



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Biomonitoramento



**Influência da complexidade estrutural de
bromélias-tanque sobre a composição de
aranhas e formigas**

Leonardo Stabile

Salvador
2009



UNIVERSIDADE FEDERAL DA BAHIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Biomonitoramento



Influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque sobre a composição de aranhas e formigas

Leonardo Stabile

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia, para a obtenção de Título de Mestre em Ecologia e Biomonitoramento. Orientador: Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie

Salvador
2009

Sistema de Bibliotecas - UFBA

Stabile, Leonardo.

Influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque sobre a composição de aranhas e formigas / Leonardo Stabile. - 2009.

75 f. : il.

Inclui anexos.

Orientador: Prof. Dr. Jacques Hubert Charles Delabie.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Salvador, 2009.

1. Bromélia. 2. Aranha - Hábitat. 3. Formiga - Hábitat. 4. Interação animal-plantas.
I. Delabie, Jacques Hubert Charles. II. Universidade Federal da Bahia. Instituto de Biologia.
III. Título.

CDD - 584.85
CDU - 582.561

Dedicatória

Dedico este trabalho a Patrícia Ferreira, Tânia Stabile, Milena Stabile, Cláudio Luiz Lavigne Freire e Carmen Luciane Lavigne Freire, minha família, minha vida.

Epígrafe

“When the ebbing tide retreats
Along the rocky shoreline
It leaves a trail of tidal pools
In a short-lived galaxy
Each microcosmic planet
A complete society”

“A simple kind mirror
To reflect upon our own
All the busy little creatures
Chasing out their destinies
Living in their pools
They soon forget about the sea...”

“Wheels within wheels in a spiral array
A pattern so grand and complex
Time after time we lose sight of the way
Our causes can't see their effects”

Neil Peart. 1980. **Natural Science**. *Permanent Waves*. *Rush*

Agradecimentos

À **Universidade Federal da Bahia** e ao **Instituto de Biologia**, pela oportunidade de realização desse curso.

Ao **Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento** por me proporcionar esses dois anos de aperfeiçoamento na ecologia.

A todos os **Professores** desse programa que se dedicaram ao ensino das disciplinas e disponibilizaram seu tempo para ensinar ecologia e tirar dúvidas.

A todos os **Funcionários** dessa instituição, que colaboraram sempre, principalmente **Seu Antonio** e a **Jussara** pela eficiência.

Ao meu orientador, **Jacques** por ser um profissional excepcional, de conhecimentos profundos e sempre acessível via Skype, Gmail e MSN.

Aos Professores **Antônio Domingos Brescovit, Erminda Guerreiro Couto, Blandina Felipe Viana, Danilo Boscolo, Fabiana Oliveira, Francisco Barros, Luiz Augusto Mazzarolo e Orane Falcão de Souza Alves**, pela disponibilidade, ajuda com material e por todas as sugestões para meu trabalho.

Aos professores **Dr. Gustavo Quevedo Romero e Dra. Blandina Felipe Viana** por aceitarem e se disponibilizarem para participar da banca avaliadora.

Ao **Laboratório de Mirmecologia do CEPEC/CEPLAC**, e a todos os colegas pela ajuda, principalmente a **Flávia Delgado**, pela essencial ajuda com a montagem e identificação das formigas. E **Wesley Duarte da Rocha**, pela ajuda na confecção das curvas do coletor.

Ao **Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA)**, pelo substancial apoio logístico, e a todos os colegas pela ajuda, esclarecimentos, companhia, encorajamento e pela amizade, **Elaine, Rodrigo, Gil, Dudu, Danilo, Ju, Fabi, Nito, Ed, Mila, Loro, Helber, Mari, Alder e Bete**.

À equipe do **Parque das Dunas (UNIDUNAS)**, principalmente a **Jorge Santana (Gestor)**, por todo apoio, disponibilidade, credibilidade, incentivo e logística oferecida. Além de **Ailson e Arizona (in memoriam)**.

Aos estagiários e ajudantes **Naty, Gil, Pati, André, Joice, Maiane** por disponibilizarem seu tempo e darem uma força nas coletas, passar horas procurando bichos em bandejas com sujeira e também por rolar nas dunas no final do trabalho em campo.

A meus **colegas** do mestrado que foram companheiros essenciais durante essa jornada, principalmente aos amigos **Marcos, João, Elaine, Rodrigo, Simone, Igor, Milena, Anne, Kelly, Claris, Lucas e Gabriel!**

Um agradecimento especial ao **Hotscops**, principalmente aos sócios **Perimar, Rodrigo, Elaine, Igor, Márcio, Tasso, Beta, Aribio!**

Aos meus **amigos, Digo, Gu, Tosta, Chan, Bu Abdon, Pítton, Mark, Naya, Ceci, Mari, Joice, Mahine, Tom, Will, Tami, Brian, Luly, Wau, Milla, Tadeu, Vitor, Gabriel** e a outros que não me recordo no momento.

Um agradecimento especial a **Mateus Torres (Simexi)** por “torrar” conosco nas dunas durante as coletas e dar uma grande força! Valeu!

Aos meus pais **Tânia e Cláudio**, e **Milena, Tia Carmem e toda a família** por sempre me apoiarem, me ajudarem, me aceitarem e torcerem por mim.

A minha sogra **Marinalva Ferreira** pela revisão do texto original!

A **Paty** pelo amor, carinho, companheirismo, ajuda, apoio logístico e emocional, incentivo, críticas, colaboração e por me entender nos momentos difíceis. A sua ajuda e inspiração foram essenciais para esse trabalho. Obrigado, Te amo!

À **FAPESB** por conceder a bolsa de estudos referente a esse projeto.

Obrigado a todos que contribuíram para essa realização!

Sumário

Introdução geral	11
Artigo - Influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque sobre a composição de aranhas e formigas	18
<i>Abstract</i>	19
Resumo.....	20
Introdução.....	21
Materiais e Métodos.....	24
1. Área de Estudo.....	24
2. Delineamento e Procedimento Experimental.....	24
3. Análise de Dados.....	25
Hipótese 1.....	26
Hipótese 2.....	26
Hipótese 3.....	26
Hipótese 4.....	26
Resultados	28
Hipótese 1.....	29
Hipótese 2.....	29
Hipótese 3.....	29
Hipótese 4.....	29
Discussão	30
Agradecimentos.....	36
Referências	37
Considerações Finais	45
Anexos	46
Anexo 1. Figuras e Tabelas.....	46
Anexo 2. Normas para publicação.....	62
Referências Bibliográficas	65

Lista de Tabelas

Tabela 1: Fauna associada à <i>Hohembergia littoralis</i> L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.....	46
Tabela 2: Aranhas coletadas em <i>Hohembergia littoralis</i> L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.....	47
Tabela 3: Formigas coletadas em <i>Hohembergia littoralis</i> L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.....	48
Tabela 4: Resultados das análises de componentes principais (PCA) das variáveis estruturais das bromélias.....	49

Lista de Figuras

- Figura 1: Localização da área de estudo, Parque das Dunas, inserido na APA Lagoas e Dunas do Abaeté, em Praia do Flamengo, área metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil (Fonte: Google Earth, 2009).....50
- Figura 2: Vista geral da área de estudo, Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil.....50
- Figura 3: Distribuição espacial dos pontos amostrais (estrelas pretas) na área de estudo, em verde vegetação arbustiva arbórea e em amarelo vegetação herbácea.....51
- Figura 4: Curvas acumulativas de espécies de aranhas e formigas em *Hohembergia littoralis* L. B. Smith.....52
- Figura 5: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre abundância de aranhas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.....53
- Figura 6: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre riqueza de aranhas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.....54
- Figura 7: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre abundância de formigas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.....55
- Figura 8: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre riqueza de formigas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.....56
- Figura 9: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 2, entre a abundância e a riqueza de aranhas e disponibilidade de presas, representada pela “biomassa de invertebrados”.....57
- Figura 10: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 2, entre a abundância e a riqueza de formigas e disponibilidade de presas, representada pela “biomassa de invertebrados”.....58
- Figura 11: Gráficos parciais das Regressões lineares múltiplas da Hipótese 3, entre a biomassa de invertebrados e as variáveis estruturais (PC1 e PC2).....59
- Figura 12: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 4, entre abundância e riqueza de aranhas e abundância de formigas.....60
- Figura 13: Esquema lógico demonstrando as influências positivas diretas e indiretas, através da disponibilidade de presas (Biomassa), da estrutura das bromélias nos predadores, nesse caso aranhas.....61
-

Introdução Geral

A hipótese da heterogeneidade do habitat assume que habitats estruturalmente complexos podem promover uma maior diversidade de nichos permitindo que os organismos explorem os recursos do ambiente de maneira diversificada, resultando no aumento da diversidade em espécies (Bazzaz 1975, Tews et al. 2004). Esse representa um conceito chave para ecologia, manejo e conservação de organismos (Morris 2000). Em muitos ambientes, as comunidades de plantas determinam a estrutura física desses e, portanto, promovem efeitos sobre a diversidade, distribuição e interações de espécies animais (Lawton 1983). O reflexo disso transparece em 85% dos estudos sobre esse tema, os quais mostram haver correlação positiva entre diversidade de espécies e variáveis estruturais da vegetação (Tews et al. 2004). Essas podem variar de acordo com os parâmetros analisados, o tipo de organismo avaliado, bem como em relação à escala espacial, que pode levar a utilização de parâmetros inconsistentes, dificultando as comparações entre os estudos (Tews et al. 2004, Riihimäki et al. 2006). Devido às dificuldades práticas de se trabalhar em ambiente natural, muitos estudos tendem a subestimar a complexidade da arquitetura da planta usando parâmetros secundários (Woodcock et al. 2007).

Para avaliar os efeitos da estrutura do habitat sobre as comunidades biológicas é, então, fundamental a escolha de bons modelos (Tews et al. 2004). Assim estudos sobre microcosmos naturais são bons modelos de sistemas para experimentos em ecologia, uma vez que seus atributos são complexos e realísticos como os sistemas naturais e, ao mesmo tempo, tão versáteis quanto microcosmos artificiais (Srivastava et al. 2004). Outra característica desses microambientes naturais é que eles apresentam habitats naturalmente replicados, sendo possível medir de forma mais precisa tanto as características estruturais quanto todos os indivíduos que ocorrem nelas. Conseqüentemente acessar toda uma comunidade natural taxonomicamente diversa e bem definida, bem como seus fatores determinantes (Armbruster et al. 2002). Portanto, estudos sobre o microcosmo de bromélias podem ser utilizados a fim de responder questões ecológicas fundamentais, as quais seriam mais difíceis de responder em ecossistemas mais complexos como florestas tropicais (Richardson 1999).

Bromélias epífitas são consideradas plantas chaves em ecossistemas tropicais (Nadkarni 1994). Essas são essenciais para a sobrevivência de muitas espécies de animais, bem como de outros organismos como plantas em ambientes xéricos. Nesses ambientes as bromélias são pioneiras e têm grande importância na sucessão ecológica devido aos processos de facilitação, promovendo a colonização de outras espécies de plantas formando moitas (Zaluar e Scarano 2000). Além disso, têm um importante papel na ciclagem de nutrientes em ambientes tropicais como a Floresta Atlântica brasileira (Oliveira 2004), Floresta Montana costa-riquenha (Nadkarni e Matelson 1991, 1992) e em ambientes oligotróficos como as restingas (Hay e Lacerda 1984).

A importância ecológica das bromélias é resultado das interações que essas plantas apresentam com diferentes tipos de organismos. Essas interações podem ocorrer em diferentes níveis tróficos (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002), no nível populacional ou de comunidades (hierarquia ecológica), de forma direta ou indireta (Srivastava 2006), obrigatórias ou facultativas (Romero e Vasconcellos-Neto 2006, Romero et al. 2006, 2007, 2008b), positivas ou negativas (Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b).

Muitos estudos indicam que a arquitetura em roseta das bromélias fornece micro habitats para diversos tipos de organismos, desde protozoários (Foissner 2003, Foissner et al. 2003) até animais, que as utilizam como abrigo contra predação e dessecação, para reprodução e forrageamento (Cotgreave et al. 1993, Oliveira et al. 1994, Peixoto 1995, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Juncá et al. 2002, Stuntz et al. 2002, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005 a, b).

Variáveis estruturais tais como número de folhas, água e detritos acumulados, são os que mais explicam a variação da fauna associada (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002), com efeitos tanto diretos quanto indiretos (Srivastava 2006). Esses efeitos podem ocorrer devido a forte influência que a complexidade estrutural da arquitetura de bromélias exerce nas comunidades faunísticas associadas (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b, Srivastava 2006), onde a capacidade-suporte desses microcosmos pode estar relacionada à estrutura das plantas (Zotz e Thomas 1999, Romero e Vasconcellos-Neto 2004a).

A família Bromeliaceae divide-se em três subfamílias, Bromelioideae, Pitcairnioideae e Tillandsioideae (Benzing 2000), e agrupa algumas espécies que têm grande capacidade de acúmulo de água, e que são denominadas bromélias-tanque (Smith e Downs 1974, Hay e Lacerda 1982, Oliveira et al. 1994). Essa capacidade decorre da disposição das folhas em roseta, permitindo o acúmulo de água em suas bainhas (axilas das folhas) e na porção central (Zotz e Thomas 1999, Medina 1990). Essa água acumulada possibilita a manutenção e colonização por animais aquáticos ou que desenvolvem parte do seu ciclo de vida na água dessas plantas. Além do mais, essa característica exerce grande influência sobre essas espécies animais (Armbruster et al. 2002).

As bromélias-tanque podem conter uma quantidade variável de nutrientes em suspensão ou dissolução na água acumulada, oriundos da decomposição de materiais orgânicos (folhas caídas, frutos, restos de animais mortos, excretas, etc.) depositados em suas rosetas. Esse material é utilizado pela planta como recurso nutricional através de absorção pelos tricomas especializados localizados na base das folhas (Nadkarni e Primack 1989, Medina 1990, Martin 1994, Oliveira et al. 1994). Isso permite a essas plantas a conquista de certa independência em relação aos recursos de água e nutrientes do solo (Zotz e Thomas 1999). Os detritos acumulados nas rosetas exercem uma forte influência sobre a riqueza de espécies associadas às bromélias-tanque (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002), devido a sua posição basal na cadeia alimentar e da sua participação no processo de ciclagem. Esses recursos podem gerar efeitos tanto diretos quanto indiretos na fauna associada e dependente da complexidade estrutural dessas plantas (Srivastava 2006). Uma vez que, devido ao aporte maior de detritos, conseguem suportar uma maior quantidade de predadores de topo (Armbruster et al. 2002, Srivastava 2006).

Dentre os animais encontrados em bromélias em florestas neotropicais, aproximadamente 25% são predadores (Armbruster et al. 2002). As aranhas (Arachnida: Araneae) formam o grupo de predadores terrestres com maior riqueza de espécies nessas plantas (Cotgreave et al. 1993, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Armbruster et al. 2002, Stuntz et al. 2002). Estes animais são distribuídos por todo o mundo, exceto nas regiões polares, sendo mais abundantes em áreas tropicais (Foelix 1996). Até o momento foram descritas 40.998 espécies, agrupadas em 3.747 gêneros e 109 famílias (Platnick 2009).

As aranhas são habitantes típicos de bromeliáceas (Frank et al. 2004) e objeto de numerosos estudos envolvendo as interações com essas plantas devido a sua freqüente associação (Barth et al. 1988, Dias et al. 2000, Rossa-Feres et al. 2000, Santos et al. 2002, Dias e Brescovit 2003, 2004, Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005a, b, Romero et al. 2006, 2007, 2008b, Omena e Romero 2008). São predadores frequentes em ecossistemas terrestres, de hábito alimentar quase que estritamente carnívoro generalista. Primariamente se alimentam de insetos, mas também podem capturar outros invertebrados, incluindo outras aranhas e até mesmo vertebrados (Wise 1993, Foelix 1996). Em razão da sua capacidade predatória, as aranhas podem afetar profundamente a dinâmica das populações, como também a estrutura de comunidades de suas presas, além de servir de recurso para demais animais, inclusive outras aranhas (Wise 1993).

A heterogeneidade do habitat é bastante importante para a diversidade e distribuição de aranhas (Colebourn 1974, Uetz 1975, Herberstein 1997) e está fortemente relacionada à estrutura vegetal (Gunnarsson 1990, Gunnarsson et al. 2004, Halaj et al. 2008). Adicionalmente outros fatores podem definir as comunidades de aranhas, tais como fatores abióticos: temperatura, umidade, vento, luminosidade, e fatores bióticos: disponibilidade de presas e interações, como competição e predação (Wise 1993, Foelix 1996, Halaj et al 1998)

As interações entre as aranhas e plantas são, na sua maioria, positivas, pois as aranhas, além de não se alimentarem de plantas, podem diminuir as taxas de herbivoria nessas através da predação de insetos herbívoros (Carter e Rypstra 1995, Snyder e Wise 2001, Denno et al. 2002, Moran e Scheidler 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2004b, Sanders e Platner 2007, Sanders et al 2008, Romero et al. 2008a). Essas também podem exercer efeitos negativos devido a seu comportamento de forrageio em flores, predando visitantes florais, emboscando-os ou mesmo interferindo na funcionalidade dos polinizadores através da diminuição da frequência e duração das visitas, que pode levar à diminuição do sucesso reprodutivo de plantas (Morse 1981, 1983, 1987, Dukas 2001, Dukas e Morse 2003, 2005, Suttle 2003, Heiling e Herberstein 2004a, b, Gonçalves-Souza et al. 2008).

