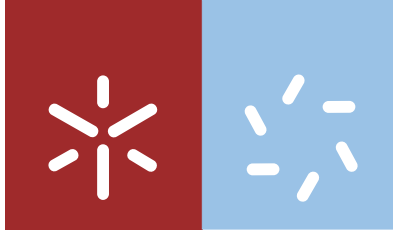


Universidade do Minho
Escola de Ciências

Andreia Filipa Capela Rodrigues

A influência da latitude nas comunidades de invertebrados dunares



Universidade do Minho

Escola de Ciências

Andreia Filipa Capela Rodrigues

**A influência da latitude nas comunidades
de invertebrados dunares**

Dissertação de Mestrado
Mestrado em Ecologia

Trabalho efetuado sob a orientação do
Professor Doutor Pedro Alexandre Teixeira Gomes
e co-orientação do
Doutor José Carlos Lopes de Carvalho

janeiro de 2015

DECLARAÇÃO

Nome: Andreia Filipa Capela Rodrigues

Endereço eletrónico: andy.rodrigues87@gmail.com

Número do Bilhete de Identidade: 18205642

Título da dissertação: A influência da latitude nas comunidades de invertebrados dunares.

Orientador: Professor Doutor Pedro Alexandre Teixeira Gomes

Co-Orientador: Doutor José Carlos Lopes de Carvalho

Ano de conclusão: 2015

Designação do Mestrado: Mestrado em Ecologia

É AUTORIZADA A REPRODUÇÃO INTEGRAL DESTA DISSERTAÇÃO APENAS PARA EFEITOS DE INVESTIGAÇÃO, MEDIANTE DECLARAÇÃO ESCRITA DO INTERESSADO, QUE A TAL SE COMPROMETE.

Universidade do Minho, _____ de _____ de _____

Assinatura: _____

Aos homens da minha vida
Hélder Costa e Celso Rodrigues

Aos meus pais

Agradecimentos

A realização desta tese só foi possível graças à participação e ao contributo, de forma direta ou indireta, de várias instituições e pessoas, as quais foram incansáveis no empenho e dedicação que demonstraram ao longo desta jornada que agora termina. A essas pessoas gostaria de exprimir algumas palavras de agradecimento e profundo reconhecimento, em particular:

Ao meu Orientador **Professor Doutor Pedro Alexandre Teixeira Gomes** por ter aceitado ser meu orientador e por toda a compreensão e apoio prestado em todas as fases da construção desta tese.

Ao meu co-orientador **Doutor José Carlos Lopes de Carvalho** por ter me ter orientado durante todo o trabalho realizado e pelos conhecimentos e ensinamentos que me proporcionou, um grande obrigado por toda a paciência e dedicação que demonstrou ao longo desta etapa.

A minha **Família** pelo apoio incondicional.

Ao meu irmão **Celso Rodrigues** por servir de inspiração ao longo da minha vida e pelo apoio incondicional.

A minha colega **Marisa** pelo apoio, boa disposição, paciência, compreensão e amizade.

Ao homem da minha vida, **Hélder** pela paciência e amor dedicado que me ajudou a ultrapassar as inúmeras dificuldades com que me deparei ao longo do meu percurso académico.

A todos os meus mais sinceros agradecimentos!

Resumo

O estudo dos fatores que determinam os padrões de distribuição da diversidade biológica ao nível taxonómico, funcional e filogenético é de extrema importância para compreender os mecanismos subjacentes à organização das comunidades e para a sua conservação. A presente investigação centrou-se em duas destas facetas: a diversidade taxonómica (TD) e a diversidade funcional (FD). Como modelo de estudo utilizaram-se as assembleias de aranhas (Araneae) existentes em dunas cinzentas, ao longo de um gradiente latitudinal-climático bem definido na costa atlântica de Portugal.

Este estudo teve como objetivos: i) caracterizar os padrões biogeográficos das assembleias de aranhas em dunas costeiras ao longo de um gradiente latitudinal-climático; ii) avaliar os fatores determinantes da diversidade taxonómica e funcional das assembleias de aranhas como um grupo modelo em ambiente dunar; iii) avaliar a relação entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional ao longo de um gradiente latitudinal-climático.

Foram amostrados 16 sistemas dunares ao longo da costa atlântica portuguesa, nos quais se efetuou a recolha de aranhas mediante um protocolo standardizado. Com o interesse de quantificar a TD das assembleias de aranhas, foi feita a contagem do número de espécies observadas nos locais amostrados. Para o cálculo da FD foram analisados vários traços funcionais das espécies de aranhas: o tamanho do corpo; estratégia de caça; o estrato de vegetação preferencial, ritmo circadiano e o tipo de alimentação. Para cada local de amostragem foram recolhidas diversas variáveis ambientais, relacionadas com o clima, a vegetação e largura da duna.

Os resultados obtidos indicam que a TD e a FD diminuem de norte para sul à medida que o gradiente climático se torna mais extremo. A TD é determinada, sobretudo, por fatores que operam a larga escala (gradiente climático e estrutura da vegetação), enquanto a FD parece ser determinada por fatores que operam localmente (largura da duna) e, em menor grau, por fatores de larga escala (gradiente climático e estrutura da vegetação).

O padrão biogeográfico encontrado parece estar relacionado com a atuação de mecanismos de filtração ambiental que determinam a sobrevivência apenas das espécies que se encontram mais adaptadas às condições ambientais extremas, o que se reflete na diminuição da TD e FD de norte para sul. Este estudo realça ainda a importância de se considerar as diversas facetas da biodiversidade para compreender a sua distribuição.

Palavras-chave: assembleias de aranhas, biogeografia, costa atlântica portuguesa, dunas costeiras, diversidade taxonómica, diversidade funcional, gradiente latitudinal-climático.

Abstract

The study of the factors that determine the distribution patterns of biological diversity at taxonomic, functional and phylogenetic level is extremely important to understand the mechanisms underlying the organization of communities and for their conservation. The present study focused on two of these facets: taxonomic diversity (TD) and functional diversity (FD). As a model we used the spider (Araneae) assemblages existing in grey dunes along a latitudinal-climatic gradient well defined on the Atlantic coast of Portugal.

This study aimed to: i) characterize the biogeographic patterns of spider assemblages in coastal dunes along a latitudinal-climatic gradient; ii) evaluate the determinants of taxonomic and functional diversity of spider assemblages as a model group on dune environment; iii) evaluate the relationship between the taxonomic diversity and functional diversity along a latitudinal-climatic gradient.

We sampled 16 dune systems along the Portuguese Atlantic coast, where the collection of spiders was carried out through a standardized protocol. In order to quantify the TD of spider assemblages, the number of species observed in the collection sites was counted. To calculate the FD, several functional traits of spider species were analyzed: body size; hunting strategy; vegetation strata preferred; circadian activity and feeding. For each sampling site various environmental variables related to the climate, vegetation and width of the dune were collected.

The results indicate that the TD and FD decrease from north to south as the climate gradient becomes more extreme. TD is determined primarily by factors that operate on a large scale (climatic gradient and vegetation structure), while the FD seems to be determined by factors that operate locally (dune width) and to a lesser extent, by the large scale factors (climatic gradient and vegetation structure).

The biogeographic pattern found seems to be related to environmental filtration mechanisms that determine the survival of the species that are more adapted to extreme environmental conditions, which causes the decrease in TD and FD from north to south. This study also highlights the importance of considering the various facets of biodiversity to understand their distribution.

