



Universidade Federal da Bahia

Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento

**Plasticidade comportamental e limiar de extinção em comunidades de
aranhas teceadeiras em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica da Bahia**

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

Aluno: André de Almeida Mendonça

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

Co-Orientador: Dr. Hilton Ferreira Japyassú (UFBA)

Salvador, 2012

**Plasticidade comportamental e limiar de extensão em comunidades de aranhas tecedeiras
em paisagens fragmentadas da Mata Atlântica da Bahia**

André de Almeida Mendonça

Banca examinadora:

Orientador: _____

Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha (UFBA)

Titulares:

Dr. Glauco Machado (Universidade de São Paulo)

Dr. Paulo Enrique Cardoso Peixoto (Universidade Estadual de Feira de Santana)

Salvador, 2012

“Descoberta é encantamento, dá ansiedade, apresenta um mistério para ser resolvido, um quebra-cabeça, trabalhar com o bicho para o bem do ser humano... Bicho à noite é um mistério da natureza, você vê aquela coisa tão complexa. Ali, andando na sua frente... É alguma coisa assim... como encontrar um diamante... parece que são milhões e milhões de anos que estão ali atrás, que custou para gerar aquilo. Aquilo é um milagre vivo a sua frente... Então eu gosto de sair a noite na fazenda, para ver se encontro algum bicho. Quando eu sei que estou sendo o primeiro a ver aquele bicho, melhor ainda. É a natureza aparecendo para a gente”.

Modificado de Walter Hugo de Andrade Cunha, pioneiro da Etologia no Brasil.

Expressa meu sentimento quando observava, desde adolescente, os bichos em qualquer lugar.

Meu desejo é que esse sentimento permaneça para sempre.

AGRADECIMENTOS

Agradeço às agências de fomento FAPESB e CNPq (termos de outorga APP0049/2009 e PNX0016/2009) pela cessão de recursos financeiros para o desenvolvimento do projeto.

Agradeço à Fundação de Amparo à Pesquisa e Extensão do Estado da Bahia (FAPESB) pela bolsa de pesquisa concedida e às empresas Rio Tinto LTDA e Oderbrecht S/A e o IBAMA (Instituto Brasileiro de Meio Ambiente) por conceder veículos que auxiliaram na realização da pesquisa.

Agradeço aos membros da banca por aceitarem meu convite e, assim, contribuírem para a melhoria deste trabalho.

Agradeço aos pesquisadores que me auxiliaram na confecção de material de campo e nas coletas: Bruno Travassos, Lúcia Neco, Natalí, Abílio Bandeira, Diego Messias, Shyanne Chantall da Rocha, Luara Tourinho.

Agradeço a Msc. Catarina da Rocha Marcolin pela cumplicidade ao longo destes dois anos e por todo auxílio prestado na realização de cálculos intermináveis.

Agradeço a Marlla Matos pelo auxílio na análise dos dados do terceiro capítulo dessa dissertação.

Agradeço a Camila Hohlenwerger pela revisão do texto.

Agradeço a todos os membros do Laboratório de Vertebrados Terrestres, do qual eu faço parte desde 2005, e ao Núcleo de Etologia e Evolução. Em especial, agradeço ao meu orientador, Dr. Pedro Luís Bernardo da Rocha, a meu co-orientador, Dr. Hilton Ferreira Japyassú.

Agradeço a Paulo Henrique Peixoto pelas sugestões a um dos capítulos.

Agradeço àqueles professores da Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento que se preocupam com o crescimento do programa e com a formação de seus alunos, por todas as

críticas ao meu trabalho e pelos momentos de aprendizado.

ÍNDICE

Texto de divulgação	1
Capítulo 1 - Ausência de limiares de extinção: um estudo de caso para aranhas orbitelas tropicais	75
1. Introdução	77
2. Métodos	80
2.1 <i>Área de estudo</i>	80
2.2 <i>Coleta de dados</i>	84
2.3 <i>Análise dos dados</i>	84
3. Resultados	86
4. Discussão	90
5. Referências bibliográficas	94
Normas gerais para publicação no periódico Biotropica	102
Capítulo 2 - Efeito da redução da cobertura florestal sobre o comportamento de aranhas orbitelas (Araneae: Araneidae)	34
1. Introdução	36
2. Métodos	38
2.1 <i>Área de estudo</i>	39
2.2 <i>Coleta e análise de dados</i>	39
3. Resultados	43
4. Discussão	46
5. Agradecimentos	47

	7
6. Referências bibliográficas	48
Normas gerais para publicação no periódico <i>Animal Behaviour</i>	52
Capítulo 1 - Índices de estereotipia não mensuram adequadamente a plasticidade comportamental	2
1. Introdução	5
2. Métodos	7
2.1. <i>Organismos modelo e experimento</i>	7
2.2. <i>Índice de estereotipia</i>	8
2.3. <i>Medidas de plasticidade</i>	9
2.4. <i>Análises estatísticas</i>	11
3. Resultados	13
4. Discussão	18
5. Agradecimentos	22
6. Referências bibliográficas	22
7. Anexo 1	27
8. Anexo 2	30

Texto de divulgação*

Quando o homem altera os ambientes naturais, reduzindo a quantidade e fragmentando os habitats usados por comunidades de plantas e animais, ele geralmente coloca a biodiversidade em risco. Contudo, há evidências de que, a partir de certos valores de redução de habitat, a perda de biodiversidade pode ser abrupta. Isso ocorre para quais comunidades? Em quais valores de perda de habitat? Estas questões estão sendo investigadas por um conjunto de pesquisadores e estudantes do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia vinculados ao projeto “Biogeografia, fragmentação florestal e limiares de extinção: um estudo multi-táxon na Mata Atlântica da Bahia”. Os estudos desenvolvidos incluem desde a comparação da diversidade dessas comunidades entre localidades da Bahia que possuem diferentes quantidades de floresta e diferentes históricos biogeográficos até o desenvolvimento de modelos computacionais que simulam a resposta de comunidades à perda de habitat. Uma das metas do projeto é contribuir para a produção de conhecimento científico que possa colaborar com a gestão da biodiversidade do estado.

A presente dissertação faz parte desse projeto e procura não apenas avaliar o efeito da redução da quantidade de habitat sobre a diversidade das aranhas de teia (questão central do capítulo 3), mas também sobre variabilidade de comportamento predatório (capítulo 2). A literatura científica sobre comportamento reconhece que a capacidade de ajuste do comportamento a situações ambientais distintas pode variar muito, sendo reconhecidos comportamentos desde muito plásticos até muito estereotipados. Contudo, parte dessa literatura utiliza métodos para mensurar a estereotipia que parecem teoricamente inadequados para acessar seu grau de plasticidade. Avaliar essa adequação é o objetivo central do capítulo 1.

Nós concluímos que o índice de estereotipia não é uma boa medida de plasticidade fenotípica e sugerimos que sua utilização dentro desse contexto seja feita com cautela. Também concluímos que as aranhas provenientes de locais com pouca cobertura vegetal possuem o comportamento de captura de presas que difere daquelas aranhas de paisagens mais conservadas. Embora as diferenças sejam sutis, a capacidade de ajuste do seu comportamento frente à alteração do ambiente talvez explique como a comunidade de aranhas pôde sobreviver. Finalmente concluímos que, para a escala espacial das paisagens analisadas (6x6 km) e para a faixa de redução de hábitat que analisamos (60 a 5%), não houve redução significativa do número de espécies de aranhas nas florestas.

* A inclusão de um texto de divulgação com até 600 palavras, apresentando as principais contribuições da dissertação, é requisito para a produção das dissertações e teses do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento.

Biotropica (ISSN: 0006-3606)

Capítulo 1

Limiares de extinção: um estudo de caso para aranhas orbitelas tropicais

André de Almeida Mendonça^{a,b*}; Pedro Luís Bernardo da Rocha^a, Hilton Ferreira Japyassú^b;
Antonio Domingos Brescovit^c

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento - PPG ECOBIO

^b Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal Universidade Federal da Bahia – PPG
DA.

^c Instituto Butantan.

^a UFBA, Rua Barão de Jeremoabo, 147, Ondina, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brasil
E-mails: decomendonca@gmail^a.com; peutocha@ufba.br^a; japy.hilton@gmail.com^b

^aAutor para correspondência: decomendonca@gmail.com (55) (71) 3283-6559

E-mails: decomendonca@gmail.com*, peutocha@ufba.br, japy.hilton@gmail.com

* Autor para correspondência

RESUMO

A perda de habitat e a fragmentação florestal modificam a paisagem e podem causar a extinção local de espécies. Limiares de extinção para comunidades ecológicas foram sugeridos para determinados valores de perda de hábitat, mas poucas evidências empíricas suportam essas previsões. As evidências sobre limiares de extinção são contraditórias, sugerindo que esses limiares seriam específicos para determinadas espécies, mas não para ocorreriam em comunidades. Portanto, a descrição dos efeitos da perda de habitat deve ser processo-específica. Os estudos sobre limiares de extinção concentram-se nas respostas de grupos de mobilidade e área de vidas similares, geralmente vertebrados, inexistindo para invertebrados. Em ambientes fragmentados, efeitos de borda podem alterar as condições necessárias para manter espécies de aranhas orbitelas especialistas em mata, levando a uma redução populacional mesmo em nível de paisagem. Amostramos aranhas orbitelas em paisagens com diferentes quantidades de cobertura florestal na Mata Atlântica para verificar a possível existência de limiares de extinção. A diversidade gama não foi influenciada pela porcentagem de cobertura vegetal, no entanto, a diversidade alfa aumentou conforme a redução da quantidade de hábitat. Este aumento coincidiu com uma queda brusca na abundância e riqueza dos predadores de aranhas nestas paisagens, sugerindo que a pressão de predação tem importante papel na estruturação de comunidades de aranhas em ambientes fragmentados.

Palavras-chave: Bioindicadores; Fragmentação; Limiar de extinção; Perda de hábitat

DENTRE OS FATORES QUE DETERMINAM A REDUÇÃO DA BIODIVERSIDADE MUNDIAL, a perda de hábitat e a fragmentação florestal são um dos mais evidentes (Turner 1996; Fahrig 2003). A perda de hábitat por si só poderá conduzir a mudanças em algumas respostas ecológicas. À medida que a quantidade de hábitat se aproxima de zero, a probabilidade de persistência ou ocorrência de uma espécie também deve, em algum momento, chegar a zero. A fragmentação do hábitat pode causar declínio na riqueza de espécies devido ao isolamento entre os fragmentos e devido ao aumento da quantidade de borda nos remanescentes (Andrén 1994). O crescente isolamento entre os fragmentos de hábitat reduz a probabilidade de que haja recolonização após extinções locais, causando um declínio global do número total de espécies na paisagem. Já o aumentando na quantidade de borda pode conduzir a uma diminuição da riqueza de espécies dependentes de mata (interior do fragmento) por reduzir o tamanho efetivo do seu hábitat ao passo que aumenta a área disponível para espécies invasoras (Murcia 1995).

Devido à interação entre a perda de hábitat e a fragmentação foi detectada para alguns grupos taxonômicos uma quantidade mínima de hábitat necessária antes de ocorrer um limiar crítico na resposta ecológica, a partir da qual a persistência de uma espécie em dada paisagem pode estar comprometida (Lande 1987; Hanski & Moilanen 1996; Fahrig 2002; Francesco Ficetola & Denoël 2009). Um limiar crítico é definido como uma mudança abrupta, não linear, que ocorre em algum parâmetro ao longo de um pequeno intervalo de perda de hábitat (With & King 1999). Mais especificamente, o limiar de extinção se refere a proporção mínima de hábitat necessária para manter uma população ou comunidade (With & King 1999). Tal abordagem pode ser útil na indicação de áreas prioritárias para conservação (Denoël & Ficetola 2007).

A detecção da ocorrência e a determinação do valor de limiares de extinção são

derivadas principalmente de trabalhos de modelagem computacional e a quantidade limitada de trabalhos empíricos dificulta sugerir claramente quais características da paisagem e dos organismos influenciam mais na existência de limiares (Swift & Hannon 2010). Tais trabalhos empíricos são ainda mais escassos em ambientes tropicais, exceto pelo trabalho de Pardini et al. (2010). Outros trabalhos apresentam ainda resultados contraditórios (Andrén 1994; Lindenmayer et al. 1999, 2002; Fahrig 2001; Parker et al. 2002; Fischer et al. 2004; Radford et al. 2005) ou sugerem que os limiares de extinção sejam específicos da espécie e que não há limiar de extinção para a comunidade (Lindenmayer & Luck 2005). Essa contradição pode ser devida simplesmente pelo fato de que a quantidade de hábitat necessária para determinada espécie pode não ser suficiente para outras espécies. Dessa forma, a descrição do efeito da fragmentação talvez seja espécie-específica ou processo-específico (Turner et al. 2001). Ainda assim, os estudos sobre limiares de extinção concentram-se nas respostas de grupos de mobilidade e área de vidas similares, geralmente vertebrados. Ao passo que para invertebrados estes estudos quase não existem.

A maior quantidade de trabalhos com vertebrados pode ser justificada pelo maior esforço histórico em preservar estes grupos. Historicamente, as principais preocupações na gestão ambiental em florestas tendem a ser evitar a extinção de vertebrados e de árvores. Tais trabalhos empíricos relacionados à gestão ambiental que visam avaliar o efeito da área sobre quaisquer grupos necessitam adequar a escala do experimento à escala de hábitat que deve afetar na resposta da população. Para vertebrados e árvores esta escala deverá ser muito distinta da escala na qual responde populações de insetos e aracnídeos.

Aranhas orbitelas, por exemplo, talvez não respondam negativamente em termos de biodiversidade a alterações ambientais em escalas de paisagens, visto que pequenos fragmentos

de mata, que não podem manter populações viáveis de vertebrados, eventualmente são o suficientemente grandes para garantir a persistência de populações de pequenos animais. Por outro lado, em ambientes fragmentados, as mudanças na qualidade da mata derivadas do efeito de borda podem ser suficientemente intensas para alterar as condições necessárias para manter espécies de aranha especialistas em mata, levando a uma redução populacional mesmo em nível de paisagem. Finalmente, embora algumas espécies de aranhas possam, potencialmente, dispersar por longas distâncias via balonismo, existem evidências de que não ocorrem recolonizações eficazes entre manchas de mata em paisagens reais (e.g., Floren & Deeleman-Reinhold 2005), quanto evidências sugerindo o oposto (e.g., Hogg & Daane 2010). Assim, mesmo em grandes escalas espaciais, é possível que estas aranhas apresentem respostas populacionais ou ao nível de comunidade à perda de hábitat e fragmentação. Se as alterações do hábitat de fato reduzirem de modo importante as abundâncias populacionais e se a dispersão por balonismo não for eficiente em paisagens fragmentadas, seria possível detectar reduções bruscas de diversidade do grupo em função da perda de hábitat em grandes escalas espaciais.

O cenário atual da Mata atlântica permite avaliar adequadamente a ocorrência de limiar de extinção para a comunidade de aranhas orbitelas. A Mata Atlântica brasileira é o quarto bioma prioritário para conservação no mundo (Myers et al. 2000) e possui entre 11.4% a 16% de mata em relação à área original. Grande parte dos remanescentes florestais está distribuída em fragmentos menores que 50 hectares (Ribeiro et al. 2009). Considerando esse contexto e a falta de resultados conclusivos sobre os valores de limiares de extinção, em especial para invertebrados, o objetivo neste estudo é avaliar como a quantidade de cobertura florestal influencia (linearmente ou não) a comunidade de aranhas orbitelas em paisagens da Mata Atlântica do estado da Bahia, Brasil.

MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDO. – Para avaliar a resposta da biodiversidade à redução da quantidade de seu hábitat, estimamos a biodiversidade de aranhas teceadeiras em paisagens fragmentadas de Mata Atlântica com cobertura vegetal de floresta variando entre 5 e 60%. Para tanto, o planejamento experimental incluiu dois tipos de decisões: (i) sobre a escala espacial das unidades amostrais, (ii) sobre o estabelecimento e critérios para controlar, nas unidades amostrais, variáveis de confusão capazes de encobrir o efeito da quantidade de hábitat sobre a biodiversidade.

A unidade amostral foi composta por uma paisagem de 6x6 km, no bioma da Mata Atlântica no Estado da Bahia. Essa escala foi priorizada porque consideramos ser adequada para avaliação da ocorrência de limiares de extinção para grupos de vertebrados, ao passo que é desconhecida sua influência na resposta de comunidades de pequenos invertebrados. Consideramos, ainda, esta escala espacial suficientemente grande para incluir processos locais como extinções de populações de aranhas derivadas de efeito de borda, quanto processos ecológicos observáveis em escala de paisagem, como a dispersão por meio de balonismo.

Cada unidade amostral inclui área(s) de Mata Atlântica primária ou em estágios médio ou avançado de regeneração, que foram considerados como habitats florestais, e matriz(es) desflorestadas, compostas por pastagem e/ou plantios herbáceo/arbustivo de baixo porte. Alguns critérios foram estabelecidos na tentativa de controlar a variabilidade ambiental existente entre as paisagens e deixa-las mais homogêneas entre si. Os critérios estabelecidos foram: (a) cada paisagem estava inserida em uma área de 18x18 km, e esta área deveria possuir um valor de porcentagem de cobertura florestal semelhante à porcentagem da paisagem de 6x6

km, de forma a evitar que a área do entorno influencie os resultados devido à presenças/ausências de áreas fontes (Fig. 1a). (b) Em seguida identificamos os remanescentes florestais que pudessem influenciar na resposta mensurada dentro bloco de 6x6 km, por meio do cálculo do *LPI* (Largest Patch Index; McGarigal e Marks 1995). Este índice calcula a porcentagem do fragmento ocupada pela maior mancha de vegetação. As paisagens de 18x18 km não podiam possuir LPI maior que o LPI da paisagem de 6x6 km. Desta forma garantimos que os remanescentes nas paisagens de 18x18 km não estejam mais agregados que nas de 6x6 km. (c) Ao menos 80 por cento da matriz das paisagens de 6x6 km e do quadrado de 18x18 km deve ser composta por fisionomias não-florestadas e não-urbanas. Dessa forma tentamos evitar que diferentes matrizes influenciassem de formas distintas na resposta da biodiversidade (por exemplo, áreas urbanas servindo como barreira mais eficiente à dispersão - Swift & Hannon (2010)). (d) Finalmente, buscamos controlar o efeito do histórico biogeográfico das áreas amostradas. Carnaval e colaboradores (2009) modelaram a distribuição espacial da Mata Atlântica para o momento atual, para 6mil e 21mil anos atrás, identificando áreas persistentes de floresta nos três períodos (refúgios) e áreas incluídas nos limites atuais do bioma, mas que não foram cobertas por formações florestadas nos dois períodos anteriores (não-refúgio). Populações atuais localizadas em áreas de refúgio devem possuir diversidade genética maior do que aquelas presentes em áreas que representam expansões mais recentes da floresta (Carnaval *et al.* 2009). Assim, a resposta de diferentes populações de uma mesma espécie à redução da cobertura florestal poderia ser influenciada pelo histórico biogeográfico. Para controlar esse efeito, intercalamos nossa amostragem em paisagens com diferentes históricos ao longo do gradiente de cobertura florestal.

Para classificarmos a área como sendo refúgio ou não-refúgio sobreposamos, pixel a

pixel, mapas de probabilidade de ocorrência de mata (classes: 0-20%, 20-40%, 40-60%, 60-80%, 80-100%) dos três períodos de distribuição da Floresta Atlântica do estado da Bahia cedidos por A.C. Carnaval. Consideramos, em nosso estudo, como áreas de não-refúgio, aquelas que tiveram probabilidades menores que 40 por cento de ocorrência da floresta nos três períodos e, como área de refúgio, aquelas que tiveram probabilidades maiores que 60 por cento nos três períodos. Em seguida, acrescentamos o mapa do Atlas dos Remanescentes Florestais da Mata Atlântica (www.sosma.org.br e www.inpe.br) com uma grade com cerca de 1500 células (paisagens) de 6x6 km (Fig. 2). Com base neste mapa, sorteamos 11 paisagens a serem amostradas (5, 15, 20, 25, 30, 35, 40, 45, 50, 55 e 60 por cento; admitindo uma margem de +- 2%) (Fig. 1b), dentro do universo de paisagens que atenderam aos critérios estabelecidos acima.

Quantificamos três métricas da paisagem que devem influenciar na ocorrência do efeito de borda: (a) a área nuclear média dos fragmentos (hectares), (b) o número de fragmentos e (c) o tamanho médio dos fragmentos (hectares) a fim de avaliar graficamente se estão correlacionados com quantidade de cobertura florestal. Calculamos as métricas das paisagens usando o *software fragstat*.

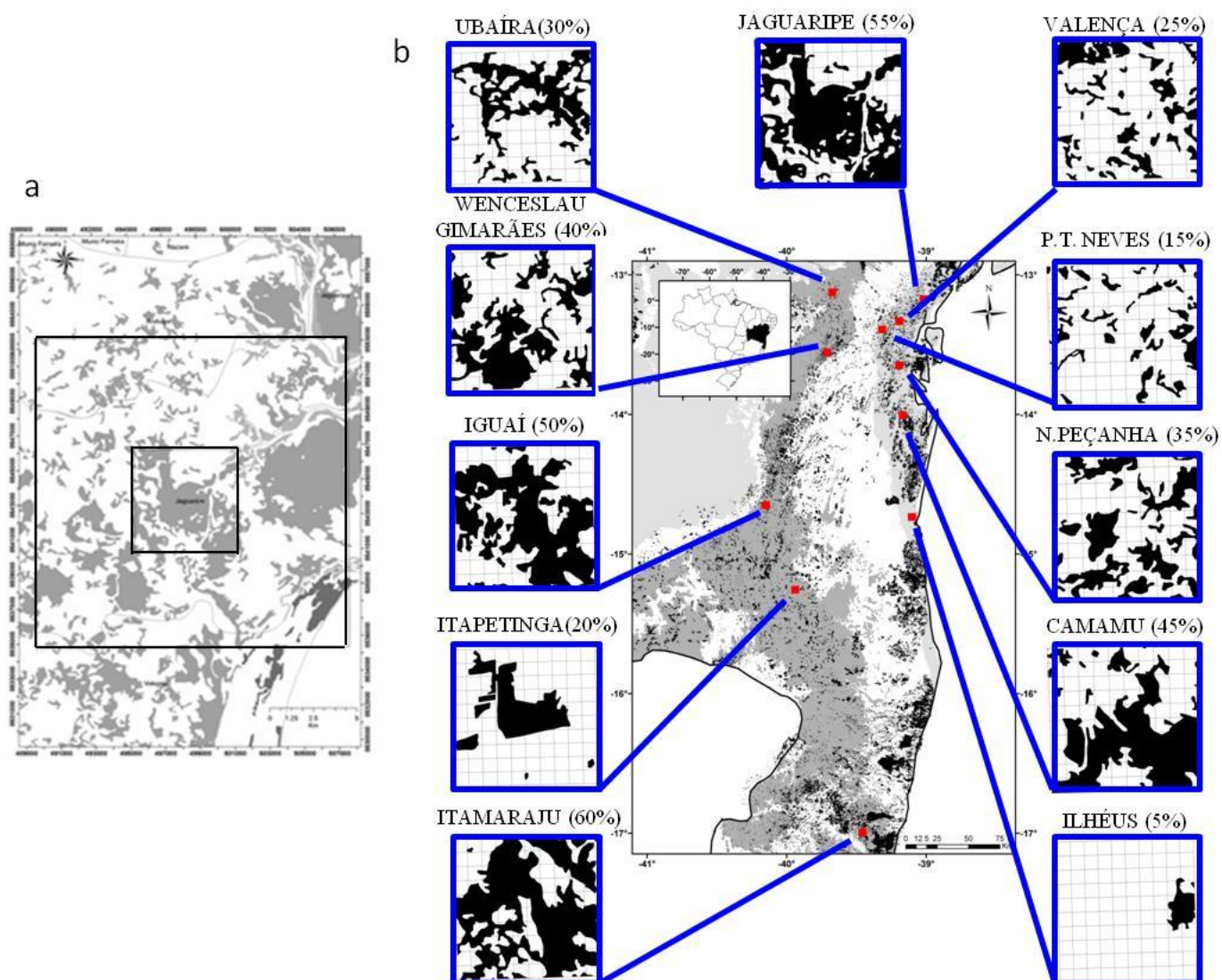


Figura 1. a) Paisagem de 6x6 km sorteada para amostragem (quadrado interno) e seu contexto.

Cinza = floresta; branco = matriz não-florestada. b) Paisagens amostradas com respectivas porcentagens de cobertura florestal.

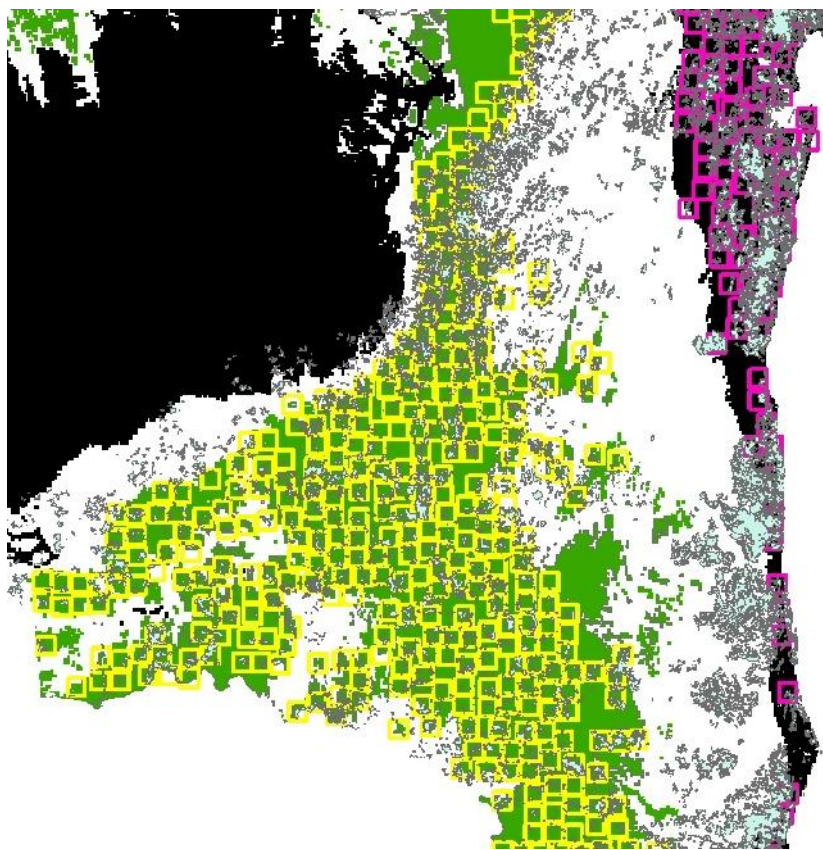


Figura 2. Mapa da costa do estado da Bahia representando os fragmentos atuais de Mata Atlântica (manchas pretas). Os quadrados em rosa representam as seis paisagens de 6x6 km (quadrado menor) sorteadas para amostragem.

COLETA DE DADOS. - Os dados foram coletados em 2011 em dois períodos (de Janeiro a Abril e de Agosto a Dezembro) de forma a evitar o período do ano chuvoso. Assim, buscamos evitar variações sazonais na ocorrência de aranhas.

Em cada unidade amostral (paisagem de 6x6 km) estimamos visualmente se o dossel tinha no mínimo oito metros de altura (utilizando como referencia uma vara de 12 metros de comprimento) e registramos se a mata estava em estágio médio ou avançado de regeneração (definidos pela resolução CONAMA nº 05/1994). Em seguida distribuímos oito transectos de

100 m em áreas florestadas, distantes ao menos 50 m de cada borda do fragmento para garantir que amostraríamos apenas aranhas especialistas de mata. Ao longo de cada transecto dois pesquisadores (sempre um experiente e um inexperiente) fizeram procura ativa visual, entre 8:00 e 16:00 h, por aranhas orbitelas das famílias Araneidae, Tetragnathidae e Uloboridae. A procura foi restringida a aranhas que ocupam os estratos verticais até dois metros do solo devido a dificuldade de amostrar nos estratos superiores da mata. Ao longo de cada transecto foram coletadas as primeiras 20 aranhas em teias orbiculares encontradas, totalizando 160 aranhas por paisagem. As aranhas foram identificadas ao nível de espécie e morfoespécies. Imaturos foram desconsiderados, pois não puderam ser identificados. Os espécimes foram tombados nas coleções de aracnídeos da UFBA (MZUFBA) e do Instituto Butantan, SP.

