duas variáveis dependentes: a sobrevivência dos zigópteros experimentais (larvas remanescentes + emergência/quantidade inicial de larvas) e o percentual de emergência de adultos (exúvias observadas/quantidade inicial de larvas). Para isso utilizamos um modelo linear generalizado misto (GLMM) com a presença e ausência da presa e predador terrestre como fator fixo e blocos como fator aleatório. Devido à distribuição multinomial dos dados percentuais por pertencerem apenas a três grupos (100%, 50% e 0%), utilizamos uma simulação de Monte Carlo via cadeia de Markov ao modelo (função *MCMCglmm* incluída no pacote *MCMCglmm*) (Hadfield 2010). Previamente a esta análise foram feitas as validações do modelo pela verificação de dispersão dos dados.

Efeitos indiretos sobre a estrutura trófica da comunidade aquática e processos ecossistêmicos

O desenho experimental foi delineado em uma análise de covariância (ANCOVA) com dois fatores, os tratamentos como fator fixo e bloco como fator aleatório e uma co-variável, a sobrevivência dos zigópteros experimentais. A utilização desta co-variável no modelo da análise serviu para verificarmos como o efeito direto letal de *C. demersa* sobre o predador aquático experimental, assim como a influência da presa terrestre sobre esta interação, refletiu sobre as variáveis dependentes. O modelo nos permitiu analisar os efeitos separados dos tratamentos e da co-variável

sobre as variáveis dependentes, assim como os efeitos conjuntos. Como variáveis dependentes relacionadas à estrutura trófica da comunidade aquática utilizamos a riqueza, abundância e biomassa total de macroinvertebrados e assim como discriminadas em níveis tróficos (*i.e.* detritívoros, filtradores, predadores de topo mastigadores, predadores de topo perfuradores e predadores intermediários). A fragmentação de detritos (total, *O. pulchella* e *E. uniflora*), absorção de ^{15}N e concentração total de N nas folhas das bromélias também foram utilizadas como variáveis respostas. Quando necessário, comparamos os tratamentos com o teste *a posteriori* de Tukey ($P < 0,05$) (função *glht* incluída no pacote *multcomp*) (Hothorn *et al.* 2008). Previamente às análises, inspecionamos a distribuição dos dados graficamente quanto à normalidade, homoscedasticidade e a presença de *outliers* usando histogramas, boxplots, resíduos vs. valores preditos, q-q plots e Cook's D. As análises foram feitas em ambiente e linguagem com o programa R versão 3.0.2 (R Development Core Team 2014).

Para verificarmos o efeito dos tratamentos sobre a composição espécies total da comunidade de invertebrados aquáticos, de espécies de detritívoros e filtradores, assim como de organismos predadores, utilizamos uma análise multivariada de variância permutacional (PERMANOVA, Anderson 2001). Executamos essa análise com a função *adonis* incluída no pacote *vegan* (Oksanen *et al.* 2013), com a dissimilaridade calculada pela distância de Bray-Curtis com 1000 permutações. Para a visualização gráfica da similaridade ou dissimilaridade entre os tratamentos realizamos um escalonamento multidimensional não métrico (NMDS).

RESULTADOS

Efeitos da presa terrestre sobre a interação entre os predadores experimentais

Em relação aos valores médios por tratamento, a presença de *C. demersa* reduziu em 50% a sobrevivência dos zigópteros experimentais, porém os resultados do GLMM (Tabela 1) demonstraram a ausência desse efeito na presença da presa terrestre. No tratamento onde apenas *C. demersa* esteve presente, em 27,2% das réplicas tivemos sobrevivência total de *L. andromache*, em 45,6% metade dos indivíduos sobreviveram e em 27,2% nenhum sobreviveu. No tratamento com a presença conjunta dos organismos terrestres, em 36,4% a sobrevivência foi total, na mesma porcentagem ela foi reduzida à metade e em 27,2% nenhum indivíduo sobreviveu. Quanto à emergência de adultos dos organismos experimentais, encontramos exúvias de metamorfose de *L. andromache* a partir do 83º dia de experimentos, todas localizadas nas faces abaxiais e no terço distal das folhas de *Q. arvensis*. A emergência de adultos foi fortemente afetada por *C. demersa*, considerando que não houve emergência de adultos na presença apenas de *C. demersa*. Larvas de *L. andromache* se metamorfosearam em 36% das réplicas no tratamento com a presença conjunta da presa e o predador terrestre, em 54% no tratamento contendo apenas a presa terrestre e, 91% no tratamento sem organismos terrestres.

Efeitos indiretos sobre a estrutura trófica da comunidade aquática e processos ecossistêmicos

Ao final do experimento, 99,33% dos invertebrados aquáticos coletados eram, em grande maioria, larvas de insetos com ciclo de vida complexo (Apêndice 2). Devido

à baixa ocorrência de vertebrados de ciclo de vida simples (0,67%), como o ostrácodo *Elpidium bromeliarium*, o oligoqueto cf. *Dero* sp. e a sanguessuga *Helobdella* sp., e aos seus modos de dispersão passiva ou por forese (Lopez *et al.* 1999), optamos por excluí-los das análises. Os insetos colonizadores das bromélias experimentais distribuíram-se em 61 espécies e compreendem organismos detritívoros, filtradores e predadores intermediários e de topo de cadeia (Apêndice 2). Dentre estes insetos, as espécies de dípteros detritívoros da Família Syrphidae representaram 8,47% da riqueza e 0,5% da abundância total, porém devido ao seu tamanho individual somaram 41,38% da biomassa total de organismos aquáticos. Por causarem um aumento nos desvios em relação aos valores médios, optamos por retirar os sirfídeos das análises e representações gráficas de biomassa seca dos organismos.

Os resultados dos testes univariados demonstraram que apenas a presença de *C. demersa* e reduziu (Tabela 2) em 57% a riqueza e em 70% a abundância dos predadores de topo mastigadores e, de maneira não diferenciada, em 57% a biomassa (Figura 3). Porém com a presença da presa terrestre os efeitos de *C. demersa* sobre esses parâmetros foram reduzidos (Tabela 2, Figura 3). Os resultados dos testes também demonstram a ausência de efeitos dos tratamentos sobre a riqueza, abundância e biomassa total dos insetos aquáticos, assim como dos detritívoros, filtradores, predadores de topo perfuradores e predadores intermediários (Tabela 2, Figura 3). A fragmentação de detritos (total, *O. pulchella* e *E. uniflora*), absorção de ¹⁵N e concentração total de N nas folhas das bromélias (Tabela 2). Porém, os testes demonstraram que apenas a co-variável sobrevivência do predador aquático experimental teve efeito significativo sobre a riqueza total de espécies aquáticas, assim como de espécies detritívoras e filtradoras (Tabela 2). Quanto maior a

sobrevivência, maior foi riqueza total da comunidade (18%), de detritívoros (17%) e filtradores (20%). Com a exceção da riqueza de filtradores, a interação entre os tratamentos e a co-variável não apresentaram diferenças sobre nenhuma das outras variáveis dependentes referentes à estrutura trófica da comunidade aquática e aos processos ecossistêmicos.

A composição total da comunidade de invertebrados aquáticos também não foi afetada pela presença do predador e presa terrestre sozinhos, ou mesmo em concorrência (PERMANOVA, $F_{1,44} = 1,186$, $R^2 = 0,069$, $P = 0,227$). Os tratamentos também não afetaram a composição de detritívoros e filtradores (PERMANOVA, $F_{1,44} = 1,040$, $R^2 = 0,062$, $P = 0,406$) nem de espécies predadoras (PERMANOVA, $F_{1,44} = 1,195$, $R^2 = 0,069$, $P = 0,267$).

DISCUSSÃO

Nossos resultados corroboram com a predição inicial de uma interferência da presa terrestre sobre a interação entre os predadores bromelícolos terrestre e aquático. Com o aumento da oferta de recurso alimentar para *C. demersa* houve uma diminuição da pressão de predação sobre as larvas de *L. andromache* experimentais refletida positivamente em sua sobrevivência, porém não sobre a emergência de adultos. Considerando a colonização das bromélias por meio da oviposição das espécies de zigópteros, a presença apenas de *C. demersa* reduziu a riqueza e abundância destes predadores, porém não a biomassa. Apesar da interferência da presa terrestre na interação entre os predadores experimentais, os efeitos resultantes sobre a composição, riqueza, abundância e biomassa dos demais organismos aquáticos não foi

diferenciada entre os tratamentos. Porém, a sobrevivência do predador aquático experimental se relacionou positivamente com a riqueza total, de detritívoros e de filtradores. A diferença esperada na intensidade da cascata trófica exercida pelo predador aquático sobre a fragmentação dos detritos e no fluxo de N dos detritos para a bromélia também não foi evidenciada. Outro fenômeno contrário ao predito, foi ausência de diferença na concentração total de N nas folhas das bromélias.

