

Aranhas (Arachnida, Araneae) sobre bromélias em um remanescente de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo: associações específicas, arquitetura das bromélias e estrutura de comunidades

Thiago Gonçalves-Souza

MESTRADO



PÓS GRADUAÇÃO
EM BIOLOGIA ANIMAL

2009

Biologia
Estrutural

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

THIAGO GONÇALVES-SOUZA

**ARANHAS (ARACHNIDA, ARANEAE) SOBRE BROMÉLIAS EM UM
REMANESCENTE DE MATA ATLÂNTICA NO ESTADO DO ESPÍRITO
SANTO: ASSOCIAÇÕES ESPECÍFICAS, ARQUITETURA DAS BROMÉLIAS E
ESTRUTURA DE COMUNIDADES**

Dissertação apresentada ao Instituto
de Biociências, Letras e Ciências
Exatas da Universidade Estadual
Paulista para obtenção do título de
Mestre em Biologia Animal

ORIENTADOR: PROF. DR. GUSTAVO Q. ROMERO

SÃO JOSÉ DO RIO PRETO

2009

Gonçalves-Souza, Thiago.

Aranhas (Arachnida, Araneae) sobre bromélias em um remanescente de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo: associações específicas, arquitetura das bromélias e estrutura de comunidades / Thiago Gonçalves-Souza. - São José do Rio Preto : [s.n.], 2009.

83 f. : il. 2; 30 cm.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Aracnídeo. 2. Aranha - Ecologia. 3. Ecologia animal. I. Romero, Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 595.4

Data da defesa: 28/04/2009

BANCA EXAMINADORA

TITULARES

PROF. DR. GUSTAVO Q. ROMERO (Orientador) _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto - SP

DR. PAULO ENRIQUE CARDOSO PEIXOTO _____

Universidade Estadual de Campinas - SP

PROF. DRA. LILIAN CASATTI _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto - SP

SUPLENTE

PROF. DR. JOÃO VASCONCELLOS-NETO _____

Universidade Estadual de Campinas - SP

PROFA. DRA. DENISE DE CERQUEIRA ROSSA-FERES _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto - SP

Em memória ao meu avô,
Octaciano Gomes de Souza (1914 – 2008),
por me mostrar que a satisfação em viver feliz pode ser
real até o último dia de vida.

AGRADECIMENTOS

Sem dúvida tenho muito que agradecer. Agradecer aos professores e amigos que me ensinaram muito e, principalmente, que trouxeram sentido ao que, hoje, acredito ser Biologia. Pessoas que trouxeram sentido (e explicações) para o que quero seguir e fazer em minha vida acadêmica (ou o que tiver me esperando). Pessoas que me fizeram sempre curtir a vida e levá-la de uma maneira mais divertida.

A importância do meu orientador, Gustavo Q. Romero, tem função primordial em todo o meu crescimento como aluno e pesquisador. O exemplo de ética e dedicação que me trouxeram muita vontade de fazer a diferença e de aprender da melhor maneira. O exemplo de ter humildade para receber críticas dos nossos pares e de permitir que essas críticas sirvam como molde para aprender e para crescer. Afinal estamos sempre longe do ideal (se é que o alcançaremos!). Gostaria de agradecer também ao grande amigo Gustavo Romero (e porque não?!) às extensas conversas “aleatórias” e por momentos de descontração regados por uma boa cerveja. Para mim foi uma parceria realmente proveitosa!

Aos professores que participaram da qualificação, Lilian Casatti e Mario Almeida Neto, por diversas sugestões e críticas. Ao Mário Almeida Neto pelas extensas trocas de e-mails para definir e corrigir o segundo capítulo da dissertação. Novamente agradeço a Lilian Casatti por participar da banca de mestrado e pelas críticas e sugestões ao trabalho (que virão)! Agradeço Paulo Enrique Cardoso Peixoto por sempre me ajudar com dúvidas (frequentes) em análises estatísticas e por sempre estar disposto a ajudar. Da mesma maneira agradeço por aceitar o convite de participar da banca. A Denise Rossa-Feres pelo auxílio no projeto e por várias sugestões durante todo o mestrado. A Andrew Solow, Anne Chao, David E. Walter, José M. Perez, Nicholas J. Gotelli, Rob Ferguson, Robert K. Colwell e Simone Fattorini por sugestões/explicações de análises estatísticas e por enviarem artigos que ajudaram muito neste trabalho.

Em especial agradeço aos meus amigos que ajudaram na coleta de dados com muito esforço e dedicação: Daniel Mota, Éverson Soeiro, Fernando Flores, Marcelo Belisário, Rafaela Marques, Tiago Bernabé (diabético) e Thiago Coser. Realmente este trabalho não seria real sem a ajuda de vocês. Agradeço também Marcelo Belisário e Thiago Coser pelas identificações das bromélias. Ao Antonio Brescovit pela parceria dos últimos anos e por sempre se prontificar a identificar as aranhas. A todos os alunos do laboratório de Aracnologia do Instituto Butantan por também auxiliarem na identificação das aranhas. Ao Museu de Biologia Prof. Mello Leitão pelo suporte e pela autorização para o desenvolvimento da pesquisa, em especial Hélio Fernandes, Rose Kollmann, Roserberg Martins, “Seu” Molina e “Dona” Lourdes.

A Glória Matallana Tobón, minha amiga, madrinha de casamento e primeira orientadora, pela fundamental participação em minha vida acadêmica. Por me ensinar em um

bom “portunhol” como encarar a pesquisa científica e de sempre buscar boa literatura. Aos amigos Adriano Kury e Alessandro Giupponi (sucrilhos) por apoiarem meus primeiros passos no mundo das aranhas e pelo entusiasmo incrível para trabalhar. Ao Glauco Machado, José Camargo, Paulo de Marco e todos os amigos do curso de campo por 30 dias inesquecíveis na Amazônia CENTRAL. Tenho certeza que esses dias mudaram, e muito, minha vida. Aos meus primeiros mestres Selma Hebling e Walter Có por, além de tudo, serem meus parceiros.

Aos amigos Diogo Provete, Gustavo Cauê, Michel Garey e Paula Omena por nossas discussões filosóficas sobre ecologia, vida, futebol, estatística, cerveja, política e o [parco] salário. Aos meus grandes amigos simplesmente por fazerem parte de maneira especial da minha vida: Alexandre (pudim), Diogo Provete, Éverson (evinho) e a senhorita Nani People, Fernando (nandão), Gustavo Cauê, Hélio William, Íria Karla, José (zé), Ju Rodrigues, Michel Garey, Paula Omena, Péricles Rocha, Rafael (farjado), Roberta (nanuque), Rogério (kiwi), Tiago (diabético), Thiego Cajubá, Ulisses (liliu) e Juju. Aos amigos do “laboratório” e da pós-graduação por momentos agradáveis em Rio Preto: Adriano (magrelo), Aline (fish), Biel, Camila Vieira, Cris, Eduardão, Fábio (abacachi), Fabrício (Chibiu), Gorgon, Mônica (mônquina), Peterson (pê-térsu), Rodrigo (yoda) e Vitor (vitão). “Viver não vale a pena para que não tem um bom amigo” (Demócrito, 460 – 317 aC).

Aos meus pais, Eudis Bahia Souza e Rosita Helena Gonçalves Souza por me apoiarem de maneira incondicional e por serem o exemplo da minha vida. Aos meus irmãos Rafaela e Octaciano por estarem sempre do meu lado; vocês são muito importantes para mim. Meus sobrinhos pelos lindos sorrisos! É claro que não esqueceria meus queridos cunhados David (seu porra) e Kammyla. Agradeço também meus familiares pelos momentos pra lá de agradáveis ao longo de minha vida. Em especial meu avô por ser um exemplo de vida para mim, pela luta (literalmente) para erguer vários castelos!

À minha esposa Rafaela Marques por ser parte imprescindível da minha vida, por estar sempre ao meu lado e, principalmente, por acreditar em mim e em nosso amor. “Cada um sabe a dor e a delícia de ser o que é...” (Caetano Veloso). A princesinha Maria Eduarda por compor minha nova família e por sua agilidade encantadora. À família da Rafaela por estar sempre presente em nossas vidas.

A todos vocês (e àqueles que por distração esqueci de citar aqui) agradeço muito e sou muito feliz por ter vocês em minha vida.

Este projeto foi financiado pela FAPESP (proc. 2006/59410-0).

ÍNDICE

1. INTRODUÇÃO GERAL	1
2. OBJETIVO GERAL	6
3. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	7
4. LITERATURA CITADA	8
5. CAPÍTULO 1	11
a. Abstract	12
b. Introduction	13
c. Methods	15
d. Results	20
e. Discussion	23
f. Literature cited	27
g. Tables and Figures	33
6. CAPÍTULO 2	40
a. Resumo	41
b. Introdução	42
c. Métodos	45
d. Resultados	50
e. Discussão	51
f. Referências	54
g. Tabelas e Figuras	59
7. SÍNTESE	62
8. APÊNDICE 1	64
9. APÊNDICE 2	65
10. APÊNDICE 3	66
11. APÊNDICE 4	71

A família Bromeliaceae distribui-se apenas nas Américas, com exceção de algumas espécies do gênero *Pitcairnia* que são encontradas no oeste do continente Africano (Winkler 1980). As plantas desta família são capazes de suportar desde ambientes áridos e substratos pobres em nutrientes (e.g., afloramentos rochosos, restingas) até ambientes alagados com parte de seu ciclo de vida submersas (Benzing 2000). As principais características que permitem esta planticidade são a capacidade de fixar CO₂ no período noturno (característica das plantas CAM) e a absorção de água e nutrientes mais pelas folhas do que pelas raízes (Winkler 1980, Benzing 2000). A fixação noturna de CO₂ diminui a perda de água em ambientes com muita incidência de luz, enquanto a absorção de água pelas folhas possibilita a sobrevivência em solos pobres em nutrientes ou com salinidade alta (Benzing 2000).

Por possuir uma complexa estrutura tridimensional e, em algumas espécies, a capacidade de acumular água em seu fitotelmata, a arquitetura em roseta das bromélias fornece uma gama de microhabitats para diversos organismos (Kitching 2004). Devido a estas características, as bromélias são consideradas ampliadoras da biodiversidade local (*sensu* Rocha et al. 2000) abrigando desde larvas de invertebrados e vertebrados aquáticos, até artrópodes terrestres como besouros, formigas e aranhas (Giaretta 1996, Diesel 1997, Richardson 1999, Blüthgen et al. 2000, Frank et al. 2004, Romero 2006).

Embora muitos animais sejam frequentemente encontrados sobre bromélias, até o momento poucos estudos mostraram relações específicas entre ambos (e.g., Romero et al. 2006, Balke et al. 2008, Omena & Romero 2008). Nestes estudos, os autores sugerem que animais habitam rosetas de bromélias por elas oferecerem bons locais para

forrageamento e um ambiente com melhores condições microclimáticas e proteção contra predadores (veja também Thorne et al. 1996, Romero & Vasconcellos-Neto 2004). Além disso, bromélias fornecem bons sítios de acasalamento e oviposição, bem como berçários para criação de imaturos (Diesel 1997, Rossa-Feres et al. 2000). O cupim *Nasutitermes acajutlae* (Termitidae), por exemplo, constrói suas galerias entre árvores e a bromélia epífita *Tillandsia utriculata* e recebe benefícios como a manutenção da umidade no interior de suas galerias, especialmente em épocas secas (Thorne et al. 1996). Em outro sistema, as fêmeas do caranguejo *Metopaulias depressus* (Grapsidae) cuidam das suas larvas e juvenis que vivem na água acumulada no fitotelmata de bromélias-tanque (Diesel & Schuh 1993). As fêmeas são capazes de controlar as condições físico-químicas da água retirando folhas acumuladas na planta e adicionando conchas de caracol que aumentam o pH e os níveis de oxigênio e Ca^{2+} ; desse modo, aumentam a sobrevivências da prole (Diesel & Schuh 1993, Diesel 1997).

Aranhas sobre plantas

As aranhas representam uma das ordens animais mais diversas (Coddington & Levi 1991), com aproximadamente 40700 espécies distribuídas em 109 famílias e 3733 gêneros (Platnick 2009). Por serem predadores generalistas (mas veja Romero & Vasconcellos-Neto 2007 para uso alternativo de néctar e pólen), as aranhas ocorrem em todos os ecossistemas terrestres, com exceção dos polos (Coddington & Levi 1991). Aranhas dependem muito da estrutura física dos habitats (i.e., arquiteturas específicas) para tecer teias (Uetz 1991) e, desse modo, são frequentemente usadas como modelos em estudos que abordam interação entre animais e plantas. Stratton et al. (1978), por exemplo, mostraram que as características estruturais das plantas influenciam a formação de comunidades de aranhas específicas a cada tipo arquitetural. Neste trabalho

os autores sugeriram que aspectos da história natural de cada grupo (e.g., tipo de teia) podem modificar a composição de espécies entre habitats estruturalmente distintos. Além disso, alguns trabalhos mostraram que a abundância e riqueza das aranhas estão correlacionadas positivamente com a quantidade de galhos disponíveis, bem como a disposição destes galhos em diversas direções (i.e., horizontal e vertical) (Robinson 1981). Gunnarsson (1992) sugeriu que plantas com formatos ininterruptos e complexos (i.e., mais heterogêneas) possuem maior espaço disponível tanto para pequenos quanto para grandes animais e, conseqüentemente, suportam maior abundância e riqueza de espécies de aranhas.

Embora aranhas componham um grupo muito comum sobre a vegetação, estudos que avaliem as associações entre estes artrópodes e bromélias são ainda pouco abordados (Romero 2006). As principais famílias de aranhas encontradas em bromélias são: Anyphaenidae, Clubionidae, Ctenidae, Dictynidae, Gnaphosidae, Hahniidae, Liocranidae, Linyphiidae, Lycosidae, Mysmenidae, Pisauridae, Salticidae, Segestriidae, Sparassidae, Tetragnathidae, Theraphosidae, Theridiidae e Thomisidae (Dias & Brescovit 2004, Frank et al. 2004, Romero 2006). Entretanto, relações mais específicas em que aranhas usam e dependem exclusivamente de plantas da família Bromeliaceae para sobreviver foram reportadas para as famílias Ctenidae (Barth et al. 1988, Dias & Brescovit 2004), Salticidae (Romero 2006, Romero et al. 2006, Omena & Romero 2008) e Theraphosidae (Santos et al. 2002, Dias & Brescovit 2004). Romero (2006), por exemplo, mostrou que as aranhas *Eustiromastix nativo*, *Psecas sumptuosus* e *Uspachus* sp. (Salticidae) vivem exclusivamente associadas a bromélias em Linhares (ES). Neste estudo foi mostrado que as espécies *E. nativo* e *Uspachus* ocorreram mais sobre plantas de áreas abertas, enquanto *P. sumptuosus* ocupou bromélias no interior da floresta (Romero 2006). Ainda, foram encontrados indivíduos de *Eustiromastix* e *Psecas* apenas

em bromélias que acumulavam água em seu fitotelmata sugerindo que a água pode oferecer proteção contra predadores e extremidades climáticas (Romero & Vasconcellos-Neto 2004). Romero (2006) mostrou ainda que aranhas da espécie *Psecas chapoda* (Salticidae) habitaram somente *Bromelia balansae* em diversas regiões do interior da América do Sul, enquanto as espécies *Psecas* sp., *Eustiromastix nativo* e *Coryphasia* sp. foram mais generalistas, ocupando entre sete e oito espécies de bromélias nas regiões litorâneas do Brasil. Em geral a escolha e ocupação de bromélias por aranhas se dá, principalmente, por características específicas das plantas como tamanho e arquitetura (Romero & Vasconcellos-Neto 2004, Romero & Vasconcellos-Neto 2005, Omena & Romero 2008).

Neste estudo amostramos aranhas em bromélias, vegetação arbóreo-arbustiva e solo em uma área de Mata Atlântica no estado do Espírito Santo. Nesta área as bromélias têm importância marcante na fisionomia da vegetação pois dominam vários trechos do sub-bosque e, geralmente, desenvolvem-se em aglomerados multiespecíficos em regiões de solo rochoso dentro da floresta (Wendt et al. 2008). Este sistema é fundamental para testar nossas hipóteses, pois (i) os habitats que amostramos co-ocorrem, e (ii) são encontradas diversas espécies de bromélias com grande variação de forma, tamanho e hábito (i.e., terrestre e epifítico) (Apêndice 1; Tabela 1, capítulo 2). Especificamente no primeiro capítulo testamos as hipóteses: (1) a comunidade de aranhas está compartimentada em relação ao tipo de habitat (i.e., bromélia, vegetação arbóreo-arbustiva e solo) e, desse modo, bromélias representam um aumento na diversidade beta de aranhas; e (2) bromélias são importantes como elementos estruturadores da comunidade de aranhas uma vez que geram padrões de distribuição da abundância e composição de espécies distintos de outros habitats. No segundo capítulo testamos as hipóteses: (3) a comunidade de aranhas está compartimentada em relação à

arquitetura das bromélias, (4) a complexidade estrutural (i.e., arquitetura mais complexa e distribuição vertical ampla) das bromélias afeta a abundância e riqueza de aranhas.