Keywords: Biogeography, coastal dunes, latitudinal-climatic gradient, functional diversity, Portuguese Atlantic coast, taxonomic diversity, spider assemblages.

Índice

Agradecimentos.....	iv
Resumo.....	v
Abstract.....	vi
Lista de Abreviaturas.....	ix
Lista de Figuras.....	x
Lista de Tabelas.....	xii
Capítulo 1 Introdução.....	2
1.1 Sistemas dunares e suas características.....	2
1.2 Padrões de distribuição geográfica das espécies.....	5
1.3 Diversidade Taxonómica e Diversidade Funcional.....	7
1.4 Aranhas como modelo biológico.....	8
1.5 Principais objetivos da tese.....	10
Capítulo 2 Material e Métodos.....	11
2.1 Área de estudo.....	12
2.2 Amostragem biológica.....	13
2.3 Variáveis dependentes utilizadas no estudo.....	15
2.3.1 Cálculo do índice de diversidade funcional (FD).....	15
2.4 Análise de dados.....	16
2.4.1 Fiabilidade do inventário.....	16
2.4.2 Variáveis ambientais locais.....	16
2.4.3 Curvas de acumulação de espécies.....	21

2.4.4 Partição da diversidade taxonómica e funcional nos componentes alfa, beta e gama.....	21
Capítulo 3 Resultados.....	23
3.1 Estrutura da vegetação ao longo do gradiente latitudinal/climático.....	24
3.2 Diversidade Taxonómica (TD)	25
3.2.1 Riqueza específica, abundância e completude do inventário.....	25
3.2.2 Curvas de acumulação de espécies.....	27
3.2.3 Relação da riqueza específica com as variáveis ambientais.....	28
3.3 Diversidade Funcional (FD)	29
3.3.1 Índice de diversidade funcional.....	29
3.3.2 Relação da diversidade funcional com a diversidade taxonómica.....	31
3.3.3 Relação da diversidade funcional observada (FD) com as variáveis ambientais.....	31
3.4 Decomposição da diversidade taxonómica e diversidade funcional em diferentes níveis hierárquicos.....	33
Capítulo 4 Discussão.....	36
4.1 Fatores determinantes da TD e FD.....	36
4.2 Partição da TD e FD em diferentes escalas hierárquicas espaciais.....	38
4.3 Conclusões.....	39
Bibliografia.....	42
Anexos.....	53

Lista de Abreviaturas

Arb - arbustivas

FD - Diversidade Funcional

Fig. - Figura

Her 5 - Herbáceas < 5 cm

Her 5_20 - Herbáceas 5–20 cm

Her 20 - Herbáceas > 20 cm

Larg - Largura

Min - valor mínimo de completude

Max - valor máximo de completude

N - número de amostras

N_{inds} - número de indivíduos capturados

PCA - análise dos componentes principais

P - Precipitação média anual

P-min - Precipitação mínima

P-max - Precipitação máxima

PD - Diversidade filogenética

S_{obs} - Número de espécies observadas em cada local

T - Temperatura média anual

T-min - Temperatura mínima

T-max - Temperatura máxima

TD - Diversidade Taxonómica

Lista de Figuras

Figura 1. Exemplo de uma duna fixa com vegetação herbácea (duna cinzenta) em S. Jacinto, Aveiro.

Figura 2. Mapa da área de estudo com a localização dos pontos de amostragem ao longo da costa atlântica de Portugal. Os locais de amostragem foram divididos em quatro grupos termoclimáticos, reconhecidos para a região de Norte a Sul do país a zona mesotemperada, zona mesomediterrânica, zona termomediterrânica norte e a zona termomediterrânica sul. (Adaptado de Carvalho 2011).

Figura 3. Exemplo da amostragem por pitfall numa duna cinzenta.

Figura 4. Análise em componentes principais (PCA) referentes à estrutura vegetal dos locais amostrados. Percentagem de cobertura: areia, herbáceas < 5 cm (her5), herbáceas 5–20 cm (her 5_20); herbáceas > 20 cm (her20) e arbustivas (arb).

Figura 5. Curvas de acumulação de espécies obtidas por ajustamento da função de Michaelis-Menten obtidas para cada local.

Figura 6. Gráfico representativo da contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}). Lat- Latitude; Larg- Largura e as variáveis vegetais: PC1 e PC2.

Figura 7. Dendrograma construído com os traços funcionais das espécies de aranhas. O nome das espécies correspondentes aos códigos da figura apresentam-se no Anexo I.

Figura 8. Regressão linear da diversidade funcional (FD) em função da diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas em cada local (S_{obs}).

Figura 9. Gráfico representativo da contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a diversidade funcional, sendo esta uma extensão das diferenças funcionais entre as espécies numa comunidade. Lat- Latitude; Larg- Largura e as variáveis vegetais: PC1 e PC2.

Figura 10. Decomposição da diversidade taxonómica (TD) e da diversidade funcional (FD) em diferentes níveis hierárquicos: α - diversidade média dos locais de amostragem; β_1 - diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática; β_2 - diversidade

entre zonas termoclimáticas. Os valores de diversidade α , β_1 e β_2 são expressos em termos de % sobre a diversidade total γ .

Lista de Tabelas

Tabela 1. Localização geográfica e ano de amostragem dos locais amostrados e referentes códigos dos locais.

Tabela 2. Dados ambientais dos locais amostrados (Ninyerola *et al.*, 2005): Largura (Larg); Precipitação média anual (P); Precipitação mínima (P-min); Precipitação máxima (P-max); Temperatura média anual (T); Temperatura mínima (T-min) e Temperatura máxima (T-max).

Tabela 3. Dados sobre a cobertura vegetal dos locais amostrados: Areia (Areia); Herbáceas < 5 cm (Her 5); Herbáceas 5–20 cm (Her 5_20); Herbáceas > 20 cm (Her 20) e arbustivas (arb).

Tabela 4. Valores das correlações da latitude com as variáveis climáticas: Precipitação média anual (P); Precipitação mínima (P-min); Precipitação máxima (P-max); Temperatura média anual (T); Temperatura mínima (T-min); Temperatura máxima (T-max); R^2 - percentagem de variação explicada e p- valores de probabilidade associados ao modelo estatístico

Tabela 5. Análise dos componentes principais (PCA) efetuada sobre a matriz de dados das coberturas vegetais nas dunas amostradas. Percentagem de cobertura: areia, herbáceas < 5 cm (her5), herbáceas 5–20 cm (her 5_20); herbáceas > 20 cm (her20) e arbustivas (arb).

Tabela 6. Número de amostras, número de indivíduos capturados (N_{inds}), número de espécies encontradas (S_{obs}), valores mínimo (Min) e máximo (Max) de completude (%) do inventário e valores de diversidade funcional (FD) para cada local. Os valores mínimo e máximo de completude foram calculados de acordo com o ratio $[(S_{obs} / \text{Estimador}) * 100]$, usando os estimadores de riqueza (Jack1, Jack2, Boot e MM), para cada local de amostragem. Em Mira foram utilizadas apenas 11 amostras devido à perturbação humana.

Tabela 7. Relação da diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}), com as variáveis ambientais (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2), através de regressão linear simples. Coef - coeficientes de regressão; R^2 - percentagem de variação explicada; F – valor do teste F; d.f. - graus de liberdade; p – valores de probabilidade associados ao modelo estatístico.

Tabela 8. Relação da diversidade funcional (FD) com as variáveis ambientais (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2), através de regressão linear simples. Coef - coeficientes de regressão; R^2 - percentagem de variação explicada; F – valor do teste F; d.f. - graus de liberdade; p – valores de probabilidade associados ao modelo estatístico.