A interferência da oferta de recurso alimentar para o predador terrestre sobre a sobrevivência das larvas de *L. andromache* experimentais pode estar relacionada principalmente ao sucesso da estratégia de forrageamento adotada pelo predador terrestre. A presença de uma presa com grande mobilidade, como o caso das ninfas de *L. bromelicola*, pode influenciar no local selecionado por *C. demersa* para a espreita de presas. Este predador utiliza principalmente o seu abrigo como ponto de espreita (Capítulo 1), o que lhe oferece segurança contra predadores durante a caça. Possivelmente, um aumento no sucesso de captura neste local reduz a necessidade de deslocamento para a procura de presas ou sítios para espreita sob a linha d'água de diferentes fitotelmatas, o que acarreta na diminuição da probabilidade de captura do predador aquático (Capítulo 1). Esta explicação é suportada pela relação inversa entre o aumento de suprimento alimentar (*i.e.* densidade de presas) e o esforço de forrageamento de *C. demersa* (Abraham & Dill 1989, Abrams 1991) como maneira de reduzir o risco de predação (Lubin & Henschel 1996, Scharf *et al.* 2011). Adicionalmente ao efeito direto letal exercido por *C. demersa* sobre *L. andromache*, temos um efeito não letal de supressão comportamental e fisiológica perante o risco de predação (Capítulo 2) que pode explicar o efeito negativo da presença de *C. demersa* sobre a metamorfose das larvas de *L. andromache* experimentais na ausência

da presa terrestre. Além dos resultados sobre os predadores aquáticos experimentais, os efeitos negativos exercido por *C. demersa* se estende à riqueza e abundância dos zigópteros colonizadores. O efeito negativo de *C. demersa* sobre a riqueza dos zigópteros pode estar associada à redução da abundância pelo consumo por meio do efeito de amostragem passiva (Gotelli & Colwell 2001). Apesar da redução na abundância, a ausência de efeito da presença de *C. demersa* sobre a biomassa dos zigópteros colonizadores pode indicar um benefício mediado pela redução da competição inter ou intra específica (Chase *et al.* 2002) entre os indivíduos de *L. andromache* de tamanhos semelhantes. Com esses resultados, corroboramos nossa hipótese de que um aumento na oferta de recurso alimentar para o predador terrestre interfere em sua interação com o predador aquático de topo em diferentes parâmetros, porém o resultado sobre o EMP não foi como o esperado.

Ao contrário de nossas predições, apesar do efeito de *L. bromelicola* sobre a interação entre *C. demersa* e os zigópteros, os efeitos do amortecimento da pressão de predação sobre a abundância e biomassa das presas aquáticas não foi evidenciado e isto pode ser associado a dois fenômenos. Primeiro, a predação de outras presas aquáticas por *C. demersa*, mesmo que em menor intensidade em relação ao zigóptero (Capítulo 2), pode representar um resultado substitutivo dos efeitos dos predadores aquático e terrestre (Sih *et al.* 1998, Aukema *et al.* 2004, Schmitz 2007) . Por exemplo, larvas de uma espécie de besouro do gênero *Scyrtes* representaram no experimento 24,3% da abundância e 31,3% da biomassa de detritívoros e sua alta mobilidade pode favorecer a predação por *C. demersa* (Capítulo 2) independente da presença da presa terrestre. Desta forma o efeito da aranha sobre este tipo de presa ou de outras presas com deslocamento mais frequente pode sobrepor o efeito resultante da interação

entre os predadores, mesmo que esta seja alterada pela oferta de recurso. A outra explicação está associada à colonização das bromélias por outros predadores aquáticos de topo, os perfuradores *Stibasoma bicolor* (Diptera: Tabanidae) e *Copelatus bicolor* (Coleoptera: Dytiscidae) que não foram afetados pelos predadores experimentais. Em bromélias-tanques na Costa Rica, a coocorrência besouros da Família Dytiscidae (*Copelatus* sp.) e larvas de zigópteros (*Mecistogaster modesta*) resulta em uma interação antagonística refletida em um decréscimo de seu efeito supressor do zigóptero sobre suas presas (Atwood *et al.* 2014). Com a participação destes predadores no sistema aquático, é possível que os EMPs sobre a abundância e biomassa de presas resultantes da interação entre predadores de diferentes ambientes sejam amenizados pelos EMPS das interações entre predadores do mesmo ambiente. Outro efeito contrário ao esperado é influência positiva do aumento da sobrevivência do zigópteros experimentais sobre a riqueza total, de detritívoros e filtradores. Este resultado pode estar associado à interação entre os zigópteros e os predadores intermediários que, por ausência de diferenças em sua abundância e biomassa, sugerimos ser de natureza não letal (Creel & Cristhianson 2008). A presença do predador de topo, ou indícios dela, pode incitar alterações no forrageamento ou atividade dos predadores intermediários (Griffen & Byers 2006, Heithaus & Dill 2006, Griffen & Williamson 2008, Ritchie & Johnson 2009) e resultar na diminuição do consumo de presas não impactadas pelo predador de topo e assim, influenciar positivamente a riqueza níveis tróficos inferiores (Ritchie & Johnson 2009). Com esses resultados, inferimos a existência de uma sobreposição entre os efeitos de múltiplos predadores inter e intra-ecossistêmicos.

Consequentemente, sem alterações sobre a abundância e biomassa de detritívoros a fragmentação de detritos também não sofreu interferência dos tratamentos assim como o fluxo de ^{15}N dos detritos para a bromélia. A complexidade da cadeia trófica (Strong 1992, Polis *et al.* 2000, Shurin *et al.* 2002, 2006) e a predação intraguilda (Polis 1994, Finke & Denno 2003, 2005) podem enfraquecer a cascata trófica ocasionada pelos predadores, e ambos podem explicar nossos resultados sobre os processos ecossistêmicos. No final de nosso experimento, foi encontrada uma comunidade aquática diversa e troficamente complexa que consequentemente tamponou a pressão da predação e da interação interecossistêmica entre predadores, mesmo com o efeito da presa terrestre sobre ela. A complexidade de uma comunidade implica em um maior número de conexões tróficas entre as espécies (Paine 1966) muitas vezes difusas e fracas o que, por sua vez, enfraquece os efeitos indiretos dos predadores sobre os recursos de suas presas (Polis *et al.* 2000, Shurin *et al.* 2006). Agregada à complexidade do ambiente aquático há uma diversidade de espécies predadoras, tanto de outros predadores de topo quanto intermediários, culminando diretamente em mais efeitos letais e não letais sobre os detritívoros e filtradores e também indiretamente pela interatividade entre eles. No sistema fitotelmático, o aumento de espécies predadoras com diferentes modos de forrageamento e domínios do habitat (Schmit 2007) pode acarretar na ocorrência conjunta dos diferentes tipos de EMPs (i.e substitutivo, ganho de risco e redução de risco por predação intraguilda ou por interferência). Assim, esses efeitos sobrepostos sobre as presas afetam indiretamente seus recursos e, no nosso estudo, equilibram os efeitos gerados pela interação interecossistêmica de predadores sobre os processos de fragmentação de detritos e o fluxo de N detrito-bromélia. A idéia de que a

complexidade trófica do compartimento aquático interfere nas consequências interação de predadores interecossistêmica é reforçada pelos resultados contrastantes obtidos em outro experimento de manipulação da topologia da cadeia alimentar bromelícola envolvendo os mesmos predadores e uma comunidade simplificada de detritívoros aquáticos (Capítulo 2).