Objetivo geral

Investigar se subconjuntos da comunidade de aranhas estão associados exclusivamente com bromélias e se a arquitetura dessas plantas influencia a estrutura de comunidades de aranhas.

Objetivos específicos

1. Investigar e testar como diferentes tipos de habitat estruturam as comunidades de aranhas;
2. Avaliar se bromélias aumentam a riqueza total e a diversidade beta de aranhas e se essas plantas representam um substrato fundamental na determinação da estrutura de comunidades;
3. Entender como a variação arquitetural entre diferentes espécies de bromélias afeta a comunidade de aranhas bromelícolas;
4. Testar se a complexidade estrutural e a distribuição vertical das bromélias aumentam a abundância e riqueza de aranhas (i.e., hipótese da heterogeneidade ambiental).

Literatura citada

- Balke, M., J. Gómez-Zurita, I. Ribera, A. Vilorio, A. Zillikens, J. Steiner, M. García, L. Hendrich & Vogler, A. P. 2008. Ancient associations of aquatic beetles and tank bromeliads in the Neotropical forest canopy. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 105: 6356 – 6361.
- Barth, F. G., Bleckmann, H., Bohnenberger J. & Seyfarth, E. A. 1988. Spider of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae), II. On the vibratory environment of a wandering spider. – Oecologia 77: 194 – 201.
- Benzing, D. H. 2000. – Bromeliaceae: Profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- Blüthgen, N., Verhaagh, M., Goitía, W. & Blüthgen, N. 2000. Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction. – Insect. Soc. 47: 313 – 316.
- Coddington, J. A. & Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). – Ann. Rev. Ecol. Syst. 22: 565 – 592.
- Dias, S. C. & Brescovit, A. D. 2004. Microhabitat selection and co-occurrence of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae) and *Nothroctenus fuxico* sp. nov. (Araneae, Ctenidae) in tank bromeliads from Serra de Itabaiana, Sergipe, Brazil. – Rev. Bras. Zool. 21: 789 – 796.
- Diesel, R. 1997. Maternal control of calcium concentration in the larval nursery of the bromeliad crab, *Metopaulias depressus* (Grapsidae). – Proc. R. Soc. Lond. B. 264: 1403 – 1406.
- Diesel, R. & Schuh, M. 1993. Maternal care in the bromeliad crab *Metopaulias depressus* (Decapoda): maintaining oxygen, pH and calcium levels optimal for the larvae. – Behav. Ecol. Sociobiol. 32: 11 – 15.
- Frank, J.H., Sreenivasan, S., Benshoff, P.J., Deyrup, M.A., Edwards, G.B., Halbert, S.E., Hamon, A.B., Lowman, M.D., Mockford, E.L., Scheffrahn, R.H., Steck, G.J., Thomas, M.C., Walker, T.J. & Welbourn, W.C. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (Bromeliales: Bromeliaceae) in Sarasota County, Florida. – Fla. Entomol. 87: 176 – 185.

- Giaretta, A. A. 1996. Reproductive specialization of the bromeliad hyliid frog *Phyllodytes luteolus*. – J. Herpetol. 30: 96 – 97.
- Gunnarsson, B. 1992. Fractal dimension of plants and body size distribution in spiders. – Funct. Ecol. 6: 636 – 641.
- Kitching, R. L. 2004. – Food webs and container habitats: the natural history and ecology of phytotelmata. Cambridge University Press.
- Omena, P. M. & Romero, G. Q. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). – Biol. J. Linn. Soc. 94: 653 – 662.
- Platnick, N. I. 2009. – The world spider catalog, version 9.5. The American Museum of Natural History. <[http:// research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/](http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/)>.
- Richardson, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assesement of faunal diversity in a Neotropical forest. – Biotropica 31: 321 – 336.
- Robinson, J. V. 1981. The effect of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study. – Ecology 62: 73 – 80.
- Rocha, C. F. D., Cogliatti-Carvalho, L., Almeida, D. R., Freitas, A. F. N. 2000. Bromeliads: biodiversity amplifiers. – J. Bromel. Soc. 50: 81 – 83.
- Romero, G. Q. 2006. Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). – Biotropica 38: 522 – 530.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2004. Spatial distribution patterns of jumping spiders associated with terrestrial bromeliads. – Biotropica 36: 596 – 601.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2005. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). – J. An. Ecol. 74: 12 – 21.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2007. – Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamento às associações específicas. In: Ecologia e comportamento de aranhas, Gonzaga, M. O., Santos, A. J. & Japyassú, H. F. (eds.). Editora Interciência.
- Romero, G. Q., Mazzafera, P., Vasconcellos-Neto, J. & Trivelin, P. C. O. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. – Ecology 87: 803 – 808.
- Rossa-Feres, D. C., Romero, G. Q., Gonçalves-de-Freitas, E. & Feres, R. J. F. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). – Braz. J. Biol. 60: 221 – 228.

- Santos, R. L., Almeida, M. G. & Nunes, J. V. 2002. Notes on the association of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock 1901 (Theraphosidae) with phytotelm bromeliads in eastern Rio Grande do Norte State, NE-Brazil. – J. Bromel. Soc. 52: 123 – 124.
- Stratton, G. E., Uetz, G. W. & Dillery, D. G. 1978. A comparison of the spiders of three coniferous tree species. – J. Arachnol. 6: 219 – 226.
- Thorne, B. L., Haverty, M. I. & Benzing, D. H. 1996. Associations between termites and bromeliads in two dry tropical habitats. – Biotropica 28: 781 – 785.
- Uetz, G. W. 1991. – Habitat structure and spider foraging. In: Bell, S. S., McCoy, E. D. & Mushinsky, H. R. (eds.). Chapman and Hall.
- Wendt, T., Coser, T. S., Matallana, G. & Guilherme, F. A. G. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. – Plant Syst. Evol. 275: 31 – 41.
- Winkler, S. 1980. Causes of distribution patterns of some Bromeliaceae from Rio Grande do Sul (Southern Brazil). – Flora 170: 371 – 393.

Bromeliads as biodiversity amplifiers and habitat segregation of spider communities in a Neotropical Rainforest*

Thiago Gonçalves-Souza¹, Antonio D. Brescovit², Denise de C. Rossa-Feres³,
Gustavo Q. Romero^{3**}

1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Rua Cristóvão Colombo 2265, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

2. Instituto Butantã, Laboratório de Artrópodes Peçonhentos, Av. Vital Brazil 1500, CEP 05503-900, São Paulo, SP, Brasil.

3. Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Rua Cristóvão Colombo 2265, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

* Manuscrito submetido à revista Biotropica (ISSN: 0006-3606)

** Author for correspondence: gq_romero@yahoo.com.br

ABSTRACT

Although bromeliads can be important in the organization of invertebrate communities in Neotropical forests, there are few studies supporting this assumption. Bromeliads possess a three-dimensional architecture and rosette grouped leaves that provide associated animals with a good place for foraging, reproduction and egg laying, as well as shelter against desiccation and natural enemies. In this work we collected spiders from an area of the Atlantic Forest, southeastern Brazil, through manual inspection in bromeliads, beating trays in herbaceous+shrubby vegetation and pitfall traps in the soil, to test if: (1) species subsets that make up the spider Neotropical forest community are compartmentalized in different habitat types (*i.e.*, bromeliads, soil, vegetation) and amplify spider beta diversity, (2) bromeliads are important elements that structure spider communities and thus generate different patterns of abundance distributions and species composition. There were subsets of spider species compartmentalized into the three habitat types. The presence of bromeliads represented 41% of increase in total spider richness, and contributed mostly to explain the high beta diversity values among habitats. Pattern of abundance distribution of spider community differed among habitats. These results indicate that bromeliads are key elements in structuring spider community and highlight the importance of Bromeliaceae as biodiversity amplifiers in Neotropical ecosystems.

Key words: Alpha and beta diversity; atlantic forest; Brazil; bromeliad-dwelling spiders; bromeliad patches; community structure; habitat type.–

HABITAT STRUCTURAL COMPLEXITY (*i.e.*, ITS PHYSIOGNOMIC DIVERSITY) HAS AN IMPORTANT FUNCTION IN POPULATION DYNAMICS AND IN THE DISTRIBUTION AND ORGANIZATION OF ANIMAL COMMUNITIES IN NATURAL SYSTEMS (Lawton 1983, Langellotto & Denno 2004, Srivastava 2006). Structurally more complex habitats can increase food availability, provide more shelter against predators and climatic harshness, as well as supplying alternative resources (Langellotto & Denno 2004).

Several studies have shown that habitat complexity (architecture) is a key factor to determine spider species richness and composition (Robinson 1981, Greenstone 1984, Wise 1993, Halaj *et al.* 2000, Langellotto & Denno 2004, Beals 2006). For example, using an artificial structure made of wood and wire, Robinson (1981) showed that spiders with different foraging strategies use the habitats according to its architectural characteristics, which ends up segregating the spiders into species subsets. If this experiment foretells the real spider distribution in natural communities, structurally different habitats will be represented by non-random species subsets with lower percentage of shared species as habitat dissimilarity increases. Indeed, habitat structure is an important predictor of the spider communities in several natural ecosystems (*e.g.*, Halaj *et al.* 2000).

Considering that most of the animals associated to the plants of the family Bromeliaceae are habitat-specialists (Greeney 2001, Romero 2006, Balke *et al.* 2008, Omena & Romero 2008), available different habitat architectures could generate differentiated subsets of spider communities. Bromeliads occur almost exclusively in Neotropical regions (with the exception of an African species; Benzing 2000) and represent an excellent study system to investigate compartmentalization phenomena. Bromeliads are a good example of complex structures because they have leaves organized in a rosette, which usually form a tank that accumulates rain water and

nutrient rich debris (Benzing 2000). Such characteristics result in a great variety of microhabitats for terrestrial (Romero & Vasconcellos-Neto 2005 a,b; Romero 2006; Omena & Romero 2008) and aquatic animals (Greeney 2001, Srivastava 2006, Balke *et al.* 2008), which generally use bromeliads for foraging, reproduction, egg laying, nursery, as well as shelter against desiccation and natural enemies (Romero & Vasconcellos-Neto 2005a). For these reasons, bromeliads were considered to be biodiversity amplifiers (*sensu* Rocha *et al.* 2000). However, although various studies have suggested several advantages of bromeliads for the fauna of Neotropical forests (Benzing 2000, Greeney 2001, Romero 2006), to our knowledge there is no study showing that these plants, in fact, are important for structuring the spider communities and as amplifiers of total richness and beta diversity (*i.e.*, species turnover among habitats; Tuomisto & Ruokolainen 2006, Novotny *et al.* 2007).

Our hypothesis is that bromeliads are key elements of the spider community structure and that they contribute to amplify the diversity of these arthropods in Neotropical ecosystems. To evaluate this hypothesis, we compared species abundance distribution patterns (dominance curves) and species composition (beta diversity) of spiders in bromeliads, herbaceous+shrubby vegetation and ground habitats to test if: (1) species subsets that make up the spider Neotropical forest community are compartmentalized in different habitat types (*i.e.*, bromeliads, soil, vegetation) and amplify spider beta diversity, (2) bromeliads are important in structuring spider communities and generating different patterns of abundance distributions and species composition. In this study, we consider total richness as the total number of spider species from the three habitat types (bromeliads, herbaceous+shrubby vegetation and ground), and beta diversity as the difference in the spider species composition between habitats.

METHODS

STUDY SITE.—This work was done at the Santa Lúcia Biological Station (SLBS) (19°57'S, 40°31'W; 600-900 m asl), an area of 440 ha in the Santa Teresa County, Espírito Santo state, southeast Brazil. The vegetation of SLBS is characterized as Atlantic Rainforest. The region has an average rainfall of 1.868 mm with November being the wettest month, with an average rainfall of 268.8 mm and June the driest of the year with 58.9 mm (for more details see Mendes & Padovan 2000).

At SLBS, the Bromeliaceae family is of great importance in the physiognomy of the vegetation, dominating various stretches of sub-wood forestry, generally making up large agglomerates of multispecific patches between forests and rocky outcrops, on shallow and structurally poor ground (hereafter named “bromeliad patches”; Wendt *et al.* 2008). Small patches vary from 0.005 to 0.14 ha and large ones from 0.43 to 0.93 ha (see Wendt *et al.* 2008). The forest vegetation, with a not well defined canopy stratification, is predominated by members of the family Myrtaceae (*e.g.*, genus *Eugenia*), followed by species of *Ocotea* (Lauraceae), *Pouteria* (Sapotaceae) and some Rubiaceae, Melastomataceae, Fabaceae and Arecaceae (see Thomaz & Monteiro 1997).

DATA SURVEYING.—We sampled spiders from bromeliads, herbaceous+shrubby vegetation (hereafter called vegetation) and grounds in nine bromeliad patches of 125 to 1031 m apart. Surveying was done from a total of 24 permanent plots during ten sampling periods, between February 2006 and September 2007 in one month intervals. Numbers of plots per patch and plot size varied according to the area of each patch. Plot size was 7 x 3 m (n = 6) for small patches (0.005 to 0.14 ha) and 20 x 3 m (n = 18) for large patches (0.43 to 0.93 ha) for bromeliad and ground samples. In bromeliad patches

with at least two plots ($n = 5$ patches), each plot was 21 m from the nearest. We sampled terrestrial and epiphytic bromeliads (up to 1.5 m high) in all plot areas and manually collected spiders on all the plant foliage surface (dead and alive leaves), in the interior of the rosette and between the leaf axils of 1110 bromeliads from 32 species. Bromeliaceae sampling was done using non-destructive methods, without needing to collect the bromeliad. We kept collected spiders in 75% ethanol for later identification.

In contrast to the bromeliads, the vegetation is usually less dense, thus we had to increase sampling effort (plot size); we used plots of 20 x 20 m ($n = 18$) in large patches, and of 20 x 7 m ($n = 6$) in small patches. Each plot was 1 m apart; although this distance might not distinguish between two vegetation communities, plots in a distance of more than 1 m could include fauna outside the bromeliad patch. The number of plots per bromeliad patch varied from one to five depending on the size of the patch. For example, with the smallest bromeliad patch (0.005 ha) we made a single 7 x 3 m plot, while for a larger one (0.93 ha) we made five 20 x 3 m plots. To avoid temporal discrepancies in comparative analysis, the three habitat types were concomitantly sampled in each sampling period. We used beating trays to sample twenty herbaceous-shrubby plants from each plot of the large patches ($n = 18$) and ten plants from each plot of the small patches ($n = 6$), for a total of 420 sampled plants. Chosen plants were not higher than 3 m and the distance between them varied from 1 to 3 m. Beating trays were made up of a 1 x 1 m square wooden beam frame holding a 1m² cotton cloth; these trays were placed under the shrub to be sampled and, with the help of a stick, we beat the shrub 20 times so that the spiders would fall onto the cloth. After this procedure, we kept the spiders and maintained them in 75% ethanol.

We collected ground spiders in 195 pitfall traps distributed in 24 plots; the pitfall traps were set up inside each bromeliad plot. Each trap was 2 m (large plots) to 1.5 m

(small plots) apart. The number of traps in each bromeliad patch varied according to the size of the patch; ten and five ground traps were set up in large and small patches, respectively. Those plots in rocky outcrops ($n = 3$) did not receive pitfalls. These traps were made of plastic recipients (500 ml) containing approximately 400 ml of water, 10 ml of detergent and 10 g of thick salt. Each trap had a slab of polystyrene as a roof to avoid accumulating leaves and rain water. Traps remained active in the field for seven days, after which the material was collected, selected in a laboratory and spiders stored in ethanol at 75%. The nomenclature follows Platnick (2009).

We used different sampling methods for each habitat type to maximize spider collection. Each method used here is the most appropriated for the purpose of this study (Santos 1999, Romero & Vasconcellos-Neto 2005 a,b).

STATISTICAL ANALYSES.— We run an individual-based rarefaction to control for variation in sampling effort among habitats using the software EstimateS 8.0 (Cowell 2006); we used confidence intervals of 95% for the three habitats. This method allow comparisons among unbalanced samples or with samples having different patterns of species distribution (Gotelli & Colwell 2001). To test if spider communities are organized in subsets of compartmentalized species in each habitat type, and if bromeliads amplify the beta diversity of spider communities, we used Bray-Curtis, Chao-Jaccard e Chao-Sorensen quantitative similarity indexes. The Bray-Curtis index is positively biased towards unbalanced samples, while Chao-Jaccard e Chao-Sorensen indexes are generally resistant to undersampling (Chao *et al.* 2005, 2006). The indexes proposed by Chao *et al.* (2005, 2006) are particularly important for our work since our samples are not balanced and include many rare species. We calculated the three index values and the variances with bootstrap methods ($n = 200$ iterations) using SPADE

(Chao & Shen 2003-2005). We also calculated the estimated relative abundance values of the shared species ($\hat{U}$ and $\hat{V}$) between two separate communities, in which $\hat{U}$ is the estimated relative abundance of the shared species of community 1, while $\hat{V}$ is that of community 2 (Chao *et al.* 2005, 2006). With $\hat{U}$ and $\hat{V}$ values we could infer if dominant spiders were bromeliad specialists (*i.e.*, lower values of relative abundance). The three index values varied from 0 (maximally dissimilar communities, with no shared species) to 1 (identical communities; Chao *et al.* 2006) and represent, respectively, high rate of change in species composition (high beta diversity) and low rate of change in species composition (low beta diversity; Novotny *et al.* 2007).

