

UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS
Instituto de Biologia
Programa de Pós-Graduação de Biologia Animal



Dissertação

**Variações estruturais ligadas à fenologia em plantas de *Eryngium*:
consequências para as comunidades de aranhas**

Pedro Gonzalez Bassa

Pedro Gonzalez Bassa

**Variações estruturais ligadas à fenologia em plantas de *Eryngium*:
consequências para as comunidades de aranhas**

Dissertação apresentado ao Programa de Pós-graduação em Biologia Animal do Instituto de Biologia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Mestre em Biologia Animal.

Orientador: Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry

Co-orientador: Luiz Ernesto Costa-Schmidt

Pelotas, 2021

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

B317v Bassa, Pedro Gonzalez

Variações estruturais ligadas à fenologia em plantas de *Eryngium* : consequências para as comunidades de aranhas / Pedro Gonzalez Bassa ; Sebastian Felipe Sendoya Echeverry, orientador ; Luiz Ernesto Costa-Schmidt, coorientador. — Pelotas, 2021.

68 f. : il.

Dissertação (Mestrado) — Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, 2021.

1. Grupo funcional. 2. Comunidade. 3. Araneae. 4. Recursos limitantes. I. Echeverry, Sebastian Felipe Sendoya, orient. II. Costa-Schmidt, Luiz Ernesto, coorient. III. Título.

CDD : 595.44

Pedro Gonzalez Bassa

**Variações estruturais ligadas à fenologia em plantas de *Eryngium*:
consequências para as comunidades de aranhas**

Dissertação aprovada, como requisito parcial para obtenção do grau de Mestre em Biologia Animal, Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas.

Data da defesa: 13 de agosto de 2021

Banca examinadora:

Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry (Orientador)
Doutor em Ecologia pela Universidade Estadual de Campinas

Prof. Dr Cristiano Agra Iserhard
Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Adriano Cavalleri.
Doutor em Biologia Animal pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

Prof. Dr. Rafael Antunes Dias
Doutor em Ecologia pela Universidade Federal do Rio Grande do Sul

**Dedico este trabalho aos meus pais, que
sempre estiveram ao meu lado e sempre
confiaram em mim.**

Agradecimentos

Primeiramente gostaria de agradecer aos meus orientadores Prof. Dr. Luiz Ernesto Costa-Schmidt e Prof. Dr. Sebastian Felipe Sendoya Echeverry que toparam o desafio de me orientar neste novo passo que escolhi dar em minha carreira acadêmica e que o fizeram de uma forma espetacular. Mostraram que são capazes de ser excelentes orientadores e professores, mas que também sempre demonstraram cuidado e atenção com todos seus alunos e alunas.

Gostaria de agradecer todos os colegas do LELEP e do LACEF que fizeram parte desta caminhada e que tornaram o cotidiano mais leve e agradável. Dentro destes colegas gostaria de agradecer a minha futura colega de profissão e colega de estudos Camila Abel da Costa que fez parte da equipe das aranhas e que topou enfrentar esse novo desafio comigo do início ao fim.

Gostaria de agradecer meus colegas de mestrado que enfrentaram quase os mesmos desafios que eu e que em alguns casos se tornaram grandes amigos que eu vou lembrar e admirar para toda a vida.

Gostaria de agradecer todos meus amigos da minha vida particular que diretamente ou indiretamente me auxiliaram nessa jornada. Dois amigos que eu não posso deixar de fora que me acompanham desde a graduação são meus colegas Christian Peter Demari e Renan Silveira Pittella, que acima de qualquer circunstância estiveram ao meu lado tanto para motivos fúteis quanto para estudos e discussões.

Agradeço principalmente meu pai Rogel Bassa Júnior, minha mãe Berenice Gonzalez Bassa e minha irmã Luana Gonzalez Bassa que sempre foram e sempre serão meus melhores amigos, meu porto seguro e a razão pela qual eu sempre tento ser a melhor versão de mim mesmo.

Agradeço imensamente a minha namorada Amanda Luzardo Seus e toda a sua família, por me acolherem em suas vidas e cuidarem de mim quando eu precisei. Quanto a Amanda, agradeço especialmente todas as horas acordada para me fazer companhia, todas as vezes que me aguentou reclamando, angustiado e sempre me acalmou, todas as vezes que diretamente me auxiliou nos meus estudos e minhas metas e por tornar minha vida mais alegre e leve.

Junto com ela, eu não poderia deixar de lado meu querido companheiro felino Bartolomeu que tornou todo o processo mais agradável, mais feliz e que sempre me fez companhia.

Agradeço os membros da banca examinadora que prontamente aceitaram o convite para avaliar o presente trabalho, tenho certeza que só terão a agregar melhorias, tanto para o trabalho, quanto para meu desenvolvimento acadêmico.

E por fim, mas não menos importante, gostaria de agradecer a Universidade Federal de Pelotas que foi meu segundo lar desde 2013 e a CAPES por fornecer a bolsa que me auxiliou e tornou este trabalho possível de ser feito.

Sempre que eu quero, revejo meus dias
E as coisas que eu posso, eu mudo ou arrumo
Mas deixo bem quietas as boas lembranças
Vidinha que é minha, só pra o meu consumo
Pra o meu consumo - Gujo Teixeira e Luiz Marengo

Resumo

BASSA, Pedro Gonzalez. **Variações estruturais ligadas à fenologia em plantas de *Eryngium***: consequências para as comunidades de aranhas. Orientador: Sebastian Felipe Sendoya Echeverry. 2021. 68f. Dissertação (Mestrado em Biologia Animal) - Instituto de Biologia, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2021.

Este trabalho apresenta os recursos estruturais representados pelas estruturas espaciais das plantas de *Eryngium pandanifolium* e pelos recursos tróficos, representados pela disponibilidade de alimentos para os níveis tróficos subsequentes. O objetivo deste trabalho é analisar o efeito da variação morfológica nas inflorescências de *Eryngium pandanifolium* sobre as comunidades de aranhas que utilizam essa planta como recurso. Os experimentos e amostragens ocorreram durante os meses de novembro de 2019 e fevereiro de 2020, a área de estudo está inserida em uma matriz campestre do bioma Pampa. A escolha das plantas amostradas se deu de forma sistematizada ao longo de transecções lineares, totalizando 240 amostragens de indivíduos *E. pandanifolium* e outras 30 amostragens de vegetação arbustiva e 30 de vegetação rasteira. Amostrou-se todas as aranhas que ocupavam a planta e estas foram classificadas quanto ao estágio de desenvolvimento, sexo e guilda de forrageamento. Realizou-se ao longo do estudo uma série de amostragens em condições naturais e em condições experimentais em campo, a combinação dos dados de diferentes tratamentos experimentais permitiu avaliar a contribuição de diferentes fatores sobre a abundância de aranhas associadas às plantas. Os dados obtidos foram organizados em blocos de amostragem, sendo eles: (1) efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas; (2) efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas; (3) efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas; (4) efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências; (5) sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno. Os resultados foram: (1) a abundância das aranhas tecedoras se mostrou independente, já em relação as aranhas cursoriais, foi possível visualizar uma diminuição na quantidade de aranhas na base das plantas ao longo do desenvolvimento da inflorescência; (2) em plantas que as aranhas associadas foram previamente removidas, as abundâncias das aranhas tecedoras como a abundância das aranhas cursoriais se mostraram independentes da variação da heterogeneidade do sistema; (3) a abundância das aranhas tecedoras independe do momento de colonização das plantas com heterogeneidades estruturais similares, as aranhas cursoriais revelaram uma relação negativa ao longo do período amostral; (4) a presença das inflorescências não teve efeito sobre a abundância de aranhas na base, independente da guilda de forrageamento, o efeito foi perceptível sobre a abundância de aranhas cursoriais nas inflorescências; (5) a abundância de aranhas tecedoras foi similar entre os grupos experimentais, enquanto aranhas cursoriais foram mais abundantes em *E. pandanifolium* que no entorno. Encontrou-se 509 aranhas nos gravatás e 100 aranhas nas demais plantas, totalizando 15 famílias e 39 morfoespécies. As guildas de forrageamento de aranhas mostraram ter respostas diferentes frente a heterogeneidade estrutural do sistema de estudo. Aranhas tecedoras apresentaram relações independentes

da heterogeneidade estrutural ou de subsídio tróficos dos gravatás em todos os blocos de amostragem. O incremento da heterogeneidade estrutural teve efeito sobre as aranhas cursoriais em quase todos os blocos de amostragem, exceto para o segundo bloco de amostragem.

Palavras-chave: Grupo funcional. Comunidade. Araneae. Recursos limitantes.

Abstract

BASSA, Pedro Gonzalez. **Structural variations linked to phenology in *Eryngium* plants:** consequences for spider communities. Advisor: Sebastian Felipe Sendoya Echeverry. 2021. 68f. Dissertation (Masters in Animal Biology) - Institute of Biology, Federal University of Pelotas, Pelotas, 2021.

This study presents the structural resources represented by the spatial structures of *Eryngium pandanifolium* (gravatás) plants and by the trophic resources, represented by the availability of food for the subsequent trophic levels. The objective of this study is to analyze the effect of morphological variation of *Eryngium pandanifolium* on spider communities that use this plant as a resource. The experiments and sampling took place during the months of November 2019 and February 2020, the study area is located in a field of the Pampa biome. The choice of plants sampled was carried out in a systematic way along linear transects, totaling 240 samples of individuals *E. pandanifolium* and another 30 samples of shrub vegetation and 30 of undergrowth vegetation. All spiders that occupied the plant were sampled and they were classified according to their stage of development, sex and foraging guild. During the study, a series of samplings was carried out under natural conditions and under experimental conditions in the field, the combination of data from different experimental treatments allowed to evaluate the contribution of different factors on the abundance of spiders associated with plants. The data obtained were organized into sampling blocks: (1) long-term effects of habitat complexity on spiders; (2) short-term effects of habitat complexity on spiders; (3) time effect on the spiders' occupation dynamics; (4) effect of trophic subsidy promoted by inflorescences; (5) on the complementarity of the assemblage of spiders in the gravatás in relation to the surroundings. The results were: (1) the abundance of weaver spiders was independent, in relation to cursorial spiders, it was possible to visualize a decrease in the number of spiders at the base of the plants throughout the development of the inflorescence; (2) in plants in which the associated spiders were previously removed, the abundances of weaver spiders as well as the abundance of cursorial spiders were found to be independent of the variation in system complexity; (3) the abundance of weaver spiders is independent of the time of colonization of plants with similar structural complexities, cursorial spiders revealed a negative relationship throughout the sampling period; (4) the presence of the inflorescences had no effect on the abundance of spiders at the base, regardless of the foraging guild, the effect was noticeable on the abundance of cursorial spiders in the inflorescences; (5) the abundance of weaver spiders was similar between the experimental groups, while cursorial spiders were more abundant in *E. pandanifolium* than in the surroundings. 509 spiders were found on the gravatás and 100 spiders on the other plants, totaling 15 families and 39 morphospecies. Spider foraging guilds showed different responses to the structural complexity of the study system. Weaving spiders presented relationships independent of the structural complexity or trophic subsidy of the ties in all sampling blocks. The increase in structural complexity had an effect on cursor spiders in almost all sampling blocks, except for the second block.

Keywords: Functional group. Community. Araneae. Limiting resources.

Lista de figuras

- Figura 1 Exemplar de *Eryngium pandanifolium* em estágio maduro, apresentando uma inflorescência bem desenvolvida e desabrochada em comparação ao tamanho de uma pessoa. 30
- Figura 2 Fotografia de um espécime de *Eryngium pandanifolium* em estágio reprodutivo e demonstrando como foram divididas as partes da planta. Base da planta: composta pelas folhas desconectadas do eixo principal, também referida ao longo do texto como sendo a parte vegetativa da planta; Eixo principal: haste que dá suporte à inflorescência 35
- Figura 3 Exemplos de *Eryngium pandanifolium* em diferentes estágios: A) estado inicial, apresentando apenas as folhas; B) estágio intermediário, com a inflorescência em crescimento; C) estágio maduro, com a inflorescência completamente desenvolvida e desabrochada e D) planta no estágio inicial, porém com a inserção de uma inflorescência artificial 37
- Figura 4 Alguns representantes de visitantes florais de *Eryngium pandanifolium* A) Blattodea; B) *Camponotus termitarius*; C e D) Diptera 38
- Figura 5 A) Inflorescência artificial já colocada em uma planta que não possuía inflorescência; B) Inflorescências artificiais prontas para serem alocadas em campo. 39
- Figura 6 Algumas aranhas e teias que podem ser encontradas em *Eryngium pandanifolium*. A) *Leucauge* sp.; B) Aranha de teia orbicular (não identificada); C) teia irregular construída entre os capítulos da inflorescência; D) Salticidae 43

- Figura 7 Quantidade de aranhas cursoriais associadas aos indivíduos de *E. pandanifolium* ao longo do desenvolvimento fenológico da planta. Pontos pretos: estimativa do número médio de aranhas; Barras pretas verticais: erro padrão das estimativas do número médio de aranhas; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta; SemInf1: plantas sem inflorescência; InfLan1: plantas com inflorescência em desenvolvimento; InfMad2: plantas com inflorescências maduras. 46
- Figura 8 Quantidade de aranhas cursoriais localizadas na base das plantas de *E. pandanifolium* nos diferentes grupos experimentais. Pontos pretos: estimativa do número médio de aranhas; Barras pretas verticais: erro padrão das estimativas do número médio de aranhas; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta; InfMad1: plantas com inflorescências maduras que haviam passado pela remoção das aranhas associadas um mês antes da amostragem; InfArt: plantas em estado vegetativo às quais foram adicionadas uma inflorescência artificial; SemInf4: plantas em estado vegetativo que tiveram a fauna de aranhas removida previamente 47
- Figura 9 Quantidade de aranhas cursoriais associadas a indivíduos de *Eryngium pandanifolium* em estado vegetativo. Cada data indicada no gráfico corresponde a um conjunto de plantas independentes amostradas ao longo do verão de 2019-2020 (hemisfério sul). As três primeiras datas correspondem as plantas sem manipulação (SemInf1, SemInf2 e SemInf3). A última data corresponde ao grupo de plantas que teve a fauna de aranhas removida previamente (SemInf4, que são as mesmas plantas do grupo SemInf2). Pontos pretos: estimativa do número médio de aranhas por grupo; Barras pretas verticais: erro padrão das estimativas do número médio de aranhas; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta 48

Figura 10 Quantidade de aranhas cursoriais associadas ao eixo principal de indivíduos de *E. pandanifolium* que possuíam inflorescências. Pontos pretos: estimativa do número médio de aranhas; Barras pretas verticais: erro padrão das estimativas do número médio de aranhas; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta; InfMad1: plantas com inflorescências maduras que haviam passado pela remoção das aranhas associadas um mês antes da amostragem; InfMad2: plantas com inflorescências maduras em condições naturais; InfArt: plantas em estado vegetativo às quais foram adicionadas uma inflorescência artificial. 49

Figura 11 Quantidade de aranhas cursoriais na base das plantas de *E. pandanifolium* (G), arbustos (Arb) e na vegetação rasteira (Rast). Pontos pretos: estimativa do número médio de aranhas; Barras pretas verticais: erro padrão das estimativas do número médio de aranhas; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta. 50

Lista de Tabelas

Tabela 1	Resumo estatísticos dos modelos analisados para cada bloco de amostragem (ver texto para a descrição dos blocos de amostragem). χ^2 : valor de chi-quadrado (estatística de referência); g.l.: graus de liberdade; p: valor de significância estatística (critério para significância: valores menores que 0,05); R ² : coeficiente de determinação do modelo.	50
----------	--	----

Sumário

1 Apresentação	16
2 Introdução	18
2.1 Dimensões espaciais modulando as comunidades	19
2.2 Dimensões tróficas modulando as comunidades	20
2.3 Aranhas como sistema modelo em estudos ecológicos	21
3 Considerações sobre a introdução	23
4 Capítulo único	25
4.1 Introdução	27
4.2 Materiais e métodos	30
4.2.1 Área de estudo	30
4.2.2 Sistema de estudo.....	31
4.2.3 Delineamento amostral.....	32
4.2.3.1 Critérios de escolha das plantas amostradas.....	32
4.2.3.2 Sobre o registro das aranhas associadas aos gravatás.....	34
4.2.4 Delineamento experimental.....	36
6.4.1 1º bloco: efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas.....	36
4.2.4.2 2º bloco: efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas.....	37
4.2.4.3 3º bloco: efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas	40
4.2.4.4 4º bloco: efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências	40
4.2.4.5 5º bloco: sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno.....	41
4.2.5 Procedimento de análise estatística	42
4.3 Resultados	43

4.3.1 Dados gerais	43
4.3.2 Resultados dos blocos de amostragem.....	45
4.3.2.1 1º bloco: efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas.....	45
4.3.2.2 2º bloco: efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas.....	46
4.3.2.3 3º bloco: efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas	47
4.3.2.4 4º bloco: efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências	48
4.3.2.5 5º bloco: sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno.....	49
4.4 Discussão.....	51
4.4.1 Efeitos de longo e curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas cursoriais.....	52
4.4.2 Efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas cursoriais.	53
4.4.3 Efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências sobre as aranhas cursoriais.....	54
4.4.4 Sobre a abundância das aranhas cursoriais dos gravatás em relação ao entorno.....	55
5. Considerações gerais.....	55
Referências	57
Anexo 1. Dados meteorológicos.....	62
Anexo 2. Diagrama das amostragens no tempo	63
Anexo 3. Tabela de abundância por famílias de aranhas	65
Anexo 4. Tabela de abundância por espécie/morfoespécie de aranha.....	66
Anexo 5. Detalhamento dos modelos escolhidos para cada bloco amostral.....	67

1. Apresentação

O documento que segue compõe a produção que realizei enquanto mestrando junto ao Laboratório de Comportamento de Ecologia de Formigas (LACEF), sob orientação do Prof. Dr. Sebastian Sendoya e co-orientação do Prof. Dr. Luiz Ernesto Costa-Schmidt. Por constituir de um capítulo único, em formato de artigo científico, a introdução geral da dissertação versa sobre questões mais amplas do sistema de estudo: a fauna associada às espécies do gênero *Eryngium* (Apiaceae), popularmente conhecidas como gravatás.