Por último, a nossa predição relacionada ao papel catalisador e provedor de N externo para a bromélia de *C. demersa* também não foi corroborada. Romero e Srivastava (2010) propuseram a capacidade de contribuição de *C. demersa* à nutrição de *Q. arvensis* pela disponibilização de N alóctone ao sistema fitotelmático em via predação de presas externas, e com esse pressuposto esperávamos resultados semelhantes entre os tratamentos. Uma das explicações possíveis para a diferença entre os resultados encontrados por nós e Romero e Srivastava (2010) pode estar relacionada à fase ontogenética das fêmeas de *C. demersa* experimentais em ambos os experimentos, adultas no presente estudo e adultas e sub-adultas em Romero e Srivastava (2010). Durante nosso experimento, em mais de 50% das réplicas houve oviposição pelas fêmeas de *C. demersa*, provavelmente por terem copulado antes da coleta e terem estocado o esperma, o que é comum entre aranhas (Foelix 2011). Devido ao custo energético da fecundidade, produção de ovos com altos níveis energéticos (Anderson 1978) e construção de ootecas (Foelix 2011), é possível que as fêmeas de *C. demersa* diminuam sua atividade ou tenham sua fisiologia alterada, modificando a quantidade ou concentração de guanina em seus excrementos. Assim, é possível que os estágios ontogenéticos de *C. demersa* influenciem na sua colaboração com a nutrição de *Q. arvensis* por meio da alocação de recursos alóctones

ao sistema fitotelmático, o que pode ser um interessante ponto para pesquisas futuras.

Com este estudo identificamos o potencial letal do predador terrestre sobre o predador de topo aquático e a influência amortecedora da presa terrestre sobre esta interação, provavelmente por saciar e modificar o domínio de habitat e comportamento forrageamento de *C. demersa*. Adicionalmente aos efeitos não letais de *C. demersa* sobre *L. andromache* (Capítulo 2), nossos achados reforçam a existência predominante da interação entre esses dois predadores de topo e demonstram mais um tipo de participação de predadores terrestres no ecossistema aquático de fitotelmatas bromelícolas. Ademais, juntamente com outros trabalhos envolvendo o sistema bromelícola de *Q. arvensis* na mesma área (Romero & Srivastava 2010, Omena 2014) reiteramos a importância da identidade e sua história de vida do predador terrestre na determinação dos efeitos interativos com os predadores aquáticos e nas cascatas tróficas sobre suas presas e processos ecossistêmicos. Por exemplo, a aranha construtora de teia *Aglaoctenus castaneus* interfere na colonização dos OCVC simplificando a comunidade aquática (Romero e Srivastava 2010) e atuando indiretamente na fragmentação de detritos (Omena 2014). Já o predador por espreita *C. demersa* não oferece essa barreira à colonização e a complexidade trófica da comunidade aquática pode equalizar os efeitos interativos com o predador aquático sobre as presas e cascatas sobre os principais processos ecossistêmicos bromelícolas. Concluímos que a interação entre os predadores de topo é uma das principais conexões tróficas interecossistêmica e está sujeita a interferência alóctone, mas seus efeitos sobre os níveis tróficos inferiores estão mais susceptíveis à regulação pelas interações intra-ecossistêmicas.

Agradecimentos

Nós agradecemos à A. L. Mendonça e C. A. P. Neves pela ajuda nos trabalhos de campo e aos funcionários e moradores locais do PEIC – Núcleo Pererinha pelo auxílio logístico durante o desenvolvimento do estudo. À Prof. Dra. Sonia M. F. Lopes (Museu Nacional/UFRJ) pela identificação de *L. bromelicola* (Blattaria). Este projeto foi financiado pela FAPESP (Proc. Nº 2012/51143-3). G.C.O. Piccoli agradece ao PPG em Biologia Animal (UNESP/IBILCE) pela contemplação da bolsa de estudos pela CAPES durante a realização do trabalho.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrahams, M.V. & L.M. Dill. 1989. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. *Ecology* 70:999-1007.
- Abrams, P.A. 1991. Life History and the relationship between food availability and foraging effort. *Ecology* 72:1242-1252.
- Anderson, J.F. 1978. Energy content of spider eggs. *Ecology* 59:41-57.
- Anderson, M.J. 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* 26:32-46.
- Atwood, T.B., E. Hammil & D.S. Srivastava. 2014. Competitive displacement alters top-down effects on carbon dioxide concentrations in a freshwater ecosystem. *Oecologia* 175:353-361.
- Aukema, B.H., M.C. Clayton & K.F. Raffa. 2004. Density-dependent effects of multiple predators sharing a common prey in an endophytic habitat. *Oecologia* 139:418-426.
- Baxter, C.V., K.D. Fausch & W.C. Saunders. 2005. Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* 50:201-220.
- Bell, W.J., L.M. Roth & C.A. Nalepa. 2007. *Cockroaches: ecology, behavior, and natural history*. Johns Hopkins University Press, Baltimore.
- Benzing, D.H. 1986. The vegetative basis of vascular epiphytism. *Selbyana* 9: 23-43.
- Benzing, D. H. 1990. *Vascular epiphytes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Burdon, F.J. & J.S. Harding. 2008. The linkage between riparian predators and aquatic insects across a stream-resource spectrum. *Freshwater Biology* 53:330-346.
- Byrnes, J., J.J. Stachowicz, K.M. Hultgren, A.R. Hughes, S.V. Olyarnik & C.S. Thornber. 2006. Predator diversity strengthens trophic cascades in kelp forests by modifying herbivore behaviour. *Ecology Letters* 9:61-71.

- Carvalho, A.L., & J.L. Nessimiam. 1998. Odonata do estado do Rio de Janeiro, Brasil: Hábitats e Hábitos das larvas. pp. 3-28 em Nessimian, J.L. & A.L. Carvalho (eds.). Ecologia de insetos aquáticos. Series Oecologia Brasiliensis. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro.
- Chase, J.M., P.A. Abrams, J.P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R.D. Holt, S.A. Richards, R.M. Nisbet & T.J. Case. 2002. The interaction between predation and competition: a review and synthesis. *Ecology Letters* 5:302-315.
- Chua, T.J.L. & M.L.M. Lim. 2012. Cross-habitat predation in *Nepenthes gracilis*: the red crab spider *Misumenops nepenthicola* influences abundance of pitcher dipteran larvae. *Journal of Tropical Ecology* 28:97-104.
- Cotgrave, P., M.J. Hill & J.A.G. Middleton. 1993. The relationship between body size and population size in tank bromeliad fauna. *Biological Journal of Linnean Society* 49:367-380.
- Creel, S. & D. Cristhianson. 2008. Relationships between direct predation and risk effects. *Trends in Ecology and Evolution* 23:194-201.
- Cummins, K.W., R.W. Merritt & M.B. Berg. 2008. Ecology and distribution of aquatic insects. pp 105-122 em Merritt, R.W, K.W. Cummins & M.B. Berg (eds.). An introduction of aquatic insects of North America (4ª edição). Kendall/Hunt, Dubuque.
- De Marco Jr., P. & K.S. Furieri. 2000. Ecology of *Leptagrion perlongum* Calvert, 1909: a bromeliad-dweller odanate species. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão* 11:135-148.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2003. Intra-guild predation relaxes natural enemy impacts on herbivore populations. *Ecological Entomology* 28:67-73.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2004. Predator diversity dampens trophic cascades. *Nature* 429:407-410.
- Finke, D.L. & R.F. Denno. 2005. Predator diversity and the functioning of ecosystems: the role of intraguild predation in dampening trophic cascades. *Ecology Letters* 8:1299–1306.
- Foelix, R.F. 2011. *Biology of Spiders* (3ª edição). Oxford University Press, Oxford.
- Frank, J.H. & L.P. Lounibos. 2008. Insects and allies associated with bromeliads: a review. *Terrestrial Arthropod Reviews* 1:125-153.
- Gotelli, N.J. & R.K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4:379–391.
- Griffen, B.D. & J.E. Byers. 2006. Intraguild predation reduces redundancy of predator species in multiple predator assemblage. *Journal of Animal Ecology* 75:959-966.
- Griffen, B.D. & T. Williamson. 2008. Influence of predator density on nonindependent effects of multiple predator species. *Oecologia* 155:151-159.
- Hadfield, J.D. 2010. MCMC methods for Multi-response Generalised Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software* 33:1-22.