We repeated the similarity index calculations with the ten most dominant spider species in each type of habitat because rare species could be responsible for a high dissimilarity between these habitats (Brown 1984). Additionally we estimated the similarity of the two most common spider families, Salticidae and Theridiidae, among habitats. Once these spider families represent very different guilds (Romero & Vasconcellos-Neto 2007), they could respond differentially to habitat structure. We also applied a Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS) analysis to Bray-Curtis dissimilarity matrices using Primer 6.0 software (Clarke & Gorley 2006) to represent species composition graphically. Values of stress < 0.05 are considered indicative of an excellent representation of the data, while stress < 0.1 indicates a good scaling with a low tendency to error, and stress > 0.3 is typical of points that are arbitrarily disposed in a two-dimensional classification (Clarke & Gorley 2006).

To test whether bromeliads increase spider beta diversity, we partitioned the total diversity (measured as species richness) into average alpha diversity (within habitat types) and beta diversity (among habitat types) following Crist *et al.* (2003). Since sampling unit was habitat type, we considered habitat nested inside plots, and

plots nested inside patches to perform the partitioning procedure. We run the analysis and tested the significance of the alpha and beta values with 10,000 randomizations (individual-based procedure) using the program PARTITION (Veech & Crist 2007). This randomization generates a null distribution of each alpha and beta diversity estimated, which was compared with the observed alpha and beta values (Summerville *et al.* 2006). In addition, to test how much each habitat contribute to the total beta diversity, we performed four different partitioning analyses: (1) total, including all habitat types, (2) excluding bromeliad data, (3) excluding vegetation data, and (4) excluding ground data. The explanation percentage for beta diversity obtained in the first analysis was used as standard to calculate whether exclusion of data of one habitat diminish the percentage of explanation of beta diversity.

Species abundance distribution (diversity dominance curves) is one of the most used approaches to describe community structure, because it is possible to compare communities with little or no species in common (McGill *et al.* 2007). This characteristic is especially important in the case of the community we are studying as the three habitat types have few species in common (see results). To be able to compare the communities of the three habitats and to verify if bromeliads have distinct patterns of spider abundance, we drew dominance curves for each habitat with a ranking-abundance diagram (RAD) in which the y axis represents species abundance and the x axis the species rank (organized from the most to the least abundant species on a logarithmic scale) (Magurran 2004, Fattorini 2005). A number of theoretical distributions have been proposed to model observed RAD, the most commonly used being the broken stick model (BS), the lognormal model (LN), the log series (LS), and the geometric series (GS). To assess which model best fitted the data, we calculated the expected frequencies under each model and compared these expected frequencies with

the observed frequencies using χ^2 tests calculated by the program PAST (Hammer *et al.* 2001). When observed data did not differ significantly (*i.e.*, $P > 0.05$) from the expected frequencies calculated under a given model, the model was considered to adjust the data (Magurran 2004).

When more than one model adjusted an observed distribution, we made a linear regression to choose a model that better adjusted the data (Fattorini 2005). This was the case for the BS distribution and GS model, because some data did not show distributions statistically different from these models. In such circumstances, the goodness-of-fit of regression was evaluated considering a fit index (*i.e.*, an alternative R^2 which can be used to compare models based on different transformation), standard error of estimate in actual units (S_e) and the coefficient of variation (CV), and the Akaike's Information Criterion (AIC) (see Fattorini 2005 for details). We did not analyze data with linear regression with the LS model due to the fact that this model is mathematically similar to the geometric series (May 1975), and because the LS model has a statistical origin and little use with ecological data (May 1975, Fattorini 2005).

RESULTS

SPECIES RICHNESS OF SPIDER COMMUNITIES.—We collected 617 adult spiders belonging to 155 morphospecies and 33 families in the three habitats (Appendix 3). On the bromeliads, we found 348 adult spiders belonging to 75 morphospecies and 22 families. In vegetation we collected 220 individuals belonging to 95 morphospecies and 16 families. Finally, on the ground we collected 49 individuals belonging to 25 morphospecies and 16 families. Whereas in the vegetation the most speciose groups were Theridiidae ($n = 25$ species) and Salticidae ($n = 19$), on the ground the speciose

families were Salticidae ($n = 5$) and Linyphiidae ($n = 4$) (Appendix 1). The most speciose families on the bromeliads were Salticidae and Theridiidae, with 16 and 11 species, respectively. Based on smaller sample ($n = 45$ individuals), rarefaction procedure detected that vegetation habitat had the higher richness, followed by ground and bromeliad habitats (Fig. 1). However, the presence of Bromeliaceae was responsible for a 41% increase in the total spiders' species richness, because this habitat possess an exclusive spider fauna (see below). Without taking the bromeliad samples into account the number of spider species in SLBS are 110, but including the bromeliad fauna the number of spider species increase to 155. Likewise the vegetation sampling was responsible for a 74% increase in spider richness.

BETA DIVERSITY.— Similarity values of spider community composition in the three habitats were low (Table 1). None of the three indexes gave similarity values larger than 0.5 in any habitat comparison (*i.e.*, bromeliad vs. vegetation, bromeliad vs. ground and vegetation vs. ground) (Table 1). Similarity values were even lower when we used only the ten most abundant species of each habitat in the analysis (Table 1). The similarity of the species of the two most common families (*i.e.*, Salticidae and Theridiidae) among the three types of habitat was also low (Fig. 2; Table 1). The low stress values in the Fig. 2A-C indicate good scaling with little possibility of data being inadequately interpreted. Although the Bray-Curtis index may be biased positively with unbalanced samples, we consider our results to be conservative as results show an opposite effect to biasing. What could be expected with this bias would be spider communities being more similar between habitats instead of being compartmentalized.

Some spider families were restricted to a specific habitat type: nine were exclusive to bromeliads, seven to the ground and four to the vegetation (Appendix 3).

Families only found in the bromeliad habitat were Ctenidae, Hahniidae [although one occasional individual (*i.e.*, 0.86% of all individual from this family) was found in vegetation], Miturgidae, Mysmenidae, Ochyroceratidae, Pisauridae, Scytodidae, Segestriidae, Sparassidae e Trechaleidae (Appendix 1). Sixty percent of the bromeliad spider species occurred only on bromeliads ($n = 45$ species), 69.5% of the vegetation species were exclusive to this habitat ($n = 66$ species) and 40% of ground spiders were exclusively associated with the ground ($n = 10$ species). When bromeliads were excluded from the partition analysis the percentage explained by observed beta diversity (comparing with total diversity) decreased 11%. In contrast, when vegetation and ground data were removed, the percentage explained by observed beta diversity decreased only 2.4% and 1%, respectively. In all calculations of partitioned diversity, the value of beta diversity was higher than expected by chance ($P < 0.0001$; Table 2). Thus, bromeliad habitat contributed to the increase in beta diversity by intensifying the species turnover among habitats.

Most of the species shared between bromeliads and other habitats were rare species, as shown by the low relative abundance of the species in common between bromeliads and vegetation ($\hat{U} = 0.287$) and between bromeliads and ground ($\hat{U} = 0.112$; Table 1). The five most abundant spider species on bromeliads were exclusively associated with these plants and represented 59% of all individuals found in this habitat.

SPECIES ABUNDANCE DISTRIBUTIONS.—The abundance distribution pattern of bromeliad-living spiders did not deviate from a LN distribution (Fig. 3; Table 3), with few dominant species, and many intermediate and rare ones (42 singletons and 13 doubletons). Abundance distribution of spider in the vegetation habitat was better modeled by BS ($y = 11.288 - 5.752x$; $S_e = 0.788$; $CV [\%] = 33.450$; $FI = 0.899$) than

GS ($y = 0.696 - 0.001x$; $S_e = 1.487$; $CV [\%] = 68.502$; $FI = 0.634$). Abundance distributions of ground spiders were better modeled by BS ($y = 4.825 - 3.018x$; $S_e = 0.431$; $CV [\%] = 23.489$; $FI = 0.870$) than GS ($y = 0.577 - 0.031x$; $S_e = 0.465$; $CV [\%] = 25.686$; $FI = 0.848$). According to the values of the Akaike selection criterion, the abundance distribution of spider species in these two habitats is actually better explained by the BS model (vegetation: $\Delta AIC = 122.981$; ground: $\Delta AIC = 3.689$; Fig. 3; Table 3), which suggests an equitable abundance distribution among species.

DISCUSSION

Our results show that spider communities are compartmentalized according to the habitat type. Formation of compartments in the interactions between animals and plants is commonly observed between phytophagous insects and their host plants (*e.g.*, Prado & Lewinsohn 2004), because of chemical and/or physical restrictions determined by the plants (Schoonhoven *et al.* 2005). Compartmentalizing can also be verified in mutualistic networks of ants and myrmecophytic plants (Guimarães *et al.* 2007), probably due to limited space in the colonies and olfactory restrictions that make it impossible for the queen to find other non-hosting plant species. In contrast, spiders do not usually feed on plants and few species have a mutualistic association with their host plants (see Romero 2007 & Vasconcellos-Neto 2007, Romero *et al.* 2008).

So, what process is responsible for spiders forming compartmentalized communities? According to Uetz (1991), spiders use tactile and vibratory clues to select a habitat, and choose substrates which are the best conductors of these stimuli. Spiders specialized to live on bromeliads can benefit from the three-dimensional structure of these plants, being favored not only tactile and vibratory stimuli conductors

but also by visual stimuli, which are fundamental for foraging and mating (*e.g.*, Barth *et al.* 1988). Moreover, the characteristic structure of the bromeliads makes it easier to construct webs for various spider guilds and provide protection against natural enemies and climatic conditions (Romero & Vasconcellos-Neto 2005a, Romero 2006). Therefore, the specialization of individuals for specific plant or substrate structural characteristics could be responsible for spider and other organisms to compartmentalize communities. However this specialization may prevent species from using other habitats (Rosenzweig 1987, Morris 1987, 2003). Community compartmentation also could be seen for Salticidae and Theridiidae, two families belonging to distinct functional groups (Romero & Vasconcellos-Neto 2007). This pattern reinforces the role of habitat structure on the organization of different organisms in a community.

Although bromeliads have the smaller rarefied richness, plants of the Bromeliaceae family represent the habitat that amplifies total richness and beta diversity of spider communities possibly because of their specific fauna. The variety of spatial niches available in bromeliads (*e.g.*, foliar axils, foliar blades, space between leaves, dry and green leaves, central and peripheral tanks) could be responsible not only for the specialization of various arthropod groups in bromeliads (*e.g.*, aquatic beetles, Balke *et al.* 2008; some jumping spiders, Romero 2006; Romero & Vasconcellos-Neto 2007), but also for the increase in total spider species richness. A larger number of niches makes specialization easier and reduces competition through spatial segregation (Cramer & Willig 2005) which, usually, increases biological diversity (habitat heterogeneity hypothesis; MacArthur & MacArthur 1961). Despite not having sampled forest areas without bromeliads, we believe that our results are robust enough to infer that the Bromeliaceae plants amplify spider diversity due to the fact that spiders

specialized in bromeliads (*i.e.*, the subset of bromeliad spider species) do not occur in association with other types of substrates (*e.g.*, Romero 2006).

The species abundance distribution patterns in the three habitat types also support the hypothesis that bromeliads are important elements in structuring spider communities. Even though the species abundance related to vegetation and ground was equitable (broken-stick model), the bromeliads were dominated by few common species and many intermediate and rare spiders (lognormal model). It is possible that high dominance in bromeliads is related to interspecific disputes in which competitively superior spiders win or even feed on smaller spiders (Wise 1993). A monopolization of better sites or resources by competitively superior animals was reported for other animals (*e.g.*, birds: Fretwell & Lucas 1970; salmon: Hendry *et al.* 2001), and in the case of spiders such disputes could be related to the benefits that bromeliads provide to resident animals, as discussed above. Indeed, the body size (measured as prosoma length) of bromeliad spiders was 16% greater than in the vegetation spiders (separate variances t test = 2.26, $P = 0.024$). This may suggest that large-sized spiders are superior competitors, which, because of their larger dimensions, are able to dismiss or catch smaller species. It is also possible that bromeliads support larger numbers of prey, if compared with other habitats, thus allowing the persistence of larger spiders, which in other habitats cannot find a number of prey arthropods adequate for their higher energetic needs. These two mechanisms are not mutually exclusive and possibly both concurred to determine a concentration of spiders on the bromeliads.

In conclusion, we have shown that (1) spiders form subsets of communities compartmentalized according to the habitat type and (2) that bromeliads represent an important substrate that influence on the structure of these communities. As far as we know, this is the first work to show the formation of compartments in spider-plant

interactions. Our data reinforce the importance of the habitat structure in determining community structure and diversity patterns in spiders (*e.g.*, Robinson 1981, Greenstone 1984). Plants of the Bromeliaceae family seem to be essential habitats for some taxonomic groups of spiders (this study, see also Romero 2006) and for other animals in Neotropical regions (*e.g.*, Greeney 2001, Balke *et al.* 2008), because they are able to support a higher quantity of individuals and species and, consequently, amplify the total richness and beta diversity of the animals they host. These plants possibly represent a fundamental structural component for the arrangement of biological communities and can be used as model organisms in studies concerning animal-plant interactions. However, experimental studies manipulating vegetation structures would be necessary to understand the causal factors related to the influence of architecture/complexity of the habitat on the spider communities.

Acknowledgments

We thank L. Casatti, M. Almeida-Neto, P. E. C. Peixoto and S. Fattorini for suggestions that have improved the paper. We are very grateful to M. A. Belisário, T. N. Bernabé, T. S. Coser, R. Marques, D. J. C. Mota and E. S. Soeiro for their help in the field work. To M. A. Belisário and T. S. Coser for the identification of Bromeliaceae species. To the staff of Estação Biológica Santa Lúcia and Museu de Biologia Prof. Mello-Leitão for logistic support, especially Sr. Molina, H. B. Fernandes and R. Kollmann. To N. J. Gotelli and A. Chao for useful comments about species composition indexes and S. Fattorini about fit of GS and BS models, respectively. Financial support was provided by Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP) to TGS (proc. 06/59410-0), GQR (proc. 04/13658-5) and ADB (proc. 99/05446-8 and

02/11277-9), and by Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) to ADB.

Literature cited

- Balke, M., J. Gómez-Zurita, I. Ribera, A. Vilorio, A. Zillikens, J. Steiner, M. García, L. Hendrich, and A. P. Vogler . 2008. Ancient associations of aquatic beetles and tank bromeliads in the Neotropical forest canopy. – *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* 105: 6356 – 6361.
- Barth, F. G., H. Bleckmann, J. Bohnenberger, and E. A. Seyfarth. 1988. Spiders of the genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae). II. On the vibratory environment of a wandering spider. – *Oecologia* 77: 194 – 201.
- Beals, M. L. 2006. Understanding community structure: a data-driven multivariate approach. – *Oecologia* 150: 484 – 495.
- Benzing, D. H. 2000. – Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Brown, J. H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. – *Am. Nat.* 124: 255 – 279.
- Chao, A., and T. J. Shen. 2003-2005. – Program SPADE (Species Prediction and Diversity Estimation). Program and User's Guide at the website. Available at: <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell, and T. J. Shen. 2005. A new statistical approach for assessing similarity of species composition with incidence and abundance data. – *Ecol. Lett.* 8: 148 – 159.

- Chao, A., R. L. Chazdon, R. K. Colwell, and T. J. Shen. 2006. Abundance-based similarity indices and their estimation when there are unseen species in samples. – *Biometrics* 62: 361 – 371.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2006. – Primer v6: User manual/tutorial. Primer – E, Plymouth.
- Colwell, R. K. 2006. – Estimates: statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide), version 8.0.
- Cramer, M. J., and M. R. Willig. 2005. Habitat heterogeneity, species diversity and null models. – *Oikos* 108: 209 – 218.
- Crist, T. O., J. A. Veech, J. C. Gering, and K. S. Summerville. 2003. Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β , and γ diversity. – *Am. Nat.* 162: 734 – 743.
- Fattorini, S. 2005. A simple method to fit geometric series and broken stick models in community ecology and island biogeography. – *Acta Oecol.* 28: 199 – 205.
- Fretwell, S. D., and H. L. Lucas 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. – *Acta Biotheor.* 19: 16 – 36.
- Greeney, H. F. 2001. The insects of plant-held waters: a review and bibliography. – *J. Trop. Ecol.* 17: 241 – 260.
- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. – *Oecologia* 62: 299 – 304.
- Gotelli, N. J., and R. K. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. – *Ecol. Lett.* 4: 379 – 391.