Minha contribuição, apresentada nesta dissertação, foi de descrever pela primeira vez alguns aspectos da comunidade de aranhas que interagem com a espécie *Eryngium pandanifolium* (gravatá-do-banhado). Por ser um sistema de fácil acesso, sendo abundante nas mediações da área do Campus do Capão do Leão da Universidade Federal de Pelotas, os gravatás-do-banhado permitem que abordagens amostrais e experimentais sejam aplicadas na busca de um melhor entendimento dos efeitos ambientais sobre a abundância e distribuição das espécies animais associadas a eles. Além disso, é uma espécie comum na região, com alta importância tanto como componente da vegetação campestre natural como em sistemas agropastoris. Assim, meu principal interesse foi diagnosticar qual a contribuição da heterogeneidade estrutural desta planta sobre a assembleia de aranhas associadas, seja de uma perspectiva estritamente espacial (na escala do micro-habitat) ou de atração de recursos tróficos, ambos essenciais para o sucesso de estabelecimento das aranhas.

Espaço e alimento serão tratados ao longo dessa dissertação como recursos essenciais para o sucesso de estabelecimento de uma espécie. De uma perspectiva descritiva, podem caracterizar componentes cruciais do que consideramos dimensões de nicho das espécies investigadas, auxiliando no entendimento dos padrões de diversidade observados nos sistemas naturais. Em outras palavras, sob uma base conceitual orientada aos organismos

(espécies), pretendo descrever padrões em uma escala de organização da ecologia de comunidades.

2. Introdução

Recursos podem ser definidos como qualquer aspecto do ambiente que ao ser consumido por um indivíduo deixa de estar disponível para os demais indivíduos (LEIBOLD, 1995; RICKLEFS, 2008; LEVIN et al., 2009). Os efeitos da variação da disponibilidade de recursos vão além daqueles que afetam os organismos individualmente, pois interferem na associação de populações de espécies diferentes que estão interagindo, e, portanto, na conformação das comunidades (RICKLEFS, 2008; LEVIN et al., 2009; MONTERO et al., 2010).

Existe uma relação íntima entre as dependências de recursos dos organismos para com parte da descrição do nicho de uma espécie. O nicho fundamental da espécie é algo muito mais amplo, que contempla, juntamente com os recursos que a espécie depende, a gama de condições físicas em que ela pode persistir. Assim, entender as relações de uso/exploração dos recursos disponíveis por um determinado organismo descreve, em parte, seu modo de vida e distribuição no espaço (RICKLEFS, 2008). A cadeia de argumentos aqui apresentada nos permite dizer que os diferentes tipos de recursos explorados por um organismo podem ser classificados de acordo com a dimensão do nicho que é diretamente afetada.

Das dimensões de nicho existentes, destaco aquelas relacionadas às questões espaciais e tróficas. A dimensão espacial refere-se a como os organismos lidam com as propriedades estruturais do meio em que vivem, bem como o efeito da escala de análise considerada sobre sua descrição. Em relação a dimensão trófica, essa diz respeito às fontes energéticas exploradas pelos organismos e como a disponibilidade e diversidade de alimentos interfere nas organizações ecológicas em níveis mais amplos, como, por exemplo, em uma comunidade (RICKLEFS, 2008; LEVIN et al.; 2009).

2.1. Dimensões espaciais modulando as comunidades

O espaço físico disponível pode ser classificado tanto pelo meio em que está contido (aquático, terrestre, aéreo), como pela sua heterogeneidade estrutural, servindo como um filtro que determina em parte aquelas espécies que irão compor uma comunidade ali presente (HATLEY; MACMAHON, 1980; VIEIRA; GONZAGA, 2017).

É possível afirmar que a arquitetura das plantas é um fator importante na determinação da heterogeneidade espacial, com efeitos diretos sobre a diversidade da fauna associada à vegetação, especialmente aquela representada pela comunidade de artrópodes (HATLEY; MACMAHON, 1980; LAWTON 1983; GONZAGA et al., 2007; VASCONCELLOS-NETO et al., 2017; VIEIRA ; GONZAGA, 2017;). Por exemplo, Hatley; MacMahon (1980) avaliaram como a comunidade de aranhas varia em relação à densidade das folhas de arbustos. Através de uma abordagem experimental, esses autores encontraram uma correlação entre a variação na densidade de folhas com a riqueza, abundância e distribuição das guildas de forrageamento¹ de aranhas. Em um outro estudo, também envolvendo a interação entre aranhas e plantas, Pearson (2009) demonstrou que plantas invasoras agregam novas arquiteturas ao hábitat invadido, afetando não apenas a composição de aranhas do local, mas também o comportamento delas.

Heikkinen; MacMahon (2004), fizeram modelos simplificados propositalmente em plantas conhecidas como artemísia para que as variáveis de interesse pudessem ser manipuladas experimentalmente. A simplificação teve o efeito de eliminar outras variáveis, características da planta, nas quais as aranhas também podem usar como pistas no processo de tomada de decisão. Com isso, o caráter experimental deste estudo permitiu estabelecer a relação de causa e efeito entre as variáveis arquitetônicas e a distribuição das guildas de aranhas. As aranhas usam pistas arquitetônicas como parte do processo de tomada de decisão para estabelecer residência em arbustos ou para fazer uma tentativa de colonização em outro lugar.

¹ Guildas de forrageamento são definidas pelas estratégias utilizadas pelos organismos na obtenção de alimento. No caso das aranhas, dizem respeito às estratégias de caça utilizadas (construção de teia de captura, predação ativa etc.).

As interações aranha-planta vão além de uma simples relação com a estrutura física do espaço, podendo apresentar níveis de especificidade bastante íntimas, incluindo casos extremos em que se estabelece uma relação mutualística (DE OMENA; ROMERO, 2008). De Omena; Romero (2008) demonstraram que aranhas da espécie *Psecas chapoda* (Salticidae) escolhiam a bromélia da espécie *Bromelia balansae* (Bromeliaceae) para o seu estabelecimento por conta de uma série de características específicas da planta, como a largura das folhas. Neste caso, vemos uma íntima associação entre aranha e aspectos estruturais da planta preferida, ainda que tais estruturas não sejam necessariamente modificações em suas características morfológicas que confirmam alguma vantagem direta às aranhas.

2.2. Dimensões tróficas modulando as comunidades

Como produtores primários, as plantas influenciam parte das interações tróficas superiores, servindo como base das cadeias alimentares nelas estabelecidas (PEARSON, 2009; SOUSA-LOPES et al., 2019). Esse fato é particularmente importante em relação à disponibilidade de recursos alimentares para os predadores associados a uma determinada planta. Isso se dá por diversas vias de interações, sejam elas antagonistas – ação de herbívoros na planta e que acabam servindo de presas aos predadores –, sejam elas mutualistas – pela atratividade de polinizadores e/ou defensores de recursos energéticos como secreções produzidas por nectários extraflorais (RUHREN; HANDEL, 1999; SOUSA-LOPES et al., 2019).

Independente da via de disponibilidade de recursos provenientes das plantas para os níveis tróficos superiores, essa relação é passível de flutuações atreladas às particularidades do sistema quando se tratando de organismos como aranhas, que são majoritariamente² carnívoras (FOELIX, 2011; NYFELLER et al., 2016). Além disso, é esperada uma certa convergência entre as características morfológicas, fisiológicas e comportamentais dos predadores,

² Relatos na literatura indicam que muitas espécies de aranhas dependem de produtos vegetais para a manutenção corporal em períodos de escassez de recursos tróficos (NYFELLER et al 2016, e referências citadas no mesmo trabalho). Alguns exemplos destes produtos são o pólen e o néctar de angiospermas, que conferem a energia necessária para a realização de atividades importante como o deslocamento dos machos na busca de parceiras sexuais.

de maneira que facilitem sua alimentação, sobrevivência e reprodução dentro de uma determinada arquitetura vegetal (VIEIRA; GONZAGA, 2017).

O efeito da atividade predatória de aranhas em mesohabitats restritos aos limites de estruturas vegetais conspícuas depende do tipo de presas que são exploradas. Em alguns casos a predação promovida pelas aranhas auxilia na fixação de energia e nutrientes no sistema (ROMERO et al., 2006), gerando assim um balanço positivo para aranhas e plantas. No entanto, alguns casos em que a predação atua sobre os organismos mutualistas das plantas – por exemplo, polinizadores – o balanço final acaba beneficiando as aranhas, mas gerando com custos variados às plantas (LOUDA, 1982; ROMERO et al., 2006; ROMERO et al., 2008).

Assim, vemos que interações íntimas entre aranhas e plantas podem se estabelecer por questões mais amplas do que aquelas meramente estruturais, envolvendo aspectos de transferência de recursos tróficos diretos ou indiretos. Por exemplo, um estudo desenvolvido no Cerrado, demonstrou que as aranhas da espécie *Peucetia flava* (Oxyopidae) interagem diretamente com a planta *Mimosa setosa* var. *paludosa* (Fabaceae), formando um par que interagem em um mutualismo facultativo (SOUSA-LOPES et. al., 2019). Neste contexto, as plantas possuem modificações na epiderme de suas folhas na forma de pelos glandulares, que ao serem rompidos eliminam uma secreção pegajosa que dificulta o deslocamento de insetos potencialmente herbívoros em suas folhas. Essa ação permite com que os indivíduos de *P. flava*, capazes de se deslocar sobre essas superfícies foliares sem serem aprisionadas nas secreções, tenham maior sucesso na captura dos insetos aprisionados. O mutualismo facultativo se estabelece justamente por isso: enquanto as plantas fornecem presas para as aranhas se alimentarem, ao dificultarem a fuga das presas, as aranhas protegem as plantas contra o ataque de organismos herbívoros (SOUSA-LOPES et. al., 2019).

2.3. Aranhas como sistema modelo em estudos ecológicos

Aranhas estão entre os grupos de predadores generalistas mais diversos do planeta, contando atualmente com 129 famílias e um total de 49.537 espécies (WORLD SPIDER CATALOG, 2021). A alta diversidade do grupo é atribuída à

sua plasticidade adaptativa, tendo conquistado todos os ambientes ecológicos, com exceção das regiões polares (FOELIX, 2011).

Em um estudo realizado no Campos Sulinos, foram apresentados resultados nos quais demonstram que as aranhas, entre outros organismos, podem ser diretamente afetados pela ação de animais pastejadores. Nesse estudos os resultados apontaram que a exclusão de animais pastejadores pode inclusive diminuir a diversidade de diversos organismos, entre eles as aranhas (FERREIRA et.al., 2020). Outro estudo ainda indica que as comunidades de aranhas podem se recuperar muito rapidamente de um incêndio em escala nos Campos Sulinos do Brasil. Embora tenha sido detectado visualmente o desaparecimento dos artrópodes após o fogo, seja porque eles foram consumidos pelo fogo ou escaparam, observou-se que as comunidades de aranhas dos locais queimados eram semelhantes em número de indivíduos, diversidade familiar e composição àquelas em locais não queimados, a partir de um mês após incêndio (PODGAISKI et. al., 2013).

Por comporem um grupo muito abundante de predadores prioritariamente terrestres, as aranhas são um modelo interessante para testar teorias ecológicas e biogeográficas (VIEIRA; GONZAGA, 2017; WORLD SPIDER CATALOG, 2021).

Apesar de exibirem uma variedade de estilos de vida e de estratégias de caça (HODGE, 1999; GONZAGA et al., 2007; FOELIX, 2011; VIEIRA; GONZAGA, 2017; VASCONCELLOS-NETO et al., 2017), existem muitos debates em relação à divisão das aranhas de acordo com guildas de forrageamento. Em termos funcionais, são usualmente agrupadas em quatro classes baseadas em suas estratégias de captura de presa: construtores de teias, emboscadores, aranhas errantes e construtores de refúgio (VIEIRA; GONZAGA, 2017). O tipo de estratégia prioritariamente adotada por um grupo de aranhas encontra na sua relação com o ambiente físico ocupado. Assim, podemos assumir sem risco a premissa de que a estrutura dos habitats confere vantagens a algumas guildas de aranhas, manifestando efeitos sobre a diversidade e abundância das espécies que as compõem.

3. Considerações sobre a introdução

Assim, podemos dizer que a plasticidade adaptativa das aranhas transcende aspectos biogeográficos amplos, influenciando os padrões de diversidade observados em escalas espaciais de maior resolução. Na escala do meso e micro-habitats, as heterogeneidades estruturais das plantas assumem então um protagonismo, relacionadas aos benefícios diretos ou indiretos oferecidos às aranhas. Dois componentes estruturais das plantas se destacam dentre aqueles que podem influenciar os padrões de diversidade e abundância: um componente físico que seleciona organismos aptos a ocuparem esses espaços e um componente trófico de facilitação na disponibilidade de alimento. Obviamente, tais componentes podem atuar em conjunto. Portanto, as plantas podem oferecer às aranhas uma grande variedade de abrigos, condições favoráveis de microclima, pontos de ancoragem para teias de captura de presas e oportunidades de uso de forrageamento de diferentes métodos (GONZAGA et al., 2007; VIEIRA; GONZAGA, 2017; VASCONCELLOS-NETO et al., 2017). Os efeitos dessa interação aranha-planta podem, inclusive, contemplar elementos mutualísticos, representados pelo efeito indireto às plantas de redução da intensidade de herbivoria (WHITNEY, 2004; GONZAGA et al., 2007; ROMERO et al., 2008; VASCONCELLOS-NETO et al., 2017).

O objetivo principal desse estudo é de analisar como a variação fenológica de *Eryngium pandanifolium* irá alterar nas comunidades de aranhas que utilizam essa planta como recurso, uma vez que esta planta tende a mudar bastante no seu período reprodutivo. O trabalho consiste em cinco perguntas que foram divididas em diferentes delineamentos amostrais e foram tratadas separadamente ao longo do estudo.

O primeiro bloco tem o objetivo de medir os efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas, sendo que a hipótese de trabalho é que o sucesso de ocupação das aranhas nas plantas é diretamente proporcional à complexidade do sistema.

O segundo bloco é bastante semelhante ao primeiro mas visa medir os efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas, a hipótese nesse caso prevê que o sucesso de ocupação das aranhas nas plantas é diretamente proporcional à complexidade do sistema, sendo amplificada com o incremento de subsídios tróficos ao sistema (visitantes florais).

O terceiro bloco tem a finalidade de medir o efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas, a hipótese assume que a assembleia de aranhas associadas aos gravatás é reflexo de uma dinâmica temporal de longa duração.

O quarto bloco busca medir o efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências, neste caso a hipótese é que existe um efeito sinérgico do aumento da complexidade estrutural das plantas ao longo de sua fenologia com potencial subsídio trófico manifestado pela atratividade de visitantes florais nas plantas em reprodução.