- Heithaus, M.R. & L.M. Dill. 2006. Does tiger shark predation risk influence foraging habitat use by bottlenose dolphins at multiple spatial scales? *Oikos* 114:257–264.
- Hothorn, T., F. Bretz & P. Westfall . 2008. Simultaneous Inference in General Parametric Models. *Biometrical Journal* 50:346-363.
- Kitching, R.L. 2000. Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press, Cambridge.
- Knight, T.M., M.W. McCoy, J.M. Chase, K.A. McCoy & R.D. Holt. 2005. Trophic cascade across ecosystems. *Nature* 437:880-883.
- Lang, A. 2003. Intraguild interference and biocontrol effects of generalist predators in a winter wheat field. *Oecologia* 134:144–153.
- Leroy, C., J.F. Carrias, R. Céréghino & B. Corbara. 2015. The contribution of microorganisms and metazoans to mineral nutrition in bromeliads. *Journal of Plant Ecology* (in press).
- Lopes, S.M. & E.H. Oliveira. 2003. Duas espécies novas de *Lophoblatta* (Blattaria, Blattellidae) do Brasil e descrição da Genitalia de cinco espécies conhecidas. *Iheringia* 93:341-354.
- Lopes, S.M. & E.H. Oliveira. 2010. Duas espécies novas de *Lophoblatta* (Blattellidae, Pseudophyllodromiinae) coletadas na Mata Atlântica, Rio de Janeiro. *Iheringia* 100:55-58.
- Lopez, L.S., P.P Rodrigues & R.I. Rios, 1999. Frogs and snakes asphoretic dispersal agents of bromeliad ostracods (*Elpidium*) and Annelids (*Dero*). *Biotropica* 31: 705–708.
- Lubin, Y. & J. Henschel. 1996. The influence of food supply on foraging behavior in a desert spider. *Oecologia* 105:64-73.
- Marczak, L.B., T.M. Hoover & J.S. Richardson. 2007. Trophic interception: how a boundary-foraging organism influences cross-ecosystem fluxes. *Oikos* 116:1651-1662.
- McCoy, M.W., M. Barfield & R.D. Holt. 2009. Predator shadows: complex life histories as generators of spatially patterned indirect interactions across ecosystems. *Oikos* 118:87-100.
- Nakano, S., H. Miyasaka & M. Kuhara. 1999. Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80: 2435-2441.
- Ngai, J.T. & D.S. Srivastava. 2006. Predator accelerate nutrient cycling in a bromeliad ecosystem. *Science* 314:963.
- Oksanen, J., F.G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P.R. Minchin, R.B. O’Hara, G.L. Simpson, P. Solymos, M.H.H. Stevens & H. Wagner. 2013. Vegan: community ecology package. R package version 2.0-9.<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.

- Omena, P.M. 2014. Effects of predators on bromeliad-aquatic arthropod communities and ecosystem functioning. Tese de Doutorado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas, pp. 159.
- Pace M.L., J.J. Cole, S.R. Carpenter & J.F. Kitchell. 1999. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14:483-488.
- Paetzold, A., C.J. Schubert & Klement Tockner. 2005. Aquatic terrestrial linkages along a braided river: riparian arthropods feeding on aquatic insects. *Ecosystems* 8:748-759.
- Paine, R.T. 1966. Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist* 910:65-75.
- Polis, G.A. 1994. Food webs, trophic cascades and community structure. *Australian Journal of Ecology* 19:121-136.
- Polis, G.A. & S.D. Hurd. 1996. Allochthonous input across habitats, subsidized consumers and apparent trophic cascades: examples from a ocean-land interface. Pp. 275-285. In: *Food-webs: integration of patterns and dynamics* (G.A. Polis & K.O. Winemiller, eds.). Chapman and Hall, New York.
- Polis, G.A., W.B. Anderson & R.D. Holt. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review in Ecology and Systematics* 28:289–316.
- Polis, G.A., A.L.W. Sears, G.R. Huxel, D.R. Strong & J. Maron. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution* 15:473-476.
- Polis, G.A., M.E. Power & G.R. Huxel. 2004. *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press, Chicago.
- R Development Core Team. 2014. *A language and environment for statistical Computing*.
- Richardson, B.A. 1999. The Bromeliad Microcosm and the Assessment of Faunal Diversity in a Neotropical Forest. *Biotropica* 31:321-336.
- Richardson, B.A., M.J. Richardson, F.N. Scatena & W.H. McDowell. 2000. Effects of nutrient availability and other elevational changes on bromeliad populations and their Invertebrate communities in a humid tropical forest in Puerto Rico. *Journal of Tropical Ecology* 16:167-188.
- Ritchie, E.G. & C.N. Johnson. 2009. Predator interactions, mesopredator release and biodiversity conservation. *Ecology Letters* 12:982-998.
- Rodrigues, B.V.B. & A.B. Bonaldo. 2014. Taxonomic revision of the species group *rubripes* of *Corinna* Koch, 1842 (Araneae, Corinnidae). *Zootaxa* 3815:451-493.
- Romero, G.Q. & D.S. Srivastava. 2010. Food-web composition affects cross-ecosystem interactions and subsidies. *Journal of Animal Ecology* 79:1122-1131.

- Scharf, I., Y. Lubin & O. Ovadia. 2011. Foraging decisions and behavioural flexibility in trap-building predators: a review. *Biological Reviews* 86:626-639.
- Schmitz, O.J. 2007. Predators diversity and trophic interactions. *Ecology* 88:2415-2426.
- Schmitz, O.J. 2008. Effects of predators hunting mode on grassland ecosystem process. *Science* 319:952-954.
- Schmitz, O.J. & L. Sokol-Hessner. 2002. Linearity in the aggregate effects of multiple predators on a food web. *Ecology Letters* 5:168–172.
- Schreiber, S. & V.H.W. Rudolf. 2008. Crossing habitat boundaries: coupling dynamics of ecosystems through complex life cycles. *Ecology letters* 11: 576–587.
- Shurin J.B., E.T. Borer, E.W. Seabloom, K. Anderson, C.A. Blanchette, B. Broitman, S.D. Cooper & S. Halpern. 2002. A cross-ecosystem comparison of the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 5:785-791.
- Shurin J.B., D.S Gruner & H. Hillebrand. 2006. All wet or dried up? Real difference between aquatic and terrestrial foodwebs. *Proceedings of Royal Society of Biology* 273:1-9.
- Siddon, C.E. & J.E. Witman. 2004. Behavioral indirect interactions: multiple predator effects and prey switching in the rocky subtidal. *Ecology* 85:2938–2945.
- Sih, A., G. Englund & D. Woster. 1998. Emergent impacts of multiple predators on prey. 1998. *Trend in Ecology and Evolution* 13:350-351.
- Snyder, W.E. & D.H. Wise. 2001. Constrating trophic cascades generated by a community of generalist predator. *Ecology* 82:1571-1583.
- Spiller, D.A. & T.W. Schoener. 1994. Effects of top and intermediate predators in a terrestrial food web. *Ecology* 75:182–196.
- Srivastava, D.S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. *Oecologia* 149:493-504.
- Srivastava, D.S., J. Kolasa, J. Bengtsson, A. Gonzalez, S.P. Lawler, T.E. Miller, P. Munguia, T. Romanuk, D.C. Schneider & M.K. Trzcinski. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? *Trends in Ecology & Evolution* 19:379–384.
- Starzomski, B.M., D. Suen & D.S. Srivastava. 2010. Predation and facilitation determine chironomid emergence in a bromeliad-insect food web. *Ecological Entomology* 35:53-63.
- Strong, D.R. 1992. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology* 73:747-754.
- Wesner, J. S. 2012. Predator diversity effects cascade across an ecosystem boundary. *Oikos* 121:53–60

Wilbur, H.M. 1980. Complex life cycles. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 11:67-93.

