

**UNIVERSIDADE DO VALE DO RIO DOS SINOS - UNISINOS  
UNIDADE ACADÊMICA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA  
NÍVEL DOUTORADO**

**ARTHUR CARDOSO DE ÁVILA**

**ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE ARANHAS EM ÁREAS  
ÚMIDAS SUBTROPICAIS: PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS**

**SÃO LEOPOLDO**

**2017**

Arthur Cardoso de Ávila

ESTRUTURA DE COMUNIDADES DE ARANHAS EM ÁREAS  
ÚMIDAS SUBTROPICAIS: PADRÕES ESPAÇO-TEMPORAIS

Tese apresentada como requisito parcial  
para obtenção do título de Doutor em  
Biologia, pelo Programa de Pós-  
Graduação em Biologia da Universidade  
do Vale do Rio dos Sinos - UNISINOS

Orientador(a): Prof(a). Dr.(a) Cristina Stenert

São Leopoldo

2017

A958e

Ávila, Arthur Cardoso de.

Estrutura de comunidades de aranhas em áreas úmidas subtropicais: padrões espaço-temporais / Arthur Cardoso de Ávila. – 2017.

89 f. : il. ; 30 cm.

Tese (doutorado) – Universidade do Vale do Rio dos Sinos, Programa de Pós-Graduação em Biologia, São Leopoldo, 2017.

“Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Cristina Stenert”

1. Biodiversidade. 2. Aranhas. 3. Latitude. I. Título.

CDU 595.44

## **AGRADECIMENTOS**

Primeiramente, gostaria de agradecer a todos que participaram direta ou indiretamente da construção desta tese.

Agradeço aos meus orientadores, Professora Cristina Stenert e Professor Leonardo Maltchik. Admiro ambos como pessoas e profissionais. Aprendi muito nesses 10 anos, desde a IC até aqui, essa experiência contou muito para a minha formação pessoal e profissional.

Agradeço ao Professor Everton Rodrigues por abrir as portas do “Aracnomundo”. Sem sua parceria esta tese não poderia ter sido desenvolvida.

Agradeço a minha família, meus pais, em especial a minha mãe, que sempre me deu apoio em minhas decisões e nos resultados delas.

Aos colegas do LECEA e do LEMIA, em especial aos colegas de projeto e de campo.

Aos professores e colegas do PPG em Biologia, por todo apoio e conversas ao longo dos anos.

À UNISINOS e seus funcionários.

Ao CNPq e CAPES pelo apoio financeiro.

*“Research is to see what  
everybody else has seen, and to  
think what nobody else has  
thought”*

*Dr. Albert Szent-Gyorgyi*

## RESUMO

As áreas úmidas são ecossistemas de alta diversidade biológica e estão entre os ecossistemas mais produtivos da Terra, com enorme importância ecológica e social para a humanidade. Mesmo assim, as áreas úmidas são um dos ecossistemas mais ameaçados do planeta pelas atividades humanas. Alterações no hidroperíodo natural e na frequência de inundações são fatores que alteram a integridade desses ecossistemas, principalmente em áreas úmidas menores e intermitentes. As comunidades de aranhas estão presentes em uma grande diversidade de ambientes, incluindo áreas úmidas, constituindo diferentes guildas alimentares, que estão relacionadas com a complexidade do ecossistema. O objetivo geral deste estudo foi analisar os padrões espaciais e temporais de diversidade em comunidades de aranhas em áreas úmidas com diferentes hidroperíodos e distintas localidades no sul do Brasil. Foram realizadas quatro coletas em um total de 12 áreas úmidas na região dos campos de cima da serra e duas coletas em um total de 24 áreas úmidas nos biomas Mata Atlântica e Pampa. Os principais resultados obtidos foram: 2549 indivíduos distribuídos em 14 famílias de aranhas foram coletados nas áreas úmidas dos Campos de Cima da Serra e dos diferentes biomas; o hidroperíodo e a heterogeneidade de habitat afetam a comunidade de aranhas, considerando a diversidade de morfoespécies e de guildas; houve um padrão de distribuição latitudinal das comunidades de aranhas com uma maior diversidade de aranhas em áreas úmidas da Mata Atlântica. Assim, esses resultados demonstram que as aranhas podem funcionar como organismos indicadores para esses ecossistemas ameaçados. Logo, esses dados podem fornecer uma informação importante no futuro para a conservação de áreas úmidas.

**Palavras-chave:** biodiversidade, aranhas, latitude, heterogeneidade de habitat, hidroperíodo.

## ABSTRACT

Wetlands are ecosystems of high biological diversity and are among the most productive ecosystems on Earth, with enormous ecological and social importance for humanity. Even so, wetlands are one of the planet's most endangered ecosystems by human activities. Changes in natural hydroperiod and flood frequency are factors that alter the integrity of these ecosystems, especially in smaller and intermittent wetlands. Spider communities are present in a wide variety of environments, including wetlands, constituting different food guilds, which are related to the complexity of the ecosystem. The general objective of this study was to analyze spatial and temporal patterns of diversity in spider communities in wetlands with different hydroperiods and different regions in southern Brazil. Sampling was done four times in a total of 12 wetlands in the region of the highlands and two times in a total of 24 wetlands in the Atlantic Forest and Pampa Biomes. The main results were: A total of 2549 individuals were collected from 14 families of spiders in the wetlands from the highlands and from the different Biomes; The hydroperiod and habitat heterogeneity affect the community of spiders, considering the diversity of morphospecies and guilds. There was a pattern of latitudinal distribution of spider communities with a higher diversity of spiders in wetlands of the Atlantic Forest. Thus, these results demonstrate that spiders can act as indicator organisms for these endangered ecosystems. Therefore, this data may provide important information in the future for the conservation of wetlands.

**Key words:** biodiversity, spiders, latitude, habitat heterogeneity, hydroperiod.

## LISTA DE FIGURAS

### CAPÍTULO 1

Figure 1. Total abundance of adult and juvenile spiders between the different types of habitat structure (L – Low, I – Intermediate, H – High) in highland ponds in southern Brazil. Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values .....28

Figure 2. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of spider composition among all areas. Wetland habitat structures types (L – Low, I – Intermediate, H – High) were fit onto ordination result. Adult species are indicated with acronyms. Juvenile are indicates with family names. Stress = 0.12. ....29

Figure 3. Relative contributions of species turnover ( $\beta$ -simpson) and nestedness ( $\beta$ -nestedness) for total beta-diversity, in the six groups of pairwise comparisons: low–low; intermediate – intermediate; high–high; low-intermediate; low-high; intermediate-high. Average overall beta diversity was  $0.6 \pm 0.02$ .....30

Figure 4. Total abundance of adult and juvenile hunting spiders between the different types of habitat structure in southern Brazil (L - Low, I - Intermediate, H - High). Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values .....31

Figure 5. Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of hunting spider families' composition among all areas in Southern Brazil. Wetland habitat structures (L – Low, I – Intermediate, H – High) were fit onto ordination result. Stress = 0.02 ..31

Figure 6. Total abundance of adult and juvenile web-builder spiders between the different types of habitat structure in southern Brazil (L - Low, I - Intermediate, H - High). Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values .....33

### CAPÍTULO 2

Figure. 1 Abundance of spiders throughout sampling dates in wetlands with different hydroperiods in Southern Brazil .....57



Figure 2. Average abundance of hunter spiders among the different hydroperiods (S - Short, M - Medium, L - Long) in wetlands of southern Brazil. ....58

Figure 3. Beta diversity of hunting spiders among the different hydroperiods (S - Short, M - Medium, L - Long) in wetlands of southern Brazil. The differences in the dispersions of each group represent differences in the community structure between the samples within each sampling date .....59

Figure 4. Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordination for the spider morphospecies sampled from 12 wetlands (Stress = 12.0). Each polygon represents the sample boundaries of the same hydroperiod. Hydroperiods: Black = Short; Gray = Medium; Light gray = Long.....60

Figures 5a e 5b. Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordinations of all sample units obtained in the twelve wetlands for hunting spiders (a) and weavers (b) (Stress = 9.3 e 5.1). Each point represents a wetland in a sampling date and hydroperiod groups are encircled in ellipses based on standard errors with 99% confidence limits. The arrows show the significant variation in the structure of the spider communities over time (September 2013, November 2013, February 2014 and April 2014), and indicate the direction of maximum change. Hydroperiods: Circles = Long; Triangle = Medium; Cross = Short.....61

Figure S1. PCA with the climatic variables for each month from September 2012 to April 2014 .....63

### CAPÍTULO 3

Figura 1. Área de estudo (círculos) na planície costeira do sul do Brasil considerando os biomas Mata Atlântica e Pampa e área de Transição. As 24 áreas úmidas e a posição aproximada para cada componente da diversidade total são mostrados:  $\alpha$  (dentro de áreas úmidas),  $\beta_1$  (entre as áreas úmidas),  $\beta_2$  (entre as regiões),  $\beta_3$  (entre os biomas).....83

Figura 2. Relação entre abundância e latitude em todas as áreas úmidas na planície costeira do sul do Brasil considerando os biomas Mata Atlântica e Pampa .....84

Figura 3. Resultados da partição da diversidade beta geral (Sorensen), e dos componentes de substituição e aninhamento da diversidade beta para aranhas amostradas nos diferentes biomas. As barras representam os escores z resultantes da comparação com 10 000 comunidades simuladas, usando o método R1 para restringir a matriz nula. Um maior escore z representa um maior valor para a faceta da

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                         |    |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| diversidade beta do que o esperado pelo acaso e vice-versa. A significância dos escore z é indicada com asteriscos. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                | 85 |
| Figure 4. Distribuição das 12 famílias de aranhas de acordo com o escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) em uma dimensão. Os tons de cinza das barras correspondem aos escores do CP 1, que estão relacionados à heterogeneidade macroclimática. Cores mais escuras estão associadas a maiores valores do CP 1 e cores mais claras estão associadas a menores valores do CP 1. Os valores são coeficientes de correlação entre cada variável macroclimática e o CP 1. No topo do gráfico, os valores do eixo 1 do NMDS. .... | 86 |
| Figure 5. Distribuição das 12 famílias de aranhas de acordo com os valores de latitude. Os tons de cinza das barras correspondem aos escores do CP 1, que estão relacionados à heterogeneidade macroclimática. Cores mais escuras estão associadas a maiores valores do CP 1 e cores mais claras estão associadas a menores valores do CP 1. Os valores são coeficientes de correlação entre cada variável macroclimática e o CP 1. No topo do gráfico, os valores de latitude. ....                                                    | 87 |

## LISTA DE TABELAS

### CAPÍTULO 1

|                                                                                                                                                                                                                                                                                          |    |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Table 1. Total numbers of morphospecies of spiders that were found in ponds with different habitat structures along all samples in Southern Brazil. (web spinners: orb weavers - ORB and space web sheet builders – SPW; hunters: hunting runners – HUR, ambushers/stalkers – AMB). .... | 34 |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

### CAPÍTULO 3

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                      |    |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Tabela 1. Partição da diversidade beta total de comunidades de aranhas considerando valores observados e esperados. Os resultados em negrito indicam que a diversidade observada é significativamente diferente da esperada em uma distribuição aleatória. S = riqueza de espécies, H' = diversidade de Shannon..... | 88 |
|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|

## SUMÁRIO

|                                                                                                                                                       |    |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|----|
| <b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....                                                                                                                         | 1  |
| Objetivos .....                                                                                                                                       | 7  |
| Referências Bibliográficas .....                                                                                                                      | 8  |
| <b>CAPÍTULO 1 - HABITAT STRUCTURE DETERMINES SPIDER DIVERSITY<br/>IN HIGHLAND PONDS</b> .....                                                         | 12 |
| Abstract .....                                                                                                                                        | 13 |
| Introduction .....                                                                                                                                    | 14 |
| Materials and methods .....                                                                                                                           | 15 |
| Results .....                                                                                                                                         | 18 |
| Discussion .....                                                                                                                                      | 20 |
| Acknowledgments .....                                                                                                                                 | 22 |
| References .....                                                                                                                                      | 23 |
| Figures and Tables .....                                                                                                                              | 27 |
| <b>CAPÍTULO 2 - DIVERSITY PATTERNS OF SPIDER COMMUNITIES IN<br/>HIGHLAND WETLANDS IN A CLIMATE CHANGE SCENARIO</b> .....                              | 35 |
| Abstract .....                                                                                                                                        | 35 |
| Introduction .....                                                                                                                                    | 36 |
| Methods.....                                                                                                                                          | 38 |
| Results .....                                                                                                                                         | 43 |
| Discussion .....                                                                                                                                      | 45 |
| References .....                                                                                                                                      | 49 |
| Figures.....                                                                                                                                          | 57 |
| <b>CAPÍTULO 3 - ESTRUTURA E COMPOSIÇÃO DE COMUNIDADES DE<br/>ARANHAS EM ÁREAS ÚMIDAS COSTEIRAS SUBTROPICAIS EM UM<br/>GRADIENTE LATITUDINAL</b> ..... | 64 |
| Resumo.....                                                                                                                                           | 64 |
| Introdução .....                                                                                                                                      | 65 |
| Metódos.....                                                                                                                                          | 68 |
| Resultados .....                                                                                                                                      | 73 |
| Discussão.....                                                                                                                                        | 75 |
| Referências .....                                                                                                                                     | 78 |
| Figuras e Tabelas.....                                                                                                                                | 85 |
| <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....                                                                                                                     | 91 |

## INTRODUÇÃO GERAL

### *Estrutura de comunidades*

O entendimento de processos espaciais na estruturação de comunidades é o ponto central de muitos trabalhos em ecologia (BROWN, 2003; COTTENIE, 2005; SUTHERLAND et al., 2013). A explicação relacionada à distribuição das espécies, fundamentada em variáveis ambientais e interações ecológicas avaliadas ao longo do espaço, é uma abordagem que se utiliza de dados de comunidades e reflete o funcionamento dos ecossistemas (COTTENIE, 2005). A partir desse tipo de conhecimento, é possível analisar e prever futuros impactos ambientais negativos sobre a biodiversidade (HEINO et al., 2009). Assim, os padrões ecológicos relacionados à estrutura de comunidades podem ser explicados por diferentes fatores ambientais que variam conforme a escala espacial.

A heterogeneidade ambiental e a limitação por dispersão de espécies são consideradas como os principais fatores que afetam a biodiversidade de espécies em escalas espaciais locais e regionais (HERBEN & GOLDBERG, 2013). Diferenças implícitas na heterogeneidade ambiental também podem explicar as diferenças de diversidade entre regiões. Ao longo de gradientes ambientais maiores, com uma maior variação nas condições ambientais é esperada uma maior variação na composição das espécies (STEIN et al., 2014). Há um maior efeito de filtros ambientais em habitats locais, onde certas condições podem favorecer determinadas espécies em função da heterogeneidade ambiental (STEIN et al., 2014). Em situações onde haja interesse na relação entre diversidade de espécies e heterogeneidade de habitat é importante selecionar um sistema modelo com distâncias espaciais pequenas, mas alta variação nas

condições de habitat entre os locais dentro de cada região. Adicionalmente, grandes distâncias espaciais entre locais dentro de uma região podem levar a uma maior variação na composição das espécies, pois a limitação da dispersão possui um papel cada vez mais importante com o aumento das distâncias geográficas (HEINO, 2012). Muitos estudos abordam a relação e a importância de fatores regionais e locais na distribuição das comunidades biológicas (JOHNSON & GOEDKOOP, 2002; HEINO et al., 2003; STENDERA & JOHNSON, 2005; ROBSON et al., 2005). Enquanto os fatores locais são aqueles relacionados à diferenciação de nicho e às interações entre espécies, tais como predação e competição, os fatores regionais incluem mecanismos associados à capacidade de dispersão de indivíduos entre comunidades locais (CLARKE et al., 2010).

A diversidade regional ou gama ( $\gamma$ ) é composta pela diversidade alfa ( $\alpha$ ) e beta ( $\beta$ ), e representa o conjunto de espécies de uma região. A dissimilaridade na composição de espécies é utilizada como uma medida de diversidade beta, permitindo reconhecer os principais fatores que influenciam a variação das comunidades biológicas em diferentes escalas espaciais (LEGENDRE et al., 2005; RICOTTA & BURRASCANO, 2008; TERLIZZI et al., 2009). Assim, uma maneira de compreender os fatores que determinam a diversidade de espécies em diferentes escalas espaciais é investigar simultaneamente a diversidade beta e a relação entre diversidade local e regional (LEGENDRE et al., 2005). Estudos em escalas regionais amplas são escassos (COTTENIE, 2005). Entretanto, padrões locais e regionais estruturadores de comunidades podem estar operando distintamente em diferentes regiões geográficas. Fatores ambientais em grande escala, incluindo as características climáticas, podem primeiro selecionar os organismos que têm características biológicas correspondentes e então esses conjuntos são posteriormente ordenados por fatores de menor escala (FINN

& POFF, 2005). Visto isso, é importante enfatizar as explicações para a ‘montagem’ de comunidades. Por ‘montagem’ de comunidades, se quer dizer como as espécies, a partir de um conjunto regional, podem colonizar e interagir para formar as comunidades locais. Embora ainda haja um amplo debate sobre os detalhes dessa terminologia, os processos que operam em uma variada gama de escalas espaço-temporais são considerados de grande relevância. Assim, as espécies são selecionadas através de sucessivos filtros ambientais, de acordo com o gradiente espacial (BONADA et al., 2005). Consequentemente, como já citado, em larga escala os fatores ambientais primeiro selecionam os organismos com características biológicas similares, que são subsequentemente classificados por fatores de menor escala, tais como as características do habitat, e assim formam diferentes grupos de espécies.

### *Áreas úmidas*

O termo “área úmida” é utilizado para descrever uma grande variedade de ecossistemas aquáticos, mas geralmente se aplica a qualquer área que tenha solos hídricos e a presença de vegetação hidrofílica adaptada. Esses ecossistemas são caracterizados pela presença de fases secas e alagadas, solos hidromórficos, vegetação aquática e semi-aquática e comunidade animal específica (MITSCH & GOSSELINK, 2000). As áreas úmidas são ecossistemas de alta diversidade biológica (MITSCH & GOSSELINK, 2000) e estão entre os ecossistemas mais produtivos da Terra. Dessa forma, representam uma zona de transição entre o ambiente terrestre e o aquático e, como resultado, há uma grande diversidade de espécies associada a elevadas taxas de produção de biomassa. São ecossistemas com uma ampla heterogeneidade de recursos e refúgios onde há uma alta produtividade que beneficia populações terrestres adjacentes,

de modo que as interações biológicas entre o ecótono aquático–terrestre são numerosas (LIKENS & BORMANN, 1974; MITSCH & GOSSELINK, 2000; WILLIAMS, 2006). Por exemplo, insetos que ao final do seu ciclo de desenvolvimento emergem são recursos consumidos por diversos grupos animais terrestres ou semi-aquáticos (LYNCH et al., 2002). Consequentemente, são alguns dos ecossistemas mais complexos do planeta, com uma grande variedade de espécies animais e vegetais. Independentemente da sua importância ecológica (e recreativa), as áreas úmidas estão a ser destruídas a uma taxa alarmante. Como resultado, muitas espécies de plantas e animais das áreas úmidas permanecem ameaçadas devido a esta perda de habitat (MITSCH & GOSSELINK, 2000).

A disponibilidade dos recursos hídricos é um aspecto importante para a sustentabilidade de uma região (TAYLOR et al., 1995). Armazenamentos de água, proteção contra enchentes, recarga e descarga de aquíferos, purificação da água, produção de grãos, energia e recreação são algumas das muitas funções e valores que estes ecossistemas possuem. Se hoje em dia formos capazes de entender as respostas das comunidades aquáticas frente à alterações nesses ambientes, seremos capazes de prever, gerenciar e minimizar os impactos negativos de mudanças do clima nas comunidades aquáticas e nos ecossistemas (HEINO et al., 2009). O regime hídrico, que inclui a frequência, a duração e a intensidade de inundações em ambientes aquáticos tem uma influência fundamental na estrutura e na diversidade das comunidades aquáticas (WILLIAMS, 2006). O hidroperíodo, ou seja, o tempo em que um ambiente está inundado, pode influenciar diretamente quais espécies são capazes de ocorrer, limitando a duração dos ciclos de vida e alterando a importância relativa das interações bióticas que estruturam a comunidade, sendo o parâmetro hidrológico mais influente em ambientes temporários (WILLIAMS, 2006). As alterações no hidroperíodo dos

ecossistemas aquáticos podem influenciar de diferentes formas as espécies. Perturbações relacionadas a inundações e secas nos ecossistemas aquáticos poderiam exercer um efeito positivo sobre as espécies generalistas, mais tolerantes a tais alterações por sua capacidade de adaptação. Alguns estudos apontam um aumento na importância relativa das interações bióticas durante ciclos de inundação e seca, já que o número de espécies que colonizam as áreas úmidas após a inundação pode aumentar ao longo do tempo, e assim, influenciar o número de interações bióticas (WILLIAMS, 2006; O'NEILL & THORP, 2014). Assim, a ocorrência de uma fase seca pode ser considerada adversa para a biota de áreas úmidas temporárias (BROCK et al., 2003).

Há uma estimativa que existam 277,400,000 áreas úmidas com menos de 1 ha. de área e 24,120,000 variando de 1 a 10 hectares, representando assim mais de 90% dos 304 milhões de ambientes lênticos globais (DOWNING et al., 2006). As áreas úmidas, de maneira geral, podem ser afetadas negativamente em situações onde há a redução do hidroperíodo, elevação da temperatura e maior intensidade de chuva. Alterações no hidroperíodo natural e na frequência de inundações são fatores que alteram a integridade desses ecossistemas, principalmente em áreas úmidas menores e intermitentes (TARR et al., 2005). O aumento de temperatura é uma grande preocupação para as áreas úmidas do Sul do Brasil. Aproximadamente 72% das áreas úmidas do Sul do Brasil são pequenas e muitas delas intermitentes (MALTCHIK et al., 2003). O aumento da temperatura afeta diretamente processos biológicos, tais como fotossíntese, respiração e transpiração. Além disso, o aumento da temperatura elevará as taxas de evaporação, intensificando processos de eutrofização, dinâmica de gases e nutrientes, salinização e dispersão de espécies provenientes de climas mais quentes. O aumento de temperatura previsto pelo IPCC para a região Sul do Brasil (entre 1,7 e 3,9 °C em 100 anos) (IPCC, 2007) pode fazer com que muitas espécies do bioma Mata Atlântica (bioma mais quente) se dispersem ou já estejam



se dispersando para o bioma Pampa (bioma mais frio). Essa dispersão pode trazer ou estar trazendo consequências sérias para o bioma Pampa no Sul do Brasil, bioma brasileiro exclusivo do Rio Grande do Sul e rico em espécies endêmicas e ameaçadas de extinção e com baixo grau de conservação (menos de 0,5% das áreas campestres do Rio Grande do Sul estão protegidas em áreas de proteção integral (OVERBECK et al., 2007). Nesse contexto, maiores hidroperíodos permitem que os organismos aquáticos completem seu ciclo de vida e assim proporcionam mais tempo para a colonização e sucessão (KIFLAWI, et al., 2003). Áreas úmidas são bem delimitadas como entidades ecológicas na paisagem, estes locais contemplam sistemas ideais para testar como variáveis ambientais podem facilitar ou excluir certos grupos de invertebrados, filtrando o conjunto potencial de espécies (JEFFRIES, 2008; RUHÍ et al., 2013).

### *Aranhas*

As aranhas, membros da ordem Araneae, são a sétima ordem mais diversa de animais e formam um grupo diverso e pouco compreendido de artrópodes (CARDOSO et al., 2011). É estimado que há pelo menos 46 000 espécies conhecidas, e uma grande quantidade ainda não descrita (WORLD SPIDER CATALOG 2017). As aranhas estão presentes em numerosos ecossistemas, com diversas condições de habitat, e são importantes predadores invertebrados, sendo uma parte essencial de teias alimentares (CARDOSO et al., 2011). Há um elevado número de estudos sobre aranhas em habitats terrestres, mas pouco se sabe sobre seu papel nos ecossistemas aquáticos. Alguns estudos mostram que espécies de aranhas tem um papel essencial na transferência de energia nesses sistemas e desempenhem papéis importantes, tanto predadores como presas (CRISTOFOLI et al., 2012, SANZONE et al., 2002). No entanto, no que se

refere ao potencial impacto das aranhas em ecossistemas de transição como as áreas úmidas existem poucas informações disponíveis. As aranhas exibem uma variedade de níveis de especialização ecológica, o que pode influenciar a sensibilidade das espécies ao clima. Atualmente, no entanto, existe apenas uma pequena quantidade de literatura publicada sobre aranhas em habitats de áreas úmida. Considerando as características das comunidades de aranhas, como a sensibilidade a microclimas e a diferentes habitats, é provável que possam responder à variação de condições meteorológicas, devido a efeitos diretos do clima e mudanças na abundância e diversidade de suas presas por efeito de alterações climáticas (KOZLOV et al., 2013).