O quinto e último bloco é sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno, a hipótese assume que o papel de moderação microclimática dos gravatás acaba selecionando grupos de aranhas mais sensíveis às variações das condições locais, refletindo em uma fauna específica para este tipo de sistema quando comparado com os habitats adjacentes

4. Capítulo único

Efeito da dinâmica morfológica de *Eryngium* ao longo de sua fenologia e sua relação com a fauna de aranhas associadas

Pedro Gonzalez Bassa, Camila Abel da Costa, Luiz Ernesto Costa-Schmidt, Sebastian Felipe Sendoya Echeverry*

Universidade Federal de Pelotas, Instituto de Biologia, Capão do Leão - RS, Brasil, Campus Universitário, S/N., Caixa Postal 345, 96010-900 Capão do Leão, RS, Brasil.

*Autor correspondente: sebasendo@gmail.com

Resumo

Grande parte das investigações envolvendo interações aranha-planta em território brasileiro foram realizados em sistemas florestais, com poucos estudos conduzidos em áreas campestres do bioma Pampa. Plantas em formato de roseta compõem um importante elemento da paisagem do Pampa, sendo majoritariamente representadas por espécies do gênero *Eryngium* (Apiaceae), popularmente conhecidos como gravatás ou caraguatás. Neste trabalho, investigamos como a dinâmica fenológica do gravatá-do-banhado, *Eryngium pandanifolium*, interfere sobre a diversidade e abundância das espécies de aranhas associadas. Cinco pontos foram analisados: (1) efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas; (2) efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas; (3) efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas; (4) efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências; (5) sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno. Aranhas tecedoras apresentaram relações independentes da heterogeneidade estrutural ou de subsídio tróficos dos gravatás em todos os cinco blocos de amostragem feitos para responder cada um dos cinco pontos supracitados. O incremento da heterogeneidade estrutural teve efeito sobre as aranhas cursoriais em quase todos os blocos de amostragem, exceto para o segundo bloco de amostragem. A análise integrada sobre os dados aqui apresentados nos indica que o sistema composto pelos gravatás e sua fauna associada é dinâmico, heterogêneo e complexo. Percebemos em nossa série de amostragens que a resposta das aranhas frente a heterogeneidade estrutural dos gravatás e sua atratividade de recursos tróficos dependeu do tipo de estratégia de forrageamento adotado pelas aranhas.

Palavras-chave: variação fenológica; Araneae; arquitetura; Pampa

4.1. Introdução

Um exemplo do efeito da estrutura do hábitat sobre a comunidade associada envolve a arquitetura do componente vegetal e os organismos que dependem dele (LAWTON, 1983; SCHEIDLER, 1990). As características estruturais das plantas interferem sobre a abundância e diversidade de uma infinidade de organismos associados, principalmente os artrópodes (GONZAGA et al., 2007; VIEIRA; GONZAGA, 2017). É pela modulação da disponibilidade de espaços físicos dentro das plantas que a coocorrência de diversas formas de vida entre suas estruturas se torna viável (SCHEIDLER, 1990; ROMERO; VASCONCELLOS-NETO, 2005).

Muitas plantas mudam sua arquitetura ao longo das estações, como consequência de processos biológicos que acabam definindo padrões fenológicos característicos (RICKLEFS, 2008; LEVIN et al., 2009). Um processo biológico importante é a reprodução, que no caso das angiospermas envolve o investimento em estruturas reprodutivas com características morfológicas próprias. Na perspectiva da fauna associada, isso pode significar novos sítios de ocupação, bem como uma nova gama de oferta de recursos tróficos e seus efeitos diretos e indiretos (VIEIRA; GONZAGA, 2017). Assim, um potencial efeito da dinâmica fenológica de uma planta sobre os organismos associados é a possibilidade de uma sincronia das dinâmicas fenológicas plantas com padrões de diversidade da fauna associada, sendo mais evidente este efeito em sistemas onde há uma forte dependência da fauna sobre os recursos disponibilizados pelas plantas.

No caso de organismos predadores, os efeitos da dinâmica fenológica podem contemplar aspectos estruturais – disponibilidade de novos sítios de ocupação – mas principalmente tróficos – oferecimento de novos recursos ou ao menos aumento na disponibilidade dos já existentes (LAWTON, 1983; SCHEIDLER, 1990; VIEIRA; GONZAGA, 2017). Por exemplo, Romero; Vasconcellos-Neto (2005) observaram que modificações na estrutura física de

uma espécie de bromélia (*Bromelia balansae*, Bromeliaceae) interferia no sucesso de ocupação e estabelecimento de uma espécie de aranha (*Psecas chapoda*, Salticidae).

Os resultados apresentados por Romero; Vasconcellos-Neto (2005), apesar de focado em um par de espécies, pode ser extrapolado para aranhas como um todo. Aranhas são organismos sensíveis as características da arquitetura das plantas, incluindo casos extremos de interações íntimas espécie-específicas (vide o exemplo de ROMERO; VASCONCELLOS, 2005). No entanto, são os padrões em escala mais ampla que mais se destacam. Por exemplo, a associação de alguns grupos de aranhas com plantas que apresentam uma organização foliar em forma de roseta seguem padrões claros e convergentes para este tipo de estrutura vegetal (VASCONCELLOS-NETO et al., 2017). Gonçalves-Souza et al. (2011) relacionaram a arquitetura de diversas espécies de bromeliáceas com as comunidades de aranhas, identificando que a heterogeneidade arquitetônica das plantas teve efeitos contrastantes sobre as diferentes estratégias de forrageamento das aranhas. A riqueza de aranhas com hábitos de caça que dependem de teias para captura de presas foi menor do que a riqueza de aranhas com hábitos de caça mais ativos (cursoriais) dentro deste tipo de estrutura vegetal (GONÇALVES-SOUZA et.al., 2011).

As características das interações aranha-plantas tornaram estes sistemas muito valiosos para testar hipóteses ecológicas nos mais variados níveis de organização ecológica (VASCONCELLOS-NETO et. al., 2017; SOUSA-LOPES et. al., 2019; DA SILVA BOMFIM et. al., 2021). Para além das questões biológicas, características operacionais permitem que amostragens robustas sejam realizadas em curto espaço de tempo, além de manipulações experimentais em campo que permitem compreender com maior resolução o efeito dos componentes bióticos e abióticos sobre os padrões de diversidade das aranhas.

Grande parte das investigações envolvendo interações aranha-plantas em território brasileiro foram realizados em sistemas florestais (SOUSA-LOPES et. al., 2019; DE OMENA et. al., 2017; VASCONCELLOS-NETO et. al., 2017; MORAIS-FILHO; ROMERO, 2010; ROMERO et. al., 2006;), com poucos estudos conduzidos em áreas campestres do bioma Pampa (DA SILVA BOMFIM et. al.,

2021). Plantas em formato de roseta compõem um importante elemento da paisagem do Pampa, sendo majoritariamente representadas por espécies do gênero *Eryngium* (Apiaceae), popularmente conhecidos como gravatás ou caraguatás (Figura 1).

A relação dos gravatás na sua matriz campestre é muito marcante, pois são facilmente identificáveis, formando touceiras que servem de abrigo para vários organismos, que utilizam estas plantas como refúgio, especialmente em cenários sujeitos a queimadas e ao pastejo (FIDELIS et. al., 2008; FIDELIS et.al., 2009; CAMPOS, 2010; DA SILVA BOMFIM et.al., 2021). Uma das espécies do gênero *Eryngium*, a *Eryngium horridum*, que geralmente é considerada uma espécie daninha pelos agricultores, tem um importante papel ecológico Campos Sulinos do Brasil. Altas abundâncias de *E. horridum* certamente diminuirão a qualidade da pastagem, mas a espécie é um microhabitat importante para várias espécies de gramíneas palatáveis e, portanto, fonte de novos potenciais colonizadores. Portanto, o valor ecológico desta espécie deve ser considerado quando os planos de manejo para áreas de pastagem são desenvolvidos (FIDELIS et. al., 2009).

Neste trabalho, investigamos como a dinâmica fenológica do gravatá-do-banhado, *Eryngium pandanifolium* Cham.; Schlttd, interfere sobre a diversidade e abundância das espécies de aranhas associadas. O gravatá-do-banhado apresenta um ciclo reprodutivo com fenologia marcada, onde os indivíduos maduros desenvolvem suas inflorescências entre dezembro e junho. Essa amplitude de período para o desenvolvimento das estruturas reprodutivas amplia o grau de heterogeneidade estrutural das plantas na população. Assim, para um mesmo período do ano, podemos encontrar indivíduos nos mais variados momentos de sua fenologia.

Através de uma abordagem experimental seguida de amostragens em campo, avaliamos separadamente as origens dos efeitos observados na fauna de aranhas associadas. Assumimos a existência de dois componentes que podem atuar em sinergia: um componente estrutural explícito, de efeito direto sobre as aranhas e representado pela arquitetura da planta; um componente trófico indireto, desencadeado pelas mudanças estruturais das plantas que

atraem uma série de espécies que servirão como fonte de alimento para as aranhas.

Os tratamentos experimentais foram organizados de maneira a responder uma série de questões que conjuntamente tentam desvendar o efeito da dinâmica fenológica dos gravatás sobre a assembleia de aranhas associadas: (1) efeitos de longo prazo da complexidade de habitat sobre as aranhas; (2) efeitos de curto prazo da complexidade de habitat sobre as aranhas; (3) efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas; (4) efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências; (5) sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno.



Figura 1. Exemplar de *Eryngium pandanifolium* em estágio maduro, apresentando uma inflorescência bem desenvolvida e desabrochada em comparação ao tamanho a de uma pessoa.

4.2. Materiais e métodos

4.2.1. Área de estudo

Realizamos os experimentos e amostragens durante os meses de novembro de 2019 e fevereiro de 2020, em uma área de campo aberto,

pertencente ao Hospital de Clínicas Veterinárias da Universidade Federal de Pelotas, no município de Capão de Leão, Rio Grande do Sul, Brasil (31°80'S – 52°41'W), com cerca de 109 mil metros quadrados. A área de estudo encontra-se no Bioma Pampa e o clima desta região é o subtropical úmido, composto por quatro estações climáticas bem definidas (MORENO, 1961; KUINCHNER ; BURIOL, 2001). O período em que realizamos o estudo foi caracterizado pela escassez de chuva para a região, tendo sido o registro mais extremo dos últimos 10 anos (Anexo 1).

A área de estudo está inserida em uma matriz campestre. Vegetações arbustivas densas, típicas de restinga, formam pequenas manchas ao longo do campo. O relevo do local propicia a formação de banhados em épocas mais chuvosas, sendo a maioria drenado naturalmente quando na ausência de um aporte de chuva por conta do solo arenoso. Há, no entanto, alguns banhados perenes, que desaparecem apenas nas épocas mais secas do verão.

4.2.2. Sistema de estudo

A espécie *Eryngium pandanifolium* Cham.; Schltd possui uma estrutura em formato de roseta bastante característico para o gênero. Operacionalmente, caracterizamos a estrutura arquitetônica dos gravatás em duas partes principais: uma parte somática e uma parte reprodutiva. A parte somática compõe a estrutura basal (base), contendo as folhas em formato de roseta longas, estreitas e com as bordas com espinhos serrilhados. Tais espinhos conferem proteção contra herbívoros de grande porte (mamíferos herbívoros), mesmo em campos com elevada intensidade de pastagem (Figura 1) (Karina Maculan, 2007, dados não publicados). A parte reprodutiva do gravatá-do-banhado é composta por um caule ereto, rígido, de onde pendem inflorescências em formato de panícula ao longo da metade superior desta estrutura, podendo atingir até quatro metros de altura.

A distribuição dos gravatás-do-banhado na área de estudo segue um padrão agregado, com maior densidade sobre as áreas alagadas. Durante as épocas mais secas, estas plantas potencialmente servem como refúgio para a fauna terrestre que depende do microclima mais úmido, condição esta

parcialmente mantida dentro dos reservatórios de água formados na base das folhas da planta.

4.2.3. Delineamento amostral

4.2.3.1. Critérios de escolha das plantas amostradas

Os procedimentos amostrais foram padronizados para todos os grupos experimentais, por essa razão são apresentados antes da descrição do delineamento experimental. Todas as amostragens ocorreram no período da manhã (entre 8h e 12h) e sempre pela mesma equipe de campo.

Cada gravatá-do-banhado amostrado foi considerado como sendo uma unidade amostral independente. As amostragens foram sistematizadas e restritas a plantas que estivessem em um intervalo de tamanho pré-estabelecido. A definição de uma faixa de tamanho das plantas visou atenuar o efeito do tamanho sobre os padrões observados, além de otimizar as estimativas para os modelos avaliados (ver a descrição dos procedimentos de análise mais abaixo). Adotamos o comprimento da folha mais longa como descritor do tamanho da planta. Esta é uma medida tradicionalmente usada em estudos ecológicos envolvendo plantas em formato de roseta, pois apresenta uma alta correlação com o volume da planta (BEYSCHLAG; ZOTZ, 2017). Além disso, testamos previamente estas medidas em plantas da espécie escolhida para este estudo e averiguamos que existe uma relação entre as medidas do diâmetro da base, com o tamanho da folha mais longa, portanto a partir destas medidas, passamos a medir apenas a folha mais longa de cada indivíduo durante as coletas. Adotamos como critério de corte amostrar apenas plantas que tivessem o comprimento da folha mais longa entre 60cm e 100cm.

A escolha das plantas amostradas se deu de forma sistematizada ao longo de transecções lineares (12 transecções no total; média do número de plantas por transecção: 12 plantas; amplitude de variação: 11 a 14 plantas, distância entre as transecções 20m \pm), totalizando em 240 amostragens em 150 indivíduos de *E. pandanifolium*, sendo elas: 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf1), outras 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf2), terceiro

grupo de 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf3), 30 plantas com inflorescência que tivessem toda a altura do eixo principal desenvolvida, mas que não estivesse com as flores abertas e amostradas/manipuladas pela primeira vez (InfLan); as 30 mesmas plantas utilizadas na InfLan, entretanto agora com a inflorescência madura, e que passaram por uma amostragem anteriormente (InfMad1), 30 plantas com a inflorescência madura e amostradas/manipuladas pela primeira vez (InfMad2), as 30 mesmas plantas de SemInf1, após serem manipuladas e terem sido adicionadas inflorescências artificiais (InfArt) e as 30 mesmas plantas de SemInf2, após serem manipuladas e que permaneciam sem inflorescência. Além disso foram amostradas outras 30 amostragens de vegetação arbustiva (Arb) e 30 de vegetação rasteira (Rast) (Anexo 2).

A disposição das transecções na área de estudo foi assistemático, levando em conta a acessibilidade do local e priorizando as áreas de maior densidade de gravatás. A distância entre duas plantas adjacentes em uma transecção que foram utilizadas nas coletas era de pelo menos 10 metros. Todas as plantas amostradas foram marcadas individualmente (fita de cetim contendo a identificação de cada planta), possibilitando o acompanhamento subsequente da planta dependendo do grupo experimental, tendo sua posição georreferenciada. Para cada planta amostrada, registramos o comprimento da folha mais longa, altura da haste da inflorescência (para as plantas que possuíam esta estrutura) e o número de capítulos nas inflorescências (Anexo 2).

Muitas das plantas amostradas estavam em contato direto com outros indivíduos de gravatá, formando agrupamentos que variavam de dois a nove indivíduos. Assim, criamos um fator de classificação binário, classificando as plantas como sendo solitárias ou agrupadas. Para as plantas agrupadas, registramos quantas plantas compunham o agrupamento, e medimos o diâmetro do bloco como um todo, além de pegar a medida da maior folha da planta focal.

Uma série de fatores bióticos e abióticos adicionais foram registrados, na busca de melhor caracterização do contexto ecológico que as plantas estavam inseridas. Do ponto de vista biótico, registramos a ocorrência de outros organismos associados às plantas amostradas (formigas, cochonilhas, anfíbios, etc.), uma vez que a ocupação por alguns deles podem ter efeitos positivos ou

negativos sobre o sucesso de ocupação das aranhas. Fatores abióticos também podem influenciar os padrões de diversidade de aranhas registrados. Por isso, categorizamos as condições de umidade da área em que a planta se encontrava (alagada, pouco alagada ou seca), assumindo a premissa de que este gradiente de umidade tem uma relação negativa com a importância das plantas como refúgio frente as condições microclimáticas – quanto menor a umidade da área, maior a importância da planta como refúgio para a fauna associada.