ANÁLISE DOS DADOS. - Para avaliar a influência do gradiente de cobertura florestal sob a riqueza de espécies utilizamos somente o subconjunto de aranhas dependentes de floresta, pois estas representam o grupo que deve ser afetado pela redução da cobertura florestal. Assim, além de evitarmos amostrar em borda, retiramos da análise aquelas aranhas que a literatura indicou como presente em áreas abertas.

Como variáveis descritoras da biodiversidade, usamos a diversidade gama (número total de espécies florestais por paisagem) e a média da diversidade alfa (a média do número de espécies das oito parcelas amostrais de floresta da paisagem). Escolhemos essas medidas de diversidade por que a redução da diversidade gama entre paisagens com diferentes coberturas indica que espécies foram perdidas (Pardini *et al.* 2010). Contudo, uma redução da média da alfa sem que haja redução da gama pode indicar que manchas de hábitat da paisagem já não são capazes de manter todas as espécies, consistindo em um registro antecipado de que processos ecológicos importantes já estão sendo perdidos (Pardini *et al.* 2010). Usamos o Jackknife de

primeira ordem para estimar a diversidade gama, pois essa é uma técnica que estima com precisão quando a amostragem foi pequena e contou com muitas espécies raras (Colwell & Coddington 1994).

Avaliamos se a perda de hábitat florestado nas diferentes paisagens se reflete em uma perda da diversidade alfa e gama por meio de uma seleção de modelos. Os modelos avaliados foram: (a) nulo, quando a variável resposta não é influenciada pela redução da cobertura florestal (Gotelli *et al.* 2006); (b) linear simples, que prevê a existência da relação de maneira linear; (c) piecewise, que avalia a presença de limiares de extinção por meio de um ajuste de duas retas (Francesco Ficetola & Denoël 2009); (d) logístico. O modelo logístico é um modelo não linear, cuja curva apresenta uma forma sigmóide (Quinn & Keough 2002), condizente com a relação esperada para curva de limiar. Os dois últimos modelos estão entre os mais empregados para investigar a ocorrência de limiar (Francesco Ficetola & Denoël 2009).

Avaliamos qual destes modelos melhor se ajustou aos dados utilizando o critério de informação de Akaike (*AIC*), que penaliza o modelo em função do número de parâmetros e calculamos o peso de Akaike (w_i). Todas as análises foram ambiente R versão 2.15 (R Development Core Team 2012).

RESULTADOS

Todas as paisagens onde amostramos possuíam mata ombrófila, altura média do dossel variando entre oito e 14 m, estágio sucessional médio/avançado de regeneração (exceto por Ilhéus e Presidente Tancredo Neves que apresentavam um estágio inicial de regeneração) e não apresentavam o sistema de cacau associado à floresta (exceto para Ilhéus e Presidente Tancredo Neves). As métricas que caracterizam as paisagens variaram muito e pareciam seguir um

gradiente de cobertura (Fig. 4). As paisagens com maior proporção de hábitat (Iguaí, Jaquaripe e Itamaraju) apresentaram os maiores valores de área nuclear médio e tamanho médio dos fragmentos (Fig. 4). Já os menores valores dessas duas métricas estão representados pela paisagem de menor cobertura florestal (exceto por Ilhéus e Itapetinga) que possuem área nuclear relativamente grande. Com relação ao número de fragmentos, quanto maior a porcentagem de cobertura florestal menos fragmentos existem na paisagem (Fig. 4). As exceções são as paisagens de Ilhéus e Itapetinga que possuem pouca cobertura e poucos fragmentos (Fig. 4).

Tabela 1. Caracterização das paisagens amostradas.

Localização da paisagem (municípios abrangidos)	% Cob. Florestal	Estágio sucessional	Tipo de Floresta	Dossel (m)	Coordenadas Geográficas
Ilhéus (ILH)	05	Inicial/ Médio	Ombrófila	10-13	14°44'32"S 39°06'20"W
Presidente T. Neves (PTN)	15	Médio	Ombrófila	8-11	13°23'28"S 39°19'06"W
Itapetinga (ITP)	20	Média	Semidecídua	9-12	15°14'46"S 39°56'25"W
Valença/ Presidente T. Neves (VCA)	25	Médio	Ombrófila	10-13	13°20'32"S 39°11'43"W
Amargosa/Ubaíra (UBA)	30	Avançado	Ombrófila	12-15	13°07'19"S 39°39'34"W
Taperoá/Nilo Peçanha/Ituberá (NPC)	35	Avançado	Ombrófila	11-14	13°38'58"S 39°12'37"W
Wenceslau Guimarães (WG)	40	Médio/ Avançado	Ombrófila	11-14	13°33'14"S 39°42'07"W
Camamu (CAM)	45	Médio/ Avançado	Ombrófila	11-14	14°00'51"S 39°10'56"W
Iguaí (IGI)	50	Médio/ Avançado	Ombrófila	11-14	14°38'38"S 40°09'12"W
Jaquaripe (JAG)	55	Médio	Ombrófila	10-13	13°11'44"S 39°01'26"W
Itamaraju (ITA)	60	Médio/ Avançado	Ombrófila	11-14	16°59'30"S 39°27'19"W

Após exclusão dos espécimes jovens (789 indivíduos no total) que ocorreram em todas as paisagens, espécies de aranhas que ocorrem também fora de mata (*Argiope argentata*, *Gasteracantha cancriformes* e *Tetragnatha* sp.), e espécimes de outras famílias diferentes daquelas de interesse nesse trabalho, obtivemos um total de 698 indivíduos, distribuídos em 70 espécies das três famílias (Araneidae, Tetragnathidae e Uloboridae) avaliadas. Não pudemos evitar a coleta de aranhas de famílias diferentes daquelas de interesse devido à impossibilidade de diferenciar, em campo, algumas espécies destas famílias daquelas de interesse. As famílias retiradas da análise foram: Nephilidae, Theridiosomatidae, Theridiidae, Mimetidae.

A soma do número de espécies em cada paisagem (riqueza total) variou de 12 (em 55%) a 26 (em 15%). Apenas quatro espécies ocorreram em nove das dez paisagens. Duas espécies ocorreram em sete paisagens e duas em seis. Vinte e nove espécies ocorreram entre duas e seis paisagens. Trinta e duas espécies foram encontradas em uma única paisagem (de forma que, aparentemente, não houve grande mudança na composição de espécies da comunidade ao longo do gradiente). A média da diversidade alfa por paisagem variou de 2,2 (em 40 %) a 11,1 (em 5%).

Não encontramos relação entre a diversidade gama estimada e a porcentagem de cobertura florestal. O modelo nulo foi o que melhor se ajustou aos dados (AIC=75) (Tabela 2). Com relação ao modelo *piecewise*, a análise não conseguiu encontrar um ponto em que duas retas se ajustem.

Considerando a média da diversidade alfa, os modelos *piecewise* e logístico são igualmente plausíveis (AIC=50) (Fig. 3; Tabela 2). O resultado indica que a diversidade alfa é maior em baixas porcentagens de cobertura florestal. Porém, existe uma quebra em cerca de 30

por cento a partir de onde os valores de diversidade quase não se alteram.

Tabela 2. Valores de significância para três modelos de regressão, para a riqueza total da paisagem (gama) e a local (alfa). Valores do AIC para cada uma das regressões

Modelo	Diversidade alfa			Diversidade gama		
	<i>AIC</i>	R^2	W_i	<i>AIC</i>	R^2	W_i
Nulo	50	0,0	0,01	75	0,0	0,5
Linear	50	0,2	0,01	76	0,1	0,3
Picewise	43	0,8	0,48	-	-	-
Logístico	43	0,6	0,48	77	0,02	0,2

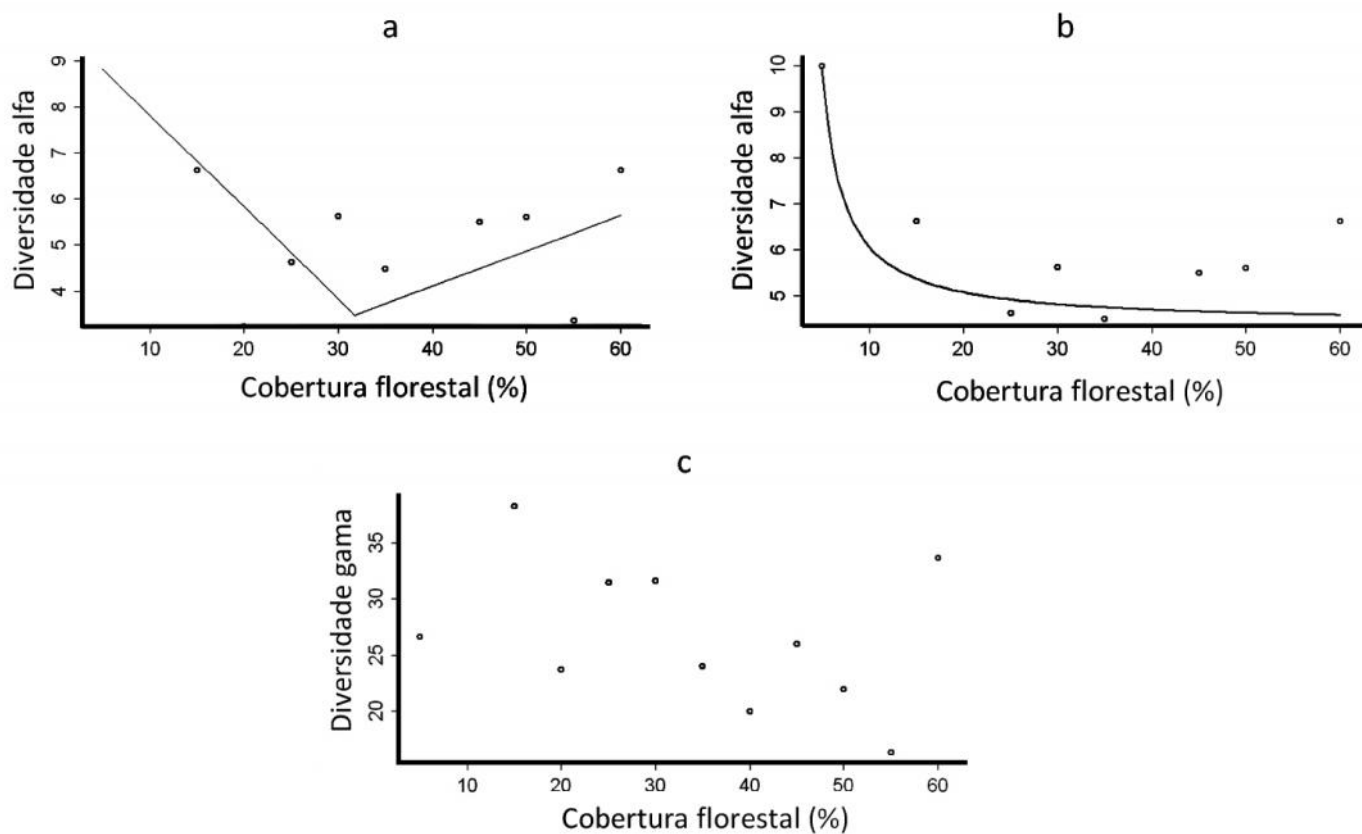


Figura 3. Modelo *piecewise* (a), logístico (b) da relação entre a porcentagem de cobertura florestal e diversidade local (média alfa). Modelo nulo (c) da relação entre a porcentagem de cobertura florestal e diversidade total estimada (média gama).

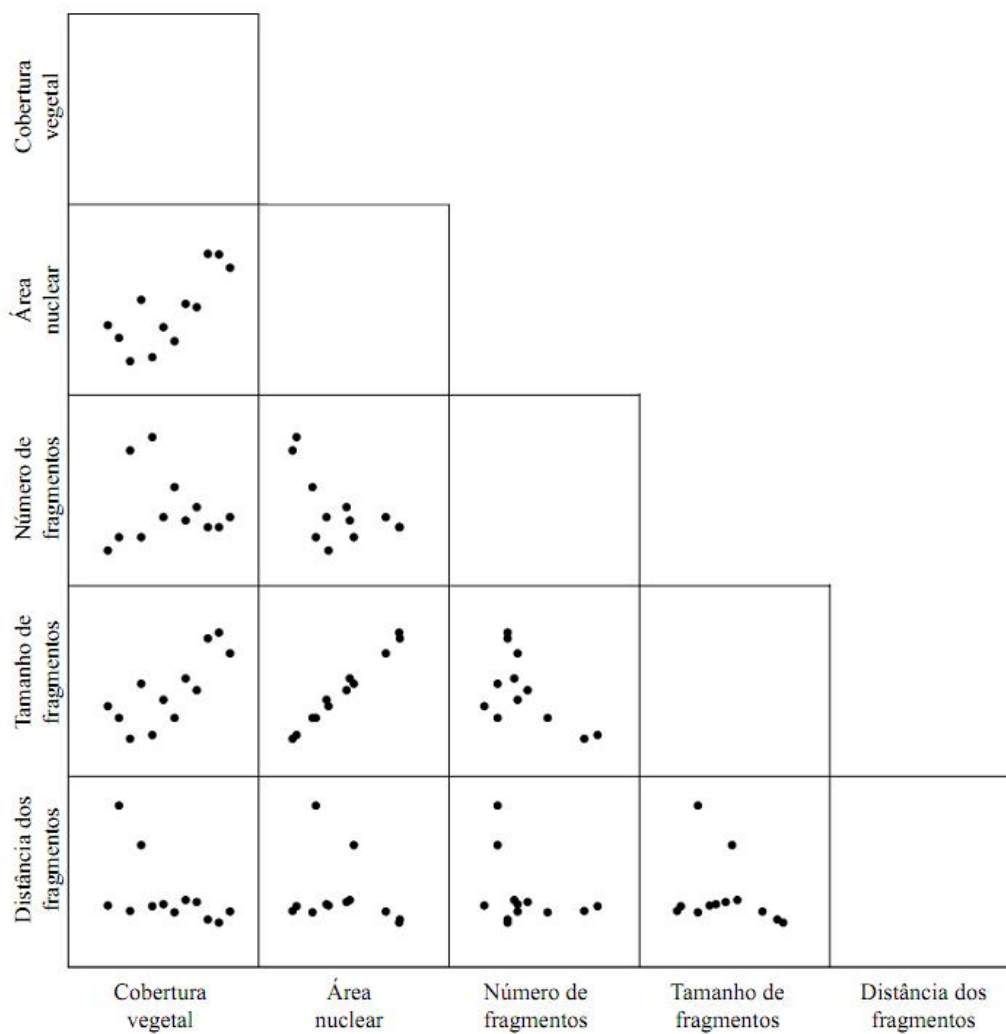


Figura 4. Relação entre as métricas da paisagem.

DISCUSSÃO

Estudos empíricos consistentemente sugerem que a perda de habitat tem efeitos

negativos sobre a biodiversidade (Fahrig 2003). Para algumas guildas de aranhas de florestas tropicais, como as aranhas de teia, tal associação ainda não é bem conhecida. Os nossos resultados não indicam efeito da perda de habitat sobre diversidade gama de aranhas na paisagem, independentemente do modelo de regressão (linear ou não linear) utilizado na análise. Portanto, considerado o intervalo de valores de proporção de hábitat avaliados nesse estudo, não existe limiar de extinção para esse grupo na Mata Atlântica. A capacidade dessa guilda em persistir em ambientes com diferente quantidade de hábitat pode está relacionada à alta capacidade de dispersão dos indivíduos jovens. Embora a maioria dos indivíduos alcancem poucos metros, a dispersão por até centenas de quilômetros teoricamente é possível (Reynolds et al. 2007). Por outro lado, se os fragmentos das áreas com pouca cobertura florestal forem suficientemente grandes, extinções estocástica não devem acontecer com frequência, de modo que a persistência da espécie não dependeria de sua capacidade de dispersão. Isso significa que, nem o isolamento entre as paisagens e nem o tamanho do menor fragmento amostrado devem ser limitantes para as aranhas orbitelas em ambientes tropicais.

Ao contrário da perda de hábitat *per se*, a fragmentação pode ter efeitos positivos ou negativos sobre a biodiversidade (Fahrig 2003). Quando o efeito da fragmentação é positivo, para uma dada cobertura florestal quanto mais fragmentada for a paisagem maior será a riqueza. Nestes casos, esperamos que a diferença de riqueza entre paisagens com menor e maior quantidade cobertura florestal (e mais fragmentada) deve ser ainda menos evidente, porque os efeitos positivos da fragmentação irão contrabalancear o efeito negativo da perda de hábitat.

Nós encontramos uma tendência de aumento do valor médio da riqueza local (alfa) em paisagens com menor cobertura florestal (tabela 1). Nestas paisagens há menores fragmentos e menor área nuclear (Fig. 4), indicando que as aranhas orbitelas na Mata Atlântica são

favorecidas pelo processo de fragmentação. Gavish et al. (2012), tomando o cuidado de separar o efeito da perda de habitat do efeito da fragmentação, avaliou o efeito deste último sobre a diversidade de aranhas utilizando quatro métodos diferentes. Em todas as situações, o resultado indicou que a fragmentação aumenta a riqueza de aranhas. Este efeito poderia ser explicado porque, diferentemente das florestas temperadas, áreas alteradas em florestas tropicais tendem a ter maior complexidade estrutural nos estratos inferiores (Faria et al. 2009), o que poderia elevar o número de espécies de aranhas tecedeiras. No entanto, nem o estágio sucessional da mata e nem a quantidade de estruturas de fixação (fatores normalmente correlacionados com a fragmentação) influenciaram a riqueza de aranhas tecedeiras em um estudo em uma floresta tropical (Leite & Rocha 2011). Outros fatores, portanto, devem explicar o aumento da riqueza de aranhas orbitelas em ambientes mais fragmentados.

Existem boas evidências de que a pressão de predação tem importante papel na estruturação de comunidades de aranhas. A magnitude dessa influência supera os efeitos do tamanho das ilhas (Polis & Hurd 1995), previsto por MacArthur and Wilson (1967). Os predadores de aranhas incluem outras aranhas, vespas e pequenos vertebrados (Foelix 2011), e alterações ambientais de depauperem essa fauna poderá favorecer o aumento da riqueza de aranhas. Em ambientes sem a presença de predadores de topo, por exemplo, a abundância de aranhas orbitelas aumenta em 10 vezes (Schoener & Toft 1983) e permite a sobrevivência por mais tempo de aranhas que chegam de áreas fonte (Schoener & Spiller 1995). Em experimento manipulativo Schoener & Spiller (1987) detectaram que a retirada de lagartos eleva em até 40% a densidade de aranhas de teia e favorece o número de espécies.

Trabalhos na Mata Atlântica, na mesma área de amostragem das aranhas do presente estudo, demonstram a relação entre grupos predadores de aranhas e a cobertura florestal. Matos

& Rocha (2012) encontrou relação negativa entre a porcentagem de cobertura florestal e a riqueza da comunidade de lagartos e abundância do lagarto florestal *Enyalyus catenatus*. A presença de aranhas é comum na dieta de espécies de lagartos desse gênero (Zamprogno et al. 2001; Sousa & Cruz 2008; Rautenberg & Laps 2010). Já o limiar de extinção para comunidade de aves especialistas em pequenos artrópodes, também na mesma área de estudo desse trabalho, parece coincidir com momento de aumento da riqueza de aranhas orbitelas (em cerca de 25% de cobertura florestal) (Santos et al. 2012). Possivelmente a queda acentuada desse grupo de aves nesta porcentagem de cobertura florestal não está relacionada a disponibilidade de alimento, e sim a restrição por outros recursos (eg. sítio para nidificação) permitindo a elevação no número de espécies de aranhas orbitelas.

Finalmente, características comportamentais também podem influenciar na resposta dos animais a perda de hábitat e fragmentação florestal. Swift & Hannon (2010) indicam que relações lineares entre perda de hábitat e abundância da população aparecem com maior frequência em trabalhos empíricos do que em estudos de modelagem, e sugerem que isso seja um reflexo da flexibilidade comportamental dos organismos reais que nem sempre é parametrizada nas simulações computacionais. De fato, Mendonça et al. (2012) (cap 2) indicaram que aranhas orbitelas da Mata Atlântica são capazes de ajustar o seu comportamento predatório em resposta a perda de hábitat, seja por mecanismos evolutivos seja via plasticidade fenotípica. A capacidade de ajuste do comportamento em escala de tempo ecológico frente às novas condições pode favorecer a manutenção dessa guilda em ambientes alterados.

Devido a capacidade das populações de aranhas em se manter em áreas muito alteradas, esse táxon parece não ser apropriado no uso como modelo para tomada de decisão sobre tamanho mínimo de área a ser conservada. Indicar a ocorrência de limiar ou tamanho mínimo de

áreas prioritárias para conservação pode conduzir a uma estimativa subestimada da necessidade desse recurso para outros grupos.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Agrawal, A. A. 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321–326.

Altmann, S. A. 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II: Stochastics of social communication. *Journal of Theoretical Biology*, **8**, 490–522.

Andrén, H. 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, **71**, 355–366.

Arnedo, M. A., Coddington, J. A., Agnarsson, I. & Gillespie, R. G. 2004. From a comb to a tree: phylogenetic relationships of the comb-footed spiders Araneae, Theridiidae inferred from nuclear and mitochondrial genes. **v. 31, p. ,**

Auld, J. R. & Relyea, R. A. 2010. Inbreeding depression in adaptive plasticity under predation risk in a freshwater snail. *Biology letters*, **6**, 222–4.

Blamires, S. J. 2010. Plasticity in extended phenotypes: orb web architectural responses to variations in prey parameters. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 3207–3212.

Bolger, D. T., Suarez, A. V, Crooks, K. R., Morrison, S. A. & Case, T. J. 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. *Ecological Applications*, **10**, 1230–1248.

Bradshaw, A. D. 1965. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Advances in Genetics*, **13**, 115–155.

Briffa, M., Rundle, S. D. & Fryer, A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **275**, 1305–11.

Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. & Moritz, C. 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science (New York, N.Y.)*, **323**, 785–9.

Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N. & Fox, C. W. 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, **21**, 387–393.

- Denoël, M. & Ficetola, G. F.** 2007. Landscape-level thresholds, and newt conservation. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **17**, 302–9.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S.** 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.
- Diniz-Filho, J. A. F.** 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. 1st edn. Ribeirão Preto: Holos.
- Dudley, S. A. & Schmitt, J.** 1996. Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, **147**, 445.
- Eberhard, W. G. W.** 2007. Miniaturized orb-weaving spiders: behavioural precision is not limited by small size. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 2203–9.
- Fahrig, L.** 2001. How much habitat is enough? *Biological conservation*, **100**, 65–74.
- Fahrig, L.** 2002. Effect of Habitat Fragmentation on the Extinction Threshold: A Synthesis. *Ecological Applications*, **12**, 346–353.
- Fahrig, L.** 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J.** 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, **257**, 2226–2234.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B. & Cowling, A.** 2004. The challenge of managing multiple species at multiple scales: reptiles in an Australian grazing landscape. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 32–44.
- Floren, A. & Deeleman-Reinhold, C.** 2005. Diversity of arboreal spiders in primary and disturbed tropical forests. *Journal of Arachnology*, **33**, 323–333.
- Foelix, R. F.** 2011. *Biology of Spiders*. Third edit edn. New York: Oxford University Press.
- Francesco Ficetola, G. & Denoël, M.** 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species–habitat relationships. *Ecography*, **32**, 1075–1084.
- Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F.** 2005a. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 1–17.
- Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F.** 2005b. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 27–43.

- Gavish, Y., Ziv, Y. & Rosenzweig, M. L.** 2012. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, **26**, 150–9.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K. & Carroll, S. P.** 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Gotelli, N. J., McGill & Brian, J.** 2006. Null Versus Neutral Models: What's The Difference? *Ecography*, **29**, 793–800.
- Gotthard, K., Nylin, S. & Nylin, S.** 1995. Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation: A Selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos*, **74**, 3.
- Guillemain, M., Arzel, C., Legagneux, P., Elmberg, J., Fritz, H., Lepley, M., Pin, C., Arnaud, A. & Massez, G.** 2007. Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour*, **73**, 845–854.
- Hanski, I. & Moilanen, A.** 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, **147**, 527–541.
- Haynes, K. F. & Birch, M. C.** 1984. Mate-locating and courtship behaviors of the Artichoke Plume Moth, *Platyptilia carduidactyla* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Environmental Entomology*, **13**, 399–408.
- Hinam, H. & Clair, C.** 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, **141**, 524–535.
- Hogg, B. N. & Daane, K. M.** 2010. The role of dispersal from natural habitat in determining spider abundance and diversity in California vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **135**, 260–267.
- Japyassú, H. F. & Caires, R. A.** 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. *Journal of insect behavior.*, **21**, 258–284.
- Japyassú, H. F. & Jotta, E. G. E. G.** 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina levi* 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota Neotropica*, **5**, 53–67.
- Japyassú, H. F. & Viera, C.** 2002. Predatory plasticity in *nephilengys cruentata* (araneae: tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour*, **139**, 529–544.
- Komonen, A., Penttila, R., Lindgren, M. & Hanski, I.** 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**, 119–126.

- Lande, R.** 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, **130**, 624–635.
- Lehner, P. N.** 1996. *Handbook of ethological methods*. Second Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leite, C. & Rocha, P. L. B. da.** 2011. Aranhas como indicadores ecológicos em florestas tropicais: uma análise em Mata Atlântica. Universidade Federal da Bahia.
- Lindenmayer, D. B. & Luck, G.** 2005. Synthesis: Thresholds in conservation and management. *Biological Conservation*, **124**, 351–354.
- Lindenmayer, D., Cunningham, R., Pope, M. L. & Donnelly, C. F.** 1999. The response of arboreal marsupials to landscape context: a large-scale fragmentation study. *Ecological Applications*, **9**, 594–611.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Nix, H. & Lindenmayer, B. D.** 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs*, **72**, 1–18.
- Martinko, E. a., Hagen, R. H. & Griffith, J. a.** 2006. Successional change in the insect community of a fragmented landscape. *Landscape Ecology*, **21**, 711–721.
- Matos, M. A. & Rocha, P. L. B. da.** 2012. Efeito da redução da cobertura florestal sobre anuros e lagartos de serapilheira em paisagens da Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de Al, Rocha, P. L. B. da & Japyassú, H. F.** 2012a. Efeito da redução da cobertura florestal sobre o comportamento de aranhas orbitelas (Araneae: Araneidae). Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de A., Rocha, P. L. B. da, Japyassú, H. F. & Brescovit, A. D.** 2012b. Limiares de extinção: um estudo de caso para aranhas orbitelas tropicais. Universidade Federal da Bahia.
- Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. a & Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–8.
- Pardini, R., Bueno, A. D. A., Gardner, T. a, Prado, P. I. & Metzger, J. P.** 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one*, **5**, e13666.
- Parker, M., Nally, R. Mac & Macnally, R.** 2002. Habitat loss and the habitat fragmentation

threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation*, **105**, 217–229.

Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 481–486.

Polis, G. A. & Hurd, S. D. 1995. Extraordinarily High Spider Densities on Islands: Flow of Energy from the Marine to Terrestrial Food Webs and the Absence of Predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**, 4382–4386.

Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1st edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Radford, J., Bennett, A. & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, **124**, 317–337.

Rautenberg, R. & Laps, R. R. 2010. Natural history of the lizard *Enyalius iheringii* (Squamata, Leiosauridae) in southern Brazilian Atlantic forest. *Iheringia. Série Zoologia*, **100**, 287–290.

Relyea, R. A. 2003. Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. *Ecology*, **84**, 1840–1848.

Reynolds, A. M., Bohan, D. a & Bell, J. R. 2007. Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology letters*, **3**, 237–40.

Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153.

Roberts, J. A., Taylor, P. W. & Uetz, G. W. 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology*, **18**, 236–240.

Sandoval, C. 1994. Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, **8**, 701–707.