## OBJETIVOS

Esta tese tem o objetivo de enriquecer a base de estudos ecológicos contemplando a diversidade de comunidades de aranhas, com principal ênfase à diversidade presente em áreas úmidas, e processos ecológicos relacionados à heterogeneidade de habitat e ao hidroperíodo, e o efeito de distúrbios. A tese é composta por três capítulos, a fim de facilitar a publicação dos resultados obtidos em três artigos científicos. No **Capítulo 1** avaliei as características de comunidades de aranhas e suas respostas à heterogeneidade do habitat em áreas úmidas. No **Capítulo 2**, avaliei as características de comunidades de aranhas e suas respostas ao hidroperíodo em áreas úmidas. No **Capítulo 3** utilizei áreas úmidas em um gradiente latitudinal com a intenção de verificar se a dissimilaridade entre as comunidades de aranhas aumenta com o aumento da distância. Além disso, avaliei possíveis impactos de mudanças climáticas com base em dados macroclimáticos do bioma Mata Atlântica e do bioma Pampa.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

BONADA, N.; ZAMORA-MUNOZ, C.; RIERADEVALL, M.; PRAT, N. Ecological and historical filters constraining spatial caddisfly distribution in Mediterranean rivers. **Freshwater Biology**, v.50, n.5, p.781-797, 2005. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2427.2005.01357.x/abstract>>.

BROCK, M.; NIELSEN, D.; SHIEL, R.; GREEN, J.; LANGLEY, J. Drought and aquatic community resilience: the role of eggs and seeds in sediments of temporary wetlands. **Freshwater Biology**, v. 48, n. 7, p. 1207-1218, 2003. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2427.2003.01083.x/full>>.

BROWN, B. Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities. **Ecology Letters**, v. 6, n. 4, p. 316-325, 2003. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1461-0248.2003.00431.x/abstract>>.

CARDOSO, P.; PEKÁR, S.; JOCQUÉ, R.; CODDINGTON, J. Global Patterns of Guild Composition and Functional Diversity of Spiders. **PLOS ONE**, v. 6, n. 6, p. e21710, 2011. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0021710>>.

CLARKE, A.; MAC NALLY, R.; BOND, N.; LAKE, P. BIODIVERSITY RESEARCH: Conserving macroinvertebrate diversity in headwater streams: the importance of knowing the relative contributions of  $\alpha$  and  $\beta$  diversity. **Diversity and Distributions**, v. 16, n. 5, p. 725-736, 2010. Disponível em: <<http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=US201301879992>>.

COTTENIE, K. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. **Ecology Letters**, v. 8, n. 11, p. 1175-1182, 2005. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1461-0248.2005.00820.x/abstract>>.

CRISTOFOLI, S.; MAHY, G.; KEKENBOSCH, R.; LAMBEETS, K. Spider communities as evaluation tools for wet heathland restoration. **Ecological Indicators**, v. 10, n. 3, p. 773-780, 2010. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0021710>>.

DOWNING, J.; PRAIRIE, Y.; COLE, J. et al. The global abundance and size distribution of lakes, ponds, and impoundments. **Limnology and Oceanography**, v. 51, n. 5, p. 2388-2397, 2006. Disponível em: <[http://www.aslo.org/lo/pdf/vol\\_51/issue\\_5/2388.html](http://www.aslo.org/lo/pdf/vol_51/issue_5/2388.html)>.

FINN, D.; POFF, N. Variability and convergence in benthic communities along the longitudinal gradients of four physically similar Rocky Mountain streams. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 2, p. 243-261, 2005. Disponível em: <[https://rydberg.biology.colostate.edu/poff/Public/poffpubs/Finn2005\(FreshBio\).pdf](https://rydberg.biology.colostate.edu/poff/Public/poffpubs/Finn2005(FreshBio).pdf)>.

HEINO, J.; MUOTKA, T.; PAAVOLA, R. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, n. 3, p. 425-434, 2003. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00711.x/abstract>>.

HEINO, J.; VIRKKALA, R.; TOIVONEN, H. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. **Biological Reviews**, v. 84, n. 1, p. 39-54, 2009. Disponível em: <<http://www.webpages.uidaho.edu/envs501/downloads/Heino%20et%20al.%202009.pdf>>.

HEINO, J. The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. **Biological Reviews**, v. 88, n. 1, p. 166-178, 2012. Disponível em: <<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/pubmed/22937892>>.

HERBEN, T.; GOLDBERG, D. Community assembly by limiting similarity vs. competitive hierarchies: testing the consequences of dispersion of individual traits. **Journal of Ecology**, v. 102, n. 1, p. 156-166, 2013. Disponível em: <<https://experts.umich.edu/en/publications/community-assembly-by-limiting-similarity-vs-competitive-hierarch>>.

IPCC. Climate Change 2007: Synthesis Report AR4. **International Panel on Climate Change**, 2007.

JEFFRIES, M. The spatial and temporal heterogeneity of macrophyte communities in thirty small, temporary ponds over a period of ten years. **Ecography**, v. 31, n. 6, p. 765-775, 2008. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.0906-7590.2008.05487.x/abstract>>.

JOHNSON, R.; GOEDKOOP, W. Littoral macroinvertebrate communities: spatial scale and ecological relationships. **Freshwater Biology**, v. 47, n. 10, p. 1840-1854, 2002. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2427.2002.00932.x/abstract>>.

KIFLAWI, M.; EITAM, A.; BLAUSTEIN, L. The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, n. 3, p. 447-452, 2003. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1365-2656.2003.00712.x/abstract>>.

KOZLOV, M.; VAN NIEUKERKEN, E.; ZVEREV, V.; ZVEREVA, E. Abundance and diversity of birch-feeding leafminers along latitudinal gradients in northern Europe. **Ecography**, v. 36, n. 10, p. 1138-1149, 2013. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1600-0587.2013.00272.x/abstract>>.

LEGENDRE, P.; BORCARD, D.; PERES-NETO, P. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. **Ecological Monographs**, v. 75, n. 4, p. 435-450, 2005. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1890/05-0549/abstract>>.

LIKENS, G.; BORMANN, F. Linkages between Terrestrial and Aquatic Ecosystems. **BioScience**, v. 24, n. 8, p. 447-456, 1974. Disponível em: <<https://academic.oup.com/bioscience/article-abstract/24/8/447/225047/Linkages-between-Terrestrial-and-Aquatic?redirectedFrom=fulltext>>.

LYNCH, R.; BUNN, S.; CATTERALL, C. Adult aquatic insects: Potential contributors to riparian food webs in Australia's wet-dry tropics. **Austral Ecology**, v. 27, n. 5, p. 515-526, 2002. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1046/j.1442-9993.2002.01208.x/abstract>>.

MALTCHIK, L.; COSTA, E.S.; BECKER, C.G.; OLIVEIRA, A.E. Inventory of wetlands of Rio Grande do Sul (Brazil). **Pesquisas Botânicas**, v. 53, n. 89, p. 100, 2003. Disponível em: <<http://www.ebah.com.br/content/ABAAAfZd4AL/areas-umidas-banhados?part=4>>.

MITSCH, W.GOSSELINK, J. **Wetlands**. 1st ed. New York: Wiley, 2000.

O'NEILL, B.; THORP, J. Untangling food-web structure in an ephemeral ecosystem. **Freshwater Biology**, v. 59, n. 7, p. 1462-1473, 2014. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/fwb.12358/abstract>>.

OVERBECK, G.; MULLER, S.; FIDELIS, A. et al. Brazil's neglected biome: The South Brazilian Campos. Perspectives in Plant Ecology, **Evolution and Systematics**, v. 9, n. 2, p. 101-116, 2007. Disponível em: <<http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1433831907000303>>.

RICOTTA, C. & BURRASCANO, S. Beta diversity for functional ecology. **Preslia**, v. 80, p. 61-71, 2008. Disponível em: <<http://www.preslia.cz/P081Ric.pdf>>.

ROBSON, B.; HOGAN, M.; FORRESTER, T. Hierarchical patterns of invertebrate assemblage structure in stony upland streams change with time and flow permanence. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 6, p. 944-953, 2005. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2427.2005.01376.x/abstract>>.

RUHÍ, A.; BOIX, D.; GASCÓN, S.; SALA, J.; BATZER, D. Functional and Phylogenetic Relatedness in Temporary Wetland Invertebrates: Current Macroecological Patterns and Implications for Future Climatic Change Scenarios. **PLOS ONE**, v. 8, n. 11, p. e81739, 2013. Disponível em: <<http://journals.plos.org/plosone/article?id=10.1371/journal.pone.0081739>>.

SANZONE, D.; MEYER, J.; MARTI, E. et al. Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. **Oecologia**, v. 134, n. 2, p. 238-250, 2002. Disponível em: <<http://ocw.um.es/ciencias/ecologia/ejercicios-proyectos-y-casos-1/sanzone-et-al-03.pdf>>.

SUTHERLAND, W.J. et al. Identification of 100 fundamental ecological questions. **Journal of Ecology**, v. 101, n.1, p. 58-67. 2013. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/1365-2745.12025/abstract>>.

STEIN, A.; GERSTNER, K.; KREFT, H. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, v. 17, n. 7, p. 866-880, 2014. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/ele.12277/abstract>>.

STENDERA, S.; JOHNSON, R. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. **Freshwater Biology**, v. 50, n. 8, p. 1360-1375, 2005. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2427.2005.01403.x/abstract>>.

TARR, T.; BABER, M.; BABBITT, K. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. **Wetlands Ecology and Management**, v. 13, n. 3, p. 321-334, 2005. Disponível em: <<http://link.springer.com/article/10.1007/s11273-004-7525-6>>.

TAYLOR, A.; HOWARD, G.; BEGG, G. Developing wetland inventories in southern Africa: A review. **Vegetatio**, v. 118, n. 1-2, p. 57-79, 1995. Disponível em: <<http://link.springer.com/article/10.1007/BF00045191>>.

TERLIZZI, A.; ANDERSON, M.; BEVILACQUA, S. et al. Beta diversity and taxonomic sufficiency: Do higher-level taxa reflect heterogeneity in species composition? **Diversity and Distributions**, v. 15, n. 3, p. 450-458, 2009. Disponível em: <<http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1472-4642.2008.00551.x/abstract>>.

WILLIAMS, D. **The biology of temporary waters**. 1st ed. Oxford: Oxford University Press, 2006.

WORLD SPIDER CATALOG. **World Spider Catalog**. Natural History Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, version 17.5, 2017.

## CAPÍTULO 1

Este manuscrito foi aceito para publicação na revista *Ecological Research* com co-autoria de Leonardo Maltchik e Everton Nei Lopes Rodrigues. O manuscrito está formatado de acordo com as normas da referida revista.

### **Habitat structure determines spider diversity in highland ponds**

Arthur Cardoso Ávila<sup>1</sup>, Cristina Stenert<sup>1</sup>, Everton Nei Lopes Rodrigues<sup>2</sup>, Leonardo Maltchik<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratório de Ecologia e Monitoramento de Invertebrados Aquáticos, Av. Unisinos, 950, CEP 93022-750, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, UNISINOS, São Leopoldo, Brazil

<sup>2</sup>Laboratório de Diversidade e Sistemática de Arachnida, Av. Unisinos, 950, CEP 93022-750, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, UNISINOS, São Leopoldo, Brazil

<sup>3</sup>Laboratório de Ecologia e Conservação de Ecossistemas Aquáticos, Av. Unisinos, 950, CEP 93022-750, Universidade do Vale do Rio dos Sinos, UNISINOS, São Leopoldo, Brazil

\*Corresponding author: E-mail: maltchik@unisinos.br; Tel.: +55 51 3591 1100; fax: +55 51 3590 8122.

**Abstract** Wetlands (e.g. ponds, meadows) can be found in many landscapes, playing an important role in maintaining regional biodiversity and supporting heterogeneous communities. Spiders are diversified predators that are highly influenced by changes in plant community structure, heterogeneous habitats sustain high spider diversity and abundance. We investigated the characteristics of spider biodiversity in ponds with different habitat structures, by examining patterns across habitats of ponds with different vegetation levels. Sampling took place in four occasions over a year. We compared spider abundance, species richness and composition among ponds including distinct vegetation variables, related to life form, type of leaves, coverage and height. Overall 1,174 individuals (194 adults) of 11 families and 37 morphospecies were sampled. We found mostly expected differences in the manner that communities were structured between different habitats. Thus, higher variability of abundance was explained for higher habitat structure of ponds. We also found differences in species composition between ponds with low emergent vegetation and higher habitat structures. Additionally, spiders were consistently structured more by turnover than nestedness components, with a greater beta diversity of web-builders. Our results suggest varying levels of habitat structures and species substitution shape pond spider communities, depending on habitat heterogeneity and spider guild. Those findings demonstrate the clear role of spatial habitat structure, with more spider species preferring to build webs or actively hunt at vegetated environments on ponds.

**Key words** Araneae, beta diversity, guilds, vegetation structure, wetlands.



## Introduction

Wetlands are important from a local and a regional context, considering that they support a high biodiversity of different taxonomic groups (Rodrigues et al. 2008; Avila et al. 2011; Moreira et al. 2016). Spiders are present in a wide variety of ecosystems, including wetlands (Raizer and Amaral 2001, Cunha et al. 2012). Spiders can be assigned to different guilds, which are related to the complexity of the ecosystem and the resource availability, and constitutes an important ecological component in aquatic and terrestrial food webs (Uetz 1991; Höfer and Brescovit 2001; Akamatsu et al. 2007; Cristofoli et al. 2010; Dias et al. 2010; Rodrigues et al. 2014). Although some species are characterized by active movement in soil and vegetation, with ambush strategies to capture prey, other species have different feeding strategies, building orbicular or three-dimensional webs (Cardoso et al. 2011). According to Nyffeler and Pusey (2014), eight in 109 families of arachnids in the world can capture and eat small fish, and this interaction has been observed in at least 18 species. However, the available information related to the importance of this group in wetland systems is undervalued (Nyffeler and Pusey 2014).

Habitat heterogeneity theory assumes that more structurally complex habitats have a greater diversity of species at the local scale than habitats with less complex structure (Tews et al. 2003; Losos et al. 2010). The wetland habitat heterogeneity is represented mainly by vegetation, water availability and permeability of the substrate (Rypstra 1986; Nentwig 1989; Raizer and Amaral 2001; Bonte et al. 2002). The spider fauna associated with wetlands select habitats depending on the availability of resources, such as greater heterogeneity, availability of food and shelter from predators (Hatley and MacMahon 1980; Raizer and Amaral 2001; Cunha et al. 2012). Some environmental factors, such as high intensity light and susceptibility to wind can also affect spider communities (Baldissera et al. 2004; Rodrigues and Mendonça 2012).

Species differ in relation to their optimal environmental requirements. Environmental filters facilitate or restrict the occurrence of certain species in different communities of a region (Guisan and Zimmermann 2000; Kiflawi et al. 2003; Hillerislambers et al. 2012). There is also the influence of stochastic processes, according to this premise within a homogeneous space, all species are functionally similar and are strongly influenced by their dispersion limit (Ulrich 2004; Soininen et al. 2007). Environmental changes (e.g. drought, habitat loss) modify the patterns of

coexistence of species with direct or indirect effects on the local and regional diversity (Boix et al. 2004). The variation of the community composition between areas (beta diversity), can be expressed by species replacement (turnover) or by differences in species richness between areas (nestedness) in a regional context (Legendre et al. 2005; Baselga 2010).

Wetlands are ecosystems of high productivity, habitat diversity and biodiversity (Batzer and Baldwin 2012, Batzer and Sharitz 2014). Despite this importance, the agricultural expansions have exerted strong influences on the structure and function of wetlands (Dudgeon et al. 2006). The agricultural expansions have simplified and deteriorated the local habitat, declining the wetland regional biodiversity (Dudgeon et al. 2006; Batzer and Baldwin 2012). Wetlands can offer inconspicuous stratified gradients, with both vertical and horizontal heterogeneity (Mitsch and Gosselink 2000). A high local diversity of spiders may be found in wetlands, mainly by the availability of prey and by the predatory behavior of spiders, with various strategies of foraging (Buchholz 2010). This local diversity can contribute to an increase of regional diversity due to a high dissimilarity in species composition between different types of wetland habitats (Oertli et al. 2002; Williams 2006). The objectives of this study were: (i) to assess the richness, abundance and species composition of spiders in highland ponds; and (ii) to compare beta diversity patterns of spiders between ponds with different habitat structure. Our hypothesis were: (i) ponds with higher habitat structure have greater richness and abundance of spiders and different composition than ponds with lower habitat structure; (ii) spider with greater mobility (hunting runner ground spiders) will be found mainly in ponds with low habitat structure; (iii) web-builders spiders will be found mainly in ponds with high habitat structure; and (iv) ponds with high habitat structure will have greater beta diversity than ponds with low habitat structure.

## **Materials and methods**

### **Study area**

The study was conducted in the Southern Plateau Region in southern Brazil (altitude 1.200 m). The local vegetation consists of grasslands with predominance of grasses, sedges, rushes and the Mixed Rain Forest (Araucaria forest), belonging to the Atlantic Forest Biome. The climate is classified as temperate superhumid (Maluf 2000). The

average annual temperature is 14.5°C, and freezing temperatures can occur between April and November. The average annual precipitation ranges 1500-1700 mm, without a dry season well defined (Rambo 2000). The wetlands in this region are small with its hydrological regime strongly influenced by precipitation and local evaporation models.

#### Data collection and processing

A total of twelve ponds were selected to our study. The predominant structures of habitat of studied ponds were characterized mainly by emerging plants and graminoids. The pond areas were about 1 ha and distant from each other at least 2.000 m to minimize the effect of spatial autocorrelation. Each pond was sampled in four occasions over a year (September and November 2013 and February and April 2014). The sampling periods were in the end of winter and early spring (September 2013 and November 2013), late summer and early fall (February 2014 and April 2014).

Pond habitats were evaluated through the spatial vegetation structure (dense or sparse). The aquatic vegetation of each wetland was identified using the following criteria: (i) life form (shrubs, herbs and grasses), (ii) type of leaves (narrow and broad emergent leaves), (iii) percentage of coverage by dominant conspicuous species and (iv) height classes. Four ponds of each three habitat structure were selected: (i) low and homogeneous emergent vegetation, with narrow leaves, composed of species of grasses and sedges with average height less than 30 cm; (ii) intermediate emergent vegetation, mainly graminoids, non-woody, with narrow or broad leaves, composed of species of grasses, rushes and herbaceous plants with average height greater than 30 cm and less than 60 cm; (iii) high emergent vegetation, narrow or broad leaves, composed of species of grasses and shrubs with average height higher than 60 cm (Brose 2003; Karunaratne et al. 2006; Buchholz and Schröder 2013).

In each pond, five random samples (1m<sup>2</sup>) were carried using a sampling device adapted by Raizer and Amaral (2001) and Cunha et al. (2012). The delimitation of the sampling area was through a PVC floating square of 1m<sup>2</sup> connected to an iron frame of the same size with a nylon screen of 60 cm to prevent the escape of spiders. After the manual collection of all the visible individuals inside the square, 25 sweeps were performed with a frame dipnet, to increase the efficiency in capturing not visible spiders. A spray bottle containing alcohol and water (70%) was used to sample possible escaping spiders. The spiders sampled were preserved in 80% ethanol for subsequent

identification in the laboratory. The spiders were identified to the lowest possible taxonomic level. The juveniles were identified only to family level, as the identification at lower level needs mature adults with developed sexual characters. The abundance of spiders was considered as the total number of individuals per pond. The species richness of spiders was considered as the total number of adult morphospecies. The families of juvenile and adult spiders were classified into different guilds (according Rodrigues and Mendonça 2012): web spinners: (i). orb weavers - ORB (construct bidimensional webs) and (ii). space web sheet builders - SPW (construct tridimensional webs); hunters: (i). hunting runners - HUR (search and hunt their prey actively) and (ii). ambushers/stalkers - AMB (do not build webs but sit-and-wait for their prey).

### Data analyses

The habitat structure, represented by the vegetation types, was considered as an independent variable. Spider maturity (two levels: juvenile and adult) were considered for the taxonomic structure, data on immature spiders are used only for abundance and the total number of individuals present in each family was considered for guilds. The spiders were grouped in hunting spiders (HUR + AMB) and weaver spiders (ORB + SPW) due to the low number of individuals sampled from two guilds (AMB e SPW). The differences in the total number of individuals of each guild, species richness, Simpson's diversity index and Pielou's evenness index, between the different habitat structures were evaluated by Generalized Linear Models (GLMs). The Poisson model was used for counting data and Gaussian models to identity link function to the indexes. Count data were transformed using the square root to ensure the homogeneity of variances and linearity of the data. In case of overdispersion, standard errors in data were corrected using a quasi-Poisson model (Zuur 2009).

Differences in the species and guild composition were analyzed by Non-metric Mutidimensional Scaling (NMDS), using sampling dates as blocking factors. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) were used to validate significant differences between the habitat structures, under the dissimilarity index of Bray-Curtis. Analysis of multivariate homogeneity of groups dispersions were used to test for differences in homogeneity of variances (PERMDISP, Anderson 2006), considering the centroids of each group (habitats). The tests were performed based on Euclidean distance, the mean distance to the centroid was considered as a habitat

heterogeneity measure for each pond. Pairwise comparisons with the mean dispersion values of the groups were performed using Tukey test.

The partition of beta diversity of species in turnover ( $\beta_{sim}$  – Simpson pairwise dissimilarity) and nestedness components ( $\beta_{nes}$  – Nestedness–resultant dissimilarity) was calculated according to the methodology proposed by Baselga (2010). The values of  $\beta_{sim}$  and  $\beta_{nes}$  of all areas were divided into six groups, according to the pond habitat structure: (i) pairs of ponds with low habitat structure; (ii) pairs of ponds with intermediate habitat structure; (iii) pairs of ponds with high habitat structure; (iv) pairs of ponds with low and intermediate habitat structure (v) pairs of ponds with low and high habitat structure, and (vi) pairs of ponds with intermediate and high habitat structure. Additionally, the values within and between groups were compared using paired t-tests. Indicator species analysis was performed to determine which species (or families) discriminated the different habitat structures (Dufrêne and Legendre 1997). All analyzes were performed in R program (R Core Team 2015) using the packages *vegan* (Oksanen et al. 2015), *labdsv* (Roberts 2007) and *betapart* (Baselga and Orne 2012).

## Results

### Taxonomic structure

A total of 1 174 individuals (194 adults) of 11 families and 37 morphospecies were sampled. Lycosidae (38.16%), Tetragnathidae (31.43%) and Araneidae (13.12%) were the dominant families. The dominant morphospecies were *Sphecozone ignigena* (29 individuals), *Tetragnatha* aff. *pallescens* (28), *Diapontia uruguayensis* (25), *Glenognatha lacteovittata* (14), *Erigoninae* sp. (13) and *Tetragnatha* sp. 2 (12) (Table 1). A total (adults + juveniles) of 487 individuals were found in ponds with high emergent vegetation, 464 in ponds with intermediate emergent vegetation and 223 in ponds with low emergent vegetation. Fifteen morphospecies were represented by a single individual (singleton) in the studied wetlands.

The abundance was different between the habitat structures ( $Z = -3.717$ ;  $P < 0.01$ ), and it was lower in ponds with low emergent vegetation than ponds with intermediate and high emergent vegetation ( $P < 0.01$ ) (Fig. 1). Regarding the juvenile spiders, the pattern of variation in abundance was similar to that found in the total

community ( $Z = 35.85$ ;  $P < 0.01$ ). The abundance of adults ( $Z = -0.68$ ;  $P = 0.51$ ), Simpson diversity index ( $Z = -0.08$ ;  $P = 0.94$ ), evenness ( $Z = 0.5$ ;  $P = 0.62$ ) and richness ( $Z = -0.91$ ;  $P = 0.39$ ) of adult spiders did not differ among the different habitat structures.

The composition of adults and juveniles, and juveniles separately, varied among the habitat structures, especially between ponds with low emergent vegetation and the two other habitat structures ( $F_{2,45} = 1.52$ ;  $P = 0.01$ ;  $F_{2,45} = 1.68$ ;  $P = 0.01$ , respectively) (Fig. 2). However, the composition of adult spiders did not differ among habitats with different structures ( $F_{2,39} = 0.9$ ;  $P = 0.54$ ). The species *Glenognatha lacteovittata* was associated with high emergent vegetation ( $IV = 0.32$ ;  $P < 0.01$ ) and juvenile of lycosids were more associated with intermediate emergent vegetation ( $IV = 0.48$ ;  $P = 0.05$ ).