4.2.3.2. Sobre o registro das aranhas associadas aos gravatás

Em cada uma das plantas, amostramos todas as aranhas que ocupavam tanto a base como o eixo principal da planta (haste e inflorescência) (Figura 2). A amostragem iniciava com um período de busca visual por aranhas na planta, com duração de dois minutos, a uma distância aproximada de dois metros entre o observador e a planta. O objetivo deste procedimento era garantir o registro de espécies mais sensíveis à presença do observador, ou seja, mais predispostas a fugir. Em seguida, o observador se posicionava a um metro de distância da planta, observando por mais um minuto a atividade das aranhas na planta. Por fim, realizamos uma busca ativa por aranhas em toda a planta durante sete minutos, coletando todas as aranhas ali encontradas. O tempo total de observação e amostragem por planta foi de dez minutos. Os tempos foram todos cronometrados, sendo que, para cada evento de coleta de um indivíduo, a contagem era pausada. Acondicionamos as aranhas amostradas em tubos de centrífuga compatíveis com seus tamanhos (tubos de 1,5ml a 15ml), em uma solução de álcool 80%. Cada tudo possuía uma marcação individual, que era registrado nas planilhas de campo como pertencente a planta em questão.

As aranhas foram classificadas quanto ao estágio de desenvolvimento (jovens ou adultas), quanto ao sexo (apenas nos indivíduos adultos) e quanto a guilda de forrageamento a que pertencia (tecedoras ou cursoriais; *sensu* UETZ et. al., 1999; HÖFER; BRESOVIT, 2001; CARDOSO et al., 2011). O grau de resolução taxonômica dependeu do estágio de desenvolvimento dos indivíduos, dado que as diagnoses das espécies em aranhas só são possíveis para os indivíduos adultos. Para indivíduos adultos, a resolução chegou em nível específico, enquanto os juvenis foram classificados em nível de família de acordo

com as diferenças morfológicas conspícuas em observação em um estereomicroscópio (PHX-L-60-B) (BRESOVIT et. al., 2007; BUCKUP et. al., 2010). Apesar de termos identificado todos os indivíduos na maior resolução taxonômica possível, todas as análises apresentadas aqui dizem respeito à classificação das aranhas em guildas de forrageamento, os dados referentes a taxonomia serão abordados em estudos futuros.

Aranhas que porventura escaparam durante a tentativa de coleta foram contabilizadas (~ 6% das aranhas registradas), onde o grau de resolução de suas identificações taxonômicas dependeu do quão conspícua era a aranha em seus caracteres diagnósticos.

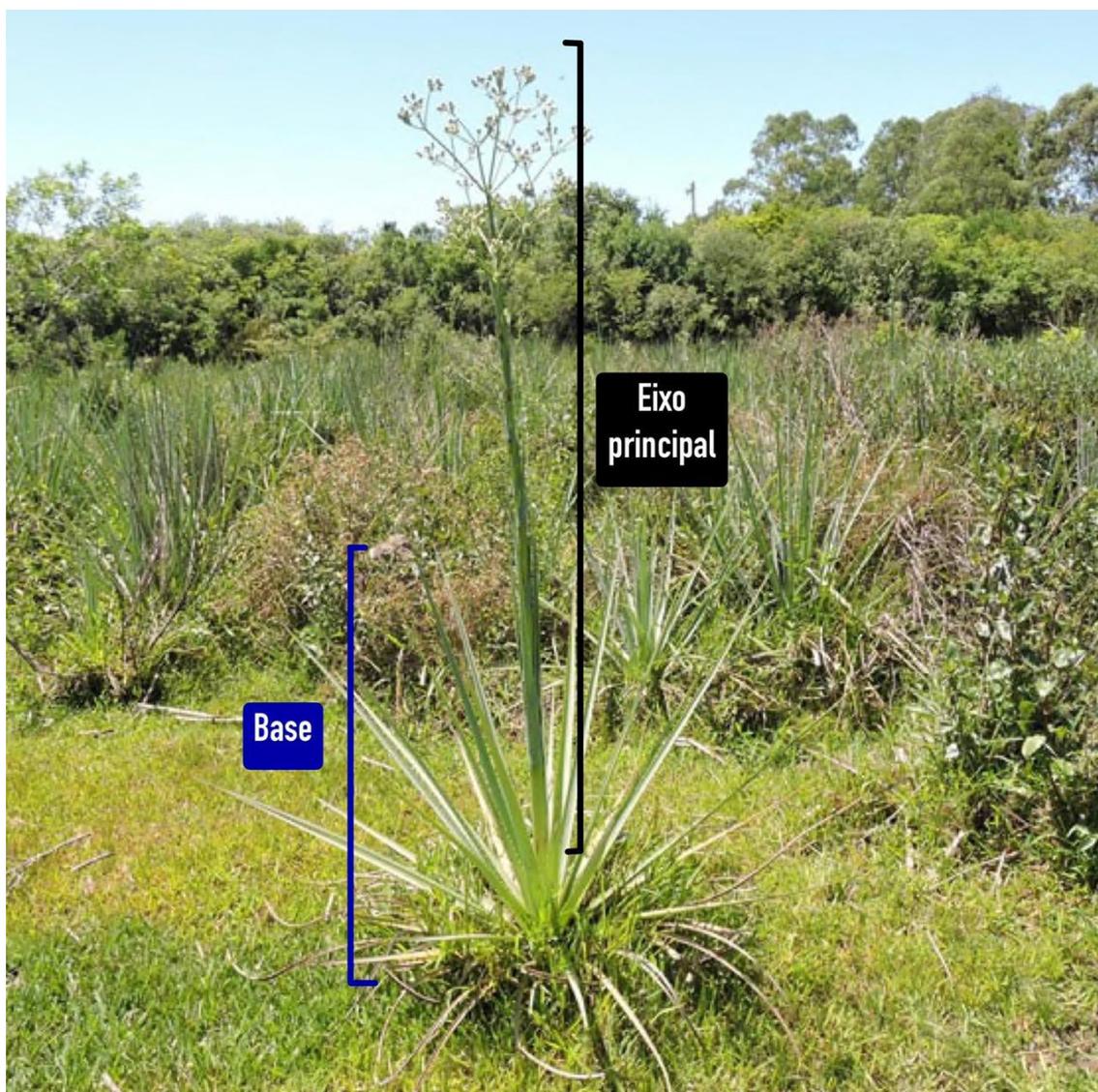


Figura 2. Fotografia de um espécime de *Eryngium pandanifolium* em estágio reprodutivo e demonstrando como foram divididas as partes da planta. Base da planta: composta pelas folhas desconectadas do eixo principal, também referida ao longo do texto como sendo a parte vegetativa da planta; Eixo principal: haste que dá suporte à inflorescência.

4.2.4. Delineamento experimental

Realizamos ao longo do estudo uma série de amostragens em condições naturais (sem manipulação) e em condições experimentais em campo. Todas as manipulações ocorreram nas plantas, através da modificação da estrutura física da planta por adição de elementos artificiais, com o intuito de modular a heterogeneidade estrutural do sistema. A combinação dos dados de diferentes tratamentos experimentais nos permite avaliar a contribuição de diferentes fatores sobre a diversidade e abundância da assembleia de aranhas associadas às plantas. Os dados obtidos foram organizados em blocos de amostragem, cujos tratamentos e objetivos estão descritos abaixo (no Anexo 2 apresentamos um diagrama de como foram organizados os grupos experimentais ao longo do período de estudo).

4.2.4.1. 1º bloco: efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas

O objetivo foi de analisar como a heterogeneidade estrutural derivada da mudança fenológica da planta afeta a presença de grupos funcionais de aranhas presentes na base da planta (roseta), bem como a variação na abundância de aranhas como um todo. Os dados correspondentes a esta etapa foram exclusivamente obtidos pela amostragem de plantas não manipuladas. Dessa forma, os dados provenientes destes tratamentos refletem a dinâmica temporal natural do sistema. A hipótese de trabalho é que o sucesso de ocupação das aranhas nas plantas é diretamente proporcional à heterogeneidade do sistema.

Amostramos 90 plantas distribuídas em três estágios reprodutivos (30 plantas/grupo), tendo como referência o desenvolvimento das inflorescências. O primeiro grupo foi caracterizado por plantas em estágio exclusivamente vegetativo, ou seja, contendo apenas a base das plantas, sem inflorescência (SemInf1; Figura 3A). Este é o grupo de menor heterogeneidade estrutural. O segundo grupo foi composto por plantas em estágio fenológico transitório, possuindo inflorescências em desenvolvimento incompleto (InfLan1; Figura 3B). Neste grupo, temos uma situação de aumento da heterogeneidade estrutural do sistema sem que haja atração de recursos tróficos para as aranhas. O terceiro grupo contemplava as plantas com inflorescência completamente desenvolvidas

(InfMad2; Figura 3C), caracterizando assim o aumento da heterogeneidade estrutural do sistema acompanhado da premissa de atração de recursos tróficos para as aranhas.

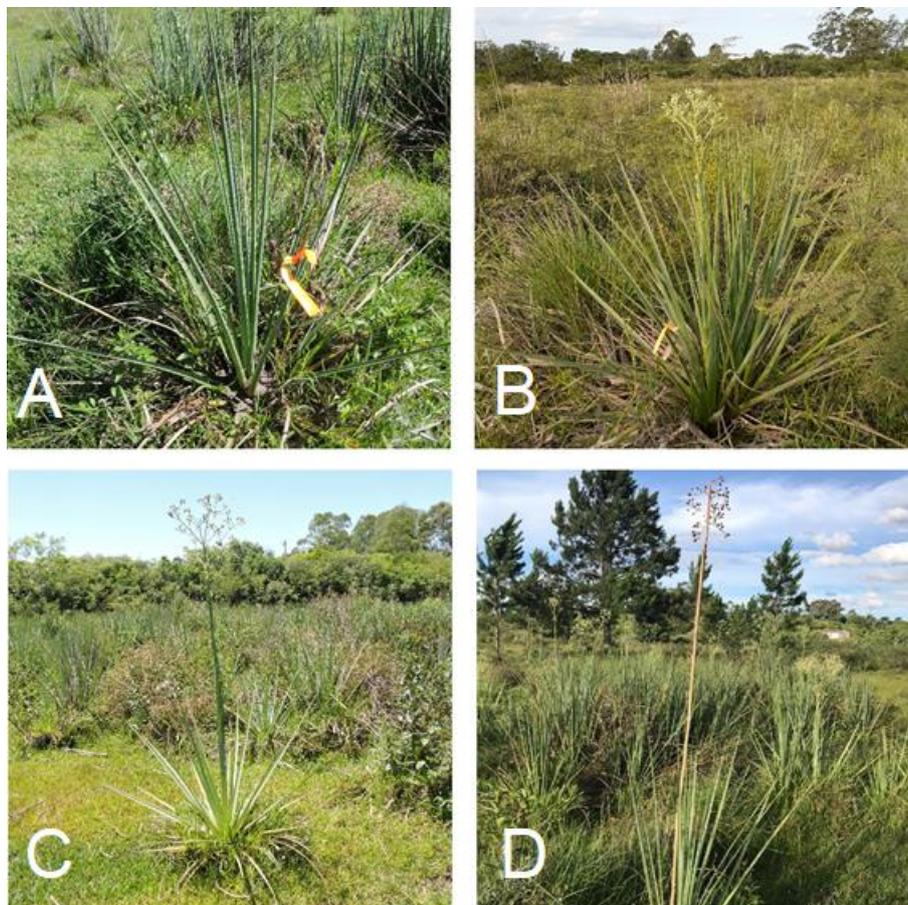


Figura 3. Exemplos de *Eryngium pandanifolium* em diferentes estágios: A) estado inicial, apresentando apenas as folhas; B) estágio intermediário, com a inflorescência em crescimento; C) estágio maduro, com a inflorescência completamente desenvolvida e desabrochada e D) planta no estágio inicial, porém com a inserção de uma inflorescência artificial.

4.2.4.2. 2º bloco: efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas

O objetivo desta etapa foi similar ao da etapa anterior, mudando apenas a quantidade de tempo para que a heterogeneidade estrutural do sistema exercesse seus efeitos sobre a assembleia de aranhas. Assim, os dados provenientes destes tratamentos refletem a dinâmica temporal de curto prazo sobre o sistema. A hipótese de trabalho aqui avaliada prevê que o sucesso de ocupação das aranhas nas plantas é diretamente proporcional à

heterogeneidade do sistema, sendo amplificada com o incremento de subsídios tróficos ao sistema (visitantes florais) (Figura 4).

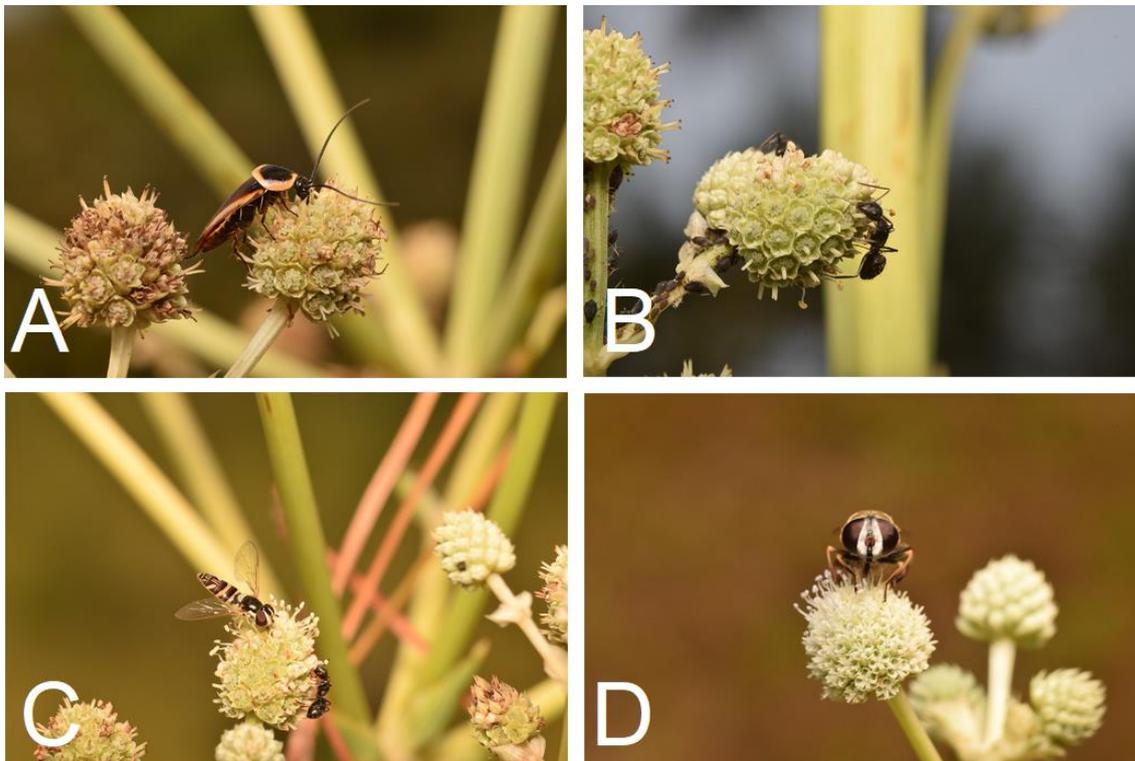


Figura 4: Alguns representantes de visitantes florais de *Eryngium pandanifolium* A) Blattodea; B) *Camponotus termitarius*; C e D) Diptera.

As comparações deste bloco de análise consideraram 90 plantas, divididas em três grupos (30 plantas/grupo) e que sofreram algum tipo de manipulação inicial. Inicialmente, removemos todas as aranhas que estavam dentro de cada uma das 90 plantas, através da coleta ou do afastamento dos indivíduos. Esta remoção ocorreu entre 36 e 41 dias antes das amostragens de análise. Dessa forma, o tempo disponível para a ocupação dos grupos experimentais pelas aranhas foi o mesmo entre os grupos.

O primeiro grupo experimental foi composto por plantas em estágio vegetativo (apenas a base), representando o grupo de menor heterogeneidade estrutural (SemInf4; Figura 3A). O segundo grupo foi composto por plantas inicialmente em estágio vegetativo, mas tiveram adicionadas inflorescências artificiais (InfArt; Figura 3D). Neste grupo, simulamos apenas o efeito estrutural das inflorescências. O terceiro grupo foi composto por plantas que estavam inicialmente com as inflorescências imaturas, mas com as flores totalmente desenvolvidas no momento da amostragem de análise (InfMad1; Figura 3C).

Assumimos que este terceiro grupo represente o efeito conjunto do aumento da heterogeneidade estrutural com a atratividade de visitantes nas inflorescências.

