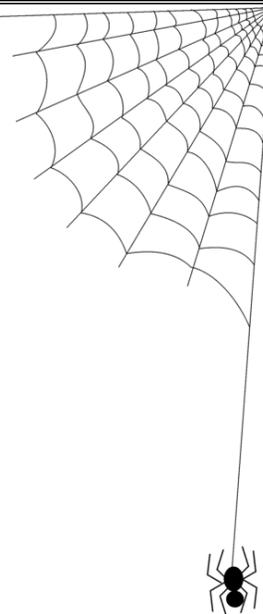


Clarissa Machado Pinto Leite



**ARANHAS TECEDERAS COMO INDICADORES ECOLÓGICOS EM FLORESTAS
TROPICAIS: UMA ANÁLISE EM MATA ATLÂNTICA**



Salvador
2010



Universidade Federal da Bahia
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento



**ARANHAS TECEDEIRAS COMO INDICADORES ECOLÓGICOS EM FLORESTAS
TROPICAIS: UMA ANÁLISE EM MATA ATLÂNTICA**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biologia da Universidade Federal da Bahia
para obtenção do Título de Mestre em
Ecologia e Biomonitoramento

Aluna: Clarissa Machado Pinto Leite

Orientador: Dr. Pedro Luis Bernardo da
Rocha (UFBA)

Salvador
2010



BANCA EXAMINADORA

Título da dissertação: Aranhas teceadeiras como indicadores ecológicos em florestas tropicais: uma análise em Mata Atlântica.

Aluna: Clarissa Machado Pinto Leite

ORIENTADOR: _____

Prof. Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha
Universidade Federal da Bahia

TITULARES: _____

Prof. Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto
Universidade Federal do Ceará

Prof. Dr. Eduardo Mariano Neto
Universidade Federal da Bahia

SUPLENTE: _____

Prof. Dr. Mauro Ramalho
Universidade Federal da Bahia

Uma compreensão mais ampla da ciência dependerá igualmente de outras espécies de questões, mas não existe outra área que necessite de tanto trabalho como essa. O conhecimento científico, como a linguagem, é intrinsecamente a propriedade comum de um grupo ou então não é nada. Para entendê-lo, precisamos conhecer as características essenciais dos grupos que o criam e o utilizam.

Thomas Kuhn

A estrutura das Revoluções Científicas, 1976.

AGRADECIMENTOS

Agradeço a Dalila Machado, minha mãe, exemplo de mulher e de pesquisadora, que sempre me guiou com suas sábias palavras;

A Alvaro Pinto Leite, meu pai, por também ser um exemplo como profissional e por me tornar uma pessoa mais segura;

A Vitão, meu grande irmão, por todo apoio, por me ensinar a agir como um ser humano racional e emocional, e por me proporcionar leituras fantásticas;

A Alvinho, outro grande e talentoso irmão, por enriquecer minha imaginação com suas lindas obras e por me ajudar a resolver os problemas da Mansão da Família Adams;

A Joni, meu irmão surfista, por me ajudar com os cães e por ter se tornado um homem consciente e responsável nos últimos tempos;

A Aninha, Diana e ao bebê Vicente (ou Elisa) que só trazem mais felicidade para essa família;

A Peu... quase sem palavras... Professor Pedro Luís Bernardo da Rocha, pela orientação, pelas conversas e pelas leituras que me conduziram a uma revolução interior e a aguçar meu espírito crítico, talvez o marco mais importante em minha trajetória acadêmica;

A Tiago Porto e a Juliana Piovesan, parceiros eternos e companheiros até os últimos segundos dessa jornada;

A André Mendonça, pelas conversas e ajuda incrível no campo;

A todos que me ajudaram no campo, Aghata Barreto, Caprice Lima, Dary Rigueira e Diogo Lucatteli por serem tão solícitos e por terem me ajudado na resolução dos problemas;

A Agustin Camacho e Roberta Damasceno, por serem exemplos como jovens ecólogos e por enriquecer ou facilitar minhas leituras;

A todos do LVT (Laboratório de Vertebrados Terrestres ou Vida Terráquea), Rodrigo e Elaine que sempre me auxiliaram durante todo o processo, a Alê por refletir comigo sobre as análises multiavariadas, Bruno Salsa (a encarnação de MacArthur) por ser a trilha sonora desconcentrante do laboratório, Vitor pelas palavras de apoio na reta final e a todos os outros aqui não mencionados, mas que formam esse grupo interessado;

Aos professores da Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento que me ajudaram a construir a obra inacabável da sabedoria;

Aos meus grandes colegas e amigos, Carla Ramos, Clarêncio Baracho, Anne Costa, Alzira Kelly Roriz, Gabriel Barros, Lucas e Maria Auxiliadora Costa pela companhia e por formar uma turma tão unida e articulada;

A Juliana Laufer e Kevin Flesher, pesquisadores que compõem a equipe científica da empresa e à Michelin, pelo apoio às atividades de campo;

Ao Dr. Antonio Brescovit pela identificação das aranhas e pelas piadas que me fizeram rir em momentos difíceis;

Aos avaliadores externos Dr. Bill Magnusson e Dr. Eduardo Venticinque, pelas valiosas sugestões e contribuições nas primeiras versões do projeto de pesquisa;

A Tiago Ximenes, por me orientar espacialmente e cuidar de todos os mapas que precisei, na hora em que precisei;

A Dona Rosa, Dalapa e família, pela grande ajuda durante minha estadia no Pacangê;

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de mestrado;

e a todos os meus amigos, eternos amigos, que são essenciais em minha vida.

SUMÁRIO

Capítulo 1: Manuscrito Revista *The Journal of Arachnology*

Título do Manuscrito: **Visual search of web spiders: the influence of plot length, sampling effort and phase of Day on species number.**

Abstract

Abstract	1
Resumo	1
Methods	4
Sampling design	4
Analysis	5
Results	6
Sampling results	6
Effect of sampling time on species number	6
Effect of plot size and times of day on species number	6
Difference in species composition between times of day	6
Discussion	7
Acnowledgments	8
Literature cited	8

SUMÁRIO

Capítulo 2: Manuscrito Revista *Biological Conservation*

Título do Manuscrito: **Aranhas tecedeiras e sua relação com o gradiente de sucessão e disponibilidade de recursos em florestas tropicais: evidências para o uso como indicadores ecológicos?**

Abstract	20
Resumo	21
1. Introdução	21
2. Materiais e Métodos	25
2.1. Área de Estudo	25
2.2. Delineamento Amostral	26
2.2.1. Descritores de sucessão da vegetação	27
2.2.2. Descritores de micro-habitat	28
2.2.3. Descritores da disponibilidade de presas	29
2.3. Análise dos dados	30
3. Resultados	31
4. Discussão	34
5. Agradecimentos	38
6. Referências	43

SUMÁRIO DE FIGURAS E TABELAS DO CAPÍTULO 1

Table 1: Spider species collected in both phases of the day (daytime 06 h 30 min to 11 h and nighttime 18 h 30 min to 23 h) in one Atlantic Rainforest remnant, Northeastern Brazil. Abbreviations: An, absolute number 13

Figure 1. - In the smaller square (bottom left), location of the study area in the northeastern Brazil. In the larger square, detail of the study area showing the map of the Atlantic forest fragment of “Mata do Pacangê” and locations of the plots with different sizes (plot lengths, in meters, shown in the image). Light-gray: cultivated area; Medium-gray: forest in early stage of succession; Dark-gray: forest in advanced stage of succession. 15

Figure 2. - Scheme of the 11 sampling plots (letters A to K) of the study , each composed by 5x5 m sub-plots where sampling was carried out by two collectors in different positions (numbers 1 to 6) . Grey numbers: positions sampled by collector 1; black numbers: positions sampled by collector 2. Bottom left: representation of a general sub-plot showing all 6 positions that could be raffled. 16

Figure 3. - Frequency histogram of number of adult individuals recorded per species of orb-web spider in an Atlantic rainforest, Northeastern Brazil. 17

Figure 4. - Effect of sampling time effort on spider species number collected in plots with different lengths, Atlantic rainforest, Northeastern Brazil. Diurnal sampling: left side. Nocturnal sampling: right side. Right page margin: plot lengths. Bars in the figures represent standard deviation of accumulation curves values. 18

Figure 5: Effect of plots length and phase of day on spider species number in of fragment of Atlantic Rainforest, Northeastern Brazil. 19

SUMÁRIO DE FIGURAS DO CAPÍTULO 2

Figura 1: Mapa da área de estudo e posições das parcelas ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. 49

Figura 2: Gabarito representando classes de valores de densidade de ramos e folhas encontrados nas parcelas em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. 50

Figura 3: Relação entre os eixos reduzidos que representaram os descritores de sucessão da vegetação em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. 51

Figura 4: Gráficos parciais das regressões entre a riqueza de espécies de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-hábitat e de presas. 52

Figura 5: Gráficos parciais das regressões entre a composição e estrutura da comunidade de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-hábitat e de presas. 53

Legendas

57

Apêndice 1: Imagem de satélite do fragmento estudado. 40

Apêndice 2: Lista de espécies de aranhas coletadas ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. Abreviaturas: nA (número absoluto) Ar (abundância relativa). 41

SUMÁRIO DE TABELAS DO CAPÍTULO 2

Tabela 1: Estatística descritiva dos dados referentes aos descritores de sucessão, micro-habitats e presas medidos ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. 58

Visual search of web spiders: the influence of plot length, sampling effort and phase of day on species number.

Clarissa Machado Pinto Leite & Pedro Luís Bernardo da Rocha¹

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo s/n, Campus Universitário de Ondina, 40170-115, Salvador, BA, Brazil. E-mail clarismachado@gmail.com; peurocha@ufba.br.

ABSTRACT. Empirical studies on spider communities based on visual search used different sampling protocols, including a variety of sampling plot sizes, sampling efforts inside each plot, and the time of day sampling was conducted. We tested the hypothesis that these three factors (plot length, sampling time effort inside plots, and the phases of day) influence web spider species richness estimation in one remnant of the Atlantic Rainforest. We sampled 11 plots with lengths ranging from 5x10 m to 5x60 m. In each plot, we computed the total number of detected species in every ten minutes during one hour in two phases of day (06:30h to 11:00h both AM and PM). Species accumulation curves did not reach a clear asymptote for any plot, indicating that many species could still be collected. We did not detect the effect of plot size on the number of species sampled. However more species were found in night samples. Although most species were found in both phases of day, some species were unique in either diurnal or nocturnal phase. Based on these results we propose guidelines for visual search of tropical web spiders.

Keywords: sampling effort, night collections, day collections, Atlantic Rainforest, Araneae.

RESUMO. Estudos empíricos que utilizam a procura visual para amostrar a comunidades de aranhas têm utilizado diferentes protocolos de coleta, incluindo uma variedade de tamanhos de parcelas, esforços amostrais distintos e em diferentes horas do dia. Sendo assim, testamos a hipótese de que esses três fatores (tamanho da parcela, o tempo de esforço amostral e as fases do dia) influenciam a estimativa da riqueza de espécies de aranhas teceadeiras em Mata Atlântica. Nós amostramos 11 parcelas de diferentes comprimentos de 5 x 10 m a 5 x 60 m. Em cada parcela, registramos o número de espécies detectadas a cada 10 minutos, durante 1 hora, em duas fases do dia (06:30h às 11:00h e 18:30 às 23:00h). As curvas de acumulação de espécies não atingiram uma assíntota clara em qualquer parcela, indicando que muitas espécies ainda poderiam ser coletadas. Não encontramos efeito do tamanho das parcelas sobre o número

de espécies coletadas. Contudo, detectamos mais espécies nas amostras noturnas. Embora a maior parte das espécies tenha sido encontrada ativa nas duas fases do dia, observamos espécies exclusivamente durante o dia ou à noite. Com base em nossos resultados, propomos diretrizes para a procura visual de aranhas teceadeiras em florestas tropicais.

Palavras-chave: esforço de amostragem, coletas noturnas, coletas diurnas, Mata Atlântica, Araneae.

The richness of spider species is estimated in studies with different goals, such as generating lists of species (Höfer & Brescovit 2001; Nogueira et al. 2006; Ricetti & Bonaldo 2008), understanding ecological processes (Baldissera et al. 2004; Floreen & Deeleman-Reinhold 2005; Peres et al. 2007; Lo-Man-Hung et al. 2008; Bell et al. 2010), and testing models (Greenstone 1984; Robinson 1991; Halaj et al. 1998; Souza & Martins, 2005). There is a variety of ways to produce such estimates and an ongoing debate on the merits of each protocol is still present in the literature. Some factors, as the experience of the collectors, are usually considered less central to richness estimation, as novice can quickly achieve the productivity of more experienced collectors (Coddington et al. 1991, 1996; Scharff et al. 2003; Cardoso et al. 2008). However, there are recommendations favoring the use of different methods and sampling in different times of day because it would improve estimations (Coddington et al. 1991, 1996; Sorensen et al. 2002; Scharff et al. 2003; Cardoso et al. 2008).

Different sampling strategies may be more efficient for different spider's guilds (ground wanderers, foliage wanderers and weavers) because they use environment structure differently (Rypstra 1983; Bultman & Uetz 1984; Uetz 1991; Balfour & Rypstra 1998; Rayzer & Amaral 2001). Pitfall traps, for example, are more efficient for sampling ground spiders than foliage wanderers and web spiders; canopy fogging can be more effective on spiders associated to vegetation, but it might still underestimate the weaver spiders that remain trapped in their webs even after the insecticide application (Green 1999). Despite the limitations associated with each method, two of them are often used in sampling protocols: the use of pitfall traps for ground runner spiders and visual search for web spiders and vegetation runners, in the latter case using suction vacuum.

Many methodological studies with pitfall traps evaluated and clarified the influence of trap diameter, the use of drift-fence, and the kind of liquid used inside traps on the results of the sampling (Topping & Sunderland 1992; Brenan et al. 2005; Schmidt et al. 2006; Schimel et al. 2010). For visual search, on the other hand, there is still controversy about the effects of plot sizes, sampling effort

invested, and phase of day when the sampling was conducted, even though some studies have compared different sampling strategies (Rypstra 1986; Dobyms et al. 1997; Sorensen et al. 2002). Used for at least three decades (e.g. Lubin 1978; Coddington et al. 1991; Churchill & Arthur 1999; Jimenez-Valverde & Lobo 2005, 2006, 2007; Dias et al. 2006; Nogueira et al. 2006; Peres et al. 2007; Pinto-Leite et al. 2008; Ricetti & Bonaldo 2008; Coddington et al. 2009), visual search was initially proposed as a sampling method based on searching spiders for a certain time (1 hour for each ground and vegetation stratum) but without defining the space sampled (Lubin 1978; Coddington et al. 1991). Latter on, different authors have defined the spatial limits of sampling units, but the survey of this literature make it clear that a diversity of combinations of plot sizes and time efforts has been used without reference to empirical bases for decision. Relatively small plots, measuring 3 x 3 m (Churchill & Arthur 1999) or 7 x 3 m (Peres et al. 2007), were sampled for 30 minutes and 1 hour respectively. Medium-size plots, measuring 20 x 20 m (Jiménez-Valverde & Lobo 2005, 2006, 2007), 30 x 10 m (Nogueira et al. 2006; Ricetti & Bonaldo 2008), and 30 x 5 m (Pinto-Leite et al. 2008), were also sampled for 15 minutes, 1 hour and 1 hour, respectively; and 300 m long transects were sampled for 1 hour (Dias et al. 2006).

In addition to plot size and sampling effort, the phase of day when sampling was performed represents another source of methodological diversity in the literature. Night collections are considered more efficient than diurnal collections for web spiders based on the result of a few systematic studies (Rypstra 1986; Sorensen et al. 2002) and on the argument that the majority of tropical arachnids (70%) exhibit crepuscular habit in response to pressure from diurnal predators such as understory lizards and birds (Coddington et al. 1991; Brescovit & Höfer 2001). However, different studies sampled spiders in different phases of day (Dias et al. 2006; Nogueira et al. 2006; Jiménez-Valverde & Lobo 2005, 2006, 2007; Peres et al. 2007; Pinto-Leite et al. 2008; Ricetti & Bonaldo 2008).