Algumas espécies de aranhas possuem relações estritas e até mesmo mutualísticas (Romero et al. 2006, 2008b) com bromélias, sendo afetadas pelo tamanho e pela densidade dessas plantas (Romero e Vasconcellos-Neto 2004a).

Essas aranhas são capazes de avaliar o micro habitat em fina escala e selecionar o ambiente através das características da arquitetura da planta (Romero e Vasconcellos-Neto 2005b, Omena e Romero 2008). Os principais fatores que influenciam a colonização e densidade de algumas aranhas nas bromélias são a presença de folhas secas na roseta, inflorescência ou infrutescência e o tamanho das bromélias. Logo, mudanças na arquitetura da planta tais como tamanho e morfologia, podem gerar instabilidade em associações de algumas aranhas com bromeliáceas (Romero e Vasconcellos-Neto 2005b).

Há estudos com diversas espécies de aranhas indicando que, apesar de existir uma forte associação entre esses animais e bromeliáceas, elas não demonstram uma preferência por determinada espécie de planta hospedeira. As diferenças entre arquitetura, número de folhas e superfície foliar não afetam nem a abundância de aranhas nem a seleção do micro habitat por essas (Dias e Brescovit 2004). Além disso, é possível que outros fatores, tais como disponibilidade de presas, exerçam efeitos simultâneos concomitantemente à complexidade do habitat (Romero e Vasconcellos-Neto 2005b).

Além das aranhas, as bromélias-tanque são frequentemente habitadas por colônias de formigas (Hymenoptera: Formicidae) (Blüthgen et al. 2000, Cogni e Oliveira 2004). Esse é o grupo animal encontrado em maior abundância nessas plantas, com aproximadamente 11% de toda a fauna associada em floresta neotropical (Armbruster et al. 2002), e até centenas de indivíduos em uma única bromélia. Isso se dá em razão da sua organização social, além das formigas serem também altamente diversificadas (Oliveira et al. 1994, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Armbruster et al. 2002, Stuntz et al. 2002). Existem atualmente 12.473 espécies de formigas descritas (Agosti e Johnson 2009), reunidas em uma única família (Formicidae) de insetos da ordem Hymenoptera, sendo todas eusociais ou secundariamente parasitas sociais. Mantêm relações simbióticas com bactérias, fungos, plantas superiores e diversos animais (Brandão 2003), participando de processos ecológicos fundamentais como ciclagem de energia e nutrientes em nível ecossistêmico, além de ser o grupo animal dominante na maioria dos ecossistemas terrestres (Fowler et al. 1991).

As formigas podem apresentar associações positivas com plantas mirmecófitas oferecendo proteção contra herbívoros em associações mutualísticas

obrigatórias ou facultativas (Freitas e Oliveira, 1996, Heil e McKey 2003, Quek et al. 2004, Frederickson 2005, Moreira e Del-Klaro 2005). Afetam ainda positivamente as plantas através da dispersão de suas sementes (Passos e Oliveira 2002), porém podem afetar negativamente através da herbivoria como ocorre com formigas cortadeiras (Fowler et al. 1991).

As formigas possuem hábitos alimentares bastante variados. E existem certos grupos que possuem esses hábitos bem definidos, sendo predadoras, granívoras, cortadeiras, etc. Outras são amplamente generalistas classificadas como onívoras, possuindo uma alta plasticidade na exploração dos recursos, desde herbivoria a predação e até mesmo a necrofagia, buscando o recurso alimentar como proteína e carboidratos independentemente da fonte para satisfazer as necessidades da colônia, desde que os atributos digestivos permitam (Fowler et al. 1991). Variações abióticas como temperatura e umidade ou bióticas como competição e predação, bem como a complexidade do habitat, podem determinar os padrões de forrageamento das formigas (Cogni e Oliveira 2004).

Estudos indicam que esses organismos, apesar de serem abundantes, não são considerados exclusivos de bromeliáceas apesar de poderem ser afetados por parâmetros estruturais dessas plantas (Blüthgen et al. 2000, Mestre et al. 2001, Cogni e Oliveira 2004). A elevada frequência desses insetos nas bromélias pode ser produto de seu comportamento de forrageio em que operárias visitam as plantas vizinhas de onde está instalada a colônia (Oliveira et al. 1994). Porém a ocorrência de formigueiros nas bromélias e o comportamento dessas indicam que as formigas não utilizam as bromélias de maneira fortuita (Mestre et al. 2001, Cogni e Oliveira 2004), porém isso deve ser analisado (Blüthgen et al. 2000).

Entender os fatores que influenciam a diversidade e estrutura de comunidades naturais é fundamental em estudos ecológicos (Armbruster et al. 2002). Os efeitos da complexidade estrutural do habitat sobre predadores terrestres, tais como aranhas e formigas, foram amplamente discutidos na literatura com diversos tipos de abordagens e em diferentes tipos de ecossistemas, sendo esses fatores cruciais tanto para herbívoros quanto para seus predadores (Colerbour 1974, Uetz 1975, Uetz *et al.* 1978, Bultman & Uetz 1982, Greenstone 1984, Gunnarsson 1990, 1996, Gunnarsson et al. 2004, Halaj *et al.* 1998, 2008, Langellotto & Deno 2006, Riihimäki et al. 2006, Sanders *et al.* 2008),

No entanto, os estudos sobre a influência da estrutura do habitat em comunidades bióticas ainda apresentam muitas lacunas a serem preenchidas (Tews et al. 2004), sobretudo em estudos sobre microcosmos naturais, como as bromeliáceas (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Srivastava et al. 2004).

O presente estudo tem por objetivo entender a influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque terrestres sobre predadores generalistas como as aranhas e animais sociais como as formigas.

Influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque sobre a composição de aranhas e formigas

Leonardo Stabile¹, Jacques H. C. Delabie² e Antônio D. Brescovit³

¹Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento, Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Bahia, Brasil. ²Centro de Pesquisas do Cacau (CEPEC-CEPLAC), Itabuna, Bahia, Brasil e Departamento de Ciências Agrárias e Ambientais, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilhéus, Bahia, Brasil.

³Instituto Butantan, Laboratório de Artrópodes. São Paulo, São Paulo, Brasil.

¹ Autor para correspondência

Endereço atual: Universidade Federal da Bahia, Instituto de Biologia, Rua Barão de Geremoabo, S/N, Ondina, Salvador, Bahia, Brasil. CEP 40.170-115.

(Email: leostabile@gmail.com)

Abstract

Understanding direct and indirect effects of the habitat structure on the ecosystem functions is a fundamental goal in ecological studies. Natural microcosms are excellent models to test ecological processes, since they are as complex and realistic as natural ecosystems. We investigated the influence of structural factors in natural microcosms of tank bromeliads on the abundance and richness of predators such as spiders and ants. We collected 50 terrestrial tank bromeliads in a neotropical ecosystem, measured the height and diameter of rosettes, length, width and number of leaves, detritus and water accumulated and also all the animals present in these plants. We found a total of 9.478 animals in 24 orders. Linear regression tests were performed in order to evaluate four hypotheses: (1) structural complexity of tank bromeliads influences spider and ant communities; (2) prey availability influences spider and ant communities; (3) structural complexity of tank bromeliads influences the prey availability and (4) ants influence the spider communities. The structural complexity has significant influence on richness and abundance on spiders and prey availability, but not on the ants. The prey availability influenced only the spiders, which were not influenced by the ants. These results can be an effect of distinct morphological and behavioral characteristics of both animal groups, such as different foraging strategies and possible interactions involving mutualisms with several species of bromeliads. We conclude that the influence of the structural complexity of these plants may occur directly on predators and indirectly, through the availability of prey. Natural microcosm of tank bromeliads are excellent models for testing hypotheses about ecological processes in tropical ecosystems, which can be used to study ecological problems in these environments.

Key-words: Structural complexity, Natural microcosms, Tank bromeliads, indirect effects, Predators.

Resumo

Entender os efeitos diretos e indiretos da estrutura do habitat na funcionalidade dos ecossistemas é fundamental para estudos em ecologia. Microcosmos naturais são excelentes modelos para testar hipóteses ecológicas, por serem tão complexos e realistas quanto ecossistemas naturais. Investigamos a influência de fatores estruturais de microcosmos naturais de bromélias-tanque terrestres sobre a abundância e riqueza de predadores tais como aranhas e formigas. Coletamos 50 bromélias-tanque terrestres em um ecossistema neotropical e utilizamos medidas da altura e diâmetro da roseta, o comprimento, largura e número de folhas, água e detritos acumulados e coletamos e identificamos toda a fauna presente nessas plantas. Foi coletado um total de 9.478 de animais em 24 ordens. Realizamos testes de regressões lineares para testar quatro hipóteses: (1) as variáveis estruturais de bromélias-tanque exercem influência sobre a comunidade de aranhas e formigas; (2) a disponibilidade de presas influencia as aranhas e formigas em bromélias-tanque; (3) a estrutura dessas plantas influencia a disponibilidade de presas e (4) as formigas exercem influência sobre as aranhas. Os fatores estruturais das bromélias têm influência significativa sobre a riqueza e abundância de aranhas e disponibilidade de presas, mas não sobre as formigas. A disponibilidade de presas influenciou apenas as aranhas, as quais não foram influenciadas pelas formigas. Esses resultados podem ser reflexos das características morfo-comportamentais distintas nos dois grupos de organismos, como diferentes estratégias de forrageamento e possíveis interações envolvendo mutualismos de algumas espécies com as bromélias. Concluímos que a influência da complexidade estrutural de bromélias-tanque pode ocorrer de forma direta sobre predadores e indireta, através da disponibilidade de presas. Microcosmos naturais de bromélias-tanque são excelentes modelos para testar hipóteses sobre processos ecológicos em ecossistemas tropicais, podendo ser utilizadas para estudar problemas ecológicos nesses ambientes.

Palavras-chave: Complexidade estrutural, Microcosmos naturais, Bromélias-tanque, Efeitos indiretos, Predadores.

Introdução

A hipótese da heterogeneidade do habitat assume que ambientes estruturalmente complexos promovem uma maior diversidade de nichos, permitindo que os organismos explorem os recursos do ambiente de maneira diversificada, resultando no aumento da diversidade de espécies (Bazzaz 1975, Tews et al. 2004). Esse representa um conceito chave para ecologia, manejo e conservação de organismos (Morris 2000). Em muitos ambientes, as comunidades de plantas determinam a estrutura física dos habitats, promovendo efeitos sobre a diversidade, distribuição e interações de espécies animais, através de correlações positivas entre a diversidade de espécies e variáveis estruturais da vegetação (Lawton 1983, Tews et al. 2004). Entretanto, devido às dificuldades práticas de se trabalhar em ambientes naturais, muitos estudos tendem a subestimar a complexidade da arquitetura vegetal utilizando apenas parâmetros secundários, como por exemplo riqueza de espécies vegetais, altura da vegetação, distribuição espacial das estruturas das plantas (Woodcock et al. 2007).

Assim, para avaliar os efeitos da estrutura do habitat sobre as comunidades biológicas é, então, fundamental a escolha de bons modelos (Tews et al. 2004). Microcosmos naturais, que são pequenas contenções de habitats naturalmente colonizados por pequenos animais, se apresentam como bons modelos para estudos em ecologia, uma vez que seus atributos são complexos e realistas tais como os sistemas naturais e, ao mesmo tempo, tão versáteis quanto microcosmos artificiais (Srivastava et al. 2004). Além disso, eles são habitats naturalmente replicados, sendo possível acessar todos os indivíduos que neles ocorrem, tanto quanto as características estruturais e outros fatores determinantes (Armbruster et al. 2002). Portanto, estudos sobre microcosmos naturais, como por exemplo, ambientes fitotelmatas como de bromélias-tanque podem ser utilizados para responder questões ecológicas fundamentais, as quais seriam mais difíceis de responder em ecossistemas mais complexos como os ambientes tropicais (Richardson 1999).

As bromélias-tanque (Bromeliaceae: Bromelioideae), possuem uma grande importância ecológica, sendo essenciais para a sobrevivência de muitas espécies de animais, bem como de outros organismos como plantas em ambientes xéricos, exercendo um papel importante na sucessão através de processos de facilitação, promovendo a colonização de outras espécies de plantas formando moitas (Zaluar e Scarano 2000). Essas plantas possuem interações com muitos animais, essas podem ocorrer em diferentes níveis tróficos (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002), no nível de populações ou comunidades, de maneira obrigatória ou facultativa (Romero e Vasconcellos-Neto 2006, 2007, 2008a) e positiva ou negativa (Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b). Podendo também ocorrer forma direta ou indireta, ou seja, quando o efeito um fator sobre outro requer a presença de um terceiro fator (Wootton 1994), como efeitos cascata, top-down ou bottom-up, (Srivastava 2006).

A arquitetura em roseta das bromélias fornece micro habitats para diversos tipos de organismos que as utilizam como abrigo contra predação e dessecação, para reprodução e forrageamento (Cotgreave et al. 1993, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Stuntz et al. 2002, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005a, b.). Onde complexidade estrutural dessas plantas é o principal fator responsável pela variação da fauna associada, com efeitos tanto diretos da arquitetura foliar sobre os organismos, quanto indiretos, quando essa arquitetura promove condições microclimáticas e recursos para eles (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b, Srivastava 2006). Além disso, os detritos acumulados nas rosetas são a base da cadeia trófica nesses microcosmos, servindo de alimentos para muitos animais detritívoros encontrados em bromeliáceas. Dessa maneira exercem uma forte influência sobre a riqueza de espécies associadas às bromeliáceas (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Srivastava 2006).

Dentre os animais encontrados em bromélias em floresta neotropical aproximadamente 25% são predadores (Armbruster et al. 2002). As aranhas (Arachnida: Araneae) formam o grupo de predadores terrestres com maior riqueza de espécies nessas plantas (Cotgreave et al. 1993, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Armbruster et al. 2002, Stuntz et al. 2002). Esses organismos são habitantes típicos de bromeliáceas (Frank et al. 2004) e tem sido objeto de numerosos estudos envolvendo as interações com essas plantas devido à sua comum associação,

algumas vezes de maneira mutualística, sendo capazes de avaliar o micro habitat através da arquitetura da planta (Barth et al. 1988, Rossa-Feres et al. 2000, Santos et al. 2002, Dias e Brescovit 2003, 2004, Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005a, b, Romero et al. 2006, 2007 Omena e Romero 2008). A estrutura da planta e disponibilidade de presas em bromélias podem influenciar as aranhas de forma simultânea. Conseqüentemente mudanças na arquitetura da planta como tamanho e morfologia podem gerar instabilidade nas associações entre algumas aranhas e bromélias (Romero e Vasconcellos-Neto 2005b).

Bromélias-tanque são frequentemente habitadas por formigas (Hymenoptera: Formicidae) (Blüthgen et al. 2000, Cogni e Oliveira 2004). Esse é o grupo animal encontrado em maior abundância nessas plantas, correspondendo aproximadamente 11% de toda a fauna associada à bromeliáceas em florestas neotropicais (Armbruster et al. 2002), com até centenas de indivíduos sendo encontradas em uma única bromélia (Oliveira et al. 1994, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Armbruster et al. 2002, Stuntz et al. 2002). Embora sejam abundantes, esses organismos, não são considerados exclusivos de bromeliáceas apesar de poderem ser afetados pela estrutura dessas plantas (Blüthgen et al. 2000, Mestre et al. 2001, Cogni e Oliveira 2004).

O presente estudo tem como objetivo de entender a influência direta e indireta da complexidade estrutural de bromélias-tanque e da disponibilidade de presas sobre aranhas e formigas. Pretende-se testar as seguintes hipóteses: 1) As aranhas e formigas são influenciados pelas variáveis estruturais das bromélias. 2) A disponibilidade de presas (biomassa de invertebrados) influencia as aranhas e formigas nas bromélias. 3) A estrutura das bromélias influenciam a disponibilidade de presas. 4) As formigas exercem influência sobre as aranhas. Dessa maneira analisar influência direta e indireta desses fatores em conjunto com a disponibilidade de presas discutindo os possíveis processos ecológicos relacionados.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

O presente estudo foi desenvolvido em uma área de restinga em moitas no Parque das Dunas (12°55'07" S, 38°19'03" W), Praia do Flamengo, área metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil (Figura 1 e 2). A reserva apresenta uma área de 120 hectares. As coletas foram realizadas entre maio e setembro de 2008.

O clima é definido como quente e úmido, sem uma estação seca, de acordo com a classificação de Köppen. A temperatura média anual é de 25.3 °C, com precipitação anual de 2100 mm, umidade relativa ao longo do ano acima de 70% e, em alguns meses, acima de 80% (Viana e Kleinert 2005).