- Guimarães, P. R., V. Rico-Gray, P. S. Oliveira, T. J. Izzo, S. F. Reis, and J. N. Thompson. 2007. Interaction intimacy affects structure and coevolutionary dynamics in mutualistic networks. – *Curr. Biol.* 17: 1797 – 1803.
- Halaj, J., D. W. Ross, and A. R. Moldenke. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-Fir canopies. – *Oikos* 90: 139 – 152.
- Hammer, O, D. A. T. Harper, and P. D. Ryan. 2001. PAST: Palaeontological Statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.
- Hendry, A. P., O. K. Berg, and T. P. Quinn. 2001. Breeding location choice in salmon: causes (habitat, competition, body size, energy stores) and consequences (life span, energy stores). – *Oikos* 93: 407 – 418.
- Langellotto, G. A., and R. F. Denno. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. – *Oecologia* 139: 1 – 10.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Ann. Rev. Entomol.* 28: 23 – 39.
- MacArthur, R. H., and J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. – *Ecology* 42: 594 – 598.
- Magurran, A. E. 2004. – *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, Oxford, UK.
- May, R. M. 1975. – Patterns of species abundance and diversity. *In* Cody, M. L. and Diamond, J. M. (Eds.). *Ecology and evolution of communities*, pp. 81–120. Cambridge, UK.
- Mendes, S. L., and M. P. Padovan. 2000. A Estação Biológica Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. – *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão* 11/12: 7 – 34.

- McGill, B. J., R. S. Etienne, J. S. Gray, D. Alonso, M. J. Anderson, H. A. Benecha, M. Dornelas, B. J. Enquist, J. L. Green, F. He, A. H. Hurlbert, A. E. Magurran, P. A. Marquet, B. A. Maurer, A. Ostling, C. U. Soykan, K. I. Ugland, and E. P. White. 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. – *Ecol. Lett.* 10: 995 – 1015.
- Morris, D. W. 1987. Spatial scale and the cost of density-dependent habitat selection. – *Evol. Ecol.* 1: 379 – 388.
- Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case of habitat selection. – *Oecologia* 136: 1 – 13.
- Novotny, V., S. E. Miller, J. Hulcr, R. A. I. Drew, Y. Basset, M. Janda, G. P. Setliff, K. Darrow, A. J. A. Stewart, J. Auga, B. Isua, K. Molem, M. Manumbor, E. Tamtiai, M. Mogia, and G. D. Weiblen. 2007. Low beta diversity of herbivorous insects in tropical forests. – *Nature* 448: 692 – 695.
- Omena, P. M., and G. Q. Romero. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). – *Biol. J. Linn. Soc.* 94: 653 – 662.
- Platnick, N. I. 2009. – The world spider catalog, version 9.5. The American Museum of Natural History. <[http:// research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/](http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/)>.
- Prado, P. I., and T. M. Lewinsohn. 2004. Compartments in insect-plant associations and their consequences for community structure. – *J. Anim. Ecol.* 73: 1168 – 1178.
- Robinson, J. V. 1981. The effects of architectural variation in habitat on a spider community: an experimental field study. – *Ecology* 62: 73–80.
- Rocha, C. F. D., Cogliatti-Carvalho, L., D. R. Almeida, and A. F. N. Freitas. 2000. Bromeliads: biodiversity amplifiers. – *J. Brom. Soc.* 50: 81–83.

- Romero, G. Q. 2006. Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). – *Biotropica* 38: 522–530.
- Romero, G. Q., and J. Vasconcellos-Neto 2005a. Spatial distribution and microhabitat preference of *Psecas chapoda* (Peckham & Peckham) (Araneae, Salticidae). – *J. Arachnol.* 33: 124 – 134.
- Romero, G. Q., and J. Vasconcellos-Neto. 2005b. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). – *J. Anim. Ecol.* 74: 12 – 21.
- Romero, G. Q., and J. Vasconcellos-Neto. 2007. – Aranhas sobre plantas: dos comportamentos de forrageamento às associações específicas. *In* M. O. Gonzaga, A. J. Santos & H. F. Japyassú (Org.). *Ecologia e comportamento de aranhas*, pp. 67–87. Rio de Janeiro, Brazil.
- Romero, G. Q., P. Mazzafera, J. Vasconcellos-Neto, and P. C. O. Trivelin. 2008. Antiherbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. – *Ecology* 11: 3105 – 3115.
- Rosenzweig, M. L. 1987. – Community organization from the point of view of habitat selectors. *In* Gee, J. H. R. and Giller, P. S. (Eds.), *Organization of communities: past and present*, pp. 469–490. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK.
- Santos, A. J. 1999. – Diversidade e composição em espécies de aranhas da Reserva Florestal da Companhia Vale do Rio Doce (Linhares – ES). MSc Dissertation, Universidade Estadual de Campinas, Brazil.
- Schoonhoven, L. M., J. J. A. van Loon, and M. Dicke. 2005. – *Insect-plant biology*. Oxford, UK.
- Srivastava, D. S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad-insect community. – *Oecologia* 149: 493 – 504.

- Summerville, K. S., T. D. Wilson, J. A. Veech, and T. O. Crist. 2006. Do body size and diet breadth affect partitioning of species diversity? A test with forest Lepidoptera. – *Diversity Distrib.* 12: 91 – 99.
- Thomaz, L. D., and R. Monteiro. 1997. Composição florística da Mata de encosta da Estação Biológica de Santa Teresa, ES. – *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão (N. Ser.):* 3 – 48.
- Tuomisto, H., and K. Ruokolainen. 2006. Analyzing or explaining beta diversity? Understanding the targets of different methods of analysis. – *Ecology* 87: 2697 – 2708.
- Uetz, G. W. 1991. – Habitat structure and spider foraging. *In* Bell, S. S., McCoy, E. D. and Mushinsky, H. R. (Eds.). *Habitat structure: the physical arrangement of objects in space*, pp. 325–348. London, UK.
- Veech, J. A., and T. O. Crist. 2007. – PARTITION: software for hierarchical additive partitioning of species diversity, version 2.0. Available at: <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>.
- Wendt, T., T. S. Coser, G. Matallana, and F. A. G. Guilherme. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. *Plant Syst. Evol.* 275: 31–41
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge, UK.

Table 1 Bray-Curtis, Chao-Jaccard and Chao-Sorensen ($\pm$ SE) similarity index values comparing all spider species (total), the ten most abundant species and the two most common families (Salticidae and Theridiidae). $\hat{U}$ ($\pm$ SE) represents the estimated relative abundance of shared species in community 1 and $\hat{V}$ ($\pm$ SE) the estimated relative abundance of shared species in community 2. Compared habitats were bromeliad (Br), vegetation (Veg) and ground (Gr)

	Bray-Curtis index	Chao-Jaccard index	Chao-Sorensen index	$\hat{U}$ (1)	$\hat{V}$ (2)
Total					
Br ¹ x Veg ²	0.130 $\pm$ 0.02	0.225 $\pm$ 0.04	0.367 $\pm$ 0.06	0.287 $\pm$ 0.09	0.509 $\pm$ 0.14
Br ¹ x Gr ²	0.071 $\pm$ 0.01	0.104 $\pm$ 0.02	0.188 $\pm$ 0.04	0.112 $\pm$ 0.03	0.591 $\pm$ 0.18
Veg ¹ x Gr ²	0.089 $\pm$ 0.02	0.268 $\pm$ 0.04	0.422 $\pm$ 0.07	0.267 $\pm$ 0.07	1.000 $\pm$ 0.15
Ten most abundant species					
Br ¹ x Veg ²	0	0	0	0	0
Br ¹ x Gr ²	0	0	0	0	0
Veg ¹ x Gr ²	0.035 $\pm$ 0.02	0.038 $\pm$ 0.02	0.074 $\pm$ 0.03	0.066 $\pm$ 0.04	0.083 $\pm$ 0.05
Salticidae					
Br ¹ x Veg ²	0.104 $\pm$ 0.04	0.131 $\pm$ 0.04	0.232 $\pm$ 0.07	0.145 $\pm$ 0.05	0.570 $\pm$ 0.24
Br ¹ x Gr ²	0.076 $\pm$ 0.05	0.101 $\pm$ 0.04	0.184 $\pm$ 0.08	0.113 $\pm$ 0.05	0.498 $\pm$ 0.29
Veg ¹ x Gr ²	0.113 $\pm$ 0.04	0.138 $\pm$ 0.05	0.242 $\pm$ 0.09	0.138 $\pm$ 0.06	1.000 $\pm$ 0.326
Theridiidae					
Br ¹ x Veg ²	0.193 $\pm$ 0.05	0.245 $\pm$ 0.07	0.393 $\pm$ 0.10	0.724 $\pm$ 0.21	0.270 $\pm$ 0.09
Br ¹ x Gr ²	0	0	0	0	0
Veg ¹ x Gr ²	0.05 $\pm$ 0.03	0.027 $\pm$ 0.02	0.053 $\pm$ 0.04	0.027 $\pm$ 0.02	1.000 $\pm$ 0.39

Table 2 Partitioning of species diversity in three habitat types into alpha and beta components. We performed the partitioning in alpha and beta diversity considering all habitat types, and excluding vegetation, ground and bromeliad from the analysis. The expected value (mean, maximum, minimum) was assessed with 10.000 randomizations. In all comparisons the p-value was <0.0001

Habitat type	Species richness			
	Observed	Expected		
		Mean	Maximum	Minimum
Within habitat (Alpha diversity)				
Total (three habitat types)	12.1	16.9	18.2	15.4
Without vegetation	9.3	11.6	12.7	10.6
Without ground	12.5	17	18.5	15.6
Without bromeliad	18.6	25.1	28.5	22
Between habitat (Beta diversity)				
Total (three habitat types)	134.9	130.1	131.6	128.8
Without vegetation	79.7	77.4	78.4	76.3
Without ground	125.5	121	119.5	122.4
Without bromeliad	82.4	75.9	79	72.5

Table 3 Comparisons between observed and expected values of species abundance in spiders that occur in bromeliads, vegetation and on the ground. The asterisk indicates that observed frequencies were not significantly different ($P > 0.05$) from the model

Model	Habitat type					
	Bromeliad		Vegetation		Ground	
	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
Broken stick (BS)	237.5	<0.0001	6.5	1*	1.6	0.977*
Lognormal	4.8	0.183*	7.2	0.028	0	0
Logseries	126.3	<0.0001	3.4	1*	1.1	0.955*
Geometric Serie (GS)	812.7	<0.0001	47.8	0.132*	1.2	0.976*

Figure captions

Figure 1 Individual-based rarefaction and 95% confidence intervals (IC 95%) for the three habitat types. In detail (inferior right) we show the comparison of the three habitats rarefied to the smaller sample (ground habitat, $n = 45$ individuals). The bars in the detailed graph also represent the IC 95%.

Figure 2 Result of non-metric multidimensional scaling (NMDS) analysis showing segregation of whole spider communities among the three habitat types (A; 2D stress = 0.07), as well as for community of Salticidae (B; 2D stress = 0.04) and Theridiidae (C; 2D stress = 0.05). The symbols represent spider species that were exclusively associated with one habitat type, *i.e.*, bromeliad (B), vegetation (V), ground (G), and species that occur in two [bromeliad and vegetation (BV), bromeliad and ground (BG), and vegetation and ground (VG)] or three habitats (BVG).

Figure 3 Abundance ranking diagram (dominance curve) showing a lognormal distribution of bromeliad spiders, and broken stick distribution of non-bromeliad vegetation and ground. We found 75 species in the bromeliads, 95 species in the vegetation and 24 on the ground.