Few studies that used visual search investigated the effects of different sampling strategies on the outcome of sampling process (Dobyms et al. 1997; Sorensen et al. 2002). The results of these studies seem to suggest that increasing covered area size can be as efficient in increasing the number of species collected as increasing the number of smaller plots scattered around the area. Despite these findings, some studies have mentioned the use of a specific protocol for active search sampling (Coddington et al. 1991), which suggest a limit for time sampling and sampling in separate strata based on collector height (1 h for the stratum above the neck height and 1 h for the stratum below the neck height). In other cases, specific protocols were not mentioned.

Aiming to contribute to the establishment of a reliable visual search protocol for tropical web spiders, concerning the detection of a greater number of species with a lower sampling effort, we evaluated the effect of sampling time effort, plot sizes and the phase of day on the number of species detected.

METHODS

Fieldwork was conducted in one Atlantic rainforest remnant situated on Southern Bahia (13°48'23"S / 39°11'31"W), NE Brazil (Figure 1), where annual mean temperature ranges from 23.5 to 26.5 °C and annual rainfall is higher than 2000 mm, with rains concentrated between March and July (INMET 2009).

The forest remnant, locally referred as ‘Mata do Pacangê’ (550 ha), is located 18 km away from the coast line. It is part of the Legal Reserve of the Company of Natural Rubber Agricultural Production, Processing and Marketing - Bahia Michelin Plantation. According to the company’s scientific team, ‘Mata do Pacangê’ was acquired by the Company in 1999 and became a Legal Reserve in 2003. The historical use of this forest remnant includes selective logging, plantations of cocoa in the cabruca system (an agroforestry system where cocoa trees grow under the canopy of a mix of native primary or secondary forest trees), the replacement of the forest by pasture mainly in southern part of the remnant, and hunting. These activities were more intense in lower elevations, usually along rivers that cross the fragment. The rugged terrain in the region of ‘Mata do Pacangê’ helped to keep forests in an advanced successional stage on hilltops (peaks between 240-327 m). From the remnant western face, there is a bigger remnant (13,000 ha) also with portions at different successional stages. Since it was endorsed as Legal Reserve, ‘Mata do Pacangê’ has been under undisturbed natural regeneration and its northeastern, eastern and southern faces make limit mainly to rubber tree (*Hevea brasiliensis*) monocultures and to smaller areas of peach palm (*Bactris gasipaes*) culture.

Sampling design. – We planned the sampling protocol to encompass a range of different plot sizes, sampling time efforts, and phases of day that would reflect most of the variability found in the literature. We evaluated 11 rectangular plots of different lengths (5x10 m, 5x15 m, 5x20 m, 5x25 m, 5x30 m, 5x35 m, 5x40 m, 5x45 m, 5x50 m, 5x55 m, 5x60 m) in two phases of day (daytime, 06 h 30 min to 11 h and nighttime 18 h 30 min to 23 h) recording the collections every ten minutes for 60 minutes per plot.

In order to reduce the variability among plots due to successional stages of the forest, we restricted the sampling to the areas in advanced stage of succession. We detected these areas using a map of stages previously produced by the company's scientific team. We randomly distributed the plots along two access trails present in two spatially segregated blocks corresponding to the most advanced successional stage (Figure 1). We established a minimum distance of 100 m between plots and the limit of the forest with rubber tree matrix due to edge effects already known and reported for communities of ants and beetles (Didham 1997).

In each plot, the total time effort was 60 minutes (two experienced collectors working simultaneously for 30 minutes). We separated samples for each ten-minute period of sampling. To guarantee that the time effort was evenly distributed across vertical strata and along the entire plot extent, we developed the following procedure: we divided each plot into 5x5 m sub-plots, in which six positions were established for visual search of spiders (Figure 2). The total sampling effort per plot per phase was composed of 12 intervals of 5 minutes (5 intervals per collector). Each interval was randomly attributed to a different position in the plot so that all sub-plots in a plot were sampled and that the effort per subplot were the same or almost the same in a given plot. As result, the 5x10 m plot had all 6 positions of the two sub-plots sampled and the 5x60 m plot had all subplots sampled in one position.

The area investigated in each position was a circumference of 1.0 m radius in which the collector remained for five minutes divided into three periods of 1 '40" designed to exploit one of three strata (0 to 0.6 m, 0.6 to 1.2 m and 1.2 to 1.8 m). The time spent in each position and stratum was based on a pilot study in the region, which indicated that the time spent in each position was enough to guarantee detection of all webs. Web detection was facilitated by its reflection to light from a headlamp (nighttime search) or by using water spray (daytime search). The spider taxonomist (Dr. A.D. Brescovit, Butantan Institut) determined the adult specimens to species or morphospecies level. Part of the specimens were deposited in the Zoology Museum of Federal University of Bahia (MZUFBA, curator T.K. Brazil) and Butantan Institute's Collection (IBSP, I. Knysak). Collected specimens were partially lost due to the fire accident on Arachnida collection of Butantan Institute's Collection in 2010.

Analysis. – We evaluated the influence of time effort on species number using an accumulation curves. Using the software EstimateSWin 7.5, we generated 100 times randomized curves to diminish the

effect of the order in which captures were made and sampled with replacement to avoid the zero-tendency of the variance when all the samples are taken into the analysis (Colwell 2005).

We assessed whether the times of day (daytime and nighttime as fixed factor) and different plot lengths (between 10 and 60 meters as co-variable) influence the number of species (dependent variable) using a general linear model for repeated measures (because the same plots were assessed in both phases) SPSS Statistics v.13 (IBM Company). We assumed a significance level of 0.05 for analysis.

To evaluate the differences on species composition between phases of day, we compared the number of unique species and shared species on each phases.

RESULTS

Sampling results. – From a total of 906 collected spiders, 280 adult specimens were classified into 19 species and 44 morphospecies. The 63 species were distributed in 11 families. In general, each species was represented by few individuals: about 80% of species was represented by one to six individuals and 34.9% of species were singletons (Figure 3).

Effect of sampling time on species number. – Only 18 of the 22 curves analyzed (11 per phase of the day) showed a slight tendency to reach an asymptote (plots 5 x 20 m and 5 x 25 m nighttime and 5 x 50 m both phases). The other curves showed no decline in the rate of new species sampled with the increase of sampling time, indicating that many species could still be collected (Figure 4).

Effect of plot size and times of day on species number. – There was no relationship between plots length and species number considering the interaction between factors ($F_{1,9} = 1.02, P = 0.33$) neither considering its isolated effect ($F_{1,9} = 0.83, P = 0.38$). However, there was a difference in species number between different phases of day ($F_{1,9} = 6.62, P = 0.03$): species richness was highest in nighttime samples, representing almost twice as many species as those sampled in the daytime phase (Mean \pm SD: 5.9 ± 1.9 species during daytime, 10 ± 3.2 species during nighttime) (Figure 5).

Difference in species composition between times of day. – Excluding rare species (singletons, doubletons, unique and duplicates), 22 of 28 species were found active in both phases of day. Five species were found active only at night and only one during the day. Considering rare species, 29 of 63 species

collected were found active in both phases of day, 23 species were found exclusively at night and 11 species only during the day (Table 1).

DISCUSSION

After reaching more than two thirds of time spent inside the plots, we noted the addition of new species, even in the shortest plots. Most of the curves were not tended to an asymptote, for different plot sizes within the maximum effort of searching time achieved, which is similar to that used in most studies that are not long-term (Dias et al. 2006; Nogueira et al. 2006; Jiménez-Valverde & Lobo 2005, 2006, 2007; Peres et al. 2007; Pinto-Leite et al. 2008; Ricetti & Bonaldo 2008). These results may indicate an important guideline for researchers interested in collecting web spiders. The time normally used is insufficient to exhaust the species within a plot and if the study aim is to generate an extensive list of species, they will have to invest, probably more than 60 minutes of collection per plot.

The choice conflict between plot number and plot size is common in studies with fixed sampling area and the consequences of suggested strategies with "large but few" or "many but small" plots should be weighed against the goal of the research (McCune & Grace 2002). Studies that evaluated the effect of plot size or area covered on spiders diversity suggest that a larger number of small plots spread over a relatively large area could more efficiently reveal the variation in composition spider community, even though such studies have not exactly compared the effect of these two types of strategies (Dobyns et al. 1997; Churchill & Arthur 1999; Sørensen et al. 2002). If using many plots is a better strategy to estimate the species richness in one area than using few plots, we suggest the use of small plots, since they are easier to manage inside the forest and they estimate the same richness than longer plots sampled, given that the same time effort is applied.

A greater number of species were recorded at night, even though the captures of spiders at night were performed after the captures during the day. Our study corroborates other studies conducted in tropical forests that had already reported greater richness in nocturnal phase of day (Rypstra 1986; Coddington et al. 1991; Sørensen et al. 2002). Some authors have emphasized choosing the visual search method should determine the need for collecting at night (Dobyns et al. 1997; Sørensen et al. 2002; Scharff et al. 2003; Costello & Daane 2005; Cardoso et al. 2008), as spiders are more easily observed during these hours (Sørensen et al. 2002; Cardoso et al. 2008). However, when we evaluated the effect of

phase of day on species composition without the exclusion of rare species, an amount of species were found only in diurnal phase. Thus, we suggest that collection protocols of visual search which aim to increase the number of species including rare species consider including both phases of day in their sampling effort. Studies of other nature or studies having to choose between one of the phases due resource constraints should adopt nocturnal sampling if using this method.

ACKNOWLEDGMENTS

During this work, Clarissa Machado Pinto Leite was supported by scholarship from Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - CAPES and Pedro Luís Bernardo da Rocha was supported by scholarship from Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico - CNPq (Proc. 304374/2006-7 e 303657/2009-0). The field work was supported by Michelin (Empresa de Produção Agrícola, Beneficiamento e Comercialização de Borracha Natural - Plantações Michelin da Bahia Ltda) and we are grateful to its scientific team (Juliana Laufer and Kevin M. Flesher). We are greatly indebted to: Tiago Jordão Porto for helping during field work and Tiago Ximenes for making the maps; Dr. Antonio D. Brescovit (Instituto Butantã) for taxonomic determination of the species of spiders; Dr. William Ernest Magnusson and Dr. Eduardo Venticinque (Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia - INPA) for their critical review of the first versions of this project. We are grateful for the hospitality of Dalapa, Rosa and their families, who lives near 'Mata do Pacangê'.

LITERATURE CITED

- Baldissera, R.; G. Ganade; S.B. Fontoura. 2004. Web spider community response along an edge between pasture and Araucaria forest. *Biological Conservation* 118: 403-409.
- Balfour, R.A. & A.L. Rypstra. 1998. The influence of habitat structure on spider density in a no-till soybean agroecosystem. *Journal of Arachnology* 26: 221-226.
- Brennan K.E.C.; J.D. Majer; M.L. Moir. 2005. Refining sampling protocols for inventorying invertebrate biodiversity: influence of drift-fence length and pitfall trap diameter on spiders. *The Journal of Arachnology* 33:681–702.

- Bultman, T. L. & G.W. Uetz. 1984. Effect of Structure and Nutricional Quality of Litter on Abundances of litter-dwelling Arthropods. *American Midland Naturalist*.111: 165-172.
- Cardoso, P.; C. Gaspar; L.C. Pereira; I. Silva; S.S. Henriques; R.R. da Silva; P. Sousa. 2008. Assessing spider species richness and composition in Mediterranean cork oak forests. *Acta oecologica* 33: 114-127.
- Churchil, T.B. & J.M. Arthur. 1999. Measuring spider richness: effects of different sampling methods and spatial and temporal scales. *Journal of Insect Conservation* 3: 287-295.
- Coddington, J.A.; C.E. Griswold; C.E. Davila; D.S. Penaranda; S.F. Larcher. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. Em: Dudley E.C., editor. *The Unity of Evolutionary Biology: Proceedings of the Fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*. Portland, Oregon: Dioscordes Press. p. 44-60.
- Coddington, J.A.; L.H. Young; F.A. Coyle. 1996. Estimating spider species richness in a southern Appalachian cove hardwood forest. *The Journal of Arachnology*, 24: 111-128.
- Coddington, J.A.; I. Agnarsson; J.A. Miller; M. Kuntner; G. Hormiga. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology*, 78: 573-584.
- Costello, M.J. & K.M. Daane. 2005. Day vs. night sampling for spiders in grape vineyards. *The Journal of Arachnology* 33: 25-32.
- Dias, S. C.; A. D Brescovit.; E. C. G Couto; C. F. Martins. 2006. Species richness and seasonality of spiders (Arachnida, Araneae) in an urban Atlantic Forest fragment in Northeastern Brazil. *Urban Ecosystems* 9: 323-335.
- Didhan, R.K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in Central Amazonia. Pp: 55-70. In: Laurence, W.F. & R.O. Bierregard. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*, University of Chicago Press, United States of America.

- Dobyns, J.R. 1997. Effects of sampling intensity on the collection of spider (Araneae) species and the estimation of species richness. *Environmental Entomology*, 26: 150-162.
- Floreen, A. & C. Deeleman-Reinhold. 2005. Diversity of arboreal spiders in primary and disturbed tropical forests. *The Journal of Arachnology* 33: 323-333.
- Green, J. 1999. Sampling method and time determines composition of spider collections. *The Journal of Arachnology* 27: 176-182.
- Halaj, J., D.W. Ross; A.R. Moldenke. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *The Journal of Arachnology* 26: 203-220.
- Höfer, H. & A.D. Brescovit. 2001. Species and guild structure of a Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. *Andrias* 15: 99-119.
- INMET. 2009. Instituto Nacional de Meteorologia. Online at <http://www.inmet.gov.br>
- Jiménez-Valverde A. & J.M. Lobo. 2005. Determining a combined sampling procedure for a reliable estimation of Araneidae and Thomisidae assemblages (Arachnida, Araneae). *The Journal of Arachnology*, 33: 33-42.
- Jiménez-Valverde A. & J.M. Lobo. 2006. Establishing reliable spider (Araneae, Araneidae and Thomisidae) assemblage sampling protocols: estimation of species richness, seasonal coverage and contribution of juvenile data to species richness and composition. *Acta Oecologica*, 30: 21-32.
- Jiménez-Valverde A. & J.M. Lobo. 2007. Determinants of local spider (Araneidae and Thomisidae) species richness on a regional scale: climate and altitude vs. habitat structure. *Ecological Entomology*, 32: 113-122.

- Lo-Man-Hung, N.F.; T.A. Gardner; M.A. Ribeiro-Júnior; J. Barlow; A.B. Bonaldo. 2008. The value of primary, secondary, and plantation forests for Neotropical epigeic arachnids. *The Journal of Arachnology* 36: 394–401.
- Lubin, Y.D. 1978. Seasonal abundance and diversity of web-building spiders in relation to habitat structure on Barro Colorado Island, Panama. *The Journal of Arachnology* 6: 31-51.
- McCune, B.; J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MJM, Software, Oregon
- Nogueira, A.A.; R. Pinto-da-Rocha; A.D. Brescovit. 2006. Comunidade de aranhas orbitelas (Arachnida, Araneae) na região da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 6. Online at <http://www.biotaneotropica.org.br>
- Peres, M. C. L.; J. M. C. Silva; A. D. Brescovit. 2007. The influence of treefall gaps on the distribution of web building and ground hunter spiders in an Atlantic Forest remnant, northeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42: 49-60.
- Pinto-Leite C.M.; A.G. Camacho; T.K. Brazil. 2008. Non-random patterns of spider species composition in an Atlantic rainforest. *The Journal of Arachnology* 36: 448-452.
- Raizer, J. & M.E.C. Amaral. 2001. Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *The Journal of Arachnology* 29:227–237.
- Ricetti, J. & A.B. Bonaldo. 2008. Diversidade e estimativas de riqueza de aranhas em quatro fitofisionomias na Serra do Cachimbo, Pará, Brasil. *Iheringa* 98: 88-99.
- Rypstra, A.L. 1983. The importance of food and space in limiting web-spider densities: a test using field enclosures. *Oecologia* 59: 312-316.
- Rypstra, A. L. 1986. Web spiders in Temperate and Tropical Forests: Relative Abundance and Environmental Correlates. *American midl. Nat.* 115: 42-51.