Delimitação e procedimento experimental

Foram sorteados aleatoriamente 50 pontos amostrais georeferenciados com auxílio de um aparelho de GPS, com intervalos de pelo menos 100 metros (Figura 3), nos quais uma bromélia-tanque da espécie *Hohenbergia littoralis* L.B.S.Smith (Bromeliaceae: Bromelioideae) foi sorteada e extraída em cada um dos pontos. Assim cada bromélia representa uma unidade amostral (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002). As bromélias foram extraídas com o cuidado de evitar a perda da água acumulada e o escape dos animais (Armbruster et al. 2002). Foram ensacadas e transportadas para o laboratório onde foi determinada a variável estrutural "quantidade de água acumulada" (Richardson 1999, Zotz e Thomas 1999, Armbruster et al. 2002). A extração da fauna foi realizada através do desmantelamento folha a folha (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002), com separação e lavagem de cada uma das folhas com o auxílio de uma peneira de 0.05 mm, onde a fauna e os detritos ficaram retidos (Armbruster et al. 2002). Todos os indivíduos retidos na peneira foram coletados e conservados em solução de álcool a 70% (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Juncá e Borges 2004). Os detritos foram secos em uma estufa a 40° por 48 horas e pesados em balança de precisão (Armbruster et al. 2002). Realizou-se, posteriormente, a separação das aranhas e formigas dos outros animais. Para compor a variável de disponibilidade de presas para os predadores, foi utilizada a biomassa de invertebrados (Johnson 2000, Romero e Vasconcellos-Neto 2005 b). Todos os outros indivíduos, exceto aranhas e

formigas, foram secos por 12 horas em papel filtro e pesados também em balança de precisão a fim de determinar a biomassa disponível de invertebrados (Cotgreave et al. 1993, Majer e Delabie 1993).

As variáveis estruturais da bromélia, ou seja, arquitetura foliar da planta, incluindo a altura da planta, a medida do solo até o topo da roseta e o diâmetro da roseta, levando em consideração a maior distância entre as folhas na roseta (todas em centímetros) foram tomadas, antes da retirada da planta do solo (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002). Após o procedimento de extração da fauna, foram determinadas a quantidade de folhas de cada bromélia com seus respectivos comprimentos, medido da base da folha até a base do espinho apical, e a largura, medida na porção mediana de cada folha a fim de calcular a área de superfície foliar (cm^2) de cada bromélia, no laboratório. Para determinar a área de superfície foliar total, foi realizado o cálculo largura x comprimento x 2 (faces abaxial e adaxial da folha) de cada folha, sendo posteriormente feito o somatório das áreas de todas as folhas da bromélia (Romero e Vasconcellos-Neto 2005 b).

Todos os animais foram identificados até o mais baixo nível taxonômico possível, com o auxílio de literatura especializada e comparação com exemplares de coleções científicas (Buzzi 2002, Borrer et al. 1992). As aranhas foram identificadas em nível de espécie ou morfoespécie por A.D. Brescovit, e os espécimes foram depositados na Coleção do Instituto Butantan (IBSP, curador A.D. Brescovit). Os formicídeos coletados foram identificados por J.H.C. Delabie e depositados na coleção do Laboratório de Mirmecologia (CPDC) da CEPLAC/CEPEC.

Análise dos dados

Para avaliar o efeito do esforço amostral sobre a abundância e riqueza das aranhas e formigas nas bromélias, foram feitas curvas acumulativas de espécies com o auxílio do programa *EstimateS 7.5 for Windows*® (Colwell 2005).

Foi realizada uma Análise de Componentes Principais (PCA) a fim de ordenar as variáveis estruturais para verificar quais dessas tinham maior valor explicativo e redimensionalizá-las em dois eixos (scores 1 e 2) (McCune e Grace 2002, Quinn e Keough 2002). Antes da realização das análises foi feita uma matriz de correlação entre as variáveis estruturais, as quais apresentaram multicolinearidade. A análise de componentes principais é o procedimento mais adequado de redução de

variáveis, nesse caso, já que a multicolinearidade dos dados pode causar problema de redundância em testes de regressão linear múltipla (Quinn e Keough 2002).

Hipótese 1: Influência da complexidade estrutural sobre aranhas e formigas

Com objetivo de verificar a hipótese da influência direta das variáveis estruturais sobre aranhas e formigas, foram utilizados testes de regressão linear múltipla entre a riqueza e a abundância dos animais e os dois primeiros eixos ordenados do PCA das variáveis estruturais (*score* 1 e 2).

Hipótese 2: Influência da disponibilidade de presas sobre aranhas e formigas.

Esta hipótese foi verificada através de testes de regressão linear simples entre a riqueza e abundância de aranhas e formigas e a variável “biomassa de invertebrados”.

Hipótese 3: Influência da complexidade estrutural das bromélias sobre a disponibilidade de presas.

Com o objetivo de verificar se as variáveis estruturais influenciam diretamente a “biomassa de invertebrados”, foram utilizados testes de regressão linear múltipla entre a “biomassa de artrópodes” e os dois primeiros eixos ordenados do PCA das variáveis estruturais (*score* 1 e 2).

Hipótese 4: Influência das formigas sobre as aranhas

Para determinar influência das formigas sobre as aranhas foram realizados testes de regressão linear simples entre a riqueza e a abundância de aranhas e a abundância de formigas.

Devido a problemas nos procedimentos amostrais, duas amostras foram excluídas das análises, e os testes foram realizados com apenas 48 das 50 amostras efetivamente realizadas. Todos os dados foram testados quanto aos pressupostos das análises e transformados em log ou log (n+1), a fim de obter a padronização das diferentes grandezas e homogeneizar as variâncias (Quinn e Keough 2002, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b, Srivastava 2006).

Adotou-se uma confiabilidade de 95% ($\alpha=0,05$), foram realizados múltiplos testes com o mesmo conjunto de dados. Apesar da freqüente utilização da correção sequencial de Bonferroni para estudos com múltiplos testes estatísticos, esses apresentam objeções matemáticas, práticas e lógicas para estudos em ecologia. (Morran 2003, García 2004, Woodcock et al. 2007). Entretanto o método corretivo proposto por Moran (2003) sugere a correção do nível de significância após a obtenção dos resultados, o que também não é desejável, portanto optou-se pela não correção.

Foram utilizados os softwares Primer© versão 6 β R3 (2004) for Windows® para a análise de PCA e Graphpad InStat® versão 3.00 (1997) for Windows® para os testes de regressão linear.

RESULTADOS

Foi encontrado um total de 9.478 indivíduos de 24 ordens de animais na fauna associada às bromélias. A ordem Ostracoda, com 4.265 indivíduos, e a família Formicidae, com 1.136 indivíduos, foram as mais abundantes. Adicionalmente, 3.069 indivíduos eram imaturos e não foi possível classificá-los em ordens (Tabela 1).

A ordem Araneae apresentou 138 indivíduos, distribuídos em 10 famílias com 12 espécies distintas identificadas. As famílias mais representativas foram Scytodidae Blackwall, 1864 e Theridiidae Sundevall, 1833 com 29 indivíduos cada, Salticidae Blackwall, 1841 com 24 indivíduos, Ctenidae Keyserling, 1877 com 16 indivíduos, e Pholcidae C. L. Koch, 1850 com 14 indivíduos (Tabela 2). Os formicídeos foram representados por 25 espécies de 19 gêneros, sendo as espécies mais representativas *Cephalotes minutus* (Fabricius 1804) (Myrmicinae) com 746 indivíduos, *Paratrechina fulva* (Mayr 1862) (Formicinae) com 99 indivíduos, *Cephalotes pallens* (Klug 1824) (Myrmicinae) com 78 indivíduos, *Brachymyrmex patagonicus* Mayr 1868 (Formicinae) com 57 indivíduos, *Camponotus arboreus* (Smith 1858) (Formicinae) com 31 indivíduos, *Crematogaster erecta* Mayr 1866 (Myrmicinae) com 28 indivíduos e *Pheidole alexeter* Wilson 2003 (Myrmicinae) com 25 indivíduos (Tabela 3).

As curvas acumulativas de espécies foram exibidas através dos índices Jackknife 1 e Chao 1. Para as aranhas nenhum dos índices mostrou atingir a assíntota, indicando que com o aumento das coletas poderia aumentar a riqueza de espécies coletadas. As formigas responderam diferentemente das aranhas com ambos os índices atingindo a assíntota. Sendo que para o índice de Chao 1 a assíntota foi atingida com apenas 30 bromélias, (Figura 4).

A análise de ordenação das variáveis estruturais resultou em uma explicabilidade de 95,3% nos dois primeiros eixos, sendo o primeiro eixo (67%) explicado, principalmente, pela variável “água acumulada” (0,931) e o segundo (28,3%) por “detritos acumulados” (0,879) (Tabela 4).

Hipótese 1: Influência da complexidade estrutural sobre aranhas e formigas

Os testes de regressão linear múltipla para aranhas sugerem que existe uma influência significativa das variáveis estruturais das bromélias sobre a riqueza ($r^2=0,2265$, $p=0,0031$) (Figura 5) e abundância ($r^2=0,2356$, $p=0,0024$) (Figura 6) sendo que esta influência, tanto para a riqueza ($p_1=0,6862$, $p_2=0,0008$) quanto para abundância ($p_1=0,6080$, $p_2=0,0006$) de aranhas, é explicada pelo segundo eixo (Figura 5).

Para as formigas os testes de regressão linear múltipla sugerem que não há influência das variáveis estruturais das bromélias sobre a riqueza ($r^2=0,0529$, $p=0,2943$) (Figura 7) e abundância ($r^2=0,0773$, $p=0,1634$) (Figura 8).

Hipótese 2: Influência da disponibilidade de presas sobre aranhas e formigas.

Os testes de regressão linear simples sugerem uma influência significativa da “biomassa de invertebrados” sobre a riqueza ($F=9,464$, $r^2=0,1706$, $p=0,0035$) e abundância ($F=11,337$, $r^2=0,1977$, $p=0,0015$) de aranhas (Figura 9) e para os formicídeos essa influência não foi verificada nem para a riqueza ($F=2,947$, $r^2=0,06021$, $p=0,0928$) nem para a abundância ($F=2,971$, $r^2=0,06067$, $p=0,0915$) (Figura 10).

Hipótese 3: Influência da complexidade estrutural das bromélias sobre disponibilidade de presas.

Os resultados do testes de regressão linear múltipla para “disponibilidade de presas” apresentaram uma influência extremamente significativa das variáveis estruturais das bromeliáceas sobre a “biomassa de invertebrados” ($r^2=0,5029$, $p<0,0001$), sendo que o segundo eixo das variáveis foi o que explicou significativamente ($p_1=0,8611$, $p_2>0,0001$) (Figura 11).

Hipótese 4: Influência das formigas sobre as aranhas

A abundância de formigas não sugeriu efeito significativo sobre a riqueza ($F=2,064$, $r^2=0,04295$, $p=0,1575$) e abundância ($F=3,143$, $r^2=0,06396$, $p=0,0829$) de aranhas (Figura 12).

Discussão

A complexidade estrutural de bromélias terrestres pode exercer tanto uma influência direta na riqueza de animais predadores, quanto uma influência indireta, através da disponibilidade de presas, para estes animais (Figura 13). O fator que mais explica esse processo é a quantidade de detritos acumulados nas rosetas das bromélias. Se considerarmos a soma das influências diretas e indiretas das variáveis estruturais e da disponibilidade de presas sobre a riqueza e a abundância de aranhas, e das variáveis estruturais obteríamos uma explicabilidade de 40% e 43% da variação, respectivamente. Armbruster et al. (2002) sugeriram que as variáveis “volume da planta” e “número de folhas”, “biomassa de detritos” e “volume de água” acumulados explicam significativamente 62% da variação das espécies animais encontradas em bromélias epífitas.

“Detritos acumulados” foi a variável estrutural investigada que apresentou uma relação forte tanto com a riqueza e abundância de aranhas quanto para a disponibilidade de presas, demonstrando um aumento da riqueza e abundância de aranhas e da biomassa de invertebrados com o aumento da quantidade de detritos. Isso é corroborado por outros estudos que evidenciaram a importância desse fator, devido a sua posição basal na cadeia trófica em bromeliáceas, com influências diretas e indiretas sobre a fauna associada (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Srivastava 2006).

A disponibilidade de presas também influenciou positivamente as aranhas, demonstrando que aumentando a biomassa de invertebrados também aumenta a riqueza e abundância de aranhas. Esses resultados sugerem que existe uma influência combinada de fatores estruturais e estrutura trófica, onde essa influência ocorre de forma direta e indireta. Esses efeitos combinados já foram mostrados por Halaj et al. (1998), sugerindo que a estrutura do habitat em combinação com a disponibilidade de presas podem ser muito importantes na estruturação das comunidades de aranhas. Alguns estudos manipulativos mostram resultados similares, como de comunidades aquáticas em microcosmos de bromélias, com efeitos diretos e indiretos ocorrendo através de predadores e detritívoros sobre o processamento de detritos (Srivastava 2006), populações de aranhas da família Salticidae em bromélias terrestres onde a disponibilidade de presas também exerceu

um efeito combinado com a estrutura da planta (Romero e Vasconcellos-Neto 2005b). E predadores generalistas onde aranhas e formigas controlando densidade de herbívoros mediante efeitos “top-down” (Sanders e Platner 2007, Sanders et al. 2008).

A estrutura do habitat parece ser bastante importante para a diversidade e distribuição de aranhas (Colebourn 1974, Uetz 1975, Uetz et al. 1978, Bultman e Uetz 1982, Greenstone 1984, Herberstein 1997,) e está fortemente relacionada à estrutura vegetal e disponibilidade de presas (Gunnarsson 1990, Gunnarsson et al. 2004, Halaj et al. 1998, 2000, 2008).

É possível ainda que outros fatores influenciem a composição das aranhas e a biomassa de invertebrados, como variações microclimáticas. A composição de aranhas pode estar fortemente relacionada a variações microclimática ao invés de variáveis estruturais em um ambiente de floresta atlântica (Pinto-Leite et al. 2008). Outro estudo sugere que a temperatura de bromélias em ambientes de restingas seria um dos principais fatores que afetam uma espécie de aranha nessas plantas (Dias e Brescovit 2004).

Os formicídeos não foram influenciados nem direta, nem indiretamente pela estrutura da bromélia, uma vez que não mostraram ser influenciadas pela biomassa de invertebrados. Uma possível explicação para isso é que as espécies de formigas coletadas em bromélias-tanque são todas descritas como espécies ou gêneros arborícolas ou associadas à serrapilheira, e são comuns em ambos ambientes (Ribas et al. 2003, Leponce et al. 2004, Delabie et al. 2007), exceto *Mycetophylax* sp. Emery 1913 que provavelmente nidifica no horizonte mais superficial do solo. Portanto, elas poderiam não estar colonizando as bromélias e sim forrageando e nidificando próximo, porém utilizando recursos alimentares tanto das bromélias quanto de todo o ambiente.

Outros trabalhos sugerem não haver uma especificidade entre espécies de bromélias e ninhos de formigas, e que esta ocupação se deve a um comportamento oportunístico desses animais (Blüthgen et al. 2000). Entretanto, fatores da arquitetura como número de folhas, comprimento e largura da roseta e disponibilidade de presas, podem influenciar positivamente as colônias de formigas, como demonstrado para a espécie *Gnamptogenys moelleri* (Forel 1912) (Cogni e

Oliveira 2004). Espécies de formigas desse gênero (*Gnamptogenys striatula* Mayr, 1884) foram encontradas no presente estudo, em 10 bromélias-tanque (tabela 3). Assim como, as formigas do gênero *Gnamptogenys* Roger 1863 muitos dos grupos animais, itens alimentares deste gênero que foram amostrados no estudo de Cogni e Oliveira (2004) também estiveram presentes no atual estudo.

É possível que para a composição de formigas a influência dos fatores estruturais da arquitetura das bromélias não seja percebida. Entretanto, o aumento da complexidade estrutural pode reduzir a área de forrageio, como já foi descrito para organismos detritívoros (Srivastava 2006), por meio da diminuição da área de uso pelo acúmulo de água e detritos. A possibilidade de competição com outros organismos também pode ser reduzida em ambientes com maior complexidade estrutural, uma vez que reduzem as chances de comportamentos agonísticos devido ao aumento de nichos espaciais, como refúgios (Langellotto e Denno 2006). Bem como o aumento da biomassa de recursos em ambientes estruturalmente mais complexos, promovendo uma maior quantidade desses recursos disponíveis.