Santos, R. A. dos S., Rocha, P. L. B., Boscolo, D. & Santos, S. S. 2012. Efeitos da quantidade de hábtat e do histórico biogeográfico sobre comunidades de aves na Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.

Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual review of ecology and systematics*, **24**, 35–68.

Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 1987. Effect of Lizards on Spider Populations: Manipulative Reconstruction of a Natural Experiment. *Science*, **236**, 949–952.

- Schoener, T. W. & Spiller, D. A.** 1995. Effect of Predators and Area on Invasion: An Experiment with Island Spiders. *Science*, **267**, 1811–1813.
- Schoener, T. W. & Toft, C. A.** 1983. Spider Populations: Extraordinarily High Densities on Islands Without Top Predators. *Science*, **219**, 1353–1355.
- Schoeppner, N. M. & Relyea, R. A.** 2009. Phenotypic plasticity in response to fine-grained environmental variation in predation. *Functional Ecology*, **23**, 587–594.
- Sih, A.** 2004. A behavioral ecological view of phenotypic plasticity. In: *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*, (Ed. by T. J. T. DeWitt & S. M. Scheiner), pp. 112–125. New York: Oxford University Press.
- Sousa, B. M. de & Cruz, C. A. G.** 2008. Hábitos alimentares de *Enyalius perditus* (Squamata, Leiosauridae) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, **98**, 260–265.
- Swift, T. L. & Hannon, S. J.** 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 35–53.
- Turner, I. M.** 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 200–209.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. & O’neill, R.** 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer Verlag.
- Venner, S. & Casas, J.** 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 1587–92.
- Via, S. & Lande, R.** 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505–522.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. & Van Tienderen, P. H.** 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 212–217.
- Wainwright, P. C., Mehta, R. S. & Higham, T. E.** 2008. Stereotypy, flexibility and coordination: key concepts in behavioral functional morphology. *The Journal of experimental biology*, **211**, 3523–8.
- Winkler, H. & Preleuthner, M.** 2001. Behaviour and ecology of birds in tropical rain forest canopies. *Plant Ecology*, **153**, 193–202.
- With, K. a. & King, A. W.** 1999. Extinction Thresholds for Species in Fractal Landscapes. *Conservation Biology*, **13**, 314–326.

Yahner, R. H. & Mahan, C. G. 1997. Behavioral Considerations in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, **11**, 569–570.

Yahner, R. H. & Mahan, C. G. 2002. Animal Behavior in Fragmented Landscapes. In: *Applying landscape ecology in biological conservation*, (Ed. by K. Gutzweille), pp. 518. New York: Springer.

Zamprogno, C., Zamprogno, M. das G. F. & Teixeira, R. L. 2001. Evidence of terrestrial feeding in the arboreal lizard *Enyalius bilineatus* (Sauria, Polychrotidae) of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 91–94.

Ziesche, T. M. & Roth, M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management*, **255**, 738–752.

Normas gerais para publicação no periódico *Biotropica*

BIOTROPICA – JOURNAL OF THE ASSOCIATION FOR TROPICAL BIOLOGY AND
CONSERVATION
CHECKLIST FOR PREPARATION OF MANUSCRIPTS AND ILLUSTRATIONS (updated
February 2010)

Online submission and review of manuscripts is mandatory effective 01 January 2005.

Please format your paper according to these instructions and then go to the following website to submit your manuscript (<http://mc.manuscriptcentral.com/bitr>). Contact the BIOTROPICA Office for assistance if you are unable to submit your manuscript via Manuscript Central (biotropica@env.ethz.ch).

Authors are requested to provide a **cover letter** that details the **novelty**, **relevance** and **implications** of their work, and a brief explanation of the suitability of the work for BIOTROPICA. The number of words in the manuscript should also be given in the cover letter. Owing to limited space within *Biotropica* we ask authors to place figures and tables that do not have central relevance to the manuscript as online Supporting Information (SI). SI accompanies the online version of a manuscript and will be fully accessible to everyone with electronic access to *Biotropica*. Authors are welcome to submit supplementary information, including photographs, for inclusion as SI, although all such material must be cited in the text of the printed manuscript. The Editor reserves the right to make decisions regarding tables, figures and other materials in SI. If authors disagree with the Editor's decision, they could ask for such tables and figures to be included in the printed article on the condition that the authors cover the additional page charges incurred at the rate of US \$60 per page.

I. General Instructions

1. Publication must be in English, but second abstract in other languages (such as Spanish, French, Portuguese, Hindi, Arabic, Chinese etc.) may be published as online Supporting Information. BIOTROPICA offers assistance in editing manuscripts if this is required (see English Editorial Assistance below). Second abstracts will **not** be copy-edited and the author(s) must take full responsibility for content and quality.
2. Manuscripts may be submitted in the following categories, based on these suggested word limits:

Paper (up to 5000 words)

Insights (up to 2000 words)

Review (up to 8000 words)

Commentary (up to 2000 words)

Word counts exclude title page, abstract(s), literature cited, tables, figures, or appendices.

1. Use 8.5" x 11" page size (letter size). Double space everything, including tables, figure legends, abstract, and literature cited.

2. Use a 1" margin on all sides. Align left. Avoid hyphens or dashes at ends of lines; do not divide a word at the end of a line.
3. Use standard 12 point type (Times New Roman).
4. Indent all but the first paragraph of each section.
5. Use italics instead of underline throughout. Italicize non-English words such as *e.g.*, *i.e.*, *et al.*, *cf.*, *ca.*, *n.b.*, *post-hoc*, and *sensu* (the exceptions being 'vs.' and 'etc.').
6. Include page number in the centre of all pages. Do use line numbering starting on each page.
7. Cite each figure and table in the text. Tables and figures must be numbered in the order in which they are cited in the text.
8. Use these abbreviations: yr (singular & plural), mo, wk, d, h, min, sec, diam, km, cm, mm, ha, kg, g, L, g/m^2
9. For units, avoid use of negative numbers as superscripts: use the notation $/m^2$ rather than m^{-2} .
10. Write out other abbreviations the first time they are used in the text; abbreviate thereafter: "El Niño Southern Oscillation (ENSO) . . ."
11. Numbers: Write out one to ten unless a measurement (*e.g.*, four trees, 6 mm, 35 sites, 7 yr, 10×5 m, > 7 m, \pm SE) or in combination with other numbers (*e.g.*, 5 bees and 12 wasps). Use a comma as a separator in numbers with **more than** four digits (*i.e.*, 1000, but 10,000); use decimal points as in 0.13; 21°C (no spaces); use dashes to indicate a set location of a given size (*e.g.*, 1-ha plot).
12. Spell out 'percent' except when used in parentheses (20%) and for 95% CI.
13. Statistical abbreviations: Use italics for *P*, *N*, *t*, *F*, R^2 , *r*, *G*, *U*, *N*, χ^2 (italics, superscripts non-italics); but use roman for: df, SD, SE, SEM, CI, two-way ANOVA, ns
14. Dates: 10 December 1997; Times: 0930 h, 2130 h
15. Latitude and Longitude are expressed as: 10°34 21 N, 14°26 12 W
16. Above sea level is expressed as: asl
17. Regions: SE Asia, UK (no periods), but note that U.S.A. includes periods.
18. Geographical place names should use the English spelling in the text (Zurich, Florence, Brazil), but authors may use their preferred spelling when listing their affiliation (Zürich, Firenze, Brasil).
19. Lists in the text should follow the style: . . . : (1)... ; (2)...; and (3)..., as in, "The aims of the study were to: (1) evaluate pollination success in *Medusagyne oppositifolia*; (2) quantify gene flow between populations; and (3) score seed set."
20. Each reference cited in text must be listed in the Literature Cited section, and vice versa. Double check for consistency, spelling and details of publication, including city and country of publisher.
21. For manuscripts ACCEPTED for publication but not yet published, cite as Yaz (in press) or (Yaz, in press). Materials already published online can be cited using the digital object identifier (doi)

22. Literature citations in the text are as follows:

One author: Yaz (1992) or (Yaz 1992)

Two authors: Yaz and Ramirez (1992); (Yaz & Ramirez 1992)

Three or more authors: Yaz *et al.* (1992), but include ALL authors in the literature cited section.

1. Cite unpublished materials or papers not in press as (J. Yaz, pers. obs.) or (J. Yaz, unpubl. data). Initials and last name must be provided. 'In prep' or 'submitted' are NOT acceptable, and we encourage authors not to use 'pers. obs.' or 'unpubl. data' unless absolutely necessary. Personal communications are cited as (K. A. Liston, pers. comm.).
2. Use commas (Yaz & Taz 1981, Ramirez 1983) to separate citations, BUT use semicolon for different types of citations (Fig. 4; Table 2) or with multiple dates per author (Yaz *et al.* 1982a, b; Taz 1990, 1991). Order references by year, then alphabetical (Azy 1980, Yaz 1980, Azy 1985).

3. Assemble manuscripts in this order:

Title page

Abstract (s)

Key words

Text

Acknowledgments (spelled like this)

Literature cited

Tables

Appendix (when applicable)

Figure legends (one page)

Figures

For the review purpose, submit the entire manuscript, with Tables, Figure legends and Figures embedded at the end of the manuscript text, as a Microsoft Word for Windows document (*.doc), or equivalent for Mac or Linux. Do NOT submit papers as pdf files.

II. Title Page

(Do not number the title page)

Running heads two lines below top of page.

LRH: Yaz, Pirozki, and Peigh (may not exceed 50 characters or six author names; use Yaz *et al.*)

RRH: Seed Dispersal by Primates (use capitals; may not exceed 50 characters or six words)

Complete title, flush left, near middle of page, Bold Type and Initial Caps, usually no more than 12 words.

Where species names are given in the title it should be clear to general readers what type(s) of organism(s) are being referred to, either by using Family appellation or common name. For example: 'Invasion of African Savanna Woodlands by the Jellyfish tree *Medusagyne oppositifolia*', or 'Invasion of African Savanna Woodlands by *Medusagyne oppositifolia* (Medusagynaceae)'

Titles that include a geographic locality should make sure that this is clear to the general reader.

For example: ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores, Indonesia’, and NOT ‘New Species of Hummingbird Discovered on Flores’.

Below title, include author(s) name(s), affiliation(s), and unabbreviated complete address(es).

Use superscript number(s) following author(s) name(s) to indicate current location(s) if different than above. In multi-authored papers, additional footnote superscripts may be used to indicate the corresponding author and e-mail address. **Please refer to a current issue.**

At the bottom of the title page every article must include: Received ____; revision accepted ____ . (BIOTROPICA will fill in dates.)

III. Abstract Page

(Page 1)

- Abstracts should be concise (maximum of 250 words for papers and reviews; 50 words for Insights; no abstract for Commentary). Include brief statements about the intent, materials and methods, results, and significance of findings. The abstract of Insights should emphasise the novelty and impact of the paper.
- Do not use abbreviations in the abstract.
- **Authors are strongly encouraged to provide a second abstract in the language relevant to the country in which the research was conducted**, and which will be published as online Supporting Information. This second abstract should be embedded in the manuscript text following the first abstract.
- Provide up to eight key words after the abstract, separated by a semi-colon (;). Key words should be listed alphabetically. Include location, if not already mentioned in the title. See style below. Key words should NOT repeat words used in the title. Authors should aim to provide informative key words—avoid words that are too broad or too specific.
- *Key words:* Melastomataceae; *Miconia argentea*; seed dispersal; Panama; tropical wet forest.—Alphabetized and key words in English only.

IV. Text

(Page 2, etc) See General Instructions above, or recent issue of BIOTROPICA (Section I).

- No heading for Introduction. First line or phrase of Introduction should be SMALL CAPS.
- Main headings are **METHODS**, **RESULTS**, and **DISCUSSION**: All CAPITALS and **Bold**. Flush left, one line.
- One line space between main heading and text
- Second level headings: SMALL CAPS, flush left, Capitalize first letter, begin sentence with em-dash, same line (*e.g.*, INVENTORY TECHNIQUE.—The ant inventory...).
- Use no more than second level headings.
- Do not use footnotes in this section.
- References to figures are in the form of ‘Fig. 1’, and tables as ‘Table 1’. Reference to online Supporting Information is as ‘Fig. S1’ or ‘Table S1’.

V. Literature Cited

(Continue page numbering and double spacing)

- No 'in prep.' or 'submitted' titles are acceptable; cite only articles published or 'in press'. 'In press' citations must be accepted for publication. Include journal or publisher.
- Verify all entries against original sources, especially journal titles, accents, diacritical marks, and spelling in languages other than English.
- Cite references in alphabetical order by first author's surname. References by a single author precede multi-authored works by the same senior author, regardless of date.
- List works by the same author chronologically, beginning with the earliest date of publication.
- Insert a period and space after each initial of an author's name; example: YAZ, A. B., AND B. AZY. 1980.
- Authors Names: use SMALL CAPS.
- **Every** reference should spell out author names as described above. BIOTROPICA no longer uses 'em-dashes' (—) to substitute previously mentioned authors.
- Use journal name abbreviations (see <http://www.bioscience.org/atlas/jourabbr/list.htm>). If in doubt provide full journal name.
- Double-space. Hanging indent of 0.5 inch.
- Leave a space between volume and page numbers and do not include issue numbers. 27: 3–12
- Article in books, use: AZY, B. 1982. Title of book chapter. *In* G. Yaz (Ed.). Book title, pp. 24–36. Blackwell Publications, Oxford, UK.
- Dissertations, use: 'PhD Dissertation' and 'MSc Dissertation'.

VI. Tables

(Continue page numbering)

- Each table must start on a separate page, double-spaced. The Table number should be in Arabic numerals followed by a period. Capitalize first word of title, double space the table caption. Caption should be italicized, except for words and species names that are normally in italics.
- Indicate footnotes by lowercase superscript letters (^a, ^b, ^c, etc.).
- Do not use vertical lines in tables.
- Ensure correct alignment of numbers and headings in the table (see current issues)
- Tables must be inserted as a Word table or copy and pasted from Excel in HTML format.

VII. Figure Legends

(Continue page numbering)

- Double-space legends. All legends on one page.
- Type figure legends in paragraph form, starting with 'FIGURE' (uppercase) and number.
- Do not include 'exotic symbols' (lines, dots, triangles, etc.) in figure legends; either label them in the figure or refer to them by name in the legend.

- Label multiple plots/images within one figure as A, B, C etc, as in ‘FIGURE 1. Fitness of *Medusagyne oppositifolia* as indicated by (A) seed set and (B) seed viability’, making sure to include the labels in the relevant plot.

VIII. Preparation of Illustrations or Graphs

Please consult <http://www.blackwellpublishing.com/bauthor/illustration.asp> for detailed information on submitting electronic artwork. We urge authors to make use of online Supporting Information, particularly for tables and figures that do not have central importance to the manuscript. If the editorial office decides to move tables or figures to SI, a delay in publication of the paper will necessarily result. We therefore advise authors to identify material for SI on submission of the manuscript.

- Black-and-white or half-tone (photographs), drawings, or graphs are all referred to as ‘Figures’ in the text. Consult editor about color figures. Reproduction is virtually identical to what is submitted; flaws will not be corrected. Consult a recent issue of BIOTROPICA for examples.
- If it is not possible to submit figures embedded within the text file, then submission as *.pdf, *.tif or *.eps files is permissible.
- Native file formats (Excel, DeltaGraph, SigmaPlot, etc.) cannot be used in production. When your manuscript is accepted for publication, for production purposes, authors will be asked upon acceptance of their papers to submit:
 - Line artwork (vector graphics) as *.eps, with a resolution of > 300 dpi at final size
 - Bitmap files (halftones or photographs) as *.tif or *.eps, with a resolution of >300 dpi at final size
- Final figures will be reduced. Be sure that all text will be legible when reduced to the appropriate size. Use large legends and font sizes. We recommend using Arial font (and NOT Bold) for labels within figures.
- Do not use negative exponents in figures, including axis labels.
- Each plot/image grouped in a figure or plate requires a label (*e.g.*, A, B). Use upper case letters on grouped figures, and in text references.
- Use high contrast for bar graphs. Solid black or white is preferred.

IX. Insights (up to 2000 words)

Title page should be formatted as with Papers (see above)

- No section headings.
- Up to two figures or tables (additional material can be published as online Supporting Information).

X. Appendices

- We do NOT encourage the use of Appendices unless absolutely necessary. Appendices will be published as online Supporting Information in almost all cases.
- Appendices are appropriate for species lists, detailed technical methods, mathematical equations and models, or additional references from which data for figures or tables have been derived (*e.g.*, in a review paper). If in doubt, contact the editor.

- Appendices must be referred to in the text, as Appendix S1. Additional figures and tables may be published as SI (as described above), but these should be referred to as Fig. S1, Table S1.
- Appendices should be submitted as a separate file.
- The editor reserves the right to move figures, tables and appendices to SI from the printed text, but will discuss this with the corresponding author in each case.

English Editorial Assistance

Authors for whom English is a second language may choose to have their manuscript professionally edited before submission to improve the English and to prepare the manuscript in accordance with the journal style. Biotropica provides this service at the cost of US\$ 25, - per hour. Please contact the Biotropica office at Biotropica@env.ethz.ch if you wish to make use of this service. The service is paid for by the author and use of a service does not guarantee acceptance or preference for publication.

Manuscripts that are scientifically acceptable but require rewriting to improve clarity and to conform to the Biotropica style will be returned to authors with a provisional acceptance subject to rewriting. Authors of such papers may use the Biotropica editing service at the cost of US\$ 25, - per hour for this purpose.

Most papers require between two to four hours, but this is dependent on the work required. Authors will always be contacted should there be any uncertainty about scientific meaning, and the edited version will be sent to authors for final approval before proceeding with publication.

Questions? Please consult the online user's guide at Manuscript Central first before contacting the editorial office

Phone: 0041 44 632 89 45

Editor's Phone: 0041 44 632 86 27

Fax: 0041 44 632 15 75

biotropica@env.ethz.ch

Please use this address for all inquiries concerning manuscripts and editorial correspondence

Capítulo 2**Efeito da redução da cobertura florestal sobre o comportamento de aranhas orbitelas****(Araneae: Araneidae)**André Mendonça^a, Pedro Luís Bernardo da Rocha^a, Hilton Ferreira Japyassú^b^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento - PPG ECOBIO^b Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal Universidade Federal da Bahia –PPG DA

UFBA, Rua Barão de Jeremoabo, 147, Ondina, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brasil

E-mails: decomendonca@gmail.com^{a,c}; peutocha@ufba.br^a; japy.hilton@gmail.com^b^aAutor para correspondência: decomendonca@gmail.com (55) (71) 3283-6559

RESUMO

A ação antrópica vem reduzindo e fragmentando os habitats naturais. Este processo tende a simplificar as comunidades ecológicas em função da perda progressiva de suas espécies. Comunidades de aranhas de florestas tropicais, contudo, tendem a aumentar de riqueza em habitats alterados pela fragmentação. Como resultado, espera-se que o processo redução de cobertura florestal e de fragmentação submetam as aranhas a um conjunto de presas cada vez mais depauperado e a um conjunto de espécies competidoras cada vez mais diverso. Nessa situação, seria esperado que cada espécie alterasse sua estratégia de captura, passando de sequências comportamentais mais complexas e capazes de lidar com uma grande diversidade de presas em habitats mais íntegros a sequências mais simplificadas e especializadas em poucos tipos de presas em habitats mais fragmentados. Testamos essa previsão a partir da análise de sequências de captura de presas em aranhas do gênero *Micrathena* em nove paisagens de Mata Atlântica variando de 5% a 60% de cobertura florestal. Detectamos que a complexidade desse comportamento reduziu com a redução da cobertura florestal para quatro dos seis grupos de aranhas do gênero. Tal capacidade de ajuste comportamental pode influenciar na manutenção das populações de aranhas orbitelas em paisagens com pouca porcentagem de cobertura florestal.

Palavras-chave: complexidade comportamental, diversidade comportamental, variabilidade comportamental, fragmentação, perda de habitat

INTRODUÇÃO

A perda de hábitat e a fragmentação alteram características da paisagem como a quantidade de bordas, o número, o tamanho e o isolamento dos remanescentes de floresta (quando ocorre fragmentação) (Turner et al. 2001). A resposta das comunidades, em termos de riqueza, composição e abundância a estas modificações vêm sendo extensamente avaliadas (revisado por Swift & Hannon 2010). No entanto, os efeitos da fragmentação e perda de hábitat sobre o comportamento animal são largamente desconhecidos (Yahner & Mahan 1997; Hinam & Clair 2008).

A expressão de um comportamento é influenciada por fatores intrínsecos (e.g., capacidade de dispersão) e extrínsecos (e.g., disponibilidade de recursos). Ambos os tipos de fatores são, por sua vez, influenciados por padrões em escala de paisagem (Yahner & Mahan 2002). Espera-se que quando características da paisagem sejam alteradas, o comportamento do animal seja o caráter do fenótipo que primeiro se modifique, dado que expressões do comportamento, assim como traços fisiológicos, são os atributos do fenótipo que respondem mais rapidamente a alterações do ambiente (Relyea 2003; Briffa et al. 2008).

Teoricamente, modificações nas paisagens poderiam levar a dois tipos de ajuste do fenótipo dos organismos: um ajuste individual, expresso com base na plasticidade fenotípica dos organismos e um ajuste populacional, devido à seleção diferencial de indivíduos com diferentes habilidades para lidar com o ambiente alterado. O segundo tipo de ajuste é possível considerando que alterações ambientais são suficientes para, mesmo em curtos períodos de tempo (algumas décadas), gerar respostas adaptativas em populações naturais, particularmente em organismos de ciclo de vida curto (Carroll et al. 2007).

Em particular, o comportamento de forrageio de animais predadores pode ser um dos primeiros aspectos de seu repertório a responder às alterações derivadas da perda de hábitat devido à modificação da disponibilidade de recursos alimentares. Paisagens afetadas pelos processos de redução e fragmentação de hábitats, especialmente devido à ação antrópica, devem apresentar riqueza e composição de organismos diferentes das comunidades originais (Fahrig 2003) e, conseqüentemente, diferentes pressões seletivas relacionadas com a diversidade de presas. As comunidades de invertebrados, que representam presas potenciais para aranhas, também são influenciadas por este processo (Martinko et al. 2006). A simplificação das comunidades, em comparação com a situação original de comunidades muito diversificadas (Komonen et al. 2000), deve levar à homogeneização das presas disponíveis para animais predadores. Portanto, é prevista a seleção de fenótipos com propriedades distintas daquelas dos ancestrais, no que diz respeito à maior habilidade de capturar as novas presas mais abundantes em função do relaxamento da seleção associada com a variabilidade de presas disponíveis. Além disso, as comunidades de aranhas em áreas mais fragmentadas são mais diversas (Gavish et al. 2012), o que aumentaria ainda mais a competição interespecífica, gerando comportamentos menos complexos. Bolger et al. (2000) documentaram que em fragmentos urbanos a densidade e diversidade de morfotipos de artrópodes em geral diminuem com a fragmentação. A exceção encontrada foram as aranhas de solo, que são favorecidas pela fragmentação. Mendonça et al. (2012) também detectaram que na Mata Atlântica da Bahia a fragmentação também leva ao aumento da riqueza de espécies de aranhas.

A Mata Atlântica da Bahia, Brasil, possui áreas extensas e isoladas que promovem diferentes pressões seletivas associadas à heterogeneidade de recursos, como a diversidade de presas disponível para invertebrados carnívoros, como as aranhas. O principal processo de

redução e fragmentação da floresta ocorreu a partir da década de cinquenta (SOS Mata Atlântica, 2008) e de modo espacialmente heterogêneo. Em teoria, este espaço de tempo é suficiente para que se expressem respostas adaptativas (Carroll et al. 2007), com potenciais efeitos sobre o comportamento dos indivíduos das populações de aranhas nessas paisagens.

Para este grupo, um aspecto do comportamento de forrageio sujeito a seleção ou ajuste derivado da plasticidade é o nível de complexidade da sequência comportamental. Uma sequência de captura de presa está organizada na forma de unidades simples de comportamento (tais como “fixar e rodar” ou “manipular”). Uma grande complexidade em uma sequência comportamental indica que um comportamento pode ser precedido de vários outros e, portanto, as categorias são independentes entre si. Considerando uma sequência de predação, um animal com comportamento mais complexo deve conseguir capturar uma maior diversidade de presas, pois poderá capturar presas com distintas particularidades.

Este estudo tem como objetivo avaliar se a complexidade comportamental associada à captura da presa em aranhas orbitelas está relacionada à redução e fragmentação do hábitat. A hipótese de interesse deste trabalho é de que a relação entre complexidade comportamental e a porcentagem de cobertura florestal é negativa. Como resultados, esperamos que áreas com maior quantidade de cobertura florestal diversidade de presas apresentem uma comunidade de aranhas de teias orbiculares composta por espécies que possuem maior complexidade quando comparadas a comunidade de ambientes com menor diversidade de presas.

MÉTODOS

Para avaliar a resposta comportamental à redução da quantidade de seu habitat, medimos a complexidade comportamental de aranhas tecedeiras em paisagens fragmentadas de

Mata Atlântica com cobertura florestal de floresta variando entre cinco e 60% (Fig. 1). Tal gradiente de cobertura florestal potencializa a amplitude de variação da diversidade de presas entre as réplicas.

Área de estudo

A unidade amostral foi composta por uma paisagem de 6x6 km, no bioma da Mata Atlântica no Estado da Bahia. Cada unidade amostral inclui área(s) de Mata Atlântica primária ou em estágios médio ou avançado de regeneração, que foram considerados como habitats florestais, e matriz(es) desflorestadas, compostas por pastagem e/ou plantios herbáceo/arbustivo de baixo porte. Alguns critérios foram estabelecidos na tentativa de controlar a variabilidade ambiental existente entre as paisagens. Estes critérios estão relacionados a: i) ocorrência de áreas que poderiam funcionar como áreas fontes tanto de presas quanto das aranhas orbitelas e ii) influência da diversidade genética distintas entre as áreas amostradas devido ao seu histórico biogeográfico. Os procedimentos relacionados a estes controles estão detalhados em (Mendonça et al. 2012b) (cap 3).

Coleta e análise de dados

Cada paisagem de 6x6 km foi subdividida em 100 quadriculas (600 x 600 m) e deste universo, oito foram sorteadas. Cada ponto sorteado possuía tamanho da mata suficientemente para instalação do transecto de 100 m, a uma distância de pelo menos 50 m da borda; o dossel possuía no mínimo oito metros de altura; e a mata apresentava estágio médio e avançado de regeneração. Ao longo de cada transecto, realizamos procura ativa visual, entre 8:00 e 16:00 h, por aranhas orbitelas. A procura foi restrita a aranhas que ocupem os estratos verticais até dois

metros. Em cada parcela, filmamos (filmadora Panasonic SDR-H86) o comportamento de captura de presa das dez primeiras aranhas orbitelas encontradas que apresentassem o morfotipo semelhante ao de *Micrathena*. Escolhemos este gênero porque a maioria dos seus representantes possui uma morfologia peculiar, que facilita a restrição no universo de aranhas filmadas em campo. As aranhas foram coletadas e conservadas em álcool 80%, para posterior validação taxonômica.

Para descrever o comportamento de captura das aranhas foram oferecidas larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera) de tamanho aproximado ao corpo da aranha (cefalotórax e abdome). A utilização desta presa diminui possíveis ruídos relacionados à experiência prévia da aranha sobre a medida do comportamento, pois larvas de *Tenebrio molitor* são presas incomuns para aranhas de teia (Japyassú & Caires 2008). Os eventos de captura foram filmados (método animal focal - Lehner, 1996).

Os dados foram coletados em 2011 em dois períodos (de Janeiro a Abril e de Agosto a Dezembro) de forma a evitar o período do ano chuvoso. Assim, buscamos evitar variações sazonais na disponibilidade de presas.