Scharff, N.; J.A. Coddington; C.E. Griswold; G. Hormiga; P.P. Bjørn. 2003. When to quit? Estimating spider species richness in a Northern European Deciduous Forest. *The Journal of Arachnology* 31: 246-273.

Schmidt, M.H.; Y. Clough; W. Schulz; A. Westphalen; T. Tschardtke. 2006. Capture efficiency and preservation attributes of different fluids in pitfall traps. *The Journal of Arachnology* 34:159–162.

Schirmel J.; S. Lenze; D. Katzmann; S. Buchholz. 2010. Capture efficiency of pitfall traps is highly affected by sampling interval. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 136: 206–210.

Souza, A.L.T. & R.P. Martins. 2005. Foliage density of branches and distribution of plant-dwelling spiders. *Biotropica*

Sørensen, L.L.; J.A. Coddington; N. Scharff. 2002. Inventorying and Estimating Subcanopy Spider Diversity Using Semiquantitative Sampling Methods in an Afrotropical Forest. *Environmental Entomology* 31: 319-330.

Topping C.J. & K.D. Sunderland, 1992. Limitations to the use of pitfall trap in ecological studies exemplified by a study of a spiders in a field of winter wheat. *Journal of Applied Ecology* 29: 485-491.

Uetz, G.W. Habitat structure and spider foraging. In: S. S. BELL; E. D. MCCOY, H. R. MUSHINSKY (eds.). *Habitat structure: The Physical arrangement of objects in space*. London, Chapman and hall., 1991. p. 325-348.

Table 1. - Spider species collected in both phases of the day (daytime 06 h 30 min to 11 h and nighttime 18 h 30 min to 23 h) in one Atlantic Rainforest remnant, Northeastern Brazil. Abbreviations: An, absolute number

Taxonomic group	An		Taxonomic group	An
	Day	Night		
Araneidae			Tetragnathidae	
<i>Alpaida delicata</i>	4	11	<i>Alcimosphenus</i> sp. 1	0
<i>Alpaida truncata</i>	0	1	<i>Azilia histrio</i>	3
<i>Alpaida urucuca</i>	1	1	<i>Azilia</i> sp. 2	1
Araneidae sp. 1	0	2	<i>Chrysometa</i> sp. 1	1
<i>Eriophora fuliginea</i>	1	0	<i>Leucauge</i> sp. 1	1
<i>Mangora missa</i>	0	1	<i>Opas</i> sp. 1	0
<i>Melychiopharis</i> sp. 1	0	2	Theridiidae	
<i>Metazygia enabla</i>	0	2	<i>Achaearana</i> sp. 1	1
<i>Micrathena acuta</i>	5	0	<i>Anelosimus</i> sp. 1	4
<i>Micrathena excavata</i>	0	1	<i>Argyrodes</i> sp. 1	0
<i>Micrathena lata</i>	0	1	<i>Chrosiothes</i> sp. 1	1
<i>Micrathena macfarlnaei</i>	0	1	<i>Chryso</i> sp. 1	1
<i>Micrathena schreiberzi</i>	5	1	<i>Dipoena</i> sp. 1	0
<i>Micrathena triangularis</i>	3	6	<i>Dipoena</i> sp. 2	0
<i>Micrathena triangularispinosa</i>	1	1	<i>Dipoena</i> aff. <i>militaris</i>	0
<i>Parawixia</i> sp. 1	0	1	<i>Echinotheridion</i> sp. 1	1
<i>Pronous tuberculifer</i>	1	5	<i>Episinus</i> gr. <i>cognatus</i>	0
<i>Spilasma duodecimguttata</i>	1	0	<i>Episinus</i> sp. 1	3
Deinopidae			<i>Rhomphaea</i> sp. 1	1
<i>Deinops</i> sp. 1	1	0	<i>Spintharus gracilis</i>	1
Linyphiidae			<i>Theridion</i> sp. 1	0
<i>Dubiaranea</i> sp. 1	1	0	<i>Theridion</i> sp. 2	1
<i>Exocora</i> sp. 1	1	0	<i>Theridion</i> sp. 3	1
Linyphiidae sp. 1	1	0	Theridiidae sp. 1	2
Mysmenidae			Theridiidae sp. 2	0
<i>Mymena</i> sp. 1	1	4	<i>Thwaitesia</i> sp. 1	1
<i>Mysmenopsis</i> sp. 1	2	2	<i>Tidarren</i> sp. 1	0
Pholcidae			Theridiosomatidae	
<i>Mesabolivar</i> sp. 1	3	5	<i>Cthonus</i> sp. 1	0
<i>Metagonia</i> sp. 1	0	2	<i>Ogulnius</i> sp. 1	6
Pholcidae sp. 1	3	4	<i>Plato</i> sp. 1	1
Pisauridae			Theridiosomatidae sp. 1	1
<i>Architis brasiliensis</i>	7	2	Uloboridae	
<i>Architis tenuis</i>	4	2	<i>Miagrammopes</i> sp. 1	3
Scytodidae			<i>Uloborus</i> sp. 1	1
<i>Scytodes</i> sp. 1	0	1		
Synotaxidae				
<i>Synotaxus</i> sp. 1	0	2		

FIGURE LEGENDS

Figure 1. - In the smaller square (bottom left), location of the study area in the Northeastern Brazil. In the larger square, detail of the study area showing the map of the Atlantic forest fragment of “Mata do Pacangê” and locations of the plots with different sizes (plot lengths, in meters, shown in the image). Light-gray: cultivated area; Medium-gray: forest in early stage of succession; Dark-gray: forest in advanced stage of succession.

Figure 2. - Scheme of the 11 sampling plots (letters A to K) of the study, each composed by 5x5 m sub-plots where sampling was carried out by two collectors in different positions (numbers 1 to 6). Grey numbers: positions sampled by collector 1; black numbers: positions sampled by collector 2. Bottom left: representation of a general sub-plot showing all 6 positions that could be raffled.

Figure 3. - Frequency histogram of number of adult individuals recorded per species of orb-web spider in an Atlantic rainforest, Northeastern Brazil.

Figure 4. - Effect of sampling time effort on spider species richness collected in plots with different lengths in one fragment of Atlantic Rainforest, Northeastern Brazil. Left: diurnal sampling; Right: nocturnal sampling. Right page margin: plot lengths. Bars in the figures represent standard deviation of accumulation curves values.

Figure 5. - Effect of plots length and phase of day on spider species number in of fragment of Atlantic Rainforest, Northeastern Brazil.

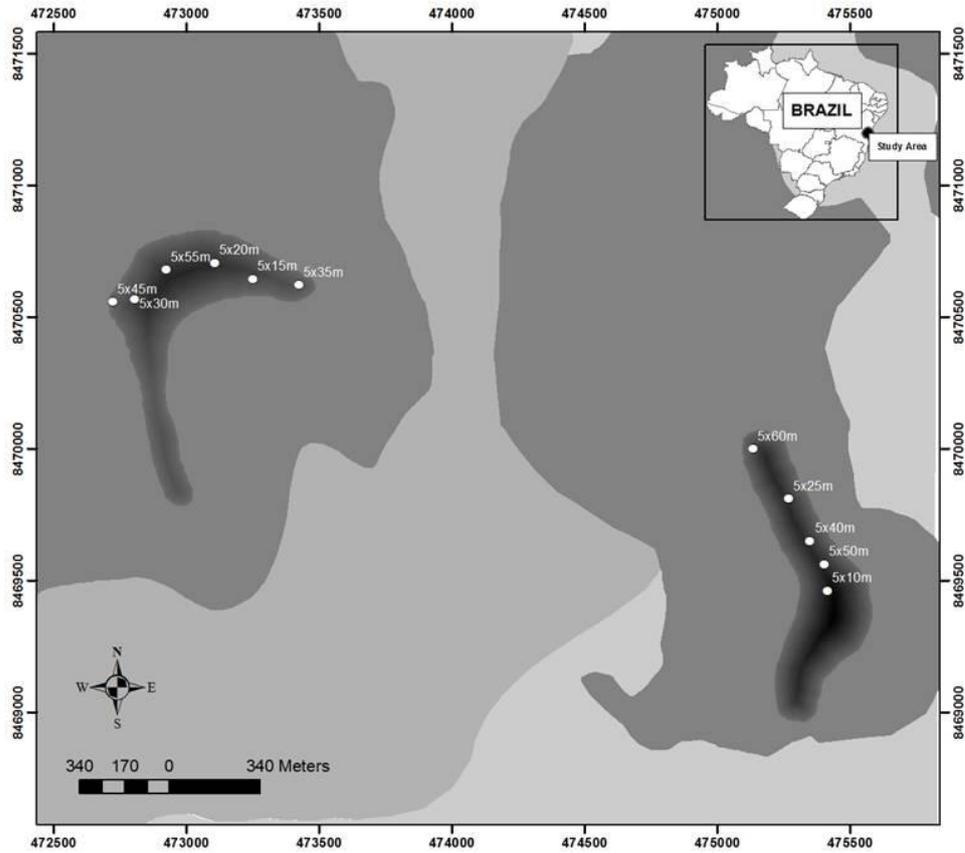


Figure 1. - In the smaller square (bottom left), location of the study area in the northeastern Brazil. In the larger square, detail of the study area showing the map of the Atlantic forest fragment of “Mata do Pacangê” and locations of the plots with different sizes (plot lengths, in meters, shown in the image). Light-gray: cultivated area; Medium-gray: forest in early stage of succession; Dark-gray: forest in advanced stage of succession.

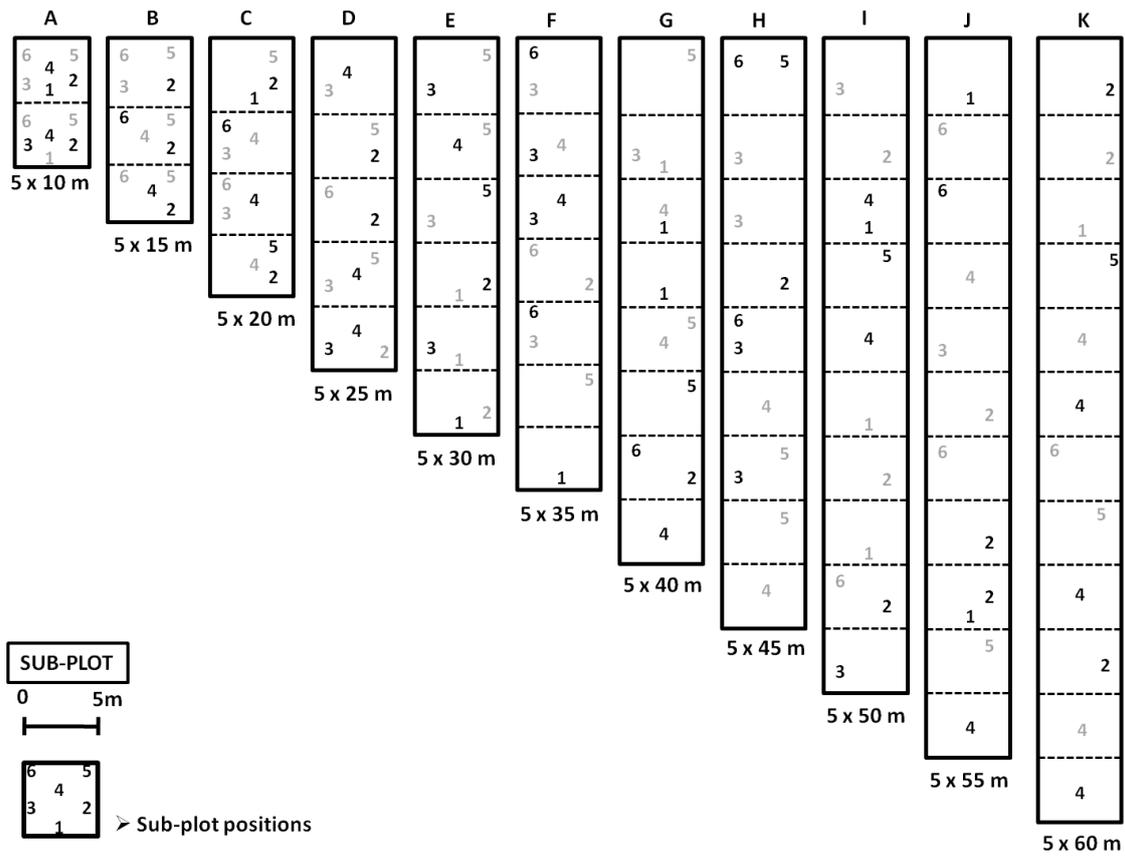


Figure 2. - Scheme of the 11 sampling plots (letters A to K) of the study, each composed by 5x5 m sub-plots where sampling was carried out by two collectors in different positions (numbers 1 to 6). Grey numbers: positions sampled by collector 1; black numbers: positions sampled by collector 2. Bottom left: representation of a general sub-plot showing all 6 positions that could be raffled.

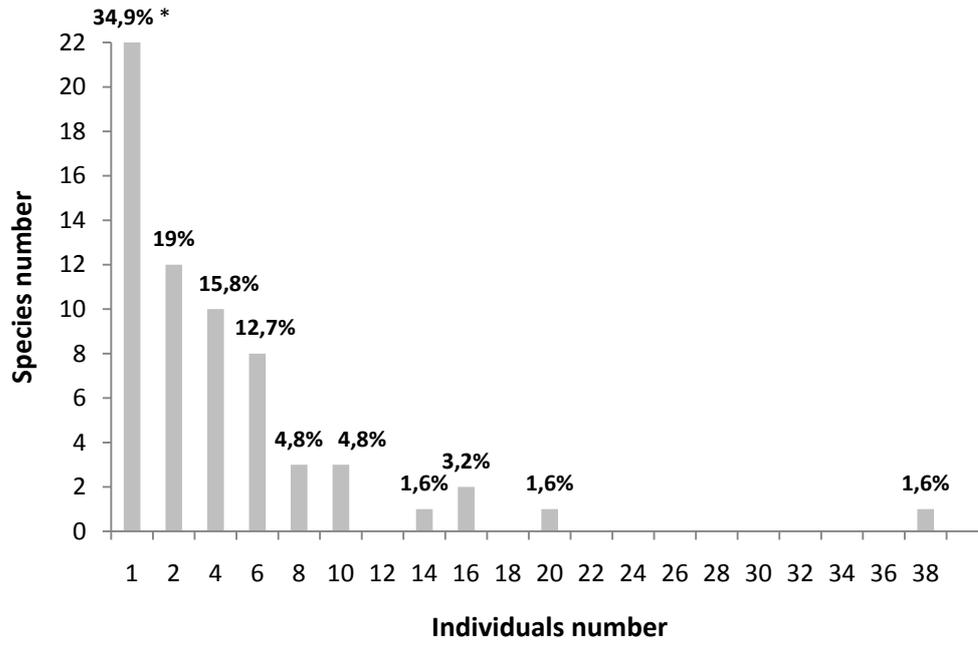


Figure 3. – Frequency histogram of number of adult individuals recorded per species of orb-web spider in an Atlantic rainforest, Northeastern Brazil.