Outra explicação possível para esse fato é que o gênero dominante nas bromélias-tanque, *Cephalotes* Latreille 1802, representado por duas espécies, *Cephalotes minutus* (Fabricius, 1804) e *Cephalotes pallens* (Klug 1824) (tabela 3) é reconhecido como arborícola (Ribas et al. 2003, Gove e Majer 2006, Delabie et al. 2007). *C. minutus* podem ainda ser epígeas e também são associadas à serrapilheira (Leponce et al. 2004, Delabie et al. 2007). Formigas do gênero *Cephalotes* podem responder diferentemente aos fatores e possuir padrões de forrageio mais plásticos, uma vez que essas não se alimentam de animais como foi demonstrado para a *Gnamptogenys moelleri* em Cogni e Oliveira (2004) Estudos demonstram espécies do gênero *Cephalotes* utilizando recursos florais como pólen (Urbani e Andrade 1997, Davidson et al. 2003), nectários extra florais e secreções de larvas mirmecófilas e homópteros (Fowler et al. 1991, Oliveira e Freitas 2004). Além de *Cephalotes* outro gênero que também pode se alimentar de recursos florais é *Crematogaster* Lund 1831, ambas foram observadas forrageando esses recursos nas inflorescências de *H. litoralis* (obs. pes.).

Portanto, a ocorrência dessas espécies de formigas nesse estudo pode também revelar um padrão de ocupação e utilização oportunista das bromélias, ou pode estar relacionada a fatores que não foram medidos no presente estudo.

Tomando em consideração os hábitos de forrageio generalizados dessas formigas, as bromélias-tanque seriam uma excelente fonte de recursos diversificados que possibilita sua permanência no ecossistema de restinga.

As aranhas podem preda formigas e esse é um item alimentar bastante comum na sua dieta (Wise 1993, Foelix 1996). Apesar disso, não houve influência significativa da presença de formigas em relação a abundancia e riqueza de aranhas no presente estudo. Sanders e Platner (2007) observaram que formigas afetam diferentemente as guildas de aranhas. Influenciando negativamente a densidade de aranhas teceadeiras, e sendo afetadas negativamente por aranhas errantes. A maioria das espécies encontradas nas bromélias possui um comportamento de forrageamento ativo ou de emboscada e apenas a minoria são teceadeiras sedentárias (Theridiidae e Pholcidae, com 29 e 14 indivíduos respectivamente) (Höffer e Brescovit 2001). Esse padrão foi também observado no atual estudo e pode explicar a falta de influência entre as formigas e as aranhas nesse trabalho.

Adicionalmente, o presente estudo sugere que as aranhas são mais diversas em bromélias com maior complexidade estrutural. Isso pode estar associado à ocorrência de aranhas como Salticidae, cujas espécies exclusivas de bromélias como *Psecas chapoda* (Peckham e Peckham 1894) são capazes de selecionar micro habitats baseados na estrutura da planta, em razão de suas interações mutualísticas e atributos morfo comportamentais (Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005a, 2006, Omena e Romero 2008, Romero et al. 2006, 2007, 2008b). Outro estudo sugere que *Pachistopelma rufonigrum* Pocock, 1901 (Theraphosidae) e *Nothroctenus fuxico* Dias e Brescovit, 2004 (Ctenidae), espécies com atributos morfológicos diferentes do exemplo anterior, não foram afetadas por estruturas diferenciadas de duas espécies de bromélias (Dias e Brescovit 2004). Esses estudos demonstram que as aranhas em nível populacional podem ser influenciadas diferentemente pela complexidade estrutural de bromeliáceas em regiões neotropicais, a depender do nível de interação de cada espécie com sua planta hospedeira.

Apesar de algumas espécies de aranhas que ocorreram neste estudo como *Eustiromastix nativo* Santos e Romero, 2004, *Psecas* sp. C. L. Koch, 1850 (Salticidae), *P. rufonigrum* e *Nothroctenus* sp. nov. possuem associações mais estreitas com bromélias (Romero e Vasconcellos-Neto 2004a, 2005a, b, 2006,

Santos e Romero 2004, Dias e Brescovit 2004), é possível que as muitas espécies de aranhas não sejam exclusivas de bromélias e se comportem como ocasionais (Armbruster et al. 2002). O que ocorre com *Scytodes fusca* Walckenaer, 1837 (Scytodiidae) que é uma espécie bastante comum, tem uma distribuição pantropical e é também sinantrópica (Brescovit e Rheims 2000, Platnick 2009).

Segundo Richardson (1999), as bromélias são colonizadas apenas por espécies adaptadas a viverem nelas. Estudos mostram que isso não ocorre de fato já que pelo menos 2% de toda fauna associada a bromélias é de espécies turistas, ou seja, ocasionais (Armbruster et al. 2002). Trabalhos de interação entre bromélias e ninhos de formigas mostram que esses animais, apesar de serem os mais abundantes (Oliveira et al. 1994, Richardson 1999, Mestre et al. 2001, Armbruster et al. 2002, Stuntz et al. 2002), não ocorrem exclusivamente e não possuem nenhum tipo de adaptação para viver nas bromélias. Além disso, não possuem associações específicas com essas plantas (Blüthgen et al. 2000). Isso corrobora os resultados do presente estudo onde as formigas possuem uma grande riqueza e abundância, porém não foram influenciadas pela complexidade estrutural, nem pela biomassa de invertebrados.

Embora existam limitações relevantes sobre estudos de microcosmos artificiais em ecologia de comunidades e ecossistemas (Carpenter 1996). O atual estudo demonstra que além de bromélias-tanque epífitas (Armbruster et al. 2002, Richardson 1999), as bromélias-tanque terrestres também são bons modelos de sistemas para testar hipóteses ecológicas com comunidades diversas, com possibilidades de analisar os efeitos mistos, diretos e indiretos de fatores bióticos e abióticos, que podem ajudar a entender os sistemas naturais complexos (Srivastava et al. 2004, Srivastava 2006).

Os resultados do presente estudo, juntamente com outros estudos envolvendo a influência da complexidade estrutural sobre a fauna associada (Richardson 1999, Armbruster et al. 2002, Romero e Vasconcellos-Neto 2005b, Srivastava 2006) indicam que os microcosmos naturais de bromélias-tanque podem ser considerados como estruturas chave em ecossistemas tropicais. As estruturas chaves são definidas como uma estrutura espacial distinta que promove recursos, abrigo, benefícios e serviços cruciais para outras espécies (Tews et al. 2004). Sendo

um conceito diferente e mais abrangente do que o de espécies chaves nesses ecossistemas, como foi proposto por Nadkarni (1994).

Aparentemente todos os atributos das bromélias-tanque sugerem a funcionalidade desses microambientes como estruturas chave, porém esse conceito bem como o de espécies chave deve ser utilizado com cautela (Hurlbert 1997). Além de ser necessária a realização de estudos com objetivo de testar esses microcosmos quanto a sua funcionalidade estrutural relacionadas com outras possíveis estruturas chaves em ecossistemas tropicais.

É provável que estudos sobre redes interativas complexas sejam ideais para entendermos mais dos processos ecológicos subjacentes a esses microcosmos (Lewinsohn et al. 2006), bem como as interações baseadas em cascatas tróficas e os efeitos “top-down” e “bottom-up” que certamente ocorrem nesses microambientes (Knight et al. 2005, 2006). Entender os efeitos diretos e indiretos da estrutura do habitat na funcionalidade dos ecossistemas é importante para estudos em ecologia e ainda assim existem poucos trabalhos dessa natureza (Srivastava et al. 2004, Srivastava 2006). Estudos manipulativos em microcosmos de bromélia tanque que buscam testar esses efeitos e outros processos ecológicos importantes devem ser encorajados (Armbruster et al. 2002). Os quais podem possibilitar o melhor entendimento do funcionamento de sistemas complexos e dessa maneira, talvez seja possível solucionar problemas ecológicos oriundos de efeitos antropogênicos bem como produzir conhecimento para fundamentar manejo e conservação dos ecossistemas naturais.

Agradecimentos

Aos Professores Blandina Felipe Viana, Danilo Boscolo, Erminda Guerreiro Couto, Francisco Barros e Gustavo Quevedo Romero pela disponibilidade e por todas as sugestões para esse trabalho e para melhoria da dissertação. Ao Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas – LABEA/ IBIO/ UFBA e ao Parque das Dunas (UNIDUNAS) pela infra-estrutura e logística disponibilizada. À FAPESB por conceder a bolsa de estudos referente a esse projeto.

Referências

Armbruster et al. 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. - *Oikos* 96: 225-234.

Barth, F. G. et al. 1988. Spider of genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae) Range distribution, dwelling plants and climatic characteristics of the habitats. - *Oecologia* 77: 187-193.

Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. - *Ecology* 56: 485-488.

Blüthgen, N. et al. 2000. Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction. - *Insectes Sociaux*. 47: 313–316.

Borror, D. J. et al. 1992. An introduction to the study of insects. 6th edition. - Saunders College Publishing.

Brescovit, A. D. and Rheims, C. A. 2000. On the synanthropic species of the genus *Scytodes* Latreille (Araneae, Scytodidae) of Brazil, with synonymies and records of these species in other Neotropical countries. - *Bulletin of the British Arachnological Society*. 11 (8): 320-330.

Bultman, T. L. and Uetz, G. W. 1982. Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. - *Oecologia* 55: 34-41.

Buzzi, Z. J. 2002. *Entomologia Didática*. 4 ed. - Ed. UFPR.

Carpenter, S. R. 1996. Microcosm Experiments have Limited Relevance for Community and Ecosystem Ecology. - *Ecology* 77(3): 677-680.

Cogni, R. and Oliveira, P. S. 2004. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). - *Insectes Sociaux* 51: 123–130.

Colebourn, P. H. 1974. The Influence of habitat structure on the distribution of *Araneus diadematus* Clerck. - *The Journal of Animal Ecology* 43 (2): 401-409.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persist URL User's guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

Cotgreave, P. et al. 1993. The relationship between body size and population size in bromeliad tank faunas. *Biological Journal of the Linnean Society* 49: 367-380.

Davidson, et al. 2003. Explaining the Abundance of Ants in Lowland Tropical Rainforest Canopies. - *Science* 300: 969-972.

Delabie, J. H. C. et al. 2007. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae) with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. - *Biodiversity Conservation* 16: 2359-2384.

Dias, S.C. and Brescovit, A. D. 2003. Notes on the behavior of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). - *Revista Brasileira de Zoologia* 20 (1): 13-17.

Dias, S. C. and Brescovit, A. D. 2004. Microhabitat selection and co-ocurrence of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae) and *Nothoctenus fuxico* sp. Nov. (Araneae, Ctenidae) in bromeliads from Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. - *Revista Brasileira de Zoologia* 21 (4): 789-796.

Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*. 2^a ed - Oxford University Press.

Fowler, H. G. et al. 1991. Ecologia nutricional de formigas. In Panizzi, A. R. and Parra, J. R. P.(eds.), *Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas*. - Ed. Manole LTDA, pp. 03-23.

Frank J. H. et al. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (bromeliales: bromeliaceae) in Arasota County, florida. - *Florida Entomologist* 87(2): 176-185.

García, L. V. 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies.- *Oikos* 105 (3): 657-663.

Gove, A. D. and Majer, J. D. 2006. Do isolated trees encourage arboreal ant foraging at ground-level? Quantification of ant activity and the influence of season, in Veracruz, Mexico. - *Ecosystems and Environment* 113: 272-276.

Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. - *Oecologia* 62: 299-304.

Gunnarsson, B. 1990. Vegetation Structure and the Abundance and Size Distribution of Spruce-Living Spiders. - *The Journal of Animal Ecology* 59 (2): 743-752.

Gunnarsson, B. et al. 2004. A functional relationship between species richness of spiders and lichens in spruce. - *Biodiversity and Conservation* 13: 685–693.

Halaj, J. et al. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. - *The Journal of Arachnology* 26: 203-220.

Halaj, J. et al. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139–152.

Halaj, J. et al. 2008. Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention. - *Forest Ecology and Management* 255: 887–900.

Herberstein, M. E. 1997. The effect of habitat structure on web height preference in three sympatric web-building spiders (Araneae, Linyphiidae). - *The Journal of Arachnology* 25: 93-96.

Höffer, H and Brescovit, A. D. 2001. Species and guild structure of Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. - *Andrias* 15: 99-119.

Hurlbert, S. H. 1997. Functional importance vs keystone: Reformulating some questions in theoretical biocenology. - *Australian Journal of Ecology* 22: 369-382.

- Juncá, F. A. and Borges, C. L. S. 2002. Fauna associada a bromélias terrícolas da Serra da Jibóia, Bahia. - *Sitientibus série Ciências biológicas* 2 (1/2): 73-81.
- Johnson, M. D. 2000. Evaluation of an arthropod sampling technique for measuring food availability for forest insectivorous birds. - *Journal of Field Ornithology* 71(1): 88-109.
- Knight, T. M. et al. 2005. Trophic cascades across ecosystems. - *Nature* 437: 880-883.
- Knight, T. M. et al. 2006. Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades. - *Ecology Letters* 9: 1173–1178.
- Langellotto, G. A. and Denno, R. F. 2006. Refuge from cannibalism in complex structured habitats: implications for the accumulation of invertebrate predators. - *Ecological Entomology* 31: 575-581.
- Lawton, J. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. - *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- Leponce, M. et al. 2004. Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. - *Ecography* 27: 253-267.
- Lewinsohn, T. M. et al. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. - *Oecol. Bras.* 10 (1): 90-104.
- Majer, J. D. and Delabie, J. H. C. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farms as potential biological controls agents. - *Journal of Plant Protection in the Tropics* 10(1): 43-49.
- McCune, B. and Grace, J. B. 2002. Analysis of ecological communities. - Glenedeu Beach.
- Mestre, L. A. M. et al. 2001. Macroinvertebrate fauna associated to bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná state, southern Brazil). - *Brazilian Archives of Biology and Technology* 44 (1): 89-94.
- Moran, M. D. 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. - *Oikos* 100 (2): 403-405.

- Morris, M. G . 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. - *Biological Conservation* 95: 129-142.
- Nadkarni, N. M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. - *American Zoologist* 34 (1): 70-78.
- Oliveira, P. S. and Freitas, A. V. L. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. - *Naturwissenschaften* 91:557-570.
- Oliveira, M. G. N. et al. 1994. A comunidade animal associada à bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L. B. Smith. - *Bromélia* 1: 22-29.
- Omena, P. M. (de) and Romero, G. Q. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). - *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 653-662.
- Platnick, N. I. 2009. The world spider catalog. Version 9,5. American Museum of Natural History. New York, NY. In: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>
- Pinto-Leite, C. M.; Guerrero, A. C. e Brazil, T. K. 2008. Non-random patterns of spider species composition in an Atlantic rainforest. - *The Journal of Arachnology* 36: 448-452.
- Quinn, G. P. and Keough M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. - Cambridge University Press.
- Ribas, C. R. et al. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. - *Austral Ecology* 28: 305-314.
- Richardson, B. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical Forest. - *Biotropica* 31 (2): 321-336.
- Romero, G. Q. and Vasconcellos-Neto, J. 2004a. Spatial distribution and microhabitat preference of *Psecas chapoda* (Peckham e Peckham) (Araneae, Salticidae). - *Biotropica* 36 (4): 596-601.

- Romero, G. Q. and Vasconcellos-Neto, J. 2005a. Populations dynamics, age structure and sex ratio of the bromeliad-dwelling jumping spider, *Psecas chapoda* (Salticidae). - Journal of Natural History 39 (2): 153-163.
- Romero, G. Q. and Vasconcellos-Neto, J. 2005b. The effect of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). - Journal of Animal Ecology 74: 12-21.
- Romero, G. Q. and Vasconcellos-Neto, J. 2006. Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). - Biotropica 38(4): 522-530.
- Romero, G. Q. et al. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. - Ecology 87: 803-808.
- Romero, G. Q. et al. 2007. Association of two *Coryphasia* species (Araneae, Salticidae) with tank-bromeliads in southeastern Brazil: habitats and patterns of host plant use. - Journal of Arachnology 35: 181-192.
- Romero, G. Q. et al. 2008b. Spatial variation in the strength of mutualism between a jumping spider and a terrestrial bromeliad: Evidence from the stable isotope ^{15}N . - Acta oecologica 33: 380–386.
- Rossa-Feres, D. C. et al. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). - Revista Brasileira de Biologia 60 (2): 221-228.
- Sanders, D. and Platner, C. 2007. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food web. - Oecologia 150: 611–624.
- Sanders, D. et al. 2008. Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. - Basic and Applied Ecology 9: 152–160.
- Santos, A. and Romero, G. Q. 2004. A new bromeliad-dwelling jumping spider (Araneae, Salticidae) from Brazil. - The Journal of Arachnology 32:188–190.

Santos, R. L. et al. 2002. Notes on the association of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock 1901 (Theraphosidae) with phytotelm bromeliads in eastern Rio Grande do Norte state, NE- Brazil. - Journal of the Bromeliad Society 52 (3): 122-124.

Srivastava, D. S. et al. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? - Trends in Ecology and Evolution 19 (7): 379-384.

Srivastava, D. S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. - Oecologia 149: 493-504.

Stuntz, S. et al. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panamá. - Journal of Tropical Ecology 18: 161-176.

Tews, J. et al. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. - Journal of Biogeography 31: 79-92.

Uetz, G. W. 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. - Environmental Entomology 4: 719-724.

Uetz, G. W. et al. 1978. Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. - Bull Brit Arachnol Soc 4:141-148.

Urbani, C. B. and Andrade, M. L. (de). 1997. Pollen eating, storing, and spitting by ants. - Naturwissenschaften 84: 256-258.