The beta diversity indicated by the mean distance from the centroid, considering adults and juveniles, and juveniles separately, differed among ponds with different habitat structures - the highest dispersion values occurred between ponds with high and low emergent vegetation (PERMDISP,  $F_{2,45} = 3.61$ ;  $P = 0.03$ ;  $F_{2,45} = 3.66$ ;  $P = 0.03$ , respectively). The turnover component of beta diversity was higher than the nestedness component between ponds with low ( $\beta_{sim} = 0.4$ ; low-low;  $t = 2.27$ ;  $P = 0.03$ ), intermediate ( $\beta_{sim} = 0.43$ ; intermediate - intermediate;  $t = 3.15$ ;  $P < 0.01$ ), and high emergent vegetation ( $\beta_{sim} = 0.44$ ; high-high;  $t = 3.41$ ;  $P < 0.01$ ). Among the ponds with different pairs of habitat structures, the turnover component was higher than the nestedness component between all possible pairs ( $\beta_{sim} = 0.41$ ; low-intermediate:  $t = 5.23$ ;  $P < 0.01$ ;  $\beta_{sim} = 0.42$  low-high:  $t = 4.53$ ;  $P < 0.01$ ;  $\beta_{sim} = 0.51$  intermediate-high:  $t = 8.35$   $P < 0.01$ ) (Fig. 3).

## Guilds

The guild of web-builders had the highest number of adult individuals (67%), orb weavers (ORB) (38%) and space web sheet builders (SPW) (29%). The hunters were less representative (33%), with 26% of hunting runners (HUR) and 6% of ambushers/stalkers (AMB). Considering families of adults and juveniles, the dominant spider guild was the weavers (52%), followed by hunting (48%), ORB (45%), HUR (44%), SPW (7%) and AMB (4%).

The hunter guild prevailed in ponds with intermediate emergent vegetation and comprised 48% of the individuals sampled. The web-builders represented 47% of the

individuals sampled in ponds with high emergent vegetation. The abundance of hunting spiders varied among the different habitat structures ( $Z = 17.34$ ;  $P < 0.01$ ), and it was lower in ponds with low emergent vegetation than ponds with high emergent vegetation (Fig. 4). The composition of hunting spider families was different mainly between ponds with low emergent vegetation and the other habitat structures ( $F_{2,42} = 1.72$ ;  $P = 0.03$ ) (Fig. 5). The abundance of web-builder spiders also varied among the different habitat structures ( $Z = 20.82$ ;  $P < 0.01$ , respectively), and it was lower in ponds with low emergent vegetation than in with high emergent vegetation (Fig. 6). The composition of families of web-builder spiders did not differed among the different habitat structures ( $F_{2,41} = 1.1$ ;  $P = 0.31$ ). Beta diversity varied only in guilds of web-builder spiders, showing higher dispersion values in ponds with high emergent vegetation (PERMDISP,  $F_{2,41} = 3.16$ ;  $P = 0.04$ ). For hunting and web-builder spiders there were no differences between turnover and nestedness components of beta diversity considering the different pairs of ponds with different habitat structures.

## Discussion

Although the data about the araneofauna in Subtropical wetlands are scarce, our results are comparable to those obtained in other regions (Raizer et al. 2005; Cunha et al. 2012). The spider abundance and composition changed among the different wetland habitat structures, corroborating partially our hypothesis. The presence of heterogeneous vegetation provides many available structures which can be a greater benefit as a refuge and as a foraging site for spiders, which have influence on diversity, density, and distribution of spider species (Uetz 1991; Rodrigues et al. 2014). As expected, the higher habitat heterogeneity and spider diversity was positively related among ponds. Additionally, the juveniles were more abundant than adult spiders, and were mainly observed in ponds with intermediate and high emergent vegetation. Our study shows the importance of habitat heterogeneity to to the development cycle of immatures of spider community in highland ponds (Hatley and MacMahon 1980; Sackett et al. 2008). That pattern is consistent with other studies, where juvenile spiders were more abundant than adult spiders (Raizer and Amaral 2001; Cabra-García et al. 2010; Cunha et al. 2012; Rodrigues et al. 2014). Immature spider individuals can represent adult spider communities structure, generating similar results in community analyses when immature specimens are included or excluded (Sackett et al. 2008). Despite ontogenetic

differences, spiders might not have difficulty to occupy suitable ponds, and show marked differences in preference for habitats (Carvalho et al. 2011).

Wetlands with high emergent vegetation favored the occurrence and higher abundance of both web-builder and hunting spiders. Both spider guilds can live on these habitats, exploiting different environmental resources (Gillespie 1987). Other studies demonstrated the effects of habitat structure in the distribution and abundance of different spider guilds (Pinkus-Rendón 2006; Cunha et al. 2012; Rodrigues et al. 2014). Wetlands with high emergent vegetation showed an elevated beta-diversity of web-builder spiders. The presence of web building spiders indicates that the resource partitioning can be influenced by a territorial behavior, considering the energetic web cost (Wise 1993). Habitat heterogeneity hypothesis assumes that habitats structurally more heterogeneous can provide more potential niches, and that habitat heterogeneity (i.e. complexity of vegetation) is the most relevant mechanism to explain the community structure (Soininen et al. 2007; Losos et al. 2010; Silva et al. 2010). Habitats with low heterogeneity have low diversity of spiders (Greenstone 1984; Cabra-García et al. 2010). Cunha et al. (2012) showed that the structure of habitats plays an important role to explain the differences in spider community composition. Low emergent vegetation was not favorable to explain the spider occurrence in this study. The habitat structure with low emergent vegetation could represent a narrower niche, less dark and protected, where few species would be established due to a higher risk of predation and less opportunities for foraging. For example, web-building spiders, website selection is strongly influenced by humid microclimates, which is linked to vegetation density (Dias et al. 2010).

The high dissimilarity observed between habitat types demonstrates the importance of using spiders as a model group for assessing wetlands diversity (Schroeder et al. 2011). The turnover component of beta diversity was higher than the nestedness component between ponds with low and high heterogeneity habitats. Considering small spatial scales, in which spiders divide biotic and abiotic changes, the increasing beta-diversity between communities, reveals a pattern that can influence community structure at a regional scale (Soininen et al. 2007; Carvalho et al. 2011). The relationship between spider assemblages and vegetation structure may be related to a larger number of available microhabitats through the vertical zone of the emergent vegetation and the large ecological flexibility of spider species. The high vertical surface area provided by plant may favour a close dependence between spiders and



microhabitats that are necessary to fasten webs, brood care, mating, or to minimize competitive exclusion and cannibalism (Viera, 2011; Buchholz and Schröder 2013). The vegetation structure is small refuges to spiders to avoid predators (Uetz 1991). Spiders may avoid negative interactions (e.x. predation and competition) and climate effects, such as elevated solar incidence and higher temperatures. Different foraging strategies can be used in distinct vegetation structures, since habitats with high complexity had a high diversity of prey. Although spiders in general are has a wide range of foraging strategies, most are ecologically specialized on the prey groups they rely on (Cardoso et al. 2011).

Although the spider fauna can respond differently to some extent, the relevance of habitat structure effects in small scales are clear: habitat structure direct affects spider communities on wetlands and spiders are profoundly related with fine scale habitats, so structural complexity is an important factor to the organization of spider assemblages (Graham et al. 2003; Hore and Uniyal 2008). Within this study there is a highlighted meaning for the importance of using taxonomical and guild classification of spider species, to justify the prediction that the diversity of spiders differ in vegetated heterogeneous wetlands (Pinkus-Rendón et al. 2006; Cristofoli et al. 2010). Spiders can capture aquatic food sources either by actively preying on adults or immatures of aquatic insects or by web-building along the different habitats (Akamatsu et al. 2007). Seeing that spiders are present and active within the wetlands, the heterogeneity of wetland ecosystems can not be neglected, and knowledge into the part they take as both predator and prey need to be expanded. Future studies that evaluate additional variables may be necessary to identify additional mechanisms that determine the structure of the spider communities in wetlands, particularly of specific scales on intermediate and high vegetated areas.

### **Acknowledgments**

We thank Sistema de Autorização e Informação em Biodiversidade (SISBIO) for collecting permits. ACA thanks the “Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior” (CAPES) for a doctoral fellowship. This research was supported by funds from Universidade do Vale do Rio dos Sinos (grant number 02.00.023/00-0) and Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico-CNPq (grant number 52370695-2).

## References

- Akamatsu F, Toda H, Okino T (2007) Relating body size to the role of aquatic subsidies for the riparian spider *Nephila clavata*. *Ecol Res* 22:831–836
- Anderson MJ, Ellingsen KE, McCardle BH (2006) Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol Lett* 9:683–693
- Ávila AC, Stenert C, Maltchik L (2011). Partitioning macroinvertebrate diversity across different spatial scales in southern Brazil coastal wetlands. *Wetlands* 31:459–469
- Baldissera R, Ganade G, Fontoura SB (2004) Web spider community response along an edge between pasture and Araucaria forest. *Biol Cons* 118:403–409
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecol Biogeogr* 19:134–143
- Baselga A, Orme CDL (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol Evol* 3:808–812
- Batzer D, Baldwin A (2012) Wetland habitats of North America. University of California Press, Berkeley
- Boix D, Sala J, Quintana XD, Moreno-Amich R (2004) Succession of the animal community in a Mediterranean temporary pond. *J N Am Benthol Soc* 23:29–49
- Bonte D, Baert L, Maelfait JP (2002) Spider assemblage structure and stability in a heterogeneous coastal dune system (Belgium). *J Arachnol* 30:331–343
- Brose U (2003) Bottom-up control of carabid beetle communities in early successional wetlands: mediated by vegetation structure or plant diversity? *Oecologia* 135:407–413
- Buchholz S (2010) Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland sand ecosystems. *Biodivers Conserv* 19:2565–2595
- Buchholz S, Schröder M (2013) Diversity and ecology of spider assemblages of a Mediterranean wetland complex. *J Arachnol* 41:364–373
- Cabra-García J, Chacón P, Valderrama-Ardila C (2010) Additive partitioning of spider diversity in a fragmented tropical dry forest (Valle del Cauca, Colombia) *J Arachnol.* 38:192–205
- Cardoso P, Pekar S, Jocque R, Coddington JA (2011) Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE*, 6:1–10

- Carvalho JC, Cardoso P, Crespo LC, Henriques S, Carvalho R, Gomez P. 2011. Determinants of beta diversity of spider in coastal dunes along a gradient of mediterraneity. *Divers Distrib* 17:225–234
- Cristofoli S, Mahy G, Kekenbosch R, Lambeets K (2010) Spider communities as evaluation tools for wet heathland restoration. *Ecol Indic* 10:773–780
- Cunha ER, Thomaz SM, Mormul RP, Cafoto EG, Bonaldo AB (2012) Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* 32:369–377
- Dias SC, Carvalho LS, Bonaldo AB, Brescovit AD (2010) Refining the establishment of guilds in Neotropical spiders (Arachnida: Araneae). *J Nat Hist* 44:219–239
- Dudgeon D, Arthington AH, Gessner MO et al (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev* 81:163–182
- Dufrêne M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for flexible asymmetrical approach. *Ecol Monogr* 67:345–366
- Gillespie RG (1987) The mechanism of habitat selection in the longjawed orb-weaving spider *Tetragnatha elongata* (Araneae, Tetragnathidae). *J Arachnol* 15:81–90
- Graham AK, Buddle CM, Spence JR (2003) Habitat affinities of spiders living near a freshwater pond. *J Arachnol* 31:78–89
- Greenstone MH (1984) Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability. *Oecologia* 62:299–304
- Guisan A, Zimmermann NE (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol Model* 135:147–186
- Hatley CL, MacMahon JA (1980) Spider community organization: Seasonal variation and the role of vegetation architecture. *Environ Entomol* 9:632–639
- Hillerislambers J, Adler PB, Harpole WS, Levine JM, Mayfield MM (2012) Rethinking community assembly through the lens of coexistence theory. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43:227–248
- Höfer H, Brescovit AD (2001) Species and guild structure of a Neotropical spider assemblage (Araneae) (Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brazil). *Andrias* 15:99–120
- Hore U, Uniyal, VP (2008) Diversity and composition of spider assemblages in five vegetation types of the Terai Conservation Area, India. *J Arachnol* 36:251–258
- Karunaratne L, Darby P, Bennetts R (2006) The effects of wetland habitat structure on Florida apple snail density. *Wetlands* 26:1143–1150

- Kiflawi M, Eitam A, Blaustein L (2003) The relative impact of local and regional processes on macro-invertebrate species richness in temporary pools. *J Anim Ecol* 72:447–452
- Legendre P, Borcard D, Peres-Neto P (2005) Analyzing beta diversity: Partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecol Monogr* 75:435–450
- Losos J, Ricklefs R, MacArthur R (2010). *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton
- Maluf JRT (2000) New climatic classification of the Rio Grande do Sul. *RBAgro* 8:141–150
- Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) *Wetlands*. John Wiley and Sons, New York
- Moreira LFB, Moura RG, Maltchik L (2016) Stop and ask for directions: factors affecting anuran detection and occupancy in Pampa farmland ponds. *Ecol Res* 31: 65–74
- Nentwig W (1989) Seasonal and taxonomic aspects of the size of arthropods in the tropics and its possible influence on size-selectivity in the prey of a tropical spider community. *Oecologia* 78:35–40
- Nyffeler M, Pusey B (2014) Fish predation by semi-aquatic spiders: A global pattern. *PLoS ONE* 9:e99459
- Oertli B, Joye DA, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB (2002) Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol Conserv* 104:59–70
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R et al (2015) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2–1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- R Core Team (2015) *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org>
- Raizer J, Amaral ME (2001) Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *J Arachnol* 29:227–237
- Raizer J, Japyassú HF, Indicatti RP, Brescovit AD (2005) Comunidade de aranhas (Arachnida, Araneae) do pantanal norte (Mato Grosso, Brasil) e sua similaridade com a araneofauna amazônica. *Biota Neotrop* 5:125–140
- Rambo B (2000) *A Fisionomia do Rio Grande do Sul: Ensaio de Monografia Natural*. Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), São Leopoldo
- Roberts DW (2015) *labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology*. R package version 1.7–0. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>

- Rodrigues ENL, Mendonça Jr MS, Ott R (2008) Fauna de aranhas (Arachnida, Araneae) em diferentes estágios do cultivo do arroz irrigado em Cachoeirinha, RS, Brasil. *Iheringia Sér Zool* 98:362–371
- Rodrigues ENL, Mendonça Jr MS (2012) Spider guilds in the treeshrub strata of riparian forests in southern Brazil. *J Arachnol* 40:39–47
- Rodrigues ENL, Mendonça Jr MS, Costa-Schmidt LE (2014) Spider diversity responds strongly to edge effects but weakly to vegetation structure in riparian forests of Southern Brazil. *Arthropod-Plant Inte* 8:123–133
- Rypstra A (1986) Web spiders in temperate and tropical forests: relative abundance and environmental correlates. *Am Midl Nat* 115:42–51
- Pinkus-Rendón MA, León-Cortés JL, Ibarra-Núñez G (2006) Spider diversity in a tropical habitat gradient in Chiapas, Mexico. *Divers Distrib* 12:61–69
- Sackett T, Buddle C, Vincent C (2008) Relevance of collected juveniles to the analysis of spider communities. *J Arachnol* 36:187–190
- Schroeder M, Chatzaki M, Buchholz S (2011). The spider fauna of the Aladjagiola wetland complex (Nestos Delta, north-east Greece): a reflection of a unique zoogeographical transition zone in Europe. *Biol J Linn Soc* 102:217-233
- Silva R, Diniz S, Vaz-De-Mello F (2010) Heterogeneidade do habitat, riqueza e estrutura da assembléia de besouros rola-bostas (Scarabaeidae: Scarabaeinae) em áreas de cerrado na Chapada dos Parecis, MT. *Neotrop Entomol* 39:934–940
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30:3–12
- Tews J, Brose U, Grimm V, Tielbörger K, Wichmann M, Schwager M, Jeltsch F (2003) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J Biogeogr* 31:79–92
- Uetz GW (1991) Habitat structure and spider foraging, p.325-348. In: Bell SS, McCoy ED, Mushinsky HR (eds) *Habitat structure. The physical arrangement of objects in space*. Chapman and Hall, London
- Ulrich W (2004) Species co-occurrence and neutral models: reassessing J. M. Diamond's assembly rules. *Oikos* 107:603–609
- Viera C (2011) Comportamiento constructor y depredador de arañas de tela. In: Viera C, ed. *Arácnidos de Uruguay. Diversidad, comportamiento y ecología*. Ediciones de la Banda Oriental, Montevideo

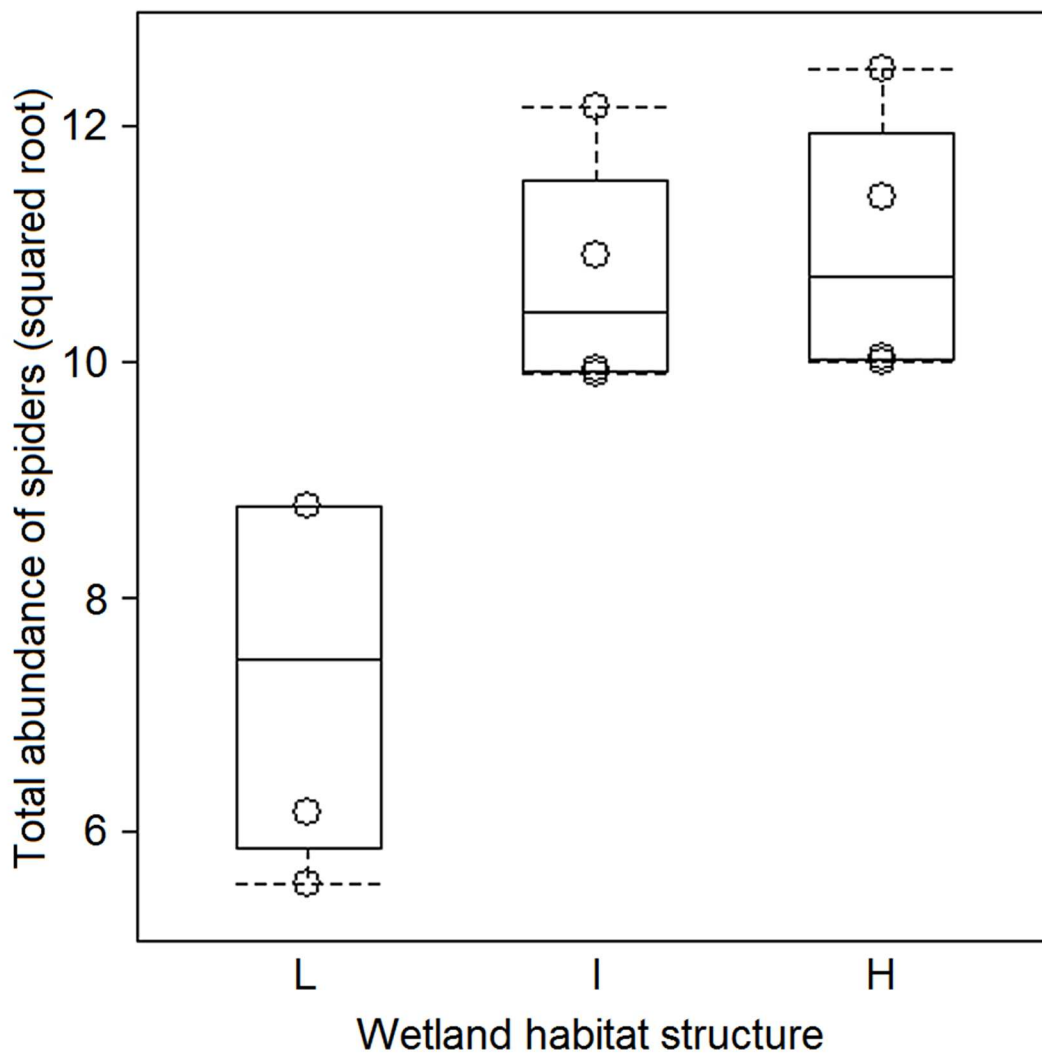
Williams DD (2006) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford, UK

Wise DH (1993) *Spiders in ecological webs*. Cambridge University Press, New York

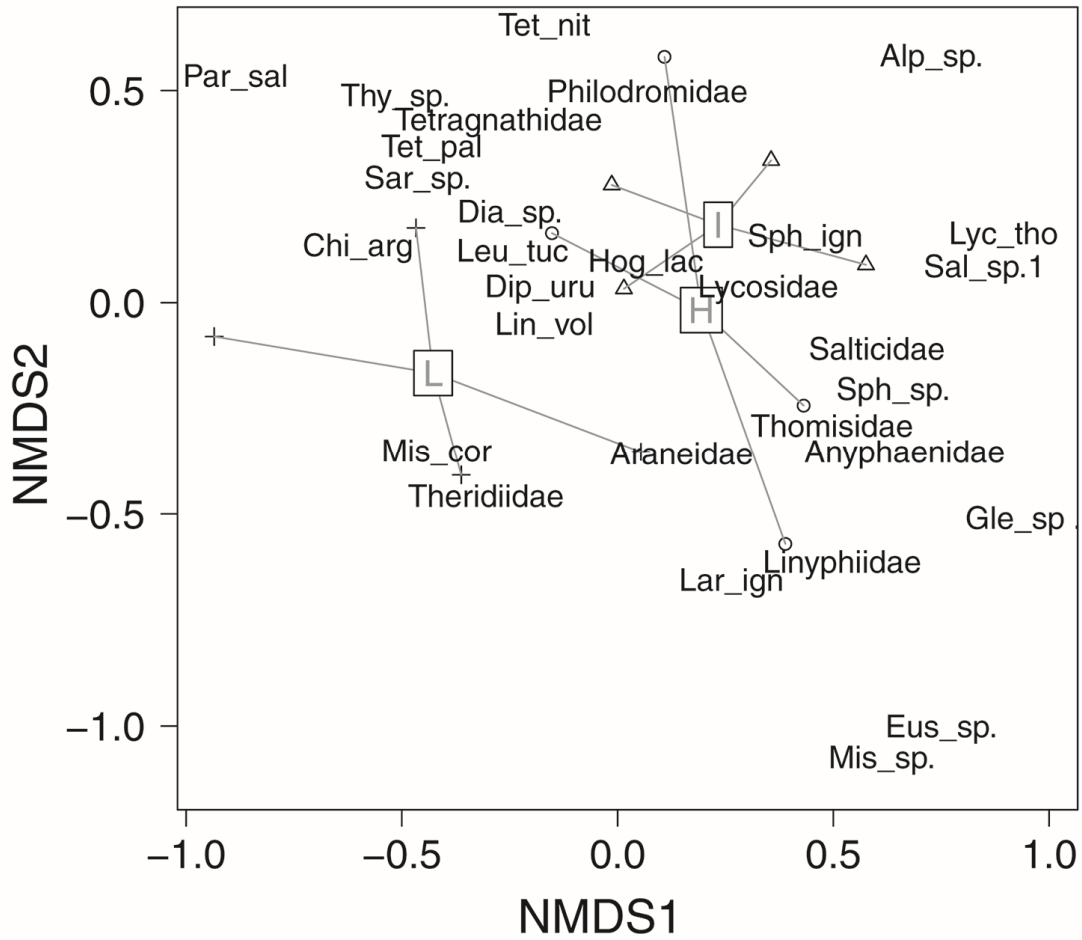
Zuur A (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York

## Figures and Tables

**Fig. 1.** Total abundance of adult and juvenile spiders between the different types of habitat structure (L – Low, I – Intermediate, H – High) in highland ponds in southern Brazil. Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values.