Tabela 9. Decomposição da diversidade taxonómica (TD) e diversidade funcional (FD) em diferentes níveis hierárquicos de forma aditiva, de acordo com a fórmula: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$, em que γ representa a diversidade total, α a diversidade média, β_1 a diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática e β_2 diversidade entre zonas termoclimáticas.

Tabela 10: Espécies de aranhas incluídas no estudo (nomenclatura de acordo com Platnick, 2014).

Capítulo 1

Introdução

1. Introdução

1.1 Zonas dunares e suas características

As dunas da costa Atlântica da Península Ibérica têm sido reconhecidas como uma área prioritária para a conservação, devido ao grande número de espécies raras ou endêmicas, sendo portanto considerados habitats de especial atenção (Caldas e Honrado, 2001; Lomba *et al.*, 2008; Maltez-Mouro *et al.*, 2010). Estas dunas são também caracterizadas por uma elevada complexidade climática e fisiográfica, induzindo uma alta variação na composição e na estrutura das comunidades (Stefanescu *et al.*, 2004).

As dunas costeiras são sistemas temporários que fazem a transição entre o ambiente marinho e o ambiente terrestre. Os sistemas dunares são conjuntos de dunas organizadas principalmente de acordo com as condições de vento de um dado local e, visto que estas raramente aparecem isoladas, constituem a forma mais comum de ocorrência das dunas. Nas zonas litorais, o sistema dunar forma-se com o aparecimento de uma acumulação de areia, na zona mais próxima à água, mas fora da zona de rebentação. Esta duna vai aumentando e movimentando-se no sentido do vento, normalmente do litoral para o interior (McLachlan, 1991; Meulen e Salman, 1996).

As principais características ambientais, que caracterizam as zonas litorais, particularmente no que respeita à elevada salinidade, ventos fortes, reduzida capacidade de retenção de água do solo arenoso ligada à sua grande mobilidade, impacto das partículas sólidas sobre os organismos, aquecimento do solo e forte insolação, entre outros, condicionam a vida animal e vegetal. Na faixa mais próxima do mar, os problemas que se colocam aos organismos dizem respeito à maior salinidade da água e do mar e ao elevado risco de enterramento pelas areias móveis. Mais para o interior, mas ainda antes do topo da duna, a submersão pelo mar deixa de ser um risco mantendo-se, no entanto, os problemas da elevada salinidade e da mobilidade das areias. Ao abrigo da duna frontal, a influência do mar não se faz sentir diretamente, sendo o vento, a carência em água e as elevadas amplitudes térmicas diárias e anuais os fatores determinantes (Gomes *et al.*, 2002).

O gradiente mar/terra condiciona fundamentalmente a colonização vegetal. Como não são dotados do mesmo grau de mobilidade dos animais, as plantas que colonizam o meio dunar vêm-se obrigadas a suportar um conjunto variável de situações que varia não só diariamente como ao longo das estações do ano, sendo várias as estratégias por estas

adotadas para resolver os problemas colocados. Quando as condições favoráveis à estabilização de uma duna inicial, mais afastada agora do mar, estão criadas torna-se possível que esta seja recoberta com vegetação, fixando-se.

Este processo pode ir acontecendo até que todo um sistema dunar esteja fixo, quer por razões naturais, quer por intervenção humana através de plantações de espécies vegetais fixadoras.

O presente trabalho foi desenvolvido em dunas denominadas de “dunas cinzentas” (ou dunas interiores, por oposição à primeira linha dunar não consolidada ou duna frontal), corresponde a dunas fixas com vegetação herbácea (comunidades arbustivas camefíticas psamófilas), de acordo com a classificação biótopo CORINE, sendo consideradas habitat prioritário no anexo I da diretiva de habitats da União Europeia (Rede Natura 2000). As dunas cinzentas diferenciam-se das dunas instáveis pela estabilidade das suas partículas arenosas (a areia movimenta-se apenas em pequenos corredores de deflação sem movimentação nas cristas).

As dunas fixas ou semifixas (dunas cinzentas) são principalmente encontradas ao longo da costa do Mar Atlântico de Portugal e de França, também do norte de França para a Dinamarca e grande parte do sul do Mar Báltico (European Commission, 2007). Estas dunas são geralmente estáveis e colonizadas, em primeiro lugar, por vegetação herbácea em estágios sucessivamente posteriores, por espécies perenes e longos tapetes de líquenes e musgos (Fig.1). Dunas fixas são ambientes hostis que favorecem plantas xerófitas (tolerantes à seca) e invertebrados termófilos (tolerantes ao calor).



Figura 1. Exemplo de uma duna fixa com vegetação herbácea (duna cinzenta) em S. Jacinto, Aveiro.

Em estudos efetuados nas dunas *De Westhoek* na Bélgica, foi possível encontrar dunas cinzentas com superfícies que podem aquecer a mais de 60°C e areia que pode secar até 20 cm de profundidade (Aggenbach e Jalink, 1999). O stress hídrico, pode ser aumentado pela repelência à água, especialmente em dunas cobertas por musgo (Provoost *et al.*, 2004). Mas, por outro lado um tapete de musgo fechado, pode reduzir a perda de água por evapotranspiração em comparação com dunas cobertas apenas por areia. Nos sistemas dunares litorais, o processo de fixação de uma duna está diretamente relacionado com a presença de vegetação. A partir do momento em que a influência marinha direta, por submersão, deixa de se fazer sentir, estão criadas as condições para o aparecimento da primeira vegetação vascular. Regra geral, a diversidade de flora nestes sistemas dunares aumenta com a distância ao mar, devido ao rigor imposto não só pela proximidade do oceano mas também pela instabilidade do substrato. O perigo constante de enterramento justifica a dominância de plantas herbáceas, flexíveis e de crescimento vertical rápido. Nas dunas interiores o substrato é mais estável, permitindo o desenvolvimento de plantas de crescimento lento, geralmente lenhosas (Gomes *et al.*, 2012), em que algumas podem apresentar porte arbustivo ou semi-arbustivo.

No atual cenário das alterações climáticas, as dunas interiores surgem como um dos componentes mais ameaçados e explorados dos sistemas dunares em toda a Europa. O avanço progressivo do mar, associado à pressão exercida pela urbanização e pela construção de infraestruturas associadas ao lazer, a utilização dos terrenos para atividades agrícolas intensivas e a invasão por espécies exóticas, são alguns dos inúmeros fatores de alteração/perturbação que mais têm contribuído para a destruição, fragmentação e a degradação das zonas costeiras e dos sistemas dunares que lhes estão associados. Atualmente, estes problemas são particularmente preocupantes nas margens do Mar Báltico, Mediterrâneo e Regiões do Mar Negro (European Commission, 2007). A faixa litoral de Portugal é também um bom exemplo disso (Gomes *et al.*, 2002).

A conservação das dunas interiores é de extrema importância, devido ao alcance limitado da fauna e vegetação que lhes estão associadas, uma vez que a vegetação de uma duna alberga muitas espécies nativas e é valorizada como habitat, assim como pela sua própria biodiversidade intrínseca. Não menos pertinente é reconhecer que as dunas são sistemas importantes na alimentação, reprodução e abrigo para inúmeras espécies animais. A natureza dinâmica destes sistemas associada a características ambientais muito próprias favorece uma enorme variedade de habitats aos quais estão adaptadas espécies únicas em termos taxonómicos e funcionais.