Viana, B. F. and Kleinert, A. M P. 2005. A community of flower-visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal sand dunes of northeastern.brazil. Biota Neotrópica, 5 (2): 1- 13.

Wise, D. H. 1993. Spiders in Ecological Webs. - Cambridge University Press.

Woodcock, B. A. et al. 2007. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. - Ecological Entomology 32: 302-311.

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

Zotz, G. and Thomas, V. 1999. How much water in the tank? Models calculations for two epiphytic bromeliads. - *Annals of Botany* 83: 183-192.

Considerações Finais

Esse estudo sugere que a complexidade estrutural e a disponibilidade de presas em bromélias-tanque terrestres exercem influência simultânea sobre a riqueza e abundância de predadores terrestres generalistas como aranhas, como já haviam sido relatados em outros estudos. Esse processo pode ocorrer de maneira direta, com a influência dos variáveis de estrutura sobre a riqueza e abundância de aranhas, e indireta através da disponibilidade de presas (biomassa de invertebrados). Tal processo já havia sido evidenciado em outros estudos com aranhas e formigas em outros sistemas ecológicos e com fauna associada a bromeliáceas

As formigas não foram influenciadas pelas variáveis estruturais, tampouco pela disponibilidade de presas. Isso pode estar associado ao tipo de padrão de forrageamento, hábitos alimentares e ao fato de apesar de serem bastante frequentes em bromélias, elas não possuem nenhum tipo de dependência desses microambientes podendo ser encontradas também de maneira frequente em outros ambientes. Além de outros fatores como interações biológicas e fatores abióticos que também exercerem influência nesses organismos.

Esses microcosmos naturais podem se apresentar como estruturas chaves de ecossistemas tropicais, pois promovem recursos, abrigo, benefícios e serviços cruciais para outras espécies. Entretanto são necessários estudos com o objetivo de testar a funcionalidade estrutural desses microcosmos naturais. Bem como estudos manipulativos envolvendo processos ecológicos chaves, como efeitos indiretos, mutualismos, redes complexas de interações e serviços ecossistêmicos nesses microcosmos naturais

Por fim esse estudo sugere que as bromélias-tanques terrestres são excelentes modelos para testar hipóteses e processos ecológicos em ecossistemas tropicais, como já havia sido evidenciado por outros autores. Esses microcosmos naturais podem ser utilizados para obter respostas sobre processos ecológicos importantes, ajudar, de maneira rápida e eficiente, a entender como esses processos ocorrem naturalmente, e contribuir para a solução de problemas ecológicos.

Anexos

Anexo 1 – Tabelas e Figuras

Tabela 1: Fauna associada à *Hohembergia littoralis* L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.

Grupo Taxonômico	N. de Indivíduos
Amphibia	5
Arthropoda	
Arachnida	
Acari	13
Araneae	138
Opiliones	1
Pseudoescopione	20
Crustacea	
Isopoda	67
Ostracoda	4265
Insecta	
Blattodea	121
Collembola	3
Coleoptera	27
Diptera	15
Diptera (larva)	113
Embioptera	4
Hemiptera	39
Hymenoptera	4
Formicidae	1136
Isoptera	89
Odonata (ninfas)	133
Orthoptera	4
Thysanura	7
Myriapoda	
Chilipoda	5
Diplopoda	7
Mollusca	11
Platyhelminthes	1
Reptilia	1
Imaturos	3069
Indeterminados	180
Total	9478

Tabela 2: Aranhas coletadas em *Hohembergia littoralis* L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.

Famílias	Espécies	N. de Indivíduos
Ctenidae	<i>Nothroctenus sp.</i>	16
Oecobiidae	<i>Oecobius sp.</i>	7
Palpimanidae	Imaturos	1
Pholcidae	Imaturos	10
	Pholcidae sp1.	4
Salticidae	Imaturos	17
	<i>Eustiromastix nativo</i>	1
	<i>Psecas sp.</i>	1
	Salticidae sp1.	1
	Salticidae sp2.	2
	Salticidae sp3.	1
	Salticidae sp4.	1
Scytodidae	Imaturos	28
	<i>Scytodes fusca</i>	1
Segestriidae	Imaturos	10
Sparassidae	Imaturos	2
Theraphosidae	Imaturos	1
	<i>Pachistopelma rufonigrum</i>	4
Theridiidae	Imaturos	20
	<i>Coleosoma Floridanum</i>	9
Titanoecidae	Imaturos	1
Total	-	138

Tabela 3: Formigas coletadas em *Hohembergia littoralis* L. B. Smith. Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia.

Sub – Famílias	Espécies	N. de Indivíduos
Dolichoderinae	<i>Dorymyrmex sp.1</i>	4
Ecitoninae	<i>Neivamyrmex sp.1</i>	1
Ectatomminae	<i>Gnamptogenys striatula</i>	15
Formicinae	<i>Brachymyrmex patagonicus</i>	57
	<i>Camponotus arboreus</i>	31
	<i>Camponotus atriceps</i>	14
	<i>Camponotus sp.1</i>	3
	<i>Myrmelachista sp.1</i>	7
	<i>Paratrechina fulva</i>	99
Myrmicinae	<i>Acromyrmex sp.1</i>	3
	<i>Atta sexdens sexdens</i>	1
	<i>Cephalotes minutus</i>	746
	<i>Cephalotes pallens</i>	78
	<i>Crematogaster erecta</i>	28
	<i>Crematogaster sp.1</i>	2
	<i>Mycetophylax sp</i>	1
	<i>Nesomyrmex sp.1</i>	1
	<i>Pheidole alexeter</i>	25
	<i>Pheidole diligens</i>	3
	<i>Solenopsis sp.1</i>	1
	<i>Trachymyrmex sp.1</i>	4
Ponerinae	<i>Hypoponera sp.1</i>	1
	<i>Pachycondyla inversa</i>	9
Pseudomyrmecinae	<i>Pseudomyrmex sp.1 grupo pallidus</i>	1
	<i>Pseudomyrmex sp.2</i>	1
	Total	1136

Tabela 4: Resultados das análises de componentes principais (PCA) das variáveis estruturais das bromélias.

PC Eigenvalues	%Variation	Cum.%Variation
1	3.3	67.0
2	1.39	28.3

Eigenvectors

(Coefficients in the linear combinations of variables making up PC's)

Variable	PC1	PC2
ALT	0.060	0.136
DIAM	0.031	0.176
NF	0.055	-0.040
ASF	0.199	0.245
H2O	0.931	-0.340
DET	0.292	0.879



Figura 1: Localização da área de estudo, Parque das Dunas, inserido na APA Lagoas e Dunas do Abaeté, em Praia do Flamengo, área metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil (Fonte: Google Earth, 2009).



Figura 2: Vista geral da área de estudo, Parque das Dunas, área metropolitana de Salvador, Bahia, Brasil.

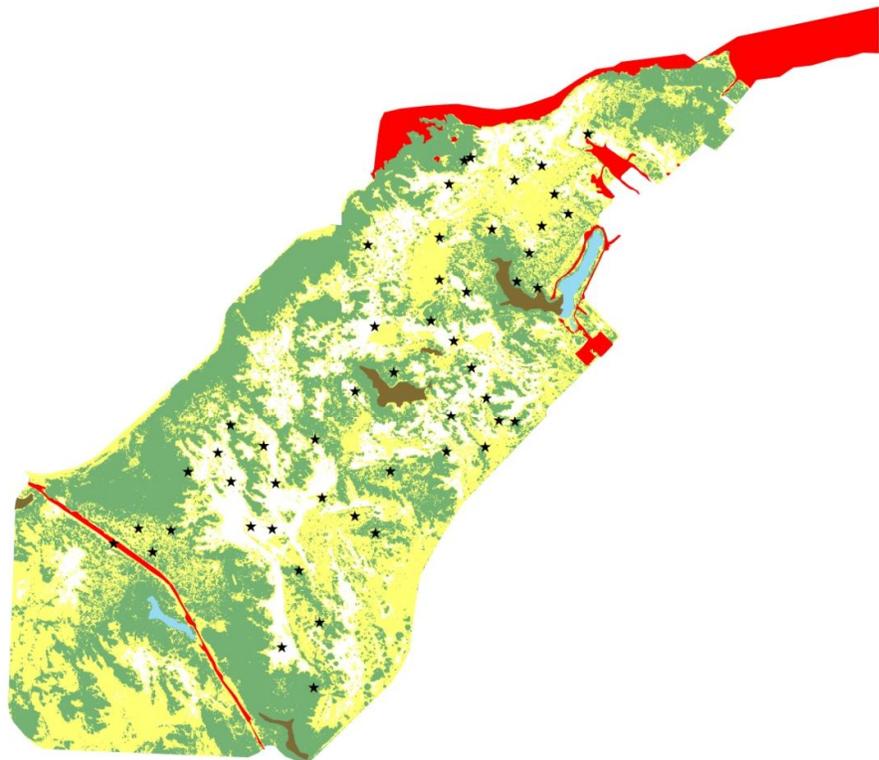


Figura 3: Distribuição espacial dos pontos amostrais (estrelas pretas) na área de estudo, em verde vegetação arbustiva arbórea e em amarelo, vegetação herbácea.

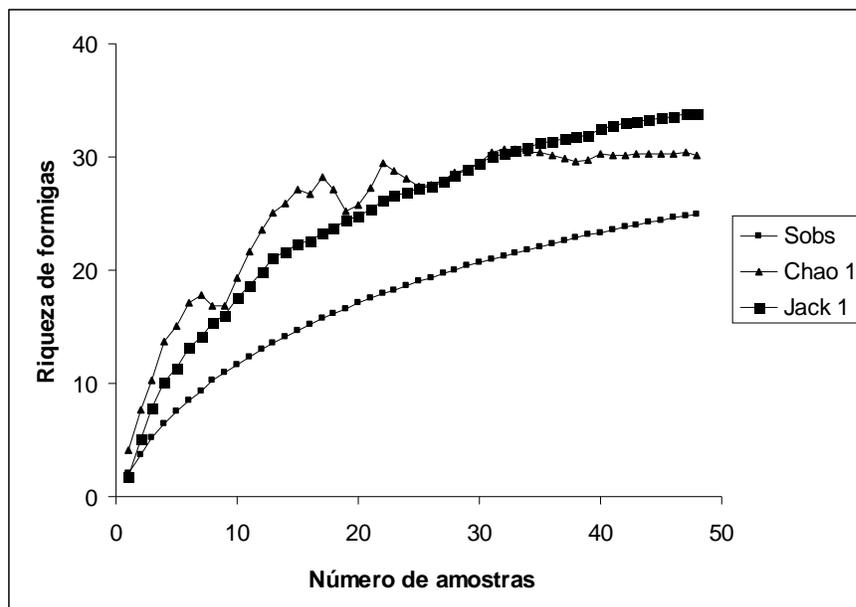
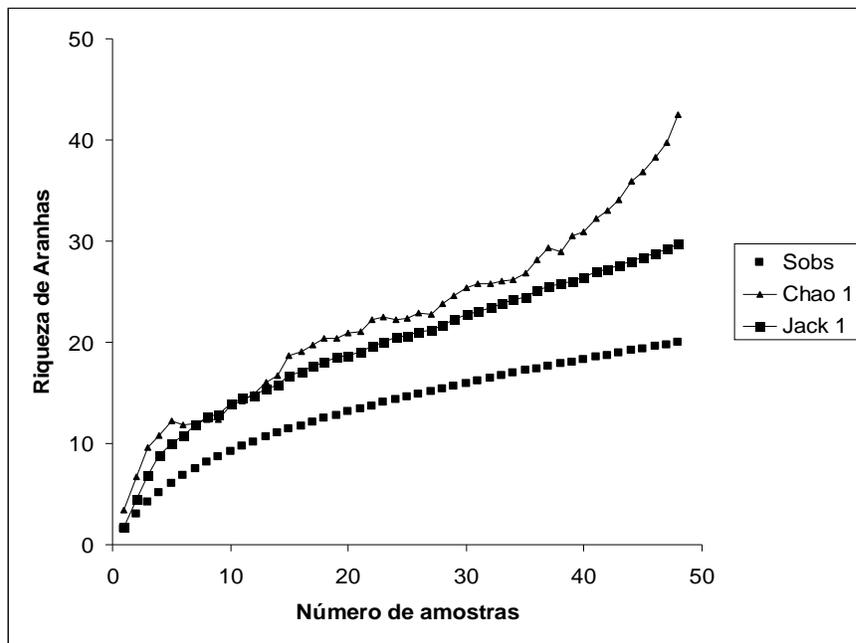


Figura 4: Curvas acumulativas de espécies de aranhas e formigas em *Hohembergia littoralis* L. B. Smith

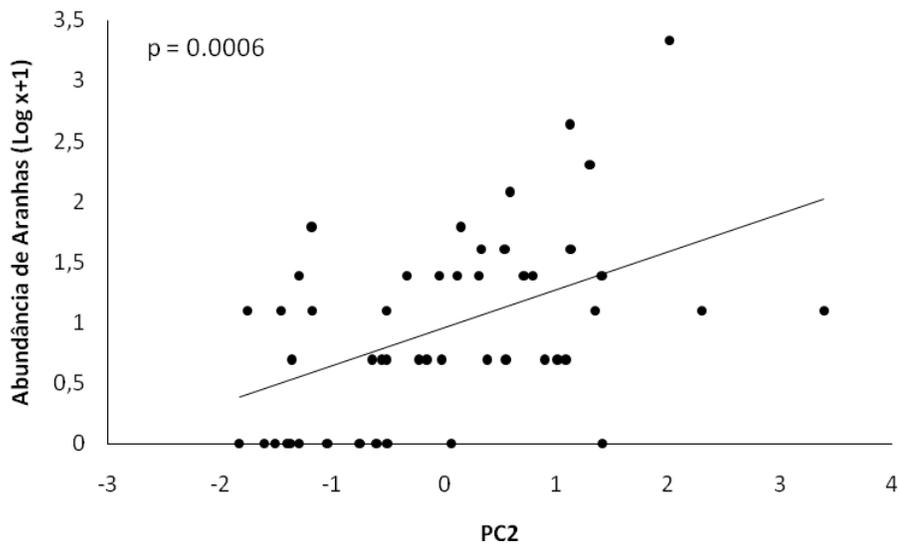
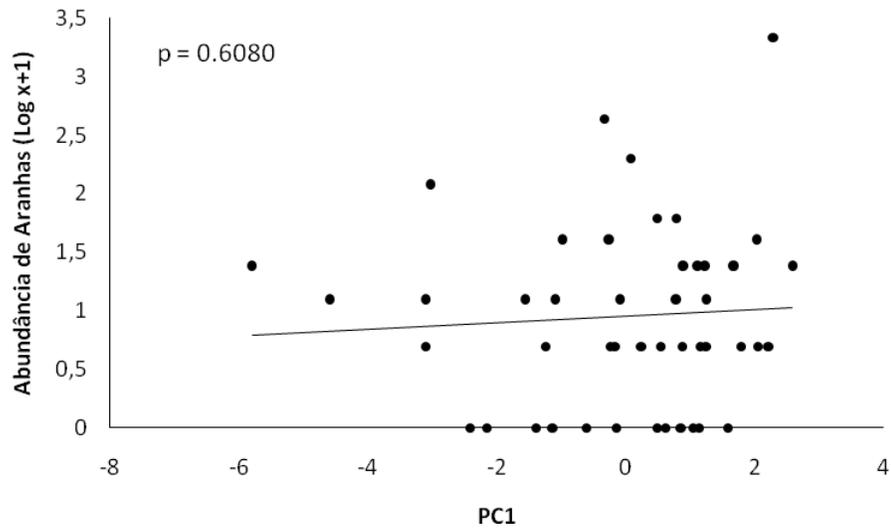


Figura 5: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre abundância de aranhas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.