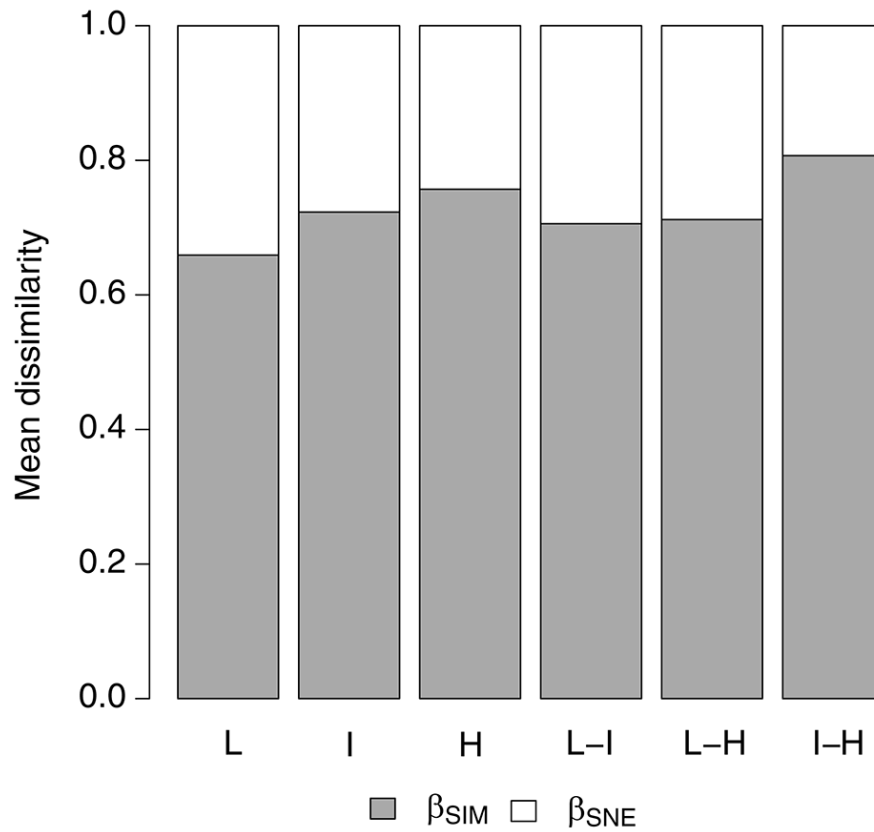


**Fig. 2.** Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of spider composition among all areas. Wetland habitat structures types structure (L – Low, I – Intermediate, H – High) were fit onto ordination result. Adult species are indicated with acronyms (acronym definition on Table 1). Juvenile are indicated with family names. Stress = 0.12.

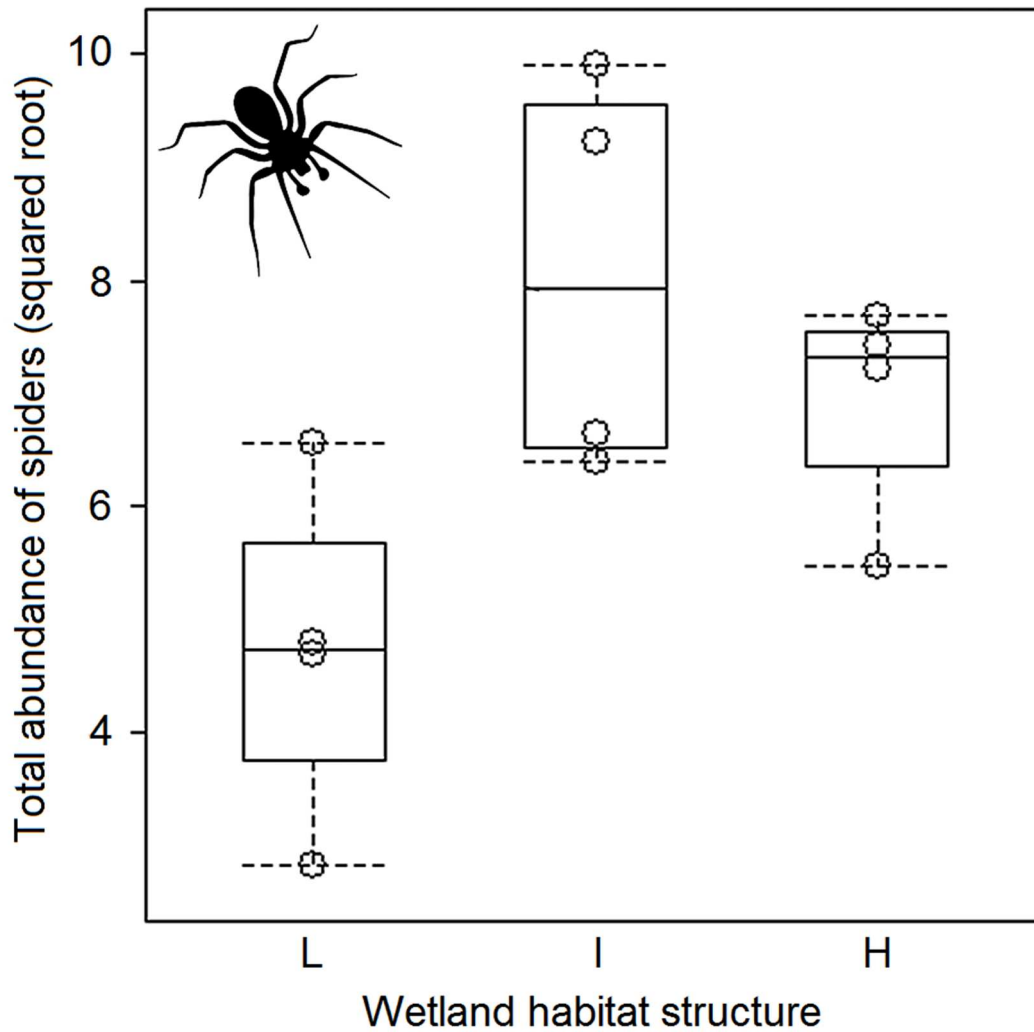




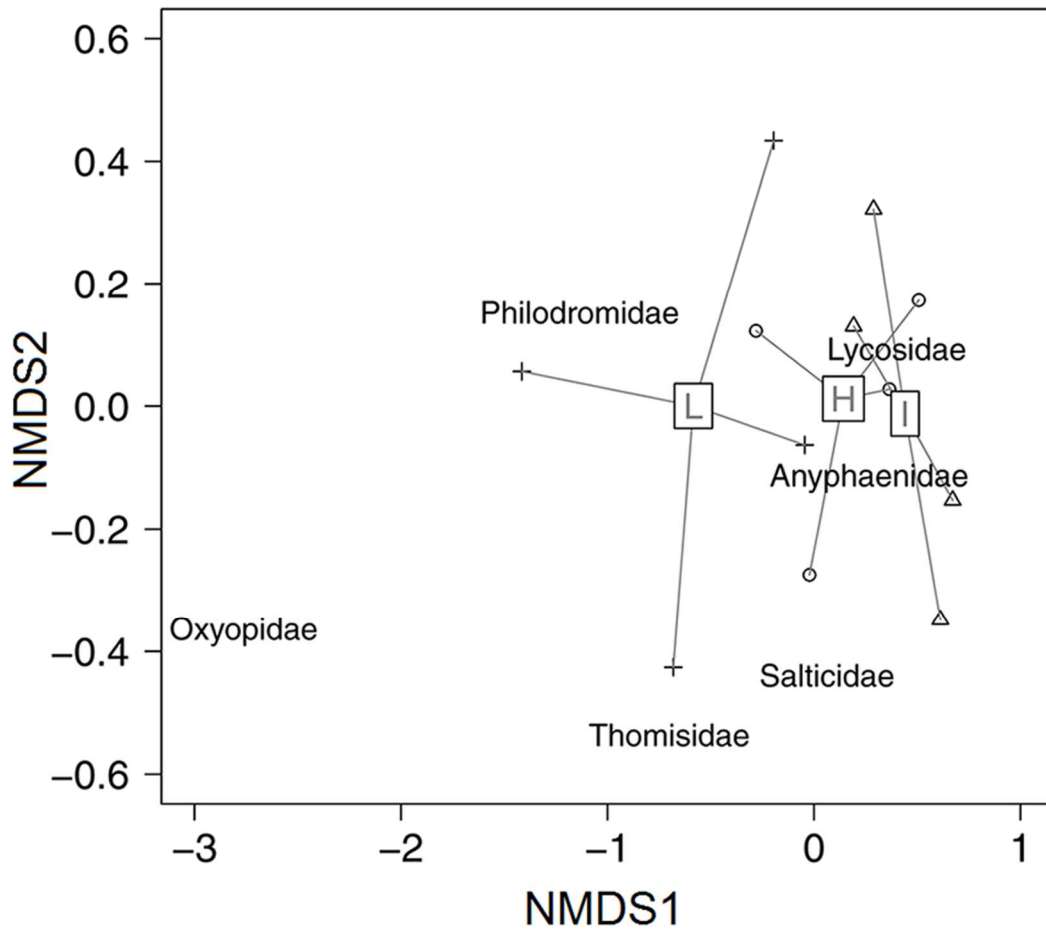
**Fig. 3.** Relative contributions of species turnover ( $\beta$  SIM) and nestedness ( $\beta$  SNE) for total beta-diversity, in the six groups of pairwise comparisons: low-low (L); intermediate-intermediate (I); high-high (H); low-intermediate (L-I); low-high (L-H); intermediate-high (I-H). Average overall beta diversity was 0.6  $\pm$  0.02.



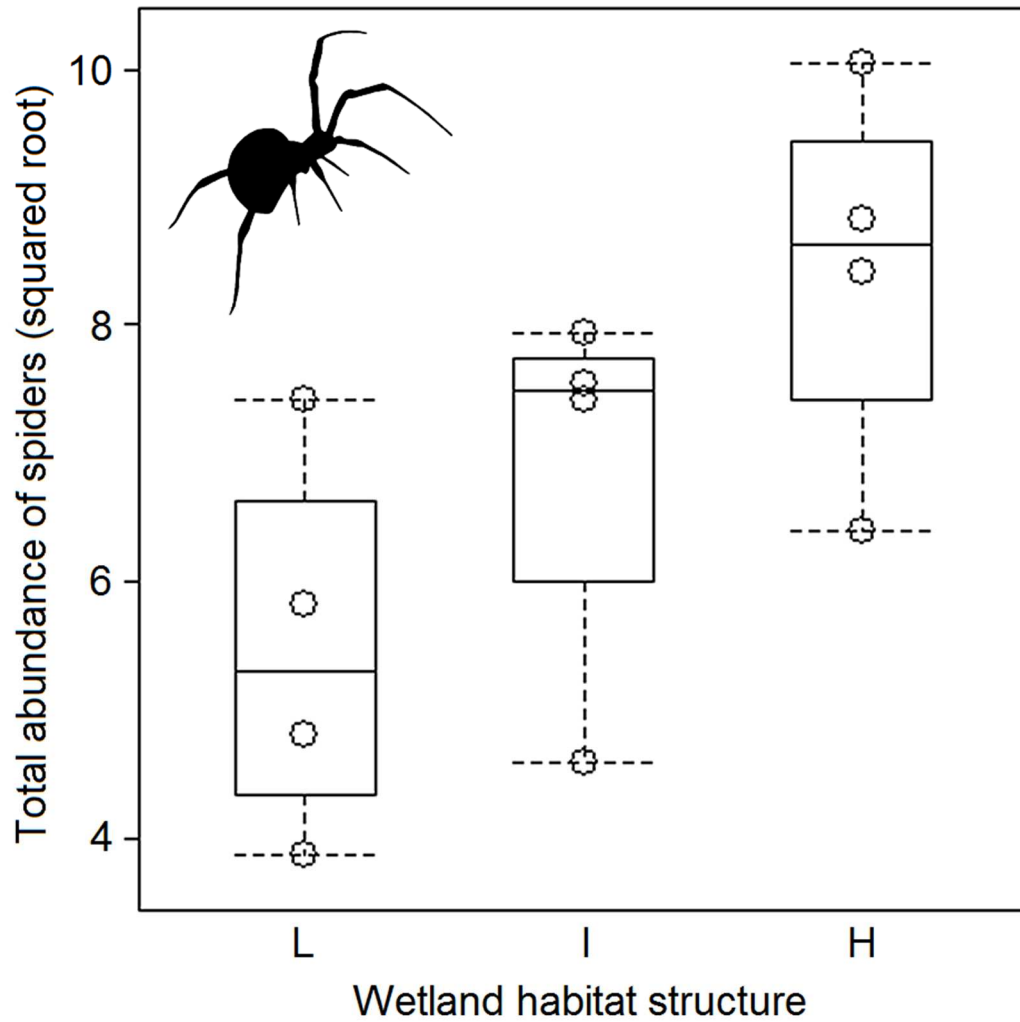
**Fig. 4.** Total abundance of adult and juvenile hunting spiders between the different types of habitat structure in southern Brazil (L - Low, I - Intermediate, H - High). Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values.



**Fig. 5.** Non-metric multidimensional scaling (NMDS) ordination of hunting spider composition among all areas in southern Brazil. Wetland habitat structures types structure (L - Low, I - Intermediate, H - High) were fit onto ordination result. Stress = 0.02.



**Fig. 6.** Total abundance of adult and juvenile web-builder spiders between the different types of habitat structure in southern Brazil (L - Low, I - Intermediate, H - High). Each box shows the median and the upper and lower quartiles, dashed lines represents the minimum and the maximum, and circles represents data points with abundance values.



**Table 1.** Total numbers of morphospecies of spiders that were found in ponds with different habitat structures along all samples in Southern Brazil. (web spinners: orb weavers - ORB and space web sheet builders – SPW; hunters: hunting runners – HUR, ambushers/stalkers – AMB).

| Guilds                  | Families       | Species (morphospecies)            | Acronym  | Low    | Intermediate | High | Total |    |
|-------------------------|----------------|------------------------------------|----------|--------|--------------|------|-------|----|
|                         |                |                                    |          | Adults |              |      |       |    |
| HUR                     | Anyphaenidae   | <i>Acanthoceto acupictus</i>       | Aca_acu  | 1      |              |      | 1     |    |
|                         |                | <i>Otoniella</i> sp.               | Oto_sp.  |        |              | 1    | 1     |    |
|                         | Lycosidae      | <i>Agalenocosa</i> sp.             | Aga_sp.  |        |              |      | 1     | 1  |
|                         |                | <i>Allocosa</i> sp.                | All_sp.  |        | 1            | 1    |       | 2  |
|                         |                | <i>Diapontia uruguayensis</i>      | Dia_uru  | 9      | 9            | 7    |       | 25 |
|                         |                | <i>Hogna</i> sp.                   | Hog_sp.  |        |              | 1    |       | 1  |
|                         |                | <i>Lobizon aff. minor</i>          | Lob_min  |        |              | 1    |       | 1  |
|                         |                | <i>Lycosa aff. thorelli</i>        | Lyc_tho  |        | 3            | 2    |       | 5  |
|                         |                | <i>Lycosidae</i> sp.               | Lyc_sp.  |        | 1            |      |       | 1  |
|                         | Salticidae     | <i>Chira</i> sp.                   | Chi_sp.  | 2      |              | 1    |       | 3  |
|                         |                | <i>Salticidae</i> sp.1             | Sal_sp1. |        |              | 1    |       | 1  |
|                         |                | <i>Salticidae</i> sp.2             | Sal_sp2. |        | 1            | 1    |       | 2  |
|                         |                | <i>Salticidae</i> sp.3             | Sal_sp3. | 2      | 2            |      |       | 4  |
|                         |                | <i>Sarinda</i> sp.                 | Sar_sp.  |        |              | 1    |       | 1  |
|                         |                | <i>Sassacus</i> sp.                | Sas_sp.  | 1      | 1            |      |       | 2  |
| AMB                     | Oxyopidae      | <i>Oxyopes salticus</i>            | Oxy_sal  | 2      |              | 1    | 3     |    |
|                         | Thomisidae     | <i>Misumenoides corticatus</i>     | Mis_cor  | 4      | 1            | 3    | 8     |    |
|                         |                | <i>Misumenops pallens</i>          | Mis_pal  | 1      |              |      | 1     |    |
| SPW                     | Linyphiidae    | <i>Erigoninae</i> sp.              | Eri_sp.  |        | 1            | 12   | 13    |    |
|                         |                | <i>Laminacauda ignobilis</i>       | Lam_ign  | 2      | 1            | 2    | 5     |    |
|                         |                | <i>Linyphiidae</i> sp.             | Lin_sp.  | 1      |              |      | 1     |    |
|                         |                | <i>Mermessus</i> sp.               | Mer_sp.  | 1      |              | 3    | 4     |    |
|                         |                | <i>Sphecozone ignigena</i>         | Sph_ign  | 7      | 6            | 16   | 29    |    |
|                         |                | <i>Sphecozone modesta</i>          | Sph_mod  |        | 1            |      | 1     |    |
|                         | Theridiidae    | <i>Dipoena granulata</i>           | Dip_gra  |        |              | 1    | 1     |    |
|                         |                | <i>Thymoites piratini</i>          | Thy_pir  |        | 1            | 1    | 2     |    |
| ORB                     | Araneidae      | <i>Alpaida</i> sp.                 | Alp_sp.  |        |              | 1    | 1     |    |
|                         |                | <i>Argiope argentata</i>           | Arg_arg  | 1      |              | 1    | 2     |    |
|                         |                | <i>Eustala</i> sp.                 | Eus_sp.  |        | 2            |      | 2     |    |
|                         |                | <i>Larinia tucuman</i>             | Lar_tuc  | 2      | 3            |      | 5     |    |
|                         |                | <i>Parawixia audax</i>             | Par_aud  |        |              | 1    | 1     |    |
|                         | Tetragnathidae | <i>Glenognatha lacteovittata</i>   | Gle_lac  | 3      | 3            | 8    | 14    |    |
|                         |                | <i>Leucauge volupis</i>            | Leu_vol  |        | 2            |      | 2     |    |
|                         |                | <i>Tetragnatha aff. nitens</i>     | Tet_nit  | 1      | 1            | 4    | 6     |    |
|                         |                | <i>Tetragnatha aff. pallescens</i> | Tet_pal  | 7      | 13           | 9    | 29    |    |
|                         |                | <i>Tetragnatha</i> sp.1            | Tet_sp1. |        | 1            |      | 1     |    |
| <i>Tetragnatha</i> sp.2 | Tet_sp2.       | 6                                  |          | 6      | 12           |      |       |    |
| Juveniles               |                |                                    |          |        |              |      |       |    |
| HUR                     | Anyphaenidae   |                                    | Any      |        | 5            | 5    | 10    |    |
|                         | Lycosidae      |                                    | Lyc      | 60     | 185          | 167  | 412   |    |

|       |                |     |     |     |     |      |
|-------|----------------|-----|-----|-----|-----|------|
|       | Salticidae     | Sal | 5   | 21  | 12  | 38   |
| AMB   | Oxyopidae      | Oxy | 1   |     |     | 1    |
|       | Thomisidae     | Tho | 8   | 12  | 14  | 34   |
|       | Philodromidae  | Phi |     |     | 2   | 2    |
| SPW   | Linyphiidae    | Lin | 2   | 9   | 21  | 32   |
|       | Theridiidae    | The | 1   |     | 1   | 2    |
| ORB   | Araneidae      | Ara | 38  | 48  | 57  | 143  |
|       | Mysmenidae     | Mys |     |     | 1   | 1    |
|       | Tetragnathidae | Tet | 55  | 82  | 168 | 305  |
| Total |                |     | 223 | 416 | 535 | 1174 |

## CAPÍTULO 2

Este manuscrito será submetido na revista Wetlands. O manuscrito está formatado de acordo com as normas da referida revista.

### **Diversity Patterns of Spider Communities in Highland Wetlands with Different Hydroperiods**

**Abstract** Wetlands in their natural state are sources of substantial benefit to society and the availability of water resources is an important aspect for the sustainability of a region. These ecosystems are one of the most endangered ecosystems by human activities. Climate change can have impacts on the functioning and on the biodiversity of wetlands. Changes in the period of inundation of wetlands may have direct impacts on the structure of different communities. Some studies have shown the importance of biotic interactions during flood and drought cycles, highlighting the role of terrestrial invertebrates, such as spiders. The objective of this study was to compare the diversity of spiders and their guilds in wetlands with different hydroperiods. The study was focused on spider communities grouped in different trophic guilds, which occur on wetlands with a high abundance. Twelve wetlands with different hydroperiods were selected for the study. A total of 1174 individuals (194 adults) of 11 families and 37 morphospecies were sampled. The abundance and composition of spiders varied over time among hydroperiods. We found a higher variation in the structure of spider communities in wetlands with lower hydroperiod. Spider guilds appear to be able to tolerate different levels of drought as revealed by differences in hydroperiod. Conservation strategies to mitigate potential negative effects of climate change on

wetlands should take into account the variation of wetland response along hydroperiod gradients.

**Key words** Drought, beta diversity, guilds, invertebrates, ponds.

## **Introduction**

Simulations of the impacts of climatic variation on the hydrology of aquatic ecosystems have been proposed in recent decades, predicting that the water regime of aquatic ecosystems will be altered, and extreme processes, such as drought and flood, will be accentuated (Maurer 2007; Zhang et al. 2011). For South America, the predictions and consequences of climate change are still imprecise and contradictory, due to the few existing studies. For southern Brazil, predictions in precipitation models indicate increased rainfall for the year 2100 (Marengo 2010 et al., IPCC 2007). This variation will increase the period of inundation of many wetlands in the region (hydroperiod), with a direct impact on the structure of aquatic communities (Leauthaud et al. 2013).

Wetlands are characterized by hydrological fluctuations, which vary in magnitude depending on the precipitation patterns and temperature of a region (Williams 2006, Mitsch and Gosselink 2000, Boix et al. 2004). During warmer seasons, in areas under the effect of rainfall seasonality, a great decrease in water level can occur, and even a complete drought (Batzer and Wissinger 1996; Zimmer et al. 2000; Whiles and Goldowitz 2005). Changes in wetland hydroperiods mainly affect small and intermittent areas, whose intrinsic importance has only recently been recognized (Williams 2006; Cereghino et al. 2008). Approximately 72% of the wetlands of southern Brazil are small and many of them intermittent (Maltchik et al. 2003). Intermittent



wetlands are strongly influenced by the precipitation models of a region and will be the first ecosystems to signal the effects of climate change, since they act as amplifiers of the regional climate instability (Molles and Dahm 1990).

The hydroperiod operates as a regulator for the development of biological communities and ecosystem processes, allowing the coexistence of numerous species of invertebrates in wetlands (Williams 2006). Permanent wetlands offer a more stable habitat in terms of natural resources than temporary wetlands. In addition, these habitats are regulated by larger predators (e.g. fish) that strongly influence local diversity (Wellborn et al. 1996; Williams 2006). However, stress generated by the absence of water influences the adaptation of organisms to the physical characteristics of the environment (e.g. extreme temperatures) and causes changes on biological communities (Wellborn et al. 1996, Tarr et al. 2005, Heino et al. 2015). The hydroperiod regime profoundly shapes the distribution of wetland invertebrate communities (Stenert & Maltchik 2007; Avila et al. 2011; Sim et al. 2013). During their life cycle, several aquatic invertebrates export energy out of the aquatic system, being a source of food for predators, such as spiders (Nakano and Murakami 2001; Sanzone et al. 2003). The effects of the hydroperiod in spider communities were examined in rice fields, but not specifically in natural wetlands with different hydroperiods (Rodrigues et al. 2008).

Some studies have shown the importance of biotic interactions during flood and drought cycles showing that the number of species that colonize wetlands after flooding increases over time (Williams 2006; O'Neill and Thorp 2014). Thus, environmental variability strongly influences the richness and abundance of invertebrates, especially in temporary habitats where there are high environmental fluctuations (Binckley and Resetarits 2009, Plenzler and Michaels 2015). Organisms that live in these intermittent environments develop physiological, morphological or behavioral adaptations to

survive, establishing different types of guilds (Williams 2006; Florencio et al. 2009). Discordant patterns in species and guild diversity may reflect species-specific responses to environmental variability, frequency and intensity of disturbances (Beisner et al. 2006).

The present study was focused on spider communities grouped in different trophic guilds, which occur on wetlands with a high abundance (Cunha et al. 2012; Nyfeller and Pusey 2014). The objective of this study was to compare the diversity of spiders and their guilds in wetlands with different hydroperiods. The following questions was raised: 1) How does the hydroperiod influence the abundance, richness, and composition of spider species and guilds in wetlands? Our hypotheses were: 1) Wetlands with longer hydroperiods will have higher abundance and diversity of spiders and guilds; 2) The spider composition will be structured based on the variability patterns of the hydroperiod, and shorter hydroperiods will have a higher beta diversity of spiders than wetlands with longer hydroperiods.

## **Methods**

### Study area

The study was done in Bom Jesus, Rio Grande do Sul, Brazil, located in the Upper Plateau region of Rio Grande do Sul, an area also known as altitude or highland fields. The local vegetation consists of natural grasslands with predominance of grasses and Mixed Ombrophilous Forest (Araucaria forest), belonging to the Atlantic Forest Biome. The wetlands of this region are small, between 1 and 3 ha, with different degrees of intermittency. The climate is marked by winters with negative temperatures and mild

temperatures starting on spring (Rambo 2000) and is classified as temperate super-humid. The annual average temperature is 14.5°C, and negative temperatures can occur between April and November. The average annual precipitation varies from 1.500 to 1.700 mm, without a very well defined dry season. The region present water level variations in the wetlands that are strongly influenced by local precipitation and evaporation models, being ideal for studies of hydrological dynamics.