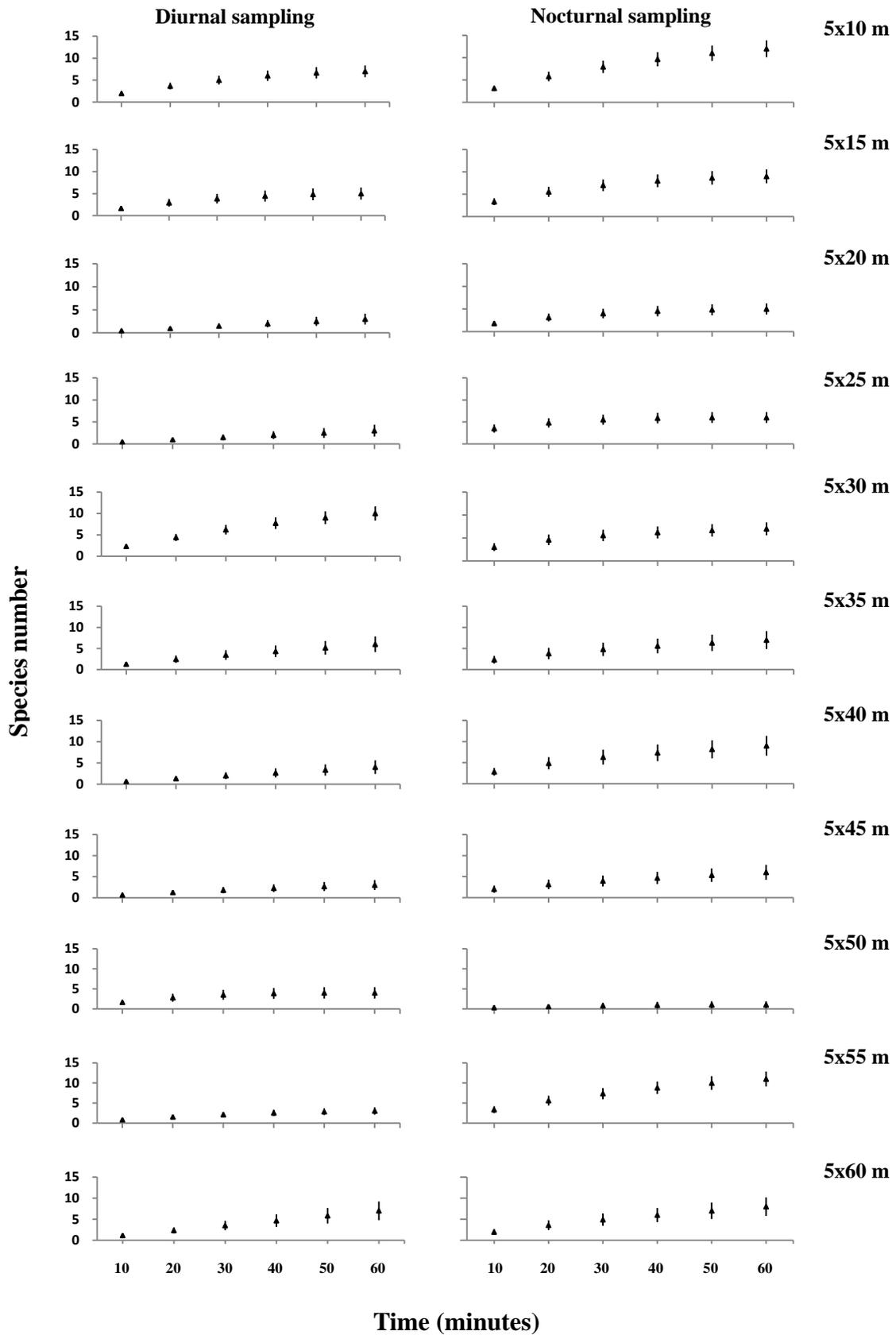


Figure 4. - Effect of sampling time effort on spider species number collected in plots with different lengths, Atlantic rainforest, Northeastern Brazil. Diurnal sampling: left side. Nocturnal sampling: right side. Right page margin: plot lengths. Bars in the figures represent standard deviation of accumulation curves values.

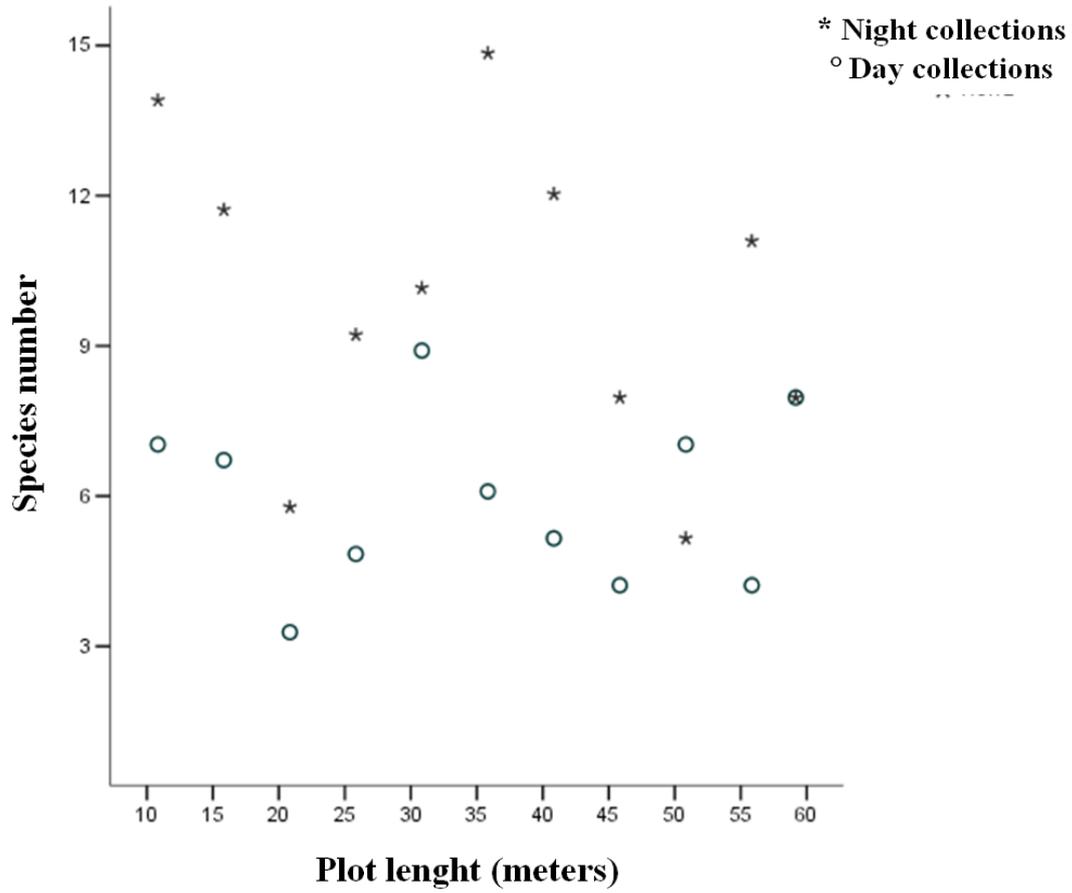


Figure 5. - Effect of plots length and phase of day on spider species number in of fragment of Atlantic Rainforest, Northeastern Brazil.

Aranhas teceadeiras e sua relação com o gradiente de sucessão e disponibilidade de recursos em florestas tropicais: evidências para o uso como indicadores ecológicos?

Clarissa Machado Pinto Leite^a, Pedro Luís Bernardo da Rocha^b

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, Campus Universitário de Ondina, 40170-115, Salvador, BA, Brasil, +55 71/32836559, Fax: +55 71/32836511. E-mail: clarismachado@gmail.com

^b Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia. E-mail: peurocha@ufba.br.

Abstract. Many studies affirm that spiders are good ecological indicators based on the argument that there is a strong association of these organisms with habitat structure and their respective microhabitats. Although this association has been established for ground spiders, it was not investigated for web spiders. Usually, these studies have focused species richness as the variable describing changes in communities, but several authors have argued that variables that encompass species identity (i.e., composition and structure) are better descriptors. Our objective here was to evaluate if different properties of web spider community (richness, composition and community structure) respond to a short gradient of forest successional stages and to variation on resource availability (microhabitat and prey). Therefore we discuss the quality of web spiders as ecological indicators. We sampled a successional gradient inside an Atlantic Forest remnant based on 35 plots. In each plot we evaluated successional stage, microhabitat availability (density of branches e leaves) and prey biomass, as well as web spiders. We recorded 833 adult spiders representing 130 species. We found no effects of the factors

studied on species richness, composition or community structure of web spiders. We conclude that web spiders do not respond to subtle forest gradients and therefore that they should not be taken as good ecological indicators.

Keywords: bioindication, Atlantic Forest, short gradients.

Resumo. Muitos estudos apontam as aranhas como bons indicadores ecológicos com base no argumento de que há uma forte associação destes organismos com a estrutura dos habitats e de seus respectivos micro-habitats. Contudo, embora essa relação tenha sido investigada para aranhas de solo, tal associação não está bem esclarecida para aranhas teceadeiras. Outro aspecto relevante deriva do fato de que vários autores vêm criticando o uso da riqueza de espécies como descritor adequado das comunidades, sugerindo análises com a composição de espécies e a estrutura da comunidade, pois nesses casos, a identidade das espécies é considerada. Sendo assim, nosso objetivo foi avaliar se diferentes propriedades da comunidade de aranhas teceadeiras (riqueza, composição e estrutura da comunidade) respondem às diferenças dos estágios sucessionais de uma floresta e às variações na disponibilidade de recursos como micro-habitat e presas. Não encontramos efeito dos fatores estudados sobre a riqueza, composição e estrutura da comunidade de aranhas teceadeiras. Assim, sugerimos que estudos que busquem monitorar a sucessão de florestas em gradientes ambientais curtos levem em consideração que aranhas teceadeiras podem não responder às variações sutis deste processo não atuando, portanto, como bons indicadores ecológicos

Palavras-chave: bioindicação, Mata Atlântica, gradientes curtos.

1. Introdução

Muitos estudos afirmam que as aranhas são boas indicadoras ecológicas, ou seja, que elas indicam mudanças funcionais nos ecossistemas (McGeoch, 1998), visto que elas respondem diferencialmente em distúrbios antropogênicos (Pearce & Vernier, 2006) e apresentam alta diversidade em ambientes mais preservados (Churchill, 1998; Cardoso et al., 2004; Mathieu et al., 2005; Peres et al., 2007; Baldissera et al., 2008; Lo-Man-Hung et al., 2008; Ziesche & Roth, 2008; Uehara-Prado et al., 2009). Essa propriedade estaria baseada na forte associação das aranhas com a estrutura dos habitats (Cardoso et al., 2004; Mathieu et al., 2005; Lo-Man-Hung et al., 2008; Baldissera et al., 2008; Ziesche & Roth, 2008; Uehara-Prado, et al., 2009) e respectivos micro-habitats (Bultman & Uetz, 1984; Uetz, 1991; Churchill, 1998; Rypstra, 1983; Greenstone, 1984; Peres et al., 2007; Baldissera et al., 2008; Ziesche & Roth, 2008). Contudo, alterações na estrutura da floresta podem levar não só a mudanças no micro-habitat como também na disponibilidade de outros artrópodes que são utilizados como presas para as aranhas (Schweiger, et al., 2005; Barlow et al., 2008). Assim, a sinergia desses três fatores (mudanças na estrutura dos habitats, dos micro-habitats e a disponibilidade de presas) poderia influenciar a comunidade de aranhas ao longo de gradientes ambientais.

Consensualmente, estudos afirmam que a riqueza de aranhas de solo em florestas tropicais tende a ser maior do que nos ambientes abertos circundantes e aumenta com a densidade da cobertura vegetal (Mathieu et al., 2005; Lo-Man-Hung et al., 2008; Uehara-Prado et al., 2009). Entretanto, para outras guildas de aranhas, como as aranhas de teia, tal associação ainda não está bem estabelecida. Os trabalhos que avaliaram empiricamente essa relação foram realizados principalmente em florestas temperadas ou em ambientes simplificados, como plantações, nos quais áreas menos manejadas apresentam maior complexidade estrutural, com mais substratos para construção de teias (Gunnarsson, 1988; Gibson et al., 1992; Balfour & Rypstra, 1998;

Halaj et al., 1998; Jiménez-Valverde & Lobo, 2007). Diferentemente das florestas temperadas, muitas áreas alteradas de florestas tropicais, como as bordas, tendem a ter maior complexidade estrutural que os estratos inferiores da floresta não perturbada (Harper et al. 2005; Faria et al. 2009). Essa característica poderia levar ao aumento do número de espécies de aranhas teceadeiras em função da maior disponibilidade de substratos para teias e da maior quantidade de insetos que poderiam servir como presas (Didhan, 1997).

A literatura que explora as relações entre o ambiente e as aranhas, tem se baseado em diferentes propriedades das comunidades, como abundância total, riqueza ou diversidade (Halaj et al. 1998; Churchill, 1998; Baldissera et al, 2004; Mathieu et al., 2005) e composição ou estrutura (Peres et al., 2007; Lo-Man-Hung et al. 2008; Pinto-Leite et al. 2008; Uehara-Prado et al., 2009; Baldissera et al., 2008). Não obstante, alguns autores vêm enfatizando que a avaliação de respostas à degradação em florestas é mais informativa quando baseada na análise da composição de espécies e da estrutura da comunidade, do que quando baseada em estimativas de riqueza e diversidade (Basset et al., 2008; Barlow et al., 2007; Lo-Man-Hung et al., 2008). Esta argumentação se justifica na lógica de que composição e estrutura da comunidade trazem informações sobre a identidade das espécies e, no caso da última, a proporção das mesmas na comunidade.

Em florestas tropicais, alguns estudos investigaram mudanças na abundância total, na riqueza total, em índices de diversidade e na composição de espécies de aranhas de teia ao longo de gradientes na vegetação (Rypstra, 1983; Greenstone, 1984; Baldissera et al., 2004; Peres et al., 2007; Baldissera et al., 2008; Pinto-Leite et al., 2008). Os trabalhos mais antigos corroboraram o modelo da heterogeneidade de habitat proposto por MacArthur & MacArthur (1961), que propuseram que hábitats mais

diversos estruturalmente suportam um maior número de espécies. A abundância, riqueza e a diversidade (medida através do índice de Simpson) de aranhas de teia são mais altas em locais onde a vegetação é mais densa ou há maior complexidade estrutural na vegetação (Rypstra et al., 1983; Greenstone, 1984). Nos estudos mais recentes, alguns estudos afirmaram que mudanças na cobertura da vegetação não levariam a mudanças na abundância, riqueza total (Baldissera et al., 2004) e composição (Pinto-Leite et al., 2008) das espécies de aranhas tecedeiras. No entanto, outros estudos reportaram exatamente o contrário (Peres et al., 2007; Baldissera et al., 2008).

Outro recurso considerado importante para as aranhas de maneira geral e que é pouco enfatizado em análises de gradientes na vegetação, é a disponibilidade de presas. De acordo com Wise (1993), embora todas as aranhas apresentem habilidades fisiológicas para suportar períodos de supressão completa de alimento, os indivíduos podem mudar de lugar em busca de maior suprimento de presas, o que poderia gerar alterações nas propriedades da comunidade ao longo dos gradientes de abundância desse recurso. Ao revisar este assunto, Janetos (1986) sugeriu que algumas evidências indicam que a disponibilidade de presas é importante para populações de aranhas de teia, mas que a exposição à predação durante a dispersão para uma nova área pode favorecer a permanência em um local com poucas presas.

Sendo assim, o presente estudo pretende testar a hipótese de que as características da comunidade de aranhas tecedeiras podem ser explicadas pela variação do estágio sucessional da floresta, das características de micro-habitat associadas com a disponibilidade de substratos para construção de teias e da disponibilidade de presas. Finalmente, comparamos a resposta da riqueza com aquelas de descritores progressivamente mais informativos (composição e estrutura) a fim de concluir se, para

aranhas de teia, a riqueza é uma grandeza informativa como sugerido por parte da literatura.

2. Materiais e Métodos

2.1. Área de estudo

O estudo foi desenvolvido em um fragmento de Floresta Tropical Atlântica, situado entre os municípios de Igrapiúna e Ituberá (13°48'23"S/39°11'31"O), na Região Sul da Bahia, Nordeste do Brasil (Apêndice 1). A temperatura média anual varia entre 23,5-26,5° C e a precipitação anual alcança 2000 mm ou mais, com chuvas concentradas nos meses de março a julho (INMET, 2009).