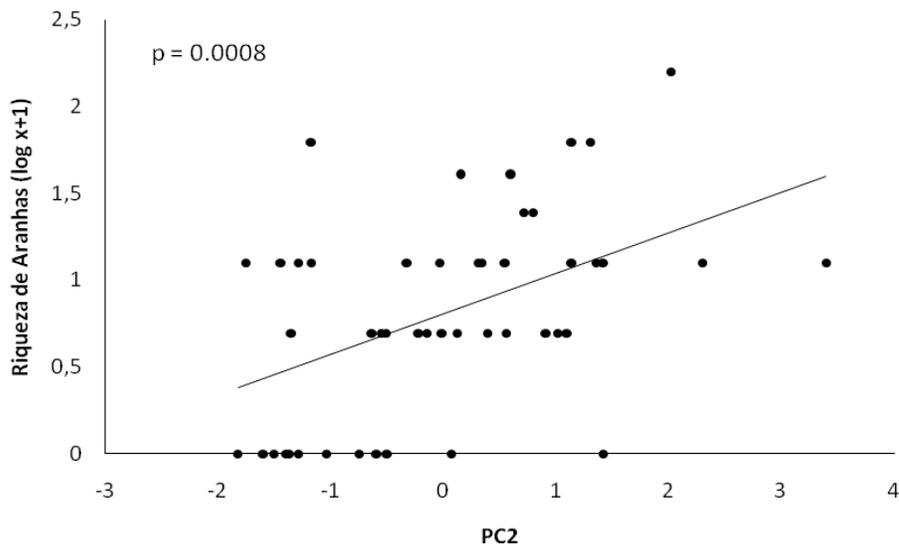
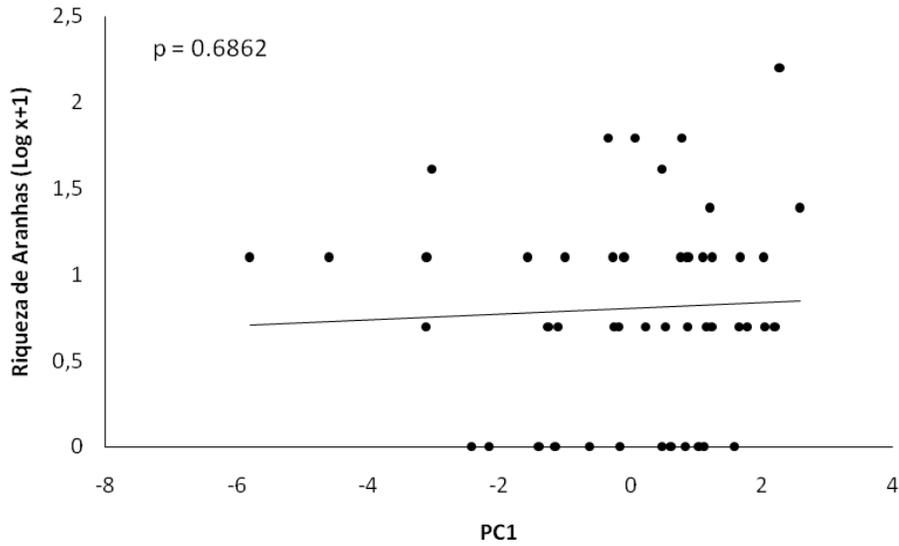


Figura 6: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre riqueza de aranhas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.

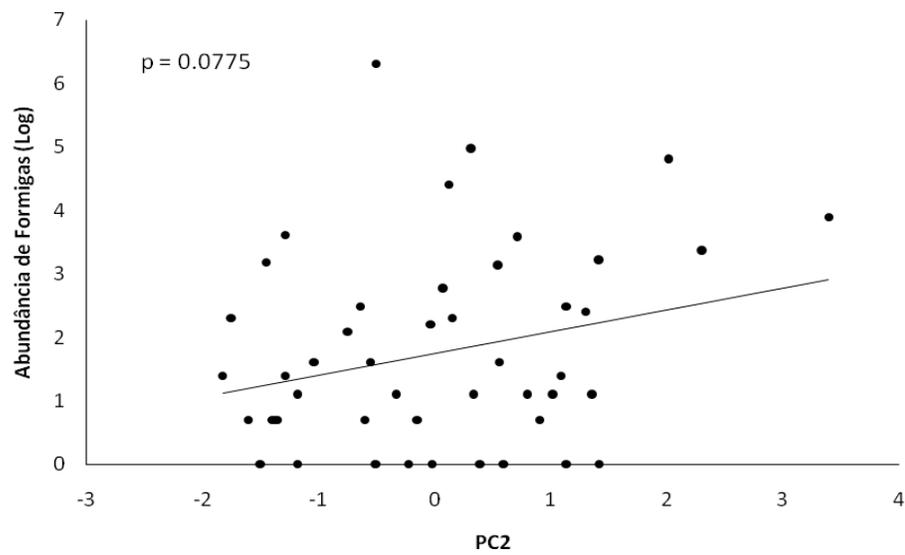
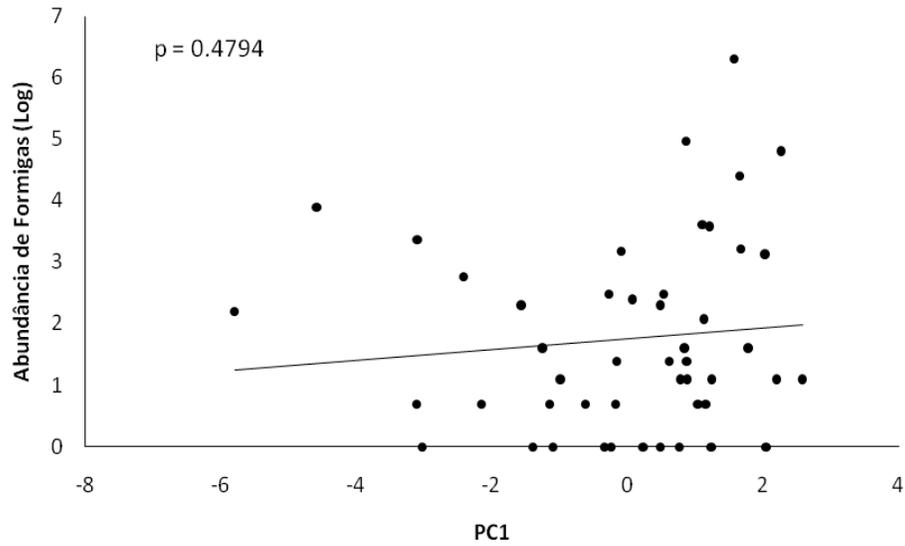


Figura 7: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre abundância de formigas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.

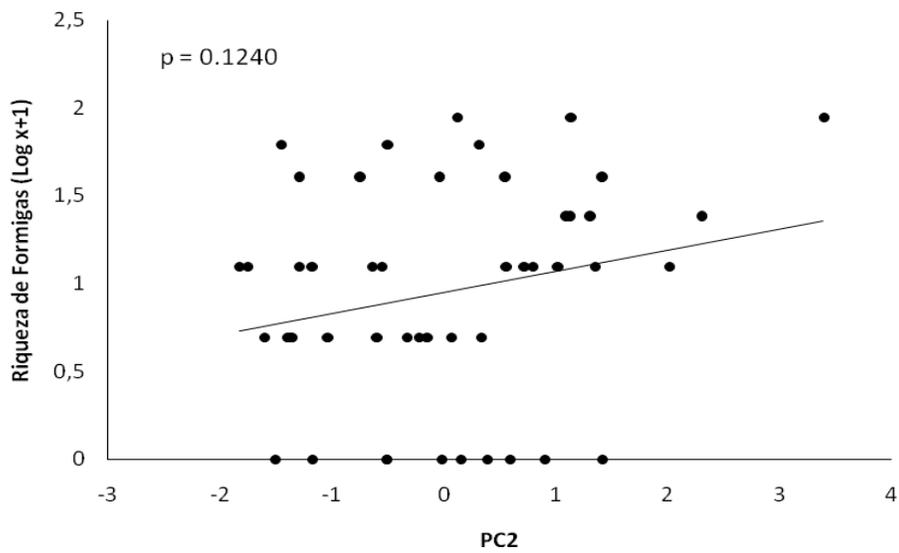
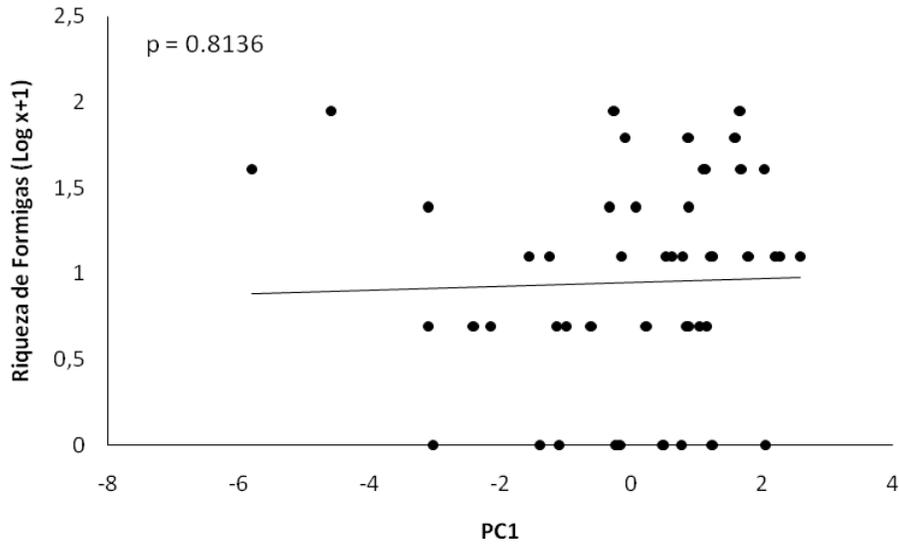


Figura 8: Gráficos parciais das Regressões lineares múltipla da Hipótese 1, entre riqueza de formigas e variáveis estruturais, onde o PC1 é mais explicado por “Água acumulada” e PC2 por “Detritos acumulados”.

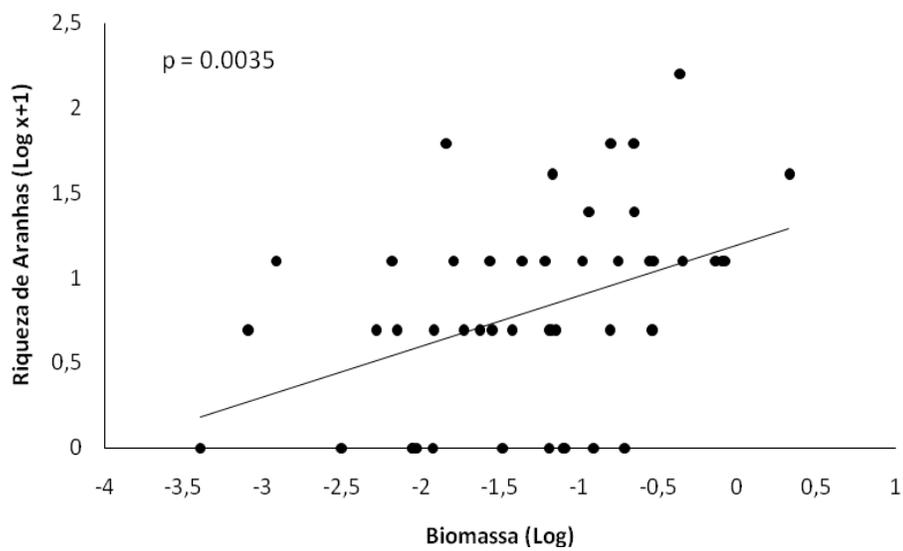
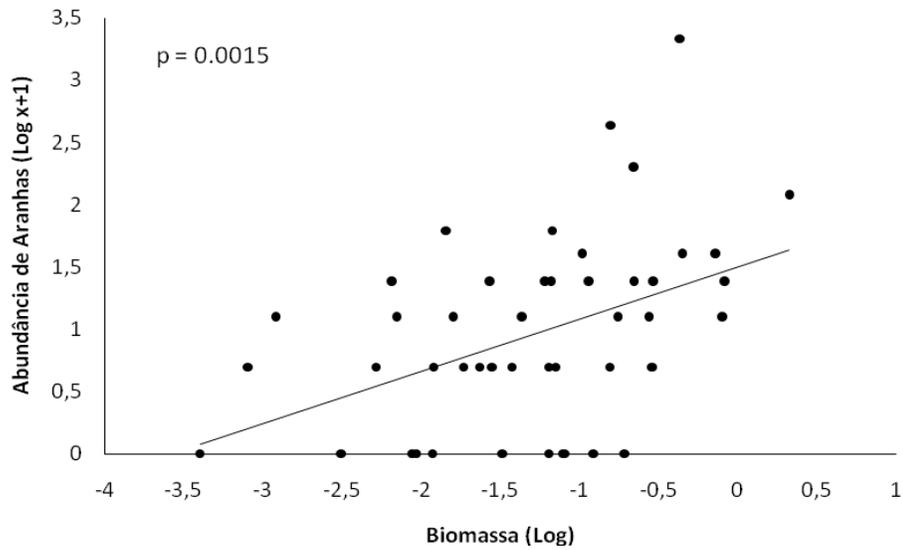


Figura 9: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 2, entre a abundância e a riqueza de aranhas e disponibilidade de presas, representada pela “biomassa de invertebrados”.

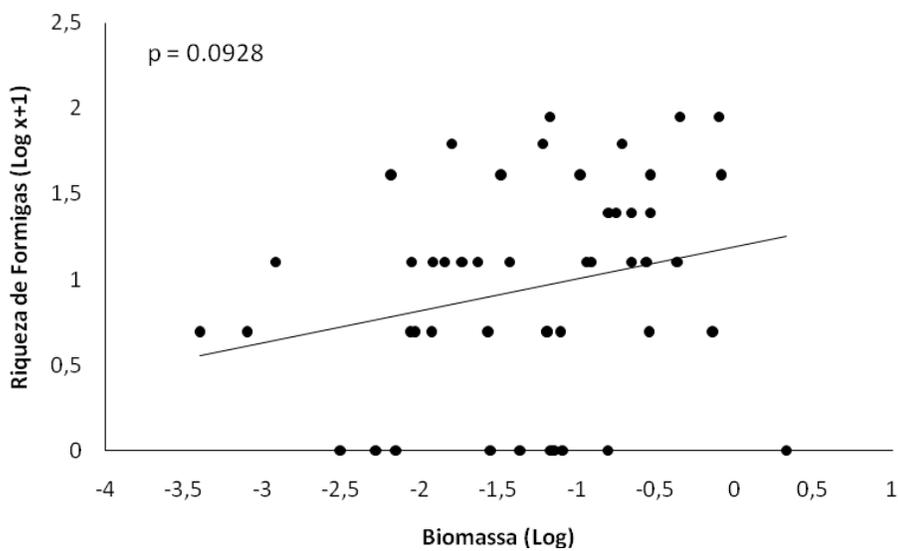
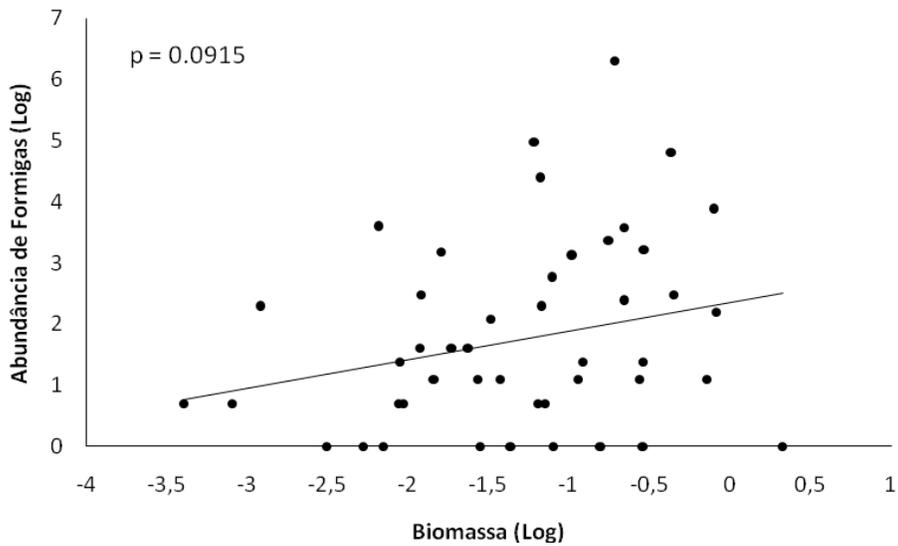


Figura 10: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 2, entre a abundância e a riqueza de formigas e disponibilidade de presas, representada pela “biomassa de invertebrados”.