### Sampling design and environmental parameters

Twelve wetlands with different hydroperiods were selected for the study. The selection of wetlands was based on the following criteria: natural condition, average depth of approximately 1 m and surface area ranging from 1 to 3 ha. The minimum distance between wetlands was 300 m, in order to minimize possible effects of spatial autocorrelation (Legendre and Legendre 2012). Monitoring of the wetland hydroperiod was carried out monthly over a period of 12 months (September 2012 to September 2013). The presence of water, drought events and the flood area of each wetland were evaluated during the study. The wetlands were classified into three hydroperiod categories: 1) short hydroperiod wetlands (areas that have dried for five months or presented a reduction of 70 to 90% of their total flood area between late spring and early fall in the monitored months); 2) medium hydroperiod wetlands (areas that have dried for three months or presented a reduction of 70 to 90% of their total flood area between late spring and mid-summer in the monitored months); and 3) long hydroperiod wetlands (areas that did not dry out and whose total flood area reductions did not reach levels above 50% over the monitored months). Dissolved oxygen, pH, water temperature, total dissolved solids, conductivity, redox potential and turbidity were

abiotic variables measured *in situ* by a multiparameter water quality checker (HORIBA U-22). Additionally, the area, the perimeter, and the distance to the nearest nearby wetland were measured directly in the field with the help of a global positioning system (GPS Garmin GPSmap 62st). Meteorological data from INMET (National Institute of Meteorology) were obtained from the meteorological station located in the municipality of Bom Jesus. In order to reveal climatic temporal variations throughout the study, the data were grouped in monthly periods, starting on September 2012.

### Spider sampling

The spiders were sampled between September 2013 and April 2014, in four seasonal periods: 1) September 2013 (winter); 2) November 2013 (spring); 3) February 2014 (summer); and 4) April 2014 (autumn). Five spider samples were collected in each wetland, totaling 60 samples per sampling period. The spider sampling was carried out using a sampling device adapted from Raizer and Amaral (2001) and Cunha et al. (2012). The delimitation of the sampling area was done using a 1 m floating PVC frame connected to an iron frame of the same size through a 60 cm high nylon screen. After the manual collection of all the visible individuals inside the square, 25 sweeps were performed with a frame dipnet, to increase the efficiency in capturing not visible spiders. A spray bottle containing alcohol (70%) was used to sample possible escaping spiders. The spiders sampled were preserved in 80% ethanol for subsequent identification in the laboratory. The spiders were identified to the lowest possible taxonomic level. The juveniles were identified only to family level, as the identification at lower level needs mature adults with developed sexual characters. The families of juvenile and adult spiders were classified into different guilds (according to Rodrigues

and Mendonça 2012): web spinners: 1) orb weavers - ORB (construct bidimensional webs) and 2) space web sheet builders - SPW (construct tridimensional webs); and hunters: 1) hunting runners - HUR (search and hunt their prey actively) and 2) ambushers/stalkers - AMB (do not build webs but sit-and-wait for their prey).

#### Data analyses

It was applied a Principal Component Analysis (PCA) to summarize environmental variables after standardizing all variables by z-score (Legendre and Legendre 1998). Axis retention was evaluated under the Broken-Stick criterion (Jackson 1993). The scores of the retained axes were used to test whether hydroperiods differ in environmental characteristics using Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA). A PERMANOVA was also used to evaluate the variation of climatic data between more (May to October) and less (November to April) cold months.

#### Local diversity

The abundance per pond was considered as the total number of individuals captured in the five samples. The species richness was considered as the total number of adult morphospecies. The effects of the hydroperiod and its temporal variation on richness, total abundance and Simpson's diversity were evaluated through Repeated Measures ANOVA (RM-ANOVA). The interaction of the sampling period (total) and the different categories of hydroperiod were considered in these analyzes. Tukey tests were applied a posteriori for multiple comparisons of richness and abundance between

the different hydroperiods and samplings. The Levene test verified the variance of homogeneity, and the Kolmogorov-Smirnov test confirmed the normality of the data.

The spiders were grouped in hunting spiders (HUR + AMB) and weaver spiders (ORB + SPW) due to the low number of individuals sampled from two guilds (AMB and SPW). The differences in the total number of individuals of each guild, richness, Simpson's diversity index, between the different habitat structures were evaluated by Generalized Linear Models (GLMs). The Poisson model was used for counting data and Gaussian models to identity link function to the index. Count data were transformed using the square root to ensure the homogeneity of variances and linearity of the data. In case of overdispersion, standard errors in data were corrected using a quasi-Poisson model (Zuur 2009).

#### Dissimilarity of communities

Differences in the species and guild composition were analyzed by Non-metric Mutidimensional Scaling (NMDS), using sampling dates and hydroperiods as factors. Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA) was used to validate significant differences between hydroperiods, under the dissimilarity index of Bray-Curtis. Analysis of multivariate homogeneity of group dispersion was used to test for differences in homogeneity of variances (PERMDISP, Anderson 2006), considering the centroids of each group (hydroperiods). The tests were performed based on Euclidean distance, and the mean distance to the centroid was considered as a hydroperiod measure for each pond. Pairwise comparisons with the mean dispersion values of the groups were performed using Tukey test. Indicator Species Analysis was performed to determine which morphospecies (or families) discriminated the different hydroperiods

(Dufrière and Legendre 1997). All analyzes were performed in R program (R Core Team 2015) using the packages *vegan* (Oksanen et al. 2015), *labdsv* (Roberts 2015) and *betapart* (Baselga et al. 2012).

## Results

The first three axes of the PCA with the physical and chemical variables explained 63.6% of the total variation of the data. The pH ( $r = 0.52$ ) and dissolved oxygen values (OD;  $r = 0.41$ ) were the most important in ordering the first axis, while conductivity ( $r = 0.61$ ), water temperature ( $r = -0.54$ ), and total solids (TDS;  $r = 0.45$ ) were the main variables in the second axis. The physical and chemical variables did not vary among wetlands with different hydroperiods ( $F = 1.14$ ,  $p = 0.18$ ). The climatic data of the region showed a temporal variation between the periods of Autumn-Winter and Spring-Summer ( $F = 5.08$ ,  $p = 0.01$ ) (Sup. 1).

### Local diversity

A total of 1174 individuals (194 adults) of 11 families and 37 morphospecies were sampled. Lycosidae (38.16%), Tetragnathidae (31.43%) and Araneidae (13.12%) were the dominant families. The dominant species were *Sphecozone ignigena* (29 individuals), *Tetragnatha* aff. *pallescens* (28), *Diapontia uruguayensis* (25), *Glenognatha lacteovittata* (14), *Erigoninae* sp. (13) and *Tetragnatha* sp. 2 (12). A total of 444 individuals occurred in the wetlands with short hydroperiod, 336 in the wetlands with medium hydroperiod and 394 in the wetlands with long hydroperiod. The guild with the highest number of adult spiders was weaver (67%), being 38% ORB and 29%

SPW. Hunters comprised 33% of the spiders collected, being 26% HUR and 7% AMB. In short hydroperiod wetlands, 64% of the spiders collected were hunters, while in the medium and long hydroperiod wetlands, 64% and 61% of the total individuals sampled were weavers, respectively.

The richness of families varied over time ( $F = 5.11$ ,  $p < 0.01$ ), but not between wetlands with different hydroperiods. Richness of spider morphospecies varied between September and February ( $p = 0.01$ ), between September and April ( $p = 0.02$ ), November and February ( $p = 0.05$ ) and November and April ( $p = 0.03$ ). The richness of adult spiders did not vary over time and among wetlands of different hydroperiods. Additionally, Simpson's diversity did not differ among the different hydroperiods.

The abundance of spiders varied over time among hydroperiods ( $F = 2.65$ ,  $p = 0.04$ ) (Fig. 1). In November, spider abundance was higher in short than in medium ( $p = 0.03$ ) and long ( $p = 0.04$ ) hydroperiod wetlands. In April, spider abundance was higher in long than in short hydroperiod wetlands ( $p = 0.05$ ). The number of individuals of hunter spiders in wetlands of short hydroperiod was higher than in the wetlands of medium and long hydroperiods ( $p = 0.01$ ) (Fig. 2). In relation to weaver spiders, there was a progressive increase in the number of spiders with the hydroperiod, but there were no significant differences.

#### Dissimilarity of communities

The beta diversity of the spider morphospecies was not influenced by the hydroperiod. However, considering the different guilds, the beta diversity of hunter spiders, represented by the average values of distance between the centroids, differed significantly ( $F = 8.75$ ,  $p < 0.01$ ). The average dispersion of the community was highest in wetlands with short hydroperiod in relation to wetlands with medium hydroperiod ( $p$



= 0.04) and long hydroperiod ( $p < 0.01$ ) (Fig. 3). In relation to weaver spiders there was no significant difference.

The composition of spider morphospecies showed a segregation between the wetlands of different hydroperiods ( $F = 1.83$ ,  $p = 0.02$ ) and sampling dates ( $F = 4.29$ ,  $p < 0.01$ ) (Fig. 4). The variation between hydroperiods was mainly between short and long hydroperiod wetlands. The composition varied over time mainly between the months of September-November and February-April. The composition of hunting ( $F = 3.17$ ,  $p < 0.01$ ) and weaver spiders ( $F = 1.63$ ,  $p = 0.05$ ) varied between wetlands with different hydroperiods and over time (Fig. 5a and 5b). The Lycosidae and Salticidae families were associated with the short hydroperiod wetlands, and the Tetragnathidae weaver spider family was associated with long hydroperiod wetlands. Some taxa of spiders were considered indicative of hydroperiods: young individuals of the Lycosidae ( $IV = 0.713$ ,  $p = 0.041$ ) were indicative of short hydroperiod wetlands, Theridiidae ( $IV = 0.866$ ,  $p = 0.048$ ) was indicative of medium hydroperiod wetlands and *Tetragnatha aff. pallescens* ( $IV = 0.824$ ;  $p = 0.041$ ) was indicative of long hydroperiod wetlands.

## Discussion

The results do not at all support the hypothesis that wetlands with long hydroperiod present higher values of richness and abundance of spiders. However, the results support that the composition of spider morphospecies varies between wetlands with different hydroperiods. Consequently, the hydroperiod had a significant influence on communities' patterns (Whiles and Goldowitz 2005). A higher variation in the structure of hunter spiders was found in wetlands with lower hydroperiod (short and medium). These results show the importance of the hydroperiod for spiders in wetlands,

especially in dry periods. Also, these findings are relevant in terms of spider biology and ecology as they define the importance of wetlands as temporary habitats for groups of non-fully aquatic organisms (Williams 2006). Understanding these boundary conditions is crucial in predicting the structure and function of wetland communities in future climate scenarios (Brooks 2009).

In the present study, the hydroperiod duration seems to be the most important limiting factor for the occurrence of species. Spiders of the Tetragnathidae family were indicative of long hydroperiod wetlands. The greater stability of surface water in long hydroperiod wetlands may act as an environmental filter, facilitating the establishment of specific groups whose life cycle is related to the presence of water (Foelix 1996, Cardoso et al. 2011). The availability of emergent prey can also be an explanation for the occurrence of the Tetragnathidae family in these areas (Foelix 1996, O'Neill and Thorp 2014). The spiders of the Lycosidae family were indicative of the medium hydroperiod wetlands. Individuals in this family often prefer warm and sunny places (Graham et. al. 2003). Spiders in wetlands with medium hydroperiod may be favored by the changes related to the permanence of water and less predators (Schneider and Frost 1996; Raizer and Amaral 2001). The short hydroperiod wetlands were favorable to hunter spiders, as it should facilitate their direct foraging activity. Specifically, highly mobile spider species such as cursorial hunting spiders can temporarily occur in different patches, characterizing the formation of different communities and high beta diversity (Buchholz 2010).

The hydroperiod of the wetlands studied varied widely, and while most areas maintained a similar community structure within the colder months, they clearly differed at the time of desiccation, with some wetlands drying and showing an increase in species dissimilarity. The results identified the differences between the water-filled

periods and the periods of water level reduction, evidencing a defined temporal dynamics, since the abundance and composition of spiders varied over time. This variation can be related to the life cycle of invertebrate species (Stenert and Maltchik 2007). Paetzold and Tockner (2005) and Jonsson and Wardle (2009) showed that freshwater subsidies are important for invertebrate community structure on adjacent land, specifically for spiders as predators of emerged aquatic insects.

During flood periods, in September and November, there was a higher similarity of species composition. Though, in periods of drought, there was a higher occurrence of different families and guilds. However, the structure of the weaver spider communities showed a higher homogeneity than hunters communities between the different hydroperiods over time. Unfavorable conditions, such as those caused by drought of habitat may force individuals to disperse (Krauss et al. 2003). However, in permanent wetlands with higher habitat stability, a low dispersion rate is expected (Bilton et al. 2001). The predation-permanence gradient model emphasizes that changes in freshwater community composition are expected to change along the hydrological from short hydroperiods to long hydroperiods (Wellborn et al. 1996). Considering the predictions of the predation-permanence gradient model, spider communities may reflect these changes in biotic interactions, as well as variances in tolerance to hydroperiod length (Buchholz and Schröder 2013). Additionally, microclimate (eg, temperature, humidity) and soil characteristics can be important determinants of spider distributions (Hore and Uniyal 2008). The environmental characteristics may change gradually and predictably with time, according to the wetland hydroperiod (Wellborn et al. 1996; Williams 2006). In addition, spiders present species-specific tolerances to environmental variation in abiotic and biotic characteristics (Entling et al. 2007, Cardoso et al. 2011).

Spider guilds can be able to tolerate different levels of drying as revealed by differences in hydroperiod. The studied families had a comparatively broader and distinct niche between the wetlands with shorter hydroperiods, indicating a greater amount of species adapted or tolerant to the decrease of water (Verberk et al. 2008). Many morphospecies preferred drier habitat conditions, while the presence of a more specialized fauna, such as weaver spiders can be observed in wetlands of longer hydroperiod. It is possible to state that certain species of spiders are clearly affected by the local changes caused by the hydroperiod in a small spatial scale, making them suitable as focal species to evaluate environmental changes (Pearce and Venier 2006).

Conservation strategies to mitigate potential negative effects of climate change on wetlands should take into account the variation of wetland response along hydroperiod gradients (Waterkeyn et al. 2008). Wetlands, even on a small spatial scale, may have differences on communities' structure in relation to other wetlands in the same region and with different hydroperiod (Gascon et al. 2005). Thus, future scenarios involving climate change and spider conservation should take into account the hydroperiod of wetlands as a regional climate proxy (Wiggins et al. 1980). Based on these results, it is possible to extract a specific base of ideas for successful management in wetlands considering the need for conservation of arthropods. First, conservation must include wetlands with different hydroperiods ranges, since hydroperiod is an important component for the structure of spider communities. Second, the conservation of hydroperiod dynamics over time is one of the factors that affect spider communities and should therefore be considered. Finally, wetlands with different hydroperiods must be created, especially in agricultural landscapes, thus increasing regional environmental heterogeneity. The structure of wetland communities often differ from one another because of their isolated condition (Dugan 1993, Oertli et al. 2002). Therefore, for the

sake of the conservation of arthropod fauna, a spatial and temporally heterogeneous mosaic of wetlands should be created to ensure the ecological needs of aquatic invertebrates and spiders (Heino 2001, Cristofoli et al. 2010). These approaches are particularly relevant for the future, as changes in climatic characteristics and disturbance regimes (hydroperiod) associated with global change are likely to alter the mapping of the abiotic and biotic characteristics in the geographic space, with profound consequences for the dynamics of the spider communities.

## References

- Anderson MJ (2006) Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62:245–253
- Ávila AC, Sternert C, Maltchik L (2011) Partitioning macroinvertebrate diversity across different spatial scales in southern Brazil coastal wetlands. *Wetlands* 31: 459-469
- Baselga A, Orme C, David L (2012) Betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods Ecol. Evol.* 3: 808-812
- Batzer D, Wissinger S (1996) Ecology of insect communities in nontidal wetlands. *Annu. Rev. Entomol.* 41: 75–100
- Beisner BE, Peres-Neto PR, Lindström ES, Barnett A, Longhi ML (2006) The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985–2991
- Bilton D, Freeland T, Joanna R, Okamura, B (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 32:159-181

- Binckley CA, Resetarits WJ (2009) Spatial and temporal dynamics of habitat selection across canopy gradients generates patterns of species richness and composition in aquatic beetles. *Ecol. Entomol.* 34:457–465
- Boix D, Sala J, Quintana XD, Moreno - Amich R (2004) Succession of the animal community in a Mediterranean temporary pond. *J. North Am. Benthological Soc.* 23: 29–49
- Brooks RT (2009) Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater of the forests of the northeastern United States. *Climate Change* 95:469-483
- Buchholz S (2010) Ground spider assemblages as indicators for habitat structure in inland and ecosystems. *Biodivers. Conserv.* 19: 2565–2595
- Buchholz S, Schröder M (2013). Diversity and ecology of spider assemblages of a Mediterranean wetland complex. *J. Arach.* 41:364–373
- Cardoso P, Pekar S, Jocque, Coddington JÁ (2011) Global patterns of guild composition and functional diversity of spiders. *PLoS ONE* 6: 1–10
- Cereghino R, Biggs J, Oertli B, Declerck S (2008) The ecology of European wetlands: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiologia* 597: 1–6
- Cristofoli S, Mahy G, Kekenbosch R, Lambeets K (2010) Spider communities as evaluation tools for wetland and restoration. *Ecol. Indic.* 10:773–780
- Cunha ER, Thomaz SM, Mormul RP, Cafofo EG, Bonaldo AB (2012) Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* 32: 369–377
- Dufrene M, Legendre P (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67: 345-366

- Dugan P (1993) *Wetlands in Danger: A world conservation atlas*. Oxford University Press, New York
- Entling W, Schmidt MH, Bacher S, Brandl R, Nent W (2007) Niche properties of Central European spiders: shading, moisture and the evolution of the habitat niche. *Global Ecol. Biogeogr* 16: 440-448
- Foelix RF (1996) *Biology of spiders*. Oxford University Press, Oxford
- Florencio M, Serrano L, Gómez-Rodríguez C, Millán A, Díaz-Paniagua C (2009) Inter- and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. *Hydrobiologia* 634: 167-183
- Gascón S, Boix D, Sala J, Quintana XD (2005) Variability of benthic assemblages in relation to the hydrological pattern in Mediterranean salt marshes (Emporda wetlands, NE Iberian Peninsula). *Archiv. für Hydrob.* 163: 163–181
- Graham K, Buddle CM, Spence JR (2003) Habitat affinities of spiders living near a freshwater pond. *J. Arach.* 31: 78–89
- Heino J, Soininen J, Alahuhta J, Lappalainen J, Virtanen R (2015) A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecol. Evol.* 5: 1525–1537
- Heino J (2001) Regional gradient analysis of freshwater biota: do similar biogeographic patterns exist among multiple taxonomic groups? *J. Biogeogr.* 28: 69–76
- Hore, U, Uniyal VP (2008) Diversity and composition of spider assemblages in five vegetation types of the Terai Conservation Area, India. *J. Arach.* 36: 251-258
- IPCC (2007) *Climate Change 2007: Synthesis Report AR4*, International Panel on Climate Change
- Jackson, DA (1993) Stopping rules in principal component analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214

- Jonsson M, Wardle D (2009) The influence of freshwater-lake subsidies on invertebrates occupying terrestrial vegetation. *Acta Oecol.* 35: 698-704
- Junk WJ, Shuqing AN, Finlayson CM, Gopal B, Květ J, Mitchell SA, Mitsch WJ, Robarts RD (2013) Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquat. Sci.* 75: 151–167
- Krauss J, Steffan-Dewenter I, Tscharntke T (2003) Local species immigration, extinction, and turnover of butterflies in relation to habitat area and habitat isolation. *Oecologia* 137: 591–602
- Legendre P, Legendre L (1998) *Numerical ecology*, 2nd English ed. Elsevier, Amsterdam
- Legendre P, Legendre LF (2012). *Numerical ecology*, v.24. Elsevier, Amsterdam
- Leauthaud C, Duvail S, Hamerlynck O, Paul JL, Cochet H, Nyunja J, Albergel J, Grunberger O (2013) Floods and livelihoods: The impact of changing water resources on wetland agroecological production systems in the Tana River Delta, Kenya, *Global Environ. Change* 23: 252–263
- Maltchik L, Costa ES, Becker CG, Oliveira AE (2003) Inventory of wetlands of Rio Grande do Sul (Brazil). *Pesquisas Botânicas* 53:89–100
- Marengo J, Rusticucci A, Penalba MO, Renom M (2010) An inter comparison of observed and simulated extreme rainfall and temperature events during the last half of the twentieth century: part 2: historical trends. *Clim. Chang.* 98:509-529
- Maurer EP (2007) Uncertainty in hydrologic impacts of climate change in the Sierra Nevada, California, under two emissions scenarios. *Clim. Chang.* 82:309–325
- Mitsch WJ, Gosselink JG (2000) *Wetlands*. John Wiley & Sons, New York
- Molles MC Jr., Dahm CN. A perspective on El Niño and La Niña: global implications for stream ecology. *J. North Am. Bentholological Soc.* 9:68–76



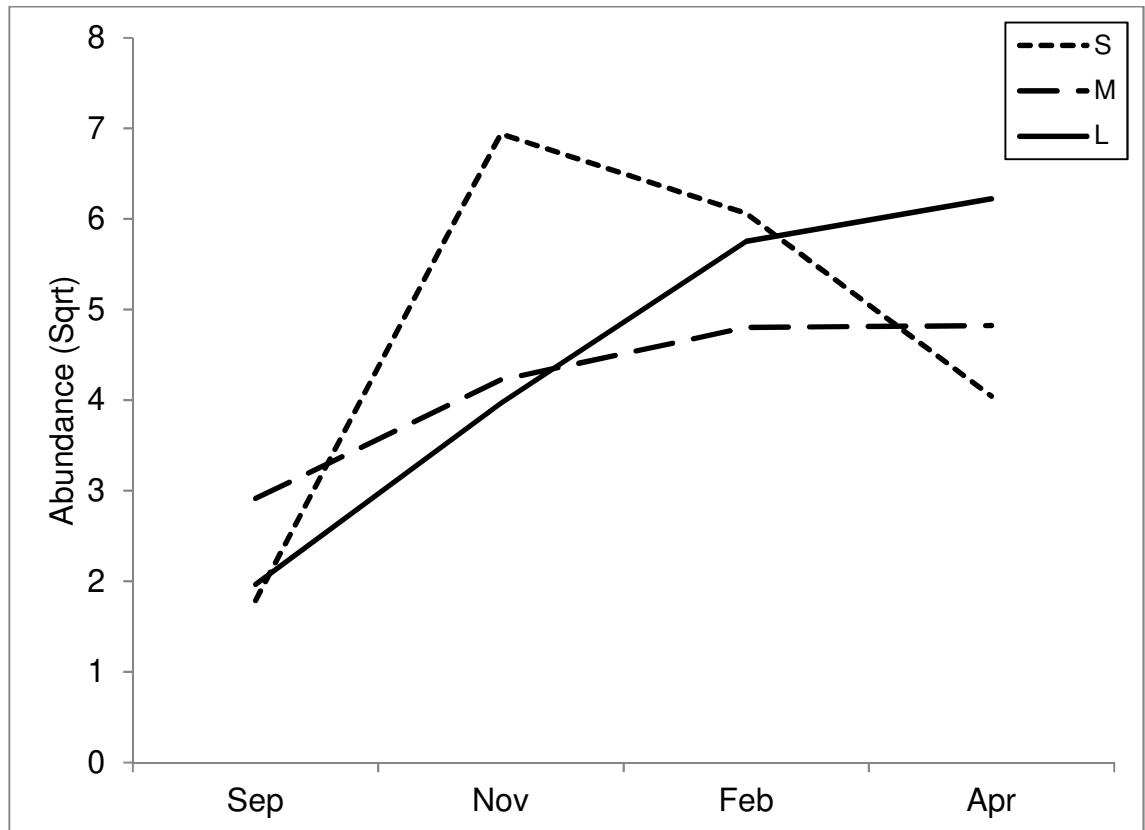
- Nakano S, Murakami M (2001) Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A* 98:166-170
- Nyffeler M, Pusey BJ (2014) Fish predation by semi-aquatic spiders: a global pattern. *PLOS ONE* 9:e99459
- Oertli B, Joye DA, Castella E, Juge R, Cambin D, Lachavanne JB (2002) Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. *Biol. Conserv.* 104: 9-70
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, Minchin PR, O'hara RB, Simpson GL, Solymos P, Henry M, Stevens H, Wagner H (2015) *vegan: Community Ecology*
- O'Neill B, Thorp J (2014) Untangling food–web structure in an ephemeral ecosystem. *Freshwater Biol.* 59: 1462–1473
- Pearce JL, Venier LA (2006) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecol. Indic.* 4: 780-793
- Paetzold A, Tockner K (2005) Effects of riparian arthropod predation on the biomass and abundance of aquatic insect emergence. *J. North Am. Benthological Soc.* 24: 395-402
- Plenzler MA, Michaels HJ (2015) Terrestrial habitat quality impacts macroinvertebrate diversity in temporary wetlands. *Wetlands* 35: 1093-1103
- Raizer J, Amaral ME (2001) Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *J. Arach.* 29: 227–237
- Rambo BA (2000) *Fisionomia do Rio Grande do Sul: Ensaio de Monografia Natural*. Universidade do Vale do Rio dos Sinos (UNISINOS), São Leopoldo

- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org>
- Roberts DW (2015) labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.7–0. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>
- Rodrigues ENL, Mendonça MS Jr. (2012) Spider guilds in the tree-shrub strata of riparian forests in southern Brazil. *J. Arach.* 40:39–47
- Rodrigues ENL, Mendonça MS Jr, Ott R (2008) Fauna de aranhas (Arachnida, Araneae) em diferentes estágios do cultivo de arroz irrigado em Cachoeirinha, RS, Brasil. *Iherin.. Série Zool* 98: 362-371
- Sanzone DM, Meyer JL, Marti E, Gardiner EP, Tank JL, Grimm NB (2003) Carbon and nitrogen transfer from a desert stream to riparian predators. *Oecologia* 134:238-250
- Schneider DW, Frost TM (1996) Habitat duration and community structure in temporary ponds. *J. North Am. Benthological Soc.* 15: 64–86
- Sim LL, Davis JA, Strehlow K, McGuire M, Trayler KM, Wild S, Pappas PJ, O'Connor J (2013) The influence of changing hydro regime on the invertebrate communities of temporary seasonal wetlands. *Freshwater Scien.* 32:327-342
- Stenert C, Maltchik L (2007) Influence of area, altitude and hydroperiod on macroinvertebrate communities in southern Brazil wetlands. *Mar. Freshwater Research* 58: 993–1001
- Tarr TL, Baber MJ, Babbitt KJ (2005) Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecol. Manag.* 13:334
- Verberk WCEP, Siepel H, Esselink H (2008) Applying life-history strategies for freshwater macroinvertebrates to lentic waters. *Freshwater Biol.* 53:1739– 1753

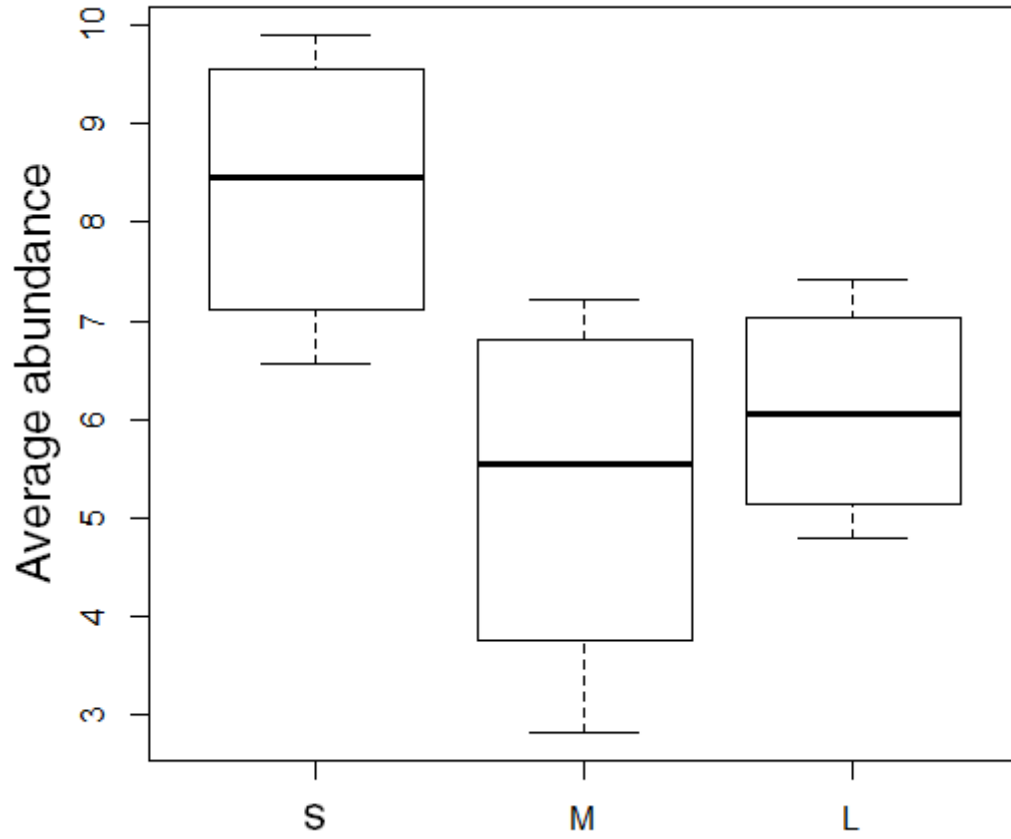
- Waterkeyn A, Grillas P, Vanschoenwinke BL, Brendonck L (2008) Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshwater Biol.* 53:1808-1822
- Wellborn GA, Skelly DK, Werner EE (1996) Mechanisms creating community structure along a freshwater habitat gradient. *Annual Review of Ecol. System.* 27: 337–363
- Whiles MR, Goldowitz B (2005) Macroinvertebrate communities in central Platte River wetlands: patterns across a hydrologic gradient. *Wetlands* 25: 462–472
- Wiggins GB, Mackay RJ, Smith IM (1980) Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Arch. Hydrobiol.* 125:85–110
- Williams DD (2006) *The biology of temporary waters.* Oxford University Press, Oxford, UK
- Wissinger SA (1999) Ecology of wetland invertebrates: synthesis and applications for conservation and management. In: Batzer, DP, Rader RB (Orgs.). *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America: Ecology and Management.* New York: John Wiley and Sons, pp 1120
- Zhang H, Huang GH, Wang D, Zhang X (2011) Uncertainty assessment of climate change impacts on the hydrology of small prairie wetlands. *J. Hydrol.* 396: 94–103
- Zimmer KD, Hanson MA, Butler MG (2000) Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: a multivariate approach. *Can. J. Fish. Aquatic Sciences* 57: 76–85
- Zuur A (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R.* New York: Springer

## Figures

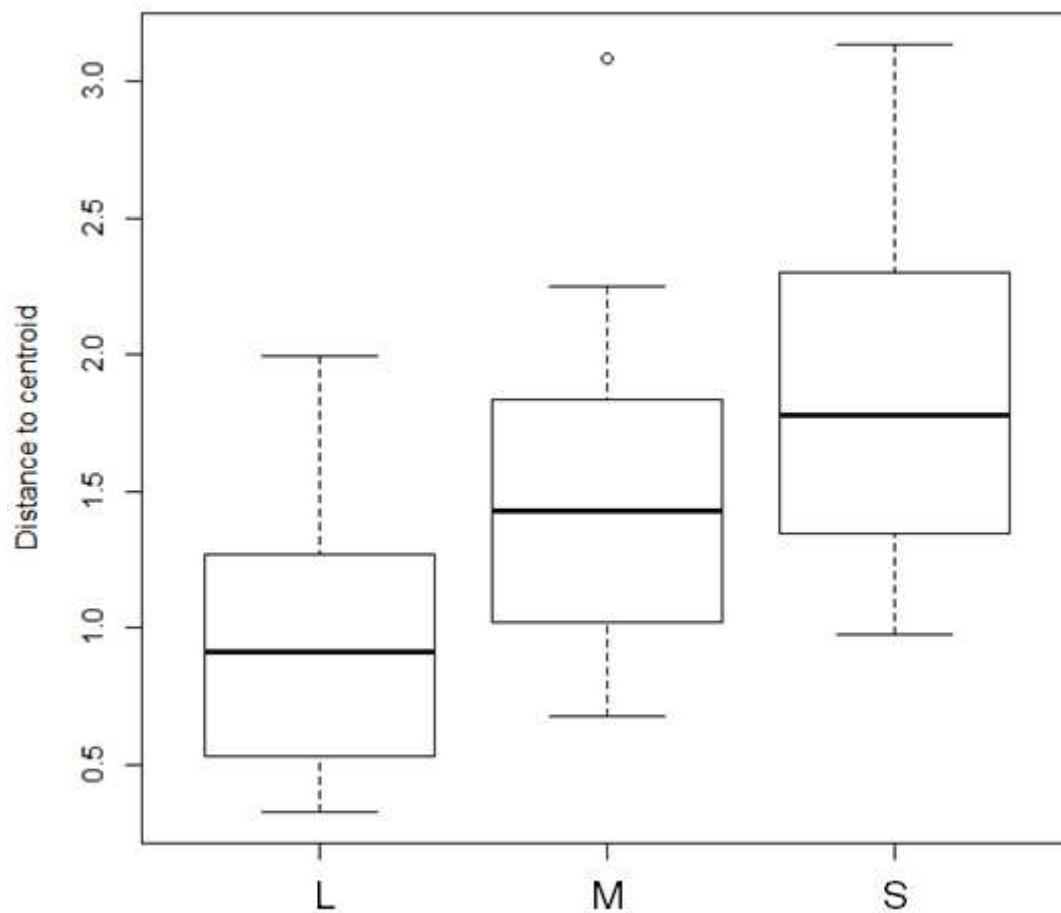
**Fig. 1** Total abundance of spiders throughout sampling dates in wetlands with different hydroperiods in Southern Brazil. S = Short; M = Medium; L = Long, hydroperiods.



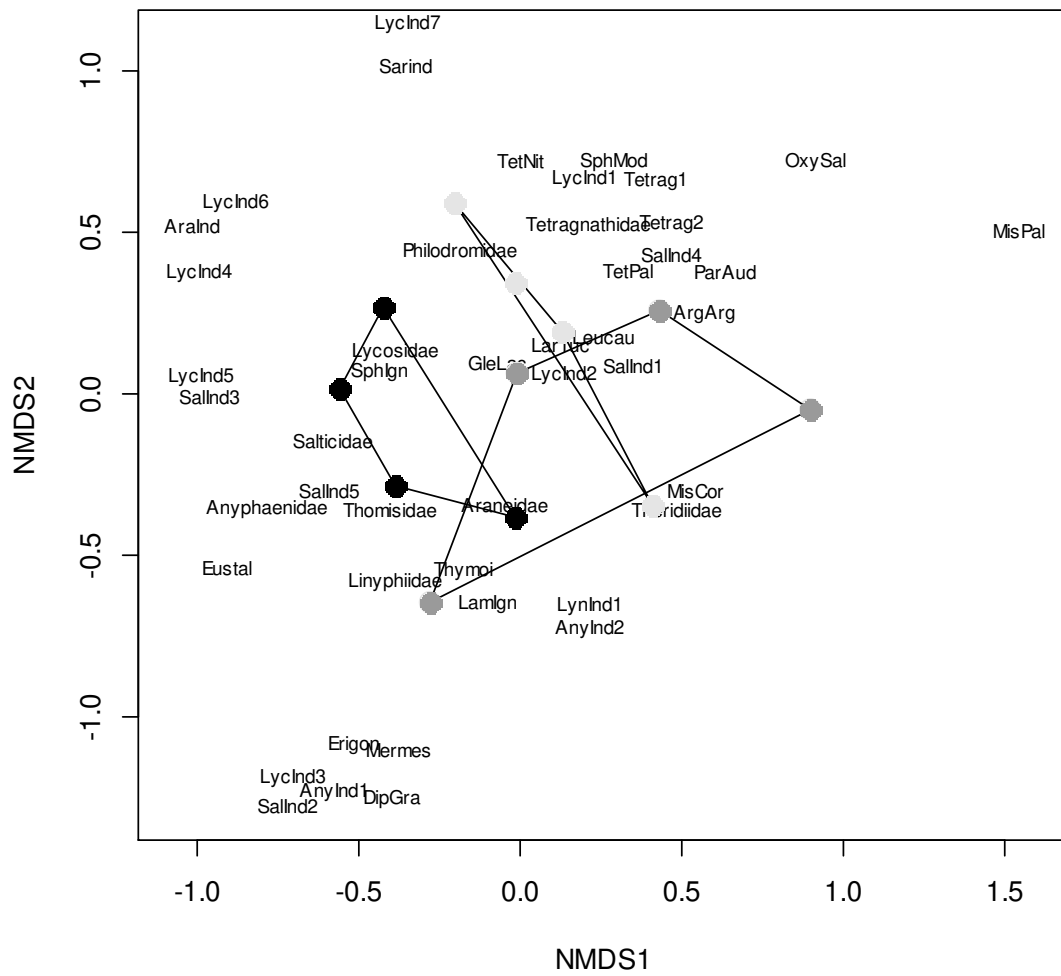
**Fig. 2** Average abundance of hunting spiders among the different hydroperiods (S - Short, M - Medium, L - Long) in wetlands of southern Brazil.



**Fig. 3** Beta diversity of hunting spiders among the different hydroperiods (S - Short, M - Medium, L - Long) in wetlands of southern Brazil. The differences in the dispersions of each group represent differences in the community composition between the samples within each sampling date.

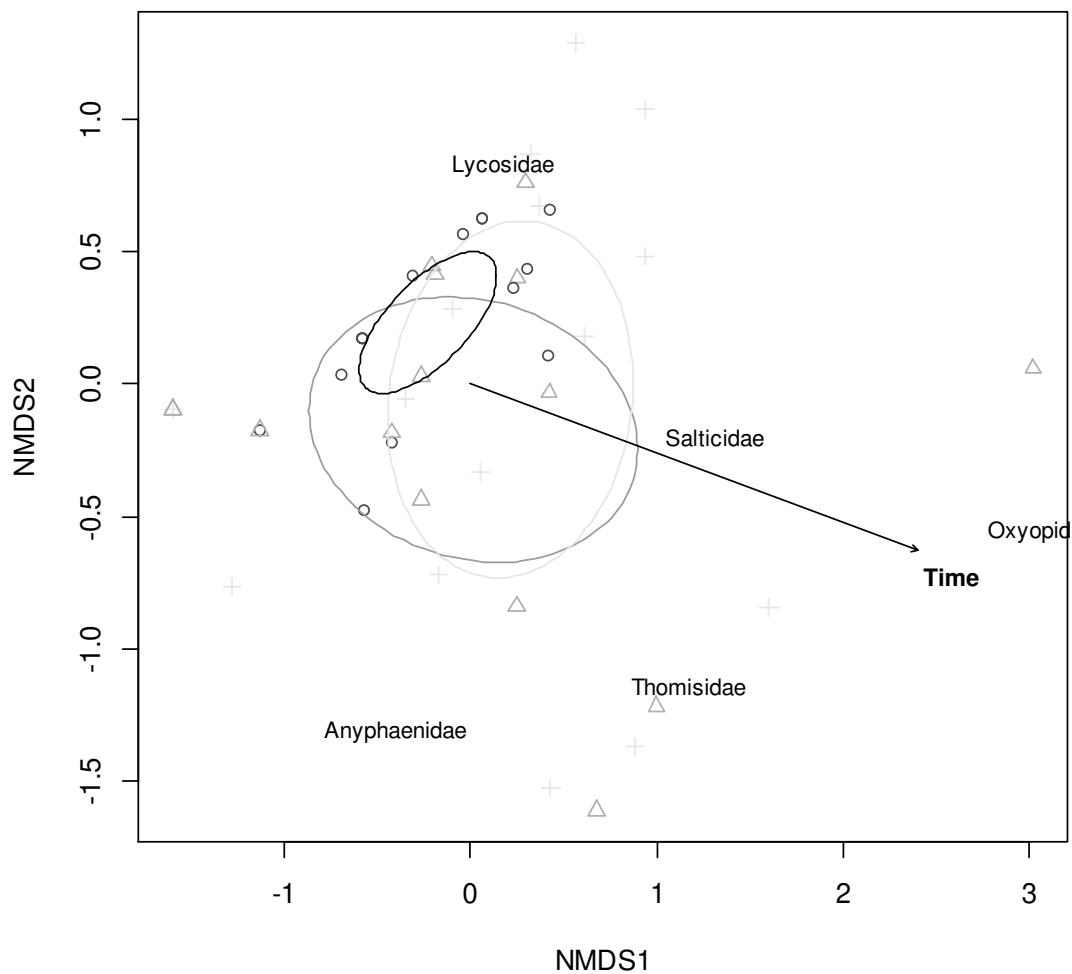


**Fig. 4** Non-Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordinations for the spider morphospecies sampled from 12 wetlands (Stress = 12.0). Each polygon represents the sample boundaries of the same hydroperiod. Hydroperiods: Black = Short; Gray = Medium; Light gray = Long



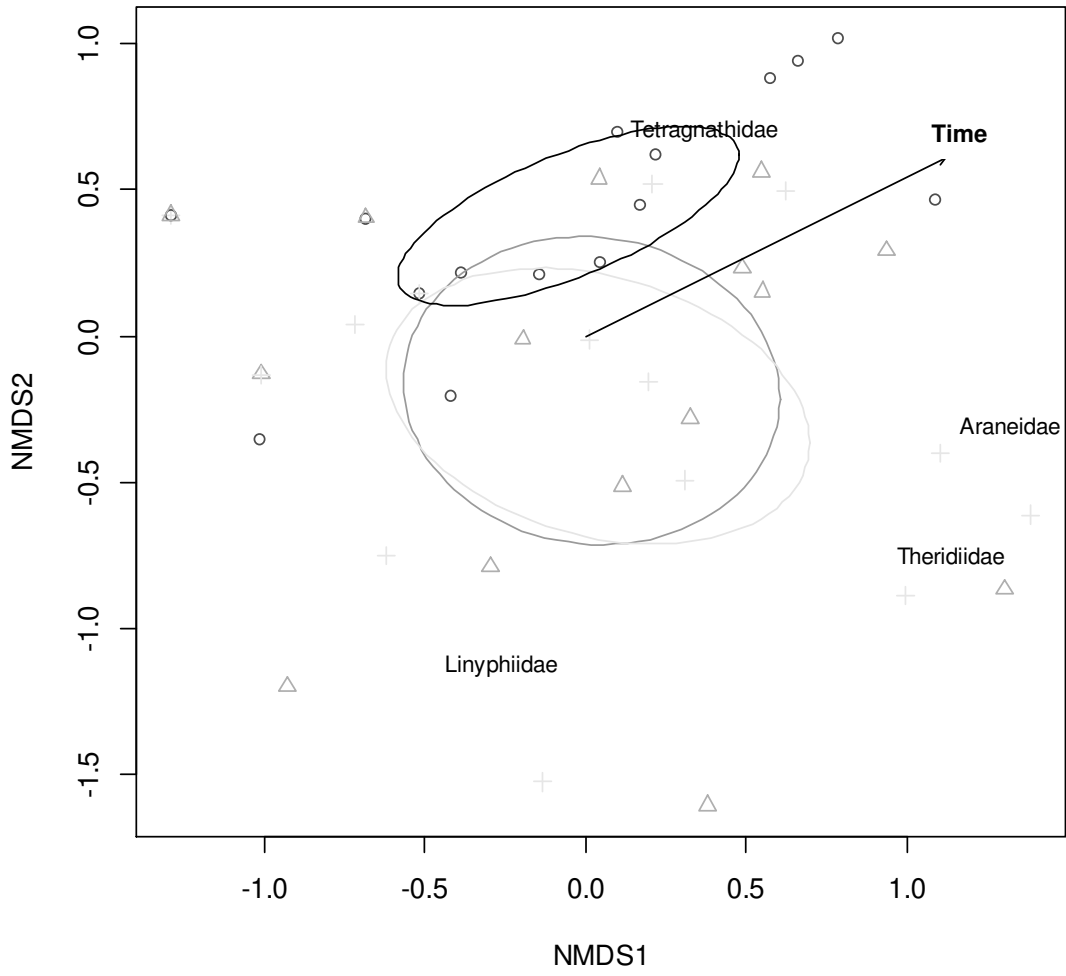
**Figs. 5a and 5b** Non–Metric Multidimensional Scaling (NMDS) ordinations of all sample units obtained in the twelve wetlands for hunting spiders (a) and weavers (b) (Stress = 9.3 e 5.1). Each point represents a wetland in a sampling date and hydroperiod groups are encircled in ellipses based on standard errors with 99% confidence limits. The arrows shows the significantly variation in the structure of the spider communities over time (September 2013, November 2013, February 2014 and April 2014), and indicate the direction of maximum change. Hydroperiods: Circles = Long; Triangle = Medium; Cross = Short.

a)

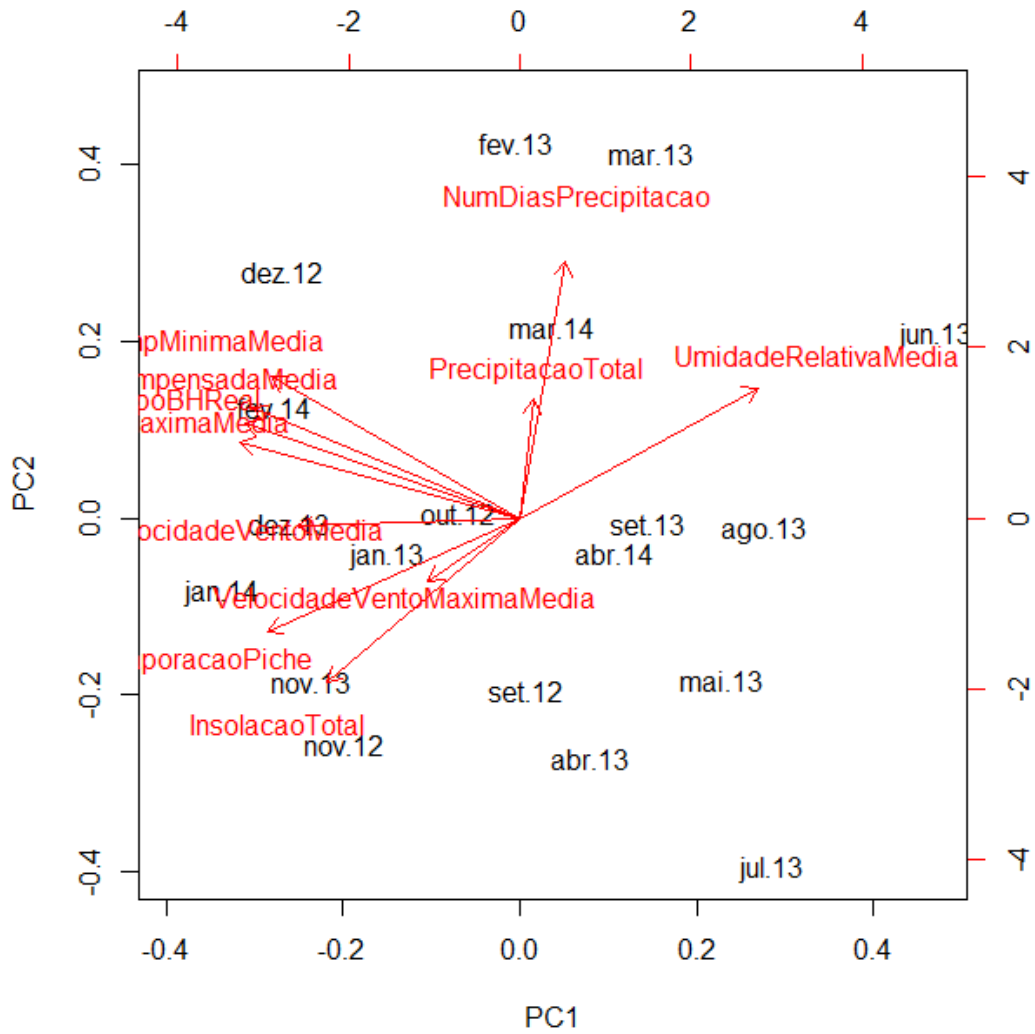




b)



**Fig. S1** PCA with the climatic variables for each month from September 2012 to April 2014.



### **CAPÍTULO 3**

Este manuscrito será traduzido e submetido na revista *Oecologia*. O manuscrito está formatado de acordo com as normas da referida revista.

## **Estrutura e composição de comunidades de aranhas em um gradiente latitudinal de áreas úmidas costeiras subtropicais**

**Resumo** Os padrões da biodiversidade relacionados ao gradiente latitudinal podem ser avaliados com base em paradigmas ecológicos. Recentemente um elevado número de impactos ambientais globais tem surgido, incluindo mudanças climáticas. Invertebrados, como as aranhas, podem ser adequados como organismos de alerta precoce em relação a alterações ambientais. O nosso objetivo foi examinar a influência do gradiente latitudinal, em diferentes biomas, na determinação da estrutura e composição de assembleias de aranhas. Foram realizadas duas coletas no ano de 2015 em 24 áreas úmidas costeiras considerando os biomas Pampa e Mata Atlântica. Foi observado um total de 1375 aranhas (532 adultos), distribuídas em 12 famílias. A abundância e a riqueza de famílias de aranhas variaram de acordo com a latitude entre os diferentes biomas. A partição aditiva da riqueza mostrou que a riqueza observada na menor escala foi menor do que a esperada. A riqueza entre áreas úmidas e entre regiões foi maior do que a esperada. Já entre biomas os valores observados foram similares aos valores esperados. Os valores de diversidade beta, considerando os componentes de substituição e aninhamento foram relativamente heterogêneos entre os biomas. Os resultados evidenciam que a distribuição de espécies de aranhas ao longo dos biomas é influenciada pelo gradiente climático latitudinal. Esses dados podem fornecer uma

informação importante no futuro sobre os efeitos das mudanças climáticas em áreas úmidas.