FIGURAS E TABELAS

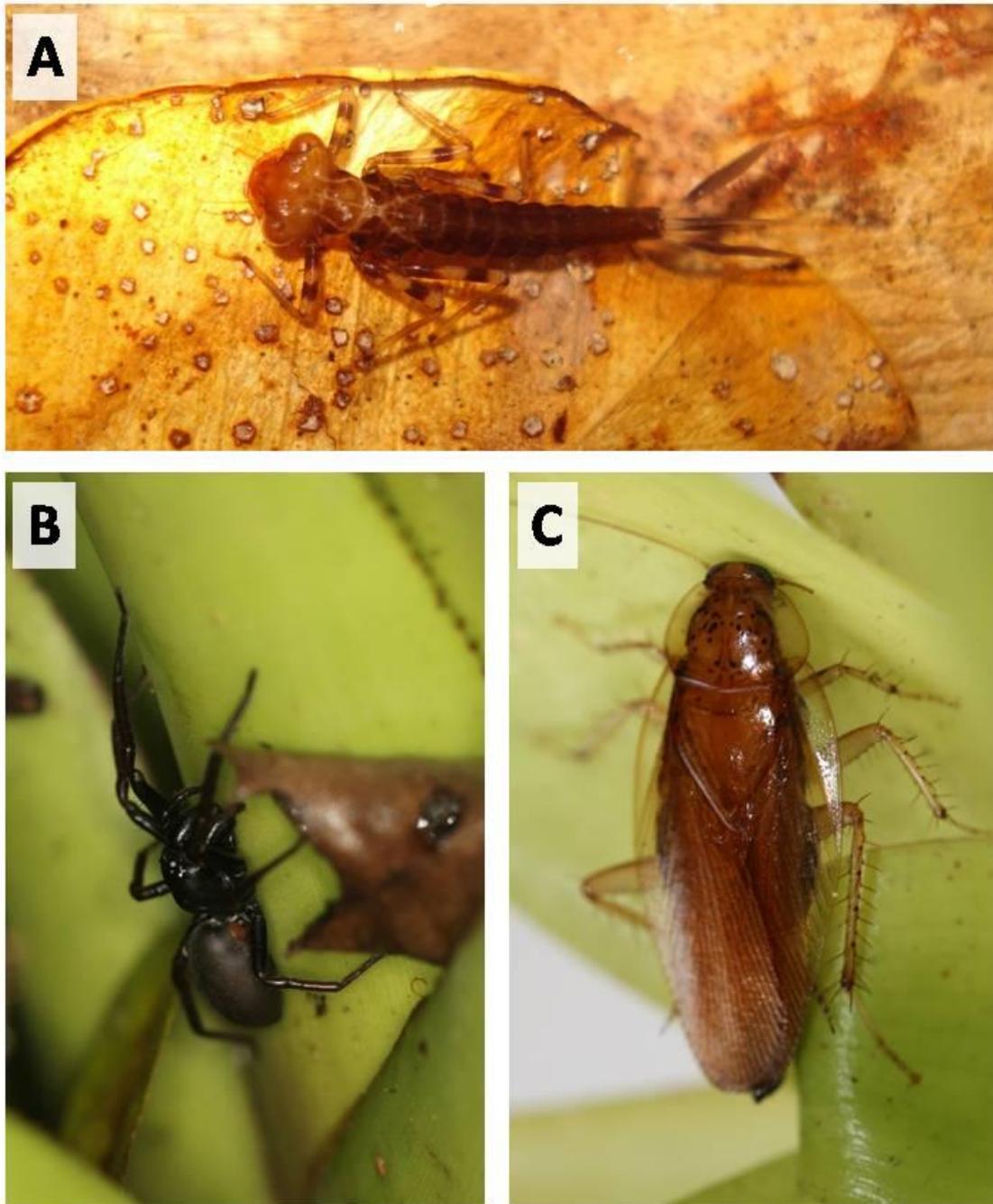


Figura 1: Organismos utilizados no experimento. (A) Larva do predador aquático de topo mastigador *Leptagrion andromache*. (B) Fêmea adulta da aranha *Corinna demersa*. (C) Fêmea adulta da barata *Lophoblatta bromelicola*.

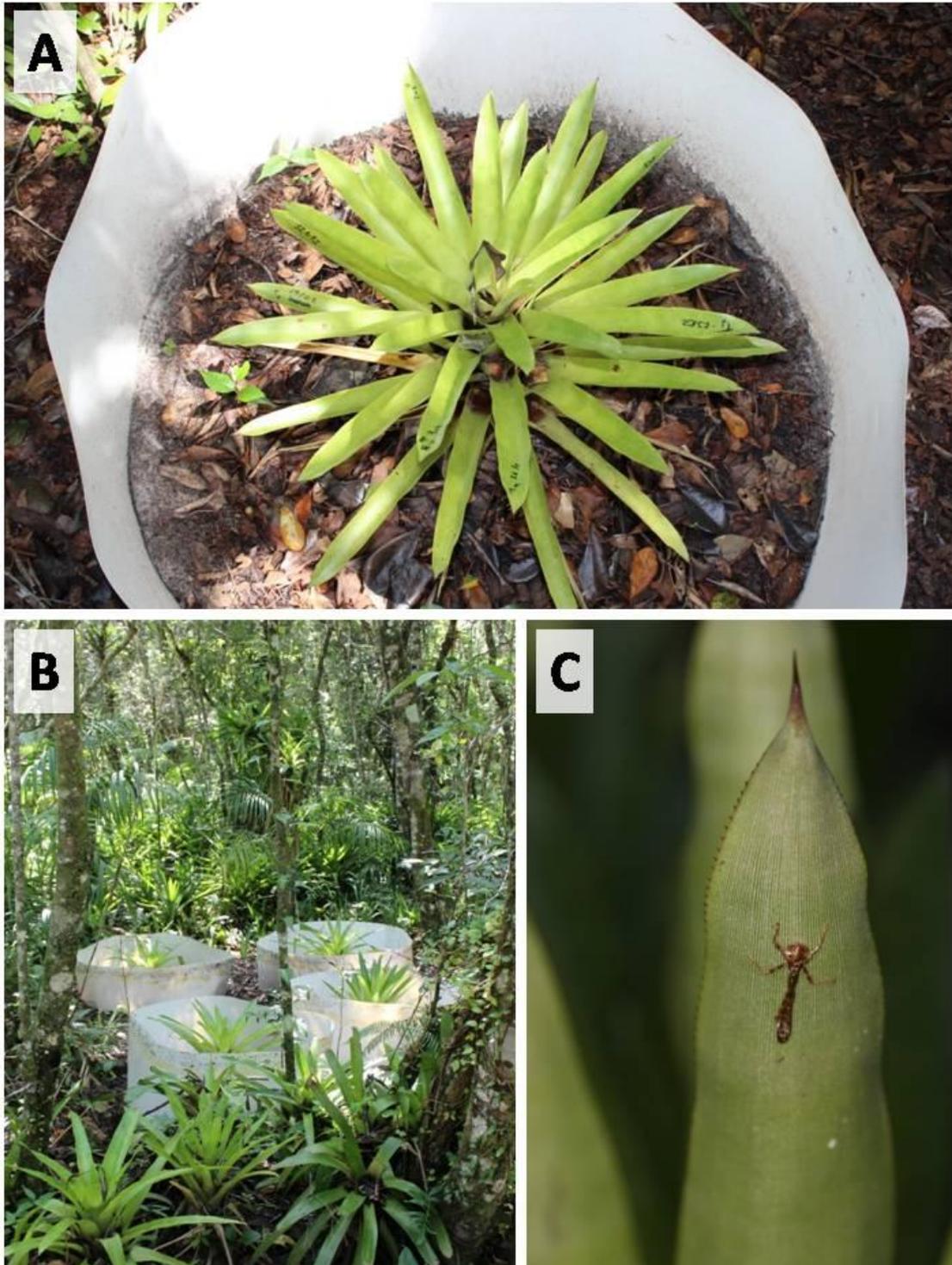


Figura 2: Elementos do experimento: (A) Vista de cima da bromélia experimental *Quesnelia arvensis* dentro do cilindro de exclusão. (B) Vista lateral do bloco experimental com os quatro tratamentos. (C) Exúvia vestigial da metamorfose do predador aquático *L. andromache* aderida à parte abaxial de uma folha de *Q. arvensis* experimental.

Tabela 1: Valores e parâmetros do modelo misto linear generalizado (GLMM) com simulação de Monte Carlo referentes ao efeito da presença e ausência da presa e predador terrestre sobre a taxa de sobrevivência e emersão de adultos de *Leptagrion andromache* experimentais.

	Presa terrestre			Predador terrestre			Presa + Predador terrestre		
	l - 95% IC	u - 95% IC	P - value	l - 95% IC	u - 95% IC	P - value	l - 95% IC	u - 95% IC	P - value
Sobrevivência	-0.284	0.227	0.967	-0.787	-0.271	< 0.001	-0.365	0.304	0.980
Emersão de adultos	-0.419	0.018	0.058	-0.814	-0.351	< 0.001	0.082	0.715	0.014

Tabela 2: Resultados da análise de covariância (ANCOVA) referentes aos efeitos da presença da presa e predador terrestre e da interação entre eles sobre a estrutura trófica da comunidade de insetos aquáticos, fragmentação de detritos, nitrogênio absorvido. Graus de liberdade de todos os testes $F = 1,30$. Valores de P significantes ($< 0,05$) em negrito.