As inflorescências artificiais foram manufaturadas utilizando materiais que melhor simulassem as características físicas das inflorescências naturais. Como eixo central, utilizamos varas de bambu secas com altura semelhante aos eixos das inflorescências naturais encontradas em campo (~ 1,5 m). Os capítulos que compuseram a parte apical das inflorescências foram extraídos das inflorescências de outra espécie de gravatá, *Eryngium horridum*, que se encontram também em abundância na região e que possuem período de floração diferente de *E. pandanifolium*, se tornando mais viável para a confecção prévia as datas de coleta, sendo que estes foram secos em uma estufa a 60°C, eliminando o efeito de atração de visitantes florais na busca de um recurso alimentar. A fixação dos capítulos nas inflorescências artificiais se deu pela conexão do pedúnculo dos capítulos em perfurações que fizemos no ápice do bambu seco (Figura 5).



Figura 5. A) Inflorescência artificial já colocada em uma planta que não possuía inflorescência; B) Inflorescências artificiais prontas para serem alocadas em campo.

4.2.4.3. 3º bloco: efeito temporal sobre a dinâmica de ocupação das aranhas

Este conjunto experimental teve como objetivo avaliar o efeito da dinâmica natural do sistema ao longo do período de estudo, tendo como referência plantas em uma mesma condição de heterogeneidade estrutural. Testamos aqui uma hipótese que assume que a assembleia de aranhas associadas aos gravatás é reflexo de uma dinâmica temporal de longa duração. Neste cenário, plantas que passaram por algum processo de exclusão da sua fauna, através de manipulações prévias são menos resilientes às condições originais em um curto intervalo de tempo.

Inicialmente, comparamos três conjuntos de plantas, todas em estado vegetativo e não manipuladas (30 plantas/grupo; SemInf1, SemInf2, SemInf3). Cada grupo foi amostrado separadamente dos demais, sendo que o intervalo de tempo entre os grupos foi de aproximadamente um mês. Essa comparação permite que possamos avaliar a estabilidade das características da assembleia de aranhas encontradas nas plantas ao longo do tempo, ou se ela apresenta algum tipo de variação temporal. Para complementar as comparações, agregamos um quarto grupo de 30 plantas em estado vegetativo (SemInf4), que ao contrário das demais, tiveram todas as aranhas removidas um mês antes da amostragem final. O terceiro e quarto grupo de plantas foram amostrados no mesmo período, permitindo a comparação direta entre eles.

4.2.4.4. 4º bloco: efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências

O objetivo deste conjunto de dados foi de avaliar se a ocorrência das inflorescências em estado maduro oferece benefícios tróficos às aranhas ao atrair visitantes florais para as plantas. Para isso, organizamos três grupos experimentais que em conjunto, desacoplam os efeitos estruturais das inflorescências dos efeitos tróficos atribuídos a elas. Nossa hipótese é que existe um efeito sinérgico do aumento da heterogeneidade estrutural das plantas ao longo de sua fenologia com potencial subsídio trófico manifestado pela atratividade de visitantes florais nas plantas em reprodução.

Ao contrário dos objetivos anteriores, as análises discriminam as diferentes partes das plantas, classificadas em base e inflorescência. Assim,

avaliamos também se toda a planta é afetada pelos efeitos estruturais e tróficos promovidos pelas inflorescências.

Organizamos três grupos experimentais (30 plantas/grupo), sendo o primeiro composto por plantas com inflorescências maduras e não-manipuladas (InfMad2). Este grupo contempla, então, características estruturais e atrativas concomitantemente. O segundo grupo foi composto por plantas com inflorescências maduras e que tiveram as aranhas associadas a elas removidas um mês antes (InfMad1). Esse grupo possui as mesmas características do primeiro grupo, exceto pelo tempo disponível para a ocupação das aranhas nas plantas no momento da amostragem. O terceiro grupo foi composto por plantas em estado vegetativo, que tiveram adicionadas inflorescências artificiais no seu centro um mês antes das amostragens finais (InfArt). Este grupo compartilha com o segundo grupo o tempo de ocupação para as aranhas, porém sem incluir o componente de atratividade de visitantes florais.

4.2.4.5. 5º bloco: sobre a complementariedade da assembleia de aranhas dos gravatás em relação ao entorno

Com o intuito de entender o grau de especificidade da assembleia de aranhas associada aos gravatás, comparamos os padrões observados nas plantas com os padrões da vegetação e solo adjacentes aos gravatás. Nossa hipótese assume que o papel de moderação microclimática dos gravatás acaba selecionando grupos de aranhas mais sensíveis às variações das condições locais, refletindo em uma fauna específica para este tipo de sistema quando comparado com os habitats adjacentes.

As amostragens foram realizadas em blocos, tendo como referência os gravatás amostrados, todos em estado vegetativo (SemInf4). Para cada gravatá amostrado, amostrávamos a vegetação arbustiva (Arb) e a vegetação rasteira (Rast) imediatamente adjacente, que constituíram os blocos de amostras. Para as coletas escolhemos as manchas de vegetação mais próximas ao gravatá focal fora de um raio de 5m.

Amostramos 30 blocos de amostras. A vegetação arbustiva apresentava dimensões aproximadas com a do gravatá amostrado, enquanto as amostras da vegetação rastejante contemplavam uma área de 1m²/amostra. As coletas no

estrato arbustivo e na vegetação rasteira foram feitas por coleta manual ativa, seguindo o mesmo procedimento de coleta utilizado para os gravatás.

4.2.5. Procedimento de análise estatística

Para comparar as comunidades de aranhas entre as diferentes categorias de interesse dentro de cada bloco antes mencionado, focamos nos padrões de abundância das duas guildas (cursoriais e tecedoras). Para isto, escolhemos uma abordagem de construção de modelos lineares generalizados (GLMs). Para cada bloco de amostragem construímos modelos considerando independentemente os dados de abundância de cada guilda como variável resposta. Como fator preditor fixo em cada modelo consideramos o grupo ou categoria experimental, com a quantidade de níveis descrito para cada bloco. Em todos os casos o tamanho da planta (estimado com o comprimento da folha maior) foi utilizado na forma de *offset*, o que permitiu controlar o efeito intrínseco que disponibilidade de espaço derivado do tamanho da planta poderia ter nas variáveis respostas. Considerando que as variáveis respostas eram todas do tipo contagem (número de indivíduos) e que não seguiram uma distribuição normal, foi testado para cada modelo as distribuições de Poisson e binomial negativa, a fim de determinar qual se ajustaria melhor aos dados. Como parte da validação dos modelos também construímos uma versão de cada um com correção no cálculo do erro para excesso de zeros (CRAWLEY 2007; BROOKS et. al., 2017). Isto permitiu testar se o excesso zeros poderia estar influenciando os padrões da variável resposta. As comparações destes modelos com o original foram feitas seguindo comparações baseadas no critério de informação de Akaike corrigida para amostras pequenas (AICc) (BURNHAM; ANDERSON 2002) utilizando o pacote *blme* (BOLKER et. al., 2020). A validação dos modelos foi finalizada testando o ajuste à distribuição de erro e a ausência de *overdispersion* utilizando o pacote *DHARMa* (HARTIG 2021), Para testar o efeito da variável fixa, uma vez escolhido o modelo que melhor se ajustava em cada caso, utilizamos comparações de verossimilhança entre modelos concorrentes, calculando as probabilidades a partir da distribuição de chi-quadrado. Como estimativa da quantidade de variação explicada por cada modelo, análogo ao coeficiente de determinação, utilizamos a aproximação de R quadrado de Nagelkerke (1991) utilizando o pacote *performance* (LÜDECKE et. al. 2020). Os

modelos foram construídos com o pacote glmmTMB (BROOKS et. al., 2017). Todas as análises foram efetuadas no ambiente R 2.15.2 (R CORE TEAM 2012).

4.3. Resultados

4.3.1. Dados gerais

Encontramos 509 aranhas em 240 coletas nas plantas de gravatá (média 2,12 aranhas por planta; dp: 1,56), sendo que dentro destas, 166 eram aranhas tecedoras (média 0,69 aranhas por planta; dp: 0,98) e 321 aranhas cursoriais (média 1,34 aranhas por planta; dp: 1,19) e 22 aranhas as quais não foram coletadas e não foi possível a identificação em campo (NC). Quando dividimos os gravatás em duas partes, sendo elas a base e a inflorescência, podemos observar um total de 388 aranhas na base (média 1,62 aranhas por planta; dp: 2,15), sendo estas, 128 tecedoras (média 0,53 aranhas por planta; dp: 0,91) e 260 cursoriais (média 1,09 aranhas por planta; dp: 1,15). Já para a inflorescência foram 99 aranhas (média 0,41 aranhas por planta; dp: 1,04), sendo elas, 38 tecedoras (média 0,16; dp: 0,45) e 61 cursoriais (média 0,25 aranhas por planta; dp: 0,57) (Figura 6)

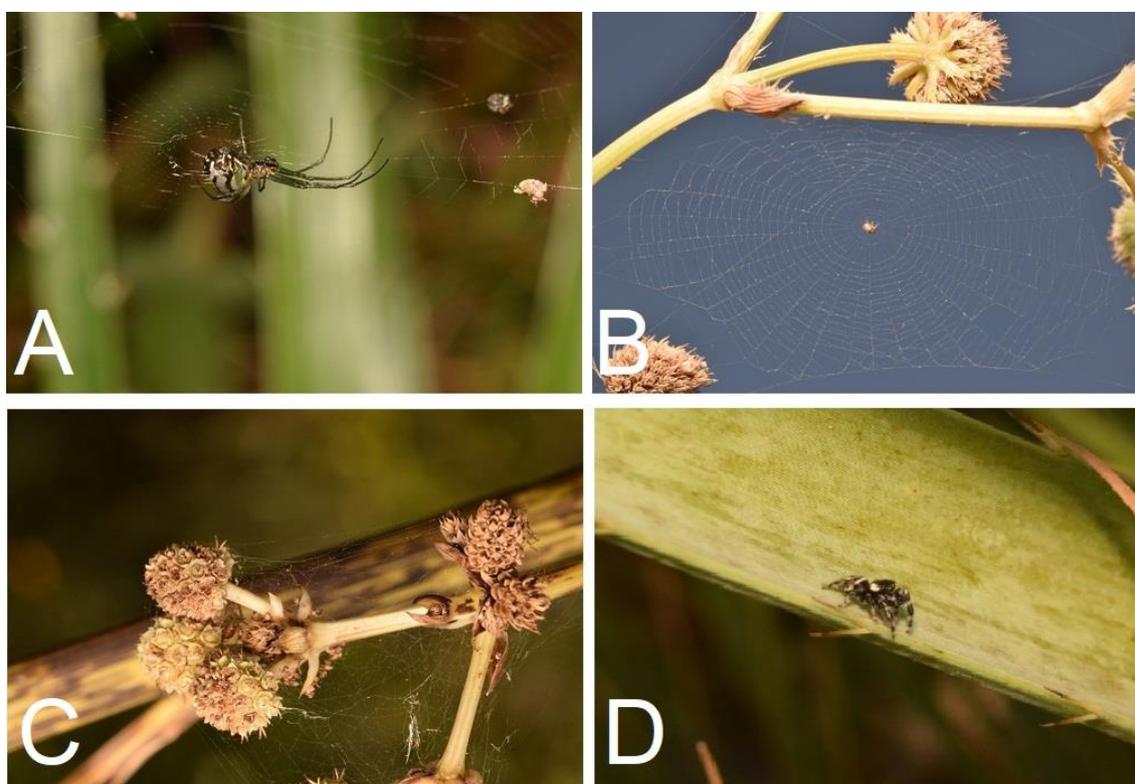


Figura 6: Algumas aranhas e teias que podem ser encontradas em *Eryngium pandanifolium*. A) *Leucauge* sp.; B) Aranha de teia orbicular (não identificada); C) teia irregular construída entre os capítulos da inflorescência; D) Salticidae.

Ainda em relação as coletas nos gravatás, foi possível observar uma riqueza em nível de família de 6 famílias de aranhas tecedoras (Araneidae, Desidae, Linyphiidae, Tetragnathidae, Theridiidae e Uloboridae) e 8 famílias cursoriais (Anyphaenidae, Cheiracanthidae, Corinnidae, Ctenidae, Lycosidae, Salticidae, Sparassidae e Thomisidae). As famílias que apresentaram maior abundância foram Anyphaenidae (204), Araneidae (122) e Salticidae (65) (Anexo 3). Já em relação as espécies/morfoespécies foram registradas 11 espécies/morfoespécies de aranhas tecedoras e 23 espécies/morfoespécies de aranhas cursoriais (Anexo 4).

Em relação as plantas coletadas nos arredores dos gravatás, foram registradas um total de 100 aranhas em 60 amostragens (30 plantas rasteiras (Rast) e 30 plantas arbustivas (Arb)), com média de 1,67 aranhas por planta (dp: 2,14). Dentro destes indivíduos resultou-se em 40 aranhas tecedoras (média 0,67 aranhas por planta; dp: 1,19), sendo 11 em rasteira (Rast) e 29 em arbusto (Arb) e 49 aranhas cursoriais (média 0,82 aranhas por planta; dp: 1,38), sendo 21 em rasteira (Rast) e 28 em arbusto (Arb), foram registradas 11 aranhas que não foram coletadas e não foi possível a identificação em campo.

Em relação as famílias encontradas nas plantas dos arredores dos gravatás foram: 1 família de aranhas tecedoras (Araneidae) para o bloco das rasteiras (Rast) e 4 famílias de aranhas tecedoras (Araneidae, Linyphiidae, Tetragnathiidae, Theridiidae) para o bloco das arbustivas (Arb), enquanto para cursoriais foram obtidas 5 famílias (Cheiracantiidae, Lycosidae, Oxyopidae, Salticidae, Thomisidae) para o bloco das rasteiras (Rast) e 4 famílias (Anyphaenidae, Cheiracanthidae, Salticidae e Thomisidae) para o bloco das arbustivas (Arb), sendo as Araneidae (32), Cheiracanthidae (27) e Salticidae (12) as famílias mais abundantes no geral (Anexo 3). Dentro destas famílias foram encontradas 4 espécies/morfoespécies de aranhas tecedoras (Arb) e 1 espécie/morfoespécies (Rast), já para aranhas cursoriais foram registradas 2 espécies/morfoespécies (Arb) e 4 espécies/morfoespécies (Rast).

No total foram 15 famílias encontradas, sendo as mais abundantes Anyphaenidae (207), Araneidae (154) e Salticidae (77). Uma vez que foram utilizados apenas indivíduos adultos na definição de espécies/morfoespécies, os

mesmos corresponderam a apenas 6,2% das aranhas coletadas, apresentando um total de 39 morfoespécies. As famílias com a maior riqueza de morfoespécies foram Salticidae (9), Araneidae (5), Theridiidae (4) e Thomisidae (4). Além disso foi possível visualizar que as morfoespécies/espécies mais abundantes foram (13) *Arachosia* sp. (Anyphaenidae), (7) *Aysha* sp. (Anyphaenidae) / Salticidae sp. 4 (Salticidae) e (6) *Cheiracanthium inclusum* (Cheiracanthiidae) (Anexo 4).

4.3.2. Resultados dos blocos de amostragem

4.3.2.1. 1º bloco: efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas

A abundância das aranhas tecedoras nas plantas se mostrou independente do aumento de heterogeneidade estrutural do sistema ($p = 0,224$; $R^2 = 0,052$; (Tabela 1)). Entretanto, em relação as aranhas cursoriais, foi possível visualizar uma diminuição na quantidade de aranhas na base das plantas ao longo do desenvolvimento da inflorescência ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,301$;1) (Figura 7). As chances de encontrar uma aranha numa planta no período com inflorescências maduras foram perto de 0.21 com relação ao à categoria sem inflorescências (Tabela A5.1). Estes resultados refutam nossa hipótese de trabalho.