**Palavras-chave:** Diversidade beta, Macroclima, Biomas, Escala espacial, Componentes da diversidade

## **Introdução**

Ambientes próximos e com condições de habitat similares possuem comunidades formadas a partir de um determinado conjunto de espécies que estão sujeitas a filtros ambientais (Peres-Neto e Legendre 2010; Declerck et al. 2011; D’Amen et al. 2015). Entretanto, à medida que a dissimilaridade ambiental aumenta com a distância, a similaridade na composição de espécies diminui (Soininen et al. 2007). A importância de processos bióticos e históricos também contribui para a configuração espacial de comunidades, como agregação espacial, especiação, extinção e eventos estocásticos (Ackerly 2003). Um bom exemplo da relação entre dissimilaridade e distância entre áreas é a variação da biodiversidade com a latitude (Stevens 1989; Willig et al. 2003). Diversas hipóteses existem para explicar esse padrão de distribuição da biodiversidade, tais como a heterogeneidade espacial e a extensão das zonas climáticas (Willig et al. 2003). Os padrões da biodiversidade relacionados ao gradiente latitudinal podem ser avaliados com base em paradigmas ecológicos (Holyoak et al. 2005). A presença de ambientes distintos dentro de uma paisagem, e a variação da sua distribuição em uma região, conjuntamente com a mudança do clima, leva a um aumento na diversidade beta (Willig et al. 2003; Andrew e Hughes 2004). Assim, a variação na composição de

espécies em distintas escalas espaciais avalia a medida de diversidade beta, e seus componentes (substituição e aninhamento) (Soininen et al. 2007; Baselga et al. 2012).

A dinâmica espaço-temporal da biodiversidade (e.x. colonização, ocupação e extinção) é fortemente influenciada pelos impactos antrópicos, causando efeitos negativos na biodiversidade (Walther et al. 2002; Haddad et al. 2015). Nas últimas décadas, muitos estudos baseados em simulações foram feitos para investigar possíveis impactos da variação climática em ecossistemas aquáticos (Maurer 2007; Zhang et al. 2011). Embora ainda incertas, as mudanças projetadas na temperatura e precipitação possivelmente levarão a grandes alterações na distribuição de espécies, com efeitos negativos na biodiversidade em escalas regional e global (Williams 2006). Alterações decorrentes da variação climática são esperadas, das quais destacamos as mudanças nas faixas geográficas de ocupação das espécies, com deslocamento em direção aos polos da terra (Parmesan et al. 1999). Além disso, as mudanças climáticas modificam ciclos biogeoquímicos, regimes de distúrbios e a distribuição de biomas (Hampe and Petit 2005, Brooks 2009). Devido à falta de conhecimento específico sobre os fatores que afetam a estrutura de muitas assembleias de invertebrados e suas relações, há uma limitação na capacidade de se prever como diferentes comunidades irão responder a um clima alterado (Hughes et al. 2003). Gradientes latitudinais fornecem um bom modelo para se compreender melhor os potenciais impactos das mudanças climáticas nos organismos (Andrew e Hughes 2004).

Projeções futuras mostram que áreas costeiras podem ser impactadas pela elevação do nível do mar, padrões de chuva alterados e aumento de eventos climáticos severos, todos fortemente ligados com os padrões de biodiversidade (Nicholls & Lowe 2004). Áreas úmidas localizadas em diferentes biomas, podem ser úteis para a compreensão do papel do clima atual na estruturação de assembleias e prever respostas

às mudanças climáticas futuras (Erwin 2009). Invertebrados, como as aranhas, podem ser adequados como organismos de alerta precoce em relação a alterações ambientais. Aranhas tem alta riqueza de espécies, são abundantes, simples de amostrar e tem distintas preferências de habitats (Raizer et al. 2005, Schirmel et al. 2012). Considerando que a distribuição geográfica das espécies pode ser alterada em função da mudança climática, é importante avaliar as possíveis alterações na estrutura dessas assembleias.

O nosso objetivo foi examinar o gradiente latitudinal, em diferentes biomas, na determinação da estrutura e composição de assembleias de aranhas. Especificamente, (1) comparar a abundância de indivíduos, a riqueza e a composição de morfoespécies de aranhas entre áreas úmidas ao longo do gradiente latitudinal; (2) analisar possíveis influências climáticas na composição de espécies de aranhas em áreas úmidas do bioma mais frio (Pampa) e do bioma mais quente (Mata Atlântica); (3) avaliar os padrões de diversidade beta de aranhas em uma escala latitudinal extensa e de transição de dois biomas. As aranhas são predadores generalistas presentes em diversos ambientes, possuindo uma ampla diversidade de espécies e de estratégias de vida. Nossa hipótese é que há uma maior riqueza e abundância de aranhas em áreas úmidas do bioma Mata Atlântica, bem como uma diferente composição de espécies, havendo o aninhamento de espécies entre os biomas. Já se o aumento da temperatura está ocorrendo, a presença de espécies provenientes do bioma Mata Atlântica poderá ser observada nas áreas úmidas do bioma Pampa, com uma maior diversidade de espécies em escalas menores.

## **Métodos**

### **Área de estudo e delineamento amostral**

O estudo foi realizado em áreas úmidas localizadas em dois biomas brasileiros: Mata Atlântica e Pampa, incluindo áreas consideradas de transição entre os biomas, representando uma distância de aproximadamente 600 km de extensão na região costeira (Fig. 1). O bioma Mata Atlântica estende-se pela costa brasileira desde o Estado do Rio Grande do Norte até o norte do Rio Grande do Sul. A vegetação é caracterizada por Floresta Atlântica Pluvial e Floresta Atlântica Semidecídua. O clima na região Sul do Brasil é considerado subtropical com temperatura média de 14°C e precipitação média anual de 1.600 mm, com chuvas bem distribuídas ao longo de todo ano. O bioma Pampa localiza-se no sul e oeste do Rio Grande do Sul e abrange uma grande parcela dos campos sulinos. O limite dos biomas Mata Atlântica e Pampa é muito discutido entre pesquisadores, não havendo um consenso (Radambrasil 1986). O predomínio de áreas abertas da Planície Costeira do Rio Grande do Sul foi decisivo para que a Planície Costeira fosse categorizada como bioma Pampa. Apesar de existirem domínios de vegetação característicos de Mata Atlântica na Planície Costeira, para as áreas úmidas o bioma deve ser considerado como Pampa já que a maioria desses ecossistemas está inserida em matrizes abertas de campos rupestres.

O clima é considerado de transição entre os climas subtropical (ao norte) e temperado (ao sul). O período mais chuvoso coincide com o verão, diminuindo no inverno, podendo a precipitação média anual variar de 1.200 a 1.600 mm e a temperatura média anual de 13°C a 17°C. Os campos são constituídos principalmente por vegetação herbácea com predomínio de gramíneas e ciperáceas. Em algumas regiões há mosaicos de campos com fragmentos isolados de florestas.

### **Coleta e processamento de dados**

Duas coletas foram realizadas (setembro e novembro de 2015) em um total de 24 áreas úmidas costeiras considerando os dois biomas, Pampa e Mata Atlântica. No bioma Mata Atlântica e no bioma Pampa foram realizadas coletas em oito áreas úmidas costeiras distribuídas em três municípios. Adicionalmente, foram realizadas coletas em oito áreas úmidas na região de transição dos dois biomas, entre os municípios de Torres e Palmares do Sul. A zona de transição foi definida por aproximadamente 50 km Norte e Sul do limite dos biomas estabelecido pelo IBGE (i.e. paralelo 30°). As áreas úmidas possuíam tamanho similar, sendo menor que 1 ha. e estrutura do habitat caracterizada, principalmente, por plantas emergentes e gramíneas.

Um total de cinco amostras aleatórias (1m<sup>2</sup>) foram realizadas no solo e entre a vegetação das áreas úmidas. A coleta dos indivíduos foi realizada através de um dispositivo de amostragem adaptado de Raizer e Amaral (2001) e Cunha et al. (2012). A delimitação da área de amostragem foi através de um quadrado flutuante de PVC de 1m<sup>2</sup> conectado a uma armação de ferro de mesmo tamanho com uma tela de nylon de 60 cm de altura para evitar a fuga das aranhas. Após a coleta manual com pinça de todos os indivíduos visíveis a olho nu, foram realizadas varreduras com a ajuda de uma rede entomológica aquática no interior e no entorno do quadrado para aumentar a eficiência na captura de aranhas não visíveis em campo. Um frasco spray contendo álcool e água (70%) foi utilizado para auxiliar na coleta de aranhas que estivessem eventualmente escapando. As aranhas coletadas manualmente e junto com a biomassa vegetal dentro da rede entomológica aquática foram preservadas em álcool etílico (80%) para posterior triagem e identificação em laboratório. As aranhas foram identificadas ao menor nível taxonômico possível. Os indivíduos juvenis foram identificados apenas até família, pois a identificação em menor nível necessita de indivíduos adultos com caracteres sexuais já



desenvolvidos. A abundância de aranhas foi considerada como a contagem total de indivíduos das parcelas por área. A riqueza de aranhas foi considerada como o número total de famílias dos indivíduos adultos.

## **Análise de dados**

### **Diversidade local**

As diferenças no número total de indivíduos de jovens e adultos, na riqueza de espécies, na diversidade de Simpson, entre as diferentes áreas úmidas, utilizando a latitude como variável independente foi avaliada através de modelos lineares generalizados (GLMs). Nós utilizamos o modelo de Poisson para dados de contagem e modelos Gaussianos e função de ligação de identidade para os índices. Em caso de superdispersão, corrigimos os erros padrão usando um modelo quasi-Poisson (Zuur 2009). Análises de espécies indicadoras (Dufrene e Legendre 1997) foram realizadas para determinar qual morfoespécie (ou família) discriminou os diferentes biomas.

### **Diversidade beta**

Análise de Variância Multivariada por Permutação (PERMANOVA) foi usada para analisar as diferenças na composição de famílias, considerando o total de indivíduos, e de jovens e adultos separadamente a partir das áreas úmidas de diferentes regiões (Pampa, Transição e Mata Atlântica). NMDS com a dissimilaridade de *Bray-Curtis* foi usado para avaliar as relações entre as amostras de acordo com a região de estudo. Todas as análises foram feitas no programa R (R Core Team 2015) utilizando os

pacotes vegan (Oksanen et al. 2015), labdsv (Roberts 2015) e betapart (Baselga et al. 2012).

Para avaliar a partição da diversidade foram consideradas as diferentes áreas úmidas, regiões e biomas como níveis hierárquicos. Dessa forma, foi utilizado o método de partição aditiva da diversidade total para avaliar variabilidade da diversidade nas diferentes escalas espaciais. Assim, os dados foram analisados utilizando o seguinte esquema hierárquico: ( $\alpha$ ) diversidade dentro das áreas úmidas; ( $\beta_1$ ) variação da diversidade entre as áreas úmidas; ( $\beta_2$ ) variação da diversidade entre as regiões; ( $\beta_3$ ) variação da diversidade entre biomas (Fig. 1). Este método permite a comparação da variabilidade em cada nível hierárquico, já que gera valores percentuais de variância. O teste avalia se os valores observados são mais altos ou mais baixos do que os esperados, aleatoriamente, através do cálculo das proporções de randomizações em que as estatísticas (componentes da diversidade) são iguais ou maiores do que os valores observados (Lande 1996). Altas proporções indicam que os valores observados são mais baixos do que o esperado ao acaso. Em contraste, a baixa proporção indica que os valores observados são maiores do que o esperado. Foi utilizado um modelo nulo para avaliar a significância dos valores observados em relação aos valores esperados para cada escala hierárquica através de 9999 aleatorizações baseadas em amostras (Crist et al. 2003). Utilizando aleatorizações baseadas em amostras (Crist et al. 2003) foi preservada a agregação interespecífica para cada escala (Ribeiro et al. 2008).

Para examinar se os padrões de diversidade beta de aranhas foram estruturados através de aninhamento ou substituição, a diversidade beta foi particionada nestes dois componentes ( $\beta_{SNE}$  e  $\beta_{SIM}$ ), assim como a diversidade beta geral de Sorensen ( $\beta_{SOR}$ ) (Baselga 2012). Foi avaliada se as partições foram maiores ou menores do que o esperado por acaso através da comparação com matrizes nulas, usando 10 000

permutações. Foi utilizado o método R1 (fixo-proporcional) na matriz nula a partir da função ecosim para realizar as simulações, e a função nestedbetasor para particionar a diversidade beta. Esse método utiliza o z-score padronizado para examinar se os valores observados são maiores do que os esperados ao acaso (modelo nulo) das 10 000 permutações.

### **Variáveis macroclimáticas**

As variáveis macroclimáticas foram obtidas a partir do WorldClim (<http://www.worldclim.org/bioclim>) em uma resolução de 0.5 minutos (Hijmans et al. 2005). Uma análise de componentes principais (PCA) foi realizada com as 19 variáveis bioclimáticas disponíveis relacionadas à temperatura e precipitação derivadas de valores mensais. A retenção dos eixos foi avaliada sob o critério Broken-Stick (Jackson 1993). O escore dos eixos para a seleção de variáveis foi utilizado. A partir dos resultados obtidos selecionamos as seguintes variáveis: (1) Temperatura Média Anual (bio1); (2) Sazonalidade da Temperatura (bio4), (3) Temperatura Máxima do Mês Mais Quente (bio5); (4) Variação da Temperatura Anual (bio7), (5) Precipitação do Mês Mais Úmido (bio13); (6) Sazonalidade da Precipitação (Coeficiente de Variação) (bio15) (7) Precipitação do Trimestre Mais Seco (bio17) (8) Precipitação do Trimestre Mais Quente (bio18); As quatro primeira variáveis mostraram variações climáticas relacionadas a temperatura, e as demais variáveis denotaram variações na precipitação. Utilizamos essas variáveis como preditores da abundância de aranhas na escala regional a partir do uso de uma Regressão Linear Múltipla com um modelo *stepwise* como procedimento de seleção, usando o critério de informação Akaike (AICc) como critério de seleção.

### **Resultados**

Um total de 1375 aranhas (532 adultos), distribuídas em 12 famílias foi observada. As famílias dominantes foram Tetragnathidae (30.98%) Lycosidae (29.38%), Lynphiidae (16.73%) e Araneidae (9.45%). Um total de 749 indivíduos foi amostrado em áreas úmidas da Mata Atlântica, 322 em áreas úmidas da Transição e 304 em áreas úmidas do Pampa. A abundância ( $Z = 3.76$ ,  $P < 0.01$ ) (Fig. 2) e a riqueza de famílias ( $Z = 7.09$ ,  $P < 0.01$ ) de aranhas variaram de acordo com a latitude entre os diferentes biomas, aumentando conforme a diminuição da latitude, assim sendo menor em áreas úmidas do Pampa e maior em áreas úmidas da Mata Atlântica. Valores positivos para o primeiro eixo PCA estiveram associados ao bioma Mata Atlântica, já os valores negativos estiveram associados ao bioma Pampa ( $Z = 11.61$ ,  $P < 0.01$ ). Das oito variáveis climáticas utilizadas, a sazonalidade da temperatura (bio4), e a sazonalidade da precipitação (bio15) foram os principais fatores que influenciaram a abundância de aranhas ( $F = 8.89$ ,  $P < 0.01$ ).

As famílias de aranhas Theridiidae ( $IV = 0.88$ ,  $P < 0.01$ ) e Salticidae ( $IV = 0.83$ ,  $P = 0.01$ ) estiveram associadas às áreas úmidas da Mata Atlântica. As famílias de aranhas Araneidae ( $IV = 0.97$ ,  $P < 0.01$ ) e Pisauridae ( $IV = 0.78$ ,  $P < 0.03$ ) estiveram associadas às áreas úmidas da Mata Atlântica em conjunto com as áreas úmidas da Transição. A partição aditiva da riqueza de famílias de aranhas mostrou que a riqueza observada na menor escala ( $\alpha$ =dentro das áreas úmidas) representou 50.4% da riqueza total e foi menor do que a esperada pelo modelo nulo ( $P = 0.999$ ). A riqueza entre áreas úmidas ( $\beta_1$ ) representou 17.8% da riqueza total e foi maior do que a esperada pelo modelo nulo ( $P < 0.001$ ). Da mesma forma, a riqueza entre regiões ( $\beta_2$ ), que representou 22.7% da riqueza total, foi maior do que a esperada pelo modelo nulo ( $P < 0.001$ ). Já entre biomas os valores observados foram similares aos valores esperados.

( $\beta_3 = 9.1\%$ ,  $P = 0.9$ ). Com a utilização do índice de diversidade de Shannon para a partição aditiva foi observado para as menores escalas avaliadas ( $\alpha_1$  e  $\beta_1$ ) o mesmo padrão encontrado com a utilização da riqueza, porém a contribuição de ambos foi maior, representando 85% do total (Tabela 1).

Os valores de diversidade beta, considerando os componentes de substituição e aninhamento foram relativamente heterogêneos entre os biomas. Com os dados das comunidades de aranhas de todas as áreas úmidas (total) e das áreas úmidas da Mata Atlântica os valores da diversidade de Sorensen e do componente de substituição foram menores do que o esperado por acaso (Fig. 3). Os histogramas com a frequência de comunidades de aranhas demonstraram uma distribuição das famílias organizada de acordo com os gradientes latitudinais. Dessa forma, evidencia a substituição das famílias ao longo dos diferentes biomas, e com diferentes variáveis macroclimáticas (Figura 4 e 5).

## **Discussão**

Os resultados evidenciam que a distribuição de espécies de aranhas ao longo dos biomas é influenciada pelo gradiente climático latitudinal. Dessa forma, demonstram que a diversidade de aranhas aumenta com a diminuição da latitude, representando um padrão típico de distribuição da biodiversidade (Willig et al. 2003). Todavia, foram encontradas variabilidades específicas na estrutura de comunidades de aranhas em algumas áreas úmidas dentro de um mesmo bioma. Isso significa que, mesmo com um padrão geral influenciado pela latitude e por variáveis climáticas há uma variação das comunidades de aranhas que é dependente da escala (Cabra-Garcia et al. 2010). É possível argumentar que a latitude em conjunto com as condições climáticas seleciona

quais e quantas aranhas podem viver em cada localidade de forma distinta para cada bioma (Jiménes-Valverde et al. 2010).

É possível que os artrópodes se beneficiem pelo aquecimento climático e por menores variações (e.g. secas) em latitudes maiores, e que ocorram mudanças nas interações ao longo dos gradientes climáticos em relação às observadas em latitudes mais baixas (Progar e Schowalter (2002); Andrew e Hughes 2005). Assim, é possível que espécies de biomas mais quentes se dispersem para mais frios, em latitudes maiores. O fato de que padrão de distribuição da diversidade foi obtido apesar dos fatores de confusão, enfatiza a robustez deste padrão e a probabilidade de que haja mais do que um fator correlacionado com a latitude que contribui para o gradiente (Entling et al. 2010).

O clima é um dos fatores mais importantes na distribuição de aranhas em amplas escalas (Finch et al. 2008). Provavelmente pela maior estabilidade climática as áreas úmidas em menor latitude possuem uma maior disponibilidade de nichos. No entanto, os efeitos e a importância da latitude não podem ser desmembrados dos climáticos. A importância desses fatores na determinação dos padrões de diversidade e, em particular, dos gradientes de composição das espécies varia de acordo com a extensão espacial (Currie et al. 2004). A relevância da distância geográfica deve aumentar em escalas com maior extensão, onde o efeito da limitação de dispersão e fatores históricos é maximizado. Inversamente, em escalas muito pequenas (locais), o efeito de fatores como a agregação de indivíduos é determinante no decaimento da similaridade (D'Amen et al. 2015). Separar processos ambientais (e.g. a classificação de espécies ao longo de gradientes climáticos) e espaciais (e.g. agregação devido a limitações de dispersão) é uma tarefa complexa devido à sua correlação inevitável e geralmente alta. Assim, a maioria dos estudos conclui que processos de nicho e neutros agem em conjunto em sistemas naturais (Cottenie, 2005).

A partir da partição da diversidade beta com dados de riqueza de famílias, o padrão de distribuição observado mostrou uma relação com as menores escalas. Uma explicação para esse padrão pode ser a capacidade de muitas espécies para tolerar variações em fatores abióticos, e sua dispersão (Jiménez-Valverde et al. 2010). Era esperada uma maior variação em escalas maiores de análises, envolvendo entre-regiões e entre-biomas. A importância da diversidade beta aumentou apenas em relação a escala entre áreas úmidas ( $\beta_1$ ), para os outros componentes, a diversidade beta foi menor do que o esperado. Em escalas distintas, as famílias são distribuídas de forma agregada, o padrão de distribuição é muito provavelmente regido pela distribuição agregada de recursos e habitats em escala local e pela grande heterogeneidade entre os pontos de amostragem em pequenas escalas.

Os maiores valores de aninhamento encontrados podem ser explicados pelos processos de dispersão que devem potencialmente sobrepor o controle de habitats, através de dinâmicas de efeitos de massa (*source-sink*), levando a espécies também ocupando habitats desfavoráveis. Particionar a diversidade beta em componentes de substituição e aninhamento forneceu uma visão mais detalhada sobre a dinâmica da diversidade beta em ambos os biomas. As aranhas possuem uma capacidade de dispersão passiva e não seletiva por balonismo (Bell et al. 2005). Devido à sua estratégia de dispersão por balonismo, a maioria das aranhas é altamente móvel e pode rapidamente resolver ocupar novos habitats (Blandenier et al. 2014). Essa característica pode indicar o maior aninhamento encontrado. A dinâmica entre áreas no espaço, como a dispersão e a migração, pode levar a um aumento da diversidade alfa e, portanto, a uma diminuição da diversidade beta, devido a um efeito homogeneizador da biodiversidade (Loreau 2000). Houve uma baixa dissimilaridade total média (diversidade beta) em áreas úmidas da Mata Atlântica, evidenciando uma relação

inversa entre diversidade beta e aninhamento (Wright e Reeves 1992). Determinar a contribuição destes dois processos na diversidade beta tem implicações importantes para o conhecimento na distribuição de espécies. Valores de diversidade beta observados maiores que os esperados entre áreas úmidas dentro de cada região indicam que as aranhas não estão distribuídas ao acaso dentro das áreas úmidas de uma região. Esse padrão pode indicar uma agregação de famílias nessa menor escala analisada (Ribeiro et al. 2008). A distribuição restrita de áreas úmidas em virtude de alterações ambientais na paisagem pode ajudar a explicar esses padrões agrupados. Considerando que a distribuição das áreas úmidas pode formar um mosaico de habitats com diferentes composições de recursos, a concentração de algumas espécies de aranhas pode depender de onde os recursos estão concentrados (Roshier et al. 2001). Com o conhecimento sobre a distribuição latitudinal de comunidades de aranhas em áreas úmidas é possível determinar um padrão na estrutura dessas comunidades. Assim, as aranhas podem funcionar como organismos indicadores para esses ecossistemas ameaçados. Logo, esses dados podem fornecer uma informação importante no futuro sobre os efeitos das mudanças climáticas em áreas úmidas.