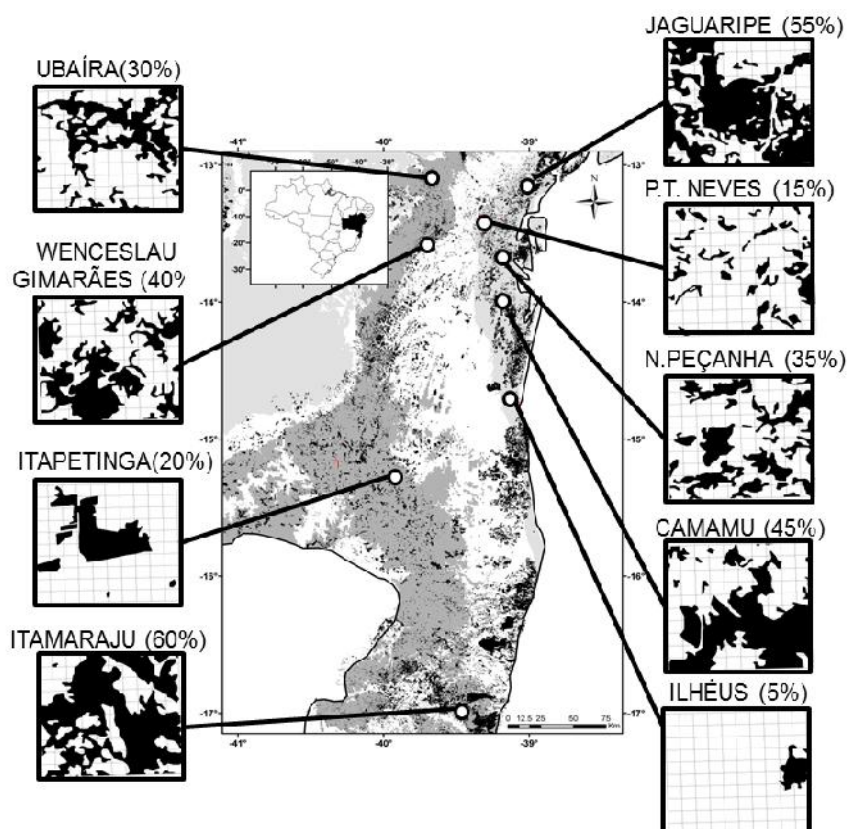


Figura 1. Litoral do estado da Bahia, Brasil. A esquerda, regiões de refúgio e a direita regiões de não-refúgio, com respectivas porcentagens de cobertura florestal.

Cada sessão de filmagem iniciava com a exibição pela aranha da primeira categoria comportamental (exceto imobilidade). As sessões se encerravam quando a aranha permanecia mais de cinco minutos realizando um mesmo comportamento, como mordida longa ou falta de interação com a presa (Japyassú & Viera 2002; Japyassú & Caires 2008). Quando o motivo do término da filmagem foi falta de interação predador-presa, o comportamento predatório era considerado válido caso a aranha tivesse iniciado a fase de alimentação antes da interrupção da filmagem. Durante a descrição do comportamento, quando outra presa inesperadamente caía na teia, desconsideramos a sequência de unidades comportamentais que vai desde o

reconhecimento e a interação com outra presa até o deslocamento em direção à larva. Para a análise do comportamento predatório consideramos 24 categorias comportamentais (mônades).

Analisamos a complexidade da sequência comportamental de cada indivíduo em dois níveis: a) número de categorias comportamentais diferentes (riqueza de mônades) e b) utilizando o índice de estereotipia aplicado a mônades (IEm). O IEm mede a probabilidade de uma categoria ocorrer em uma sequência comportamental. O IEm varia de zero (quando todas as categorias comportamentais são equiprováveis) a um (quando uma determinada categoria é altamente previsível, considerando outra determinada categoria precedente) (Altmann 1965). O IEm sintetiza em um único valor informação sobre a riqueza e sobre a frequência de cada categoria comportamental. Analisando a riqueza separadamente buscamos identificar qual destas variáveis foi responsável pela mudança no valor médio do IEm observado. O cálculo do IEm foi elaborado segundo procedimento descrito em Mendonça et al. (2012) (capítulo 1).

Para testar a previsão de que, em ambientes com maiores porcentagens de cobertura florestal, as aranhas possuem maior complexidade comportamental, realizamos uma análise de covariância multifatorial (MANCOVA). Utilizamos a riqueza média e o IEm médio do gênero *Micrathena* em cada paisagem como variáveis resposta, o histórico biogeográfico como fator categórico fixo e a cobertura florestal como fator contínuo. Embora não seja esperado que todas as espécies estejam presentes em todas as paisagens (motivo pelo qual decidimos realizar a análise ao nível de gênero), a avaliação do padrão geral de resposta à redução da cobertura florestal de cada espécie pode informar se o modelo tem aplicabilidade geral. Avaliamos essa relação visualmente para cada grupo separadamente por meio de gráficos de dispersão. Os cálculos do IE foram feitos ambiente R versão 2.15 (R Development Core Team 2012) e a MANCOVA foi realizada no programa SPSS Statistics (versão 17.0).

RESULTADOS

O total de indivíduos de *Micrathena* utilizados para as análises foi 37. Ao todo, foram encontradas sete espécies diferentes de *Micrathena*: *M. fissispina*, *M. schreibersi*, *M. triangularispinosa*, *M. macfarlanei*, *M. triangularis*, *M. excavata* e *M. lindenbergi*, além de seis jovens que foram identificados ao nível de gênero. As espécies que ocorreram em maior número de paisagens foram *M. triangularispinosa* e *M. triangularis* (em seis e cinco paisagens, respectivamente). Aranhas do grupo “jovens” estiveram presentes em cinco paisagens. Considerando todas as espécies e o grupo dos jovens, o número médio de categorias comportamentais em cada paisagem foi 13. O valor médio do IEm foi 0,3.

Os valores médios do IEm aumentaram significativamente com a redução da cobertura florestal ($F_{1,8}=9,287$; $r^2=0,77$; $p=0,023$). Já a riqueza de categorias exibidas não variou de maneira significativa ($F_{1,8}=2,590$; $R^2=0,61$; $p=0,15$).

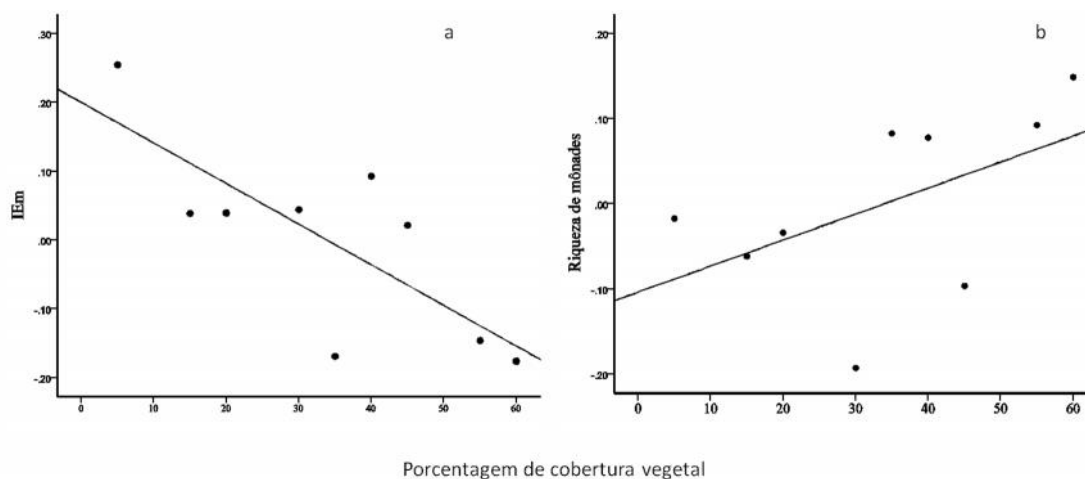


Figura 2. Relação entre a porcentagem de cobertura florestal e a) índice de estereotipia e b) riqueza de mônades (unidades comportamentais). Cada ponto no gráfico representa a média dos valores de resposta (riqueza, IEm) das aranhas do gênero *Micrathena* em cada paisagem

amostrada. Os valores de resposta nos gráficos representam os resíduos da relação entre os fatores histórico biogeográfico e os fatores riqueza, e as variáveis resposta riqueza média e IEm médio.

Avaliamos a resposta comportamental em função da redução da cobertura florestal ao nível de gênero porque nenhuma espécie esteve presente em todas as paisagens. A inclusão de diferentes espécies na análise acrescenta um potencial fator de confusão nesta, devido a possibilidade de que a correlação negativa entre IEm e cobertura florestal fosse devida a uma substituição de espécies ao longo do gradiente de cobertura florestal, gerando um padrão a nível de comunidade que não teria equivalência a nível de espécie (populações). Contudo, a resposta comportamental observada parece não derivar da inclusão de espécies distintas na análise (Fig. 3). A figura três apresenta a relação entre cobertura florestal e o IEm para cada grupo (espécies e jovens) que ocorreu em mais de uma paisagem. Embora não tenhamos avaliado formalmente a relação entre cobertura florestal e o IEm para cada grupo separadamente, em quatro dos seis grupos parece existir uma tendência de redução da complexidade do valor de IEm em menores coberturas florestal, tal qual o padrão geral identificado para todo o gênero (Fig. 2). A relação entre a cobertura florestal e o IEm para um dos grupos (*M. triangularis*) não indica relação oposta ao padrão geral. Para *M. schereibersi* a relação é oposta ao padrão geral, no entanto, para esse grupo a relação foi estimada com apenas duas réplicas, que abrangem uma amplitude muito curta de variação da variável independente (de 45 a 55 por cento de cobertura florestal).

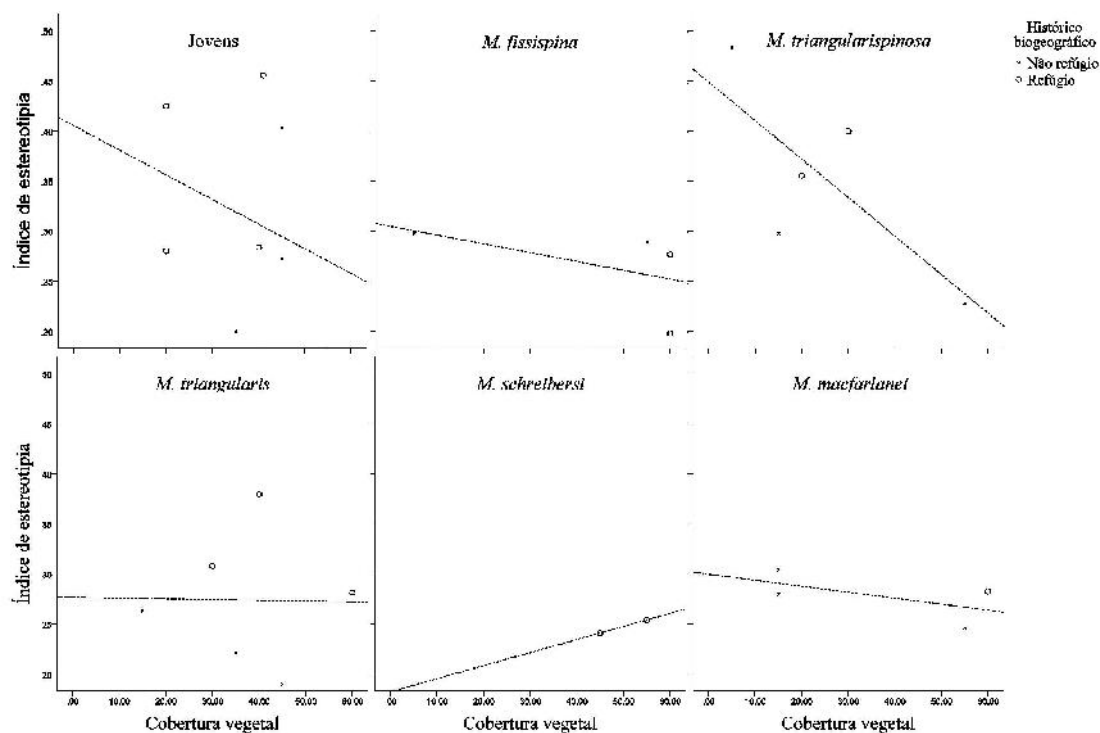


Figura 3. Relação entre o IE para cada grupo (espécie e jovens) e a porcentagem de cobertura florestal.

DISCUSSÃO

Esperávamos que áreas com maior porcentagem de cobertura vegetal apresentassem aranhas com maior complexidade comportamental quando comparadas a aranhas de ambientes com menor porcentagem de cobertura florestal. A modificação no nível de complexidade comportamental pode ocorrer devido a mudanças derivadas da plasticidade fenotípica associadas a alteração da diversidade presas disponíveis. Também é possível que a modificação comportamental seja devido ao relaxamento da pressão associada à diversidade de suas presas, que levaria a mudanças microevolutivas no comportamento. Embora neste trabalho não possamos discernir entre os dois mecanismos que geram alteração no comportamento,

observamos modificação do comportamento de captura das aranhas ao longo do gradiente de cobertura florestal com base em um dos descritores de comportamento (IEm). A riqueza de categorias não foi influenciada pelo gradiente. Assim, nossos resultados indicam que, considerando a escala temporal em que ocorreu a perda de hábitat na Mata Atlântica da Bahia, as aranhas são capazes de modificar seu comportamento relacionado a captura de presas.

O sentido do ajuste comportamental ocorreu conforme nossa expectativa original. Ou seja, as aranhas provenientes de ambientes com maior quantidade de cobertura florestal possuem comportamento mais complexo do que aquelas provenientes de áreas com menor cobertura. Esse resultado é compatível com a proposição de MacArthur 1972 de que a largura do nicho é restringida pelo número de espécies semelhantes, que tendem a ser competidoras. Na área em que amostramos, a riqueza de aranhas orbitelas é maior em menores fragmentos (Mendonça et al. 2012b).

Possivelmente a manutenção de um comportamento complexo incorre em custos similares aos custos de manutenção de um fenótipo plástico. As desvantagens da plasticidade incluem custos relacionados à manutenção dos mecanismos regulatórios da plasticidade, custos de produção da estrutura plástica, custos relacionados à aquisição de informações sobre o estado do ambiente e custos genéticos (DeWitt et al. 1998). Além disso, o fenótipo plástico pode nunca ser tão eficiente quanto o fenótipo especializado na exploração de um dado recurso. Isso favoreceria especialização do fenótipo em situações com maior heterogeneidade de recursos. Além disso, outra hipótese prevê que, em ambientes mais heterogêneos suportam maior número de estratégias de exploração de recursos (MacArthur, 1967). Neste caso, espera-se que a seleção aja de modo a reduzir a complexidade comportamental das aranhas orbitelas,

pois isso permitiria a coabitação de várias espécies com fenótipo especializado. Nossos dados descartam essa previsão, indicando que as vantagens da ampliação do nicho superam as vantagens de um fenótipo especializado. Contudo, ambas as estratégias podem ser favorecidas evolutivamente e prever em quais situações dada estratégia comportamental será beneficiada não é trivial.

As aranhas são fiéis aos seus micro-habitats (Ziesche & Roth 2008) e a geometria da teia pode ser determinante no sucesso de captura de determinados tipos de presa (Sandoval 1994; Blamires 2010). Dessa forma, é possível que o um dos mecanismos de redução da competição interespecífica também esteja associado à seleção de micro-habitat e à geometria da teia orbicular, pois uma vez que as aranhas tenham selecionando sítios específicos, ela deverá ser capaz de capturar quaisquer tipos de presa que caiam em suas teias. As aranhas orbitelas devem ser capazes de capturar até mesmo as presas raras, pois estas são fundamentais para sua sobrevivência e produção de ovos (Venner & Casas 2005). No entanto, ajustes nestes dois mecanismos (seleção de micro-habitat e construção de teia) podem não ser suficientes para permitir a manutenção de populações de aranhas em ambientes alterados e comportamento de captura pode ser determinante neste sentido. De fato, os nossos resultados indicam que a menor diversidade de presas no habitats com menor cobertura florestal leva a especialização do comportamento de captura em aranhas orbitelas tropicais.

AGRADECIMENTOS

Agradecemos aos especialistas que identificaram os espécimes amostrados, Antônio Brescovit e Ivan Luiz Fiorini de Magalhães. A Msc. Catarina Marcolin pelo auxílio como as análises no ambiente R.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Agrawal, A. A.** 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321–326.
- Altmann, S. A.** 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II: Stochastics of social communication. *Journal of Theoretical Biology*, **8**, 490–522.
- Andr n, H.** 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, **71**, 355–366.
- Arnedo, M. A., Coddington, J. A., Agnarsson, I. & Gillespie, R. G.** 2004. From a comb to a tree: phylogenetic relationships of the comb-footed spiders Araneae, Theridiidae inferred from nuclear and mitochondrial genes. **v. 31, p. ,**
- Auld, J. R. & Relyea, R. A.** 2010. Inbreeding depression in adaptive plasticity under predation risk in a freshwater snail. *Biology letters*, **6**, 222–4.
- Blamires, S. J.** 2010. Plasticity in extended phenotypes: orb web architectural responses to variations in prey parameters. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 3207–3212.
- Bolger, D. T., Suarez, A. V, Crooks, K. R., Morrison, S. A. & Case, T. J.** 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. *Ecological Applications*, **10**, 1230–1248.
- Bradshaw, A. D.** 1965. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Advances in Genetics*, **13**, 115–155.
- Briffa, M., Rundle, S. D. & Fryer, A.** 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **275**, 1305–11.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. & Moritz, C.** 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science (New York, N.Y.)*, **323**, 785–9.
- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N. & Fox, C. W.** 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, **21**, 387–393.
- Deno l, M. & Ficetola, G. F.** 2007. Landscape-level thresholds, and newt conservation. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **17**, 302–9.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S.** 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends*

in *Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.

Diniz-Filho, J. A. F. 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. 1st edn. Ribeirão Preto: Holos.

Dudley, S. A. & Schmitt, J. 1996. Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, **147**, 445.

Eberhard, W. G. W. 2007. Miniaturized orb-weaving spiders: behavioural precision is not limited by small size. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 2203–9.

Fahrig, L. 2001. How much habitat is enough? *Biological conservation*, **100**, 65–74.

Fahrig, L. 2002. Effect of Habitat Fragmentation on the Extinction Threshold: A Synthesis. *Ecological Applications*, **12**, 346–353.

Fahrig, L. 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.

Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J. 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, **257**, 2226–2234.

Fischer, J., Lindenmayer, D. B. & Cowling, A. 2004. The challenge of managing multiple species at multiple scales: reptiles in an Australian grazing landscape. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 32–44.

Floren, A. & Deeleman-Reinhold, C. 2005. Diversity of arboreal spiders in primary and disturbed tropical forests. *Journal of Arachnology*, **33**, 323–333.

Foelix, R. F. 2011. *Biology of Spiders*. Third edit edn. New York: Oxford University Press.

Francesco Ficetola, G. & Denoël, M. 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species–habitat relationships. *Ecography*, **32**, 1075–1084.

Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F. 2005a. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 1–17.

Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F. 2005b. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 27–43.

Gavish, Y., Ziv, Y. & Rosenzweig, M. L. 2012. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, **26**, 150–9.

- Ghalambor, C. K., McKay, J. K. & Carroll, S. P.** 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Gotelli, N. J., McGill & Brian, J.** 2006. Null Versus Neutral Models: What's The Difference? *Ecography*, **29**, 793–800.
- Gotthard, K., Nylin, S. & Nylin, S.** 1995. Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation: A Selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos*, **74**, 3.
- Guillemain, M., Arzel, C., Legagneux, P., Elmberg, J., Fritz, H., Lepley, M., Pin, C., Arnaud, A. & Massez, G.** 2007. Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour*, **73**, 845–854.
- Hanski, I. & Moilanen, A.** 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, **147**, 527–541.
- Haynes, K. F. & Birch, M. C.** 1984. Mate-locating and courtship behaviors of the Artichoke Plume Moth, *Platyptilia carduidactyla* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Environmental Entomology*, **13**, 399–408.
- Hinam, H. & Clair, C.** 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, **141**, 524–535.
- Hogg, B. N. & Daane, K. M.** 2010. The role of dispersal from natural habitat in determining spider abundance and diversity in California vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **135**, 260–267.
- Japyassú, H. F. & Caires, R. A.** 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. *Journal of insect behavior.*, **21**, 258–284.
- Japyassú, H. F. & Jotta, E. G. E. G.** 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina* levi 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota Neotropica*, **5**, 53–67.
- Japyassú, H. F. & Viera, C.** 2002. Predatory plasticity in *nephilengys cruentata* (araneae: tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour*, **139**, 529–544.
- Komonen, A., Penttila, R., Lindgren, M. & Hanski, I.** 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**, 119–126.
- Lande, R.** 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, **130**, 624–635.

- Lehner, P. N.** 1996. *Handbook of ethological methods*. Second Edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leite, C. & Rocha, P. L. B. da.** 2011. Aranhas como indicadores ecológicos em florestas tropicais: uma análise em Mata Atlântica. Universidade Federal da Bahia.
- Lindenmayer, D. B. & Luck, G.** 2005. Synthesis: Thresholds in conservation and management. *Biological Conservation*, **124**, 351–354.
- Lindenmayer, D., Cunningham, R., Pope, M. L. & Donnelly, C. F.** 1999. The response of arboreal marsupials to landscape context: a large-scale fragmentation study. *Ecological Applications*, **9**, 594–611.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Nix, H. & Lindenmayer, B. D.** 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs*, **72**, 1–18.
- Martinko, E. a., Hagen, R. H. & Griffith, J. a.** 2006. Successional change in the insect community of a fragmented landscape. *Landscape Ecology*, **21**, 711–721.
- Matos, M. A. & Rocha, P. L. B. da.** 2012. Efeito da redução da cobertura florestal sobre anuros e lagartos de serapilheira em paisagens da Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de Al, Rocha, P. L. B. da & Japyassú, H. F.** 2012a. Efeito da redução da cobertura florestal sobre o comportamento de aranhas orbitelas (Araneae: Araneidae). Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de A., Rocha, P. L. B. da, Japyassú, H. F. & Brescovit, A. D.** 2012b. Limiares de extinção: um estudo de caso para aranhas orbitelas tropicais. Universidade Federal da Bahia.
- Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. a & Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–8.
- Pardini, R., Bueno, A. D. A., Gardner, T. a, Prado, P. I. & Metzger, J. P.** 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one*, **5**, e13666.
- Parker, M., Nally, R. Mac & Macnally, R.** 2002. Habitat loss and the habitat fragmentation threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation*, **105**, 217–229.

- Pigliucci, M.** 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 481–486.
- Polis, G. A. & Hurd, S. D.** 1995. Extraordinarily High Spider Densities on Islands: Flow of Energy from the Marine to Terrestrial Food Webs and the Absence of Predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**, 4382–4386.
- Quinn, G. P. & Keough, M. J.** 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1st edn. Cambridge: Cambridge University Press.
- Radford, J., Bennett, A. & Cheers, G. J.** 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, **124**, 317–337.
- Rautenberg, R. & Laps, R. R.** 2010. Natural history of the lizard *Enyalius iheringii* (Squamata, Leiosauridae) in southern Brazilian Atlantic forest. *Iheringia. Série Zoologia*, **100**, 287–290.
- Relyea, R. A.** 2003. Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. *Ecology*, **84**, 1840–1848.
- Reynolds, A. M., Bohan, D. a & Bell, J. R.** 2007. Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology letters*, **3**, 237–40.
- Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M.** 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153.
- Roberts, J. A., Taylor, P. W. & Uetz, G. W.** 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology*, **18**, 236–240.
- Sandoval, C.** 1994. Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, **8**, 701–707.
- Santos, R. A. dos S., Rocha, P. L. B., Boscolo, D. & Santos, S. S.** 2012. Efeitos da quantidade de hábtat e do histórico biogeográfico sobre comunidades de aves na Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.
- Scheiner, S. M.** 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual review of ecology and systematics*, **24**, 35–68.
- Schoener, T. W. & Spiller, D. A.** 1987. Effect of Lizards on Spider Populations: Manipulative Reconstruction of a Natural Experiment. *Science*, **236**, 949–952.
- Schoener, T. W. & Spiller, D. A.** 1995. Effect of Predators and Area on Invasion: An Experiment with Island Spiders. *Science*, **267**, 1811–1813.

- Schoener, T. W. & Toft, C. A.** 1983. Spider Populations: Extraordinarily High Densities on Islands Without Top Predators. *Science*, **219**, 1353–1355.
- Schoeppner, N. M. & Relyea, R. A.** 2009. Phenotypic plasticity in response to fine-grained environmental variation in predation. *Functional Ecology*, **23**, 587–594.
- Sih, A.** 2004. A behavioral ecological view of phenotypic plasticity. In: *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*, (Ed. by T. J. T. DeWitt & S. M. Scheiner), pp. 112–125. New York: Oxford University Press.
- Sousa, B. M. de & Cruz, C. A. G.** 2008. Hábitos alimentares de *Enyalius perditus* (Squamata, Leiosauridae) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, **98**, 260–265.
- Swift, T. L. & Hannon, S. J.** 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 35–53.
- Turner, I. M.** 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 200–209.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. & O’neill, R.** 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer Verlag.
- Venner, S. & Casas, J.** 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 1587–92.
- Via, S. & Lande, R.** 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505–522.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. & Van Tienderen, P. H.** 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 212–217.
- Wainwright, P. C., Mehta, R. S. & Higham, T. E.** 2008. Stereotypy, flexibility and coordination: key concepts in behavioral functional morphology. *The Journal of experimental biology*, **211**, 3523–8.
- Winkler, H. & Preleuthner, M.** 2001. Behaviour and ecology of birds in tropical rain forest canopies. *Plant Ecology*, **153**, 193–202.
- With, K. a. & King, A. W.** 1999. Extinction Thresholds for Species in Fractal Landscapes. *Conservation Biology*, **13**, 314–326.
- Yahner, R. H. & Mahan, C. G.** 1997. Behavioral Considerations in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, **11**, 569–570.

Yahner, R. H. & Mahan, C. G. 2002. Animal Behavior in Fragmented Landscapes. In: *Applying landscape ecology in biological conservation*, (Ed. by K. Gutzweille), pp. 518. New York: Springer.

Zamprogno, C., Zamprogno, M. das G. F. & Teixeira, R. L. 2001. Evidence of terrestrial feeding in the arboreal lizard *Enyalius bilineatus* (Sauria, Polychrotidae) of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 91–94.

Ziesche, T. M. & Roth, M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management*, **255**, 738–752.

Normas gerais para publicação no periódico *Animal behaviour* ISSN: 0003-3472

TABLE OF CONTENTS

• Description	p.1	
• Audience	p.1	
• Impact Factor	p.1	
• Abstracting and Indexing		p.1
• Editorial Board	p.2	
• Guide for Authors	p.3	

DESCRIPTION .

First published in 1953, *Animal Behaviour* is a leading international publication and has wide appeal, containing critical reviews, original papers, and research articles on all aspects of animal behaviour. Book Reviews and Books Received sections are also included.

Growing interest in behavioural biology and the international reputation of *Animal Behaviour* prompted an expansion to monthly publication in 1989. *Animal Behaviour* continues to be the journal of choice for biologists, ethologists, psychologists, physiologists, and veterinarians with an interest in the subject.

Research Areas include:

- Behavioural ecology
- Evolution of behaviour
- Sociobiology
- Ethology
- Behavioural psychology
- Behavioural physiology
- Population biology
- Sensory behaviour
- Navigation and migration

AUDIENCE .

Behaviourists, behavioural ecologists, behavioural neuroscientists, ethologists, evolutionary Ecologists

IMPACT FACTOR .

2010: 3.101 © Thomson Reuters Journal Citation Reports 2011

ABSTRACTING AND INDEXING .