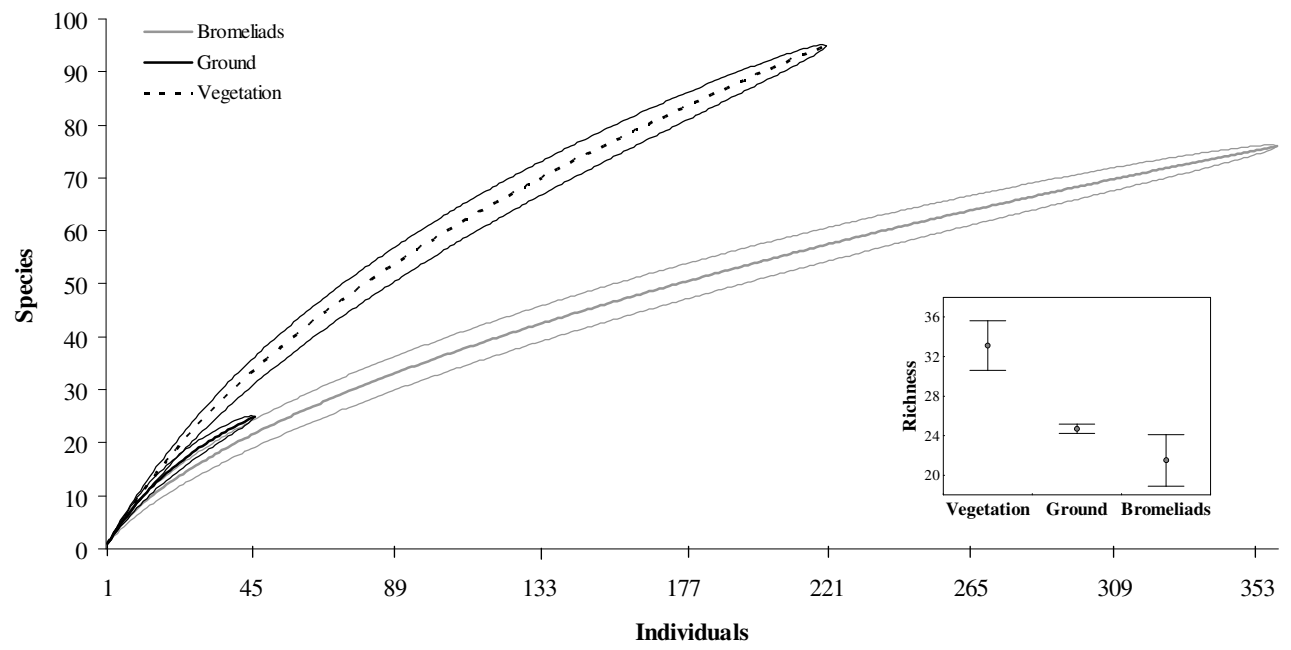


Figure 1

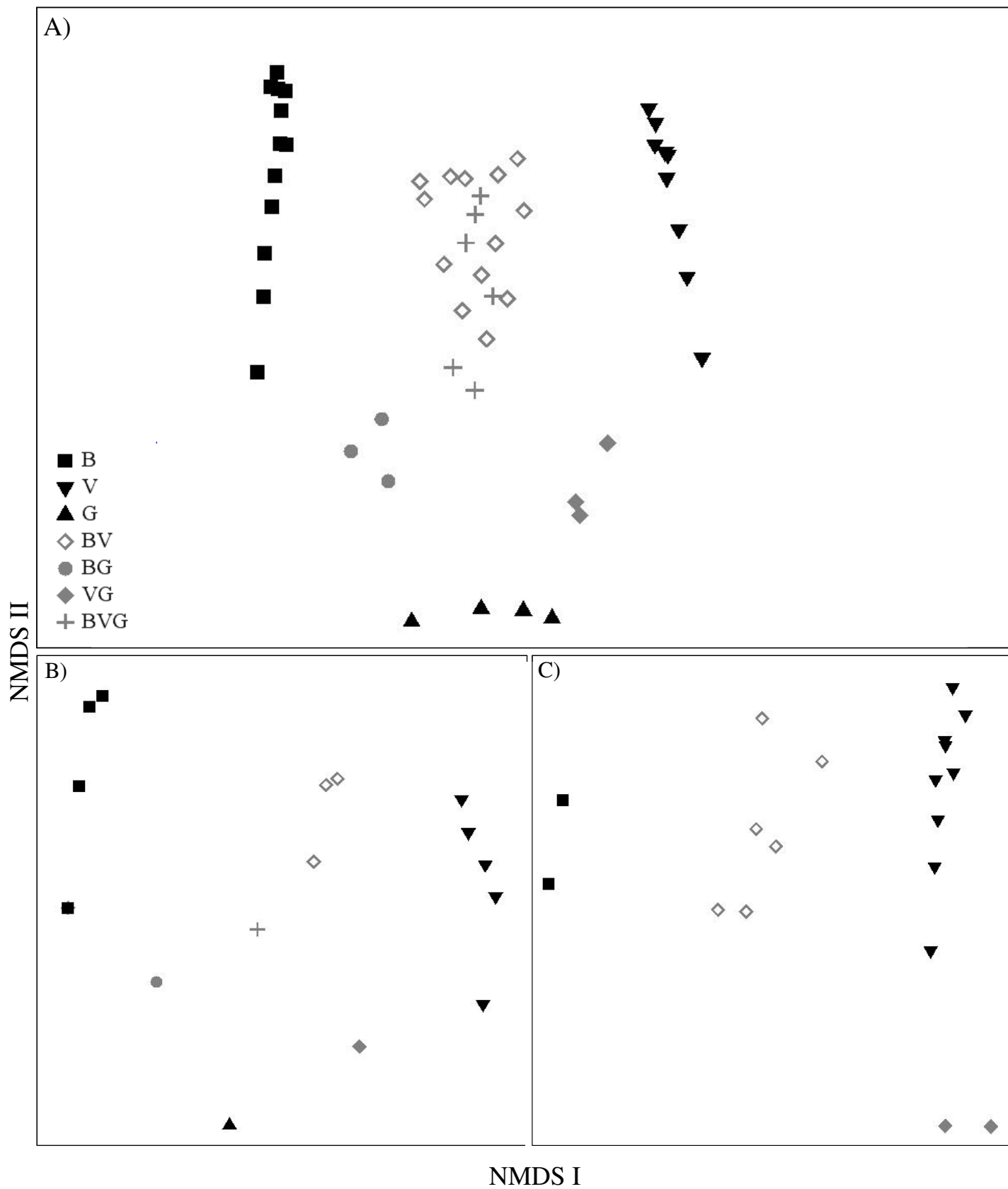


Figure 2

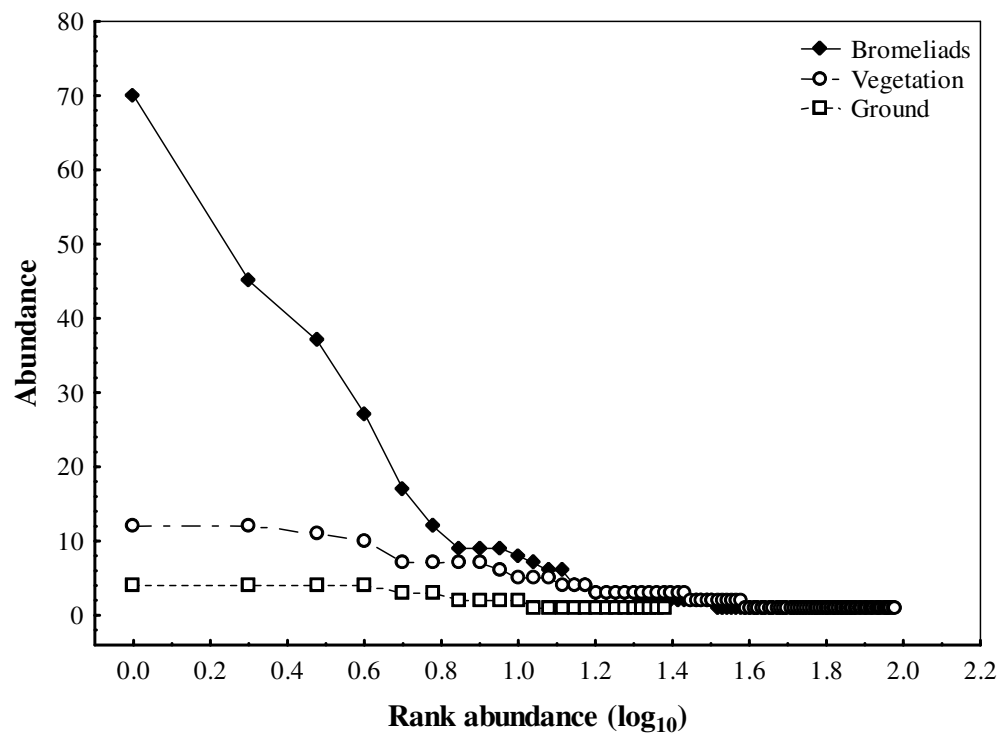


Figure 3

A complexidade arquitetural e a distribuição das bromélias aumentam a diversidade de aranhas?*

Thiago Gonçalves-Souza¹, Marcelo A. Belisário², Mário Almeida-Neto³ &

Gustavo Q. Romero^{4**}

1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Rua Cristóvão Colombo 2265, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.
2. Centro de Tecnologia em Aquicultura e Meio Ambiente, CTA, Rua Tereza Zanoni Caser 385, CEP 29062-070, Vitória, ES, Brasil.
3. Universidade de Brasília, UnB, Instituto de Ciências Biológicas, Departamento de Ecologia, Cidade Universitária, CEP 70910-900, Brasília, DF, Brasil.
4. Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista, UNESP, Rua Cristóvão Colombo 2265, CEP 15054-000, São José do Rio Preto, SP, Brasil.

* Artigo escrito nas normas da revista *Ecography*

** Autor para correspondência: gq_romero@yahoo.com.br

RESUMO

A complexidade arquitetural de plantas é frequentemente reconhecida como um dos fatores que melhor prediz a distribuição de artrópodes sobre a vegetação. Basendo-se na hipótese da heterogeneidade ambiental plantas estruturalmente mais complexas possuem maior abundância e riqueza de artrópodes. Porém, não se sabe como a variação arquitetural e a distribuição espacial de grupos específicos, como as bromélias, afetam a riqueza e composição de espécies de aranhas. Neste trabalho nosso objetivo foi responder as seguintes questões: 1) espécies de bromélias com características arquiteturais similares possuem subconjuntos não-aleatórios da comunidade de aranhas bromelícolas? 2) a complexidade arquitetural das bromélias aumenta a abundância e a riqueza de espécies de aranhas? 3) espécies de bromélias com distribuição vertical mais ampla possuem maior riqueza de espécies de aranhas? Amostramos aranhas em 39 espécies de bromélias que apresentam diferenças de complexidade arquitetural e distribuição vertical em uma área de Mata Atlântica na região sudeste do Brasil. Usamos uma análise de equação estrutural para testar os efeitos da complexidade arquitetural e da distribuição vertical de bromélias sobre a abundância e riqueza de aranhas. Ao contrário do esperado, a arquitetura de bromélias não afetou a composição de espécies de aranhas. A complexidade arquitetural (i.e., número de folhas) e a distribuição vertical (amplitude de ocupação do estrato vertical por uma espécie de bromélia) correlacionaram-se positivamente com a abundância e a riqueza de aranhas. Nossos resultados corroboram a hipótese da heterogeneidade ambiental e sugerem que, além da estrutura da planta, a distribuição espacial das mesmas pode ser um forte determinante do aumento da diversidade de animais.

INTRODUÇÃO

A importância dos processos locais na determinação da estrutura de comunidades vem sendo discutida desde a metade do século passado (MacArthur & MacArthur 1961, Ricklefs & Schluter 1993, Cottenie et al. 2003). Em especial, a distribuição determinística das espécies mediada por diferenças espaciais e temporais (e.g., hipótese da heterogeneidade ambiental) representa um dos assuntos mais bem conhecidos e debatidos em ecologia (MacArthur & Levins 1964, Price 1984, Tokeshi 1999, Hubell 2001, Ricklefs 2004, Tews et al. 2004, Cottenie 2005). A premissa da hipótese da heterogeneidade ambiental é que há um aumento na disponibilidade de nichos em habitats estruturalmente mais complexos e, conseqüentemente, há um aumento na diversidade de espécies animais e vegetais (MacArthur & MacArthur 1961, Lawton 1983, Tews et al. 2004). Se as plantas modificam a estrutura física do ambiente e, como algumas espécies animais dependem da vegetação para viver, a variação na estrutura da vegetação pode representar um fator determinante para as comunidades em ambientes naturais (Jiménez-Valverde & Lobo 2007, Tews et al. 2004).

Muitos trabalhos mostraram que a arquitetura das plantas afetam a distribuição espacial e a composição de espécies de artrópodes associados à vegetação (e.g., Lawton 1983, Basset & Novotny 1999). Halaj et al. (2000), por exemplo, demonstraram que o tamanho da planta afeta positivamente a riqueza de espécies de aranhas, e plantas com diferentes características arquiteturais possuem composição de espécies distintas (veja também Greenstone 1984, Dennis et al. 1998, Langellotto & Denno 2004, Jiménez-Valverde & Lobo 2007). Os resultados deste trabalho suportam a hipótese da heterogeneidade ambiental e a hipótese de que as características arquiteturais das plantas moldam a composição de espécies (veja também MacArthur & MacArthur 1961). Alternativamente, alguns estudos sugerem que a estrutura do habitat tem caráter

secundário (ou mesmo inexistente) na determinação da estrutura de comunidades, ao passo que a composição de espécies de plantas seria preponderante para estruturar a distribuição e a diversidade de artrópodes (Beals 2006, Schaffers et al. 2008; chamaremos esta hipótese de “hipótese da composição de espécies vegetais”). Schaffers et al. (2008) sugeriram que a composição de espécies vegetais tem maior poder preditivo para artrópodes pois integra fatores importantes como a estrutura do habitat e características da paisagem. A proposição desta hipótese baseia-se principalmente na especificidade de herbívoros a uma única espécie de planta (Novotny & Basset 2005), devido a restrições comportamentais, físicas e/ou químicas (Schoonhoven *et al.* 2005). Deste modo, a composição de espécies de plantas afetaria primeiro os herbívoros que, por sua vez, influenciariam a distribuição e a composição de espécies de níveis tróficos superiores (e.g., predadores, Schaffers et al. 2008).

Plantas da família Bromeliaceae possuem folhas organizadas em roseta que geralmente acumulam água e detritos ricos em nutrientes (Benzing 2000). Ambas as características fornecem uma variedade de compartimentos e gradientes ecológicos para o estabelecimento de diversas comunidades animais (Richardson 1999). Embora a maioria das espécies de bromélias tenha uma estrutura arquitetural padrão (i.e., arquitetura em roseta), existe uma grande variação na morfologia e complexidade dessa arquitetura (i.e., diferentes tipos de roseta). Por exemplo, bromélias possuem grande variação de número de folhas (2 a 72), largura (0,2 a 20 cm) e comprimento de folhas (8 a 200 cm; Apêndice 1, Tabela 1). Portanto, é esperado que tais variações no tamanho das bromélias influenciem a diversidade de artrópodes terrestres bromelícolas, como já foi demonstrado para artrópodes aquáticos (Srivastava 2006). Como aranhas podem avaliar detalhes finos da arquitetura (i.e., formato e tamanho) de sua planta hospedeira (e.g., Romero & Vasconcellos-Neto 2005, Omena & Romero 2008), é possível que

diferentes bromélias possuam comunidades específicas (i.e., subconjuntos não-aleatórios de espécies) e que bromélias maiores suportem maior abundância e riqueza de aranhas. Porém, até onde sabemos, nenhum estudo investigou como a variação arquitetural das espécies de bromélias afeta a composição de espécies de aranhas e se a complexidade da arquitetura aumenta a diversidade destes artrópodes.

Um outro fator que pode aumentar a diversidade de animais associados à vegetação é a distribuição espacial das plantas. Trabalhos anteriores mostraram que a amplitude de distribuição local (distribuição vertical e horizontal) e regional (distribuição geográfica) da planta hospedeira afeta positivamente a diversidade de animais associados (Neuvonen & Niemelä 1981, 1983, Leather 1986). Este processo pode estar relacionado com uma maior exposição da planta a possíveis hospedeiros e, conseqüentemente, existe uma maior probabilidade de colonização (Neuvonen & Niemelä 1983). Se realmente existe uma estratificação na fauna de aranhas seguindo o gradiente vertical da floresta como previamente sugerido (Enders 1974, Brown 1981), plantas com distribuição mais ampla tenderiam a abrigar aranhas com ocorrência exclusiva em cada um dos estratos e possuir maior riqueza de espécies. As bromélias representam uma planta interessante para testar esta hipótese por possuírem espécies terrestres e epifitas.

Neste trabalho amostramos a fauna de aranhas em várias espécies de bromélias com objetivo de verificar se a complexidade arquitetural e a distribuição vertical dessas plantas afetam o padrão de distribuição e diversidade de espécies de aranhas.

Especificamente respondemos as seguintes questões: 1) espécies de bromélias com características arquiteturais similares possuem subconjuntos não-aleatórios da comunidade de aranhas bromelícolas? 2) espécies de bromélias estruturalmente mais complexas possuem maior abundância e riqueza de espécies de aranhas? 3) espécies de

bromélias com distribuição vertical mais ampla possuem maior riqueza de espécies de aranhas?

MÉTODOS

Área de estudo

Realizamos este trabalho em uma área de Mata Atlântica na Estação Biológica Santa Lúcia (daqui pra frente EBSL), localizada no município de Santa Teresa, estado do Espírito Santo, Brasil (19°57'S, 40°31'O). A EBSL possui uma área de 440 ha, com relevo fortemente ondulado e extensos afloramentos rochosos, com altitude variando de 600 a 900 m. A região tem uma precipitação média anual de 1868 mm, sendo novembro o mês mais chuvoso e junho o mês mais seco (para mais detalhes veja Mendes & Padovan 2000). A Mata Atlântica da EBSL possui um sistema oportuno para testar hipóteses sobre os efeitos da arquitetura e da distribuição vertical de bromélias sobre a diversidade de aranhas, pois é uma das áreas de maior riqueza e endemismo de bromélias na região neotropical (n = 75 espécies; Wendt et al. 2008, T. Wendt et al., dados não publicados). As manchas multiespecíficas de bromélias (veja abaixo) encontradas nessa área possuem diversos gêneros com características morfológicas bem variadas (e.g., formato da folha, tamanho da planta, número de folhas). Além disso, a distribuição vertical das plantas varia desde espécies exclusivamente terrestres (e.g., *Aechmea lamarchei*) ou epífitas (e.g., *Vriesea scalaris*) até espécies com distribuição facultativa e ampla ocorrência vertical (e.g., *V. bituminosa*; Wendt et al. 2008).

Na EBSL a família Bromeliaceae tem grande importância na fisionomia da vegetação, pois domina vários trechos do sub-bosque da floresta e, geralmente, as plantas ocorrem em aglomerados multiespecíficos (daqui pra frente referidos como “manchas de bromélias”; Wendt et al. 2008). As manchas de bromélias localizam-se

entre a floresta e os afloramentos rochosos, em ambientes com solo estruturalmente pobre. Manchas pequenas variam de 0,005 a 0,14 ha, enquanto manchas grandes possuem de 0,43 a 0,93 ha (Wendt et al. 2008). A vegetação é dominada pelas famílias Myrtaceae (e.g., gênero *Eugenia*), Lauraceae (gênero *Ocotea*), Sapotaceae (gênero *Pouteria*), Rubiaceae, Melastomataceae, Fabaceae e Arecaeae (para mais detalhes sobre a vegetação veja Thomaz & Monteiro 1997). Os gêneros de Bromeliaceae com maior riqueza são *Vriesea* (n = 12 espécies), *Aechmea* (n = 11) e *Nidularium* (n = 4), e as espécies mais comuns são *Nidularium procerum* Lidm., *Aechmea lamarchei* Mez e *Neoregelia macrosepala* L. B. Sm. (veja Wendt et al. 2008).

Amostragem

Amostramos aranhas em nove manchas de bromélias distantes entre si de 125 a 1031 m. Realizamos as coletas em 24 parcelas permanentes dispostas nas manchas durante dez períodos de amostragem entre fevereiro de 2006 e setembro de 2007 com intervalos de um mês. O tamanho das parcelas e a quantidade por mancha variaram de acordo com o tamanho da mesma. Usamos seis parcelas de 7 x 3 m para manchas pequenas (0,005 – 0,14 ha) e 18 parcelas de 20 x 3 m para manchas grandes (0,43 – 0,93 ha). Amostramos bromélias terrestres e epífitas (altura máxima de 1,5 m) em toda área da parcela e coletamos manualmente as aranhas em toda a superfície foliar (folhas vivas e mortas), no interior da roseta e entre as axilas das folhas de 1110 bromélias (n = 39 espécies, Apêndice 4). Consideramos nas análises estatísticas apenas espécies de bromélias com pelos menos oito indivíduos amostrados e nas quais pelo menos seis espécimes de aranha tenham sido registradas (n = 14 espécies de bromélias: escolha baseada no melhor modelo de equação estrutural, veja abaixo). Fixamos as aranhas em álcool 75% e depositamos os espécimes na coleção de Aracnídeos do Instituto Butantan,

estado de São Paulo (Curador: Antonio D. Brescovit). Não houve necessidade de coleta das bromélias (método não-destrutivo).

Escolhemos previamente as características das plantas a serem medidas baseando-se em hipóteses sobre fatores chave para a distribuição espacial de aranhas sobre bromélias (e.g., Romero & Vasconcellos-Neto 2005, Omena & Romero 2008). Para cada bromélia amostrada medimos o comprimento e largura foliar, número de folhas e altura do solo. Usamos as três primeiras características para definir a arquitetura (i.e., espécies com características morfológicas semelhantes) e complexidade arquitetural das plantas (i.e., quantidade e tamanho das folhas). Para calcular a distribuição vertical de cada espécie de bromélia padronizamos os estratos de ocorrência das bromélias em cinco classes de altura: (1) 0 – 30, (2) 31 – 60, (3) 61 – 90, (4) 91 – 120 e (5) 121 – 150 cm. Consideramos 150 cm como altura máxima por limitação do tamanho do coletor. Levamos em consideração a distância da base de fixação da roseta em relação ao solo como a altura da planta. Assim, uma espécie de bromélia que possua ao menos um indivíduo em cada estrato possui incidência igual a 1 (i.e., 100%). Calculamos também a amplitude de distribuição vertical como a maior altura menos a menor altura em que pelo menos um indivíduo de cada espécie foi registrado. Multiplicando a incidência de cada espécie (varia de 0.2 a 1) por sua amplitude de distribuição vertical (varia de 0 a 150 cm) obtivemos o índice de distribuição vertical das bromélias nos estratos. Este índice varia de zero (i.e., espécie restrita a um estrato vertical) a 150 (i.e., espécie que ocupa todo o estrato vertical).