O diagnóstico do estado de conservação e vulnerabilidade dos sistemas dunares, através de pesquisas ecológicas, é essencial para a definição de estratégias de conservação, gestão e monitorização eficiente das dunas costeiras, sendo necessário compreender os fatores que determinam os padrões de distribuição da biodiversidade em diferentes escalas espaciais.

1.2 Padrões de distribuição geográfica das espécies

A biodiversidade não está homogeneamente distribuída por toda a Terra. Compreender os processos que determinam os padrões de biodiversidade, em múltiplas escalas espaciais é um grande desafio para a ecologia contemporânea.

O termo "biodiversidade" tornou-se um conceito que envolve múltiplas formas de variação biológica, incluindo a diversidade taxonómica, diversidade filogenética dentro das comunidades, a complexidade resultante das interações bióticas (diversidade funcional entre as espécies), e a produção associada a estas, como a reciclagem de nutrientes, decomposição e fluxo de energia nos ecossistemas (Tilman, 2001). Na diversidade filogenética, as relações de parentesco entre as espécies são levadas em conta, enquanto na diversidade funcional, são os traços de diversidade das espécies que são levados em conta, uma vez que estes devem estabelecer ligações com o funcionamento das comunidades (Cianciaruso *et al.*, 2009). A diversidade taxonómica é uma medida da variedade dos grupos taxonómicos a que pertencem as espécies da área estudada.

A eficácia do planeamento de conservação para reduzir a perda de biodiversidade depende da nossa capacidade de compreender os determinantes dos gradientes de riqueza, diversidade beta e padrões biogeográficos (Gaston, 2000; Bestelmeyer *et al.*, 2003; Carboni *et al.*, 2009), especialmente em eco regiões hiper-diversificadas, como a Península Ibérica.

Os padrões de distribuição das espécies podem variar em escalas muito diferentes, desde alguns metros (por exemplo, mudanças na riqueza de espécies vegetais ao longo de uma zona dunar; Houle, 2008), a poucos quilómetros (por exemplo, mudanças na diversidade de espécies ao longo de um gradiente de altitude; Rahbek, 1995), ou de centenas a milhares de quilómetros (por exemplo, o assim chamado gradiente de diversidade latitudinal; Hillebrand, 2004).

O desenvolvimento de explicações causais adequadas para estes padrões continua a ser um desafio significativo para os cientistas (Gaston, 2000; Willig *et al.*, 2003; Mora e

Robertson, 2005). Os padrões espaciais de riqueza e composição de espécies têm sido relacionadas com diversos mecanismos, entre eles, a latitude, o clima, a heterogeneidade de habitats, a área, a topografia e as características da paisagem (Gaston, 2000; Jetz e Rahbek, 2001; Rahbek e Graves, 2001; Hawkins *et al.*, 2003; Currie *et al.*, 2004; Tews *et al.*, 2004).

Contudo, explicar de forma adequada toda a variação espacial e a riqueza de espécies não é algo fácil, pois não existe um único modelo para as descrever e é provável que os padrões resultantes sejam determinados por uma combinação de vários fatores atuando em múltiplas escalas (Whittaker *et al.*, 2001; Borcard *et al.*, 2004; Field *et al.*, 2009; Ellwood *et al.*, 2009; Rominger *et al.*, 2009; Laliberté *et al.*, 2009; Legendre *et al.*, 2009). Com efeito, os fatores que influenciam a diversidade são normalmente uma combinação de variáveis ambientais e geográficas (Borcard *et al.*, 1992), embora a importância relativa de cada conjunto de variáveis varie de acordo com o grupo taxonómico, nível taxonómico, escala espacial e região geográfica (Qian e Ricklefs, 2007; Qian *et al.*, 2009).

A investigação em zonas costeiras tem sido muito escassa, sendo os trabalhos realizados por (Bonte *et al.*, 2004; Maes e Bonte, 2006; Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012 e Carvalho e Cardoso, 2014) exemplos raros da aplicação de artrópodes no estudo dos padrões de biodiversidade e os fatores que os determinam.

As comunidades de invertebrados dunares são particularmente sensíveis aos efeitos potenciais de perturbação humana e às mudanças climáticas, devido à dureza das condições do ambiente (exposição ao vento, maresia, radiação solar, temperaturas extremas), onde eles vivem (Comor *et al.*, 2008; Bonte e Maes, 2008). Além disso, a configuração linear das dunas costeiras e a fragmentação que lhe é característica impõem constrangimentos para a dispersão das espécies especializadas que destes locais dependem (Bonte *et al.*, 2004). Em Portugal, estudos recentes revelaram que a riqueza específica e a composição das assembleias de aranhas nos sistemas dunares da costa atlântica dependem de diferentes fatores ambientais, como o clima e a estabilidade do habitat, que variam em diferentes escalas (Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012). Todavia, estes estudos têm-se focado, essencialmente, na diversidade taxonómica, havendo por isso a necessidade de alargar o seu âmbito a outros aspetos da biodiversidade, tais como a diversidade funcional.

1.3 Diversidade Taxonómica e Diversidade Funcional

Durante as duas últimas décadas, embora muito se tenha aprendido sobre a natureza multifacetada da biodiversidade, relativamente pouco se sabe sobre a variação espacial em outros componentes que não seja a riqueza de espécies. Isto é particularmente verdadeiro ao longo de extensos gradientes ambientais, tais como a latitude. E é claro que os investigadores têm vindo a tentar entender de que forma a escala espacial influencia a biodiversidade, (Shmida e Wilson, 1985; Peltonen *et al.*, 1998; Peterson e Parker, 1998; Wagner *et al.*, 2000).

Aqui descrevemos qual o efeito do gradiente latitudinal/climático na diversidade taxonómica e diversidade funcional das comunidades de invertebrados dunares. Desta forma, o estudo dos padrões de diversidade taxonómica e funcional surgem como uma metodologia de grande relevo na ecologia, biogeografia e conservação.

Linnaeus (1735) e Hutchinson (1959) forneceram um ponto de partida conveniente para definir a biodiversidade em termos de diversidade taxonómica e funcional, respetivamente (Moore, 2001). O conceito de diversidade taxonómica baseia-se apenas e só na composição de espécies dentro de uma comunidade, não considerando as diferenças funcionais e filogenéticas entre si. A diversidade funcional é uma extensão das diferenças funcionais entre as espécies numa comunidade (Tilman, 2001; Cardoso *et al.*, 2014) e é, por isso, um importante determinante dos processos dos ecossistemas (Loreau, 1998; Tilman, 2000; Díaz e Cabido, 2001; Loreau *et al.*, 2001). Assim, a diversidade funcional é uma constituinte da biodiversidade que se refere à forma de classificação da diversidade biológica em que não são usadas primordialmente características fenotípicas ou genotípicas de espécies, mas sim funções que cada espécie desempenha dentro da comunidade.

Apesar da diversidade funcional ser considerada, uma componente importante da biodiversidade, em comparação com a diversidade taxonómica, os métodos de quantificação da diversidade funcional são menos desenvolvidos. Neste trabalho, propõe-se um meio para quantificar a diversidade funcional e a diversidade taxonómica, que pode ser particularmente útil para determinar o modo de como estas estão relacionadas com o funcionamento dos ecossistemas.