EMBiology

Scopus

EDITORIAL BOARD .*Executive Editors*

W.A. Searcy, University of Miami, Coral Gables, FL, USA

A. Sendova-Franks, University of the West of England, Bristol, England, UK

Editors

S. Adamo, Dalhousie University, Halifax, NS, Canada

M.A. Bee, University of Minnesota, St. Paul, MN, USA

M. Beekman, University of Sydney, NSW, NSW, Australia

M. Briffa, University of Plymouth, Plymouth, Devon, England, UK

C. Brown, Macquarie University, Sydney, NSW, Australia

S. Budaev, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

S. Castellano,

D.L. Cheney, University of Pennsylvania, Philadelphia, PA, USA

C. Cunningham, University of Abertay Dundee, Dundee, UK

S. Dobson, Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS), Paris, France

G.F. Grether, University of California at Los Angeles (UCLA), Los Angeles, CA, USA

S. Griffith, Macquarie University, NSW, Australia

E.A. Hebets, University of Nebraska at Lincoln, Lincoln, NE, USA

S. Held, University of Bristol, North Somerset, England, UK

S. Merilaita, Åbo Akademi University, Turku, Finland

X. Nelson, University of Canterbury, Christchurch, New Zealand

V. Pravosudov, University of Nevada at Reno, Reno, NV, USA

S. Shafir, Hebrew University of Jerusalem, Rehovot, Israel

N.G. Solomon, Miami University, Oxford, OH, USA

A. Thornton, University of Cambridge, Cambridge, UK

M.S. Webster, Cornell University, Freeville, NY, USA

G. Wright, Newcastle University, Newcastle, UK

T.F. Wright, New Mexico State University, NM, USA

Managing Editors

Kris Bruner, Indiana University, Bloomington, IN, USA

Angela Turner, University of Nottingham, Nottingham, UK

Ethics Editor

T.E. Pitcher, University of Windsor, Windsor, Canada

L. Sneddon, University of Chester, Chester, UK

Editorial Assistant

J. Fox, University of Nottingham, Nottingham, England, UKAUTHOR INFORMATION

GUIDE FOR AUTHORS .

INTRODUCTION

Types of article

Research papers

Animal Behaviour publishes original papers relating to all aspects of the behaviour of animals, including humans. Papers may be field, laboratory or theoretical studies. Preference is given to studies that are likely to be of interest to the broad readership of the Journal and that test explicit hypotheses rather than being purely descriptive.

Reviews

These should address fundamental issues relating to behaviour and provide new insights into the subject(s) they cover. Original interdisciplinary syntheses are especially welcome. Reviews should be no longer than 6000 words (excluding references) and should include an abstract of up to 250 words. In the first instance, a preliminary outline of up to 600 words should be submitted online (see Contact details for submission below). The decision as to whether to proceed to a full review then rests with the Executive Editors or invited advisers. Contributions submitted on this basis will be subjected to the same refereeing process as normal manuscripts.

Essays

These should address fundamental issues relating to behaviour and provide new insights into the subject(s) they cover. In contrast to Reviews, Essays provide an opportunity for authors to express opinions, consider the subject area in a historical context and speculate on its future development. Essays should be no longer than 6000 words (excluding references) and should include an abstract of up to 250 words. In the first instance, a preliminary outline of up to 600 words should be submitted online (see Contact details for submission below). The decision as to whether to proceed to a full essay then rests with the Executive Editors or invited advisers. Contributions submitted on this basis will be subjected to the same refereeing process as normal manuscripts.

Commentaries

The Commentaries section of the Journal provides an opportunity to raise issues of general importance to the study of behaviour, including statistical analysis, theory, methodology and ethics. Unless there are clearly broader implications for the study of behaviour as a whole, critiques of particular papers or issues of more local interest should be reserved for the Forum

section (see below). Decisions as to whether borderline submissions are more appropriate to the Commentaries or Forum section rest with the Executive Editors. Contributions should be brief, normally not more than six printed pages, and should not contain an abstract. Methodological contributions may be longer, and may contain an abstract, subject to the discretion of the Executive Editors. The initial decision as to *prima facie* merit rests with the Executive Editors or invited advisers. Contributions with *prima facie* merit are subjected to the same refereeing process as normal manuscripts, but responses or complementary articles may be solicited by the Executive Editors at their discretion. Other contributions are returned unrefereed to the author(s).

Forum

The Forum section is published on ScienceDirect with contributions listed in the contents of the relevant hardcopy issue and cited as indicated in References below. The section accepts critiques of published papers relevant to the areas of interest of the Journal, and provides an opportunity for constructive exchanges on issues surrounding particular fields of study. Submission, review and acceptance procedures are as for Commentaries (see above), but there is no word limit. In the case of Forum critiques of published papers, the author(s) of the target article must be contacted and trivial points of difference or misunderstanding resolved; this correspondence must be submitted in a cover letter accompanying the Forum article.

More general correspondence on matters relating to behavioural research is published, unrefereed, in the newsletters of ASAB and ABS. Such correspondence should be sent to the newsletter editors: Dr. Lisa M. Collins, Queen's University Belfast, Department of Biological Sciences, Medical Biology Centre, 97 Lisburn Road, Belfast, UK, email: sabnewslettereditor@gmail.com) for ASAB; Regina H. F. Macedo, Departamento de Zoologia, Universidade de Brasilia, Brasilia DF 70910-900, Brazil (fax: +55 61 3274 1141; email: rhfmacedo@unb.br) for ABS.

Single and Double Blind Peer Review

Animal Behaviour has instituted a double-blind peer review process (i.e., where neither the authors' nor the reviewers' identities are known to each other). Reciprocal anonymity is suggested to provide a more objective and potentially less biased assessment of manuscripts, and help ensure that the process is fair to both junior and well-established scientists. The switch to double-blind review requires some changes to editorial procedures, and we ask potential authors to pay close attention to our revised submission guidelines. Our policy with respect to reviewers is to allow them to waive anonymity if they wish, and in accord with this, authors may also choose to submit their papers without being blinded, giving both authors and reviewers maximum flexibility in how they wish their work and comments to be assessed. Animal Behaviour is one of the foremost journals in its field, and the implementation of double-blind review aims at ensuring our reputation for integrity, fairness and openness to new ideas.

Contact details for submission

- Authors should submit manuscripts online to (<http://ees.elsevier.com/anbeh>). When submitting online, authors are requested to select the article type (Research paper, Review, Essay, Review/Essay Proposal, Commentary, Forum). Each category of article is further divided into US and UK articles (e.g. US Research paper, UK Research paper, etc.) depending on whether the US or UK Editorial Office is responsible for processing the manuscript. Authors whose current address is in the Americas, or neighbouring islands, or who are members of the Animal Behavior Society should select the US article types and authors in other geographical areas or who are members of the Association for the Study of Animal Behaviour should select the UK article types. Hard copies are not required in addition to copies submitted online. Authors who are submitting a manuscript online for the first time should read the Author Tutorial on the submission site. For enquiries relating to submissions via EES, please contact the Journal Manager at Elsevier via email (yanbe@elsevier.com).

- For other general correspondence, the address of the US office is: Kris Bruner, Managing Editor, Animal Behavior Society Central Office, Indiana University, 402 N. Park Avenue, Bloomington, IN 47408-3828, U.S.A. (fax: 812 856 5542; email: krbruner@indiana.edu). Correspondence about book reviews handled through the North American office should be sent to: Dr P. Loesche, Department of Psychology, Box 351525, University of Washington, Seattle, WA 98195, U.S.A. (fax: 206 616 4794; email: loes@u.washington.edu). The address of the UK office is: Dr A.K. Turner, Managing Editor, Animal Behaviour Editorial Office, School of Biology, University of Nottingham, University Park, Nottingham NG7 2RD, U.K. (fax: (0) 115 9 513 249, email: angela.turner@nottingham.ac.uk).

Additional Information

Resubmitted manuscripts should also include the following:

- A detailed explanation of how the author has dealt with each of the reviewers' and Editor's comments. These comments should be uploaded as 'Revision Comments' on EES.

Page charges

This journal has no page charges.

BEFORE YOU BEGIN

Ethics in Publishing

Animal Behaviour publishes papers by scientists conducting research at locations around the globe. Publication is, therefore, based upon mutual trust between publisher and authors.

Professional integrity in the conduct and reporting of research is an absolute requirement of publication in the journal, as is a willingness to share information with other members of the scientific community. Consequently, as a condition of publication in *Animal Behaviour*, authors must agree both to honour any reasonable request for materials or methods needed to verify or replicate experiments reported in the journal and to make available, upon request, any data sets upon which published studies are based. Anyone who encounters a persistent refusal to comply with these guidelines, or has reason to suspect some other departure from acceptable standards of scientific conduct, should contact the appropriate Executive Editor (European or American) of the journal. The Executive Editor will act in accordance with the guidelines of the U.K. Committee on Publication Ethics (<http://www.publicationethics.org.uk>) (European Editor) or the Animal Behavior Society Code of Ethics (North American Editor) and may inform an author's institution of a purported infraction. Statements on scientific integrity by the Association for the Study of Animal Behaviour and Animal Behavior Society can be found at, respectively, <http://www.asab.org> and <http://www.animalbehaviorsociety.org>.

Originality and Plagiarism

As noted in Elsevier's publishing and ethical guidelines, authors should ensure that they have written entirely original works. If authors have used the work and/or words of others, please ensure that this has been appropriately cited or quoted.

Plagiarism takes many forms, from 'passing off' another's paper as the author's own paper, to copying or paraphrasing substantial parts of another's paper (without attribution), to claiming results from research conducted by others. Plagiarism in all its forms constitutes unethical publishing behavior and is unacceptable.

For further information on Ethics in Publishing and Ethical guidelines for journal publication, see also <http://www.elsevier.com/publishingethics> and <http://www.elsevier.com/ethicalguidelines>.

Animal Welfare

The research should adhere to the ASAB/ABS Guidelines for the Use of Animals in Research (updated in each January issue of the Journal and on the Journal Web site: http://www.elsevier.com/framework_products/promis_misc/ASAB2006.pdf), the legal requirements of the country in which the work was carried out, and all institutional guidelines. The Guide to Ethical Information Required for Animal Behaviour Papers (http://www.elsevier.com/framework_products/promis_misc/ethyanbe.doc) should be consulted and its requirements met.

- If ethical considerations arose in the course of the study, the author should describe in the manuscript (see Methods) how those considerations were addressed. For example, information may need to be provided on the following areas: housing and general maintenance, disposal of animals including release of wild-caught animals, culling of litters, techniques causing desertion, aggression, predation, use of live animals as food, parasitism, techniques or

manipulations (e.g. physiological, pharmacological, genetic, blood and tissue sampling, use of anaesthetics and restraints, plumage alterations), trapping, marking, radiotagging, food or water deprivation, manipulation of diets and access to food, social deprivation, brood manipulations, environmental manipulations, conservation implications, details of licences/permissions obtained for the study. If authors fail to include relevant information, we shall request a revision and resubmission of the paper. In exceptional cases, where unresolved ethical questions remain, the manuscript may be sent to the ABS Animal Care Committee or the ASAB Ethical Committee for additional refereeing. In such cases, the decision as to whether the manuscript is accepted for publication remains with the Editor or, in the final instance, the Executive Editor.

Conflict of interest

All authors are requested to disclose any actual or potential conflict of interest including any financial, personal or other relationships with other people or organizations within three years of beginning the submitted work that could inappropriately influence, or be perceived to influence, their work. See also <http://www.elsevier.com/conflictsofinterest>.

Submission declaration

Submission of an article implies that the work described has not been published previously (except in the form of an abstract or as part of a published lecture or academic thesis), that it is not under consideration for publication elsewhere, that its publication is approved by all authors and tacitly or explicitly by the responsible authorities where the work was carried out, and that, if accepted, it will not be published elsewhere in the same form, in English or in any other language, without the written consent of the copyright-holder. Animal Behaviour will not consider submissions that have been published elsewhere, nor will it republish data found in other publications, unless the data are re-evaluated to provide new information not found in the original. Abstracts that both appear in published conference proceedings with ISBNs or ISSN, such as special editions of journals, and provide explicit quantitative summaries of the key results, are considered as prior publication. Overlap between submitted manuscripts and published abstracts containing qualitative descriptions of the manuscript will be allowed, provided that such abstracts are not verbatim reproductions of the abstract contained within the submitted manuscript. Include all abstracts and other published materials in a cover letter accompanying the submitted manuscript on EES.

Changes to authorship

This policy concerns the addition, deletion, or rearrangement of author names in the authorship of accepted manuscripts:

Before the accepted manuscript is published in an online issue: Requests to add or remove an author, or to rearrange the author names, must be sent to the Journal Manager from the corresponding author of the accepted manuscript and must include: (a) the reason the name

should be added or removed, or the author names rearranged and (b) written confirmation (e-mail, fax, letter) from all authors that they agree with the addition, removal or rearrangement. In the case of addition or removal of authors, this includes confirmation from the author being added or removed. Requests that are not sent by the corresponding author will be forwarded by the Journal Manager to the corresponding author, who must follow the procedure as described above. Note that: (1) Journal Managers will inform the Journal Editors of any such requests and (2) publication of the accepted manuscript in an online issue is suspended until authorship has been agreed.

After the accepted manuscript is published in an online issue: Any requests to add, delete, or rearrange author names in an article published in an online issue will follow the same policies as noted above and result in a corrigendum.

Copyright

Upon acceptance of an article, authors will be asked to complete a 'Journal Publishing Agreement' (for more information on this and copyright see <http://www.elsevier.com/copyright>). Acceptance of the agreement will ensure the widest possible dissemination of information. An e-mail will be sent to the corresponding author confirming receipt of the manuscript together with a 'Journal Publishing Agreement' form or a link to the online version of this agreement.

Subscribers may reproduce tables of contents or prepare lists of articles including abstracts for internal circulation within their institutions. Permission of the Publisher is required for resale or distribution outside the institution and for all other derivative works, including compilations and translations (please consult <http://www.elsevier.com/permissions>). If excerpts from other copyrighted works are included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article. Elsevier has preprinted forms for use by authors in these cases: please consult <http://www.elsevier.com/permissions>.

Retained author rights

As an author you (or your employer or institution) retain certain rights; for details you are referred to: <http://www.elsevier.com/authorsrights>.

Role of the funding source

You are requested to identify who provided financial support for the conduct of the research and/or preparation of the article in the Acknowledgments section of the manuscript.

Funding body agreements and policies Elsevier has established agreements and developed policies to allow authors whose articles appear in journals published by Elsevier, to comply with potential manuscript archiving requirements as specified as conditions of their grant awards. To learn more about existing agreements and policies please visit <http://www.elsevier.com/fundingbodies>.

Language and language services

Manuscripts should be written in British English. Authors who are unsure of correct English usage should have their manuscript checked by someone proficient in the language.

Manuscripts in which the English is difficult to understand may be returned to the author for revision before scientific review. Papers that are accepted but incorrectly prepared or whose English is poor, may also be subject to delays in the press. After acceptance, the Editorial Offices will edit papers in accordance with the house style and will help authors to communicate effectively.

Authors who require information about language editing and copyediting services pre- and post-submission please visit <http://www.elsevier.com/languagepolishing> or our customer support site at <http://epsupport.elsevier.com> for more information. Please note Elsevier neither endorses nor takes responsibility for any products, goods or services offered by outside vendors through our services or in any advertising. For more information please refer to our Terms & Conditions: <http://www.elsevier.com/termsandconditions>

Submission

Submission to this journal proceeds totally online and you will be guided stepwise through the creation and uploading of your files. The system automatically converts source files to a single PDF file of the article, which is used in the peer-review process. Please note that even though manuscript source files are converted to PDF files at submission for the review process, these source files are needed for further processing after acceptance. All correspondence, including notification of the Editor's decision and requests for revision, takes place by e-mail removing the need for a paper trail. Before submitting online, make sure you have the following details: all authors' names and addresses and their permission to proceed with submission, the details of any licences/permits/institutional approval you had for the study, suggestions for referees and any opposed referees. You will need to upload a cover letter, title page, acknowledgments and manuscript.

Referees

Please submit, with the manuscript, the names and e-mail addresses of 4 potential referees. In case of double blind peer review, please make sure that all text that may reveal your identity is excluded from the source files.

PREPARATION

Language

Please write your text in good English (British usage only is accepted). Use decimal points (not decimal commas); use a space for thousands (10 000 and above).

Use of word processing software

It is important that the file be saved in the native format of the wordprocessor used. Microsoft Word is preferred; pdfs are not acceptable. See

<http://www.elsevier.com/wps/find/authorsview.authors/howtosubmitpaper> for a guide to formatting documents, including LaTeX.

The text should be in single-column format. Keep the layout of the text as simple as possible. Type all manuscripts with double line spacing and aligned left, including the abstract, references, figure legends and tables. Use a font size of 11 or larger. Manuscripts should have continuous line numbers, page numbers and wide margins throughout (including the abstract, references, figure legends and tables).

Indent each new paragraph.

Use consistent punctuation; insert only a single space between words and after punctuation.

Type text without end-of-line hyphenation, except for compound words. Use initial capitals only for proper names (e.g. names of people, places or proprietary products), not for animals or for words such as 'experiment' or 'group'. Initial capitals may be used to label categories of behaviour or specifically defined measures. Do not use italics for these, for emphasis or for foreign words.

Use two returns to end headings and paragraphs.

Do not use lower-case 'l' (el) for '1' (one) or 'O'(oh) for '0' (zero); they have different typesetting values.

Most formatting codes will be removed and replaced on processing the article. In particular, do not use the wordprocessor's options to justify text or to hyphenate words. However, do use bold face, italics, subscripts, superscripts etc. Do not embed "graphically designed" equations or tables, but prepare these using the wordprocessor's facility. When preparing tables, if you are using a table grid, use only one grid for each individual table and not a grid for each row. If no grid is used, use tabs, not spaces, to align columns. The electronic text should be prepared in a way very similar to that of conventional manuscripts (see also the Guide to Publishing with Elsevier: <http://www.elsevier.com/guidepublication>). Do not import the figures into the text file but, instead, indicate their approximate locations directly in the electronic text and on the manuscript. See also the section on Electronic illustrations.

To avoid unnecessary errors you are strongly advised to use the "spell-check" and "grammar-check" functions of your wordprocessor.

Article structure

Subdivision - unnumbered sections

Divide your article into clearly defined sections. Each subsection is given a brief heading. Each heading should appear on its own separate line. Subsections should be used as much as possible when cross-referencing text: refer to the subsection by heading as opposed to simply "the text". The usual main headings for Research papers are: Methods, Results, Discussion, Acknowledgments and References (no heading is used for the Abstract or Introduction). Papers should not be forced to fit into this pattern of headings, however, if they do not naturally do so.

Type main headings in capitals on a separate line on the left of the page. Type subheadings in italics at the left of the page on a separate line, and begin the main words with a capital letter. Type sub-subheadings in italics on a new line, aligned full left. Start the text on a new line after subheadings and sub-subheadings. When presenting multiple experiments, authors may use main headings for the titles of each experiment, with the Methods and Results of each experiment listed as subheadings. Try to keep subheadings short enough to fit within a single column.

Introduction

State the objectives of the work and provide an adequate background, avoiding a detailed literature survey or a summary of the results.

The Introduction should be brief, not normally exceeding two manuscript pages. Keep references to a minimum by citing reviews rather than primary research papers where appropriate.

Methods

Provide sufficient detail to allow the work to be reproduced. Methods already published should be indicated by a reference: only relevant modifications should be described.

Give the names and addresses of companies providing trademarked products. Always state sample sizes (the number of animals used in the study) and the age, sex, breed/strain and source of animals. Full details of testing or observational regimes should be given. If captive animals were used, include details of housing conditions relevant to the study (e.g. cage size and type, bedding, group size and composition, lighting, temperature, ambient noise conditions, maintenance diets) both during the study and during any period before the study that might bear on the results. The Methods section may also contain a description of the kinds of statistics used and the activities that were recorded.

Ethical note. Where ethical considerations arise from the study, these should be addressed in the Methods, either in the main Methods section itself (where the additional discussion is relatively minor), or in a separate subsection of the Methods headed Ethical note. Any ethical implications of the experimental design and procedures should be identified, and any licences acquired to carry out the work specified. Procedures that were taken to minimize the welfare impact on subjects, including choice of sample sizes, use of pilot tests and predetermined rules for intervention, should be described. Any steps taken to enhance the welfare of subjects (e.g. through 'environmental enrichment') should also be indicated. If the study involved keeping wild animals in captivity, state for how long the animals were captive and whether, where and how they were returned to the wild at the end of the study.

Results

Results should be clear and concise. This section should include only results that are relevant to the hypotheses outlined in the Introduction and considered in the Discussion. The text should

complement material given in Tables or Figures but should not directly repeat it. Give full details of statistical analysis either in the text or in Tables or Figure legends. Include the type of test, the precise data to which it was applied, the value of the relevant statistic, the sample size and/or degrees of freedom, and the probability level. Number Tables and Figures in the order to which they are referred in the text. Means and standard errors/standard deviations (and medians and interquartile ranges/confidence limits), with their associated sample sizes, are given in the format $\bar{X} \pm SE = 10.20 \pm 1.01$ g, $N = 15$, not $\bar{X} = 10.20$, $SE = 1.01$, $N = 15$.

For significance tests, give the name of the test followed by a colon, the test statistic and its value, the degrees of freedom or sample size (whichever is the convention for the test) and the P value (note that F values have two degrees of freedom). The different parts of the statistical quotation are separated by a comma. Note use of italics for F , P , N and other variables.

If the test statistic is conventionally quoted with degrees of freedom, these are presented as a subscript to the test statistic. For example:

ANOVA: $F_{1,11} = 7.89$, $P = 0.017$

Kruskal-Wallis test: $H_{11} = 287.8$, $P = 0.001$

Chi-square test: $\chi^2_{2} = 0.19$, $P = 0.91$

Paired t test: $t_{12} = 1.99$, $P = 0.07$

If the test is conventionally quoted with the sample size, this should follow the test statistic value. For example:

Spearman rank correlation: $r_s = 0.80$, $N = 11$, $P < 0.01$

Wilcoxon signed-ranks test: $T = 6$, $N = 14$, $P < 0.01$

Mann-Whitney U test: $U = 74$, $N_1 = N_2 = 17$, $P < 0.02$

P values for significant outcomes can be quoted as below a threshold significance value (e.g. $P < 0.05$, 0.01 , 0.001), but wherever possible should be quoted as an exact probability value.

Departure from a significance threshold of 0.05 should be stated and justified in the Methods.

Marginally nonsignificant outcomes can be indicated as exact probability values or as $P < 0.1$.

Nonsignificant outcomes should be indicated with an exact probability value whenever possible, or as NS or $P < 0.05$, as appropriate for the test.

State whether a test is one tailed or two tailed (or specific or nonspecific in the case of Meddis' nonparametric ANOVAs). One-tailed (or specific) tests should be used with caution. Their use is justified only when there are strong a priori reasons for predicting the direction of a difference or trend and results in the opposite direction can reasonably be regarded as equivalent to no difference or trend at all. Authors are referred to Kimmel (1957, *Psychological Bulletin*, 54, 315-353).

Do not quote decimals with naked points, for example quote 0.01, not .01, or normally to more than three decimal places (the exception being P values for significance tests, which may be quoted to four decimal places where appropriate, e.g. 0.0001).

Regressions and analyses of variance. The significance of regressions should be tested with F or t but not the correlation coefficient r. R² should be quoted with both regressions and parametric analyses of variance.

Multiple range tests. Unplanned multiple range tests following ANOVA should be avoided unless their appropriateness for the comparisons in question is verified explicitly. Authors are referred to the review by Day & Quinn (1989, *Ecological Monographs*, 59, 433-463).

Power tests. Where a significance test based on a small sample size yields a nonsignificant result, explicit consideration should be given to the power of the data for accepting the null hypothesis. Authors are referred to Thomas & Juanes (1996, *Animal Behaviour*, 52, 856-859) and Colegrave & Ruxton (2003, *Behavioral Ecology*, 14, 446-447) for guidance on the appropriate use of power tests. Providing a value for power based on a priori tests is preferred. Values of observed power are not appropriate. Authors should consider effect sizes and their confidence intervals in drawing conclusions regarding the null hypothesis.

Transformations. Where data have been transformed for parametric significance tests, the nature of the transformation and the reason for its selection (e.g. log x, x², arcsine) should be stated.

Discussion

It is often helpful to begin the Discussion with a summary of the main results. The main purpose of the Discussion, however, is to comment on the significance of the results and set them in the context of previous work. The Discussion should be concise and not excessively speculative, and references should be kept to a minimum by citing review articles as much as possible.

Conclusions

The main conclusions of the study may be presented in a short Conclusions section, as a subsection of a Discussion or Results and Discussion section.

Appendices

If there is more than one appendix, they should be identified as 1, 2, etc. Formulae and equations in appendices should be given separate numbering: equation (A1), equation (A2), etc.

Essential title page information

Title. This should be brief and informative, and should not exceed 120 characters. Avoid abbreviations, as well as part numbers unless the papers are to be published consecutively in the same issue of the Journal.

Author names and affiliations. Where the family name may be ambiguous (e.g. a double name), please indicate this clearly. Present the authors' affiliation addresses (where the actual work was done) below the names. Indicate all affiliations with a lower-case superscript letter immediately after the author's name and in front of the appropriate address. Affiliations should not include street, box number, postal (zip) code, country (when that is obvious) or city, state, province, etc., when that is redundant with the University name.

Corresponding author. Clearly indicate who is willing to handle correspondence at all stages of refereeing and publication, also post-publication. Ensure that telephone and fax numbers (with country and area code) are provided in addition to the e-mail address and the complete postal address.

Correspondence. At the bottom of the page, give the full postal address and e-mail address (if desired) of the corresponding author and the present addresses of any co-authors if different from their affiliations; e-mail addresses of co-authors may also be given.

Word count. Include a word count for the text.

Reviews. These should address fundamental issues relating to behaviour and provide new insights into the subject(s) they cover. Original interdisciplinary syntheses are especially welcome. Reviews should be no longer than 6000 words (excluding references) and should include an abstract of up to 250 words. In the first instance, a preliminary outline of up to 600 words should be submitted online (as a Review proposal). The decision as to whether to proceed to a full review then rests with the Executive Editors of invited advisers. Contributions submitted on this basis will be subjected to the same refereeing process as normal manuscripts.

Essays. These should address fundamental issues relating to behaviour and provide new insights into the subject(s) they cover. In contrast to Reviews, Essays provide an opportunity for authors to express opinions, consider the subject area in a historical context and speculate on its future development. Essays should be no longer than 6000 words (excluding references) and should include an abstract of up to 250 words. In the first instance, a preliminary outline of up to 600 words should be submitted online (as an Essay proposal). The decision as to whether to proceed to a full essay then rests with the Executive Editor or invited advisers. Contributions submitted on this basis will be subjected to the same refereeing process as normal manuscripts.

Title document

The title document should contain the title of the article, all affiliations of the corresponding author and co-authors and the corresponding author's address. In case of double blind peer review, this information should not appear in any other file, in order not to yield the authors identity to the reviewer.

Abstract

The Abstract should describe the purpose of the study, outline the major findings and state the main conclusions. It should be concise, informative, explicit and intelligible without reference to the text. Abstracts should usually be limited to 250 words. Use both common and scientific names of animals at first mention in the Abstract unless they are given in the title. Avoid using references; if used, give the journal name, volume and page numbers, or the book title and publisher.

Highlights

Highlights are mandatory for this journal for research articles, essays, reviews, commentaries and forum articles. They consist of a short collection of bullet points that convey the core findings of the article and should be submitted in a separate file in the online submission system. Please use 'Highlights' in the file name and include 3 to 5 bullet points (maximum 85 characters including spaces and each bullet point should be on a separate line). See <http://www.elsevier.com/highlights> for examples.

Keywords

Immediately after the abstract, provide up to 10 keywords, using British spelling and avoiding general and plural terms and multiple concepts (avoid, for example, "and", "of"). Be sparing with abbreviations: only abbreviations firmly established in the field may be eligible. These keywords will be used for indexing purposes.

Abbreviations

Define abbreviations that are not standard in this field at their first mention in the abstract and the main text. Ensure consistency of abbreviations throughout the article.

Acknowledgements

Collate acknowledgements in a separate section at the end of the article before the references and do not, therefore, include them on the title page, as a footnote to the title or otherwise. List here those individuals who provided help during the research (e.g., providing language help, writing assistance or proof reading the article, etc.).

Nomenclature and units

Follow internationally accepted rules and conventions: use the international system of units

(SI). If other quantities are mentioned, give their equivalent in SI.

Database linking

Elsevier aims at connecting online articles with external databases which are useful in their respective research communities. If your article contains relevant unique identifiers or accession numbers (bioinformatics) linking to information on entities (genes, proteins, diseases, etc.) or structures deposited in public databases, then please indicate those entities according to the standard explained below.

Authors should explicitly mention the database abbreviation (as mentioned below) together with the actual database number, bearing in mind that an error in a letter or number can result in a dead link in the online version of the article.