O fragmento em questão, conhecido como "Mata do Pacangê" (550 ha), localiza-se a 18 km da costa, na área destinada a Reserva Legal da Empresa de Produção Agrícola, Beneficiamento e Comercialização de Borracha Natural - Plantações Michelin da Bahia Ltda. Segundo membros da equipe científica da empresa, a "Mata do Pacangê" se tornou Reserva Legal apenas a partir de 2003, embora tenha sido adquirida desde 1999. O histórico de uso desse fragmento de floresta envolveu atividades como corte seletivo de madeira, plantações de cacau em sistema cacau cabruca (sistema agro-florestal em que o cacau é plantado sob o dossel de árvores da mata nativa), pastagens em pequena escala (principalmente na região Sul do fragmento) e a caça. Essas atividades foram mais intensas nas cotas mais baixas do relevo, geralmente ao longo dos rios que atravessam o fragmento. O relevo acidentado na região da Mata do Pacangê preservou áreas em cumeeiras de morros (cumes entre 240-327 m) com florestas em estágio mais avançado de regeneração, sendo a face oeste do fragmento conectada a um bloco de aproximadamente 13.000 ha de fragmentos de floresta (distância máxima entre fragmentos 400 m) em diferentes estágios de sucessão. Desde

que foi averbada como Reserva Legal, a Mata do Pacangê vem sendo mantida e conduzida à regeneração natural, sendo circundada a Nordeste, Leste e Sul por uma matriz de monocultura de seringa (*Hevea brasiliensis*) e, em menor escala, de pupunha (*Bactris gasipaes*).

2.2. Delineamento amostral

Os estágios de regeneração da Mata do Pacangê foram representados em um *croqui* construído pela equipe científica do empreendimento, baseado em diferenças estruturais no perfil da vegetação e na presença ou ausência de espécies de capoeira. Assim, foram classificados 6 diferentes estágios: Capoeira Jovem, Capoeira madura, Floresta Mista, Floresta Primária Jovem, Floresta Primária Madura, Floresta Primária com Árvores Antigas. Reclassificamos as zonas em três estágios sucessionais da floresta: Floresta Secundária em Estágio Inicial (FSI, que inclui os dois primeiros estágios da classificação original), Floresta Secundária em Estágio Médio (FSM, que inclui o estágio seguinte) e Floresta Secundária em Estágio Avançado (FSA, que inclui os três últimos estágios). Esta reclassificação foi baseada em um critério arbitrário apenas para simplificação da classificação anterior.

Georeferenciamos o *croqui* fornecido pela equipe científica do empreendimento e definimos o universo amostral como as áreas distantes, no máximo 200 m das trilhas presentes na reserva e, no mínimo, 200 m de corpos d'água. Sorteamos 12 pontos em cada estágio sucessional para o posicionamento das parcelas, totalizando 36 parcelas (Figura 1). Para evitar que a variação de micro-habitats no interior das parcelas seja similar ou exceda a variação entre parcelas distribuídas no gradiente de sucessão da floresta (o que poderia ocorrer em parcelas de comprimentos maiores), escolhemos parcelas de 5x10 m. Consideramos que essa parcela, embora pequena em comparação

com outras usadas para estudos com aranhas, é adequada, pois, em um estudo prévio (Pinto-Leite & Rocha, dados não publicados¹), detectamos que não há efeito do tamanho das parcelas sobre a estimativa de riqueza de suas aranhas tecedeiras.

Realizamos as coletas entre os meses de outubro e novembro de 2009, sempre no período noturno (período que maximiza o número de espécies amostradas: Pinto-Leite & Rocha, dados não publicados¹), entre 18:30 h e 23 h. Em cada parcela investimos o esforço de 30 minutos x 2 coletores, seguindo o mesmo procedimento adotado em Pinto-Leite & Rocha (dados não publicados). Com esse procedimento, podemos distribuir, de modo padronizado, o tempo utilizado por toda parcela e por todo estrato contemplado no sub-bosque que atinge 1,8 m de altura. Nas análises, consideramos apenas os indivíduos adultos coletados, os quais puderam ser identificados no nível de espécie.

2.2.1. Descritores de sucessão da vegetação

Para validar a classificação que usamos para os estágios sucessionais no fragmento, geramos dois eixos sintéticos de sucessão (ver abaixo) derivados de medidas de componentes estruturais da vegetação. Estas medidas são reconhecidas na literatura como bons descritores de sucessão em florestas tropicais, portanto, um eixo foi baseado no perfil vertical de distribuição de folhagem, e outro nas variáveis: altura do dossel, diâmetro das árvores à altura do peito e espessura da serrapilheira (Faria et al, 2009). Decidimos que, caso houvesse congruência entre esses gradientes representados na ordenação das parcelas com a classificação categórica inicialmente proposta, escolheríamos um dos eixos sintéticos para representar o gradiente de sucessão da floresta. Essa escolha se baseou na concepção de que se o processo de sucessão da

¹ Capítulo 1 desta dissertação

floresta ocorre de maneira contínua, e que deve ser melhor aferido com base em uma variável quantitativa.

Medimos o perfil vertical de folhagem (PVF) em 5 posições aleatórias no interior de cada parcela. Em cada posição, um de nós (CPL) imaginou um cilindro com 10 cm de diâmetro que se estendeu do piso da mata até o seu dossel e avaliou a proporção do comprimento do cilindro com toques da folhagem em cada estrato (0 a 5 m, 5 a 10 m, 10 a 15 m e 15 a 20 m de altura).

Medimos a altura do dossel (AD) com uma trena digital nos locais em que foram dispostas as parcelas. Não pudemos restringir as medidas ao interior das parcelas, pois tivemos que procurar áreas livres do adensamento de folhas em que fosse possível mirar o dossel da floresta com o *laser* da trena digital.

O diâmetro das árvores à altura do peito (DAP) correspondeu ao diâmetro a uma altura de 1,3 metros em relação ao solo, o qual medimos em todas as árvores com DAP maior ou igual a 5 cm no interior das parcelas.

Por fim, medimos a espessura da serrapilheira (ES) em 6 posições aleatórias no interior da parcela.

Para as análises, estimamos a média de cada variável para cada parcela.

2.2.2. Descritores de micro-hábitat

Utilizamos como descritores de micro-hábitats, variáveis relacionadas com a densidade de pontos de apoio (folhas e ramos) para a fixação das teias, considerando que outros autores encontraram correlação positiva dessas variáveis com a abundância de aranhas teceiras e forrageadoras de vegetação em outros ambientes (e. g. Hatley & MacMahon, 1980; Rypstra, 1986; Gunnarsson, 1988; Gunnarsson, 1990; Halaj et al., 1998). Avaliamos a densidade de ramos e de folhas independentemente, no estrato de 0

a 1,8 metros do solo, utilizando uma escala ordinal que variou de 1 a 7 (Figura 2). Em 12 pontos na parcela, em três alturas (0 a 0,6 m; 0,6 m a 1,2 m e 1,2 a 1,8 m), medimos a densidade de ramos (e folhas) ao comparar o padrão observado com gabaritos de 10 por 35 cm que representavam níveis de densidade crescentes seguindo uma escala geométrica (1, 2, 4, 8, 16, 32 e 64) (Figura 2). Escolhemos essa variação por representar mudanças expressivas na quantidade de pontos de fixação das teias e que poderiam excluir, ou pelo menos dificultar, o estabelecimento de diferentes guildas de aranhas teceadeiras.

Para as análises, estimamos as médias obtidas para os 36 valores gerados para densidade de ramos e para os 36 valores gerados para densidade de folhas em cada parcela.

2.2.3. Descritor da disponibilidade de presas

Consideramos como descritor da disponibilidade de presas a biomassa de insetos capturados em cada parcela. Após 11 dias de coleta das aranhas, dispusemos 5 armadilhas de cola nas mesmas parcelas para a captura dos insetos. Produzimos as armadilhas com bandejas de isopor branco (20x30 cm) que serviram de base para a cola atrativa para os insetos (Catchmaster, Atlantic Paste & Glue Company). Dispusemos as armadilhas de modo que se distribuíssem ao longo de toda a parcela e as fixamos em diferentes alturas entre 0,1 m a 1,2 m. Procuramos manter uma inclinação próxima à 45° a fim de evitar o acúmulo de água das chuvas. As armadilhas ficaram expostas por três semanas em campo. Depois de retiradas, contabilizamos, medimos (comprimento total) e identificamos (ao nível de ordem) todos os insetos capturados nas armadilhas. Utilizamos as equações gerais de regressão de Hódar (1996) para estimar a biomassa.

Para as análises, consideramos os valores absolutos de biomassa de insetos obtidos em cada parcela.

2.3 Análises dos dados

Analisamos as relações entre o gradiente de sucessão na floresta, os indicadores de micro-hábitat e de disponibilidade de presas (fatores contínuos) com a riqueza, composição e estrutura da comunidade de aranhas teceadeiras (variáveis dependentes) utilizando três regressões lineares: uma regressão linear múltipla, quando consideramos a riqueza de espécies como variável dependente, e duas regressões múltiplas multivariadas, quando consideramos a relação com a composição de espécies e estrutura da comunidade de aranhas. Utilizamos o programa SPSS Statistics v. 11 (IBM Company) e correção de Bonferroni para avaliar os valores de probabilidade gerados nas soluções finais.

Organizamos os dados de biomassa de insetos em uma matriz univariada contendo os valores totais encontrados em cada parcela. Checamos a normalidade dos dados ao avaliar a assimetria e curtose das curvas de distribuição dos dados em histogramas.

Utilizamos técnicas de ordenação para reduzir as matrizes multivariadas com os dados de composição de espécies, estrutura da comunidade de aranhas, variáveis de sucessão da floresta e indicadores de micro-hábitat. Utilizamos a análise de componentes principais (PCA) quando os dados atenderam suas premissas (normalidade multivariada e linearidade entre as variáveis), caso contrário, utilizamos o NMDS (McCune & Grace, 2002). Nas análises de PCA utilizamos os dados originais e matrizes de correlação, sem aplicar rotação adicional tipo VARIMAX, a fim de manter a maior parte da variação no primeiro eixo. Nas análises no NMDS procuramos obter soluções

finais em dimensionalidades associadas a um valor de estresse semelhante ou menor que 20, e as baseamos em matrizes de similaridade. Aplicamos a rotação Varimax nas reduções com NMDS para as matrizes de composição e estrutura da comunidade a fim de redefinir os eixos e torná-los distintos em seus significados (Kachigan, 1986). Por fim, avaliamos a correlação entre as distâncias nas matrizes originais de estrutura e composição com as matrizes ordenadas utilizando testes de correlação de Mantel para investigar, de modo complementar ao cálculo do estresse, se a ordenação obtida foi capaz de manter boa parte da informação original. Realizamos estas análises no programa PCORD (McCune & Grace, 2002).

Após a redução da matriz com os valores de DAP, AD e ES pela técnica PCA, sobreposemos a ordem das parcelas ao longo do PC1 para avaliar a congruência entre a classificação realizada *a priori*, que orientou o posicionamento das parcelas no delineamento, e o gradiente detectado na ordenação. Da mesma forma, após a redução da matriz de densidade de ramos e folhas, sobreposemos a ordem das parcelas ao longo do PC1 para avaliar a forma como variou a densidade da vegetação (até 1,8 m de altura) ao longo das parcelas classificadas *a priori*. Nossa expectativa apontava para maior densidade de ramos e folhas nas parcelas dos estágios iniciais de sucessão.

3. Resultados

Excluimos a parcela 9 das análises devido a perda dos espécimes no transporte do material para identificação realizada no Instituto Butantan. No total, coletamos 833 adultos distribuídos em 12 famílias de aranhas tecedeiras (Anapidae, Araneidae, Deinopidae, Linyphiidae, Mysmenidae, Pholcidae, Psauridae, Synotaxidae, Tetragnathidae, Theridiidae, Theridiosomatidae e Uloboridae) e 130 espécies nas 35 parcelas amostradas (Apêndice 2). As famílias mais abundantes e mais ricas foram

Theridiidae (42,4% dos indivíduos e 47 espécies), Araneidae (31,6% dos indivíduos e 50 espécies) e Tetragnathidae (11,5% dos indivíduos e 7 espécies) que em conjunto, incluíram 85% de todos espécimes adultos coletados. As espécies mais abundantes foram *Epsinus* sp.1 (17,3%), *Chrysometa ludibunda* (7,5%) e *Alpaida delicata* (7,1%), as quais detiveram 31,9% dos indivíduos adultos coletados (Anexo 2). Detectamos um alto número de espécies raras (41,5% *singletons* e 9,2% *doubletons*) em toda a amostragem. O número de espécies coletadas por parcela variou entre 6 e 23 (Média \pm desvio padrão: 15 ± 4) e a troca de espécies entre parcelas foi em média de 5 espécies.

A estrutura da vegetação variou razoavelmente ao longo do gradiente de sucessão amostrado (Tabela 1). A altura do dossel, por exemplo, variou entre 8,9 e 22,4 m de altura ($16,5 \pm 3,4$), e o DAP de 6,6 a 35,5 cm ($16 \pm 7,3$). A proporção de toques de folhagem não ultrapassou 50% no estrato de 0 a 5 m, chegando a valores máximos de 80% entre 10 a 15 m e 90 e 100% nos estratos de 10 a 15 m e 15 a 20 m, respectivamente.

Os valores médios dos descritores de micro-habitat variaram entre 2 e 4 e 2 e 5 para densidade de ramos e folhas por parcela, respectivamente. Valores de densidade mais baixos (1) e mais altos (6 e 7) foram registrados. Contudo, apenas em algumas posições no interior das parcelas.

Coletamos 6.246 insetos de diversas ordens, das quais consideramos apenas aquelas sugeridas na literatura como presas potenciais para aranhas como Orthoptera, Diptera, Hymenoptera, Blattaria, Phasmida, Coleoptera e Lepidoptera (Wise, 1993; Foelix, 1996; Tahir & Sherawat, 2009). A biomassa calculada de presas por parcela variou de 59,7 a 845,6 mg ($372,2 \pm 171,5$).

Com a exclusão das espécies raras (*singletons*, *doubletons*, *uniques* e *duplicates*), mantivemos 63 espécies nas matrizes de composição e estrutura da

comunidade. A solução da ordenação para três dimensões gerou um estresse de 21,3%, com instabilidade igual a 0,004. A ordenação da matriz de estrutura da comunidade para três dimensões gerou um estresse de 20,1%, com instabilidade igual a 0,005. O teste de Mantel mostrou que 56% das diferenças originais na composição e 72% das diferenças originais na estrutura da comunidade foram explicados pelas matrizes de dimensionalidade reduzida.

O primeiro eixo gerado pela análise de componentes principais sobre as variáveis DAP, AD e ES, concebido para representar a sucessão da floresta, explicou 69,4% da variância dos dados originais e teve correlação negativa com as três variáveis primárias (-0,557, -0,591 e -0,587, respectivamente). O eixo ordena, portanto, parcelas com valores progressivamente menores dessas variáveis e representa uma variação de estágios mais avançados para estágios mais iniciais de sucessão. Com relação ao perfil vertical de folhagem, reduzimos as variáveis originais a 1 eixo com estresse de 21,5% e com 84% das diferenças originais explicadas no eixo reduzido. O eixo ordena parcelas com valores progressivamente maiores de toques de folhagem nos estratos de 0 a 5 m e 5 a 10 m e progressivamente menores de 10 a 15 m e 15 a 20 m. Houve uma boa concordância dessas duas medidas de sucessão com a categorização prévia do ambiente: as parcelas classificadas inicialmente como estágio avançado tenderam a se concentrar em um dos extremos do eixo, as classificadas como em estágio inicial no outro extremo e aquelas em estágio intermediário no seu centro.

O gráfico de dispersão gerado com os valores dos escores dessas duas ordenações (PC1 e NMDS1) mostrou que ambos são bastante correlacionados (Figura 3, Pearson: $r = -0,83$; $p < 0,001$). Optamos por utilizar o PC1 (AD, DAP e ES) para representar o fator relacionado à sucessão, pois o eixo que representou o perfil de folhagem obteve valores mais altos de correlação com o micro-habitat.

Com relação ao micro-habitat, como boa parte de sua variação foi representada no PC1 (89,7% da variação total dos descritores de micro-habitat), utilizamos apenas este eixo para representá-lo (densidade de ramos, coeficiente = 0,71; densidade de folhas, coeficiente = 0,71). As variáveis foram correlacionadas positivamente ao PC1, que ordenou parcelas com valores progressivamente maiores dessas variáveis representando uma variação crescente na densidade de ramos e folhas. Houve uma boa concordância com relação à nossa expectativa sobre o comportamento dessa medida com a categorização prévia do ambiente: as parcelas em estágio avançado tenderam a se concentrar à esquerda do eixo, posições que significavam áreas com baixa densidade de ramos e folhas, e as classificadas como em estágio inicial, à direita do eixo, onde havia maior densidade.