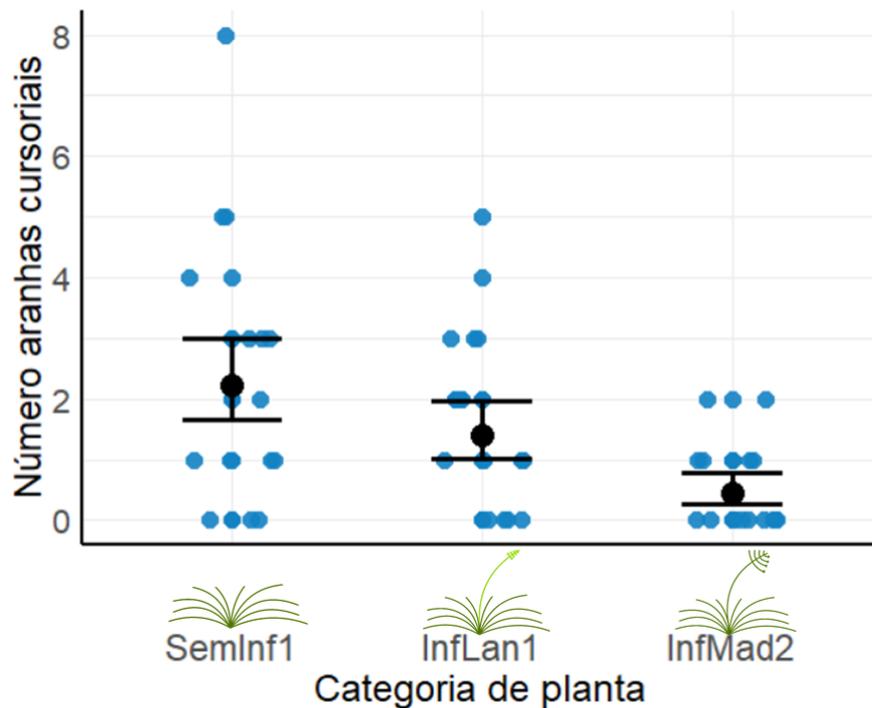


Figura 7. Quantidade de aranhas cursoriais associadas aos indivíduos de *E. pandanifolium* ao longo do desenvolvimento fenológico da planta. Pontos e barras pretas: estimativa do número médio de aranhas e o erro padrão derivados do modelo GLM; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta; SemInf1: plantas sem inflorescência; InfLan1: plantas com inflorescência em desenvolvimento; InfMad2: plantas com inflorescências maduras.

4.3.2.2. 2º bloco: efeitos de curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas

Em plantas nas quais as aranhas associadas foram previamente removidas, tanto as abundâncias das aranhas tecedoras ($p = 0,590$; $R^2 = 0,019$) como das aranhas cursoriais ($p = 0,101$; $R^2 = 0,091$) se mostraram independentes da variação da heterogeneidade do sistema (Figura 8; Tabela).

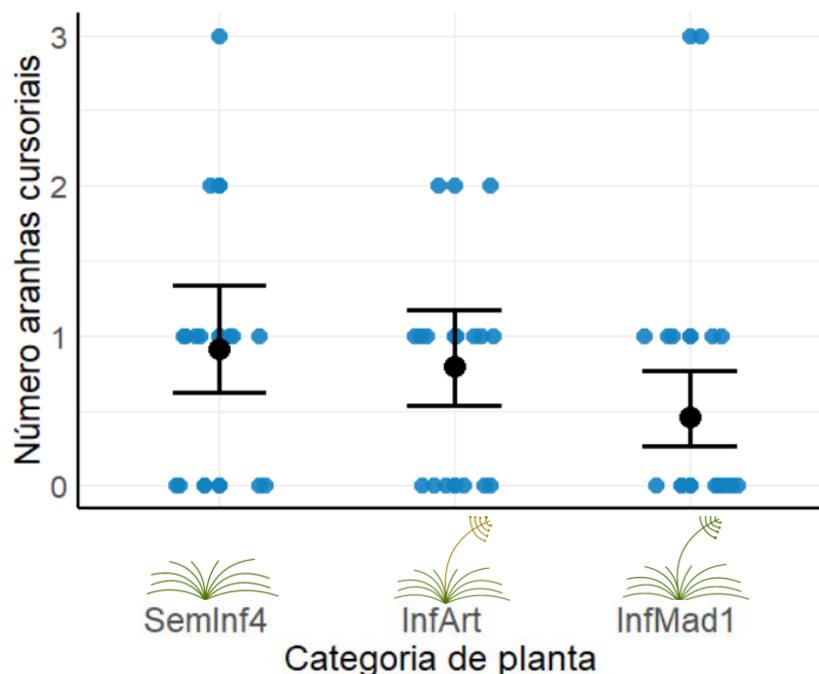


Figura 8. Quantidade de aranhas cursoriais localizadas na base das plantas de *E. pandanifolium* nos diferentes grupos experimentais. Pontos e barras pretas: estimativa do número médio de aranhas e o erro padrão derivados do modelo GLM; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta; InfMad1: plantas com inflorescências maduras que haviam passado pela remoção das aranhas associadas um mês antes da amostragem; InfArt: plantas em estado vegetativo às quais foram adicionadas uma inflorescência artificial; SemInf4: plantas em estado vegetativo que tiveram a fauna de aranhas removida previamente.

4.3.2.3. 3º bloco: efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas

A abundância das aranhas tecedoras independe do momento de colonização das plantas com heterogeneidades estruturais similares ($p = 0,419$; $R^2 = 0,039$), mesmo considerando as plantas que passaram por um processo de remoção de aranhas um mês antes das amostragens. As aranhas cursoriais revelaram uma relação negativa ao longo do período amostral ($p < 0,0001$; $R^2 = 0,259$) (Figura 9; Tabela), com abundâncias similares entre plantas naturais (não-manipuladas) quando comparadas com as plantas que haviam sido manipuladas um mês antes. As chances de encontrar uma aranha numa planta nas categorias amostradas em janeiro foram em torno de 0.4 vezes com relação à categoria amostrada em novembro (Tabela A5.2).

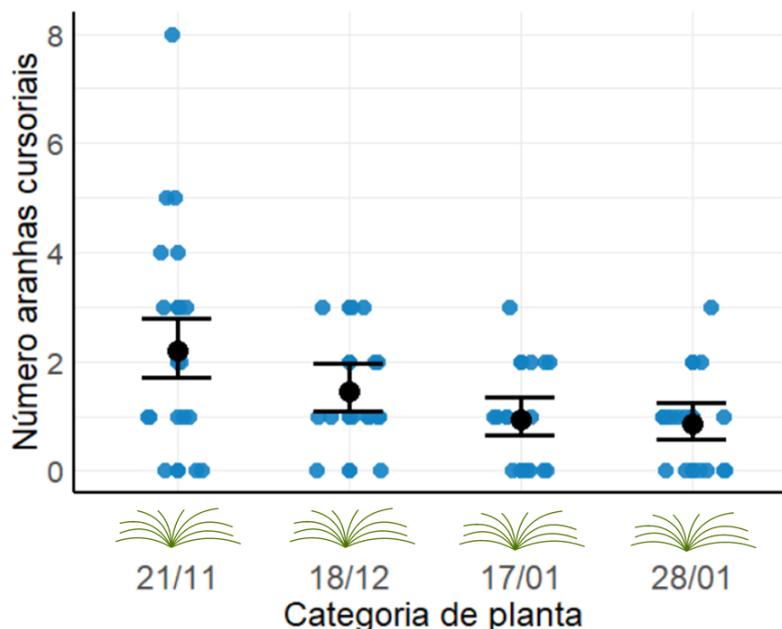


Figura 9. Quantidade de aranhas cursoriais associadas a indivíduos de *Eryngium pandanifolium* em estado vegetativo. Cada data indicada no gráfico corresponde a um conjunto de plantas independentes amostradas ao longo do verão de 2019-2020 (hemisfério sul). As três primeiras datas correspondem as plantas sem manipulação (SemInf1, SemInf2 e SemInf3). A última data corresponde ao grupo de plantas que teve a fauna de aranhas removida previamente (SemInf4, que são as mesmas plantas do grupo SemInf2). Pontos e barras pretas: estimativa do número médio de aranhas e o erro padrão derivados do modelo GLM; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta.

4.3.2.4. 4º bloco: efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências

A presença das inflorescências nas plantas não teve efeito sobre a abundância de aranhas na base das plantas, independente da guilda de forrageamento considerada (tecedoras: $p = 0,711$; $R^2 = 0,012$; cursoriais: $p = 0,1597$; $R^2 = 0,064$). O efeito foi apenas perceptível sobre a abundância de aranhas cursoriais nas inflorescências, com maior número de aranhas nas inflorescências maduras, ou seja, que potencialmente atraíam visitantes florais ($p = 0,003$; $R^2 = 0,313$) (Figura 10; Tabela). As chances de encontrar uma aranha numa planta com inflorescência artificial foi em torno de 0.15 vezes com relação às plantas com inflorescências maduras (Tabela A5.3). Para aranhas tecedoras, novamente não observamos diferenças entre as categorias das plantas ($P = 0,1573$; $R^2 = 0,065$).

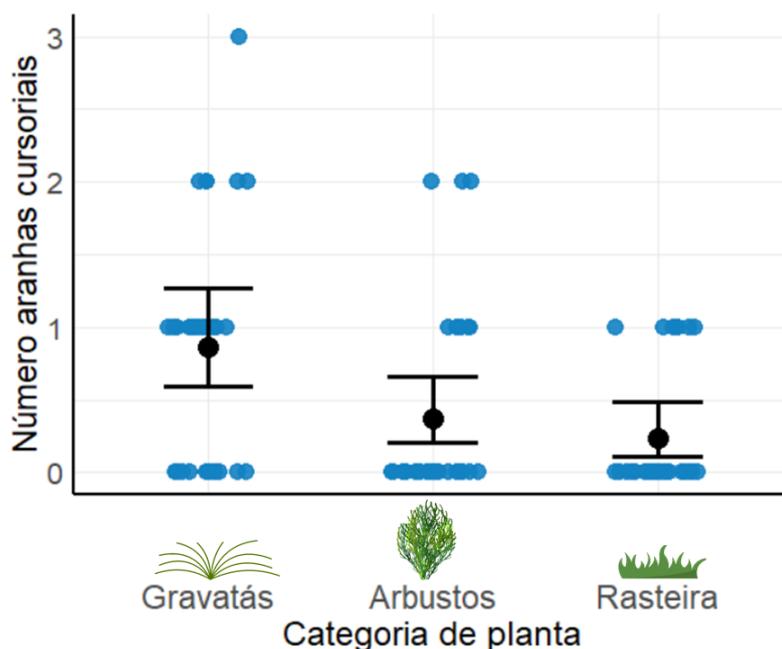


Figura 11. Quantidade de aranhas cursoriais na base das plantas de *E. pandanifolium* (G), arbustos (Arb) e na vegetação rasteira (Rast). Pontos e barras pretas: estimativa do número médio de aranhas e o erro padrão derivados do modelo GLM; Pontos azuis: número de aranhas amostradas em cada planta.

Tabela 1. Resumo estatísticos dos modelos analisados para cada bloco de amostragem (ver texto para a descrição dos blocos de amostragem). χ^2 : valor de chi-quadrado (estatística de referência); g.l.: graus de liberdade; p: valor de significância estatística (critério para significância: valores menores que 0,05); R^2 : coeficiente de determinação do modelo.

Bloco de amostragem	Guilda	χ^2	g.l.	p	R^2
1º bloco	Cursoriais	25,21	2	< 0,001	0,30
	Tecedoras	2,99	2	0,224	0,05
2º bloco	Cursoriais	4,59	2	0,100	0,09
	Tecedoras	1,05	2	0,590	0,02
3º bloco	Cursoriais	23,94	3	< 0,001	0,26
	Tecedoras	2,82	3	0,419	0,04
4º bloco	Cursoriais	11,52	2	0,003	0,31
	Tecedoras	3,70	2	0,157	0,06
5º bloco	Cursoriais	12,29	2	0,002	0,21
	Tecedoras	1,76	2	0,414	0,04

4.4. Discussão

Em linhas gerais, as guildas de forrageamento de aranhas mostraram ter respostas sensivelmente diferentes frente a heterogeneidade estrutural do sistema de estudo. Aranhas tecedoras apresentaram relações independentes da heterogeneidade estrutural ou de subsídio tróficos dos gravatás em todos os blocos de amostragem. Dentro do contexto deste estudo, podemos apenas sugerir que o efeito do aumento da heterogeneidade estrutural pela inclusão da inflorescência é pequeno quando comparada com a própria estrutura física da parte vegetativa. Os gravatás-do-banhado possuem numerosas folhas longas e afiladas, fazendo com que o aumento dos pontos de fixação de teias por parte das inflorescências seja desprezível em termos operacionais. No marco deste estudo, podemos avançar pouco sobre os fatores pelos quais as aranhas tecedoras são influenciadas neste sistema.

Para as aranhas cursoriais, no entanto, obtivemos informações importantes para uma melhor compreensão sobre suas associações com os gravatás em campo. O incremento da heterogeneidade estrutural teve efeito sobre as aranhas cursoriais em quase todos os blocos de amostragem, exceto para o segundo bloco de amostragem, referente aos efeitos de curto prazo da complexidade de habitat sobre as aranhas, onde o efeito da heterogeneidade estrutural desapareceu.

Para um melhor acompanhamento da discussão dos resultados, seguiremos a mesma ordem de apresentação dos blocos de amostragem. Apenas fusionamos as discussões dos dois primeiros blocos por conta da proximidade de sua estrutura experimental. Ao final, apresentaremos considerações finais mais integradas, pois as interpretações de um bloco de amostragem elucidam questões pendentes dos demais blocos avaliados.

4.4.1. Efeitos de longo e curto prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas cursoriais

A relação negativa da heterogeneidade das plantas com a abundância das aranhas cursoriais observada no primeiro bloco refutou nossa hipótese de trabalho. Era esperado um padrão inverso, dado que o aumento da heterogeneidade é acompanhado pelo incremento de uma série de fatores: efeitos positivos em aranhas em outros sistemas (aumento na quantidade de refúgios (ROMERO; VASCONCELLOS-NETO, 2004; ROMERO; VASCONCELLOS-NETO, 2005), formação de novos micro-habitats (MORAIS-FILHO ; ROMERO, 2010; DE OMENA et. al., 2017; DA SILVA BOMFIM et. al., 2021). Muito embora existam estudos voltados para o bioma Pampa, indicando a rápida recolonização em relação as aranhas após queimadas, não temos certeza de que a recolonização se daria do mesmo modo em plantas de *E. pandanifolium* (PODGAISKI et.al., 2013). Com isso para o segundo bloco de amostragem, a ausência de efeito do incremento de heterogeneidade da planta pode estar vinculada ao tempo disponível para a ocupação das plantas pelas aranhas no momento da amostragem, que foi de apenas um mês.

Os padrões divergentes de nossa hipótese inicial, bem como os resultados divergentes entre os blocos de amostragem, podem ser reflexo de questões mais amplas sobre o sistema do gravatá-do-campo. De todas as premissas que utilizamos para sustentar nossas hipóteses, o efeito das plantas como refúgio microclimático pode ter sido subdimensionado, o que explicaria os padrões observados. Se assumirmos que as plantas do gravatá-do-banhado servem como refúgios microclimáticos, e que a matriz de paisagem seja ainda mais inóspita para estas aranhas do que se esperava, o efeito do aumento da heterogeneidade interna do sistema pode ser insuficiente para superar o efeito do isolamento desses refúgios na matriz ecológica local. Entretanto para isso, seriam necessárias pesquisas visando entender melhor estas variáveis micro e macroclimáticas.

A contagem das aranhas se deu majoritariamente na parte vegetativa dos gravatás. Isso traria consequências drásticas sobre nossas interpretações, pois o padrão invertido com a heterogeneidade estrutural da planta pode ser reflexo da ocupação das aranhas cursoriais da região da inflorescência.

Outro fator a ser considerado diz respeito ao efeito de atração de visitantes para as inflorescências. Parte das nossas premissas assume que visitantes possam servir como recursos tróficos para as aranhas. No entanto, alguns destes visitantes (formigas, por exemplo) podem ter outras interações com as aranhas, podendo aumentar a intensidade de competição por recursos no sistema, ou até mesmo impor interações predatórias sobre as aranhas (GASTREICH, 1999; SANDERS; PLATNER, 2006; NAHAS et. al., 2012).

4.4.2. Efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas cursoriais

Os resultados deste bloco de amostragem refutam nossa hipótese de trabalho, que previa a homogeneidade entre os tratamentos não-manipulados. No entanto, observamos uma diminuição sequencial na abundância de aranhas cursoriais ao longo do período do estudo, a ponto de que plantas que passaram por um distúrbio extremos (remoção de toda a fauna de aranhas associada) demonstraram níveis de abundância similares a plantas não-manipuladas amostradas no final do período. Esses dados trazem alguma luz para interpretação dos dados dos dois primeiros blocos (seção anterior).

Como o efeito negativo sobre a abundância das aranhas cursoriais foi observado em tratamentos com a mesma heterogeneidade estrutural, bem como entre tratamentos de heterogeneidades diferentes (primeiro e segundo blocos), é plausível que efeitos externos ao sistema tenham interferido nos padrões observados. O principal fator que levantamos é de cunho climático, dado que a região onde desenvolvemos este trabalho enfrentou um verão atipicamente seco (Anexo 1).