Allan (1975 a, b) e Lande (1996) demonstraram que a diversidade gama regional (γ) é a soma da diversidade alfa (α) e da diversidade beta (β), em que alfa é a diversidade média dentro das unidades de amostragem na região e beta é a diversidade entre as

unidades de amostragem. Estes conceitos são particularmente úteis para perceber de que modo e em que escalas variam a diversidade taxonómica e a diversidade funcional ao longo de gradientes ambientais. Assim, a diversidade gama (γ) pode ser entendida como a diversidade taxonómica total e diversidade funcional total, enquanto que diversidade beta (β) se refere à variação da diversidade taxonómica e funcional entre amostras e por fim, a diversidade alfa (α) como sendo a média da diversidade taxonómica e diversidade funcional para os locais amostrados.

Tendo em conta o exposto, pretende-se com este trabalho discutir como a diversidade funcional e a diversidade taxonómica (expressa em termos do número e a abundância relativa de espécies dentro de uma comunidade) pode explicar e prever o impacto das várias variáveis ambientais nas comunidades invertebrados dunares ao longo da costa Atlântica Portuguesa, e assim, fornecer uma relação mecanicista entre as duas.

1.4 Aranhas como modelo biológico

Os artrópodes são um grupo de invertebrados que agrupam um conjunto de características que os tornam particularmente úteis no contexto biogeográfico nomeadamente abundância, sensibilidade às alterações ambientais e aos impactos antrópicos (Entling *et al.*, 2007; Finch *et al.*, 2008), importância para o funcionamento do ecossistema e facilidade de amostragem (Skerl e Gillespie, 1999; Samways, 2005) o que as torna adequadas para estudos de bioindicação (Marc *et al.*, 1999; Cardoso *et al.*, 2010). Por este motivo, os artrópodes têm sido muito utilizados no contexto da bioindicação em diversos habitats e em diferentes cenários ambientais: conservação em áreas protegidas (Cardoso, 2004; Cardoso *et al.*, 2004), construção de índices de integridade biótica (Cardoso *et al.*, 2007), fragmentação e perda de habitat (Debusse *et al.*, 2007), restauração ecológica (Longcore, 2003), deteção de *hot-spots* de biodiversidade (Fattorini, 2006), gestão florestal (Pearce e Venier, 2006), impactos antrópicos (Marc *et al.*, 1999; Entling *et al.*, 2007; Finch *et al.*, 2008; Cardoso *et al.*, 2010) e inventários da biodiversidade (Cardoso *et al.*, 2014).

Atualmente mais de 40 mil espécies aranhas (Ordem Araneae), com 4000 descritas na Europa (Nentwig *et al.*, 2012), que se agrupam em 110 famílias, são conhecidas em todo mundo (Platnick, 2014). As aranhas são predadoras generalistas omnipresentes em todos os sistemas ecológicos terrestres e são eles próprios uma importante fonte de alimento para outros animais. Assim, as aranhas representam um grupo funcional

importante para os ecossistemas terrestres, funcionando como uma parte fundamental das redes de interação (Wise, 1993). Portanto, a sua conservação é fundamental para os processos ecológicos e evolutivos que ajudam a manter a diversidade dos sistemas ecológicos terrestres.

Ao contrário de outros grupos mais populares, como aves (Lennon *et al.*, 2001), plantas (Qian e Ricklefs, 2007) e mamíferos (Qian *et al.*, 2009), denota-se que existe pouca informação sobre as comunidades de aranhas. Assim, a realização de mais estudos é fundamental para entender melhor qual a verdadeira diversidade e relevância ecológica destas assembleias. Por isso, as aranhas reúnem todas as características necessárias para servirem como bom modelo em estudos macroecológicos e biogeográficos.

Os motivos que tornam as aranhas como grupo modelo favorável para este estudo é o facto de estas espécies serem abundantes, apresentarem uma elevada riqueza específica, serem fáceis de amostrar e permitirem a rápida acumulação de dados com boa qualidade. Encontram-se no topo da cadeia alimentar de cadeias tróficas envolvendo invertebrados sendo portanto, suscetíveis de desempenhar um papel de grande importância na constituição e manutenção das comunidades de invertebrados terrestres (Wise, 1993). Para além disso, como já foi referido anteriormente, as assembleias de aranhas são sensíveis às alterações ambientais e impactos antrópicos, tornando-as por isso adequadas para o estudo de gradientes ambientais. Assim, o estudo de assembleias de aranhas pode fornecer informações importantes para ajudar a perceber melhor a complexidade ecológica em diferentes escalas espaciais.

Atualmente, 1335 espécies de aranhas ibéricas são conhecidas, das quais 236 são endemismos ibéricos. Em Portugal são conhecidas cerca de 800 espécies, mas há certamente muitas espécies ainda por encontrar e a distribuição da maioria delas é desconhecida (Cardoso e Morano, 2010).

Recentemente têm sido feitos avanços significativos no desenvolvimento de protocolos de amostragem padronizados e otimizados (Cardoso, 2009), permitindo um grande aumento no conhecimento ecológico, biogeográfico e macroecológico deste grupo na Península Ibérica (por exemplo, Cardoso *et al.*, 2008a, b, 2009, 2010; Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012), incluindo as ilhas dos Açores, Madeira, Selvagens (Ilhas Selvagens), das ilhas Canárias (Carvalho e Cardoso, 2014). No entanto, apenas com mais dados, será possível reconhecer corretamente quais os fatores que determinam os padrões de distribuição das aranhas à escala da Península Ibérica e em extensões espaciais reduzidas, como é o caso do presente estudo, nas dunas costeiras da costa Atlântica de Portugal.

1.5 Principais objetivos desta tese

Este estudo tem como principal objetivo caracterizar os padrões biogeográficos das assembleias de aranhas em dunas costeiras ao longo de um gradiente latitudinal-climático estabelecido ao longo da costa atlântica de Portugal, de forma a perceber como a diversidade taxonómica e a diversidade funcional se relacionam e, assim, fornecer uma relação mecanista entre as duas.

A costa atlântica de Portugal é dominada por um forte gradiente latitudinal-climático de norte a sul do país. As dunas situadas a norte estão sujeitas a temperaturas mais baixas e apresentam maior cobertura vegetal, contrastando com as dunas situadas a sul, que se caracterizam por temperaturas mais altas e menor cobertura vegetal.

Esta particularidade torna a costa atlântica portuguesa um local de eleição para a análise da variação na diversidade taxonómica e funcional, ao longo de gradientes ambientais. Assim, espera-se com este estudo contribuir para compreender os padrões biogeográficos, macroecológicos e quais os fatores determinantes da diversidade taxonómica e funcional das assembleias de aranhas, ao longo de um gradiente latitudinal-climático, de forma a tornar possível tratar de questões de conservação, monitorização e gestão a estes problemas associados nas dunas costeiras.

Nesta linha de raciocínio, pretende-se avaliar com base nos traços funcionais de cada espécie, como por exemplo, o tipo de estratégia de caça, tipo de alimentação, estrato de vegetação preferencial, etc., de que forma a perceber como a diversidade funcional varia ao longo do gradiente latitudinal-climático.

Nesta linha de pesquisa foram estabelecidos os seguintes objetivos, avaliar os fatores determinantes da diversidade taxonómica e funcional das assembleias de aranhas como um grupo modelo em ambiente dunar, e por fim avaliar a relação entre a diversidade taxonómica e a diversidade funcional ao longo de um gradiente latitudinal-climático.

Capítulo 2

Material e Métodos

2. Material e Métodos

2.1 Área de Estudo

A costa atlântica de Portugal é dominada por um forte gradiente climático de norte a sul (Carvalho *et al.*, 2011). Esta área abrange duas regiões biogeográficas distintas, a costa litoral norte está incluída na região biogeográfica Eurosiberiana, enquanto o centro e sul da costa estão incluídos na região biogeográfica mediterrânica (Costa *et al.*, 1998; Rivaz - Martínez *et al.*, 2002).