	Tratamento		Sobrevivência do predador aquático experimental		Tratamento x Sobrevivência	
	<i>F</i>	<i>P</i> - value	<i>F</i>	<i>P</i> - value	<i>F</i>	<i>P</i> - value
Riqueza						
Total	0.690	0.565	5.729	0.023	0.884	0.355
Detritívoros	0.464	0.709	5.555	0.025	0.023	0.881
Filtradores	1.235	0.315	5.883	0.022	5.520	0.026
Predador de topo - mastigadores	4.834	0.007	0.453	0.506	0.335	0.567
Predador de topo - perfuradores	0.297	0.827	2.579	0.120	1.903	0.179
Predadores intermediarios	0.654	0.587	0.304	0.586	0.345	0.561
Abundância						
Total	2.645	0.068	3.399	0.075	0.492	0.488
Detritívoros	2.226	0.107	4.005	0.055	1.567	0.221
Filtradores	0.686	0.568	1.980	0.170	0.345	0.562
Predador de topo - mastigadores	5.430	0.004	0.070	0.793	0.160	0.691
Predador de topo - perfuradores	0.016	0.997	0.045	0.833	2.712	0.111
Predadores intermediarios	1.140	0.350	0.068	0.796	1.390	0.248
Biomassa						
Total	0.680	0.572	0.503	0.484	0.120	0.731
Detritívoros	1.034	0.392	0.528	0.473	0.815	0.374
Filtradores	0.516	0.675	1.259	0.271	1.105	0.302
Predador de topo - mastigadores	1.625	0.206	0.429	0.518	0.011	0.919
Predador de topo - perfuradores	0.185	0.906	0.088	0.768	1.437	0.241
Predadores intermediarios	1.814	0.168	0.005	0.942	0.031	0.861
Taxa de fragmentação						
Total	0.774	0.518	0.380	0.543	0.446	0.510
<i>Oocotea pulchella</i>	0.720	0.549	0.310	0.588	0.046	0.831
<i>Eugenia uniflora</i>	0.652	0.589	0.546	0.466	0.219	0.643
Fluxo de N (¹⁵N)	1.075	0.376	0.178	0.676	0.032	0.859
Concentração total de N	1.332	0.283	0.697	0.410	2.934	0.097

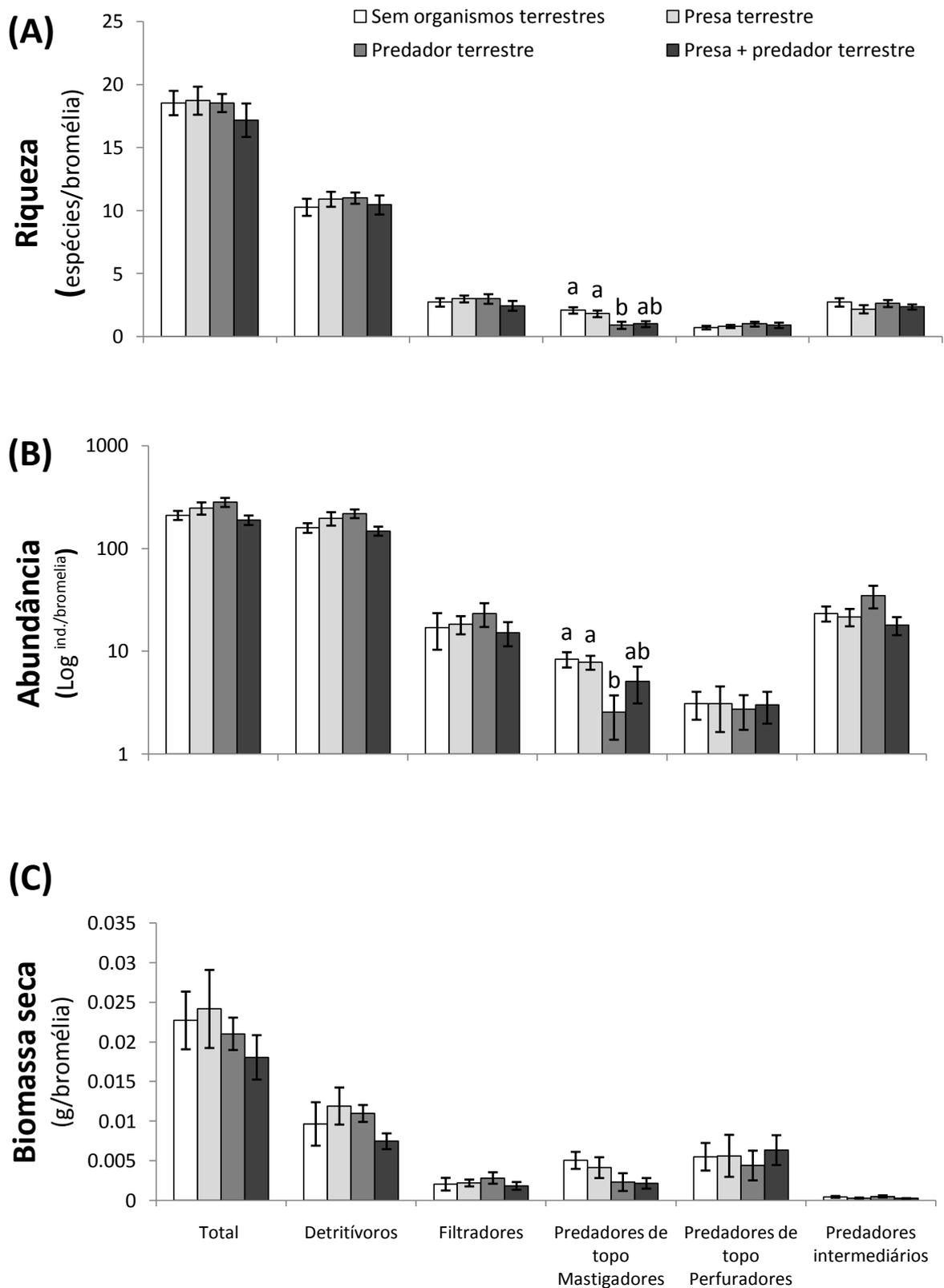


Figura 3: Médias da (A) riqueza, (B) abundância e (C) biomassa seca do total de insetos aquáticos, dos detritívoros, filtradores, predadores de topo mastigadores e perfuradores e predadores intermediários. Barras representam \pm EP. Letras sobre as barras de erro representam as diferenças entre os tratamentos aferidas pelo teste *a posteriori* de Tukey ($P < 0,05$).

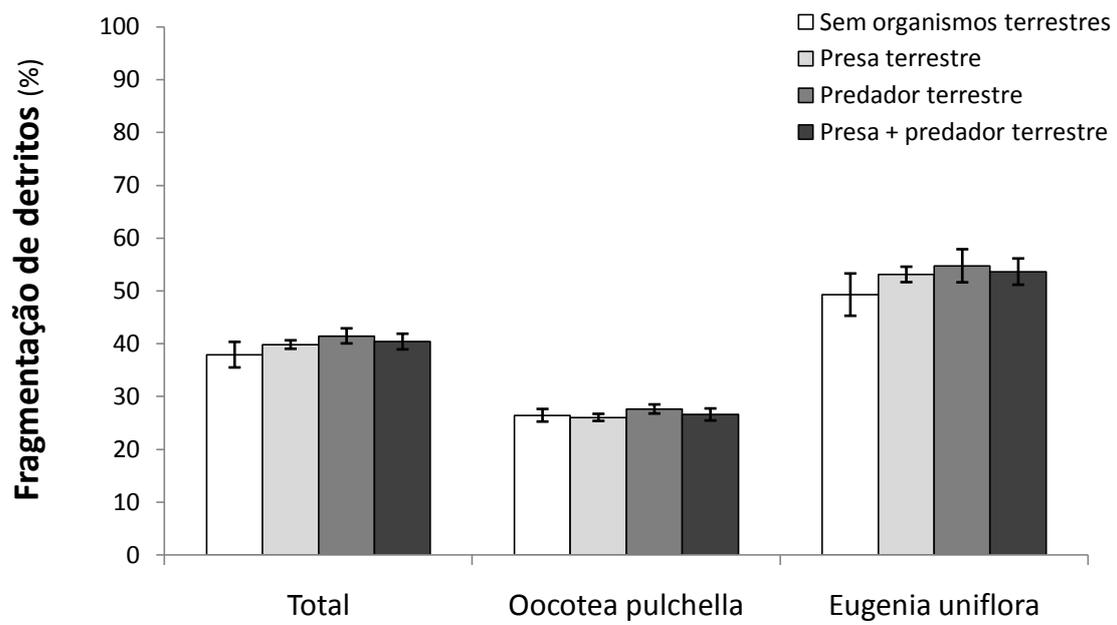


Figura 4: Médias do percentual da fragmentação de detritos. Barras representam \pm EP.