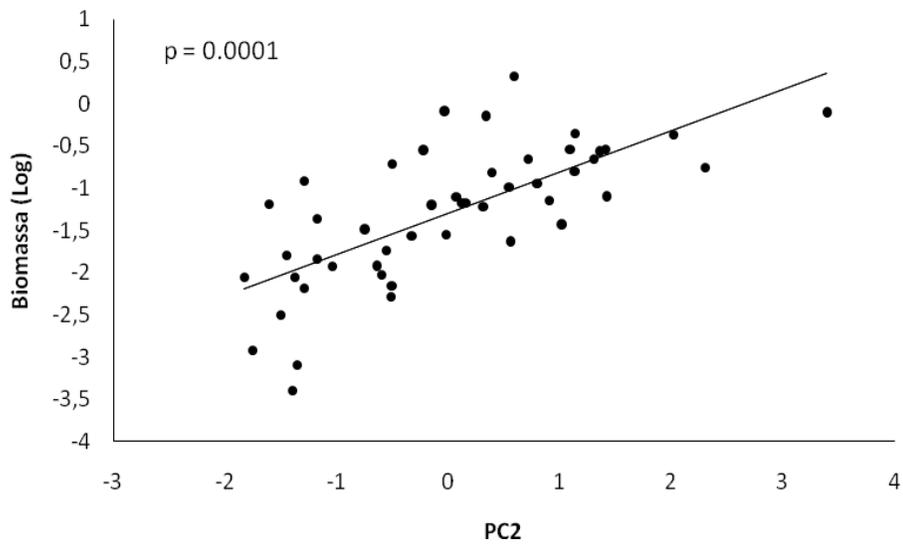
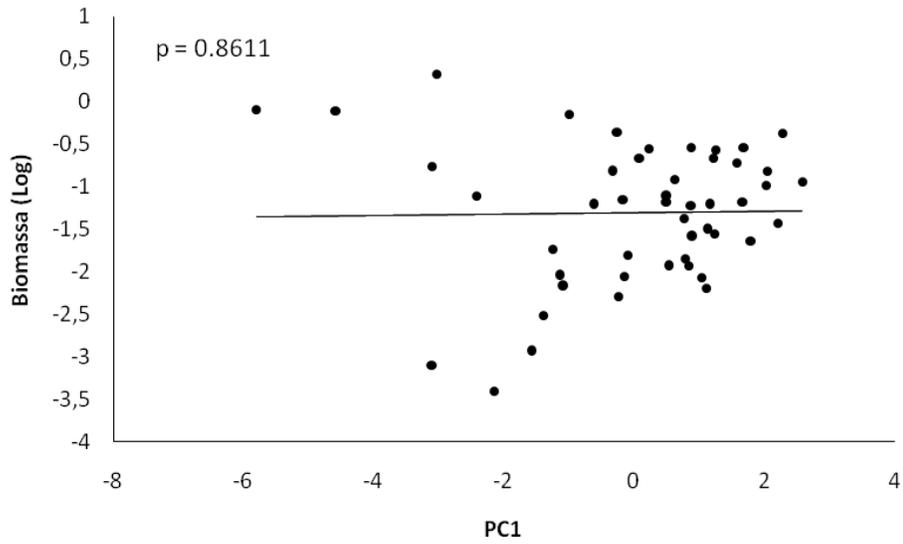


Figura 11: Gráficos parciais das Regressões lineares múltiplas da Hipótese 3, entre a biomassa de invertebrados e as variáveis estruturais (PC1 e PC2).

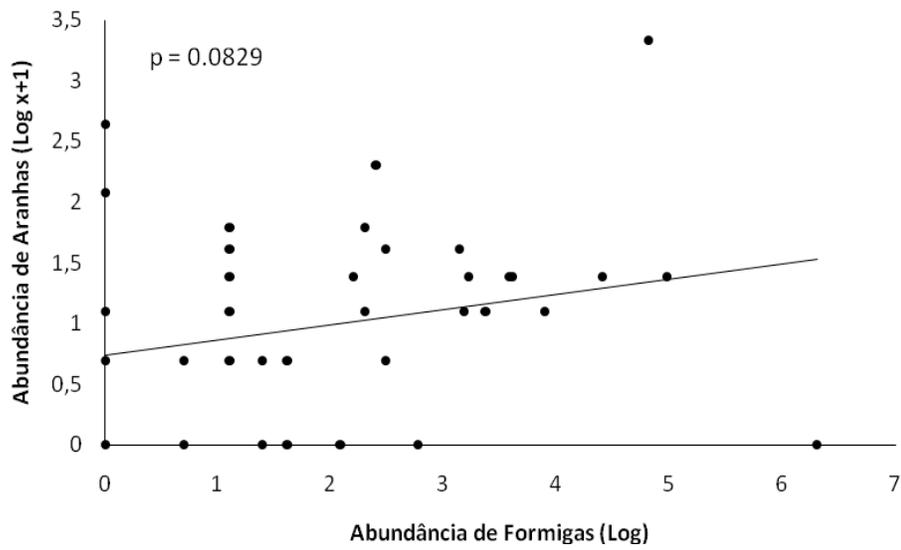
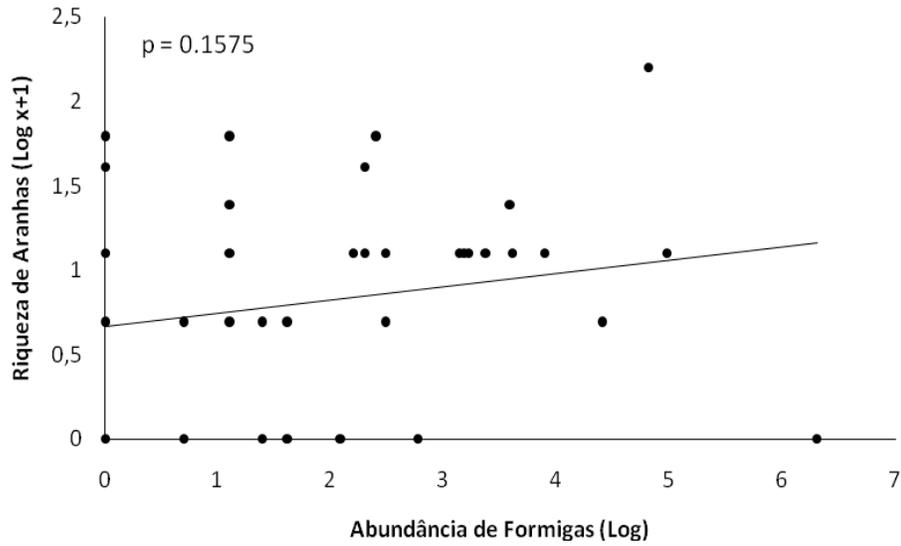


Figura 12: Gráficos das Regressões lineares simples da Hipótese 4, entre abundância e riqueza de aranhas e abundância de formigas.

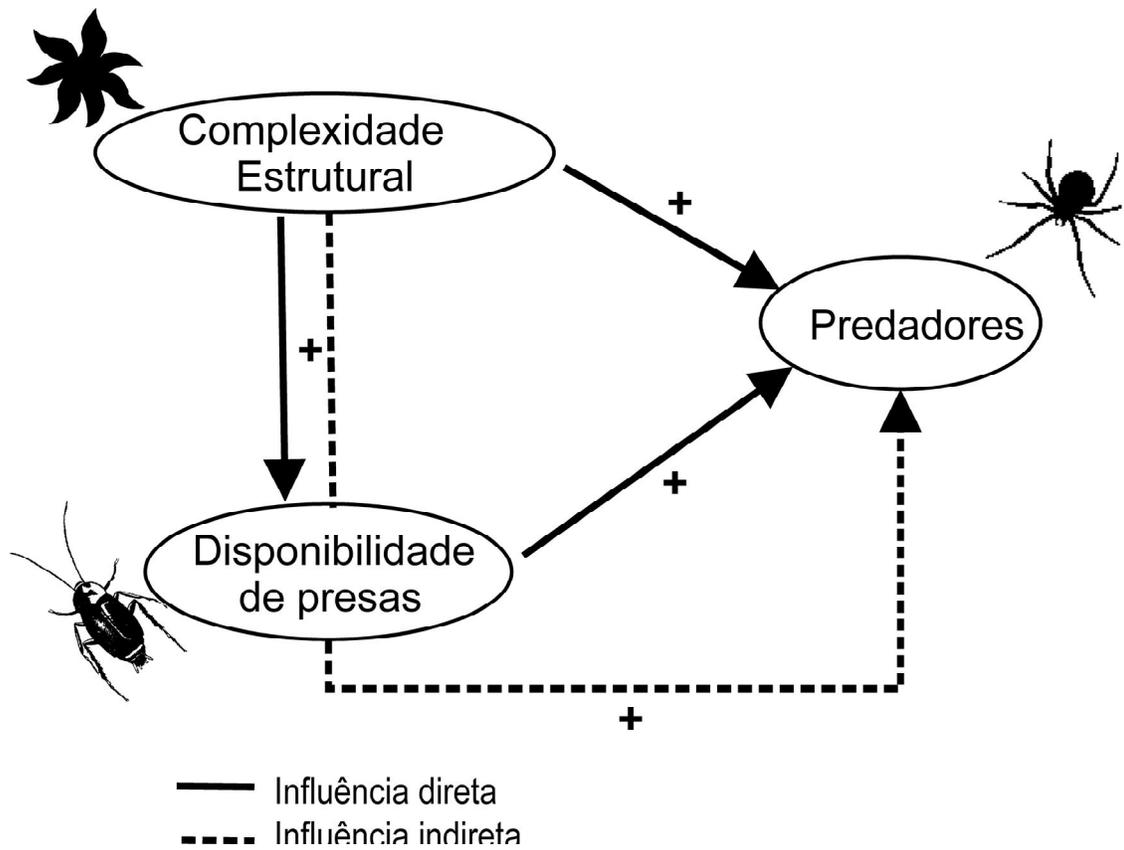


Figura 13: Esquema lógico demonstrando as influências positivas diretas e indiretas, através da disponibilidade de presas (Biomassa), da estrutura das bromélias nos predadores, nesse caso aranhas.

Anexo 2 – Normas para publicação:

Oikos

Submit your manuscript electronically by e-mailing a single PDF file to: oikos@ekol.lu.se

Manuscripts

Manuscripts should be submitted as one single pdf-file with tables and figures included. Upon acceptance the manuscript should be provided in Microsoft Word, Rich Text Format or Post Script format with high resolution figures included. Oikos does not yet accept manuscripts in Microsoft Word 2007 format.

Language. Manuscripts should be in English. Linguistic usage should be correct. Avoid the use of the passive voice. Avoid extensive reviews in the Introduction and Discussion. Cite only essential sources of a theory or opinion.

Title. The title should be brief and contain words useful for indexing and information retrieval.

Text. The first page should contain only the title and the author's name, address, fax and email-address. Page two contains the abstract, in which the main results of the work should be summarized. The abstract should not contain more than **300** words. Begin the introduction on page three. Avoid right margin justification and hyphenation. Double-check the contents of your manuscript before submitting. Only printer' mistakes in proofs will be changed free of charge. Oikos do not print symbols or formulas in italics.

Illustrations. Tables and legends of illustrations should be written double-spaced on separate sheets. Do not incorporate the legend in the figure itself. Tables and illustrations should be comprehensible without reference to the text. Do not use italic lettering.

Figures should be planned to appear with a maximum final width of 8 cm (single-column), 12.5 cm (1.5 column) or 16.6 cm (double-column). The font used in figures should be either Helvetica or Arial. Letters, numbers and symbols must appear

clearly but not oversized. A suitable final size for lettering is 1-2 mm at reproduction size. One uniform size throughout is generally recommended. Avoid complicated symbols or patterns. Use open and closed circles, squares and triangles; open, striped and closed bars in histograms. Each figure should be boxed in and scale marks (turning inwards) provided. Lines should be clear, but not thick and heavy. Plan your illustrations for the smallest size possible (one column). Be sure that the lettering is clear and readable, even if the figure is de-sized.

Colour plates may be included at the author's expense.

Units. Use SI units as far as possible.

Nomenclature. Binomial Latin names should be used in accordance with International Rules of Nomenclature.

References. In the list of references (double-spaced), the following usage should be conformed to:

Journal

Haila, Y. and Järvinen, O. 1983. Land bird communities on a Finnish island: species impoverishment and abundance patterns. - *Oikos* 41: 255-273.

If more than two authors: Lindsay, A. et al. 2000. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. - *Oikos* 88: 225-238.

Book

Mayr, E. 1963. *Animal species and evolution*. - Harvard Univ. Press.

Chapter Goodall, D. W. 1972. Building and testing ecosystem models. - In: Jeffers, J. N. R. (ed.), *Mathematical models in ecology*. Blackwell, pp. 173-194. In the text references are given: Mayr (1963) or, at the end of a sentence, (Mayr 1963). Titles of journals should be abbreviated following Biological Abstracts. If in doubt, give the title in full. Do not refer to unpublished material.

The list of references should be arranged alphabetically on authors' names and chronologically per author. If the author's name is also mentioned with co-authors the following order should be used: publications of the single author, arranged

chronologically - publications of the same author with one co-author, arranged chronologically - publications of the author with more than one co-author, arranged chronologically. Publications by the same author(s) in the same year should be listed as 2004a, 2004b, etc. Reference lists not conforming to this format will be returned for revision.

Excessive use of references causes unnecessary long articles. To avoid excessive use of references, use only the most relevant. As a rule, avoid using more than 50 references in a regular research paper.

Acknowledgements. Keep them short. Appendices. Long appendices may be posted on the journal's homepage.

Authors are recommended to follow the guidelines set out in: O'Connor, M. 1991. Writing successfully in science. - Harper Collins Academic, London, **and to examine the latest issues of Oikos.** Manuscripts not conforming to the requirements will be returned for revision.

Referências Bibliográficas

Agosti, D. e Johnson, N. F. 2009. Antbase. World Wide Web electronic publication. antbase.org, version (05/2007). American Museum of Natural History. New York, NY. Acessado em: 02/2009 - <http://antbase.org/>

Armbruster, P.; Hutchinson, R. A. e Cotgreave, P. 2002. Factors influencing community structure in a South American tank bromeliad fauna. - *Oikos* 96: 225-234.

Barth, F. G.; Seyfarth, E. A.; Bleckmann, H. e Schüch, W. 1988. Spider of genus *Cupiennius* Simon 1891 (Araneae, Ctenidae) Range distribution, dwelling plants and climatic characteristics of the habitats. - *Oecologia* 77: 187-193.

Bazzaz, F.A. 1975. Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. - *Ecology* 56: 485-488.

Benzing, D.H. 2000. Bromeliaceae: profile of na adaptative radiation. - Cambridge, University Press.

Blüthgen, N. Verhaagh, M. Goitía, W. E Blüthgen, N. 2000. Ant nests in tank bromeliads – an example of non-specific interaction. - *Insectes soc.* 47: 313–316.

Borror, D. J.; Triplehorn, C. A. e Johnson, N. F. 1992. An introduction to the study of insects. 6th edition. - Saunders College Publishing.

Brandão, C. R. F. 2003. O estudo de formigas em cativeiro. Em: Del-Claro, C. e Prezoto, F. (eds.), *As distintas faces do comportamento animal*. - Sociedade Brasileira de Etologia (SBEt), - Livraria Conceito, pp. 36-40.

Brescovit, A. D. e Rheims, C. A. 2000. On the synanthropic species of the genus *Scytodes* Latreille (Araneae, Scytodidae) of Brazil, with synonymies and records of these species in other Neotropical countries. - *Bulletin of the British Arachnological Society*. 11 (8): 320-330.

Bultman, T. L. e Uetz, G. W. 1982. Abundance and community structure of forest floor spiders following litter manipulation. - *Oecologia* 55: 34-41.

Buzzi, Z. J. 2002. *Entomologia Didática*. 4 ed. - Ed. UFPR.

Carpenter, S. R. 1996. Microcosm Experiments have Limited Relevance for Community and Ecosystem Ecology. - *Ecology* 77(3): 677-680.

Carter, P. E. e Rypstra, A. L. 1995. Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage. - *Oikos* 72:433–439.

Cogni, R. e Oliveira, P. S. 2004. Patterns in foraging and nesting ecology in the neotropical ant, *Gnamptogenys moelleri* (Formicidae, Ponerinae). - *Insect. Soc.* 51: 123–130.

Colebourn, P. H. 1974. The Influence of Habitat Structure on the Distribution of *Araneus diadematus* Clerck. - *The Journal of Animal Ecology* 43 (2): 401-409.

Colwell, R. K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persist URL User's guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.

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

Davidson, D. W.; Cook, S. C.; Snelling, R. R. e Chua, T. H. 2003. Explaining the abundance of ants in lowland Tropical Rainforest canopies. - *Science* 300: 969-972.

Denno, R. F.; Gratton, C.; Peterson, M. A.; Langellotto, G. A.; Finke, D. L. e Huberty, A. F. 2002. Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community. - *Ecology* 83: 1443-1458.

Delabie, J. H. C.; Jahyny, B.; Nascimento I. C. (do); Mariano, C. S. F.; Lacau, S.; Campiolo, S.; Philpott, S. M. e Leponce, M. 2007. Contribution of cocoa plantations to the conservation of native ants (Insecta: Hymenoptera: Formicidae)

with a special emphasis on the Atlantic Forest fauna of southern Bahia, Brazil. - Biodiversity Conservation 16: 2359-2384.

Dias, S.C. e Brescovit, A. D. 2003. Notes on the behavior of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae, Aviculariinae). - Revista Brasileira de Zoologia 20 (1): 13-17.

Dias, S. C. e Brescovit, A. D. 2004. Microhabitat selection and co-ocurrence of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock (Araneae, Theraphosidae) and *Nothoctenus fuxico*_sp. Nov. (Araneae, Ctenidae) in bromeliads from Serra de Itabaiana, Sergipe, Brasil. - Revista Brasileira de Zoologia 21 (4): 789-796.

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

Dukas, R. 2001. Effects of perceived danger on flower choice by bees. - Ecology Letters 4: 327-333.

Dukas, R. e Morse, D. H. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. - Oikos 101: 157-163.

Dukas, R. e Morse, D. H. 2005. Crab spiders show mixed effectson flower-visiting bees and no effects on plant fitness components. - Oikos 101: 157-163.

Foelix, R. F. 1996. Biology of Spiders. 2ª ed - Oxford University Press.

Fowler, H. G.; Forti, L. C.; Brandão, C. R. F.; Delabie, J. H. C. e Vasconcelos, H. L. 1991. Ecologia nutricional de formigas. Em Panizzi, A. R. e Parra, J. R. P.(eds.), Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas. - Ed. Manole LTDA, pp. 03-23.