Uma das características geográficas mais marcantes do litoral é o seu alinhamento com o eixo de latitude, o que resulta num gradiente latitudinal-climático. Este gradiente é caracterizado normalmente por uma diminuição de precipitação e um aumento de temperatura de norte para sul, respetivamente. (Ver Tabela 1 e 2 para as características de localização e as variáveis ambientais identificadas das áreas estudadas).

A amostragem foi realizada em dunas cinzentas, ou seja, dunas interiores fixas com vegetação herbácea, de acordo com a classificação biótopo CORINE (rede Natura 2000). Assim, foram delimitadas quatro zonas de amostragem distribuídas de forma a abranger o gradiente latitudinal-climático que caracteriza a costa atlântica portuguesa. As 4 zonas de amostragem correspondem às zonas bioclimáticas definidas em estudos prévios de comunidades de aranhas em dunas levados a cabo por (Carvalho *et al.*, 2011): o norte (zona mesotemperada), o centro-norte (zona mesomediterrânica), o centro-sul (termomediterrânica norte) e o sul (zona termomediterrânica sul). Cada zona de amostragem corresponde a aproximadamente 50 km de extensão ao longo da qual foram definidos 4 locais de amostragem, perfazendo um total de 16 locais (Fig. 2).

As dunas cinzentas exigem especial atenção de conservação, sendo consideradas habitat prioritário, de acordo com a diretiva de habitats da União Europeia (rede Natura 2000).

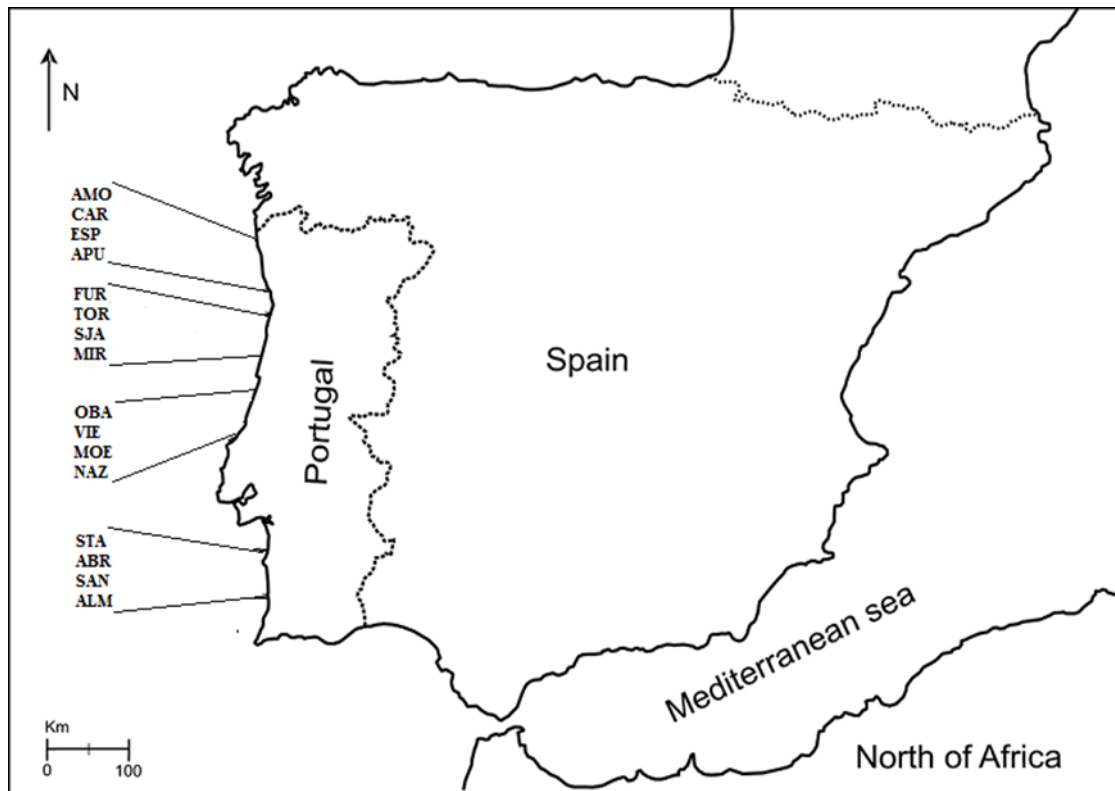


Figura 2. Mapa da área de estudo com a localização dos pontos de amostragem ao longo da costa atlântica de Portugal. Os locais de amostragem foram divididos em quatro grupos termoclimáticos, reconhecidos para a região de norte a sul do país a zona mesotemperada, zona mesomediterrânica, zona termomediterrânica norte e a zona termomediterrânica sul. (Adaptado de Carvalho 2011).

2.2 Amostragem biológica

A amostragem foi efetuada mediante a colocação de armadilhas do tipo *pit-fall*, seguindo um protocolo standard desenvolvido e otimizado para as aranhas (Cardoso *et al.*, 2008a,b, 2009a; Cardoso, 2009; Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012).

Os procedimentos de campo foram realizados em 2008, 2009, 2013 e 2014, nos meses de Maio e Julho, quando a riqueza e abundância de espécies de aranhas são maiores nos ecossistemas (Cardoso *et al.*, 2007). Esta metodologia pretende ser rápida, rigorosa e eficiente. A amostragem por pitfall, já foi utilizada em estudos anteriores, o que torna possível uma avaliação mais clara das assembleias de aranhas pelas variações regionais e pela composição dos locais dunares (Bonte *et al.*, 2003b). Em cada local, foi delimitado um quadrado de amostragem (100 m x 100 m). Em cada parcela, foram distribuídas 48 armadilhas, em 12 grupos de 4 unidades formando pequenos quadrados (5 m de largura).

Os grupos foram colocados num arranjo 4x3 paralelo ao mar. A distância entre os dois grupos adjacentes foi de 20 metros. Foram usados copos de plástico (8 cm de diâmetro x 12 cm de profundidade) como armadilhas. Os copos foram posteriormente enterrados na areia e tapados com uma placa de cortiça colocada 2 cm acima do solo (Fig.3).



Figura 3. Exemplo da amostragem por pitfall numa duna cinzenta.

Para conservação do material biológico, foi utilizada uma solução de monoetileno glicol diluída em água, com algumas gotas de detergente para quebrar a tensão superficial. As armadilhas foram deixadas no campo durante 2 semanas. Em seguida, o material biológico foi recolhido em frascos de plástico devidamente rotulados e selados para serem transportados para o laboratório e proceder à sua triagem e posterior identificação dos indivíduos.

Ao concentrar-se uma alta densidade de armadilhas num curto período de tempo, pretendeu-se evitar os chamados efeitos de bordadura espaciais (indivíduos de outros tipos de habitats nas imediações do local de amostragem) e os efeitos de bordadura fenológicos (indivíduos adultos característicos de épocas sazonais fora do período amostrado) uma fonte comum de erro em estudos ecológicos (ver Longino *et al.*, 2002; Scharff *et al.*, 2003).

Somente as aranhas adultas foram identificadas, os juvenis foram descartados da análise devido à elevada dificuldade na sua identificação. A nomenclatura seguiu Platnick (2014).