Análises estatísticas

Para investigar se bromélias com arquiteturas mais semelhantes possuem subconjuntos não-aleatórios da comunidade de aranhas usamos a seguinte abordagem:

primeiro agrupamos as bromélias (14 espécies com pelo menos oito indivíduos e seis espécimes de aranha) com uma análise de agrupamento (i.e., agrupamento por médias não-ponderadas, UPGMA; Legendre & Legendre 1998) na qual consideramos como variáveis contínuas: comprimento (CF) e largura foliar (LF), e número de folhas (NF). Após a análise de agrupamento extraímos uma matriz com a distância euclidiana entre todos os pares de espécies de bromélias usadas na análise de cluster. Comparamos também a similaridade na composição de espécies de aranhas entre cada espécie de bromélia (as mesmas usadas na análise anterior) usando o índice não-enviesado de Morisita para comparação de múltiplas comunidades, recentemente proposto por Chao et al. (2008). Com este índice podemos comparar a similaridade na composição de espécies de aranhas entre espécies de bromélias e investigar se a composição de espécies de plantas afeta a comunidade de aranhas. Calculamos os valores do índice de Morisita com o programa SPADE (Chao & Shen 2003-2005). Com esta abordagem obtivemos uma matriz de similaridade arquitetural (SAB) e de similaridade na composição de espécies de aranhas (SCA). Fizemos uma correlação de Spearman (ρ) comparando as matrizes SAB e SCA e usamos o método RELATE (999 permutações) para testar a significância desta correlação (Clarke & Gorley 2006). Assim, esperamos que quanto maior a distância euclidiana entre um par de espécies de bromélias (i.e., alta dissimilaridade arquitetural) menor a similaridade na composição em espécies de aranhas. Usamos o índice do Morisita para comprar a similaridade na composição de espécies de aranhas entre as cinco classes de altura, desconsiderando a espécie de bromélia em que cada aranha ocorreu.

Analizamos a importância relativa de cada variável independente, i.e., arquitetura da planta (CF, LF e NF), distribuição vertical e número de indivíduos amostrados de cada espécie de bromélia sobre as variáveis dependentes (abundância e

riqueza de aranhas) com uma análise de equação estrutural (Grace 2006). Esse tipo de análise permite decompor o efeito total das variáveis independentes (uma vez que consideramos no modelo cada espécime de bromélia como réplica) sobre as variáveis dependentes em um componente direto e outro indireto. Tanto o número de bromélias individuais amostradas quanto as características arquiteturais das bromélias podem estar positivamente associadas à riqueza de aranhas simplesmente devido ao efeito de amostragem passiva decorrente da relação positiva entre tamanho das amostras (i.e., número de bromélias e o tamanho das mesmas) e a abundância de aranhas encontradas em cada espécie de bromélia. Dessa forma, inserimos no modelo o efeito direto da abundância de aranhas sobre a riqueza das mesmas como forma de controlar o efeito da amostragem passiva. Assim, avaliamos os efeitos direto e indireto, via abundância de aranhas, de todas as variáveis independentes sujeitas ao efeito de amostragem passiva. Somente o índice de distribuição vertical não se encaixa nessa categoria porque não há nenhuma razão para pressupor um efeito dessa variável sobre a abundância de aranhas que já não tenha sido incorporado pela abundância de plantas. Analisamos os ajustes dos modelos por meio de testes qui-quadrado e da inspeção dos valores de significância associados. Avaliamos a normalidade para cada um dos modelos de equação estrutural com o teste de Mardia e da inspeção de “outliers” por meio da distância de Mahalanobis. Além disso, verificamos os pressupostos de normalidade para os resíduos de cada variável através da avaliação de suas curtoses e assimetrias. Como alguns modelos iniciais sem transformação das variáveis não apresentaram um ajuste adequado e/ou não atenderam aos requisitos de normalidade aplicamos algumas transformações logarítmicas. Por meio desse modelo avaliamos os efeitos das três variáveis associadas à arquitetura e da distribuição vertical das bromélias sobre a riqueza de aranhas controlando estatisticamente os efeitos do número de plantas amostradas por espécie de

bromélias e da abundância de aranhas. Construímos e analisamos todas as equações estruturais no programa AMOS 5.0 (Arbuckle 2003).

RESULTADOS

Amostramos 1110 bromélias, totalizando 39 espécies, das quais 14 satisfaziam os critérios de abundância mínima de plantas amostradas ($n = 8$ indivíduos) e de aranhas por espécie de bromélia ($n = 6$). Ao todo registramos 63 espécies de aranhas nas 14 bromélias consideradas nesse estudo (Tabela 1). A composição de espécies de aranhas não foi afetada pelas características arquiteturas das plantas ($\rho = 0,011$, $P = 0,415$). A similaridade na composição de espécies de aranhas entre os estratos verticais foi alta (valor médio do índice de Morisita entre todos os pares de estratos = 0,716). Apesar disso, 70% das espécies de aranhas ocorreram somente em um estrato, 16% em dois estratos, enquanto 14% ocorrem em três ou mais estratos. A riqueza de aranhas associadas às espécies de bromélias variou entre 1 e 25 morfoespécies e apresentou uma forte correlação positiva com a abundância de aranhas ($r_{\text{Pearson}} = 0,941$, $P < 0,0001$), a qual, por sua vez, foi fortemente correlacionada com abundância de plantas amostradas por espécie de bromélia ($r_{\text{Pearson}} = 0,807$, $P < 0,001$).

O modelo de equação estrutural apresentado explica 94% da variação na riqueza de aranhas por espécie de bromélia (Fig. 1), indicando que as variáveis das plantas medidas neste estudo são ótimas preditoras da riqueza de aranhas. Das três variáveis associadas à arquitetura, somente o número de folhas teve efeito significativo, direto ($P < 0,01$) e indireto ($P < 0,05$), sobre a riqueza de aranhas (Fig. 1, Tabela 2). O efeito direto do número de folhas sobre a riqueza foi negativo, ao passo em que seu efeito total foi positivo devido a seu forte efeito indireto via abundância de aranhas (Fig. 1, Tabela

2). Já a distribuição vertical das espécies de bromélia teve um efeito positivo direto sobre a riqueza de aranhas (Fig. 1, Tabela 2).

DISCUSSÃO

Características arquiteturais e composição em espécies de aranhas

Em um estudo anterior, Gonçalves-Souza et al. (dados não publicados; capítulo 1) demonstraram que a comunidade de aranhas na EBSL está compartimentada em relação ao tipo de habitat (i.e., bromélias, solo e vegetação arbóreo-arbustiva). Porém, ao contrário do que esperávamos, a composição de espécies de aranhas associadas a bromélias na EBSL não foi influenciada pela variação arquitetural entre espécies de bromélias. A implicação deste resultado é que aranhas bromelícolas na EBSL selecionam a arquitetura em roseta, mas parecem não distinguir entre diferentes tipos de roseta. Um resultado semelhante foi encontrado por Woodcock et al. (2007), que demonstraram que besouros predadores das famílias Carabidae e Staphylinidae ocorreram especificamente sobre plantas com um mesmo padrão arquitetural (i.e., gramas *tussock*). Ambos os resultados indicam que a arquitetura de plantas pode ser um fator ativamente escolhido por artrópodes predadores que forrageiam e reproduzem sobre a vegetação e que este fator pode ser mais importante do que a composição de espécies de plantas.

Vários autores sugeriram que a hipótese da composição de espécies vegetais tem maior poder preditivo a respeito da composição de artrópodes sobre plantas do que a hipótese da heterogeneidade ambiental (e.g., Beals 2006, Schaffers et al. 2008). Em contraste, sugerimos que comunidades de animais especializados em uma arquitetura em particular (e.g., arquitetura em roseta) são capazes de diferenciar o tipo de arquitetura preferida de outras não-preferidas e, desse modo, geram comunidades

específicas sem fazer distinção das espécies de plantas. Uma vez dentro do padrão arquitetural preferido, a complexidade estrutural parece afetar muito mais fortemente a estrutura destas comunidades do que a composição de espécies de plantas.

Complexidade arquitetural e distribuição vertical vs. estrutura de comunidades

Como esperado, a complexidade arquitetural (i.e., plantas com maior número de folhas) teve um efeito positivo sobre a abundância de aranhas na EBSL corroborando a hipótese da heterogeneidade ambiental. A influência de plantas sobre a estrutura física do ambiente e, conseqüentemente, sobre a distribuição de comunidades animais foi demonstrada em vários sistemas artrópode - planta (Tews et al. 2004). Marques et al. (2000), por exemplo, mostraram que a abundância de insetos herbívoros em um deserto nos EUA foi positivamente influenciada pela quantidade de folhas, flores e caules de plantas da família Fabaceae. Para artrópodes predadores associados a plantas, Walter & O'Dowd (1992) e Langellotto & Denno (2004) mostraram que a complexidade estrutural aumentou a abundância de ácaros e aranhas em relação a plantas mais simples como, por exemplo, àquelas sem domáceas (revisado em Romero & Benson 2005). Por outro lado, por que o número de folhas afetaria negativamente a riqueza de espécies de aranhas? Embora não tenhamos evidências teórico-empíricas para explicar este padrão, é possível que aranhas grandes ocorram especialmente em plantas mais complexas (i.e., com maior número de folhas) e excluam aranhas menores dessas plantas. Desse modo, a riqueza de aranhas em bromélias arquiteturalmente complexas seria diminuída.

Uma outra característica da vegetação que reflete uma maior heterogeneidade ambiental e, conseqüentemente, teve impacto positivo sobre a fauna associada é a distribuição vertical das plantas. Esta distribuição considera a quantidade de estratos na floresta que uma espécie de bromélia ocupa e, desse modo, indica o

número de microambientes disponíveis para a fauna associada. Como 70% das aranhas ocorreram somente em um estrato da floresta, bromélias com maior distribuição vertical, de fato, suportaram maior riqueza de aranhas. DeVries et al. (1997), por exemplo, mostraram que a fauna de borboletas frugívoras de sub-bosque e dossel é distinta e que esta estratificação vertical contribui para o aumento da diversidade beta em florestas tropicais. Ainda, foi mostrado que tanto o tamanho da planta como a extensão de sua distribuição são fatores que explicam grande parte da variação na riqueza de insetos (Neuvonen & Niemelä 1981, 1983). Estudos anteriores (e.g., Leather 1986) e nossos resultados indicam que a distribuição espacial da planta hospedeira representa um bom preditor da riqueza de artrópodes sobre plantas. Além disso, sugerimos que estudos futuros avaliem não somente a heterogeneidade baseando-se em características morfológicas (complexidade arquitetural) das plantas, mas também considerem a extensão da distribuição espacial para melhor entender os efeitos da heterogeneidade ambiental sobre a estrutura de comunidades animais.

Estudos que abordam interações entre animais e bromélias têm sugerido que este modelo é adequado e robusto para testarmos várias hipóteses em comportamento, ecologia e evolução (Romero et al. 2006, Balke et al. 2008, Omena & Romero 2008). Propusemos que a especialização em um tipo arquitetural pode ser o primeiro fator de seleção de um habitat para esta comunidade de aranhas e, em segundo lugar, a complexidade desta arquitetura representa um fator fundamental de escolha. Estudos experimentais podem nos auxiliar a entender os processos de seleção de bromélias e as implicações da escolha/ocorrência para a comunidade de aranhas. Esta abordagem pode aumentar o nosso poder preditivo, e assim, entendermos melhor como estão estruturadas as comunidades de animais associadas a plantas em regiões neotropicais.

REFERÊNCIAS

- Arbuckle, J. L. 2003. – Amos 5.0: update to the AMOS user's guide. Chicago: SPSS Inc.
- Balke, M. et al. 2008. Ancient associations of aquatic beetles and tank bromeliads in the Neotropical forest canopy. – Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 105: 6356–6361.
- Basset, Y. & Novotny, V. 1999. Species richness of insect herbivore communities on *Ficus* in Papua New Guinea. – Biol. J. Linn. Soc. 67: 477 – 499.
- Beals, M. L. 2006. Understanding community structure: a data-driven multivariate approach. – Oecologia 150: 484 – 495.
- Benzing, D. H. 2000. – Bromeliaceae: profile of an adaptive radiation. Cambridge University Press.
- Brown, K. M. 1981. Foraging ecology and niche partitioning in orb-weaving spiders. – Oecologia 50: 380 – 385.
- Chao, A. & Shen, T. J. 2003-2005. Program SPADE (Species Prediction & Diversity Estimation). Program & User's Guide at the website, available at <http://chao.stat.nthu.edu.tw>.
- Chao, A. et al. 2008. A two-stage probabilistic approach to multiple-community similarity indices. – Biometrics 64: 1178 – 1186.
- Clarke, K. R. & Gorley, R. N. 2006. Primer v6: User manual/tutorial. Primer – E, Plymouth.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental & spatial processes in ecological community dynamics. – Ecol. Lett. 8: 1175 – 1182.
- Cottenie, K. et al. 2003. Zooplankton metacommunity structure: regional vs. local processes in highly interconnected ponds. – Ecology 84: 991 – 1000.

- Dennis, P. et al. 1998. Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grassland. – *Ecol. Entom.* 23: 253 – 264.
- DeVries, P. J. et al. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. – *Biol. J. Linn. Soc.* 62: 343 – 364.
- Enders, F. 1974. Vertical stratification in orb-web spiders (Araneidae, Araneae) and a consideration of other methods of coexistence. – *Ecology* 55: 317 – 328.
- Grace, J. B. 2006. – Structural equation modeling and natural systems. Cambridge University Press.
- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. – *Oecologia* 62: 299 – 304.
- Halaj, J. et al. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. – *Oikos* 90: 139 – 152.
- Hubbell, S. P. 2001. – The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press.
- Jiménez-Valverde, A. & Lobo, J. M. 2007. Determinants of local spider (Araneidae and Thomisidae) species richness on a regional scale: climate and altitude vs. habitat structure. – *Ecol. Entomol.* 32: 113 – 122.
- Langellotto, G. A. & Denno, R. F. 2004. Responses of invertebrate natural enemies to complex-structured habitats: a meta-analytical synthesis. – *Oecologia* 139: 1 – 10.
- Lawton, J. H. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. – *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 28: 23 – 29.

- Leather, S. R. 1986. Insect species richness of the British Rosaceae: the importance of host range, plant architecture, age establishment, taxonomic isolation and species-area relationships. – *J. Anim. Ecol.* 55: 841 – 860.
- Legendre, P. & Legendre, L. 1998. – Numerical ecology, 2nd edition. Elsevier Science.
- Lewinsohn, T. M. 1991. Insects in flower-heads of Asteraceae in southeast Brazil: a case study on tropical species richness. – In: Price, P. W., Lewinsohn, T.M., Fernandes, G. W. & Benson, W. W. (eds.), *Plant–animal interactions: evolutionary ecology in tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, pp. 525–559.
- MacArthur, R. H. & Levins, R. 1964. Competition, habitat selection, and character displacement in a patchy environment. – *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 51: 1207 – 1210.
- MacArthur, R. H. & MacArthur, J. W. 1961. On bird species diversity. – *Ecology* 42: 594 – 598.
- Marques, E. S. A. et al. 2000. Resource abundance and insect herbivore diversity on woody fabaceous desert plants. – *Environ. Entomol.* 29: 696 – 703.
- Mendes, S. L. & Padovan, M. P. 2000. A Estação Biológica Santa Lúcia, Santa Teresa, Espírito Santo. – *Bol. Mus. Biol. Mello Leitão* 11/12: 7 – 34.
- Neuvonen, S. & Niemelä, P. 1981. Species richness of macrolepidoptera on Finnish deciduous trees and shrubs. – *Oecologia* 51: 364 – 370.
- Neuvonen, S. & Niemelä, P. 1983. Species richness and faunal similarity of arboreal insects herbivores. – *Oikos* 40: 452 – 459.
- Novotny, V. & Basset, Y. 2005. Host specificity of insect herbivores in tropical forests. – *Proc. R. Soc. B.* 272: 1083 – 1090.

- Omena, P. M. & Romero, G. Q. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). – *Biol. J. Linn. Soc.* 94: 653 – 662.
- Price, P. W. 1984. – Communities of specialists: vacant niches in ecological and evolutionary time. In: Strong, D. R. et al. (eds.), *ecological communities: conceptual issues & the evidence*. Princeton University Press.
- Richardson, B. A. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical forest. – *Biotropica* 31: 321 – 336.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. – *Ecol. Lett.* 7: 1 – 15.
- Ricklefs, R. E., and D. Schluter (eds.). 1993. *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press.
- Romero, G. Q. & Benson, W. W. 2005. Biotic interactions of mites, plants and leaf domatia. – *Curr. Opin. Plant Biol.* 8: 436 – 440.
- Romero, G.Q. & Vasconcellos-Neto, J. 2005. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). – *J. Anim. Ecol.* 74: 12 – 21.
- Romero, G. Q. et al. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. – *Ecology* 87: 803 – 808.
- Schaffers, A. P. et al. 2008. Arthropod assemblages are best predicted by plant species composition. – *Ecology* 89: 782 – 794.
- Schoonhoven, L. M., van Loon, J. J. A. & Dicke, M. 2005. – *Insect-plant biology*. Oxford, UK.
- Slagsvold, T. & Wiebe, K. L. 2007. Learning the ecological niche. – *Proc. R. Soc. B.* 274: 19 – 23.