Please use the following format: Database ID: xxxx

Links can be provided in your online article to the following databases (examples of citations are given in parentheses):

- ASTM: ASTM Standards Database (ASTM ID: G63)
- CCDC: Cambridge Crystallographic Data Centre (CCDC ID: AI631510)
- GenBank: Genetic sequence database at the National Center for Biotechnology Information (NCBI)
(GenBank ID: BA123456)
- GEO: Gene Expression Omnibus (GEO ID: GSE27196; GEO ID: GPL5366; GEO ID: GSM9853)
- MI: EMBL-EBI OLS Molecular Interaction Ontology (MI ID: 0218)
- MINT: Molecular INTeractions database (MINT ID: 6166710)
- NCBI Taxonomy: NCBI Taxonomy Browser (NCBI Taxonomy ID: 48184)
- NCT: ClinicalTrials.gov (NCT ID: NCT00222573)
- OMIM: Online Mendelian Inheritance in Man (OMIM ID: 601240)
- PDB: Worldwide Protein Data Bank (PDB ID: 1TUP)
- TAIR: The Arabidopsis Information Resource database (TAIR ID: AT1G01020)
- UniProt: Universal Protein Resource Knowledgebase (UniProt ID: Q9H0H5)

Math formulae

Present simple formulae in the line of normal text where possible. Single-letter variables should be italics. Number consecutively any equations that have to be displayed separately from the text.

Footnotes

Use footnotes only to add information below the body of a Table.

Artwork

Image manipulation

While it is accepted that authors sometimes need to manipulate images for clarity, manipulation for purposes of deception or fraud will be seen as scientific ethical abuse and will be dealt with accordingly. For graphical images, this journal is applying the following policy: no specific feature within an image may be enhanced, obscured, moved, removed, or introduced.

Adjustments of brightness, contrast, or colour balance are acceptable if and as long as they do not obscure or eliminate any information present in the original. Nonlinear adjustments (e.g. changes to gamma settings) must be disclosed in the figure legend.

Electronic artwork

General points

- Make sure you use uniform lettering and sizing of your original artwork.
- Save text in illustrations as "graphics" or enclose the font.
- Only use the following fonts in your illustrations: Arial, Courier, Helvetica, Times, Symbol.
- Number the illustrations according to their sequence in the text.
- Use a logical naming convention for your artwork files.
- Provide captions to illustrations separately.
- Produce images near to the desired size of the printed version.
- Submit each figure as a separate file.

A detailed guide on electronic artwork is available on our website:

<http://www.elsevier.com/artworkinstructions> You are urged to visit this site; some excerpts from the detailed information are given here.

Formats

Regardless of the application used, when your electronic artwork is finalized, please "save as" or convert the images to one of the following formats (note the resolution requirements for line drawings, halftones, and line/halftone combinations given below):

EPS: Vector drawings. Embed the font or save the text as "graphics".

TIFF: colour or greyscale photographs (halftones): always use a minimum of 300 dpi.

TIFF: Bitmapped line drawings: use a minimum of 1000 dpi.

TIFF: Combinations bitmapped line/half-tone (colour or greyscale): a minimum of 500 dpi is required.

DOC, XLS or PPT: If your electronic artwork is created in any of these Microsoft Office applications please supply "as is".

Please do not:

- Supply embedded graphics in your wordprocessor (spreadsheet, presentation) document;
- Supply files that are optimized for screen use (like GIF, BMP, PICT, WPG); otherwise, the resolution is too low;
- Supply files that are too low in resolution;

- Submit graphics that are disproportionately large for the content.

Colour artwork

If, together with your accepted article, you submit usable colour figures, then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the Web (e.g. ScienceDirect and other sites) regardless of whether these illustrations are reproduced in colour in the printed version. For colour reproduction in print, you will receive information regarding the costs from Elsevier after receipt of your accepted article. Please indicate your preference for colour in print or on the Web only. For further information on the preparation of electronic artwork, please see <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Please note: Because of technical complications that can arise by converting colour figures to "greyscale" (for the printed version should you not opt for colour in print) please submit in addition usable black and white versions of all the colour illustrations.

Figure captions

Ensure that each illustration has a caption. Supply captions separately, not attached to the figure. A caption should comprise a brief title (not on the figure itself) and a description of the illustration. Keep text in the illustrations themselves to a minimum but explain all symbols and abbreviations used.

Tables

Number tables consecutively, with Arabic numerals, in accordance with their appearance in the text. Place footnotes to tables below the table body and indicate them with superscript symbols. Be sparing in the use of tables and ensure that the data presented in tables do not duplicate results described elsewhere in the article. Do not divide tables into two or more parts. Tables should not contain vertical rules, and the main body of the table should not contain horizontal rules. Large tables should be narrow (across the page) and long (down the page) rather than wide and short, so that they can be fitted into the column width of the Journal.

References

Check that all references in the text are in the reference list and vice versa, that their dates and spellings match, and that complete bibliographical details are given, including page numbers, names of editors, name of publisher and full place of publication if the article is published in a book. Check foreign language references particularly carefully for accuracy of diacritical marks such as accents and umlauts. For papers in the course of publication, use 'in press' to replace the date and give the journal name in the references. Cite unpublished manuscripts (including those in preparation or submitted), talks and abstracts of talks in the text as 'unpublished data' following a list of all authors' initials and surnames. Do not include these in the reference list.

Web references

Because of the ephemeral nature of many Web sites, other Web citations will be reviewed by the Editors to ensure they are appropriate to an archival journal. As a minimum, the full URL should be given. Any further information, if known (DOI, author names, dates, reference to a source publication, etc.), should also be given.

References in a special issue

Please ensure that the words 'this issue' are added to any references in the list (and any citations in the text) to other articles in the same Special Issue.

Reference management software

This journal has standard templates available in key reference management packages EndNote (<http://www.endnote.com/support/enstyles.asp>) and Reference Manager (<http://refman.com/support/rmstyles.asp>). Using plug-ins to wordprocessing packages, authors only need to select the appropriate journal template when preparing their article and the list of references and citations to these will be formatted according to the journal style which is described below.

Reference style

Text: All citations in the text should refer to:

1. Single author: the author's name (without initials, unless there is ambiguity) and the year of publication;
2. Two authors: both authors' names and the year of publication;
3. Three or more authors: first author's name followed by "et al." and the year of publication.

Note

that 'et al.' is not in italics.

Do not use commas to separate the author's name from the date. Use lower-case letters to distinguish between two papers by the same authors in the same year (e.g. Packer 1979a). List multiple citations in chronological order (e.g. Zahavi 1972; Halliday 1978; Arnold 1981a, b), using a semicolon to separate each reference.

Reference List:

References should be arranged first alphabetically and then further sorted chronologically if necessary. More than one reference from the same author(s) in the same year must be identified by the letters "a", "b", "c", etc., placed after the year of publication. To help readers locate 'et al.' citations with the same first authors in the reference list, list references with three (or more) names after those with two, by date, as in the following sequence: Marin & Silva 1992; Marin, Silva & Lopez 1986; Marin, Lopez & Silva 1989

Use the following system for arranging your references:

a. For periodicals

Robinson, M. H. & Robinson, B. 1970. The stabilimentum of the orb web spider, *Argiope argentata*: an improbable defense against predators. *Canadian Entomologist*, 102, 641-645.

b. For books

Bailey, N. J. 1981. *Statistical Methods in Biology*. 2nd edn. London: Unibooks.

c. For multiauthor books

Emlen, S. T. 1978. The evolution of cooperative behaviour in birds. In: *Behavioural Ecology* (Ed. By J. R. Krebs & N. B. Davies), pp. 245-281. Oxford: Blackwell Scientific.

d. For theses

Smith, J. K. 1985. Investigations on a freshwater crab. Ph.D. thesis, University of Durham.

e. Forum articles should include volume and part number and Web site address and be cited as: Johnson, A. R. 1999. Scent marking in hyaenas: reply to Jones. *Animal Behaviour*, 57, F41-F43. Note that journal titles in the reference list should be written in full.

In the case of publications in any language other than English, the original title is to be retained. However, the titles of publications in non-Latin alphabets should be transliterated, and a notation such as "(in Russian)" or "(in Greek, with English abstract)" should be added.

Work accepted for publication but not yet published should be referred to as "in press".

References concerning unpublished data and "personal communications" should not be cited in the reference list but may be mentioned in the text.

Video data

Elsevier accepts video material and animation sequences to support and enhance your scientific research. Authors who have video or animation files that they wish to submit with their article are strongly encouraged to include these within the body of the article. This can be done in the same way as a figure or table by referring to the video or animation content and noting in the body text where it should be placed. All submitted files should be properly labeled so that they directly relate to the video file's content. In order to ensure that your video or animation material is directly usable, please provide the files in one of our recommended file formats with a preferred maximum size of 50 MB. Video and animation files supplied will be published online in the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. Please supply 'stills' with your files: you can choose any frame from the video or animation or make a separate image. These will be used instead of standard icons and will personalize the link to your video data. For more detailed instructions please visit our video instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Note: since video and animation cannot be embedded in the print version of the journal, please provide text for both the electronic and the print version for the portions of the article that refer to this content.

Supplementary data

Elsevier accepts electronic supplementary material to support and enhance your scientific research. Supplementary files offer the author additional possibilities to publish supporting applications, high-resolution images, background datasets, sound clips and more. Supplementary files supplied will be published online alongside the electronic version of your article in Elsevier Web products, including ScienceDirect: <http://www.sciencedirect.com>. In order to ensure that your submitted material is directly usable, please provide the data in one of our recommended file formats. Authors should submit the material in electronic format together with the article and supply a concise and descriptive caption for each file. For more detailed instructions please visit our artwork instruction pages at <http://www.elsevier.com/artworkinstructions>.

Google Maps and KML files

KML (Keyhole Markup Language) files (optional): You can enrich your online articles by providing KML files which will be visualized using Google maps. The KML files can be uploaded in our online submission system. KML is an XML schema for expressing geographic annotation and visualization within Internet-based Earth browsers. Elsevier will generate Google Maps from the submitted KML files and include these in the article when published online. Submitted KML files will also be available for downloading from your online article on ScienceDirect. For more information see <http://www.elsevier.com/googlemaps>.

Submission checklist

It is hoped that this list will be useful during the final checking of an article prior to sending it to the journal's Editor for review. Please consult this Guide for Authors for further details of any item. Ensure that the following items are present:

One Author designated as corresponding Author:

- E-mail address
- Full postal address
- Telephone and fax numbers
- All necessary files have been uploaded
- Keywords
- All figure captions
- All tables (including title, description, footnotes)
- Further considerations
- Manuscript has been "spellchecked" and "grammar-checked"
- References are in the correct format for this journal
- All references mentioned in the Reference list are cited in the text, and vice versa
- Permission has been obtained for use of copyrighted material from other sources (including the Web)
- Colour figures are clearly marked as being intended for colour reproduction on the Web (free of charge) and in print or to be reproduced in colour on the Web (free of charge) and in black-

and-white in print

•If only colour on the Web is required, black and white versions of the figures are also supplied for printing purposes For any further information please visit our customer support site at <http://epsupport.elsevier.com>.

AFTER ACCEPTANCE

Use of the Digital Object Identifier

The Digital Object Identifier (DOI) may be used to cite and link to electronic documents. The DOI consists of a unique alpha-numeric character string which is assigned to a document by the publisher upon the initial electronic publication. The assigned DOI never changes. Therefore, it is an ideal medium for citing a document, particularly 'Articles in press' because they have not yet received their full bibliographic information. The correct format for citing a DOI is shown as follows (example taken from a document in the journal Physics Letters B):

doi:10.1016/j.physletb.2010.09.059

When you use the DOI to create URL hyperlinks to documents on the web, the DOIs are guaranteed never to change.

Proofs

One set of page proofs in PDF format will be sent by e-mail to the corresponding author.

Elsevier now sends PDF proofs which can be annotated; for this you will need to download Adobe Reader© version 7 (or higher) available free from <http://www.adobe.com/products/acrobat/readstep2.html>.

Instructions on how to annotate PDF files will accompany the proofs. The exact system requirements are given at the Adobe site: <http://www.adobe.com/products/reader/systemreqs>. If you do not wish to use the PDF annotations function, you may list the corrections (including replies to the Query Form) in an e-mail. Please list your corrections quoting line number. If, for any reason, this is not possible, then mark the corrections and any other comments (including replies to the Query Form) on a printout of your proof and return by fax, or scan the pages and e-mail, or by post. Please use this proof only for checking the typesetting, editing, completeness and correctness of the text, tables and figures. Significant changes to the article as accepted for publication will only be considered at this stage with permission from the Editor. We will do everything possible to get your article published quickly and accurately. Therefore, it is important to ensure that all of your corrections are sent back to us in one communication: please check carefully before replying, as inclusion of any subsequent corrections cannot be guaranteed. Proofreading is solely your responsibility. Note that Elsevier may proceed with the publication of your article if no response is received.

Offprints

The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF file of the article via e-mail. For an extra charge, paper offprints can be ordered via the offprint order form which is sent

once the article is accepted for publication. The PDF file is a watermarked version of the published article and includes a cover sheet with the journal cover image and a disclaimer outlining the terms and conditions of use.

Author's Discount

Contributors to Elsevier journals are entitled to a 30% discount on most Elsevier books, if ordered directly from Elsevier.

AUTHOR INQUIRIES

For inquiries relating to the submission of articles (including electronic submission) please visit this journal's homepage. Contact details for questions arising after acceptance of an article, especially those relating to proofs, will be provided by the publisher. You can track accepted articles at <http://www.elsevier.com/trackarticle>. You can also check our Author FAQs (<http://www.elsevier.com/authorFAQ>) and/or contact Customer Support via <http://support.elsevier.com>.

© Copyright 2012 Elsevier | <http://www.elsevier.com>

Índices de estereotipia não mensuram adequadamente a plasticidade comportamental

André Mendonça^a, Hilton Ferreira Japyassú^b, Pedro Luís Bernardo da Rocha^a

^a Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento - PPG ECOBIO

^b Programa de Pós-graduação em Diversidade Animal Universidade Federal da Bahia –PPG DA

UFBA, Rua Barão de Jeremoabo, 147, Ondina, CEP 40170-115, Salvador, BA, Brasil

E-mails: decomendonca@gmail.com, japy.hilton@gmail.com, peutocha@ufba.br

^a Autor para correspondência: decomendonca@gmail.com (55) (71) 3283-6559

RESUMO

“Estereotipia” é compreendida como antônimo de “plasticidade fenotípica” (PF), que é a habilidade do organismo em expressar diferentes fenótipos em diferentes contextos. Vários trabalhos calculam índices de estereotipia (IE) a partir de sequências comportamentais exibidas em um único contexto, o que não parece teoricamente adequado. Para checar a eficiência de três desses IEs, testamos aqui se seus valores podem ser adequadamente previstos por medidas de PF que levam em conta mudança de contexto. Para tanto, produzimos duas matrizes de transição relativas ao comportamento de captura de presa (formiga e larva) para cada um de 77 indivíduos de aranhas de cinco espécies (Theridiidae). Calculamos, para cada matriz, três IEs e, para o par de matrizes de cada indivíduo, cinco descritores de PF (usando ocorrência ou frequência da matriz total, de díades e de mônades). Três MANCOVAS permitiram avaliar se a variação dos valores de cada IE é adequadamente explicada pela variação de componentes ortogonais da PF. Nossos resultados indicam que ou essa relação não existiu ou os valores de IE aumentaram com os de PF – o oposto ao esperado caso os IEs avaliassem corretamente estereotipia. Sugerimos, portanto, cautela na aceitação das conclusões da literatura que se baseia nesses IEs.

Palavras-chave: plasticidade fenotípica, repertório comportamental, comportamento predatório, sequência predatória, complexidade comportamental.

INTRODUÇÃO

Plasticidade fenotípica é definida como a habilidade de um organismo em expressar diferentes estados do fenótipo a partir de um único genótipo, em resposta a diferentes condições ambientais (Bradshaw 1965; Via & Lande 1985; Agrawal 2001). Uma vez que a plasticidade de cada caráter possui base genética, vários autores argumentam que ela está sujeita à seleção, podendo, portanto, ser um traço adaptativo sob determinadas circunstâncias (Dudley & Schmitt 1996). Tais situações devem estar relacionadas ao nível de heterogeneidade do ambiente (e.g., variabilidade de hábitat, espacial e temporal) (Via et al. 1995): organismos que ajustam seu fenótipo a diferentes condições (e.g., organismos plásticos), de forma a conseguir explorar o recurso disponível, deverão ser competidores mais eficientes naquele ambiente (Ghalambor et al. 2007), ao passo que a redução de plasticidade poderá ser favorecida em ambientes homogêneos (Japyassú & Caires 2008). A literatura recente demonstra interesse na compreensão das forças evolutivas que moldaram os padrões de plasticidade fenotípica e nos efeitos de plasticidade sobre a dinâmica evolutiva e padrões ecológicos (Sih 2004). Contudo, várias revisões publicadas nas últimas décadas (e.g., Via et al. 1995; Agrawal 2001; Pigliucci 2005; Auld & Relyea 2010) apontaram problemas nessa literatura, destacando a ocorrência de confusão terminológica e conceitual e limitações metodológicas na mensuração da plasticidade (Scheiner 1993; Gotthard et al. 1995; Pigliucci 2005).

Medir a plasticidade de caracteres que mudam lentamente ou que não podem voltar ao seu estado original após nova mudança no ambiente requer a replicação do mesmo genoma em diversos contextos (Scheiner 1993). Contudo, devido à dificuldade de se replicar o genoma,

alguns dos trabalhos medem a variação intra-populacional, dentro da mesma geração ou ao longo de mais de uma geração, para estimar a plasticidade fenotípica (e.g. Sandoval 1994). Por outro lado, medir a plasticidade de caracteres lábil e reversíveis, tais como reações fisiológicas ou padrões comportamentais, que modificam-se rapidamente a cada contexto (Briffa et al. 2008; Schoepner & Relyea 2009), supera, em parte, os limites relacionados a dificuldade em replicar o genoma.

O termo estereotipia tem sido empregado como antônimo de plasticidade (e.g., Guillemain et al. 2007). Alguns trabalhos têm usado índices derivados da teoria de informações para medir estereotipia, a exemplo do índice proposto por Altmann (1965), do índice proposto por Haynes & Birch (1984) ou do próprio índice de diversidade de Shannon (e.g., Winkler & Preleuthner 2001). Esses índices derivam da análise de sequências comportamentais exibidas em um único contexto ambiental e geram valores de probabilidade de ocorrência de um comportamento em uma sequência. Entretanto, conceitualmente não há motivos para se esperar que os índices de estereotipia, calculados com base em uma única sequência comportamental derivada de um único contexto, reflitam de fato estereotipia, tal como o oposto de plasticidade, visto que trata-se de diferentes fontes de variabilidade do comportamento. Considere por exemplo, a figura 1 onde discriminamos tais diferentes fontes de variabilidade comportamental. Temos na figura três indivíduos representados em um experimento, diferenciados por diferentes tipos de linhas. O indivíduo 1 tem seu comportamento descrito em uma única situação experimental ou contexto ambiental, mais de uma sequência comportamental comparadas entre si dentro de um mesmo contexto, sequências comportamentais comparadas entre outros indivíduos dentro do mesmo contexto. Finalmente, temos sequências comportamentais comparadas entre três

contextos experimentais diferentes (A, B e C). O termo estereotipia é utilizado na literatura para designar baixa variabilidade comportamental associada a ao menos três dessas situações (exceto na comparação entre indivíduos em um mesmo contexto). Entretanto, os índices de estereotipia medem apenas a variabilidade indicada pela primeira situação (variabilidade dentro de uma única sequência).

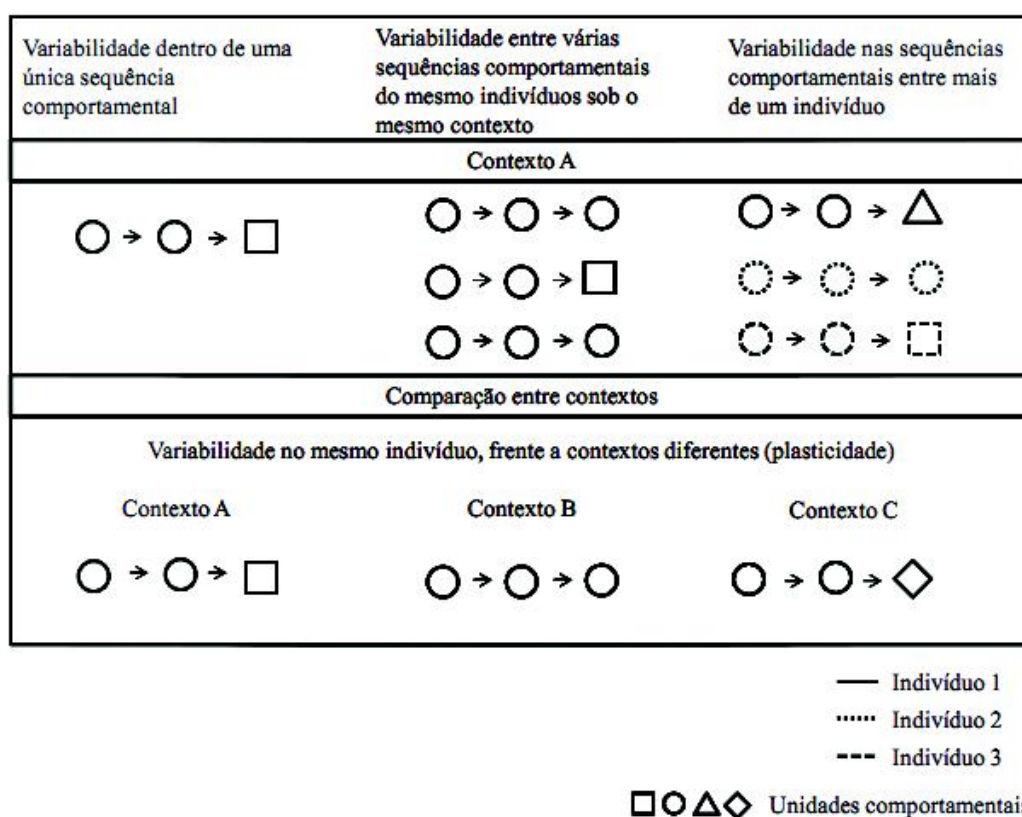


Figura 1. Diferentes fontes de variabilidade comportamental. Cada forma geométrica representa uma unidade comportamental, por exemplo, “morder” ou “enrolar”. As setas indicam uma sequência de exibição das unidades comportamentais. Contextos A, B ou C indicam o contexto ambiental sob o qual o animal exibe a sequência comportamental.

Avaliar empiricamente se a variabilidade dentro de uma única sequência comportamental é capaz de prever a variação na sequência do mesmo indivíduo frente a contextos diferentes (plasticidade) demanda investigar se de fato medidas de estereotípias baseadas em sequências comportamentais desenvolvidas em um único contexto aferem adequadamente a capacidade de resposta fenotípica sob diferentes contextos (ou seja, a plasticidade). O uso de conceitos imprecisos e de métricas que não refletem a natureza teórica do que se quer medir gera resultados espúrios, dificultando a compreensão dos mecanismos da função adaptativa da variabilidade comportamental.

Para avaliar a nossa hipótese de que os índices de estereotípias calculados com base em sequências comportamentais únicas não possuem forte correlação negativa com plasticidade fenotípica (estimada com base na resposta comportamental a contextos distintos), comparamos medidas de plasticidade com índices de estereotípias.

MÉTODOS

Organismos modelo

Para mensurar a plasticidade comportamental, utilizamos 77 indivíduos de aranhas das espécies *Theridion evexum* (n=21), *Achaearanea cinnabarina* (n=9), *A. digitus* (n=13), *A. tepidariorum* (n=18) e *Latrodectus geometricus* (n=16) (Theridiidae). Theridiídeos constroem pelo menos quatro diferentes **scafoold** teias (Benjamin & Zschokke 2003), mas o conhecimento sobre a diversidade da teia e outros aspectos comportamentais desta família ainda é escassa (Japyassú & Caires 2008). São dois tipos de teias irregulares com linhas **gumfoot** (teias tipo *Achaearanea*, com um pequeno recuo, e teias do tipo *Latrodectus*, com um retiro dentro de uma malha irregular) e dois tipos **sheetwebs** (teia tipo *Theridion*, com fios viscosos em a folha e

teias tipo *Coleosoma*, sem esses elementos viscosos (ver Benjamin e Zschokke 2003)). A variação na identidade taxonômica de aranhas utilizados no presente estudo reduz as chances de obtermos efeitos particulares para uma espécie, ampliando a possibilidade de extrapolação dos resultados.

Exemplares testemunhos foram depositados na coleção sistemática do Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan.

Coleta de dados

Os dados de descrição das sequências comportamentais utilizados neste trabalho foram obtidos de estudos realizados anteriormente, incluindo trabalhos publicados no caso de *A. cinnabarina*, *A. digitus*, *A. tepidariorum* (Garcia & Japyassú 2005a; Japyassú & Jotta 2005; Japyassú & Caires 2008) e de dados não publicados no caso de *T. evexum* e *L. geometricus*. Utilizamos apenas dados de fêmeas adultas provenientes de fragmentos urbanos de Mata Atlântica.

No laboratório, as aranhas foram mantidas em caixas de acrílico transparente com fundo de poliestireno preto fosco. Os indivíduos foram alimentados semanalmente com ninfas de *Gryllus* sp. de tamanho aproximadamente igual ao corpo (cefalotórax e abdome) da aranha.

Os comportamentos exibidos nos experimentos abaixo foram filmados e transcritos em matrizes diádicas de transição (matriz antecedente-consequente) (Garcia & Japyassú 2005a; Japyassú & Jotta 2005; Japyassú & Caires 2008). Cada aranha foi filmada sob dois contextos predatórios: capturando formigas saúva (*Atta* sp.) e larvas de *Tenebrio molitor* (Coleoptera). **A escolha desses dois tipos de presas buscou estimular a exibição de grande variedade comportamental dentro do repertório predatório da aranha, dado ser presas muito diferentes**

quanto ao formato do corpo, ao seu comportamento e ao nível de agressividade. Tais presas também oferecem diferenças quanto à experiência prévia da aranha com cada uma delas. Vários estudos mostram que formigas são itens alimentares frequentes, podendo compor até 75% da dieta de teridídeos (Holldobler 1970, Carico 1978, MacKay 1982, Nyffeler & Benz 1987, Nyffeler et al. 1988, Breene et al. 1989, 1993), enquanto que as larvas compõem apenas 2% da dieta dessas aranhas (Riechert & Luczak 1982). As filmagens foram realizadas sob luz branca lateral e contra um fundo escuro, sempre no sétimo dia após a interrupção da alimentação das aranhas em cativeiro (para controlar os diferentes níveis de saciedade entre os indivíduos), no período da tarde, entre 15 a 30 dias após a construção da teia.

As descrições das categorias comportamentais realizadas pelas cinco aranhas estudadas estão disponíveis como material suplementar e no anexo 1. Todas as categorias comportamentais foram descritas por Garcia & Japyassú (2005); Japyassú & Jotta (2005) e Japyassú & Caires (2008).

Índice de estereotipia

Calculamos os dois índices de estereotipia mais comum na literatura com base nos dados dos eventos de predação da formiga e da larva, para cada indivíduo. O índice de estereotipia proposto por Haynes & Birch (1984) (IEh) é dado pela fórmula:

$$IEh = \sqrt{\frac{\sum (P_{ij})^2 - (\sum P_{ij})^2 / r_i}{1 - 1 / r_i}},$$

onde P_{ij} = probabilidade de transições da categoria i para a categoria j ; r_i = o número de transições possíveis a partir da categoria precedente i .

O índice proposto Altmann (1965) (IEa) pode ser aplicado tanto a mônades (uma unidade comportamental isolada) (IEam) quanto as díades (duas unidades comportamentais conectadas em sequência) (IEad) e é dado pela fórmula:

Para mônades:

$$IEam = 1 - \frac{\sum Px \log_2 Px}{\log_2 N}$$

Para díades:

$$IEad = 1 - \frac{(\sum Pxy \log_2 Pxy) - (\sum Px \log_2 Px)}{\log_2 N(\text{díades}) - \log_2 N(\text{monade})}$$

onde, Px = probabilidade de ocorrência da mônade x ; Px,y = probabilidade de ocorrência da díade xy ; N = o número de diferentes mônades ou díades.