Embora tenhamos amostrado gradientes de sucessão na floresta, de disponibilidade de micro-habitats e de presas, não detectamos relação entre esses fatores e a riqueza total de espécies encontradas nas parcelas (Figura 4; $F_{3,31} = 0,85$; $P = 0,47$), a composição representada nos eixos reduzidos ($F_{3,29} = 1,46$; $P = 0,2$) e a estrutura da comunidade ($F_{3,29} = 0,74$; $P = 0,5$), como pode ser visto pela ausência de relação entre os resíduos das variáveis nos gráficos parciais (Figura 5).

Embora o conjunto das espécies raras não tenha entrado nas análises com composição e estrutura da comunidade apresentadas neste estudo, checamos, utilizando a mesma metodologia, o efeito dos fatores estudados sobre a riqueza e composição dessas espécies e também não encontramos efeito sobre as mesmas.

4. Discussão

Não encontramos relação entre o gradiente de sucessão da floresta e a riqueza, composição e estrutura da comunidade de aranhas teceadeiras, o que não deve ser

interpretado pelo fato da araneofauna local ser depauperada. O valor de riqueza de espécies encontrado no fragmento como um todo foi relativamente alto, visto que foi equivalente aos valores obtidos em outras amostragens em Mata Atlântica [fragmento de floresta no Litoral Norte da Bahia: 654 adultos e 130 espécies (Pinto-Leite et al., 2008); fragmento de floresta em Pernambuco: 1467 adultos e 117 espécies (Peres et al. 2007); plantações e floresta de Araucária no Rio Grande do Sul: 1272 adultos e 132 espécies (Baldissera et al., 2008)]. Além disso, os valores médios de riqueza obtidos por parcela ultrapassaram aqueles obtidos em um estudo prévio realizado na mesma área (Pinto-Leite & Rocha, 2010).

Os altos valores de riqueza encontrados poderiam ser explicados pelo aumento gerado devido à invasão das espécies da matriz nas áreas de borda do fragmento. Aranhas e besouros respondem rapidamente ao corte raso que pode ser notado pelas mudanças na composição de espécies de floresta por espécies de área aberta o que, geralmente, tende a aumentar a riqueza de espécies (Pearce & Vernier, 2006). O histórico de exploração da área indica que pelo menos há 11 anos a Mata do Pacangê não sofreu esse tipo de intervenção. Por outro lado, a exploração antecedente nessa região envolveu diversas atividades que podem ter gerado mudanças que se mantêm até os dias atuais. Ainda assim, não detectamos diferenças na composição das espécies mais comuns de aranhas tecedeiras entre as áreas de estágios sucessionais distintos.

Uma característica comum em inventários com aranhas em florestas tropicais é o alto número de espécies raras (Ricetti & Bonaldo, 2009; Coddington et al., 2009). Essa característica dificulta as análises com comunidades de aranhas, porém o aumento do esforço amostral geralmente não reduz a proporção em que são encontradas (Scharff et al., 2003). Ainda assim, analisamos o efeito dos fatores sobre a comunidade de espécies raras separadamente, e também não detectamos efeito sobre as mesmas. Os eixos que

representaram a composição e a estrutura da comunidade das espécies mais comuns detiveram boa parte da variação original (56% e 72%, respectivamente). Portanto, a possibilidade da resposta da comunidade estar restrita aos 44% da composição ou 28% de variação na estrutura, que não foram representados pelos eixos, é razoavelmente remota.

Os componentes estruturais da vegetação escolhidos para avaliar a sucessão no fragmento já haviam sido reportados como bons descritores de sucessão de florestas em Mata Atlântica (Faria et al., 2009). Em nosso estudo, encontramos características típicas de áreas em estágio sucessional mais avançado no fragmento, selecionadas com esse propósito. Além disso, os valores dos dados originais mostraram que a variação nessas características ao longo do fragmento caracterizou o processo de sucessão nas diferentes áreas. A maior parte da variação foi representada no eixo reduzido (PC1 derivado de ALT, DAP, ESP) o qual manteve 69,4% da variação original dessas estruturas. Assim, o resultado encontrado não deve derivar de uma pequena amplitude de variação do gradiente ou da incapacidade de reter essa informação no eixo utilizado.

Da mesma maneira, elegemos características do micro-habitat consideradas, na literatura, importantes para aranhas teceiras (Hatley & MacMahon, 1980; Rypstra, 1986; Gunnarsson, 1988; Gunnarsson, 1990; Halaj et al., 1998), mas não detectamos efeito das variações nessas estruturas sobre propriedades distintas da comunidade. A densidade de folhagem e a disponibilidade de presas foram os fatores que melhor explicaram as variações na abundância de aranhas em outros estudos (Rypstra, 1986; Halaj et al., 1998). Os valores de densidade de ramos e folhas variaram entre parcelas e o eixo reduzido que representou o micro-habitat foi aquele que obteve mais alto poder explicativo, detendo 89,7% das diferenças originais da variação na densidade. Mais uma

vez, o resultado obtido não deve derivar de uma pequena amplitude de variação do gradiente nem da incapacidade do mesmo em reter a informação de micro-hábitat

A técnica utilizada para capturar as presas foi bastante eficiente visto o alto número de insetos coletados e representados em diversas ordens. Capturamos presas potenciais para aranhas como moscas (Diptera), baratas (Blattaria), besouros (Coleoptera) e gafanhotos (Orthoptera) (Wise, 1993; Foelix, 1996; Tahir & Sherawat, 2009) que resultaram em valores expressivos de biomassa bastante distintos entre parcelas, os quais poderiam estar relacionados às respostas da comunidade de aranhas. Assim, mais uma vez o resultado que encontramos não deve derivar da amostragem de uma pequena amplitude desse fator ou da sua incapacidade de reter informação relevante sobre a variação de presas entre as parcelas. No entanto, é importante enfatizar que os diferentes valores de biomassa de insetos encontrados entre as parcelas também não foram relacionados ao gradiente de sucessão da floresta, o que sugere, a princípio, que a biomassa dos grupos amostrados não sofre influência desse fator.

Finalmente, nosso trabalho foi um dos que apresentou o maior número de réplicas nos estudos que procuraram avaliar os efeitos das variações do habitat, na disponibilidade de micro-hábitat e de presas sobre as características das comunidades de aranhas teceadeiras. Esse fato, somado com as considerações acima, sugere que nossos resultados devem ser confiáveis.

Pensando em estratégias efetivas para o manejo e conservação dos habitats, espécies indicadoras devem ser utilizadas para fornecer avisos precoces dos impactos ambientais (Carignan & Villard, 2002). Isso significa que elas deveriam responder prontamente a alterações, mesmo que sutis, da qualidade do ambiente, como, por exemplo, a gradientes curtos de sucessão florestal. Os estudos que reportaram diferenças na diversidade relacionadas a algum gradiente de sucessão e que sugerem

que aranhas podem ser bons indicadores ecológicos em florestas tropicais, consideraram gradientes de maior variação estrutural como entre pastos e florestas (Baldissera et al. 2004) ou entre plantações de *Pinus* e *Eucalyptus* e florestas (Baldissera et al. 2008). Os resultados desses trabalhos, portanto, não parecem representar uma boa base para caracterizar aranhas teceadeiras como bons indicadores ecológicos para florestas tropicais. Outros estudos que avaliaram respostas da comunidade de aranhas a gradientes curtos de sucessão florestal detectaram diferenças apenas para aranhas de solo (Lo-Man-Hung et al., 2008; Pinto-Leite et al., 2008) ou do dossel das florestas (Floreen & Deeleman-Reinhold, 2005). Nesses estudos, tanto a composição como a estrutura da comunidade de aranhas foram diferentes entre florestas primárias e secundárias. Contudo, aranhas que compõem guildas aéreas associadas à vegetação do sub-bosque também não responderam as mudanças nos estágios de sucessão em Mata Atlântica (Pinto-Leite et al. 2008).

Nossos resultados mostram que em um gradiente curto de sucessão florestal, aranhas teceadeiras não respondem às alterações na estrutura do habitat, do micro-habitat e da disponibilidade de presas. Sendo assim, sugerimos que estudos futuros que busquem monitorar a sucessão de florestas levem em consideração que aranhas teceadeiras podem não responder às variações sutis que ocorrem durante este processo e, portanto, não devem ser consideradas como bons indicadores ecológicos.

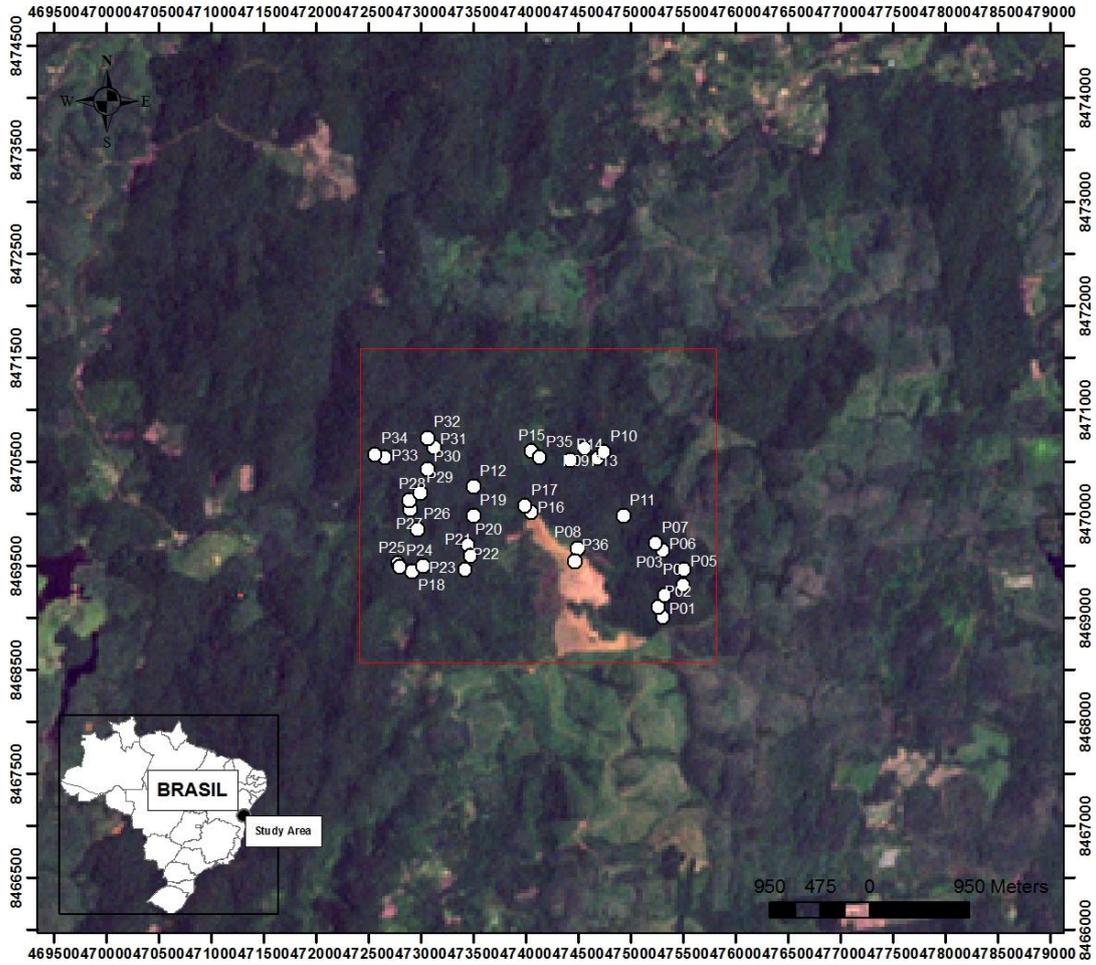
Agradecimentos

Gostaríamos de agradecer a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de uma bolsa de Mestrado para a primeira autora; e ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de Produtividade em Pesquisa para o segundo autor (processos

304374/2006-7 e 303657/2009-0); a Juliana Laufer e Kevin Flesher, pesquisadores que compõem a equipe científica da empresa e a Michelin, pelo apoio às atividades de campo; aos ajudantes do trabalho de campo, especialmente a Tiago Porto e André Mendonça, Aghata Barreto, Caprice Lima, Dary Rigueira e Diogo Lucatteli; a Tiago Porto e a Juliana Piovesan pelo apoio na formatação do documento final; ao Dr. Antonio Brescovit pela identificação das aranhas e aos avaliadores externos Dr. Bill Magnusson e Dr. Eduardo Venticinque, pelas valiosas sugestões e contribuições nas primeiras versões do projeto de pesquisa.

Apêndice 1

Imagem de satélite do fragmento estudado



Apêndice 2

Lista de espécies de aranhas coletadas ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. Abreviaturas: nA (número absoluto) Ar (abundância relativa).

Grupo taxonômico	nA	Ar (%)	Grupo taxonômico	nA	Ar (%)
Anapidae			<i>Parawixia kochi</i>	7	0,84
<i>Anapis</i>	1	0,12	<i>Parawixia velutina</i>	3	0,36
Araneidae			<i>Pronous</i> sp. 1	19	2,28
<i>Acacesia</i> aff. <i>cornigera</i>	3	0,36	<i>Verrucosa</i> sp. 1	3	0,36
<i>Alpaida antonio</i>	1	0,12	<i>Wagneriana</i> sp. 1	5	0,60
<i>Alpaida delicata</i>	59	7,08	<i>Xylethrus</i> sp. 1	1	0,12
<i>Alpaida negro</i>	6	0,72	Deinopidae		
<i>Alpaida</i> sp. 1	5	0,60	<i>Deinops</i> sp. 1	5	0,60
<i>Alpaida</i> sp. 2	4	0,48	Linyphiidae		
<i>Alpaida</i> sp. 3	1	0,12	<i>Exocora</i> sp. 1	1	0,12
<i>Alpaida</i> sp. 4	21	2,52	Mysmenidae		
<i>Alpaida</i> sp. 5	1	0,12	<i>Mysmenopsis</i> sp. 1	1	0,12
<i>Alpaida</i> sp. 6	1	0,12	<i>Trogloneta</i> sp. 1	1	0,12
<i>Alpaida urucuca</i>	3	0,36	Pholcidae		
<i>Araneus</i> sp. 1	2	0,24	<i>Carapoia rheimsae</i>	1	0,12
<i>Araneus</i> sp. 2	1	0,12	<i>Carapoia una</i>	17	2,04
<i>Araneus stabilis</i>	6	0,72	<i>Mesabolivar</i> aff.	3	0,36
<i>Araneus tijuca</i>	1	0,12	<i>Mesabolivar togatus</i>	5	0,60
<i>Araneus unanimus</i>	2	0,24	<i>Metagonia</i> aff.	4	0,48
<i>Araneus venatrix</i>	8	0,96	<i>Tupigea</i> sp. 1	4	0,48
<i>Bertrana</i> sp. 1	1	0,12	Pisauridae		
<i>Bertrana</i> sp. 2	1	0,12	<i>Architis brasiliensis</i>	3	0,36
<i>Bertrana</i> sp. 3	2	0,24	<i>Architis tenuis</i>	11	1,32
<i>Cyclosa caroli</i>	2	0,24	Synotaxidae		
<i>Cyclosa fililineata</i>	4	0,48	<i>Synotaxus</i> sp. 1	3	0,36
<i>Eriophora</i> sp. 1	1	0,12	Tetragnathidae		
<i>Eustala</i> sp. 1	3	0,36	<i>Azilia histrio</i>	16	1,92
<i>Eustala</i> sp. 2	1	0,12	<i>Azilia</i> sp. 1	1	0,12
<i>Eustala</i> sp. 3	1	0,12	<i>Chrysometa ludibunda</i>	62	7,44
<i>Hypognatha</i> sp. 1	4	0,48	<i>Chrysometa</i> sp. 2	1	0,12
<i>Kayra</i> sp. 1	1	0,12	<i>Cyrtognatha</i> sp. 1	9	1,08
<i>Mangora missa</i>	1	0,12	<i>Cyrtognatha</i> sp. 2	1	0,12
<i>Mangora</i> sp. 1	2	0,24	<i>Leucauge</i> sp. 1	2	0,24
<i>Mangora</i> sp. 2	8	0,96	Theridiidae		
<i>Metazygia laticeps</i>	3	0,36	<i>Achaearana</i> sp. 1	1	0,12
<i>Metazygia rogenhoferi</i>	6	0,72	<i>Achaearana</i> sp. 2	3	0,36
<i>Metazygia</i> sp. 1	2	0,24	<i>Anelosimus</i> aff.	3	0,36
<i>Metazygia</i> sp. 2	1	0,12	<i>Anelosimus eximius</i>	1	0,12
<i>Micrathena acuta</i>	17	2,04	<i>Anelosimus</i> sp. 1	1	0,12
<i>Micrathena excavata</i>	4	0,48	<i>Argyrodes</i> sp. 1	7	0,84
<i>Micrathena macfarlanei</i>	14	1,68	<i>Argyrodes</i> sp. 2	5	0,60
<i>Micrathena schreibersi</i>	10	1,20	<i>Chrosiothes</i> sp. 1	8	0,96
<i>Micrathena</i> sp. 1	1	0,12	<i>Chryso</i> sp. 1	6	0,72
<i>Micrathena triangularis</i>	4	0,48	<i>Chryso</i> sp. 2	2	0,24
<i>Micrathena triangularispinosa</i>	4	0,48	<i>Chryso</i> sp. 3	1	0,12
<i>Micrepeira</i> aff. <i>fowleri</i>	1	0,12	<i>Chryso</i> sp. 4	11	1,32
<i>Ocrepeira covillei</i>	1	0,12	<i>Dipoena</i> aff. <i>militaris</i>	5	0,60