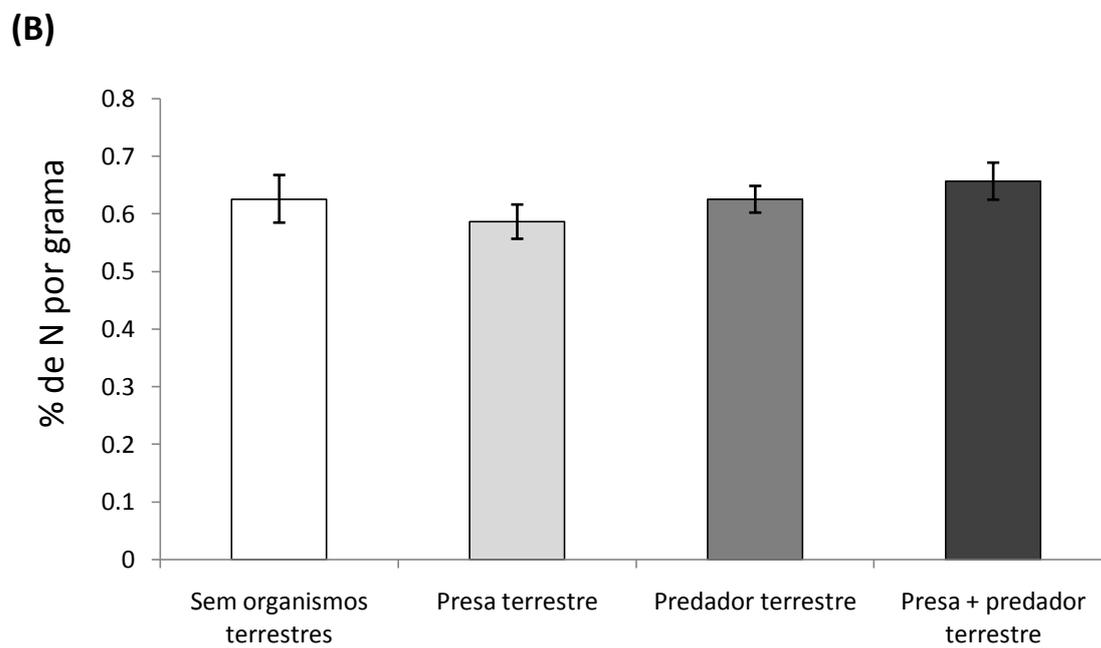
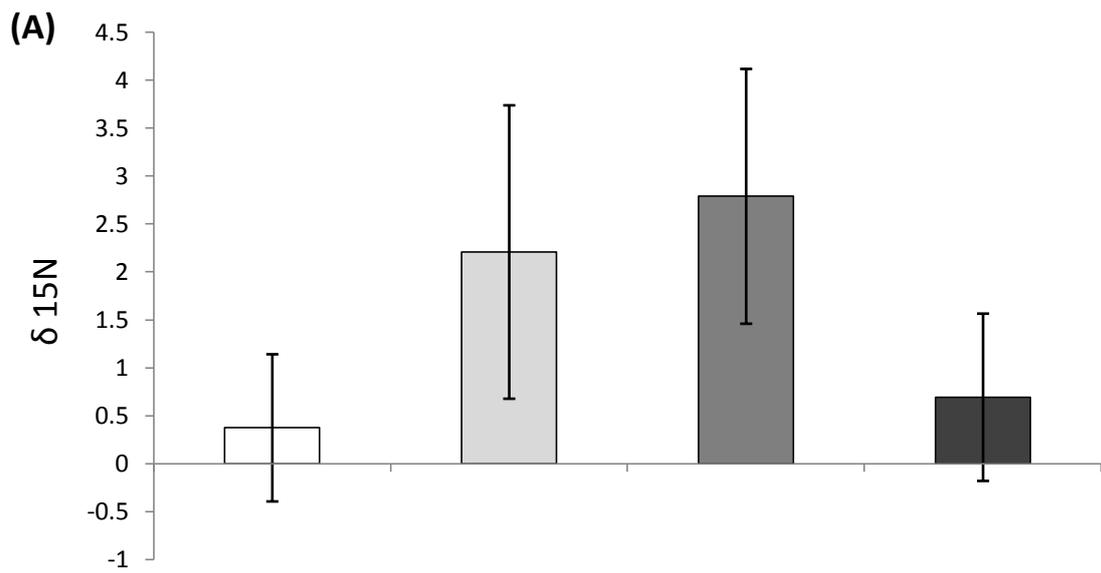


Figura 5: Médias do (A) delta de ^{15}N e (B) percentual total de nitrogênio ($^{14}\text{N} + ^{15}\text{N}$) na folhas da bromélia. Barras representam \pm EP.

APÊNDICES

Apêndice A

Efeitos diretos do predador terrestre sobre a presa terrestre: bioensaios

Mesmos com registros feitos naturalmente na área de estudo verificamos a intensidade de predação e modos de captura de *Lophoblatta* sp. por *C. demersa* em bioensaios de oferecimento da presa ao predador utilizando pequenos indivíduos (± 12 folhas) de *Q. arvensis* isolados em recipientes plásticos (arenas experimentais) (Figura X). Cada réplica foi constituída por uma arena experimental, indivíduos de *Lophoblatta* sp. e uma fêmea adulta de *C. demersa*. Devido às diferenças morfológicas entre indivíduos imaturos (ápteros) e adultos (alados) realizamos sete réplicas para cada estágio, com o tempo máximo de duração para cada réplica de cinco dias. Os bioensaios foram observados durante 30 minutos nos períodos diurnos e noturnos.

O consumo de imaturos e adultos de *Lophoblatta* sp. por fêmeas adultas de *C. demersa* ocorreu em 100% das réplicas no tempo máximo de três dias de duração dos bioensaios. Foram observados quatro eventos predatórios, todos sobre imaturos e durante a noite. Nestes eventos, a aranha adotava o forrageamento por espreita dentro do abrigo, a captura das presas ocorreu fora do abrigo e ao se aproximarem do mesmo, após a captura e imobilização da presa a aranha retornou para o interior do abrigo para consumi-la.

Apêndice B

Organismos aquáticos coletados no experimento

Organismo	Ciclo de vida	Estádio	Nível trófico
Annelida			
Tubicifidae			
cf. <i>Dero</i> sp.	Simplex	Todos	Detritívoro
Glossiphoniidae			
<i>Helobdella</i> sp.	Simplex	Todos	Predador intermediário
Coleoptera			
Dytiscidae			
<i>Copelatus bimaculatus</i>	Complexo	Adulto	Predador de topo - Perfurador
Dytiscidae sp. 1	Complexo	Larva	Predador intermediário
Dytiscidae sp. 1	Complexo	Adulto	Predador intermediário
Dytiscidae sp. 2	Complexo	Adulto	Predador de topo - Perfurador
Hydrophilidae			
<i>Lachnodacnum luederwaldti</i>	Complexo	Larva/Adulto	Predador intermediário/Filtrador
Scirtidae			
<i>Scirtes</i> sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Scirtes</i> sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
Diptera			
Anisopodidae			
<i>Olbiogaster</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
Cecidomyiidae			
Cecidomyiidae sp. 1	Complexo	Larva	Predador intermediário
Cecidomyiidae sp. 1	Complexo	Larva	Predador intermediário
Cecidomyiidae sp. 2	Complexo	Larva	Predador intermediário
Cecidomyiidae sp. 3	Complexo	Larva	Predador intermediário
Cecidomyiidae sp. 4	Complexo	Larva	Predador intermediário
Ceratopogonidae			
<i>Atrichopogon</i> sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Atrichopogon</i> sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Atrichopogon</i> sp. 3	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Atrichopogon</i> sp. 4	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Atrichopogon</i> sp. 5	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Atrichopogon</i> sp. 6	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Bezzia</i> sp.	Complexo	Larva	Predador intermediário
<i>Culicoides</i> sp.	Complexo	Larva	Predador intermediário
Chironomidae			