Ambos os índices de estereotipia variam de zero a um. O valor 0 indica que cada categoria (uma mônade; ou uma díade) é completamente independente da categoria precedente e o valor 1 indica que cada categoria é completamente previsível, dada a categoria anterior (portanto, estereotipada).

Avaliamos se os índices aferem estereotipia da mesma forma quando calculados a partir da captura de larvas ou calculados a partir da captura de formigas. Se os índices de estereotipia medem plasticidade, esperamos que o resultado obtido seja semelhante independente se for calculado a partir da sequência derivada da captura da formiga ou da larva. Para fazer essa avaliação, comparamos os valores dos índices obtidos para cada uma das presas utilizando o teste de correlação de Pearson.

Medidas de plasticidade

O protocolo que desenvolvemos para avaliar a plasticidade, com base na comparação do fenótipo expresso em resposta a diferentes contextos, segue a mesma lógica de outras medidas de plasticidade já disponíveis na literatura. Evitamos utilizar normas de reação pois, embora seja uma boa ferramenta para avaliar graus de plasticidade em um ou poucos aspectos mensuráveis de comportamento, ela torna-se problemática se estamos lidando com variações de todo um repertório de ações (Japyassú & Caires 2008). Neste artigo fazemos uma abordagem capaz captar a variação em grandes repertórios comportamentais (Japyassú & Caires 2008).

Para avaliar se os índices de estereotipia não possuem correlação negativa com plasticidade fenotípica nós desenvolvemos um protocolo para medir a plasticidade comportamental de captura de presas. O protocolo apresentado abaixo gera diferentes medidas de plasticidade, com base na comparação de matrizes de transição comportamental. Estas medidas de plasticidade comparam o comportamento em duas situações distintas - capturando dois tipos de presas diferentes - gerando medidas de plasticidade para cinco descritores distintos do comportamento. Assim, comparamos as duas matrizes no que se refere: ao número total de eventos na sequência de caça (total geral da matriz, IPC1), à ocorrência (presença ou ausência) de mônades (IPC2), à frequência de mônades (IPC 3) e, finalmente, à ocorrência (IPC4) e frequência de díades (IPC5) (Fig. 1).

Cada uma dessas medidas inclui diferentes quantidades de informação disponível na matriz de transição. O IPC1 compara quantas vezes a aranha apresentou um determinado comportamento, sem fazer distinção entre eles, nas duas situações. Os IPCs2 e 4 indicam a variação no que foi feito (tipo de mônade no IPC2 ou de díade no IPC4), mas não na sua frequência. Os IPCs3 e 5 informam a variação na qualidade e quantidade das mônades (IPC3) e díades (IPC5). O uso de diferentes medidas de plasticidade permite avaliar o nível de redundância entre

elas. Desta forma, podemos sugerir o modo mais parcimonioso para medir plasticidade comportamental, optando pelo uso da que for de mais fácil coleta de dados. Havendo diferenças na informação contida entre os índices de plasticidade, podemos checar se algum deles é melhor representado pelos índices de estereotipia.

O IPC varia de zero a um (menores valores do índice indicam menor plasticidade), e é calculado pela fórmula abaixo:

$$IPC = \frac{\sum_{i=1}^N \frac{K_i - K_{ii}}{K_{\max}}}{N}$$

onde, K_i = valor de k em uma das matrizes do par comparado e K_{ii} = valor de k na segunda matriz do par. Os valores de k comparados variam em cada um dos índices (IPC1 a IPC5). K_i e K_{ii} serão a frequência total (soma total da linha de mônades na matriz) ou presença/ausência (0 ou 1) da mônade i em cada uma das matrizes quando o interesse é comparar apenas as ocorrências ou frequências de mônades. K_i e K_{ii} serão as frequências de díades (valores de cada célula na matriz) ou presença/ausência de cada díade em cada uma das matrizes quando o interesse é comparar ocorrência ou frequência de díades. K_{\max} = maior valor de K e $N = 1$ quando o interesse é comparar o total geral da matriz (frequência total de eventos, IPC1). Quando o interesse for comparar a ocorrência (IPC2) ou frequência (IPC3) de mônades, N será o número de mônades (quantidade de linhas na matriz). Para a comparação entre a ocorrência (IPC4) ou a frequência (IPC5) de díades, N será o número de díades não nulas (quantidade de células com valores na matriz). O código para a realização dessas análises na plataforma R (intitulado de “behav”) está disponível como material suplementar (anexo 1).

Matriz 1 (formiga)					Matriz 2 (larva)				
Categorias comportamentais					Categorias comportamentais				
Antecedente Subsequente	a	b	n	Total	Antecedente Subsequente	a	b	n	Total
a	$\triangle K_i$			$\square K_i$		$\triangle K_{ii}$			$\square K_i$
b					b				
n					n				
Total				$\circ K_i$	Total				$\circ K_i$

Figura 1. Comparação entre duas matrizes de transição. O IPC1 é representado por círculos. Os IPCs 2 e 3 são representados pelos quadrados, e os IPCs 4 e 5 são indicados pelos triângulos. As letras a , b e n representam as mônades de a a n . K_i e K_{ii} indicam a frequência total (soma total da linha de mônades na matriz) ou presença/ausência (0 ou 1) da mônade i em cada uma das matrizes quando o interesse é comparar apenas as ocorrências ou frequências de mônades. K_i e K_{ii} indicam as frequências de díades em cada matriz (valores de cada célula na matriz) ou presença/ausência de cada díade quando o interesse é comparar ocorrência ou frequência de díades.

Análises estatísticas

Para avaliar se a variação de plasticidade fenotípica entre indivíduos e espécies está associada com a variação de dos valores de índices de estereotipia, realizamos uma análise baseada em três etapas.

Na primeira etapa, investigamos a existência de redundância entre as cinco variáveis de plasticidade obtidas. Para tanto, após avaliar graficamente a premissa de que a relação entre as

mesmas é monotônica, realizamos uma análise de componentes principais - PCA (baseada em matriz de correlação) utilizando a matriz de valores das cinco variáveis para os diferentes indivíduos. O conjunto das variáveis redundantes, sintetizadas em um componente principal, foi utilizado como variável resposta na segunda parte da análise.

A segunda etapa consistiu na avaliação da premissa de independência filogenética entre os índices de estereotipia calculados para as espécies utilizadas. Essa análise permitiu aferir se a semelhança entre os valores dos índices nas espécies é explicada meramente pela proximidade filogenética. Para essa análise, utilizamos a filogenia proposta para o grupo (Arnedo et al. 2004) que separa os três gêneros representados neste trabalho. Devido à ausência de informações mais precisas, presumimos que os comprimentos dos ramos da filogenia são iguais (Diniz-Filho 2000) e calculamos a distância filogenética mínima entre cada par de espécies pelo número de nós que separam os táxons na filogenia. Como não há disponível uma filogenia para o clado do gênero *Achaearana*, que possui três espécies representadas neste trabalho, calculamos a quantidade de nós para as três possíveis combinações de relacionamentos filogenéticos. A partir desses valores construímos uma matriz triangular de distâncias filogenéticas interespecíficas, que foi comparada, por meio de três testes de correlação de Mantel (uma para cada possível combinação), com uma matriz de distância euclidiana de cada variável dependente (valores dos índices de estereotipia das sequências de captura de formigas e da sequência de captura de larvas).

Na terceira etapa, realizamos três análises de covariância multivariadas (MANCOVA), utilizando espécie como fator categórico e as medidas de plasticidade como fatores aleatórios (O IPC1 e o conjunto de IPCs sintetizados pela PCA). Para a primeira MANCOVA utilizamos como variáveis resposta o índice de estereotipia de Altman para mônades calculados na

predação de larvas (IEm-l) e formigas (IEm-f). Para a segunda, utilizamos o índice de estereotipia de Altman para díades (IEd-l e IEd-f). Para a terceira, utilizamos o índice de estereotipia de Haynes & Birch (IEh-l e IEh-f). Dividimos o alfa por três, adotando o valor de 0,016, para avaliar a significância, seguindo a correção de Bonferroni.

RESULTADOS

Ao todo as aranhas exibiram 22 categorias comportamentais. “Manipulação”, “enrolamento de captura” e “mordida curta” foram, nesta ordem, as categorias mais representativas.

À medida que incluímos na análise maior quantidade de informação disponível na matriz de transição, os valores de desvio padrão decresceram. Este padrão foi comum a todas as espécies (Fig. 2) [acho que vou retirar essa informação e essa figura. Esse resultado, embora interessante, não contribuiu em nada para a minha discussão. O que acham?]. Os valores médios dos IPCs foram significativamente diferentes entre as espécies e em dois dos três casos a diferença ocorre independentemente do tipo de presa (Tabela 1).

Tabela 2. Resultados das comparações dos valores de IEm, IEd e IEh entre as espécies de aranhas, IPC1 e conjunto de IPCs sintetizados pela PCA (IPC2 a IPC5).

Fatores	Tipo de presa	Variáveis dependentes		
		IEm	IEd	IEh
Espécie	Larva	$F_{77,4}=1,92$ $p=0,11$	$F_{77,4}=13,2$ $p=0,00$	$F_{77,4}=5,67$ $p=0,01$
	Formiga	$F_{77,4}=3,38$ $p=0,014$	$F_{77,4}=22,4$ $p=0,00$	$F_{77,4}=5,48$ $p=0,01$

IPC1	Larva	$F_{77,4}=0,32$ $p=0,57$	$F_{77,1}=0,64$ $p=0,42$	$F_{77,1}=0,36$ $p=0,55$
	Formiga	$F_{77,4}=0,32$ $p=0,19$	$F_{77,1}=0,46$ $p=0,49$	$F_{77,1}=0,02$ $p=0,89$
IPC2 a IPC5 (PCA)	Larva	$F_{77,1}=0,26$ $p=0,60$	$F_{77,1}=$ $p=0,032$	$F_{77,1}=$ $p=0,016$
	Formiga	$F_{77,1}=2,87$ $p=0,09$	$F_{77,1}=$ $p=0,02$	$F_{77,1}=$ $p=0,06$

Os índices de plasticidade comportamental utilizados neste trabalho resultaram em dois grupos de medidas com médias dos valores de plasticidade. Um grupo é formado por quatro das cinco medidas (IPC de 2 a 5), que são muito correlacionadas. Outro grupo é formado pelo IPC1, que não se correlaciona fortemente com os demais, como demonstrado nos gráficos de dispersão dos valores das medidas de plasticidade (Fig. 3). A relação mais fraca do IPC1 com os demais IPCs não deriva de relações diferentes de cada espécie com o IPC. Na figura 3, a ampliação da relação entre IPC1 e IPC2 (canto superior direito) mostra que esta relação é fraca em qualquer espécie considerada.

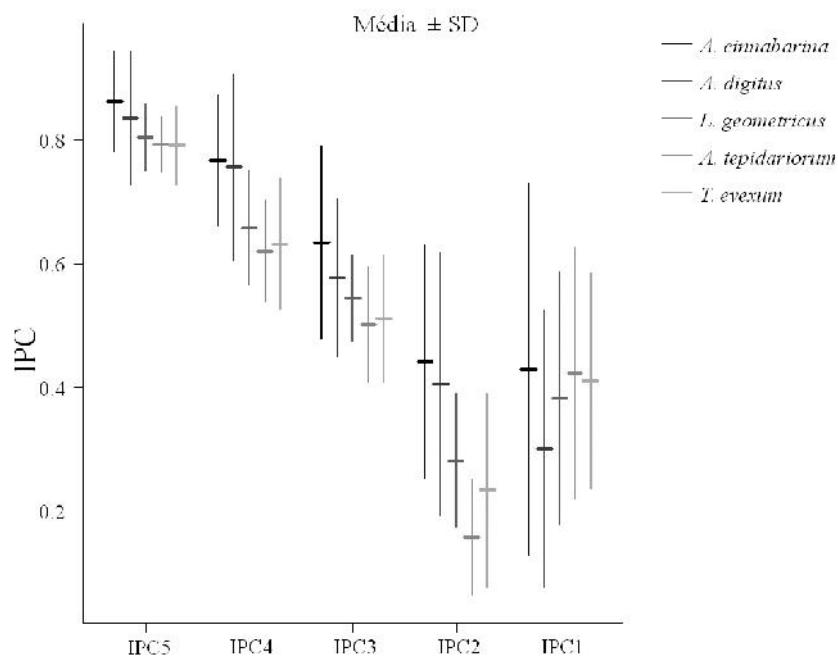


Figura 2. Valores dos índices de plasticidade (média e desvio padrão) para as diferentes espécies utilizadas.

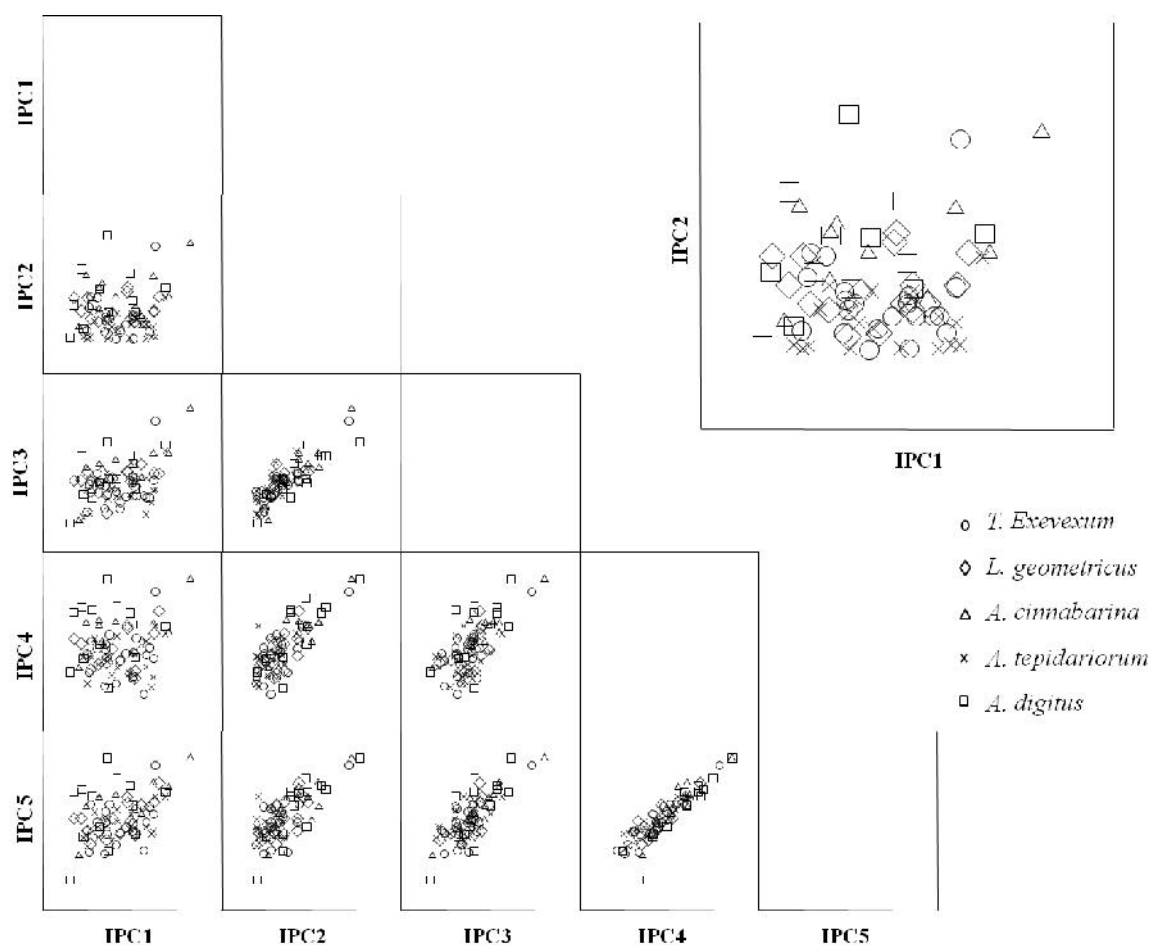


Figura 3. Relação entre os cinco índices de plasticidade utilizados (IPC1-5), separados por espécie. Os pontos de cada espécie são indicados por diferentes símbolos (círculo vazio = *Theridion evexum*; losango = *Latrodectus geometricus*; triângulo = *Achaearanea cinnabarina*; “x” = *Achaearanea tepidarium*; quadrado = *Achaearanea digitus*).

O PCA extraiu apenas um eixo principal com autovalor maior que um, o qual explicou 64,5% da variação presente na matriz original dos IPCs. O coeficiente desse eixo sobre a variável IPC1 (0,29) foi muito menor que os coeficientes sobre as demais variáveis (0,88 a 0,93), o que era esperado em função dos resultados observados na Figura 4. Optamos por

sintetizar a variação dos IPCs nas MANCOVAs com base em dois eixos: a própria variável primária IPC1 e o primeiro componente principal obtido em num PCA baseado nos outros quatro IPCs. Com isso, procuramos garantir nas MANCOVAs a possibilidade de encontrar relação entre a variação dos IPCs e os índices de estereotipia. O primeiro eixo desse novo PCA manteve 81,8% da variação dos dados, e seus coeficientes sobre as variáveis primárias variou entre 0,87 e 0,92.

Não encontramos relação significativa para nenhuma das três combinações possíveis entre as espécies e os valores obtidos por qualquer um dos índices de estereotipia. Para IEm, todos valores de significância foram superiores a 0,03 e de r^2 inferiores a 0,1. Para IEd, todos valores de significância foram superiores a 0,49 e de r^2 inferiores a 0,1. Para IEh, todos os valores de significância foram superiores a 0,10 e de r^2 inferiores a 0,2. Assim, a premissa da MANCOVA de que os níveis do fator categórico não são correlacionados foi cumprida.

O IPC1 é o IPC com maior amplitude de variação dos valores obtidos, mas não prevê nenhum valor dos índices de estereotipia. Este IPC é o menos informativo porque expressa apenas o grau de atividade da aranha e nada sobre o tipo de atividade. No entanto, os demais IPCs, que incluem informação sobre o tipo e frequência das categorias comportamentais realizadas, também não possuem forte relação com a variação dos IEs.

O IEm não se relaciona com nenhuma de nossas medidas de plasticidade. O IEh (para os dois tipos de presa) e o IEd (este apenas para um tipo de presa) são previstos pelo IPC (PCA). Essa relação foi positiva, ou seja, quanto maior o grau de estereotipia, maior é a plasticidade, embora a dispersão tenha sido muito alta (Fig. 5). Este padrão é independente das espécies, mesmo havendo diferenças de plasticidade entre elas (tabela 1). Isso indica que, seja qual for o grau de plasticidade da espécie analisada, e seja qual for o IE utilizado, os IEs são incapazes de

estimar a plasticidade.

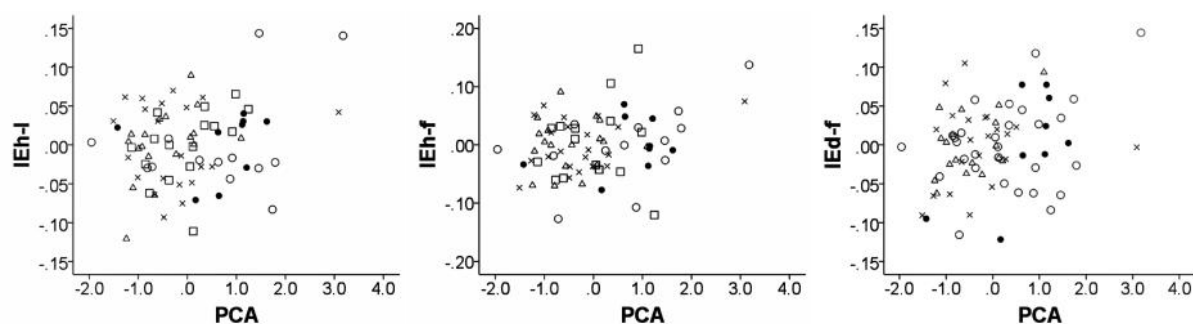


Figura 5. Gráficos parciais das relações significativas entre a plasticidade (eixo do PCA) e os índices de estereotipia das cinco espécies analisadas. Os valores de IE nos gráficos representam os resíduos da relação entre IE e os fatores IPC1 e as espécies. Nestes, os pontos de cada espécie são indicados por diferentes símbolos (círculo preenchido = *A. cinnabarina*; círculo vazio = *A. digitus*; triângulo = *A. tepidarium*; quadrado = *L. geometricus*; “x” = *T. evexum*). Os valores de r^2 dos gráficos parciais de são 0,06 (gráfico à esquerda), 0,07 (gráfico central) e 0,006 (gráfico à direita).

DISCUSSÃO

Em *T. evexum* e em *A. cinnabarina*, a porcentagem de rotinas comportamentais comuns à captura de ambas as presas foi consistente com as médias de plasticidade obtidas pelos IPCs. Ou seja, *T. evexum*, que possui 47,3% de rotinas em comum, apresentou menor plasticidade do que *A. cinnabarina*, que possui apenas 35% de rotinas em comum (Garcia & Japyassú 2005b), demonstrando que o IPC utilizado nesse trabalho reflete bem as diferenças de comportamento de captura exibido frente aos dois tipos de presas avaliadas.

Não encontramos relações significativas entre o IPC1 e os índices de estereotipia (IEh-1, IEh-f, IEd-f, IEd-1, IEm-f e IEm-1). Encontramos, contudo, relações significativas entre o eixo sintético do PCA (IPA2-5) e os IEh-1, IEh-f e IEd-f. Entretanto, as relações significativas entre plasticidade e os índices foram positiva (Fig. 5), ou seja, aranhas que apresentaram sequências ditas estereotipadas tendem a ter maior plasticidade comportamental (alteraram mais seu comportamento quando submetidas a dois contextos distintos). Esse resultado é coerente com o encontrado para *T. evexum*, em que as sequências predatórias foram igualmente invariáveis (alta precisão; denominado “grau de estereotipia” no trabalho original) tanto na captura de larvas quanto na captura de formigas. Contudo, ao comparar as duas sequências entre si, detectou-se que elas são significativamente diferentes, principalmente em termos de frequência de duas unidades comportamentais específicas: “mordida longa” e “fixação com rotação” (Garcia & Japyassú 2005b). O mesmo resultado foi obtido com *A. cinnabarina* (Japyassú & Jotta 2005).

Como possível explicação para a relação positiva entre o IE e a plasticidade, avaliemos como exemplo um animal exibindo uma sequência comportamental altamente repetitiva (alto valor de IE) sob o contexto A (por exemplo, uma aranha predando larva). Esse mesmo animal pode passar a fazer outra sequência repetitiva no contexto B (uma aranha predando uma formiga). Neste caso, o índice de estereotipia calculado será alto nas duas situações, embora o índice de plasticidade, que leva em conta variação entre os contextos, indique alta plasticidade devido à mudança qualitativa ou quantitativa que ocorreu. Situação semelhante é demonstrada experimentalmente para a aranha *Rabidosa rabida* em um contexto de corte (Wilgers & Hebets 2011). Nesta aranha, a exibição de múltiplas categorias comportamentais durante a corte aumenta a chance de aceite da fêmea e garante que o sinal será transmitido independentemente do contexto (por exemplo, o ambiente de transmissão do sinal). Neste caso, a aranha

apresentará sempre uma sequência comportamental “complexa” (dita como pouco estereotipada), mas não mudará entre os contextos (estereotipado). Por outro lado, o aumento na complexidade (ou redução do IE) da sinalização durante a corte aumenta a velocidade de detecção do predador das aranhas *Schizocosa ocreata* (Roberts et al. 2006). Podemos esperar, portanto, que nessas aranhas, a seleção ora favoreça o aumento do IE, ora o oposto. Neste caso, exibir poucas categorias comportamentais (o que favorece o aumento do valor de IE) na presença de predadores é vantajoso, mas modificar qualitativamente esse baixo número de categorias quando o ambiente é alterado também poderá ser vantajoso (alta plasticidade), explicando como é possível ocorrer alta plasticidade concomitante com alta estereotipia (como ocorreu em nas situações demonstradas na Fig. 2). Estes resultados ilustram situações onde o índice de estereotipia pode não estar relacionado com valores de plasticidade comportamental. Desta forma, o termo estereotipia utilizado para designar o oposto de plasticidade não deve usado para designar o que é mensurado pelos índices avaliados no presente trabalho. ~~Este equilíbrio entre a estratégia adotada será influenciado ainda pelos custos associados a plasticidade, incluindo a manutenção dos mecanismos regulatórios da plasticidade, custos de produção da estrutura plástica, custos relacionados à aquisição de informações sobre o estado do ambiente e custos genéticos (DeWitt et al. 1998).~~

Além da literatura sobre plasticidade comportamental, a literatura sobre bem estar animal também relaciona o termo “estereotipia” a outra situação de baixa variação no comportamento, mas que não indica o oposto de plasticidade fenotípica. Em função desses múltiplos usos da expressão, Wainwright et al. (2008) propõem restringir o uso do termo estereotipia para comportamentos com pouca variação nas características mensuradas entre cada exibição do comportamento dentro de um mesmo contexto experimental, mas não se

refere à variabilidade mensurada em uma única exibição. Dessa forma, essa restrição é insuficiente para distinguir a variabilidade de unidades comportamentais em um único indivíduo e em uma única sequência exibida (como mensurada pelo IE) daquela variabilidade entre exibições, e o termo estereotipia ainda seria aplicado a duas situações claramente distintas. Wainwright et al. (2008) sugerem que a variação entre cada vez que o animal exhibe um comportamento reflete a capacidade do indivíduo em repetir o comportamento consistentemente. Essa visão se enquadra perfeitamente no que Eberhard (2007) chama de “precisão”: a habilidade de repetir o mesmo comportamento precisamente cada vez que o executa. Assim, avançamos sobre a proposição de Wainwright et al. (2008) sugerindo o uso do termo “precisão” para designar repetição do comportamento de um único indivíduo entre réplicas e o uso do termo “complexidade” para indicar a variação dentro de uma única sequência comportamental. Finalmente, sugerimos que variação entre dois contextos seja designada por plasticidade e o termo estereotipia seja utilizado apenas como o antônimo de plasticidade comportamental. O termo estereotipia não deve ser utilizado para designar o índice de estereotipia proposto por Altmann (1965) e o índice de estereotipia proposto por Haynes & Birch (1984).

Nossos resultados indicam que normalmente não há relação entre os índices de estereotipia ou, quando há, os valores de IE aumentaram com os de PF – o oposto do esperado caso os IEs avaliassem corretamente estereotipia. Sugerimos, portanto, cautela na aceitação das conclusões da literatura que se baseiam nesses IEs como um indicativo de plasticidade.

AGRADECIMENTOS

A Catarina da Rocha Marcolin pelo auxílio no desenvolvimento das funções utilizadas no ambiente R e A Breno Brito pelos *brainstorms* muito úteis.

REFERÊNCIAS

- Agrawal, A. A.** 2001. Phenotypic plasticity in the interactions and evolution of species. *Science*, **294**, 321–326.
- Altmann, S. A.** 1965. Sociobiology of rhesus monkeys. II: Stochastics of social communication. *Journal of Theoretical Biology*, **8**, 490–522.
- Andrén, H.** 1994. Effects of Habitat Fragmentation on Birds and Mammals in Landscapes with Different Proportions of Suitable Habitat: A Review. *Oikos*, **71**, 355–366.
- Arnedo, M. A., Coddington, J. A., Agnarsson, I. & Gillespie, R. G.** 2004. From a comb to a tree: phylogenetic relationships of the comb-footed spiders Araneae, Theridiidae inferred from nuclear and mitochondrial genes. **v. 31, p. ,**
- Auld, J. R. & Relyea, R. A.** 2010. Inbreeding depression in adaptive plasticity under predation risk in a freshwater snail. *Biology letters*, **6**, 222–4.
- Blamires, S. J.** 2010. Plasticity in extended phenotypes: orb web architectural responses to variations in prey parameters. *Journal of Experimental Biology*, **213**, 3207–3212.
- Bolger, D. T., Suarez, A. V, Crooks, K. R., Morrison, S. A. & Case, T. J.** 2000. Arthropods in urban habitat fragments in southern California: area, age, and edge effects. *Ecological Applications*, **10**, 1230–1248.
- Bradshaw, A. D.** 1965. Evolution and stress—genotypic and phenotypic components. *Advances in Genetics*, **13**, 115–155.
- Briffa, M., Rundle, S. D. & Fryer, A.** 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **275**, 1305–11.
- Carnaval, A. C., Hickerson, M. J., Haddad, C. F. B., Rodrigues, M. T. & Moritz, C.** 2009. Stability predicts genetic diversity in the Brazilian Atlantic forest hotspot. *Science (New York, N.Y.)*, **323**, 785–9.
- Carroll, S. P., Hendry, A. P., Reznick, D. N. & Fox, C. W.** 2007. Evolution on ecological time-scales. *Functional Ecology*, **21**, 387–393.