## **Referências**

- Ackerly DD (2003) Community assembly, niche conservatism, and adaptive evolution in changing environments. *International Journal of Plant Sciences* 164(S3):S165-S184
- Andrew NR, Hughes L (2004) Species diversity and structure of phytophagous beetle assemblages along a latitudinal gradient: predicting the potential impacts of climate change. *Ecological Entomology*, 29(5):527-542



- Andrew NR, Hughes L (2005) Arthropod community structure along a latitudinal gradient: Implications for future impacts of climate change. *Austral Ecology* 30:281-297. doi: 10.1111/j.1442-9993.2005.01464.x
- Baselga A, Orme C, David L. (2012) betapart: an R package for the study of beta diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 3(5):808-812
- Baselga A, Lobo JM, Svenning JC, Araujo MB (2012). Global patterns in the shape of species geographical ranges reveal range determinants. *Journal of Biogeography* 39(4):760-771
- Bell J, Bohan D, Shaw E, Weyman G (2005) Ballooning dispersal using silk: world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*. doi: 10.1079/ber2004350
- Blandenier G, Bruggisser OT, Bersier LF (2014) Do spiders respond to global change? A study on the phenology of ballooning spiders in Switzerland. *Écoscience* 21:79-95
- Brooks RT (2009) Potential impacts of global climate change on the hydrology and ecology of ephemeral freshwater systems of the forests of the northeastern United States. *Climatic Change* 95(3-4):469-483
- Cabra-García J, Chacón P, Valderrama-Ardila C (2010) Additive partitioning of spider diversity in a fragmented tropical dry forest (Valle del Cauca, Colombia). *Journal of Arachnology* 38:192-205. doi: 10.1636/p09-68.1
- Cottenie, K. (2005). Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8(11):1175-1182
- Crist T, Veech J, Gering J, Summerville K (2003) Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$  Diversity. *The American Naturalist* 162:734-743. doi: 10.1086/378901

- Cunha ER, Thomaz SM, Mormul RP, Cafoto EG, Bonaldo AB (2012) Macrophyte structural complexity influences spider assemblage attributes in wetlands. *Wetlands* 32(2): 369–377.
- Currie D, Mittelbach G, Cornell H et al. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters* 7:1121-1134. doi: 10.1111/j.1461-0248.2004.00671.x
- D'Amen M, Rahbek C, Zimmermann N, Guisan A (2015) Spatial predictions at the community level: from current approaches to future frameworks. *Biological Reviews* n/a-n/a. doi: 10.1111/brv.12222
- Declercq SA, Coronel JS, Legendre P, Brendonck L. (2011) Scale dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. *Ecography* 34(2):296-305
- Dufrene M, Legendre P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological monographs* 67(3):345-366
- Entling W, Schmidt-Entling M, Bacher S et al. (2010) Body size-climate relationships of European spiders. *Journal of Biogeography* 37:477-485. doi: 10.1111/j.1365-2699.2009.02216.x
- Erwin KL (2009) Wetlands and global climate change: the role of wetland restoration in a changing world. *Wetlands Ecology and Management* 17(1):71-84
- Finch OD, Blick T, Schuldt A (2008) Macroecological patterns of spider species richness across Europe. *Biodiversity and Conservation*, 17(12):2849-2868
- Haddad NM, Brudvig LA, Clobert J et al. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1(2):e1500052
- Hampe A, Petit RJ (2005). Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology letters* 8(5):461-467

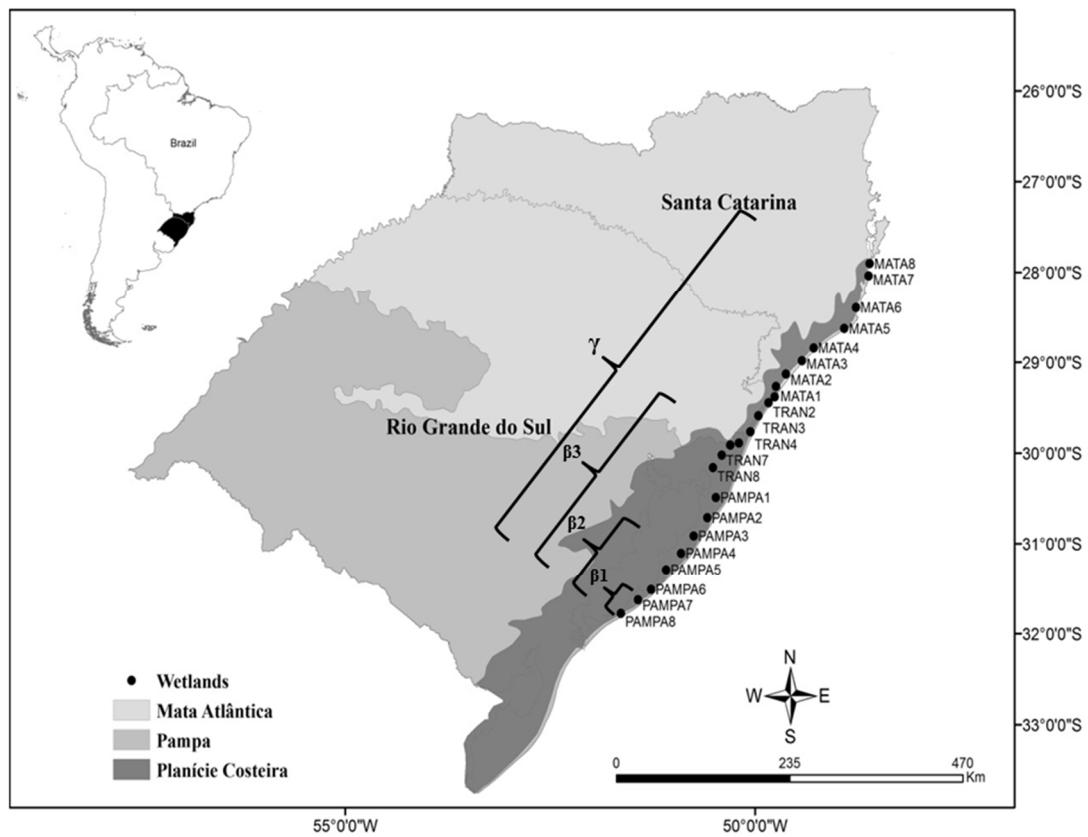
- Hijmans, R. J., Cameron, S. E., Parra, J. L., Jones, P. G., & Jarvis, A. (2005). Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 25(15):1965-1978
- Holyoak M, Leibold MA, Holt RD (2005). *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR et al. (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science* 301(5635):929-933
- Jackson, DA (1993) Stopping rules in principal component analysis: a comparison of heuristical and statistical approaches. *Ecology* 74: 2204–2214
- Jiménez-Valverde A, Baselga A, Melic A, Txasko N (2010) Climate and regional beta-diversity gradients in spiders: dispersal capacity has nothing to say? *Insect Conservation and Diversity* 3:51-60. doi: 10.1111/j.1752-4598.2009.00067.x
- Lande R (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76:5–13
- Loreau M (2000) Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91:3-17. doi: 10.1034/j.1600-0706.2000.910101.x
- Maurer EP (2007) Uncertainty in hydrologic impacts of climate change in the Sierra Nevada, California, under two emissions scenarios. *Climatic Change* 82:309–325
- Nicholls RJ, Lowe JA (2004) Benefits of mitigation of climate change for coastal areas. *Global Environmental Change*, 14(3):229-244
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R et al. (2015) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.2–1. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Parmesan C, Ryrholm N, Stefanescu C et al. (1999) Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. *Nature* 399:579–583

- Peres-Neto PR, Legendre P (2010) Estimating and controlling for spatial structure in the study of ecological communities. *Global Ecology and Biogeography* 19(2):174-184
- Pillar V, Duarte L, Sosinski E, Joner F (2009) Discriminating trait-convergence and trait-divergence assembly patterns in ecological community gradients. *Journal of Vegetation Science* 20:2:334-348
- Progar RA, Schowalter TD (2002) Canopy arthropod assemblages along a precipitation and latitudinal gradient among Douglas-fir forests in the Pacific Northwest of the United States. *Ecography* 25:129–138
- R Core Team (2015) R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <http://www.r-project.org>.
- Radambrasil P (1986) Levantamento dos Recursos Naturais. Rio de Janeiro: IBGE 33:316–404
- Raizer J, Amaral ME (2001) Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *Journal of Arachnology* 29: 227–237
- Raizer J, Japyassú HF, Indicatti RP, Brescovit AD (2005) Comunidade de aranhas (Arachnida, Araneae) do pantanal norte (Mato Grosso, Brasil) e sua similaridade com a araneofauna amazônica. *Biota Neotropica* 5(1A):125–140
- Ribeiro D, Prado P, Brown Jr K, Freitas A (2008) Additive partitioning of butterfly diversity in a fragmented landscape: importance of scale and implications for conservation. *Diversity and Distributions* 14:961-968
- Roberts DW (2015) labdsv: Ordination and Multivariate Analysis for Ecology. R package version 1.7–0. <http://CRAN.R-project.org/package=labdsv>.

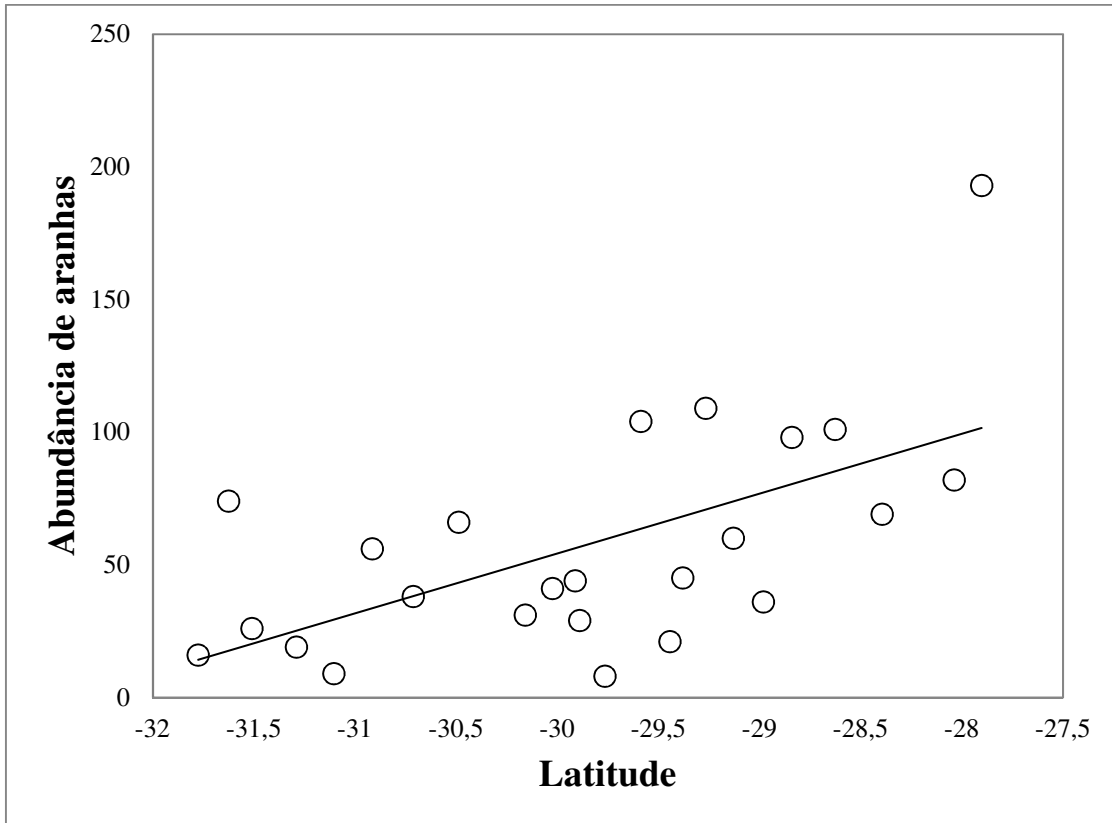
- Roshier D, Whetton P, Allan R, Robertson A (2001) Distribution and persistence of temporary wetland habitats in arid Australia in relation to climate. *Austral Ecology* 26:371-384.
- Schirmel J, Blindow I, Buchholz S (2012) Life-history trait and functional diversity patterns of ground beetles and spiders along a coastal heathland successional gradient. *Basic and Applied Ecology* 13:606-614
- Soininen J, McDonald R, Hillebrand H (2007) The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30(1):3-12
- Stevens GC (1989) The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *American Naturalist* 133:240-256
- Walther GR, Post E, Convey P et al. (2002) Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416(6879):389-395
- Williams DD (2006) *The biology of temporary waters*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Willig MR, Kaufman DM, Stevens RD (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34:273-309
- Wright D, Reeves J (1992) On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia* 92:416-428
- Zhang H, Huang GH, Wang D, Zhang X (2011) Uncertainty assessment of climate change impacts on the hydrology of small prairie wetlands. *Journal of Hydrology* 396: 94–103
- Zuur A (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. New York: Springer

## Figuras e Tabelas

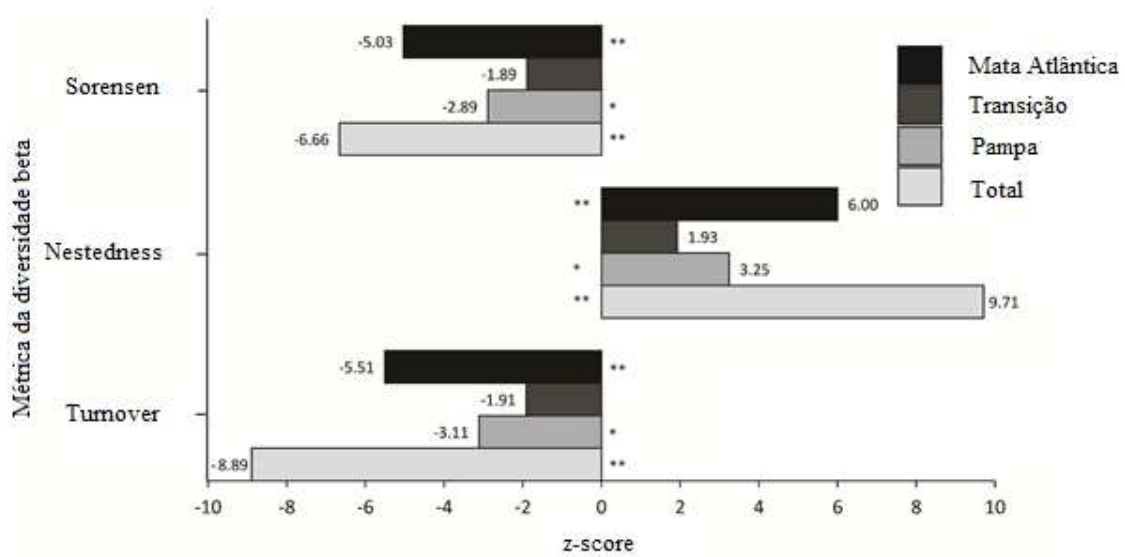
**Fig. 1** Área de estudo (círculos) na planície costeira do sul do Brasil considerando os biomas Mata Atlântica e Pampa e área de Transição. As 24 áreas úmidas e a posição aproximada para cada componente da diversidade total são mostrados:  $\alpha$  (dentro de áreas úmidas),  $\beta 1$  (entre as áreas úmidas),  $\beta 2$  (entre as regiões),  $\beta 3$  (entre os biomas)



**Fig. 2** Relação entre abundância e latitude in todas as áreas úmidas na planície costeira do sul do Brasil considerando os biomas Mata Atlântica e Pampa

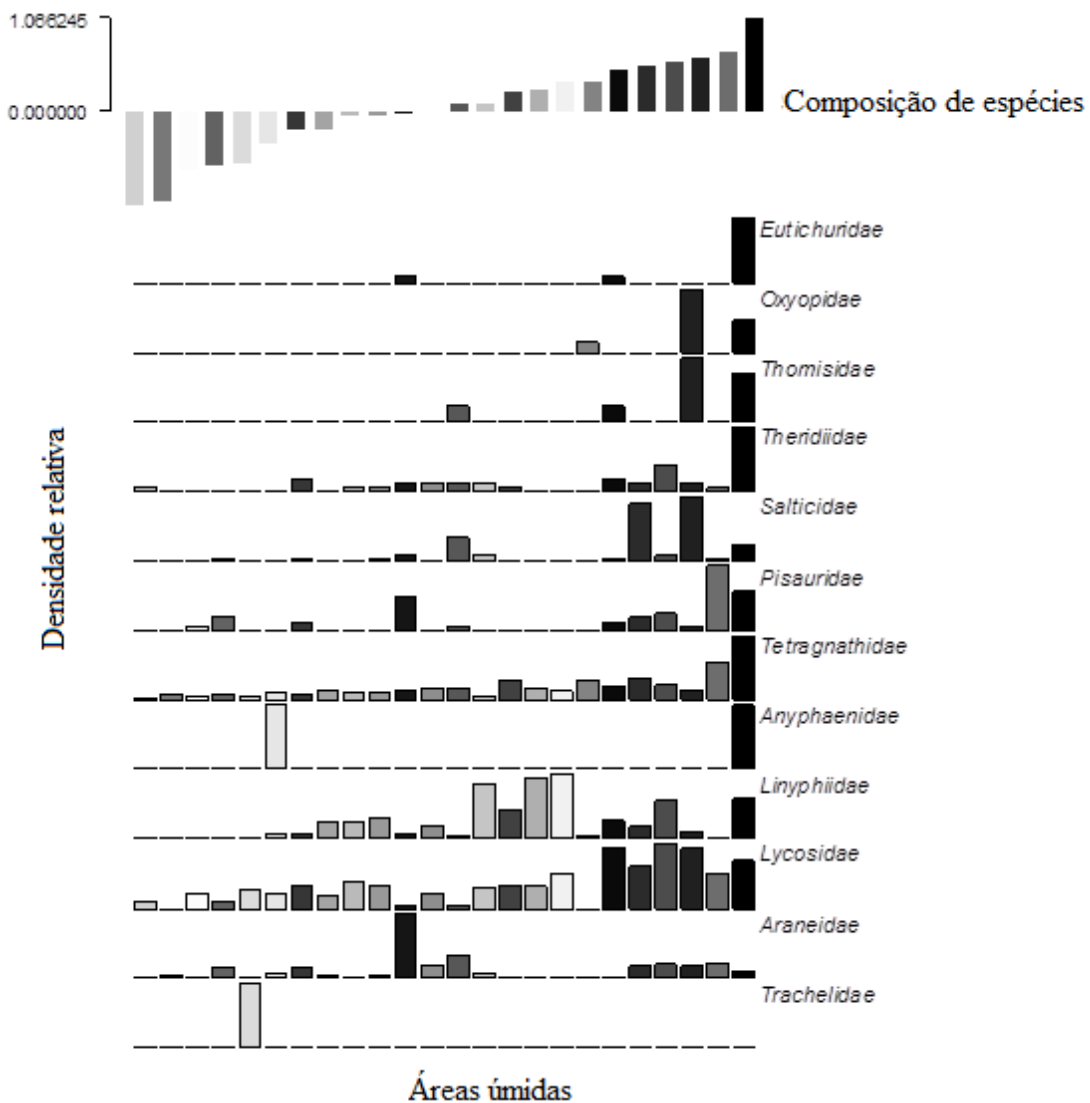


**Fig. 3** Resultados da partição da diversidade beta geral (Sorensen), e dos componentes de substituição e aninhamento da diversidade beta para aranhas amostradas nos diferentes biomas. As barras representam os z-scores resultantes da comparação com 10 000 comunidades simuladas, usando o método R1 para restringir a matriz nula. Um maior z-score representa um maior valor para a faceta da diversidade beta do que o esperado pelo acaso e vice-versa. A significância dos z-scores é indicada com asteriscos

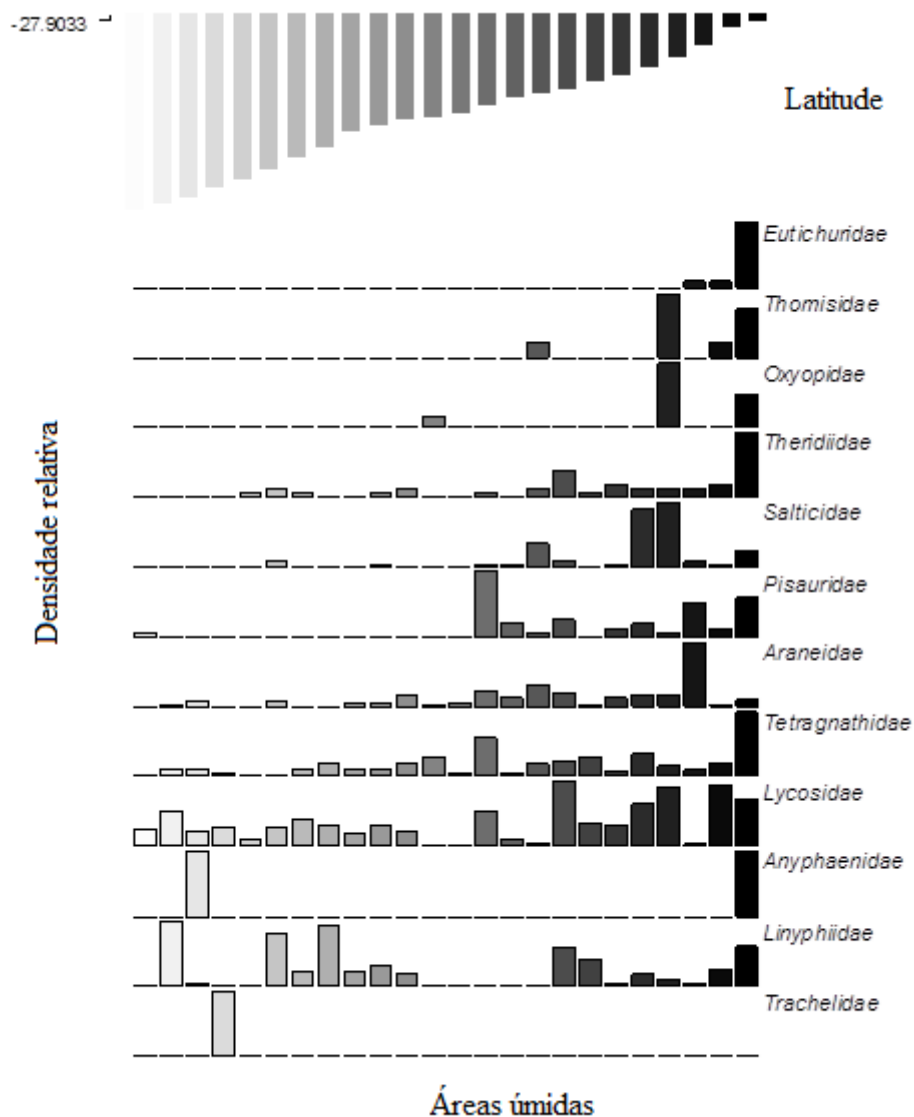




**Fig. 4** Distribuição das 12 famílias de aranhas de acordo com o escalonamento multidimensional não-métrico (NMDS) em uma dimensão. Os tons de cinza das barras correspondem aos escores do PC 1, que estão relacionados à heterogeneidade macroclimática. Cores mais escuras estão associadas a maiores valores do PC 1 e cores mais claras estão associadas a menores valores do PC 1. Os valores são coeficientes de correlação entre cada variável macroclimática e o PC 1. No topo do gráfico, os valores do eixo 1 do NMDS



**Fig. 5** Distribuição das 12 famílias de aranhas de acordo com os valores de latitude. Os tons de cinza das barras correspondem aos escores do PC 1, que estão relacionados à heterogeneidade macroclimática. Cores mais escuras estão associadas a maiores valores do PC 1 e cores mais claras estão associadas a menores valores do PC 1. Os valores são coeficientes de correlação entre cada variável macroclimática e o PC 1. No topo do gráfico, os valores de latitude



**Tabela 1.** Partição da diversidade beta total de comunidades aranhas considerando valores observados e esperados. Os resultados em negrito indicam que a diversidade observada é significativamente diferente da esperada em uma distribuição aleatória. S = riqueza de espécies, H' = diversidade de Shannon

| Componente da diversidade |                        | S.obs | S.médio | S.p         | H.obs | H.médio | H.p         |
|---------------------------|------------------------|-------|---------|-------------|-------|---------|-------------|
| $\alpha$                  | dentro de áreas úmidas | 5.54  | 5.97    | <b>1.00</b> | 1.23  | 1.40    | <b>1.00</b> |
| $\beta_1$                 | entre áreas úmidas     | 1.96  | 1.53    | <b>0.00</b> | 0.25  | 0.08    | <b>0.00</b> |
| $\beta_2$                 | entre regiões          | 2.50  | 1.99    | <b>0.02</b> | 0.10  | 0.07    | <b>0.05</b> |
| $\beta_3$                 | entre biomas           | 1.00  | 1.10    | 0.90        | 0.14  | 0.06    | 0.12        |

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Os resultados dessa tese demonstraram que há uma grande diversidade de aranhas em áreas úmidas subtropicais. De modo que, esses organismos possuem distintos padrões de distribuição e ocorrência nesses ecossistemas. Sendo que, a heterogeneidade do habitat, o hidroperíodo e a latitude afetaram a estrutura das comunidades de aranhas. Adicionalmente, de modo geral, a estrutura dessas comunidades variou temporalmente nas áreas úmidas avaliadas. Este trabalho sugere que as áreas úmidas são capazes de suportar uma grande parcela da diversidade de aranhas, funcionando como refúgios estratégicos de biodiversidade. Embora muitas famílias de aranhas tenham sido encontradas, observou-se que alguns grupos foram mais frequentes, indicando uma relação mais estreita com o ambiente lântico. É relevante destacar a importância da comunidade de aranhas na cadeia trófica em áreas úmidas e que sua capacidade de adaptação frente a alterações ambientais e espaciais pode ser fundamental na manutenção das funções ecossistêmicas. Todavia, a partir dos resultados obtidos com esse estudo são criadas janelas a serem exploradas em relação a aspectos ecológicos de aranhas em áreas úmidas.