Grupo taxonômico	nA	Ar (%)	Grupo taxonômico	nA	Ar (%)
<i>Dipoena</i> sp. 1	31	3,72	Theridiosomatidae		
<i>Dipoena</i> sp. 2	9	1,08	<i>Chthonos</i> sp. 1	1	0,12
<i>Dipoena</i> sp. 3	8	0,96	<i>Chthonos</i> sp. 2	1	0,12
<i>Dipoena</i> sp. 4	2	0,24	<i>Naatlo</i> sp. 1	25	3,00
<i>Dipoena</i> sp. 5	1	0,12	<i>Plato</i> sp. 1	1	0,12
<i>Dipoena</i> sp. 6	4	0,48	<i>Plato</i> sp. 2	1	0,12
<i>Dipoena</i> sp. 7	2	0,24	<i>Plato</i> sp. 3	3	0,36
<i>Dipoena</i> sp. 8	1	0,12	<i>Plato</i> sp. 4	6	0,72
<i>Dipoena</i> sp. 9	1	0,12	Uloboridae		
<i>Dipoena</i> sp. 10	1	0,12	<i>Miagrammopes</i> sp. 1	7	0,84
<i>Episinus</i> sp. 1	144	17,29	<i>Miagrammopes</i> sp. 2	4	0,48
<i>Episinus</i> sp. 2	3	0,36	<i>Miagrammopes</i> sp. 3	1	0,12
<i>Episinus</i> sp. 3	2	0,24	<i>Uloborus</i> sp. 1	14	1,68
<i>Episinus</i> sp. 4	23	2,76	<i>Zosis</i> sp. 1	1	0,12
<i>Episinus</i> sp. 5	1	0,12			
<i>Faiditus</i> aff. <i>longissimus</i>	4	0,48			
<i>Helvibis</i> sp. 1	5	0,60			
<i>Phoroncidia</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Rhomphaea</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Rhomphaea</i> sp. 2	1	0,12			
<i>Spintharus gracilis</i>	17	2,04			
<i>Steatoda</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Tekellina</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Theridion</i> sp. 1	14	1,68			
<i>Theridion</i> sp. 2	11	1,32			
<i>Theridion</i> sp. 3	1	0,12			
<i>Theridion</i> sp. 4	1	0,12			
<i>Theridion</i> sp. 5	1	0,12			
<i>Theridion</i> sp. 6	1	0,12			
<i>Theridion</i> sp. 7	2	0,24			
<i>Theridion</i> sp. 8	1	0,12			
<i>Thwaitesia</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Thymoites</i> sp. 1	1	0,12			
<i>Tidarren</i> sp. 1	1	0,12			

Referências

- Baldissera, R.; G. Ganade; S.B. Fontoura. 2004. Web spider community response along an edge between pasture and Araucaria forest. *Biological Conservation* 118: 403-409.
- Baldissera R.; G. Ganade; A.D. Brescovit; S.M. Hartz. 2008. Landscape mosaic of Araucaria forest and forest monocultures influencing understorey spider assemblages in southern Brazil. *Austral Ecology* 33: 45-54.
- Balfour, R.A. & A.L. Rypstra. 1998. The influence of habitat structure on spider density in a no-till soybean agroecosystem. *Journal of Arachnology* 26: 221-226.
- Barlow, J.; T.A. Gardner; I.S. Araujo; T.C. Ávila-Pires; A.B. Bonaldo; J.E. Costa; M.C. Esposito; L.V. Ferreira; J. Hawes; M.I.M. Hernandez; M.S. Hoogmoed; R.N. Leite; N.F. Lo-Man-Hung; J.R. Malcolm; M.B. Martins; L.A.M. Mestre; R. Miranda-Santos; A.L. Nunes-Gutjahr; W.L. Overal; L. Parry; S.L. Peters; M.A. Ribeiro-Junior; M.N.F. da Silva; C. da Silva Motta; C.A. Peres. 2007. Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *PNAS* 104: 18555-18560.
- Basset, Y.; J.F. Mavoungou; J.B. Mikissa; O. Missa; S.T.E. Miller; R.L. Kitching; A. Alonso. 2004. Discriminatory power of different arthropod data sets for the biological monitoring of anthropogenic disturbance in tropical forests. *Biodiversity and Conservation* 13: 709-732.
- Bultman, T. L. & G.W. Uetz. 1984. Effect of structure and nutritional quality of litter on abundances of litter-dwelling arthropods. *American Midland Naturalist* 111: 165-172.

- Cardoso, P.; I. Silva; N.G. Oliveira; A.R.M Serrano. 2004. Higher taxa surrogates of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. *Biological Conservation* 117: 453-459.
- Carignan, V. & M. Villard. 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. *Environmental Monitoring Assessment* 78: 45-61.
- Churchill, T.B. 1998. Spiders as ecological indicators in the Australian tropics: family distribution patterns along rainfall and grazing gradients. *Proceedings of the 17th European Colloquium of Arachnology* 325-330.
- Coddington, J.A.; I. Agnarsson; J.A. Miller; M. Kuntner; G. Hormiga. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod surveys. *Journal of Animal Ecology* 78: 573-584.
- Didhan, R.K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in Central Amazonia. Pp: 55-70. In: Laurence, W.F. & R.O. Bierregard. *Tropical Forest Remnants: Ecology, Management and Conservation of Fragmented Communities*, University of Chicago Press, United States of America.
- Faria D.; E. Mariano-Neto; A.M.Z. Martini; J.V. Ortiz; R. Montingelli; S. Rosso; M. L.B. Paciencia; J. Baumgarten. 2009. *Forest Ecology and Management* 257: 2226-2234.
- Floren, A. & C. Deeleman-Reinhold. 2005. Diversity of arboreal spiders in primary and disturbed tropical forests. *Journal of Arachnology* 33: 323-333.
- Foelix, R.F. 1996. *Biology of Spiders*. 2^a ed. New York: Oxford University Press., 330 pp.

- Gibson, C.W.D.; C. Hambler; V.K. Brown. 1992. Changes in spider (Araneae) assemblages in relation to succession and grazing management. *Journal of Applied Ecology* 29: 132-142.
- Greenstone, M.H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62: 299-304.
- Gunnarsson, B. 1988. Spruce-living spiders and forest decline: the importance of needle-loss. *Biological Conservation* 43: 309-319.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation structure and the abundance and size distribution of spruce-living spiders. *Journal of Animal Ecology* 59:743-752.
- Halaj, J., D.W. Ross; A.R. Moldenke. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. *Journal of Arachnology* 26: 203-220.
- Hammer, Ø.; D.A.T. Harper; P.D. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9 pp.
- Harper, K.A.; S.E. Macdonald; P.H. Burton; J. Chen; K.D. Brosnoff; S.C. Saunders; E.S. Euskirchen; D. Roberts; M.S. Jaiteh; P.A. Esseen. 2005. Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19: 768–782.
- Hatley, C.L. & J. Macmahon. 1980. Spider community organization: seasonal variation and role of vegetation architecture. *Environmental Entomology* 9: 632-639.
- Heink, U. & I. Kowarik. 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. *Ecological Indicators* 10: 584-593.
- Hódar, J.A. 1996. The use of regression equations for estimation of arthropod biomass in ecological studies. *Acta Oecologica* 17: 421–433.

- Höfer, H. & A.D. Brescovit. 2001. Species and guild structure of a Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. *Andrias* 15: 99-119.
- INMET. 2009. Instituto Nacional de Meteorologia. Online at <http://www.inmet.gov.br>
- Janetos, A.C. 1986. Web-site selection: are we asking the right question? In: *Spiders – Webb, Behavior and Evolution*, W.A Shear, ed., Stanford University Press, California.
- Jiménez-Valverde & Lobo. 2007. Determinants of local spider (Araneidae and Thomisidae) species richness on a regional scale: climate and altitude vs. habitat structure. *Ecological Entomology* 32: 113-122.
- Kachigan, S.K. 1986. *Statistical Analysis*. Radius Press, New York. 589 pp.
- Lo-Man-Hung, N.F.; T.A. Gardner; M.A. Ribeiro-Júnior; J. Barlow; A.B. Bonaldo. 2008. The value of primary, secondary, and plantation forests for Neotropical epigeic arachnids. *Journal of Arachnology* 36: 394-401.
- MacArthur R.H. & J.W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594-598.
- McGeoch, M.A. 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 73, 181–201.
- Mathieu, J.; J.P. Rossi; P. Mora; P. Lavelle; P.F.S. Martins; C. Rouland; M. Grimaldi. 2005. Recovery of soil macrofauna communities after forest clearance in Eastern Amazonia, Brazil. *Conservation Biology* 19: 1598-1605.
- McCune, B. & J. B. Grace. 2002. *Analysis of Ecological Communities*. MJM, Software, Oregon

- Nogueira, A.A.; R. Pinto-da-Rocha; A.D. Brescovit. 2006. Comunidade de aranhas orbitelas (Arachnida, Araneae) na região da Reserva Florestal do Morro Grande, Cotia, São Paulo, Brasil. *Biota Neotropica* 6. Online at <http://www.biotaneotropica.org.br>
- Pearce, J.L. & L.A. Venier. 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecological Indicators* 6: 780–793.
- Peres, M. C. L.; J. M. C. Silva; A. D. Brescovit. 2007. The influence of treefall gaps on the distribution of web building and ground hunter spiders in an Atlantic Forest remnant, northeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 42: 49-60.
- Pinto-Leite C.M.; A.G. Camacho; T.K. Brazil. 2008. Non-random patterns of spider species composition in an Atlantic rainforest. *Journal of Arachnology* 36: 448-452.
- Ricetti, J. & A.B. Bonaldo. 2008. Diversidade e estimativas de riqueza de aranhas em quatro fitofisionomias na Serra do Cachimbo, Pará, Brasil. *Iheringa* 98: 88-99.
- Rypstra, A. L. 1986. Web spiders in temperate and tropical forests: relative abundance and environmental correlates. *American Midland Naturalist* 115: 42-51.
- Scharff, N.; J.A. Coddington; C.E. Griswold; G. Hormiga; P.P. Bjørn. 2003. When to quit? Estimating spider species richness in a Northern European Deciduous Forest. *Journal of Arachnology* 31: 246-273.
- Schweiger, S.O.; J.P. Maelfait; V. Wingerden; F. Hendrickx; R. Billeter; M. Speelmans; I. Augenstein; B. Aukema; S. Aviron; D. Bailey; R. Bukacek; F. Burel; T. Diekötter; J. Dirksen; M. Frenzel; F. Herzog; J. Liira; M. Roubalova; R. Bugter. 2005. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod

- communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology* 42: 1129-1139.
- Sørensen, L.L. 2004. Composition and diversity of spider fauna in the canopy of a montane forest in Tanzania. *Biodiversity and Conservation* 13: 437-452.
- Tahir, H.M.; A. Butt; S.M. Sherawat. 2009. Foraging strategies and diet composition of two orb web spiders in rice ecosystems. *The Journal of Arachnology* 37: 357-362.
- Uehara-Prado, M.; J.O. Fernandes; A.M. Bello; G. Machado; A.J. Santos; F.Z. Vaz-de-Mello; A.V.L. Freitas. 2009. Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest. *Biological Conservation* 142: 1220-1228.
- Uetz, G.W. 1991. Habitat structure and spider foraging. In: S. S. Bell; E. D. McCoy, H. R. Mushinsky (eds.). *Habitat structure: The Physical arrangement of objects in space*. Chapman and hall, London. p. 325-348.
- Ziesche, T.M. & M. Roth. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management* 255: 738-752.
- Wise, D.H. 1993. *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, Cambridge.

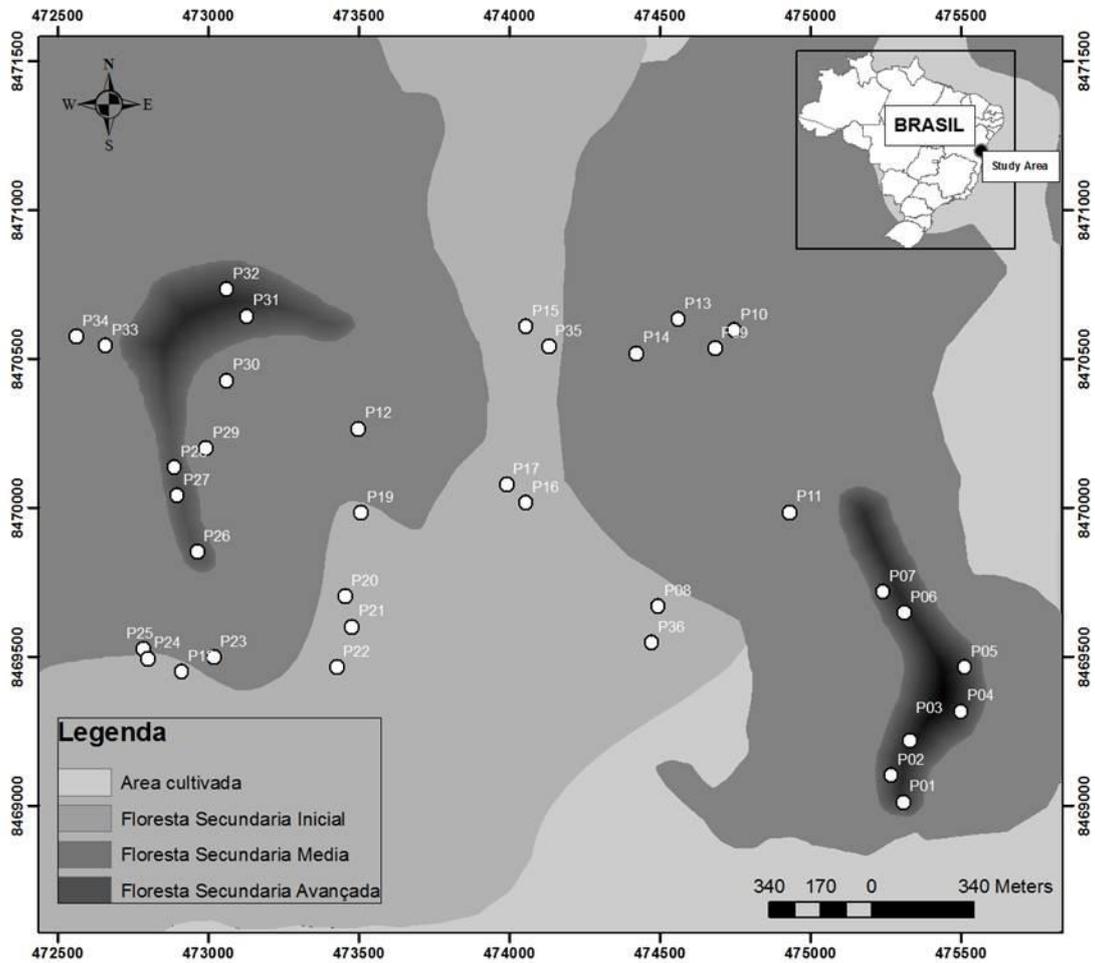


Figura 1: Mapa da área de estudo e posições das parcelas ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil.