Muito embora estudos apontam plantas do gênero *Eryngium* como uma planta de grande importância para a preservação de diversas espécies (FIDELIS et. al., 2008; FIDELIS et.al., 2009; CAMPOS, 2010; PODGAISKI et. al., 2013; DA SILVA BOMFIM et.al., 2021), o fato de a época em que foram feitas as coletas foram excessivamente secas, pode ter interferido na presença das aranhas uma vez que as mesmas podem sofrer dessecação (FOELIX, 2011; VIEIRA; GONZAGA, 2017), além de que períodos mais secos podem interferir no crescimento das plantas, e este crescimento sendo prejudicado ocorre a diminuição de organismos que seriam atraídos pelas plantas tanto pelos

recursos alimentares quanto os recursos espaciais, podendo afetar inclusive as comunidades de aranhas (VIEIRA; GONZAGA, 2017). Aranhas cursoriais podem ser mais afetadas por efeitos como a seca uma vez que elas utilizam mais energia se movimentando que aranhas tecedoras (COBBOLD; MACMAHON, 2012), além de que algumas aranhas cursoriais constroem tocas para evitar a dessecação, se mantendo “escondidas” por um certo período de tempo e saindo para se alimentar pela noite (FOELIX, 2011), portanto as mesmas estariam mais ausentes nos gravatás em épocas mais secas.

4.4.3. Efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências sobre as aranhas cursoriais

Os resultados deste bloco de amostragem sugerem que o papel sinérgico das inflorescências como estrutura física e como atração de recursos para as aranhas possa ser superestimado. Além disso, percebemos um efeito apenas sobre as aranhas que estavam associadas ao eixo central das plantas. Quando analisadas somente as bases das plantas, a abundância de aranhas cursoriais se manteve semelhante entre os tratamentos.

Tratamentos com plantas com inflorescências maduras apresentaram padrões similares de abundância de aranhas cursoriais, ainda que um destes grupos tenha passado por um evento de remoção de suas aranhas associadas previamente às amostragens. Já o grupo que contribuiu apenas com a estrutura física da inflorescência, não apenas apresentou uma menor abundância de aranhas cursoriais, mas apresentou um grande número de plantas sem nenhuma aranha no eixo central da planta. Em outro estudo, a presença de inflorescências teve um efeito positivo significativo na abundância de aranhas nas quatro espécies de plantas amostradas. Para todas as espécies, o número de aranhas foi maior nos ramos reprodutivos do que nos vegetativos na mesma época do ano (SOUZA; MARTINS, 2004).

Assim, podemos cautelosamente assumir que os efeitos das inflorescências sobre as aranhas associadas são mais evidentes quando a planta está em atividade reprodutiva, sendo os efeitos estruturais de menor ou nenhuma relevância. É importante ter em mente que desconhecemos a

intensidade de atração de visitantes pelas inflorescências, sendo esta avaliação crucial para uma melhor compreensão do funcionamento deste sistema.

4.4.4. Sobre a abundância das aranhas cursoriais dos gravatás em relação ao entorno

O último bloco de amostragem corroborou a hipótese de que os gravatás servem como um importante refúgio para a sua fauna associada. Estas plantas apresentaram uma maior quantidade de aranhas cursoriais em relação às demais plantas presentes nos arredores, reforçando a premissa de que o gênero *Eryngium* apresenta uma grande importância para a preservação de diversas espécies associadas a ele.

A função como refúgio para a fauna associada dos gravatás se mostrou particularmente importante dadas as condições climáticas experimentadas na região do estudo. Não podemos esquecer o papel dos gravatás como refúgio frente às queimadas, as secas e ao pastejo, possuindo um micro hábitat próprio e sendo consideradas plantas fitotelmatas (DONATO; PAGGI, 2008; FIDELIS et. al., 2008; FIDELIS et.al., 2009; CAMPOS, 2010; DA SIVA BOMFIM et.al., 2021).

5. Considerações gerais

Limitações ao nosso estudo são evidentes, dos quais destacamos a amplitude geográfica de nossas amostragens. Nossas justificativas, apesar de importantes e compreensíveis, não atenuam em nada o fato de que se faz necessário investigar os mesmos efeitos em uma escala geográfica mais ampla, evitando assim que efeitos climáticos locais interfiram tão fortemente sobre os padrões observados.

Ainda assim, a análise integrada sobre os dados aqui apresentados nos indica que o sistema composto pelos gravatás e sua fauna associada é dinâmico, heterogêneo e complexo. Percebemos em nossa série de amostragens que a resposta das aranhas frente à heterogeneidade estrutural dos gravatás e sua atratividade de recursos tróficos dependeu do tipo de estratégia de forrageamento adotado pelas aranhas. Aprendemos que várias das premissas que sustentam hipóteses bastantes intuitivas precisam ser mais bem

dimensionadas, seja pela ausência de efeito ou pela necessidade de um melhor entendimento de suas intensidades.

Referências

BEYSCHLAG, Joachim; ZOTZ, Gerhard. Heteroblasty in epiphytic bromeliads: functional implications for species in understorey and exposed growing sites. **Annals of botany**, v. 120, n. 5, p. 681-692, 2017.

BOLKER, B.; TEAM, R. Core. bbmle: Tools for general maximum likelihood estimation. R package version 1.0. 20. In: **R Foundation for Statistical Computing**. 2017.

BRESCOVIT, A. D.; RHEIMS, C. A.; BONALDO, A. B. Chave de identificação para famílias de aranhas brasileiras. **Instituto Butantan**, 2007.

BROOKS, Mollie E. et al. glmmTMB balances speed and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. **The R journal**, v. 9, n. 2, p. 378-400, 2017.

BUCKUP, Erica Helena et al. Lista das espécies de aranhas (Arachnida, Araneae) do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. **Iheringia**. Série Zoologia, v. 100, p. 483-518, 2010.

BURNHAM, Kenneth P.; ANDERSON, David R. A practical information-theoretic approach. **Model selection and multimodel inference**, v. 2, 2002.

CAMPOS, Raúl E. *Eryngium* (Apiaceae) phytotelmata and their macro-invertebrate communities, including a review and bibliography. **Hydrobiologia**, v. 652, n. 1, p. 311-328, 2010.

CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUIÉ, R.; CODDINGTON, J. A. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. **Plos One**. v.6, n.6, p.1-10, 2011;

COBBOLD, S. M.; MACMAHON, J. A. Guild mobility affects spider diversity: links between foraging behavior and sensitivity to adjacent vegetation structure. **Basic and Applied Ecology**, v. 13, n. 7, p. 597-605, 2012.

CRAWLEY, Michael J. **The R book**. John Wiley ; Sons, 2007.

DA SILVA BOMFIM, Leoni et al. The role of a rosette-shaped plant (*Eryngium horridum*, Apiaceae) on grassland spiders along a grazing intensity gradient. **Insect Conservation and Diversity**. v. 14. P. 492-503, 2021

DE OMENA, Paula M.; ROMERO, Gustavo Q. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 94, n. 4, p. 653-662, 2008.

DE OMENA, Paula M. et al. Plant architectural traits influence residence time of a specialist jumping spider. **Journal of Ethology**, v. 35, n. 3, p. 313-316, 2017.

DE OMENA, Paula M. et al. Bromeliads provide shelter against fire to mutualistic spiders in a fire-prone landscape. **Ecological Entomology**, v. 43, n. 3, p. 389-393, 2017

DONATO, Mariano; PAGGI, Analía C. *Polypedilum parthenogeneticum* (Diptera: Chironomidae): a new parthenogenetic species from *Eryngium* L.(Apiaceae) phytotelmata. **Aquatic insects**, v. 30, n. 1, p. 51-60, 2008.

FERREIRA, Pedro MA et al. Long-term ecological research in southern Brazil grasslands: Effects of grazing exclusion and deferred grazing on plant and arthropod communities. **PloS one**, v. 15, n. 1, p. e0227706, 2020.

FIDELIS, Alessandra et al. Effects of disturbance on population biology of the rosette species *Eryngium horridum* Malme in grasslands in southern Brazil. **Plant ecology**, v. 195, n. 1, p. 55-67, 2008.

FIDELIS, Alessandra et al. The ecological value of *Eryngium horridum* in maintaining biodiversity in subtropical grasslands. **Austral Ecology**, v. 34, n. 5, p. 558-566, 2009.

FOELIX, R.F. **Biology of Spiders**. Third edition. Oxford University Press, Oxford, UK. 330 pp, 2011;

GASTREICH, Karin R. Trait-mediated indirect effects of a theridiid spider on an ant-plant mutualism. **Ecology**, v. 80, n. 3, p. 1066-1070, 1999.

GONÇALVES-SOUZA, THIAGO; ALMEIDA-NETO, MÁRIO; ROMERO, Gustavo Q. Bromeliad architectural complexity and vertical distribution predict spider abundance and richness. **Austral Ecology**, v. 36, n. 4, p. 476-484, 2011.

GONZAGA, M.O.; SANTOS, A.J.; JAPYASSÚ, H.F. **Ecologia e Comportamento de Aranhas**. Editora Interciência, Rio de Janeiro, BR, 2007;

HARTIG, Florian. DHARMa: residual diagnostics for hierarchical (multi-level/mixed) regression models. **R package version 0.4.1**, 2021. <https://CRAN.R-project.org/package=DHARMa>

HATLEY, C.L.; MACMAHON, J.A. Spider Community Organization: Seasonal Variation and the Role of Vegetation Architecture. **Entomological Society of America**. v.9, p.632-639, 1980;

HEIKKINEN, MICHAEL W.; MACMAHON, JAMES A. Assemblages of spiders on models of semi-arid shrubs. *The Journal of Arachnology*, v. 32, n. 2, p. 313-323, 2004.

HODGE, M.A. The Implications of Intraguild Predation for the Role of Spider in Biological Control. **The Journal of Arachnology**. v.27, p. 351-362, 1999;

HÖFER, H.; BRESOVIT, Antonio D. Species and guild structure of a Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. **Andrias**, v. 15, p. 99-119, 2001.

KUINCHTNER, A.; BURRIOL, G.A. Clima do Estado do Rio Grande do Sul Segundo a Classificação Climática de Köppen e Thornthwaite. **Disciplinarum scientia**. v.2, n.1, p. 171-182, 2001;

- LAWTON, J.H. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. **Annual Review of Entomology**. v. 28, p. 23-39, 1983;
- LEIBOLD, M.A. The Niche Concept Revisited: Mechanistic Models and Community Context. **Ecology**. v.76, n. 5, p. 1371-1382, 1995;
- LEVIN, S.A. **The Princeton Guide to Ecology**. Princeton University Press, Oxford, UK. pp.742, 2009;
- LOUDA, S.M. Inflorescence Spiders: A Cost/Benefit Analysis for the Host Plant, *Haplopappus venetus* Blake. **Oecologia**. v.55, p.185-191, 1982;
- LÜDECKE, D. et al. Assessment of regression models performance. **CRAN**. 2020. <https://easystats.github.io/performance/>
- MACULAN, K. Estudos taxonômicos e fisiológicos das espécies do gênero *Eryngium* L. (apiaceae – saniculoideae) ocorrentes na área compreendida pelo Campus da Universidade Federal de Pelotas, Capão do leão, Rio grande do Sul. **Trabalho de conclusão de curso (TCC)**. Universidade Federal De Pelotas-UFPEL. Pelotas – RS – Brasil 2007.
- MONTERO, G.; FERUGLIO, C.; BARRERIS, I.M.; The phytotelmata and foliage macrofauna assemblages of a bromeliad species in different habitats and seasons. **Insect Conservation and Diversity**. v.3, p.92-102, 2010;
- MORAIS-FILHO, Jose Cesar; ROMERO, Gustavo Q. Plant glandular trichomes mediate protective mutualism in a spider-plant system. **Ecological Entomology**, p. 485-494, 2010.
- MORENO, J. A. **Clima do Rio Grande do Sul**. Secretaria da Agricultura. Porto Alegre, BR, pp.42, 1961;
- NAGELKERKE, Nico JD et al. A note on a general definition of the coefficient of determination. **Biometrika**, v. 78, n. 3, p. 691-692, 1991.
- NAHAS, Larissa; GONZAGA, Marcelo O.; DEL-CLARO, Kleber. Emergent impacts of ant and spider interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. **Biotropica**, v. 44, n. 4, p. 498-505, 2012.
- NYFFELER, Martin; OLSON, Eric J.; SYMONDSON, William OC. Plant-eating by spiders. **Journal of Arachnology**, p. 15-27, 2016.
- PEARSON, D.E. Invasive plant architecture alters trophic interactions by changing predator abundance and behavior. **Oecologia**. v.159, p. 549-558, 2009;
- PLATNICK, N.I. The world spider catalog, version 22.5. **American Museum of Natural History**. <https://wsc.nmbe.ch/>. Accessed 01 Aug 2021.
- PODGAISKI, Luciana R. et al. Spider trait assembly patterns and resilience under fire-induced vegetation change in South Brazilian grasslands. **PLoS one**, v. 8, n. 3, p. e60207, 2013.

- RICKLEFS, R.E. **The Economy of Nature**. Sixth edition. University of Missouri, US., 2008;
- ROMERO, Gustavo Q.; VASCONCELLOS-NETO, João. Spatial distribution patterns of jumping spiders associated with terrestrial bromeliads. **Biotropica**, v. 36, n. 4, p. 596-601, 2004.
- ROMERO, G.Q.; VASCONCELLOS-NETO, J. The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). **Journal of Animal Ecology**. v.74, p.12-21, 2005;
- ROMERO, G.Q.; MAZZAFERA, P.; VASCONCELLOS-NETO, J.; TRIVELIN, P.C.O. Bromeliad-Living Spiders Improve Host Plant Nutrition and Growth. **Ecology**. v.87, n.4, p. 803-808, 2006;
- ROMERO, G.Q.; SOUZA, J.; VASCONCELLOS-NETO, J. Anti-Herbivore Protection by Mutualistic Spiders and the Role of Plant Glandular Trichomes. **Ecology**. v.89, n.11, p. 3105-3115, 2008;
- RUHREN, S.; HANDEL, S.N. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectarines. **Oecologia**. v. 119, p. 227-230, 1999;
- SANDERS, Dirk; PLATNER, Christian. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food web. **Oecologia**, v. 150, n. 4, p. 611, 2007.
- SCHEIDLER, M. Influence of Habitat Structure and Vegetation Architecture on Spiders. **Zoologischer Anzeiger**. v. 225, n. 5/6, p. 333-340, 1990;
- SOUSA-LOPES, B.; ALVES-DA-SILVA, N.; ALVES-MARTINS, F.; DEL-CLARO, K. Antiherbivore protection and plant selection by the lynx spider *Peucetia flava* (Araneae: Oxyopidae) in the Brazilian Cerrado. **Journal of Zoology**. v. 308, n. 2, p. 121-127, 2019;
- SOUZA, Andrea Lucia Teixeira De; MARTINS, Rogerio Parentoni. Distribution of plant-dwelling spiders: Inflorescences versus vegetative branches. *Austral Ecology*, v. 29, n. 3, p. 342-349, 2004.
- TEAM, R. Core. R 2.15. 2. R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. **www.r-project.org**, 2014.
- UETZ, George W.; HALAJ, Juraj; CADY, Alan B. Guild structure of spiders in major crops. **Journal of Arachnology**, p. 270-280, 1999.
- VASCONCELLOS-NETO, J.; MESSAS, Y.F.; SOUZA, H.S.; VILLANUEVA-BONILA, G.A.; ROMERO, G.Q. Spider-Plant Interactions: An Ecological Approach. **Behaviour and Ecology of Spiders** Contributions from the Neotropical Region. Springer. p. 165, 2017;
- VIEIRA, C.; GONZAGA, M.O. **Behaviour and Ecology of Spiders** Contributions from the Neotropical Region. Springer, 2017;

WHITNEY, K.W. Experimental Evidence that Both Parties Benefit in a Facultative Plant-Spider Mutualism. **Ecology**. v. 85, n. 6, p. 1642-1650, 2004;

Anexo 1. Dados meteorológicos

O verão entre os anos de 2019 e 2020 foi um dos mais secos dos últimos 127 anos para a região de Capão do Leão (Rio Grande do Sul, Brasil), o que pode resultar em dados divergentes dos que seriam percebidos caso as coletas tivessem sido feitas em um ano considerado “normal”. Com isso, achou-se necessário trazer um registro dos dados meteorológicos, obtidos dos últimos 10 anos, e que foram obtidos da Estação Meteorológica Automática instalada no Posto Meteorológico da Sede da Embrapa Clima Temperado - Latitude: 31° 42' S; Longitude: 52° 24' W; Altitude: 57 m (<http://agromet.cpact.embrapa.br/>).