Frank J. H.; Sreenivasan S.; Benshoff P. J.; Deyrup M. A.; Edwards G. B.; Halbert S. E.; Hamon A. B.; Lowman M. D.; Mockford E. L.; Scheffrahn R. H.; Steck G. J.; Thomas M. C.; Walker T. J. E W. C. Welbourn. 2004. Invertebrate animals extracted from native *Tillandsia* (bromeliales: bromeliaceae) in Arasota County, florida. - Florida Entomologist 87(2): 176-185.

- Frederickson, M. E. 2005. Ant species confer different partner benefits on two neotropical myrmecophytes. - *Oecologia* 143: 387-395.
- Freitas, A. V. L. e Oliveira, P. S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behavior on non-myrmecophilous butterfly. - *Journal of Animal Ecology*, 65: 205-210.
- Foissner, W. 2003. Morphology and ontogenesis of *Bromeliophrya brasiliensis* gen. n., sp. n., a new ciliate (Protozoa: Ciliophora) from brazilian tank bromeliads (Bromeliaceae). - *Acta Protozoologica* 42: 55-70.
- Foissner, W.; Strüder-Kypke, M.; Van der Staay, G. W. M.; S. M. van der Staay e Hackstein, J. H. P. 2003. Endemic ciliates (Protozoa, Ciliophora) from tank bromeliads (Bromeliaceae): a combined morphological, molecular, and ecological study. - *European Journal of Protistology* 39: 365-372.
- García, L. V. 2004. Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. - *Oikos* 105 (3): 657-663.
- Goncalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C. e Romero, G. Q. 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. - *Ecology* 89(9): 2407–2413.
- Gove, A. D. e Majer, J. D. 2006. Do isolated trees encourage arboreal ant foraging at ground-level? Quantification of ant activity and the influence of season, in Veracruz, Mexico. - *Ecosystems and Environment* 113: 272-276.
- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. - *Oecologia* 62: 299-304.
- Gunnarsson, B. 1990. Vegetation Structure and the Abundance and Size Distribution of Spruce-Living Spiders. - *The Journal of Animal Ecology* 59 (2): 743-752.
- Gunnarsson, B. 1996. Bird predation and vegetation structure affecting spruce living arthropods in a temperate forest. - *The Journal of Animal Ecology* 65 (3): 389-397.

- Gunnarsson, B.; Hake, M. e Hultengren, S. 2004. A functional relationship between species richness of spiders and lichens in spruce. - *Biodiversity and Conservation* 13: 685–693.
- Halaj, J.; Ross, D. W. e Moldenkel, A. R. 1998. Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies. - *The Journal of Arachnology* 26: 203-220.
- Halaj, J. et al. 2000. Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90: 139–152.
- Halaj, J.; Halpern, C. B. e Yi, H. 2008. Responses of litter-dwelling spiders and carabid beetles to varying levels and patterns of green-tree retention. - *Forest Ecology and Management* 255: 887–900.
- Hay, J. D. e Lacerda, L. D. de 1982. Habitat of *Neoregelia cruenta* (Bromeliaceae) em costal sand dunes of Maricá, Brazil. – *Revista de Biologia Tropical* 30(2): 171-173.
- Hay, J. D. e Lacerda, L. D. de, 1984, Ciclagem de nutrientes no ecossistema de restinga. em: L. D. Lacerda, D. S. D. Araujo, R. Cerqueira & B. Turcq (eds.), *Restingas: Origem, Estrutura, Processos*. CEUFF, Niterói, pp. 459-475.
- Heiling, A. M. e Herberstein, M. E. 2004a. Predator–prey coevolution: Australian native bees avoid their spider predators. - *Proc. R. Soc. Lond. B (Suppl.)* 271: S196-S198.
- Heiling, A. M. e Herberstein, M. E. 2004b. Floral quality signals lure pollinators and their predators. - *Ann. Zool. Fennici* 41: 421-428.
- Heil, M. e Mckey, D. 2003. Protective ant-plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. - *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 34: 425–53.
- Herberstein, M. E. 1997. The effect of habitat structure on web height preference in three sympatric web-building spiders (Araneae, Linyphiidae). - *The Journal of Arachnology* 25 :93-96.

- Höffer, H. e Brescovit, A. D. 2001. Species and guild structure of Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. - *Andrias* 15: 99-119.
- Hurlbert, S. H. 1997. Functional importance vs keystone-ness: Reformulating some questions in theoretical biocenology. - *Australian Journal of Ecology* 22: 369-382.
- Juncá, F. A. e Borges, C. L. S. 2002. Fauna associada a bromélias terrícolas da Serra da Jibóia, Bahia. - *Sitientibus série Ciências biológicas* 2 (1/2): 73-81.
- Johnson, M. D. 2000. Evaluation of an arthropod sampling technique for measuring food availability for forest insectivorous birds. - *Journal of Field Ornithology* 71(1): 88-109.
- Knight, T. M.; McCoy, M. W.; Chase J. M.; McCoy, K. A. e Holt, R. D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. - *Nature* 437: 880-883.
- Knight, T. M.; Chase J. M.; Hillebrand, H. e Holt, R. D. 2006. Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades. - *Ecology Letters* 9: 1173–1178.
- Langellotto, G. A. e Denno, R. F. 2006. Refuge from cannibalism in complex structured habitats: implications for the accumulation of invertebrate predators. - *Ecological Entomology* 31: 575-581.
- Lawton, J. 1983. Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. - *Annual Review of Entomology* 28: 23-39.
- Leponce, M.; Theunis, L.; Delabie, J. H. C. e Roisin, Y. 2004. Scale dependence of diversity measures in a leaf-litter ant assemblage. - *Ecography* 27: 253-267.
- Lewinsohn, T. M.; Loyola, R. D. e Prado, P. I. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. - *Oecol. Bras.* 10 (1): 90-104.

- Majer, J. D. e Delabie, J. H. C. 1993. An evaluation of Brazilian cocoa farms as potential biological controls agents. - Journal of Plant Protection in the Tropics 10(1): 43-49.
- Martin, C. E. 1994. Physiological ecology of the Bromeliaceae. - The Botanical Review 60 (1): 1-82.
- McCune, B. e Grace, J. B. 2002. Analysis of ecological communities. - Glenedeu Beach.
- Medina, E. 1990. Eco-fisiologia y evolucion de las bromeliaceae. - Boletin de la Academia nacional de Ciências Córdoba 59: 72-100.
- Mestre, L. A. M.; Aranha J. M. R. e Esper, M. L. P. 2001. Macroinvertebrate fauna associated to bromeliad *Vriesea inflata* of the Atlantic Forest (Paraná State, Southern Brazil). - Brazilian Archives of Biology and Technology 44 (1): 89-94.
- Moran, M. D. e Scheidler, A. R. 2002. Effects of nutrients and predators on an old field food chain: interactions of top-down and bottom-up processes. - Oikos 98:116-124.
- Moreira, V. S. S. e Del-Claro, K. 2005. The outcomes of an ant-treehopper association on *Solanum lycocarpum* St. Hill: increased membracid fecundity and reduced damage by chewing herbivores. - Neotropical Entomology 34(6): 881-887.
- Moran, M. D. 2003. Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. - Oikos 100(2): 403-405.
- Morris, M. G. 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. - Biological Conservation 95: 129-142.
- Morse, D. H. 1981. Prey capture by the crab spider *Misumena vatia* (Clerck) (Thomisidae) on three common native flowers. - American Midland Naturalist 105 (2): 358-367.

- Morse, D. H. 1983. Foraging Patterns and Time Budgets of the Crab Spiders *Xysticus Emertoni* Keyserling and *Misumena vatia* (Clerck) (Araneae: Thomisidae) on Flowers. - *Journal of Arachnology* 11(1): 87-94.
- Morse, D. H. 1987. Attendance Patterns, Prey Capture, changes in mass, and survival of crab spiders *Misumena vatia* (Araneae, Thomisidae) Guarding Their Nests. - *Journal of Arachnology* 15 (2): 193-204.
- Nadkarni, N. M e Primack, R. B. 1989. The use of gamma to measure within-plant nutrient allocation of a tank bromeliad, *Guzmania lingulata*. - *Selbyana* 11: 22-25.
- Nadkarni, N.M. e Matelson, T.J. 1991. Litter dynamics within the canopy of a neotropical cloud forest, Monteverde, Costa Rica. - *Ecology* 72: 849-860.
- Nadkarni, N.M. & Matelson, T.J. 1992. Biomass and nutrient dynamics of epiphytic litter-fall in a Neotropical montane forest, Costa Rica. - *Biotropica* 24: 24-30.
- Nadkarni, N. M. 1994. Diversity of species and interactions in the upper tree canopy of forest ecosystems. - *American Zoologist* 34 (1): 70-78.
- Oliveira, P. S. e Freitas, A. V. L. 2004. Ant-plant-herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. - *Naturwissenschaften* 91:557-570.
- Oliveira, M. G. N.; Rocha, C. F. D. E Bagnall, T. 1994. A comunidade animal associada à bromélia-tanque *Neoregelia cruenta* (R. Graham) L. B. Smith. - *Bromélia* 1: 22-29.
- Oliveira, R. R. 2004. Importância das bromélias epífitas na ciclagem de nutrientes da Floresta Atlântica. - *Acta bot. bras.* 18(4): 793-799.
- Omena, P. M. (de) e Romero, G. Q. 2008. Fine-scale microhabitat selection in a bromeliad-dwelling jumping spider (Salticidae). - *Biological Journal of the Linnean Society* 94: 653-662.
- Passos, L. e Oliveira, P. S. 2002. Ants affect the distribution and performance of seedlings of *Clusia criuva*, a primarily bird-dispersed rain forest tree. - *Journal of Ecology* 90: 517-528.

- Peixoto, O. L. 1995. Associação de anuros a bromeliáceas na mata atlântica. - Revta. Univ. Rural, Sér. Ciênc.da Vida, Seropédica, 17(2):75-83.
- Pinto-Leite, C. M.; Guerrero, A. C. e Brazil, T. K. 2008. Non-random patterns of spider species composition in an Atlantic rainforest. - The Journal of Arachnology 36: 448-452.
- Platnick, N. I. 2009. The World Spider Catalog. Version 9,5. American Museum of Natural History. New York, NY. Acessado em: 02/2009 - <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/>
- Quek, S.; Davies, S. J.; Itino, T. e Pierce, N. E. 2004. Codiversification in an ant-plant mutualism: stem texture and the evolution of host use in *Crematogaster* (Formicidae: Myrmicinae) inhabitants of *Macaranga* (Euphorbiaceae). - Evolution 58(3): 554–570.
- Quinn, G. P. e Keough M. J. 2002. Experimental design and data analysis for biologists. - Cambridge University Press.
- Ribas, C. R.; Schoederer, J. H.; Pic, M. e Soares, S. M. 2003. Tree heterogeneity, resource availability, and larger scale processes regulating arboreal ant species richness. - Austral Ecology 28: 305-314.
- Richardson, B. 1999. The bromeliad microcosm and the assessment of faunal diversity in a Neotropical Forest. - Biotropica 31 (2): 321-336.
- Riihimäki, J.; Vehviläinen, H.; Kaitaniemi, P. e Koricheva, J. 2006. Host tree architecture mediates the effect of predators on herbivore survival. - Ecological Entomology 31: 227-235.
- Romero, G. Q.; Mazzafera, P.; Vasconcellos-Neto, J. e Trivelin, P. C. O. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. - Ecology 87: 803-808.
- Romero, G. Q. e Vasconcellos-Neto, J. 2004a. Spatial distribution and microhabitat preference of *Psecas chapoda* (Peckham e Peckham) (Araneae, Salticidae). - Biotropica 36 (4): 596-601.

- Romero, G. Q. e Vasconcellos-Neto, J. 2004b. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. - *Ecology* 85(2): 446-457.
- Romero, G. Q. e Vasconcellos-Neto, J. 2005a. Populations dynamics, age structure and sex ratio of the bromeliad-dwelling jumping spider, *Psecas chapoda* (Salticidae). - *Journal of Natural History* 39 (2): 153-163.
- Romero, G. Q. e Vasconcellos-Neto, J. 2005b. The effect of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). - *Journal of Animal Ecology* 74: 12-21.
- Romero, G. Q. e Vasconcellos-Neto, J. 2006. Geographic range, habitats, and host plants of bromeliad-living jumping spiders (Salticidae). - *Biotropica* 38(4): 522-530.
- Romero, G. Q.; Santos, A. J.; Wienskoski, E. H. e Vasconcellos-Neto, J. 2007. Association of two *Coryphasia* species (Araneae, Salticidae) with tank-bromeliads in southeastern Brazil: habitats and patterns of host plant use. - *Journal of Arachnology* 35: 181-192.
- Romero, G. Q.; Souza, J. C. e Vasconcellos Neto, J. 2008a. Antiherbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. - *Ecology* 89: 3105-3115.
- Romero, G. Q.; Vasconcelos-Neto, J e Trivelin, P. C. O. 2008b. Spatial variation in the strength of mutualism between a jumping spider and a terrestrial bromeliad: Evidence from the stable isotope ^{15}N . - *Acta oecologica* 33: 380–386.
- Rossa-Feres, D. C.; Romero, G. Q.; Gonçalves-de-Freitas, E. e Feres, R.J. F. 2000. Reproductive behavior and seasonal occurrence of *Psecas viridipurpureus* (Salticidae, Araneae). - *Revista Brasileira de Biologia* 60 (2): 221-228.
- Sanders, D. e Platner, C. 2007. Intraguild interactions between spiders and ants and top-down control in a grassland food web. - *Oecologia* 150: 611–624.
- Sanders, D.; Nickel, H.; Grützner, T. e Platner, C. 2008. Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. - *Basic and Applied Ecology* 9: 152–160.

- Santos, A. e Romero, G. Q. 2004. A new bromeliad-dwelling jumping spider (Araneae, Salticidae) from Brazil. - *The Journal of Arachnology* 32:188–190.
- Santos, R. L.; Almeida, M. G. e Nunes, J. V. 2002. Notes on the association of *Pachistopelma rufonigrum* Pocock 1901 (Theraphosidae) with phytotelm bromeliads in eastern Rio Grande do Norte state, NE- Brazil. - *Journal of the Bromeliad Society* 52 (3): 122-124.
- Smith, L. B. e Downs, R. J. 1974. *Pitcairnioideae* (Bromeliaceae). *Flora Neotrópica*. Mon. 14. N.Y., EUA. - Hafner Press.
- Snyder, W. E. e Wise, D. H. 2001. Contrasting trophic cascades generated by a community of generalist predators. - *Ecology* 82:1571-1583.
- Srivastava, D. S.; Kolasa, J.; Bengtsson, J.; Gonzalez, A.; Lawler, S. P.; Miller, T. E.; Munguia, P.; Romanuk, T.; Schneider D. C. e Trzcinski, M. K. 2004. Are natural microcosms useful model systems for ecology? - *Trends in Ecology and Evolution* 19 (7): 379-384.
- Srivastava, D. S. 2006. Habitat structure, trophic structure and ecosystem function: interactive effects in a bromeliad–insect community. - *Oecologia* 149:493–504.
- Stuntz, S.; Ziegler, C.; Simon, U. e Zotz, G. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panamá. - *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- Suttle, K. B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. - *Ecology Letters* 6: 688-694.
- Tews, J.; Brose, U.; Grimm, V.; Tielbörger, K.; Wichmann, M. C.; Schwager, M. e Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. - *Journal of Biogeography* 31: 79-92.
- Uetz, G. W. 1975. Temporal and spatial variation in species diversity of wandering spiders (Araneae) in deciduous forest litter. - *Environmental Entomology* 4: 719-724.

Uetz, G. W.; Johnson, A. D. e Schemske, D. W. 1978. Web placement, web structure, and prey capture in orb-weaving spiders. - Bull Brit Arachnol Soc 4: 141-148.

Urbani, C. B. e Andrade, M. L. (de). 1997. Pollen Eating, Storing, and Spitting by Ants. - Naturwissenschaften 84: 256-258.

Viana, B. F. e Kleinert, A. M. P. 2005. A community of flower-visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal sand dunes of northeastern.brazil. Biota Neotrópica, 5 (2): 1- 13.

Wise, D. H. 1993. Spiders in Ecological Webs. - Cambridge University Press.

Woodcock, B. A.; Potts, S. G.; Westbury, D. B.; Ramsay, A. J.; Lambert, M.; Harris, S. J. e Brown, V. K. 2007. The importance of sward architectural complexity in structuring predatory and phytophagous invertebrate assemblages. - Ecological Entomology 32: 302-311.

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

Zaluar, H. L. T. e Scarano, F. R. (2000). Facilitação em restingas de moitas: um século de buscas por espécies focais. Em Esteves, F. A. e Lacerda, L. D. (eds.), Ecologia de Restingas e Lagoas costeiras. - NUPEM/UFRJ, pp. 03-23.

Zotz, G. e Thomas, V. 1999. How much water in the tank? Models calculations for two epiphytic bromeliads. - Annals of Botany 83: 183-192.