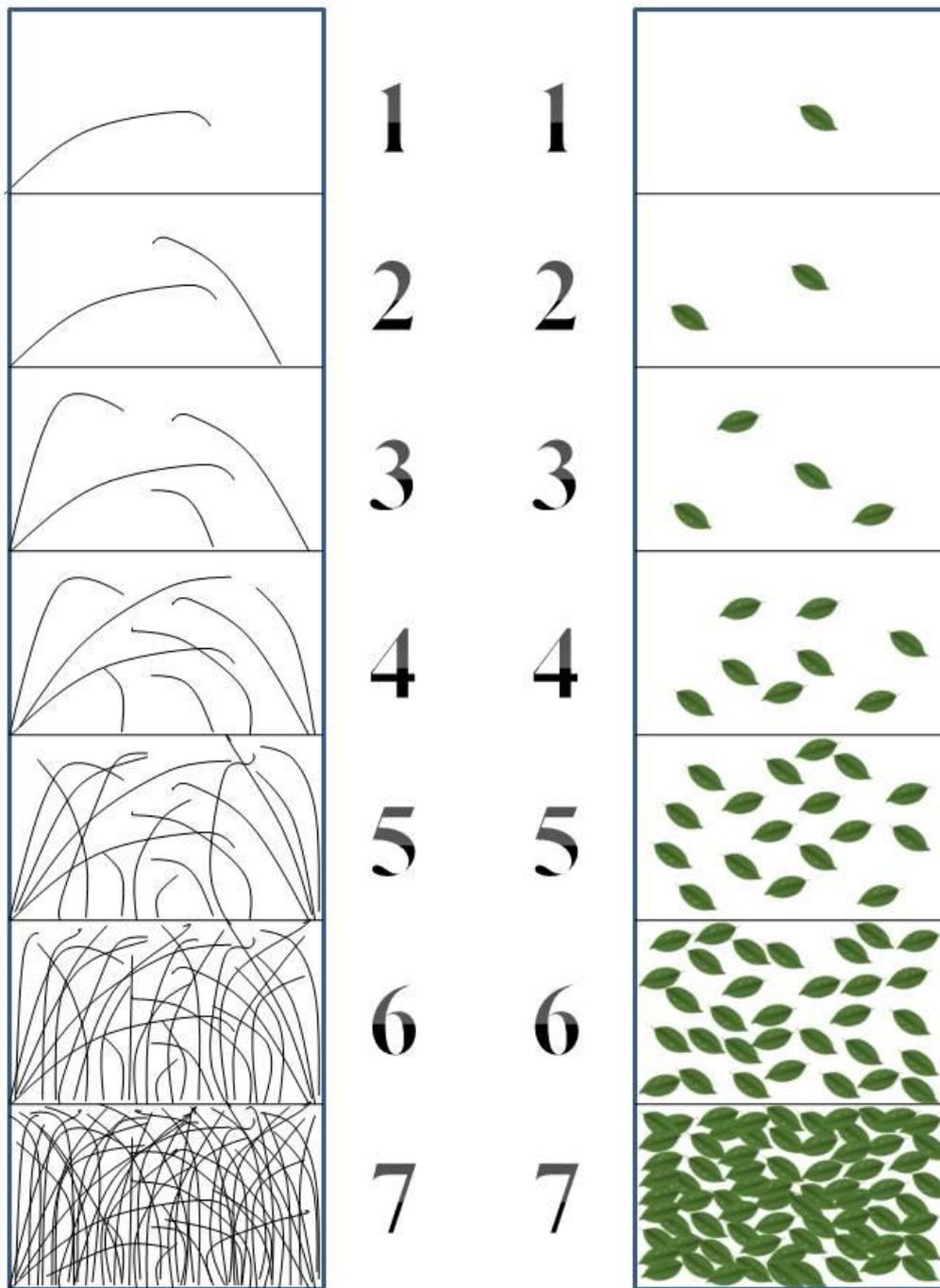


Figura 2: Gabarito representando classes de valores de densidade de ramos e folhas encontrados nas parcelas em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil.

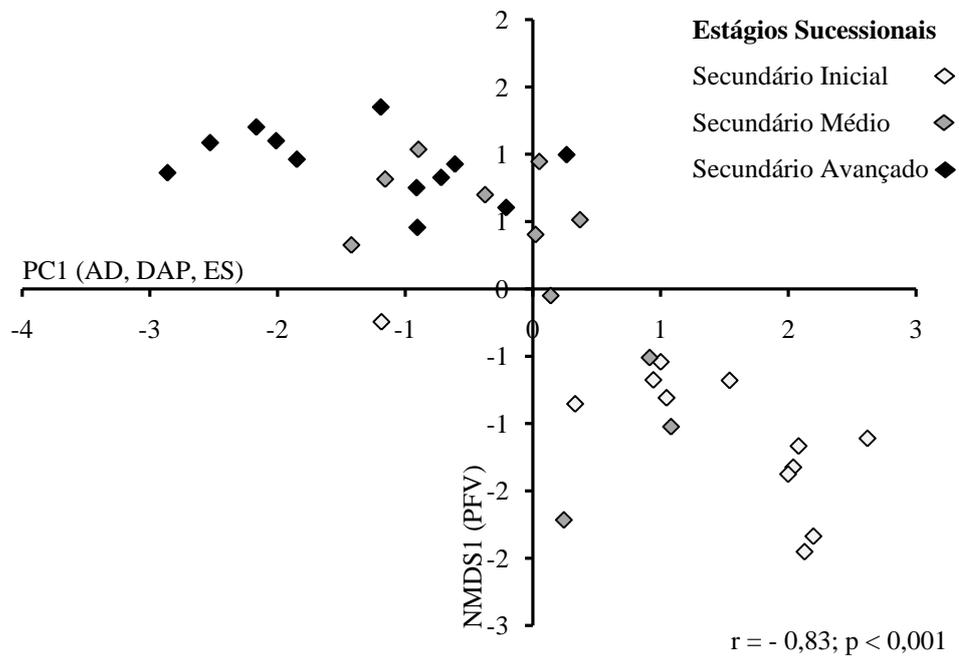


Figura 3: Relação entre os eixos reduzidos que representaram os descritores de sucessão da vegetação em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. Abreviaturas: PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serrapilheira), PFV (perfil vertical de folhagem).

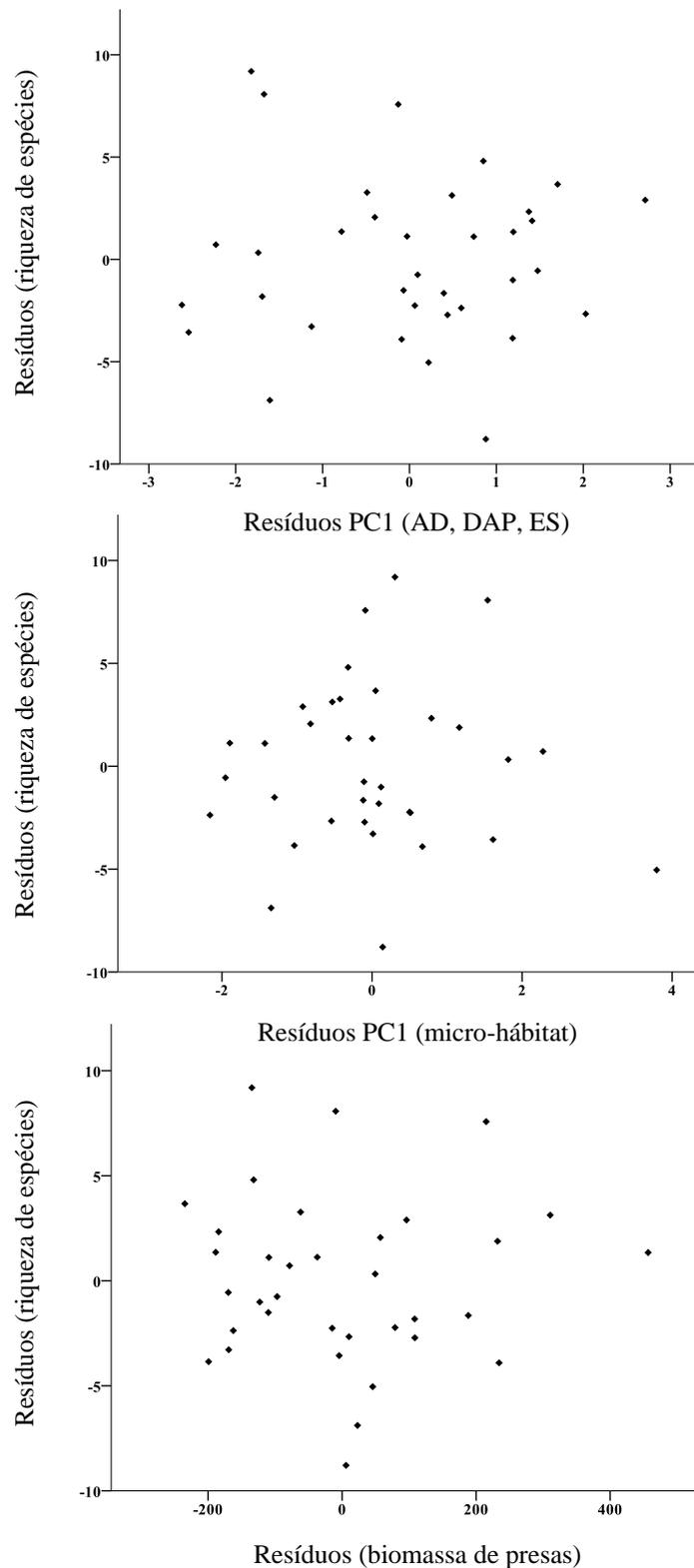


Figura 4: Gráficos parciais das regressões entre a riqueza de espécies de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-hábitat e de presas. Abreviaturas: PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serrapilheira).

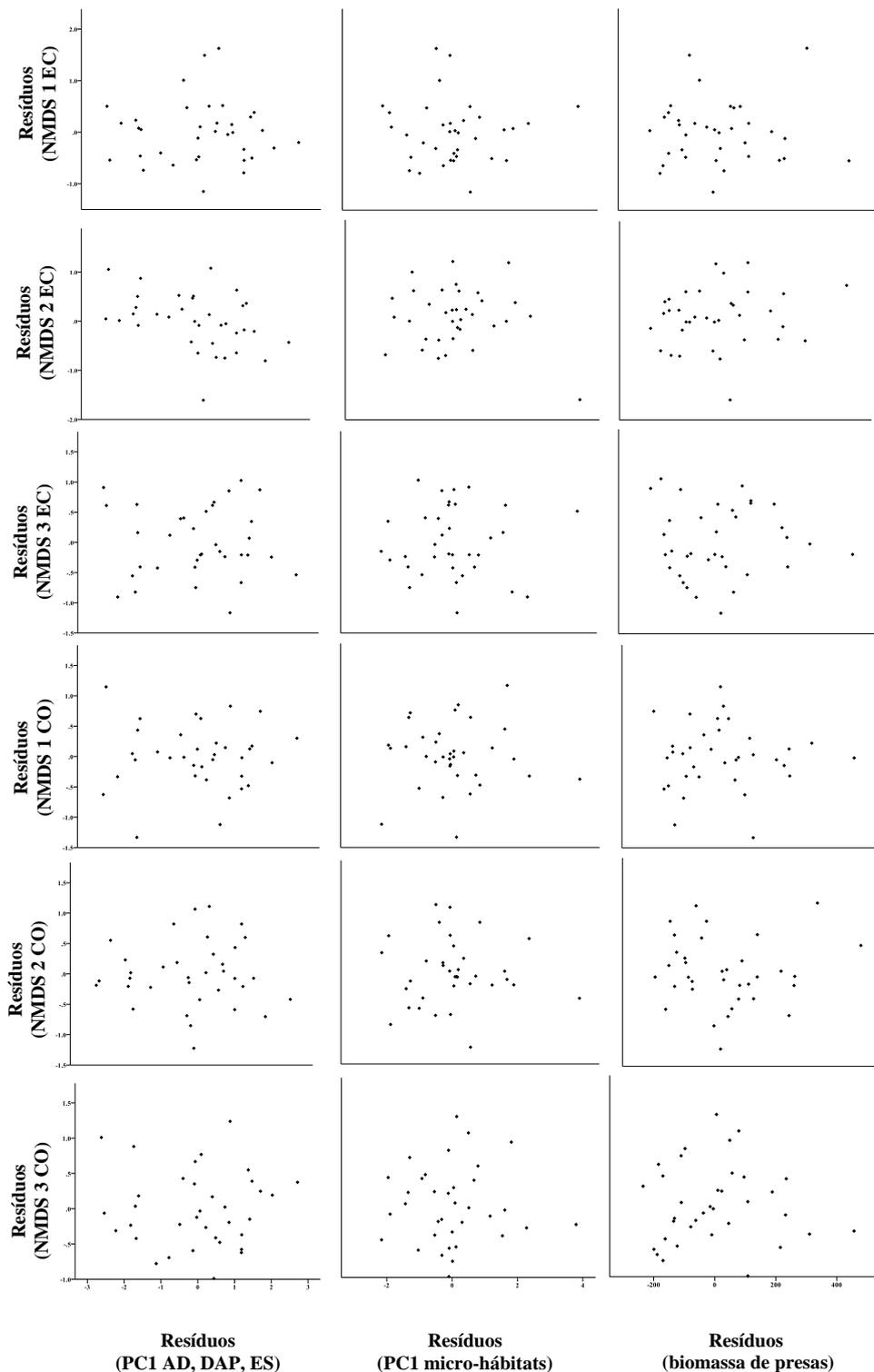


Figura 5: Gráficos parciais das regressões entre a composição e estrutura da comunidade de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-habitat e de presas. Abreviaturas: NMDS (non-metric multidimensional scaling), EC (estrutura da comunidade), CO (composição), PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serapilheira).

Legendas

Figura 2. – Gabarito representando classes de valores de densidade de ramos e folhas encontrados nas parcelas em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil.

Figura 3. - Relação entre os eixos reduzidos que representaram os descritores de sucessão da vegetação em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil. Abreviaturas: PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serrapilheira), PFV (perfil vertical de folhagem).

Figura 4. – Gráficos parciais das regressões entre a riqueza de espécies de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-habitat e de presas. Abreviaturas: PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serrapilheira).

Figura 5. – Gráficos parciais das regressões entre a composição e estrutura da comunidade de aranhas e descritores de sucessão da vegetação, do micro-habitat e de presas. Abreviaturas: NMDS (non-metric multidimensional scaling), EC (estrutura da comunidade), CO (composição), PC1 (principal component 1), AD (altura do dossel), DAP (diâmetro das árvores à altura do peito), ES (espessura da serrapilheira).

Tabela 1: Estatística descritiva dos dados referentes aos descritores de sucessão, de disponibilidade de micro-habitats e de presas medidos ao longo de um gradiente de sucessão em um fragmento de Mata Atlântica, Nordeste do Brasil.

	n	Min.	Max.	Média	Desvio Padrão
Diâmetro das árvores à altura do peito (cm)	36	6,6	35,5	16,0	7,3
Altura do dossel (m)	36	8,9	22,4	16,5	3,4
Espessura da serrapilheira (cm)	36	1,4	5,8	3,4	1,2
Toques de folhagem de 0-5 m (%)	36	0	50	20	10
Toques de folhagem de 5-10 m (%)	36	0	80	30	20
Toques de folhagem de 10-15m (%)	36	0	90	40	20
Toques de folhagem de 15-20m (%)	36	0	100	50	40
Densidade de ramos (classes)	36	2,0	4,0	3,0	1,0
Densidade de folhas (classes)	36	2,0	5,0	3,0	0,5
Biomassa de presas (mg)	36	59,7	845,6	372,2	171,5