Uma vez que as coletas ocorreram de novembro de 2019 à fevereiro de 2020, calculamos as médias das temperaturas máximas e a média da pluviosidade total dos meses em questão. Com os resultados obtidos dessa base de dados é possível observar que de fato o verão de 2019/2020 foi mais seco que os outros anos em questão (Figura A1. 1).

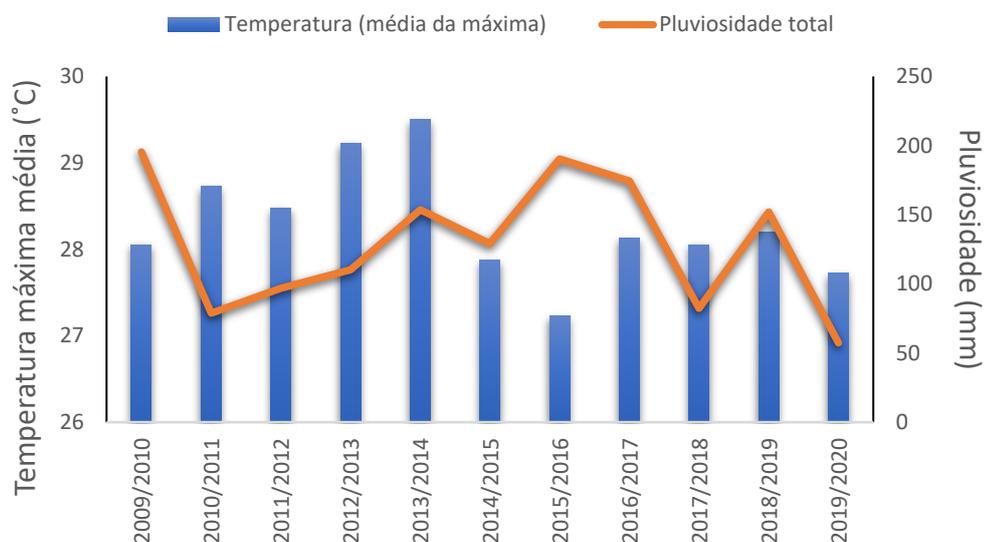


Figura A1. 1. Temperaturas máximas médias (°C) e pluviosidade total ao longo dos últimos 10 verões (2009/2010 até 2019/2020) para a região da área de estudo. Dados obtidos no posto meteorológico da Embrapa Clima Temperado (31°42'S 52°24'W).

Anexo 2. Diagrama das amostragens no tempo

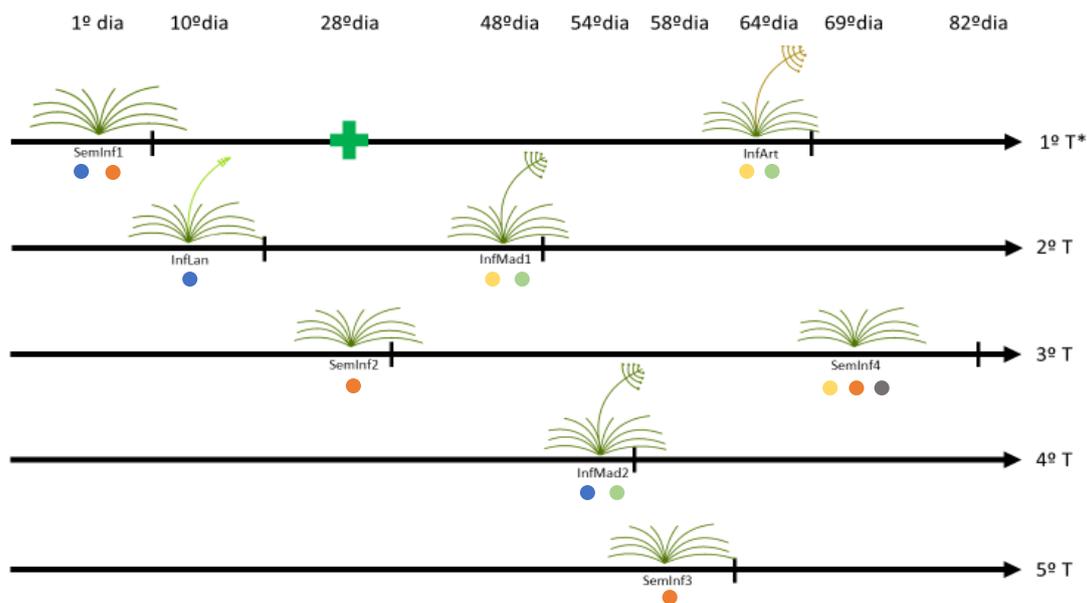


Figura A2. 1. Diagrama apresentando a organização das amostragens ao longo do período de estudo. Acima os dias em que foram iniciadas as coletas de cada tratamento; linhas representam um grupo de plantas específico; cada imagem de planta diz respeito a um tratamento específico. Cores iguais representam grupos que foram utilizados em um mesmo bloco de amostragem. 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf1), outras 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf2), terceiro grupo de 30 plantas sem eixo principal e amostradas/manipuladas pela primeira vez (SemInf3), 30 plantas com inflorescência que tivessem toda a altura do eixo principal desenvolvida, mas que não estivesse com as flores abertas e amostradas/manipuladas pela primeira vez (InfLan); as 30 mesmas plantas utilizadas na InfLan, entretanto agora com a inflorescência madura, e que passaram por uma amostragem anteriormente (InfMad1), 30 plantas com a inflorescência madura e amostradas/manipuladas pela primeira vez (InfMad2), as 30 mesmas plantas de SemInf2, após serem manipuladas e terem sido adicionadas inflorescências artificiais (InfArt) e as 30 mesmas plantas de SemInf2, após serem manipuladas e que permaneciam sem inflorescência. A cruz verde representa a data em que as inflorescências artificiais foram inseridas.

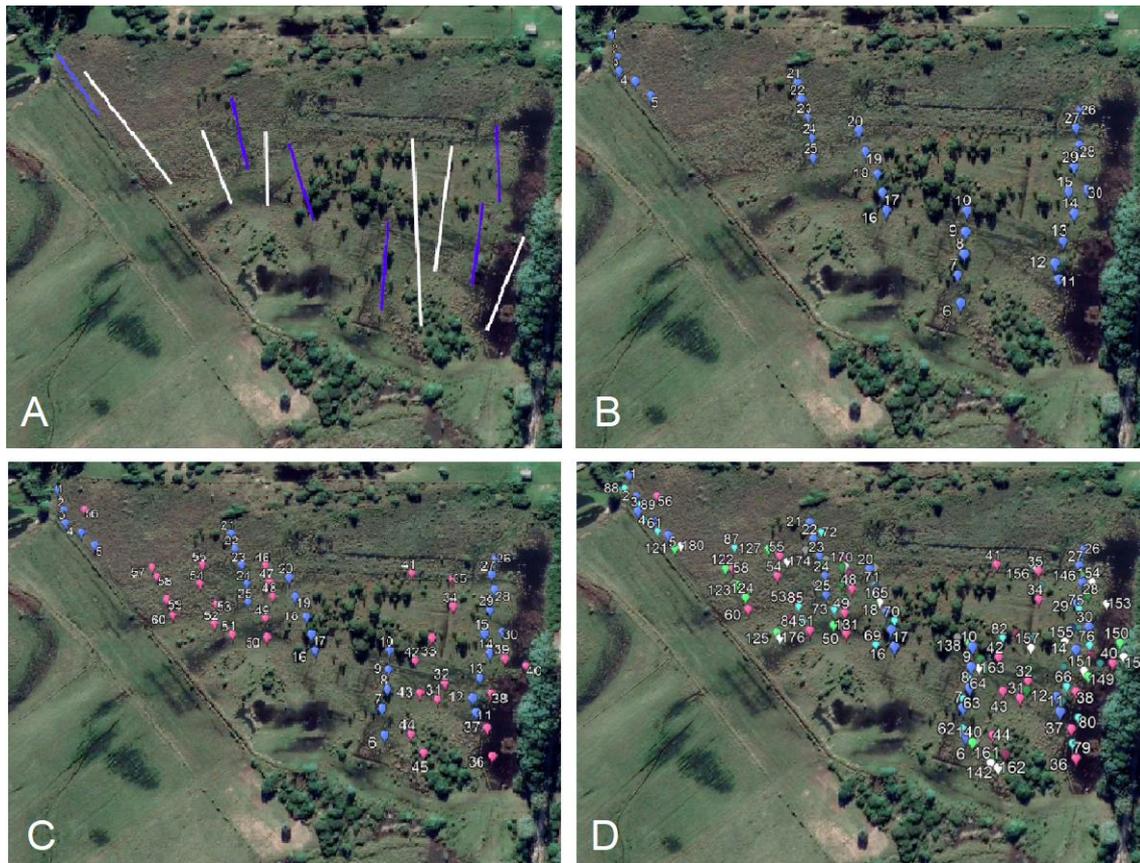


Figura A2. 2. Sistema utilizado para coletar as plantas dos diferentes tratamentos; A) Primeiramente foram selecionados 12 transecções que abrangessem toda a área em que fosse possível fazer a coleta; B) Dentro destas transecções foram aleatorizados os que seriam feitas as coletas do primeiro tratamento; C) Após as primeiras coletas foram utilizadas as transecções restantes para as coletas do segundo tratamento; D) No final foram coletadas as plantas dos tratamentos restantes ou entre as plantas do tratamentos anteriores ou nas mesmas plantas já utilizadas.

Anexo 3. Tabela de abundância por famílias de aranhas

Tabela A3.1. Número total de aranhas (adultas e juvenis) amostradas de cada família e a riqueza de famílias em cada grupo experimental.

Família	Vegetativa				Madura		Imatura	Artificial	Arbustos		Solo		Total
	I	II	III	IV	I	II			coletor	manual	coletor	manual	
Anypheidae	39	33	22	19	17	17	36	21	2	1	-	-	207
Araneidae	10	18	20	8	15	17	10	24	15	6	4	7	154
Cheiracanthiidae	-	2	3	1	6	5	-	2	12	8	5	2	46
Corinnidae	2	1	-	1	-	-	3	-	-	-	-	-	7
Ctenidae	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
Desidae	6	1	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-	10
Linyphiidae	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	2
Lycosidae	5	-	-	-	-	2	4	2	-	-	-	1	14
Oxyopidae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2
Salticidae	12	5	4	5	9	10	17	3	2	2	1	7	77
Sparassidae	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
Tetragnathidae	1	-	-	3	4	1	4	3	-	1	-	-	17
Theridiidae	2	5	1	1	-	1	2	1	3	3	-	-	19
Thomisidae	2	1	-	-	2	2	-	-	1	-	2	1	11
Uloboriidae	3	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	4
Abundância	92	68	53	40	55	60	83	58	36	29	14	21	575
Riqueza	12	9	6	8	6	8	8	8	6	7	5	6	15

Anexo 4. Tabela de abundância por espécie/morfoespécie de aranha

Tabela A4.1. Número total de aranhas adultas amostradas de cada espécie ou morfoespécie e a riqueza em cada grupo experimental.

Espécie	Vegetativa				Madura		Imatura	Artificial	Arbustos		Solo		Total
	I	II	III	IV	I	II		coletor	manual	coletor	manual		
<i>Allocosa</i> sp.	1						1						2
<i>Anelosimus ethicus</i>									1				1
<i>Arachosia</i> sp.	3	1	2		1		4	2					13
<i>Asthenoctenus borellii</i>	1												1
<i>Aysha</i> sp.	3	1				1	2						7
<i>Castianeira</i> sp.	1												1
<i>Castianeira</i> sp.2							2						2
<i>Cheiracanthium inclusum</i>					2	1		1			1	1	6
<i>Conifaber</i> sp.	3							1					4
<i>Corinninae</i> indet.	1						1						2
<i>Eustala saga</i>	1			1	1				1			1	5
<i>Glenognatha lacteovittata</i>	1												1
<i>Guasuctenus longipes</i>	1												1
<i>Lycosa</i> sp.	1												1
<i>Mermessus</i> sp.1										1			1
<i>Metaltella simoni</i>	1						2						3
<i>Metazygia genialis</i>						2							2
<i>Metazygia gregalis</i>			1		1	1		1					4
<i>Micrathena flaveola</i>	1	2			1								4
<i>Misumenops</i> sp.1	1											1	2
<i>Misumenops</i> sp.2						1					1		2
<i>Misumenops</i> sp.3	1												1
<i>Mopiopia</i> sp.							1						1
<i>Ocrepeira galianoae</i>						1							1
<i>Oxyopes salticus</i>											1		1
<i>Polybetes punctulatus</i>		1											1
<i>Salticidae</i> sp.1										1			1
<i>Salticidae</i> sp.3	1												1
<i>Salticidae</i> sp.4	4						3						7
<i>Salticidae</i> sp.5							1						1
<i>Salticidae</i> sp.6	1												1
<i>Salticidae</i> sp.7							2						2
<i>Salticidae</i> sp.8					3	1		1					5
<i>Salticidae</i> sp.9		1		1									2
<i>Sanogasta puma</i>					1								1
<i>Steatoda</i> aff. <i>moesta</i>	1	2											3
<i>Theridion tinctorium</i>								1		1			2
<i>Thymoites</i> sp.	1												1
<i>Tmarus</i> sp.									1				1
Abundância	29	8	3	2	10	8	19	7	3	3	3	3	98
Riqueza	20	6	2	2	7	7	10	6	3	3	3	3	39

Anexo 5. Detalhamento dos modelos escolhidos para cada bloco amostral

Na sequência apresentamos os resultados e detalhamento dos modelos escolhidos após o processo de seleção por AICc e nos quais a variável preditora apresentou efeito significativo na variável resposta. São apresentados os coeficientes brutos, erro padrão e a razão de incidência (e seus intervalos de confiança-IC) associadas a cada nível da variável preditora. Os valores de p representam as comparações dos coeficientes baseadas na distribuição z e usando como ponto de referência (intercepto) o primeiro nível da tabela.

Tabela A5.1. Modelo escolhido para 1º bloco: efeitos de longo prazo da heterogeneidade de habitat sobre as aranhas cursoriais. Este modelo foi construindo assumindo uma distribuição de erro binomial negativa.

Parâmetro	Coefficiente bruto	Erro padrão	Razão de incidência	IC-alto	IC-baixo	p
SemInf1	-3.63	0.15	1.00	1.00	1.00	<0.01
InfLan1	-0.47	0.23	0.63	0.39	1.00	0.04
InfMad2	-1.58	0.32	0.21	0.11	0.36	<0.01

Tabela A5.2. Modelo escolhido para 3º bloco: efeito de tempo sobre a dinâmica de ocupação das aranhas cursoriais. Este modelo foi construindo assumindo uma distribuição de erro de poisson.

Parâmetro	Coefficiente bruto	Erro padrão	Razão de incidência	IC-alto	IC- baixo	p
SemInf1	-3.64	0.13	1.00	1.00	1.00	<0.01
SemInf2	-0.41	0.20	0.67	0.45	0.98	<0.03
SemInf3	-0.85	0.22	0.43	0.27	0.65	<0.01
SemInf4	-0.94	0.23	0.39	0.24	0.61	<0.01

Tabela A5.3. Modelo escolhido para 4º bloco: efeito do subsídio trófico promovido pelas inflorescências sobre as aranhas cursoriais. Este modelo foi construindo assumindo uma distribuição de erro de poisson.

Parâmetro	Coefficiente bruto	Erro padrão	Razão de incidência	IC-alto	IC- baixo	p
InfMad1	-4.92	0.22	1.00	1.00	1.00	<0.01
InfMad2	0.16	0.31	1.18	0.64	2.16	0.60
InfArt	-1.92	0.62	0.15	0.04	0.49	<0.01

Tabela A5.4. Modelo escolhido para 5^o bloco: sobre a complementariedade da assembleia de aranhas curoriais dos gravatás em relação ao entorno. Este modelo foi construindo assumindo uma distribuição de erro de poisson.

Parâmetro	Coefficiente bruto	Erro padrão	Razão de incidência	IC-alto	IC- baixo	p
Gravatas	-0.14	0.19	1.00	1.00	1.00	0.47
Arbustos	-0.86	0.59	0.42	0.21	0.86	0.02
Rasteiras	-1.31	0.43	0.27	0.12	0.62	<0.01