- Srivastava, D. S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad-insect community. – *Oecologia* 149: 493 – 504.
- Tews, J. et al. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. – *J. Biogeogr.* 31: 79 – 92.
- Thomaz, L. D. & Monteiro, R. 1997. Composição florística da mata de encosta da Estação Biológica de Santa Teresa, ES. – *Bol. Mus. Biol. Prof. Mello Leitão N. Ser.:* 3 – 48.
- Tokeshi, M. 1999. – *Species coexistence: ecological and evolutionary perspectives.* Blackwell Science.
- Walter, D. E. & O'Dowd, D. J. 1992. Leaf morphology and predators: effects of leaf domatia on the abundance of predatory mites (Acari: Phytoseiidae). – *Environ. Entomol.* 21: 478 – 484.
- Wendt, T. et al. 2008. An apparent lack of prezygotic reproductive isolation among 42 sympatric species of Bromeliaceae in southeastern Brazil. – *Plant Syst. Evol.* 275: 31 – 41.
- Woodcock, B. A. et al. 2007. The importance of sword architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. – *Ecol. Entom.* 32: 302 – 311.

Tabela 1 – Características das espécies de bromélias (média $\pm$ DP) e abundância e riqueza das aranhas associadas. Abreviações: (NA) = número de amostras, (CF) = comprimento foliar (cm), (LF) = largura foliar (cm), (NF) = número de folhas e índice de distribuição vertical das bromélias (DV).

Espécie de bromélia	Variáveis das bromélias					Variáveis das aranhas	
	NA	CF	LF	NF	DV	Abundância	Riqueza
<i>Aechmea araneosa</i>	12	83,7 $\pm$ 26,6	4,4 $\pm$ 0,8	16,7 $\pm$ 8,2	31,8	6	3
<i>Ae. lamarchei</i>	108	61 $\pm$ 22,8	7,3 $\pm$ 2,3	13,4 $\pm$ 4,8	150	38	17
<i>Ae. mutica</i>	49	72,9 $\pm$ 18,7	5,3 $\pm$ 2,4	12,5 $\pm$ 4,3	150	19	14
<i>Alcantarea extensa</i>	10	50,6 $\pm$ 6,9	12,5 $\pm$ 2,1	19,9 $\pm$ 6,4	0	8	1
<i>Billbergia amoena</i>	48	57,3 $\pm$ 9,2	5,7 $\pm$ 1,4	6,9 $\pm$ 2,4	4	10	7
<i>Edmundoa lindenii</i>	19	55,3 $\pm$ 17,3	11,1 $\pm$ 4,5	11,6 $\pm$ 3,5	0	16	9
<i>Neoregelia macrosepala</i>	33	38 $\pm$ 9,4	6,5 $\pm$ 3,1	13,9 $\pm$ 4,9	80	24	15
<i>Nidularium espiritosantense</i>	87	44,1 $\pm$ 9,7	5,6 $\pm$ 1,2	18,2 $\pm$ 5,4	39	28	12
<i>Ni. procerum</i>	168	42,1 $\pm$ 9,4	4,6 $\pm$ 3,1	17,7 $\pm$ 5,9	80	62	25
<i>Quesnelia strobilispica</i>	92	68,3 $\pm$ 24,7	5,5 $\pm$ 2,1	6,3 $\pm$ 1,8	135	14	8
<i>Vriesea bituminosa</i>	13	45,9 $\pm$ 14,1	7,7 $\pm$ 1,8	24,2 $\pm$ 8,5	120	27	14
<i>V. ensiformis</i>	59	35 $\pm$ 10,1	5,1 $\pm$ 1,6	16,9 $\pm$ 5,3	150	20	10
<i>V. fosteriana</i>	8	59,3 $\pm$ 23,4	7,7 $\pm$ 1,8	25,5 $\pm$ 13,7	150	10	6
<i>V. vegans</i>	10	49,4 $\pm$ 10,9	7,2 $\pm$ 1,7	25 $\pm$ 9,3	104	12	5
Total	716	-	-	-	-	294	63

Tabela 2 – Modelo explanatório para a variação na riqueza de aranhas em diferentes espécies de bromélias de acordo com o modelo causal apresentado na figura 1. Os coeficientes diretos e indiretos e suas contribuições relativas para a variação explicada (R^2) seguem o esquema proposta por Lewinsohn (1991). . * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

Variáveis explanatórias	Coeficientes				Determinação	
	Correlação (r)	Direta (d)	Indireta (i)	Efeito ($e = d + i$)	Efeito ($e \times d$)	Total ($r \times d$)
Abundância de bromélias	0,7	-0,3	1,10***	0,89	-0,27	-0,21
Abundância de aranhas	0,94	1,08***	–	1,08	1,18	1,02
Comprimento foliar	-0,33	-0,02	-0,039	-0,06	0,001	0,007
Largura foliar	-0,37	-0,14	0,153	0,02	-0,002	0,05
Número de folhas	-0,13	-0,31*	0,61**	0,37	-0,11	0,04
Distribuição vertical	0,27	0,13*	–	0,13	0,02	0,04

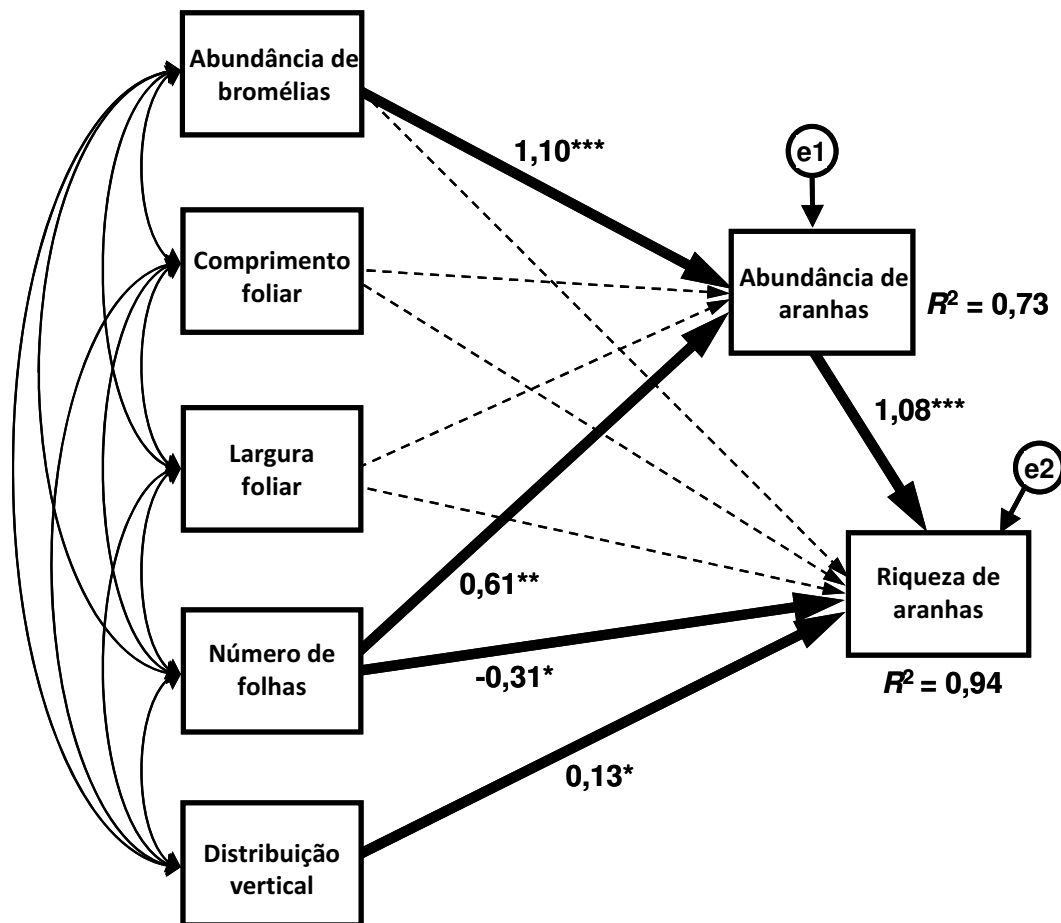


Fig. 1 – Modelo de equação estrutural para a riqueza de aranhas associadas a diferentes espécies de bromélias. O modelo acima não apresenta desvio das correlações entre os valores observados ($\chi^2 = 0,039$, $df = 1$, $P = 0,844$). Os valores associados às setas entre variáveis representam os valores padronizados dos coeficientes de rota. Linhas tracejadas representam efeitos não-significativos. * $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$.

SÍNTESE

Neste trabalho amostramos aranhas em bromélias, vegetação arbóreo-arbustiva e solo para testar questões específicas sobre os efeitos do tipo do habitat sobre a estrutura de comunidades de aranhas. Além disso, testamos a hipótese de que a variação arquitetural das bromélias afeta a distribuição de aranhas sobre Bromeliaceae. Nossos principais resultados indicam que: 1) bromélias podem ampliar a diversidade de aranhas, 2) comunidades compartimentadas de aranhas estão relacionadas ao tipo de habitat, 3) subconjuntos de aranhas parecem estar especializados em plantas com arquitetura em roseta e 4) que espécies de bromélias com hábito terrestre e epifítico possuem maior riqueza de aranhas.

No primeiro capítulo verificamos que a fauna de aranhas na Estação Biológica Santa Lúcia está fortemente relacionada com o tipo do habitat e, desse modo, os habitats foram representados por subconjuntos não aleatórios de espécies de aranhas. Ainda, as bromélias representaram um substrato de grande importância para estruturar essas comunidades, pois possuíam padrões de distribuição de abundância das espécies diferentes dos outros habitats, ao passo que aumentaram a riqueza total e a diversidade beta de aranhas. Com esses resultados sugerimos que bromélias representam um componente estrutural fundamental para comunidades biológicas em regiões Neotropicais e que tais plantas são bons modelos para estudos que abordem interações animal-planta.

No segundo capítulo estudamos especificamente a fauna de aranhas associada a bromélias e encontramos que, apesar de selecionarem este habitat, aranhas bromelícolas não fazem distinção entre diferentes tipos de arquitetura em roseta. Por outro lado, corroboramos a hipótese da heterogeneidade ambiental mostrando que o número de

folhas e a distribuição vertical (i.e., quantidade de extratos na floresta ocupados pela espécie) das bromélias afetam positivamente a abundância e riqueza (exceto pelo número de folhas) de aranhas.

Por fim sugerimos algumas implicações dos nossos resultados para um melhor entendimento de algumas teorias em ecologia:

- (1) Em primeira instância, habitats que possuem características estruturais bem distintas (e.g., arquitetura em roseta) e que fornecem diversos benefícios para a fauna associada (e.g., abrigo, local para forrageamento e busca de parceiros sexuais) podem ser fundamentais para estruturar comunidades animais e vegetais tanto em um contexto local (e.g., seleção de habitat) como regional (e.g., troca de espécies);
- (2) Além disso, é possível que a especialização em arquiteturas de plantas ocorra de duas maneiras: (i) em primeiro lugar o indivíduo escolheria uma arquitetura preferida em que uma experiência prévia ou um comportamento inato (e.g., Slagsvold & Wiebe 2007, Omena & Romero, dados não publicados) determinaria esta escolha/ocorrência; e (ii) no momento em que encontra esta arquitetura preferida, o animal deve selecionar aquelas com maior complexidade estrutural (hipótese da heterogeneidade ambiental).

APÊNDICE 1



Figura 1 - Padrões arquiteturais de algumas espécies de bromélia amostradas durante o trabalho e detalhe de uma mancha de bromélia (G). As espécies são: (A) *Tillandsia* cf. *stricta*, (B) *Quesnelia quesneliana*, (C) *Nidularium procerum*, (D) *Vriesea vagans*, (E) *Vriesea bituminosa*, (F) *Vriesea ensiformis* e (H) *Neorelegia gutata*. Fotos de Glória Matallana, Rafaela Marques e Tiago N. Bernabé.

APÊNDICE 2

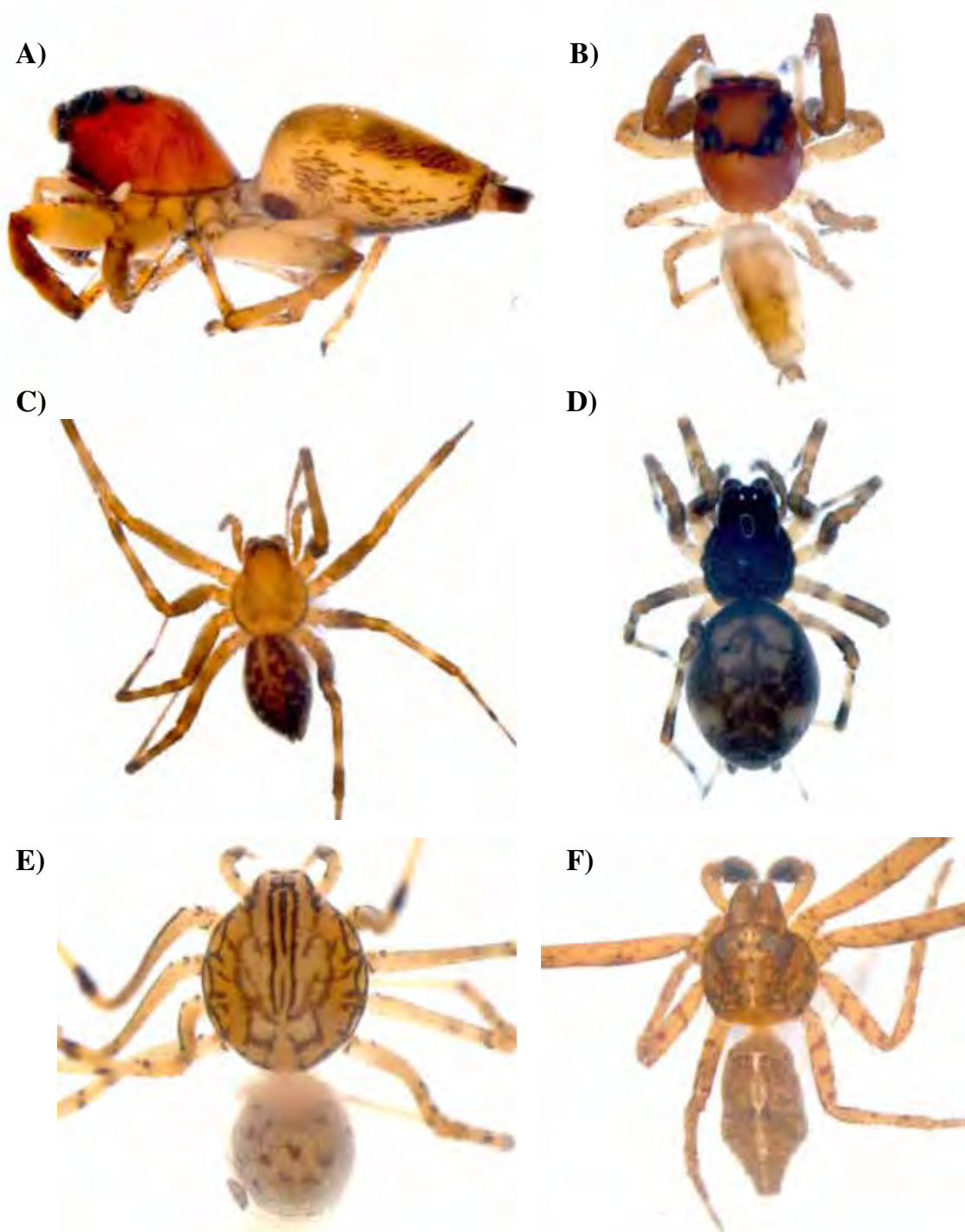


Figura 1 - Aranhas coletadas em bromélias e vegetação arbóreo-arbustiva: A (*Vinnius* sp.1, Salticidae), C (*Barrisca* sp.1, Trechaleidae) e D (Hahniidae sp.2, Hahniidae), aranhas encontradas somente sobre bromélias, enquanto B (*Arnoliseus* sp.1, Salticidae), E (*Scytodes* sp.1, Scytodidae) e F (*Tmarus* sp.1, Thomisidae) foram encontradas sobre bromélias e vegetação arbóreo-arbustiva.