- Denoël, M. & Ficetola, G. F.** 2007. Landscape-level thresholds, and newt conservation. *Ecological applications : a publication of the Ecological Society of America*, **17**, 302–9.
- DeWitt, T. J., Sih, A. & Wilson, D. S.** 1998. Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 77–81.
- Diniz-Filho, J. A. F.** 2000. *Métodos filogenéticos comparativos*. 1st edn. Ribeirão Preto: Holos.
- Dudley, S. A. & Schmitt, J.** 1996. Testing the Adaptive Plasticity Hypothesis: Density-Dependent Selection on Manipulated Stem Length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, **147**, 445.
- Eberhard, W. G. W.** 2007. Miniaturized orb-weaving spiders: behavioural precision is not limited by small size. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **274**, 2203–9.
- Fahrig, L.** 2001. How much habitat is enough? *Biological conservation*, **100**, 65–74.
- Fahrig, L.** 2002. Effect of Habitat Fragmentation on the Extinction Threshold: A Synthesis. *Ecological Applications*, **12**, 346–353.
- Fahrig, L.** 2003. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 487–515.
- Faria, D., Mariano-Neto, E., Martini, A. M. Z., Ortiz, J. V., Montingelli, R., Rosso, S., Paciencia, M. L. B. & Baumgarten, J.** 2009. Forest structure in a mosaic of rainforest sites: The effect of fragmentation and recovery after clear cut. *Forest Ecology and Management*, **257**, 2226–2234.
- Fischer, J., Lindenmayer, D. B. & Cowling, A.** 2004. The challenge of managing multiple species at multiple scales: reptiles in an Australian grazing landscape. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 32–44.
- Floren, A. & Deeleman-Reinhold, C.** 2005. Diversity of arboreal spiders in primary and disturbed tropical forests. *Journal of Arachnology*, **33**, 323–333.
- Foelix, R. F.** 2011. *Biology of Spiders*. Third edit edn. New York: Oxford University Press.
- Francesco Ficetola, G. & Denoël, M.** 2009. Ecological thresholds: an assessment of methods to identify abrupt changes in species–habitat relationships. *Ecography*, **32**, 1075–1084.
- Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F.** 2005a. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 1–17.
- Garcia, C. R. M. & Japyassú, H. F.** 2005b. Estereotipia e plasticidade na seqüência predatória de *Theridion evexum* keyserling 1884 (Araneae: Theridiidae). *Biota Neotropica*, **5**, 27–43.

- Gavish, Y., Ziv, Y. & Rosenzweig, M. L.** 2012. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, **26**, 150–9.
- Ghalambor, C. K., McKay, J. K. & Carroll, S. P.** 2007. Adaptive versus non-adaptive phenotypic plasticity and the potential for contemporary adaptation in new environments. *Functional Ecology*, **21**, 394–407.
- Gotelli, N. J., McGill & Brian, J.** 2006. Null Versus Neutral Models: What's The Difference? *Ecography*, **29**, 793–800.
- Gotthard, K., Nylin, S. & Nylin, S.** 1995. Adaptive Plasticity and Plasticity as an Adaptation: A Selective Review of Plasticity in Animal Morphology and Life History. *Oikos*, **74**, 3.
- Guillemain, M., Arzel, C., Legagneux, P., Elmberg, J., Fritz, H., Lepley, M., Pin, C., Arnaud, A. & Massez, G.** 2007. Predation risk constrains the plasticity of foraging behaviour in teals, *Anas crecca*: a flyway-level circumannual approach. *Animal Behaviour*, **73**, 845–854.
- Hanski, I. & Moilanen, A.** 1996. Minimum viable metapopulation size. *American Naturalist*, **147**, 527–541.
- Haynes, K. F. & Birch, M. C.** 1984. Mate-locating and courtship behaviors of the Artichoke Plume Moth, *Platyptilia carduidactyla* (Lepidoptera: Pterophoridae). *Environmental Entomology*, **13**, 399–408.
- Hinam, H. & Clair, C.** 2008. High levels of habitat loss and fragmentation limit reproductive success by reducing home range size and provisioning rates of Northern saw-whet owls. *Biological Conservation*, **141**, 524–535.
- Hogg, B. N. & Daane, K. M.** 2010. The role of dispersal from natural habitat in determining spider abundance and diversity in California vineyards. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **135**, 260–267.
- Japyassú, H. F. & Caires, R. A.** 2008. Hunting Tactics in a Cobweb Spider (Araneae-Theridiidae) and the Evolution of Behavioral Plasticity. *Journal of insect behavior.*, **21**, 258–284.
- Japyassú, H. F. & Jotta, E. G. E. G.** 2005. Forrageamento em *Achaearanea cinnabarina levi* 1963 (Araneae, Theridiidae) e evolução da caça em aranhas de teia irregular. *Biota Neotropica*, **5**, 53–67.
- Japyassú, H. F. & Viera, C.** 2002. Predatory plasticity in *nephilengys cruentata* (araneae: tetragnathidae): relevance for phylogeny reconstruction. *Behaviour*, **139**, 529–544.
- Komonen, A., Penttila, R., Lindgren, M. & Hanski, I.** 2000. Forest fragmentation truncates a food chain based on an old-growth forest bracket fungus. *Oikos*, **90**, 119–126.

- Lande, R.** 1987. Extinction thresholds in demographic models of territorial populations. *American Naturalist*, **130**, 624–635.
- Lehner, P. N.** 1996. *Handbook of ethological methods*. Second Edition. Cambridge: Cambridge University Press.
- Leite, C. & Rocha, P. L. B. da.** 2011. Aranhas como indicadores ecológicos em florestas tropicais: uma análise em Mata Atlântica. Universidade Federal da Bahia.
- Lindenmayer, D. B. & Luck, G.** 2005. Synthesis: Thresholds in conservation and management. *Biological Conservation*, **124**, 351–354.
- Lindenmayer, D., Cunningham, R., Pope, M. L. & Donnelly, C. F.** 1999. The response of arboreal marsupials to landscape context: a large-scale fragmentation study. *Ecological Applications*, **9**, 594–611.
- Lindenmayer, D. B., Cunningham, R. B., Donnelly, C. F., Nix, H. & Lindenmayer, B. D.** 2002. Effects of forest fragmentation on bird assemblages in a novel landscape context. *Ecological Monographs*, **72**, 1–18.
- Martinko, E. a., Hagen, R. H. & Griffith, J. a.** 2006. Successional change in the insect community of a fragmented landscape. *Landscape Ecology*, **21**, 711–721.
- Matos, M. A. & Rocha, P. L. B. da.** 2012. Efeito da redução da cobertura florestal sobre anuros e lagartos de serapilheira em paisagens da Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de Al, Rocha, P. L. B. da & Japyassú, H. F.** 2012a. Efeito da redução da cobertura florestal sobre o comportamento de aranhas orbitelas (Araneae: Araneidae). Universidade Federal da Bahia.
- Mendonça, A. de A., Rocha, P. L. B. da, Japyassú, H. F. & Brescovit, A. D.** 2012b. Limiares de extinção: um estudo de caso para aranhas orbitelas tropicais. Universidade Federal da Bahia.
- Murcia, C.** 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 58–62.
- Myers, N., Mittermeier, R. a, Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. a & Kent, J.** 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853–8.
- Pardini, R., Bueno, A. D. A., Gardner, T. a, Prado, P. I. & Metzger, J. P.** 2010. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. *PloS one*, **5**, e13666.
- Parker, M., Nally, R. Mac & Macnally, R.** 2002. Habitat loss and the habitat fragmentation

threshold: an experimental evaluation of impacts on richness and total abundances using grassland invertebrates. *Biological Conservation*, **105**, 217–229.

Pigliucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, **20**, 481–486.

Polis, G. A. & Hurd, S. D. 1995. Extraordinarily High Spider Densities on Islands: Flow of Energy from the Marine to Terrestrial Food Webs and the Absence of Predation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **92**, 4382–4386.

Quinn, G. P. & Keough, M. J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. 1st edn. Cambridge: Cambridge University Press.

Radford, J., Bennett, A. & Cheers, G. J. 2005. Landscape-level thresholds of habitat cover for woodland-dependent birds. *Biological Conservation*, **124**, 317–337.

Rautenberg, R. & Laps, R. R. 2010. Natural history of the lizard *Enyalius iheringii* (Squamata, Leiosauridae) in southern Brazilian Atlantic forest. *Iheringia. Série Zoologia*, **100**, 287–290.

Relyea, R. A. 2003. Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. *Ecology*, **84**, 1840–1848.

Reynolds, A. M., Bohan, D. a & Bell, J. R. 2007. Ballooning dispersal in arthropod taxa: conditions at take-off. *Biology letters*, **3**, 237–40.

Ribeiro, M. C., Metzger, J. P., Martensen, A. C., Ponzoni, F. J. & Hirota, M. M. 2009. The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biological Conservation*, **142**, 1141–1153.

Roberts, J. A., Taylor, P. W. & Uetz, G. W. 2006. Consequences of complex signaling: predator detection of multimodal cues. *Behavioral Ecology*, **18**, 236–240.

Sandoval, C. 1994. Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, **8**, 701–707.

Santos, R. A. dos S., Rocha, P. L. B., Boscolo, D. & Santos, S. S. 2012. Efeitos da quantidade de hábtat e do histórico biogeográfico sobre comunidades de aves na Mata Atlântica da Bahia, Brasil. Universidade Federal da Bahia.

Scheiner, S. M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual review of ecology and systematics*, **24**, 35–68.

Schoener, T. W. & Spiller, D. A. 1987. Effect of Lizards on Spider Populations: Manipulative Reconstruction of a Natural Experiment. *Science*, **236**, 949–952.

- Schoener, T. W. & Spiller, D. A.** 1995. Effect of Predators and Area on Invasion: An Experiment with Island Spiders. *Science*, **267**, 1811–1813.
- Schoener, T. W. & Toft, C. A.** 1983. Spider Populations: Extraordinarily High Densities on Islands Without Top Predators. *Science*, **219**, 1353–1355.
- Schoeppner, N. M. & Relyea, R. A.** 2009. Phenotypic plasticity in response to fine-grained environmental variation in predation. *Functional Ecology*, **23**, 587–594.
- Sih, A.** 2004. A behavioral ecological view of phenotypic plasticity. In: *Phenotypic Plasticity: Functional and Conceptual Approaches*, (Ed. by T. J. T. DeWitt & S. M. Scheiner), pp. 112–125. New York: Oxford University Press.
- Sousa, B. M. de & Cruz, C. A. G.** 2008. Hábitos alimentares de *Enyalius perditus* (Squamata, Leiosauridae) no Parque Estadual do Ibitipoca, Minas Gerais, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, **98**, 260–265.
- Swift, T. L. & Hannon, S. J.** 2010. Critical thresholds associated with habitat loss: a review of the concepts, evidence, and applications. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, **85**, 35–53.
- Turner, I. M.** 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 200–209.
- Turner, M. G., Gardner, R. H. & O’neill, R.** 2001. *Landscape ecology in theory and practice: pattern and process*. Springer Verlag.
- Venner, S. & Casas, J.** 2005. Spider webs designed for rare but life-saving catches. *Proceedings. Biological sciences / The Royal Society*, **272**, 1587–92.
- Via, S. & Lande, R.** 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, **39**, 505–522.
- Via, S., Gomulkiewicz, R., De Jong, G., Scheiner, S. M., Schlichting, C. D. & Van Tienderen, P. H.** 1995. Adaptive phenotypic plasticity: consensus and controversy. *Trends in Ecology & Evolution*, **10**, 212–217.
- Wainwright, P. C., Mehta, R. S. & Higham, T. E.** 2008. Stereotypy, flexibility and coordination: key concepts in behavioral functional morphology. *The Journal of experimental biology*, **211**, 3523–8.
- Winkler, H. & Preleuthner, M.** 2001. Behaviour and ecology of birds in tropical rain forest canopies. *Plant Ecology*, **153**, 193–202.
- With, K. a. & King, A. W.** 1999. Extinction Thresholds for Species in Fractal Landscapes. *Conservation Biology*, **13**, 314–326.

Yahner, R. H. & Mahan, C. G. 1997. Behavioral Considerations in Fragmented Landscapes. *Conservation Biology*, **11**, 569–570.

Yahner, R. H. & Mahan, C. G. 2002. Animal Behavior in Fragmented Landscapes. In: *Applying landscape ecology in biological conservation*, (Ed. by K. Gutzweille), pp. 518. New York: Springer.

Zamprogno, C., Zamprogno, M. das G. F. & Teixeira, R. L. 2001. Evidence of terrestrial feeding in the arboreal lizard *Enyalius bilineatus* (Sauria, Polychrotidae) of south-eastern Brazil. *Revista Brasileira de Biologia*, **61**, 91–94.

Ziesche, T. M. & Roth, M. 2008. Influence of environmental parameters on small-scale distribution of soil-dwelling spiders in forests: What makes the difference, tree species or microhabitat? *Forest Ecology and Management*, **255**, 738–752.

Anexo 1

Descrição das categorias comportamentais realizadas pelas cinco aranhas estudadas.

Fonte: Garcia & Japyassú (2005), Japyassú & Jotta (2005) e Japyassú & Caires (2008).

Detecção: movimentos com a região tarsal das pernas anteriores tensionando fios da teia (1-3 mm), com ou sem deslocamento antecedendo tais tensionamentos (Jackson & Brassington 1987). Esta categoria ocorre no início da captura e tem como função localizar o fio âncora onde a presa está aderida.

Aproximação: deslocamento (frontal) de aproximação da aranha em direção à presa sem tensionamento dos fios de teia. É anterior à captura propriamente dita ocorrendo, portanto, na fase de detecção. A aproximação geralmente é sucedida por *toque* ou *enrolamento de captura* (v. abaixo). Viera (1986) descreve uma categoria semelhante denominada “desplazamiento 2”, que consiste em um deslocamento da aranha em direção à presa (durante na fase de detecção) o qual pode ser sucedido ou não por um tensionamento do fio. Em sua descrição, Viera não diferencia um deslocamento seguido de tensionamento de fios de um deslocamento simples em direção à presa, categorias que em *T. evexum* são individualizadas: *detecção* e *aproximação*, respectivamente.

Toque: a aranha simplesmente toca na presa com palpos ou pernas (I ou II). Esta categoria geralmente ocorre após *aproximação* ou *recuperação*. O toque difere da *manipulação*, a qual consiste em uma sequência de toques alternados e consecutivos.

Busca: a aranha desce até a superfície de captura (geralmente o substrato inferior), tateando-a em várias direções com as pernas anteriores (pendurada nos fios âncora pelas pernas

posteriores), na tentativa de encontrar a presa (que geralmente, nestes casos, escapou da sapata adesiva). Esta categoria é geralmente observada após longas fases de detecção, com muitas tentativas de capturas mal sucedidas.

Pesca: no lençol ou em um fio âncora (na região próxima ao lençol), a aranha segura com as pernas anteriores o fio âncora onde a presa está aderida e o puxa, com flexões alternadas das pernas I (e ocasionalmente também com as pernas II), de modo a descolar o fio âncora do substrato e trazer a presa para si até que ela esteja entre 1 e 8mm de distância para que se inicie o *enrolamento de captura* (v. abaixo). Em uma variante, a aranha pode puxar vagarosamente um fio que tenha sido previamente descolado pela presa. Em ambos os casos, esta categoria ocorre na fase de detecção e é sucedida por *enrolamento de captura*. A pesca descrita por Japyassú & Macagnan (*em preparação*) é diferente da descrição anterior apenas pelo fato de a aranha tencionar as pernas IV ao invés das pernas I e II (para descolar o fio âncora do substrato) e por ocorrer sempre no lençol.

Enrolamento de captura: após a aproximação e/ou toque com as pernas I a aranha faz um giro de 180° e direciona o abdome à presa. Com movimentos alternados das pernas IV, a aranha lança sobre a presa fios de seda com gotículas adesivas, na tentativa de imobilizá-la (a aranha se utiliza do pente na perna IV durante a manipulação destes fios de seda - Coddington 1986). O *enrolamento de captura* é a categoria que determina o início da fase de imobilização, podendo ocorrer também em outros momentos desta fase e na fase de alimentação, porém com menor frequência.

Enrolamento: o *enrolamento* é realizado da mesma maneira que o *enrolamento de captura*, diferindo apenas por serem utilizados fios de seda secos (sem gotículas adesivas). Este tipo de enrolamento apresenta a mesma finalidade do enrolamento descrito por Robinson & Olazarri (1971) para *A. argentata*, diferindo apenas pelo volume de fios, que não formam uma “bandagem”; em uma das filmagens foi possível observar que a seda jogada sobre a presa se constitui de apenas três fios simples. Na descrição de Robinson & Olazarri (1971) a aranha pode ainda movimentar a presa como uma bobina, girando-a sobre um raio enquanto lança seda sobre a presa, com ou sem a ajuda das pernas IV; esta variante de enrolamento não ocorre em *T. evexum*.

Manipulação: esta categoria consiste em uma junção de duas categorias já descritas: “toqueteo” (golpes suaves das pernas anteriores e pedipalpos sobre a presa - Viera, 1986), e “manipulate” (pequenas mordidas na presa - Robinson 1969). A aranha dá vários toques alternados e consecutivos com os palpos sobre a presa, podendo realizar também *mordidas curtas* (v. abaixo). Durante a manipulação a aranha pode percorrer pequenas partes do corpo da presa bem como todo ele. Nas capturas de *T. evexum*, não foram observadas manipulações da presa com as pernas. A manipulação só ocorre após a imobilização da presa. A mordida curta foi incluída no

processo de manipulação, devido à dificuldade de diferenciação entre toque de palpos e mordidas curtas.

Mordida curta: inserção e retirada rápida das quelíceras na presa, como se beliscasse a presa (Viera 1986). A *mordida curta* pode ocorrer nas fases de imobilização e alimentação e, com grande frequência, permear a *manipulação*.

Corte de fios: o corte de fios é realizado com as quelíceras. A aranha pode simplesmente aproximar as quelíceras do fio e realizar o corte, ou ainda trazer o fio com as pernas até as quelíceras para então cortá-lo. Esta categoria pode ser executada em vários momentos da captura: antes de iniciar o *transporte*, cortando os fios ao redor da presa; durante o *transporte*, cortando fios que estão dificultando seu trajeto; e com a presa no refúgio (Robinson & Olazarri 1971). Diferente da descrição de Robinson & Olazarri (1971) para *A. argentata*, *T. evexum* não realizou *corte de fios* com as pernas.

Fixação na presa: a aranha aproxima as fiandeiras da presa, ou dos fios que envolvem esta presa, fixando um novo fio. Viera (1986) descreve uma categoria semelhante a *fixação na presa*, que é denominada “fijación de hilos” e ocorre antes do transporte. No presente trabalho, observamos que a *fixação na presa* também ocorre em outros momentos da captura (fases de imobilização e alimentação).

Fixações com rotação (3fixR): ao chegar ao refúgio a aranha faz fixações e gira o corpo sagitalmente (Robinson & Olazarri 1971; Viera 1994).

Retorno: o retorno se dá quando a aranha desloca-se em direção ao refúgio. Isto pode ocorrer na fase de detecção, antes do *enrolamento de captura*, o que caracteriza um erro de localização da presa (Japyassú & Macagnan, *em preparação*). Em *T. evexum* o retorno foi observado também durante a fase de imobilização da presa, quando então a aranha deixa a presa armazenada temporariamente no lençol ou na periferia da teia.

Estiramento: após o enrolamento, na fase de imobilização da presa, a aranha pode fixar um fio na presa (*fixação na presa*) ou no fio onde a presa se encontra (*fixação* - neste caso, a distância entre a presa e a fixação não deve ser maior que um corpo da aranha); após tal fixação a aranha se desloca (ao menos um corpo) em direção ao refúgio, deixando atrás de si um fio guia; a este deslocamento chamamos estiramento. O *estiramento* pode ocorrer também sem fixação prévia: a aranha interrompe o enrolamento e se desloca imediatamente (ao menos um corpo). Após o *estiramento* a aranha geralmente fixa no fio de sustentação ou no refúgio, podendo ou não realizar uma *pausa* (v. abaixo) antes de tal *fixação*. Quando a aranha estira e fixa, ela pode ainda se deslocar com o mesmo fio, porém já fixado anteriormente, este deslocamento e uma 2ª fixação será apenas *fixação*. O estiramento descrito por Japyassú & Macagnan (*em preparação*)

difere do descrito acima por não estipular distâncias entre as fixações e os deslocamentos.

Recuperação: a aranha se aproxima frontalmente (região oral) da presa já imobilizada, para retomar as atividades com esta presa (*manipulação, enrolamento, corte de fios* ao redor da presa, *mordidas*). Esta aproximação requer um deslocamento da aranha, o qual pode ser muito curto (geralmente após *3fixR* – v. abaixo) ou longo, quando então é frequentemente permeado por outras categorias, como fixação, limpeza ou toques; para fins de registro consideraremos recuperação, nestes casos de deslocamento longo, apenas a última aproximação realizada antes da retomada de atividades com a presa (*manipulação, enrolamento, corte de fios* ao redor da presa, *mordidas*). Apesar da recuperação proposta por Viera (1994) apresentar o mesmo nome e a mesma função da descrita acima, ela difere bastante na topografia do movimento. Na descrição de Viera a aranha, no refúgio, puxa para si a presa com o auxílio das pernas I e II. Em *T. evexum* é a aranha que se desloca em direção à presa, a qual pode ou não estar no refúgio.

Transporte: após fixar na presa (*fixação na presa*), num fio próximo à ela (*fixação*) ou após realizar um *enrolamento*, a aranha desloca-se em direção ao refúgio carregando a presa diretamente nas fiandeiras ou, alternativamente, pendurada nas pernas IV. Robinson & Olazarri (1971) descrevem dois tipos de transporte: “carry on silk” (igual ao descrito acima) e “carry in jaws”, que consiste no transporte da presa nas quelíceras da aranha (não observado em *T. evexum*).

Transporte com enrolamento: por julgar necessária a distinção entre *transporte* simples (como acima), e aquele permeado por *enrolamentos*, criou-se a categoria *transporte com enrolamento*, na qual a aranha enrola a presa enquanto a transporta.

Pausa: assim como a categoria “quietud”, descrita por Viera (1986), a pausa corresponde à imobilidade da aranha. Porém, a categoria pausa deve apresentar uma duração igual ou maior a 30 segundos, diferentemente de “quietud”, que independe de tempo para ser determinada. As *pausas* podem ocorrer nas 3 fases da captura. Na fase de imobilização elas podem ser muito longas, dependendo do tipo e da resistência da presa: quanto mais tempo demorar para a presa parar de se movimentar, mais longas tendem a ser as pausas.

Limpeza: a aranha raspa os apêndices uns nos outros, geralmente aos pares; pode também passar a região tarsal dos apêndices entre as quelíceras; alternativamente, as pernas podem ser raspadas contra o abdome e fiandeiras (Robinson & Olazarri 1971). A *limpeza* pode ocorrer nas fases de imobilização e alimentação.

Localização: após imobilizar a presa e dirigir-se até o refúgio, onde pode realizar longas *pausas*, a aranha, com as pernas anteriores, tensiona lentamente os fios ao seu redor, gira e tensiona novos fios, repetindo o procedimento até que tensione os fios na direção em que a

presa está armazenada. Localizada a presa, a aranha se desloca em direção a ela (*recuperação*).

Mordida longa: semelhante à descrição de Viera (1986).

Remoção: após imobilizar a sua presa, a aranha retorna ao refúgio e, através de *manipulações* e *cortes de fio*, retira do lençol/refúgio resíduos de presas anteriores.

Anexo 2

Função para calcular o Índice de Esterotipia (Stereotipy index)

Código no R

Para Mônades, Díades e para o índice de Haynes

- 1) Função pra calcular indice de estereotipia - utilizando sempre o maior valor da quantidade de vezes que ocorre uma categoria.
- 2) Função pra calcular índice de Haynes, removendo as díades impossíveis. É possível dar entrada com até 50 pares de díades impossíveis.

```
SI=function(a, index ="all",ant=NULL,sub=NULL)
{
### Monades e Diades
tot=sum(a[2:length(a)])
Px.m=data.frame(apply(a[2:length(a)],1,sum)/tot)
log.Px.m=log2(Px.m)
SI.m=1-(sum(-Px.m*log.Px.m, na.rm=TRUE)/log2((length(a)-1)))
Px.d=a[,2:length(a)]/tot
log.Px.d=log2(Px.d)
SI.d=1-((sum(-log.Px.d*Px.d, na.rm=TRUE)-sum(-Px.m*log.Px.m,
na.rm=TRUE)))/(log2(((length(a)-1)*(length(a)-1)))-log2((length(a)-1)))
### Haynes
b=a[,2:length(a)]
bp=b/apply(b,MARGIN=1,sum, na.rm=TRUE)
b2=data.frame(bp^2)
b2$b2.soma=c(apply(b2,MARGIN=1,sum, na.rm=TRUE))
bp$bp.soma=c(apply(bp,MARGIN=1,sum, na.rm=TRUE))
a$ri=rep(NA)
for (i in 1:length(a[,1])) a$ri[i]=length(a)-2-sum(c(table(is.element(a[i,1],ant[1]) &
is.element(colnames(a),sub[1]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[2]) & is.element(colnames(a),sub[2]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[3]) & is.element(colnames(a),sub[3]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[4]) & is.element(colnames(a),sub[4]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[5]) & is.element(colnames(a),sub[5]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[6]) & is.element(colnames(a),sub[6]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[7]) & is.element(colnames(a),sub[7]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[8]) & is.element(colnames(a),sub[8]))[2],
```



```

table(is.element(a[i,1],ant[49]) & is.element(colnames(a),sub[49]))[2],
table(is.element(a[i,1],ant[50]) & is.element(colnames(a),sub[50]))[2]),na.rm=TRUE)
hay=mean(sqrt(((b2$b2.soma-((bp$bp.soma^2)/a$ri))/(1-1/a$ri))), na.rm=TRUE)
hay
all=data.frame(SI.m,SI.d,hay)
colnames(all)=c("monades","diades","Haynes")
if (index=="monades") return(SI.m) else if (index=="diades") return(SI.d) else if (index
=="Haynes") return(hay) else if (index=="all") return (all)
}

```

Ajuda

SI

Descrição

A função calcula o índice de estereotipia para díades comportamentais

Uso

SI(a, index="monades", ant=NULL, sub=NULL)

Argumentos

a: um data frame onde os nomes das colunas são as categorias comportamentais e a primeira coluna deve ser preenchida com uma lista das categorias comportamentais

res: para escolher qual índice deve ser retornado pela função, monades ("monades"), díades ("diades"), Haynes ("haynes) ou todos ("all"). Para o cálculo do índice de Haynes é necessário fornecer dois vetores de mesmo comprimento, o de categorias comportamentais antecedentes (ant) e o de subsequentes (díades) que representam as díades impossíveis. É possível incluir até 50 díades impossíveis.

Exemplo

```

comp=c("tensionar","enrolar1","enrolar2","transpquel","agitarteia","morddcorta",
"morddlonga","cortarfio","arrancpres")
cat1=data.frame(comp, round(runif(9,0,3)), round(runif(9, 0,3)), round(runif(9,0,3)),
round(runif(9,0,3)), round(runif(9,0,3)), round(runif(9,0,3)), round(runif(9,0,3)),
round(runif(9,0,3)), round(runif(9,0,3)), round(runif(9,0,3)))
colnames(cat1)=c("cat",comp)
Si(cat1)

```