2.3 Variáveis dependentes utilizadas no estudo

Neste estudo foram abordados dois aspectos da diversidade das assembleias de aranhas: diversidade taxonómica (TD) e diversidade funcional (FD). Quando surge um interesse, em quantificar e resumir a diversidade de uma comunidade, uma forma de o fazermos é simplesmente contar o número de espécies presentes num determinado local que se pretende estudar, ou seja, a “riqueza de espécies” (Magurran, 2004). Este número constitui a forma mais simples de exprimir a diversidade taxonómica de um determinado local ou comunidade. No entanto, quando estimamos a diversidade dessa forma, consideramos tanto uma espécie que apresenta traços únicos como uma espécie com traços comuns numa determinada comunidade.

Muitos cientistas pensam, porém, que a diversidade não deve apenas contar espécies, mas levar em conta a sua variedade de traços funcionais. Assim, o interesse pela diversidade funcional vem crescendo muito nos últimos anos, em diversos campos da Ecologia e em estudos com diversos grupos taxonómicos, sugerindo que o conceito está a ganhar importância. Devido à potencial relação entre a diversidade funcional e o funcionamento e manutenção dos processos das comunidades (Petchey e Gaston, 2006), é necessário definir precisamente o conceito de diversidade funcional. Uma definição para diversidade funcional é “o valor e a variação das espécies assim como as suas características que influenciam o funcionamento das comunidades” (Tilman, 2001). Nesse sentido, Petchey e Gaston, (2002, 2006) apresentaram uma medida de diversidade funcional (FD, do inglês *functional diversity*). A FD consiste na soma dos comprimentos dos braços de um dendrograma funcional, ou seja, um dendrograma produzido a partir de uma matriz de “espécies × traços funcionais”.

2.3.1 Cálculo do índice de diversidade funcional (FD)

Foram analisados vários traços da diversidade funcional das espécies de aranhas amostradas (Uetz, 1999; Cardoso *et al.*, 2011; Jocqué, R. e Dippenaar-Schoeman, A.S, 2006) nomeadamente o tamanho do corpo (comprimento da fêmea em mm) estratégia de caça [caçadores ativos (*active hunters*), caçadores de teia (*web hunters*), caçadores por

embuscada (*ambush hunters*) e caçadores por armadilhas (*trap hunters*), estratos de vegetação, onde as aranhas fazem ninho (vegetação, solo ou ambos), ciclo biológico (diurna, noturna ou ambas) e, por fim, o tipo de alimentação [crustáceofagas (comedoras de crustáceos), mirmecófagas (comedoras de formigas) e eurífagas (capazes de subsistir com uma grande variedade de alimentos)].

O motivo pelo qual foram analisados estes traços de diversidade funcional e não outros, deve-se ao fato de estes traços estarem relacionados com a atividade predatória das aranhas e com o uso que estas fazem dos estratos da vegetação em ambiente dunar. Deste modo, pretendeu-se estabelecer uma ligação entre os traços funcionais das espécies e as características particulares dos sistemas dunares.

Para o cálculo do índice de diversidade funcional (Petchey e Gaston, 2002), foi construída uma matriz de espécies x traços. De seguida, efetuou-se a conversão dessa matriz numa matriz de dissimilaridade entre espécies, utilizando a distância de *Gower*. Posteriormente, foi construído um dendrograma, utilizando o método UPGMA, incluindo todas as espécies. Por fim foi calculado o comprimento dos braços do dendrograma para cada comunidade (local). O valor do índice (FD) corresponde à soma do comprimento dos braços do dendrograma que incluem as espécies existentes num determinado local (Petchey e Gaston, 2002). A FD foi calculada em ambiente R (R Core Team (2014)), usando o pacote "FD" (Laliberté e Legendre, 2010).

2.4 Análise de dados

2.4.1 Fiabilidade do inventário

Para calcular a fiabilidade do inventário, cada grupo de 4 armadilhas foi considerado como uma amostra (N = 12 amostras diferentes por cada local amostrado), sendo que, a fiabilidade foi avaliada através do cálculo da razão da riqueza de espécies observadas sobre a riqueza estimada através de 4 estimadores: Jack1, Jack2, Boot e MM (Magurran, 2004). Os cálculos foram efetuados no pacote "Vegan" (Oksanen *et al.*, 2013) do programa estatístico em ambiente R (R Core Team (2014)).

2.4.2 Variáveis ambientais locais

Para cada local de amostragem foram estimadas diversas variáveis ambientais, designadamente, a precipitação média anual, a precipitação mínima, a precipitação

máxima, a temperatura média anual, a temperatura mínima, a temperatura máxima, a latitude, a largura e a cobertura vegetal (Tabela 1).

As variáveis climáticas consideradas foram extraídas de um modelo climático ibérico com 100 m de resolução (Ninyerola *et al.*, 2005).

A latitude foi utilizada como um indicador do gradiente climático ao longo da costa. A latitude está altamente correlacionada ($|r| > 0.8$) com todas as variáveis climáticas. Esta variável foi transformada para uma escala de 0 (norte) a 1 (sul). A costa atlântica portuguesa encontra-se alinhada com o eixo da latitude. Esta particularidade traduz-se na formação de um gradiente climático ao longo da costa, caracterizado por um aumento das variáveis relacionadas com a temperatura e uma diminuição das variáveis relacionadas com a precipitação de norte para sul (Tabela 5). Assim, a latitude pode ser utilizada com um *proxy* do gradiente latitudinal-climático de norte a sul do país (Tabela 4).

A largura da duna no local onde foi feita a amostragem, funciona como um indicador do desenvolvimento do sistema dunar. Dunas mais largas têm maior heterogeneidade de microhabitats. Esta variável foi logaritmizada para cumprir o pressuposto da normalidade e standardizada para média = 0, sd = 1 para evitar efeitos de escala.

Para a vegetação foi determinada a percentagem de cobertura das seguintes categorias para cada local: % de cobertura por areia, % de cobertura por musgos /líquenes, % de cobertura por herbáceas que foi dividida em três classes: (< 5, 5–20, > 20 cm) e % de cobertura por arbustivas.

Para avaliar a estrutura da vegetação foi necessário recorrer a tecnologias de fotografia digital e de desenho assistido por computador. Para esse efeito foi tirada uma fotografia 1.5 x 1.5 m² em alta resolução do centro de cada grupo de 4 pitfall, perfazendo 12 fotos por plot de amostragem. Posteriormente procedeu-se à identificação das espécies dominantes e à determinação do respetivo grau de cobertura vegetal em computador. Como estas variáveis estão correlacionadas entre si, foi usada uma análise dos componentes principais (PCA) para reduzir as variáveis de cobertura vegetal a 2 componentes que resultam da combinação destas e representam a maior parte da variação entre locais. Estes componentes foram utilizados em vez das variáveis de cobertura “originais” nas análises estatísticas seguintes.

Tabela 1. Localização geográfica e ano de amostragem dos locais amostrados e referentes códigos dos locais.