<i>Chironomus aff. detriticola</i>	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Corynoneura</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Lymnophies</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Monopelopia caraguata</i>	Complexo	Larva	Predador intermediário
Orthocladinae sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Polypedilum aff. marcondesi</i>	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Polypedilum kaingang</i>	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Polypedilum marcondesi</i>	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Polypedilum</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Stenochironomus atlanticus</i>	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Tanytarsus</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
Corethrellidae			
<i>Corethrella infuscata</i>	Complexo	Larva	Predador intermediário
Culicidae			
<i>Anopheles homunculus</i>	Complexo	Larva	Filtrador
<i>Culex worontzowi</i>	Complexo	Larva	Filtrador
<i>Culex imitator</i>	Complexo	Larva	Filtrador
<i>Culex pleuristriatus</i>	Complexo	Larva	Filtrador
<i>Culex aphylactus</i>	Complexo	Larva	Filtrador
<i>Wyeomyia</i> sp.	Complexo	Larva	Filtrador
Empididae			
Empididae sp. 1	Complexo	Larva	Predador intermediário
Empididae sp. 2	Complexo	Larva	Predador intermediário
Ephydriidae			
Ephydriidae sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
Ephydriidae sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
Ephydriidae sp. 3	Complexo	Larva	Detritívoro
Limoniidae			
<i>Trentepohlia</i> sp.	Complexo	Larva	Detritívoro
Psychodidae			
Psychodidae sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
Psychodidae sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
Psychodidae sp. 3	Complexo	Larva	Detritívoro
Psychodidae sp. 4	Complexo	Larva	Detritívoro
Tabanidae			
<i>Stibasoma bicolor</i>	Complexo	Larva	Predador de topo - Perfurador
Sciaridae			
Sciaridae sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
Syrphidae			
<i>Copestylum</i> sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
<i>Copestylum</i> sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
Syrphidae sp. 1	Complexo	Larva	Detritívoro
Syrphidae sp. 2	Complexo	Larva	Detritívoro
Syrphidae sp. 3	Complexo	Larva	Detritívoro

Odonata**Coenagrionidae**

<i>Leptagrion andromache</i>	Complejo	Larva	Predador de topo
<i>Leptagrion elongatum</i>	Complejo	Larva	Predador de topo
<i>Leptagrion cf. macrurum</i>	Complejo	Larva	Predador de topo
<i>Leptagrion cf. bocainensis</i>	Complejo	Larva	Predador de topo

Ostracoda**Cyheroidae**

<i>Elpidium bromeliarum</i>	Simples	Todos	Filtrador
-----------------------------	---------	-------	-----------

Trichoptera**Calamoceratidae**

<i>Phylloicus bromeliarum</i>	Complejo	Larva	Detritívoro
-------------------------------	----------	-------	-------------

Apêndice C

Protocolo de enriquecimento isotópico de detritos de *Eugenia uniflora* (Myrtaceae)

O estudo envolvendo a ciclagem de nitrogênio inicia-se previamente aos experimentos com a produção dos detritos orgânicos enriquecidos (*i.e.* folhas secas) e, posteriormente, com análise da concentração do isótopo nas folhas das bromélias. Para a produção dos detritos, cultivamos dez mudas com cerca de 60 cm de *Eugenia uniflora* (Myrtaceae) em uma casa de vegetação com sistema automático de irrigação. Obtivemos o enriquecimento com ^{15}N por meio da aplicação a cada dois dias de cinco mililitros de solução com concentração de 2,5 g/l de sulfato de amônio [(15NH₄)₂SO₄] enriquecido com 10% de excesso de átomos ^{15}N (Cambridge Isotope Laboratories, MA). Este procedimento ocorreu durante 60 dias. Após esse procedimento, cortamos as mudas na base dos caules e as colocamos em uma bandeja para a coleta após a senescência de todas as folhas produzidas. Posteriormente, estas folhas foram desidratadas em uma estufa com circulação de ar (Marconi®) a 60 °C por 48h. As amostras de folhas secas utilizadas no experimento foram pesadas em porções individuais com o auxílio de uma balança de alta precisão (0,0001 g) e acondicionadas em envelopes para facilitar sua aplicação no início do experimento.

Para análise final sobre o fluxo de 15N dos detritos de *E. uniflora* para as folhas de *Q. arvensis* coletamos ao término do experimento as porções não submersas de três folhas da terceira camada da roseta de cada bromélia experimental. Essas folhas foram lavadas e acondicionadas separadamente por réplica em sacos de papel. Em laboratório estas folhas foram desidratadas em uma estufa com circulação de ar (Marconi®) a 60 °C por 48h. Posteriormente, cada amostra (*i.e.* três folhas por bromélia) foi moída com o auxílio de nitrogênio líquido e embaladas seguindo os procedimentos exigidos pelo Stable Isotope Facilities na University of California, Davis, EUA (<http://stableisotopefacility.ucdavis.edu/13cand15nsamplepreparation.html>) e enviadas para o mesmo laboratório para análise. Os valores de porcentagem de átomos de ^{15}N e de $\delta^{15}\text{N}$ [= ((15N: 14N amostra/ 15N: 14N padrão) – 1) x 1000] das folhas das bromélias foram determinados utilizando o espectrômetro de massas analisador elementar ANCA-SL (Automatic Nitrogen and Carbon Analyzer) com detector magnético de baixa resolução acoplado ao IRMS 20-20 (Europe Scientific, Krewe, UK).

SÍNTESE

Este estudo contribuiu, primeiramente, com o conhecimento das interações entre aranhas e bromeliáceas pela comprovação da interação exclusiva da espécie *Corinna demersa* e bromélias-tanques no litoral sudeste brasileiro. Durante a ocupação do habitat bromelícola em todas as fases de seu ciclo de vida, *C. demersa* demonstra comportamentos e adaptações morfológicas contribuintes para a existência desta interação. Como objeto de estudo, a interação entre *C. demersa* e as bromélias-tanques apresentam uma facilidade de amostragem e manipulação podendo ser utilizadas em futuros trabalhos comportamentais de corinídeos, temas e grupo com conhecimento escasso. Com a existência da forte relação deste predador com seu microcosmo natural, são inevitáveis as interações com os demais organismos com que compartilha o espaço bromelícola, sejam eles terrestres ou aquáticos, predadores ou presas. Com isto *C. demersa* e o ambiente fitotelmático bromelícola mostraram-se um sistema de estudo adequado para averiguar os efeitos da predação na conexão trófica entre o ambiente terrestre e aquático e seus reflexos no funcionamento do ecossistema.

Utilizando uma cadeia trófica bromelícola manipulada e simplificada evidenciei os efeitos diretos e indiretos do predador terrestre sobre o ambiente fitotelmático. Com este sistema verifiquei que, de maneira geral, os efeitos do predador aquático sobre as presas detritívoras são mais intensos dos que os exercidos pelo predador terrestre, porém o resultado desta comparação pode ser influenciado pela identidade das presas. Evidenciei também a interação hierárquica antagonística entre estes

predadores, que em um curto período de tempo é modulada pelo risco de predação, e também o papel das características da história de vida das presas como determinantes nesse efeito interativo. Com o mesmo padrão, essas dinâmicas entre predadores e presas resultaram em cascatas com diferentes intensidades sobre a fragmentação de detritos, sendo a qualidade deste recurso também determinante neste efeito. Ainda neste sistema simples reconheci a influência negativa destes predadores sobre o fluxo de ^{15}N detrito-bromélia, sendo mais intensa na presença de *C. demersa*. Os resultados que obtive com este sistema simplificado reforçou a predação como uma potencial conexão entre o ambiente terrestre e aquático e também demonstrou que as cascatas tróficas causadas por predadores destes ambientes podem diferir em sua intensidade.

Com um sistema bromelícola susceptível à colonização por diversos organismos de ciclo de vida complexo, identifiquei o efeito amortecedor do aumento de recurso alimentar para o predador terrestre em sua interação com o predador de topo aquático. Porém, a influência da presença da presa terrestre na interação entre estes predadores não foi refletida sobre suas presas ou em uma cascata trófica sobre a fragmentação de detritos e fluxo de ^{15}N detrito-bromélia. Estes resultados sugerem que a complexidade trófica da comunidade aquática e o aumento das relações interespecíficas geradas por ela anulam os efeitos da interação entre predadores de ambientes diferentes mesmo que estas sejam modificadas.

Com estes dois estudos posso concluir que, mesmo existentes, os efeitos de um predador de terrestre sobre suas presas aquáticas e as cascatas tróficas desencadeadas sobre o funcionamento do ecossistema fitotelmático são suprimidos pela dinâmica do ecossistema aquático. Isto demonstra a necessidade de novos

estudos para a identificação dos mecanismos e elementos estruturais determinantes na intensidade dos efeitos interecossistêmicos de predadores.