APÊNDICE 3

Tabela 1 – Lista das morfoespécies e famílias e abundância associadas das aranhas nos três tipos de habitat

Família/morfoespécie	Tipo de habitat		
	Bromélias	Vegetação	Solo
Amaurobiidae			2
<i>Amaurobiidae</i> gen.n. 1			2
Anyphaenidae	2	9	
<i>Aysa</i> gr. <i>helvola</i>		1	
<i>Bromelina oliola</i> Brescovit, 1993	1		
<i>Iguarima censoria</i> Keyserling, 1891		1	
<i>Katissa</i> sp.1		1	
<i>Macrophyes jundiai</i> Brescovit, 1993		2	
<i>Osoriella rubella</i> Keyserling, 1891		1	
<i>Osoriella</i> sp.1	1	1	
<i>Teudis</i> sp.1		1	
<i>Wulfilopsis leopoldina</i> Brescovit, 1997		1	
Araneidae	4	16	
<i>Alpaida atomaria</i> Simon, 1895		1	
<i>Alpaida</i> sp.1		1	
<i>Araneus</i> sp.1		1	
<i>Araneus stabilis</i> Keyserling, 1892		1	
<i>Cyclosa fililineata</i> Hingston, 1932		3	
<i>Eustala</i> sp.1		1	
<i>Hypognatha</i> sp.1		1	
<i>Mangora aripeba</i>		2	
<i>Mangora</i> sp.1	1	1	
<i>Metazygia</i> sp.1	2		
<i>Micrathena acuta</i> Walckenaer, 1842	1		
<i>Micrathena clypeata</i> Walckenaer, 1805			1
<i>Micrathena</i> sp.1		1	
<i>Ocrepeira gnomus</i> Mello-Leitão, 1943		1	
<i>Testudinaria</i> sp.1		2	
Barychelidae			4
<i>Neodiplothele</i> sp.1			4
Corinnidae	8	3	3
<i>Castianeira</i> sp.1	3	3	2
<i>Corinna</i> gr. <i>rubripes</i> C. L. Koch, 1841	1		
<i>Corinna</i> sp.1			1
<i>Corinna</i> sp.2	1		
<i>Corinna</i> sp.3	1		
<i>Corinna</i> sp.4	1		
<i>Corinna</i> sp.5	1		

Cont.

Família/morfoespécie	Tipo de habitat		
	Bromélias	Vegetação	Solo
Ctenidae	4		
<i>Ctenus</i> aff. <i>ornatus</i>	1		
<i>Enoploctenus cyclothorax</i> Bertkau, 1880	1		
<i>Isoctenus</i> sp.1	2		
Dictynidae		1	
<i>Dictyna</i> sp.1		1	
Hahniidae	116	1	
Hahniidae sp.1	70		
Hahniidae sp.2	37		
Hahniidae sp.3	9	1	
Linyphiidae	52	29	5
<i>Anodoration claviferum</i> Millidge, 1991		4	
<i>Dubiaranea</i> sp.1	4	1	
<i>Dubiaranea</i> sp.2	1		
<i>Eurymorion insigne</i> Millidge, 1991	2		
<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	27		
Linyphiidae sp.1	3	12	1
Linyphiidae sp.2		2	
Linyphiidae sp.3	9	1	
Linyphiidae sp.4	1	1	
<i>Meioneta</i> sp.1	1	1	1
<i>Sphecozone</i> sp.1	3	7	2
<i>Sphecozone</i> sp.2	1		1
Lycosidae			4
<i>Allocosa</i> sp.1			4
Mimetidae	2		1
<i>Ero</i> sp.1	2		1
Miturgidae	1		1
<i>Radulphius laticeps</i> Keyserling, 1891	1		1
Mysmenidae	1		
Mysmenidae sp.1	1		
Nemesiidae			2
<i>Stenoterommata</i> sp.1			2
Ochyroceratidae	1		
<i>Ochyrocera</i> sp.1	1		

Cont.

Família/morfoespécie	Tipo de habitat		
	Bromélias	Vegetação	Solo
Oonopidae	8		
<i>Oonops</i> sp.1	8	2	
Palpimanidae			3
<i>Otiothops</i> sp.1			3
Philodromidae			1
<i>Berlandiella</i> sp.1			1
Pholcidae	50	6	2
<i>Carapoia ubatuba</i> Huber, 2005	1		2
<i>Mesabolivar</i> sp.1		3	
<i>Metagonia</i> sp.1		1	
<i>Metagonia</i> sp.2		1	
<i>Psilochorus</i> sp.1	45		
<i>Tupigea nadleri</i> Huber, 2000		1	
<i>Tupigea</i> sp.1	4		
Pisauridae	2		
<i>Architis</i> sp.1	2		
Salticidae	49	36	5
<i>Alcmena</i> sp.1		1	
<i>Arnoliseus</i> sp.1	1	2	
<i>Beata</i> sp.1		4	
<i>Chira micans</i> Simon, 1902		1	
<i>Chirothecia</i> cf. sp.1		1	
<i>Consingis</i> sp.1	1	1	
<i>Coryphasia</i> sp.1	12		
<i>Cotinusa</i> sp.1		5	
<i>Cotinusa</i> sp.2		2	
<i>Cylistella</i> sp.1		3	
<i>Erica</i> sp.1		1	
<i>Euophryinae</i> sp.1		1	1
<i>Euophryinae</i> sp.2	2	1	1
<i>Euophryinae</i> sp.3	2	7	
<i>Euophryinae</i> sp.4			1
<i>Euophryinae</i> sp.5	1		1
<i>Euophryinae</i> sp.6		1	
<i>Euophryinae</i> sp.7		1	
<i>Euophryinae</i> sp.8	1		
<i>Euophryinae</i> sp.9	1		
<i>Fluda</i> sp.1	6		
<i>Lyssomanes</i> sp.1		1	

Cont.

Família/morfoespécie	Tipo de habitat		
	Bromélias	Vegetação	Solo
Salticidae			
<i>Lyssomanes</i> sp.2		1	
<i>Martella</i> sp.1	3		
<i>Myrmarachne</i> sp.1	1		
<i>Noegus</i> sp.1	1		
<i>Psecas</i> sp.1	6		
Salticidae sp.1		1	1
Salticidae sp.2	1		
<i>Sarinda</i> sp.1	1		
<i>Vinnius</i> sp.1	9		
<i>Zuniga</i> sp.1		1	
Scytodidae			
<i>Scytodes</i> sp.1	1	3	
Segestriidae			
<i>Ariadna</i> sp.1	2		
Sparassidae			
<i>Olios</i> sp.1	3		
Symphytognathidae		1	
<i>Symphytognatha</i> sp.1		1	
Synotaxidae		2	
<i>Synotaxus</i> sp.1		2	
Tetragnathidae	4	8	
<i>Chrysometa</i> sp.1	1	1	
<i>Chrysometa</i> sp.2		3	
<i>Homalometa</i> sp.1	2		
<i>Leucauge</i> sp.1		1	
<i>Leucauge</i> sp.2	1		
<i>Tetragnatha</i> sp.1		3	
Theridiidae	18	74	7
<i>Achaearanea</i> sp.1		1	
<i>Argyrodes</i> sp.1		1	
<i>Audifia</i> sp.1	1		
<i>Chrysso</i> sp.1		10	
<i>Chrysso</i> sp.2		2	
<i>Dipoena</i> sp.1		7	
<i>Dipoena</i> sp.2		1	4
<i>Dipoena</i> sp.3		5	
<i>Dipoena</i> sp.4		1	

Cont.

Família/morfoespécie	Tipo de habitat		
	Bromélias	Vegetação	Solo
Theridiidae			
<i>Dipoena woytkowskii</i> Levi, 1963		1	3
<i>Echinotheridion</i> sp.1		1	
<i>Episinus</i> sp.1		1	
<i>Episinus</i> sp.2		1	
<i>Euryopsis</i> sp.1	1	1	
<i>Faiditus</i> sp.1		1	
<i>Keijia mneon</i> Bösenberg & Strand, 1906		4	
<i>Phycosoma altum</i> Keyserling, 1886		6	
<i>Rhomphae</i> sp.1	2		
<i>Spintharus gracilis</i> Keyserling, 1886		3	
<i>Tekellina</i> sp.1	7	1	
<i>Theridion</i> sp.1		3	
<i>Theridion</i> sp.2		12	
<i>Theridion</i> sp.3		1	
<i>Theridion</i> sp.4	1	5	
<i>Theridion</i> sp.5	1		
<i>Theridion</i> sp.6	1		
<i>Thwaitesia affinis</i> O.P. Cambridge, 1882		1	
<i>Thwaitesia</i> sp.1	1	2	
<i>Thymoites</i> sp.1	1	2	
<i>Thymoites</i> sp.2	1		
<i>Thymoites</i> sp.3	1		
Theridiosomatidae	2	8	
<i>Chthonos</i> sp.1		7	
<i>Ogulnius</i> sp.1		1	
<i>Naatlo</i> sp.1	2		
Thomisidae	4	7	1
<i>Acentroscelus</i> sp.1		1	
<i>Epicadus</i> sp.1	1	3	1
<i>Strophius</i> sp.1	1		
<i>Tmarus</i> sp.1	2	3	
Trechaleidae	17		
<i>Barrisca</i> sp.1	17		
Uloboridae		3	
<i>Miagrammopes</i> sp.1		3	
Zodariidae			4
<i>Tenedos</i> sp.1			4

APÊNDICE 4

Tabela 1 - Lista das 39 espécies de bromélias amostradas e morfoespécies de aranhas associadas. Em 11 espécies de bromélias não amostramos nenhuma espécie de aranha.

Espécie de bromélia	Morfoespécie de aranha	Abundância das aranhas
<i>Aechmea araneosa</i>	Hahniidae sp.2	4
	Mysmenidae sp.1	1
	<i>Spherozonia</i> sp.1	1
<i>Aechmea capixabae</i>	-	-
<i>Aechmea castanea</i>	-	-
<i>Aechmea lamarchei</i>	<i>Barrisca</i> sp.1	2
	<i>Castianeira</i> sp.1	1
	Euophryinae sp.3	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	2
	Hahniidae sp.1	4
	Hahniidae sp.2	4
	Hahniidae sp.3	1
	Linyphiidae sp.2	2
	<i>Metazygia</i> sp.1	1
	<i>Micrathena acuta</i> Walckenaer, 1842	1
	<i>Myrmarachne</i> sp.1	1
	<i>Noegus</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	14
	Salticidae sp.1	1
	<i>Sarinda</i> sp.1	1
	<i>Vinnius</i> sp.1	2
<i>Aechmea macrochlamys</i>	-	-
<i>Aechmea mutica</i>	<i>Dubiaranea</i> sp.2	1
	Euophryinae sp.2	1
<i>Aechmea saxicola</i>	<i>Eurymorion insigne</i> Millidge, 1991	1
	Hahniidae sp.1	1
	Hahniidae sp.2	1
	Hahniidae sp.3	1
	<i>Isotenus</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	7
	<i>Theridion</i> sp.1	1
	<i>Thwaitesia</i> sp.1	1
	<i>Tmarus</i> sp.1	1
	<i>Tobias</i> sp.1	1
	<i>Tupigea</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	1
	Hahniidae sp.2	1
	<i>Tupigea</i> sp.1	1
<i>Aechmea</i> sp.1	<i>Barrisca</i> sp.1	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	2
	<i>Fluda</i> sp.1	1

cont.

Espécie de bromélia	Morfoespécie de aranha	Abundância das aranhas
<i>Aechmea</i> sp.1	Hahniidae sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
<i>Aechmea</i> sp.2	Hahniidae sp.1	1
	<i>Corinna</i> sp.2	1
	<i>Oonops</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
<i>Alcantarea extensa</i>	<i>Psecas</i> sp.1	6
<i>Billbergia</i> sp.1	<i>Vinnius</i> sp.1	1
<i>Billbergia amoena</i>	<i>Architis</i> sp.1	1
	<i>Barrisca</i> sp.1	1
	<i>Corinna</i> sp.4	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	2
	Hahniidae sp.1	1
	<i>Homalometa</i> sp.1	1
	<i>Oonops</i> sp.1	3
<i>Billbergia euphemiae</i>	<i>Ctenus</i> aff. <i>ornatus</i>	1
	Hahniidae sp.1	4
<i>Edmundoa lindenii</i>	<i>Barrisca</i> sp.1	3
	<i>Ero</i> sp.1	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	2
	<i>Fluda</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.2	5
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
	<i>Sphecozone</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.4	1
<i>Hohenbergia augusta</i>	<i>Carapoia ubatuba</i> Huber, 2005	1
	<i>Chrysometa</i> sp.1	1
	Linyphiidae sp.2	2
	<i>Martella</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
<i>Neoregelia gutata</i>	-	-
<i>Neoregelia macrosepala</i>	<i>Barrisca</i> sp.1	2
	<i>Bromelina oliola</i> Brescovit, 1993	1
	<i>Castianeira</i> sp.1	1
	<i>Corinna</i> sp.3	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
	Euophryinae sp.1	1
	Euophryinae sp.2	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	5
	Hahniidae sp.1	8
	<i>Naatlo</i> sp.1	1

cont.

Espécie de bromélia	Morfoespécie de aranha	Abundância das aranhas
<i>Neoregelia macrosepala</i>	<i>Oonops</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
	<i>Scytodes</i> sp.1	1
	<i>Thymoites</i> sp.1	1
	<i>Tupigea</i> sp.1	1
<i>Neoregelia palciflora</i>	-	-
<i>Nidularium cariaciacaense</i>	<i>Tekellina</i> sp.1	1
<i>Nidularium espiritosantense</i>	<i>Barrisca</i> sp.1	3
<i>Nidularium procerum</i>	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
	Euophryinae sp.1	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	4
	Hahniidae sp.1	10
	Hahniidae sp.2	1
	Linyphiidae sp.2	1
	<i>Mangora</i> sp.1	1
	<i>Oonops</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	3
	<i>Rhomphaea</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.3	1
	<i>Architis</i> sp.1	1
	<i>Ariadna</i> sp.1	1
	<i>Arnoliseus</i> sp.1	1
	<i>Barrisca</i> sp.1	3
	<i>Castianeira</i> sp.1	1
	<i>Dubiaranea</i> sp.1	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	9
	Hahniidae sp.1	21
	Hahniidae sp.2	1
	Hahniidae sp.3	3
	<i>Homalometa</i> sp.1	1
	<i>Leucauge</i> sp.2	1
	Linyphiidae sp.1	1
	Linyphiidae sp.2	3
	Linyphiidae sp.3	1
	<i>Olios</i> sp.1	1
	<i>Oonops</i> sp.1	1
	<i>Osoriella</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	2
	<i>Radulphius laticeps</i> Keyserling, 1891	1
	<i>Rhomphaea</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.2	1
	<i>Thymoites</i> sp.2	1
	<i>Tmarus</i> sp.1	1

cont.

Espécie de bromélia	Morfoespécie de aranha	Abundância das aranhas
<i>Nidularium procerum</i>	<i>Vinnius</i> sp.1	2
<i>Nidularium</i> sp.1	-	-
<i>Quesnelia marmorata</i>	-	-
<i>Quesnelia quesneliana</i>	<i>Audifia</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	1
	Hahniidae sp.2	2
<i>Quesnelia strobilispica</i>	<i>Ariadna</i> sp.1	1
	<i>Corinna</i> sp.1	1
	<i>Fluda</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	3
	Hahniidae sp.2	3
	Hahniidae sp.3	1
	<i>Metazygia</i> sp.1	1
	<i>Ochyrocera</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	3
	<i>Vinnius</i> sp.1	1
<i>Tilandsia stricta</i>	-	-
<i>Tillandsia</i> sp.1	-	-
<i>Tillandsia tenuifolia</i>	-	-
<i>Vriesea unilateralis</i>	-	-
<i>Vriesea bituminosa</i>	<i>Dubiaranea</i> sp.1	2
	<i>Eurymorion insigne</i> Millidge, 1991	1
	<i>Euryopsis</i> sp.1	2
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	1
	Hahniidae sp.1	1
	Hahniidae sp.2	3
	Linyphiidae sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	8
	<i>Sphecozone</i> sp.1	1
	<i>Sphecozone</i> sp.2	1
	<i>Strophius</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.1	3
	<i>Thymoites</i> sp.3	1
	<i>Vinnius</i> sp.1	1
<i>Vriesea ensiformis</i>	<i>Barrisca</i> sp.1	2
	<i>Enoploctenus cyclothorax</i> Bertkau, 1880	1
	<i>Epicadus</i> sp.1	1
	<i>Fissiscapus pusillus</i> Millidge, 1991	2
	Hahniidae sp.1	6
	Hahniidae sp.2	2
	Hahniidae sp.3	1

cont.

Espécie de bromélia	Morfoespécie de aranha	Abundância das aranhas
<i>Vriesea ensiformis</i>	<i>Olios</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	3
	<i>Thwaitesia</i> sp.1	1
<i>Vriesea fosteriana</i>	<i>Euophryinae</i> sp.5	1
	<i>Fluda</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	1
	Hahniidae sp.3	1
	<i>Oonops</i> sp.1	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	5
<i>Vriesea ruschi</i>	<i>Fluda</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.2	1
	<i>Meioneta</i> sp.1	1
	<i>Theridion</i> sp.1	1
	<i>Vinnius</i> sp.1	1
<i>Vriesea scalaris</i>	Linyphiidae sp.1	1
<i>Vriesea simplex</i>	<i>Corinna</i> gr. <i>rubripes</i> C. L. Koch, 1841	1
	Hahniidae sp.1	1
<i>Vriesea</i> sp.1	<i>Naatlo</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.3	1
<i>Vriesea</i> sp.2	<i>Dubiaranea</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	2
	Hahniidae sp.2	3
	<i>Isoctenus</i> sp.1	1
<i>Vriesea tijucana</i>	<i>Ero</i> sp.1	1
	<i>Euophrynae</i> sp.4	1
	<i>Psilochorus</i> sp.1	1
	<i>Vinnius</i> sp.1	1
<i>Vriesea vagans</i>	<i>Fluda</i> sp.1	1
	Hahniidae sp.1	2
	Hahniidae sp.2	6
	<i>Martella</i> sp.1	2
	<i>Tupigea</i> sp.1	1