Nome dos locais	Código dos locais	Localização geográfica	Ano de amostragem	Amostras	Referência bibliográfica
Amorosa	amo	Lat (N): 41°65'76 Log (W): 8°82'40	2013	12	Presente trabalho
Carruagem	car	Lat: 41°60'40 Log: 8°80'62	2008	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Esposende	esp	Lat: 41°54'91 Log: 8,°78'99	2008	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Apúlia	apu	Lat: 41°47'67 Log: 8°77'42	2008	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Furadouro	fur	Lat: 40°86'35 Log: 8°67'77	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Torreira	tor	Lat: 40°78'67 Log: 8°70'27	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
S. Jacinto	sjá	Lat: 40°72'92 Log: 8°72'16	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Mira	mir	Lat: 40°43'8 Log: 8°80'68	2009	11	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Osso da Baleia	oba	Lat: 40°00'12 Log: 8°91'41	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Vieira	vie	Lat: 39°61'95 Log: 9°08'32	2014	12	Presente trabalho
S. Pedro de Moel	moe	Lat: 39°78'76 Log: 9°01'69	2014	12	Presente trabalho
Nazaré	naz	Lat: 39°61'95 Log: 8°96'73	2014	12	Presente trabalho
Santo André	sta	Lat: 38°09'38 Log: 8°80'49	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Areias Brancas	abr	Lat: 38°05'91 Log: 8°81'92	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Lagoa da Sancha	san	Lat: 38°02'89 Log: 8°83'30	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.
Almograve	alm	Lat: 37°64'15 Log: 8°80'41	2009	12	Carvalho <i>et al.</i> , 2011 a,b, 2012.

Tabela 2. Dados ambientais dos locais amostrados (Ninyerola *et al.*, 2005):Largura (Larg); Precipitação média anual (P); Precipitação mínima (P-min); Precipitação máxima (P-max); Temperatura média anual (T); Temperatura mínima (T-min) e Temperatura máxima (T-max).

Nome dos locais	Larg (m)	P (mm)	P-min (mm)	P-max (mm)	T (°C)	T-min (°C)	T-max (°C)
Amorosa	191.5	1355	21.6	206.7	15	9.2	22
Carruagem	183.4	1341	21.1	203.8	15	9.3	22
Esposende	160	1312	20.3	199	15	9.3	22.1
Apúlia	188	1296	19.9	194.8	15	9.3	22.1
Furadouro	304	1064	14.1	157.4	16	9.4	22.4
Torreira	342.6	1037	13.4	153	16	9.5	21.9
S. Jacinto	766.8	1003	13	147.5	15	9.7	20.6
Mira	207.5	976	11	144.5	15	9.7	21.3
Oso da Baleia	52	849	9.4	123.6	16	9.8	22.5
Vieira	166.26	837	8.3	123.9	15	11	23
S. Pedro de Moel	185.81	821	6.9	124.7	15	11	23
Nazaré	90,92	850	9.2	124.3	16	11	23
Santo André	119.8	649	4	101.4	17	10.8	25.1
Areias Brancas	86.8	654	4.3	102.5	17	10.7	25
Lagoa da Sancha	111.4	640	3.5	101.7	17	10.8	25.2
Almograve	441.9	729	5.2	114.9	18	11	25.2

Tabela 3. Dados sobre a cobertura vegetal dos locais amostrados: Areia (Areia); Herbáceas < 5 cm (Her 5); Herbáceas 5–20 cm (Her 5_20); Herbáceas > 20 cm (Her 20) e arbustivas (arb).

Nome dos locais	Areia	Her 5	Her 5_20	Her 20	arb
Amorosa	0.12	0.18	0.17	0.08	0.45
Carruagem	0.03	0.51	0.03	0.08	0.43
Esposende	0.03	0.23	0.04	0.17	0.54
Apúlia	0.00	0.67	0.05	0.13	0.31
Furadouro	0.02	0.74	0.13	0.04	0.24
Torreira	0.10	0.47	0.09	0.09	0.30
S. Jacinto	0.03	0.58	0.06	0.04	0.29
Mira	0.49	0.24	0.17	0.03	0.12
Osso da Baleia	0.42	0.00	0.03	0.00	0.56
Vieira	0.44	0.08	0.18	0.12	0.19
S. Pedro de Moel	0.46	0.05	0.10	0.04	0.36
Nazaré	0.35	0.07	0.16	0.09	0.34
Santo André	0.57	0.00	0.08	0.00	0.36
Areias Brancas	0.45	0.02	0.08	0.00	0.46
Lagoa da Sancha	0.60	0.00	0.10	0.01	0.29
Almograve	0.47	0.02	0.03	0.01	0.46

Tabela 4. Valores das correlações da latitude com as variáveis climáticas: Precipitação média anual (P); Precipitação mínima (P-min); Precipitação máxima (P-máx); Temperatura média anual (T); Temperatura mínima (T-min); Temperatura máxima (T-máx); R² - percentagem de variação explicada e p- valores de probabilidade associados ao modelo estatístico.

	R²	p
P	0.935	<0.001
P mim	0.936	<0.001
P máx	0.904	<0.001
T	-0.848	<0.001
T mim	-0.848	<0.001
T máx	-0.894	<0.001

2.4.3 Curva de acumulação de espécies

Para avaliar a fiabilidade do inventário de espécies, ou seja, determinar se o inventário foi razoavelmente completo, foram construídas curvas de acumulação de espécies para cada local de amostragem (por exemplo, Longino e Colwell, 1997; Wagner, 1997). As curvas de acumulação de espécies permitem avaliar o número de espécies observadas em cada local (Sobs) em função do número de amostras (N). Os procedimentos foram levados a cabo em ambiente R (R Core Team (2014)).

2.4.4 Partição da diversidade taxonómica e funcional nos componentes alfa, beta e gama

A diversidade taxonómica e funcional total de uma determinada região pode ser particionada em diferentes componentes de variação, variação ao nível dos locais amostrados e variação entre locais amostrados (Crist *et al.*, 2003). Allan (1975 a) e Lande (1996) demonstraram que a diversidade regional, ou diversidade gama (γ), pode ser expressa de forma aditiva correspondente à soma da diversidade alfa (α) e da diversidade beta (β), em que α é a diversidade média dentro das unidades de amostragem na região e β é a diversidade entre as unidades de amostragem. Esta relação tem a forma: $\gamma = \alpha + \Sigma\beta_i$ (Gering *et al.*, 2003).

No presente trabalho, a diversidade gama (γ), corresponde à diversidade taxonómica ou diversidade funcional total, a diversidade beta (β) é a variação da diversidade

taxonómica e a diversidade funcional entre amostras e a diversidade alfa (α) é a média da diversidade taxonómica e a diversidade funcional para os locais amostrados.

O estudo presente é especialmente interessante devido à sua natureza hierárquica (a costa foi dividida em 4 zonas termoclimáticas e dentro dessas 4 zonas foram selecionados 4 locais de amostragem). Assim, pode-se considerar 2 níveis hierárquicos de diversidade β : variação entre amostras dentro da mesma zona (β_1) e variação entre zonas (β_2). Ou seja, $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$, permitindo estabelecer assim, $TD_\gamma = TD_\alpha + TD_{\beta_1} + TD_{\beta_2}$ e $FD_\gamma = FD_\alpha + FD_{\beta_1} + FD_{\beta_2}$ (Crist *et al.*, 2003; Gering *et al.*, 2003). As análises foram realizadas em ambiente R (R Core Team (2014)), usando o pacote "Vegan" (Oksanen *et al.*, 2013).

Capítulo 3

Resultados

3. Resultados

3.1 Estrutura da vegetação ao longo de um gradiente latitudinal/climático

A análise em componentes principais da estrutura da vegetação revela que o primeiro componente principal (PC1) é responsável por 80.0% da variação e representa um gradiente dos locais com menor cobertura vegetal (maior cobertura de areia) localizados mais a sul (scores positivos) contra locais com maior cobertura herbácea (menor cobertura de areia) localizados mais a norte (scores negativos). O segundo componente principal (PC2) explica 15.5% da variação e representa um gradiente de locais com maior cobertura arbustiva (scores positivos) contra locais com menor cobertura arbustiva (scores negativos) (Fig. 4 e Tabela 5).

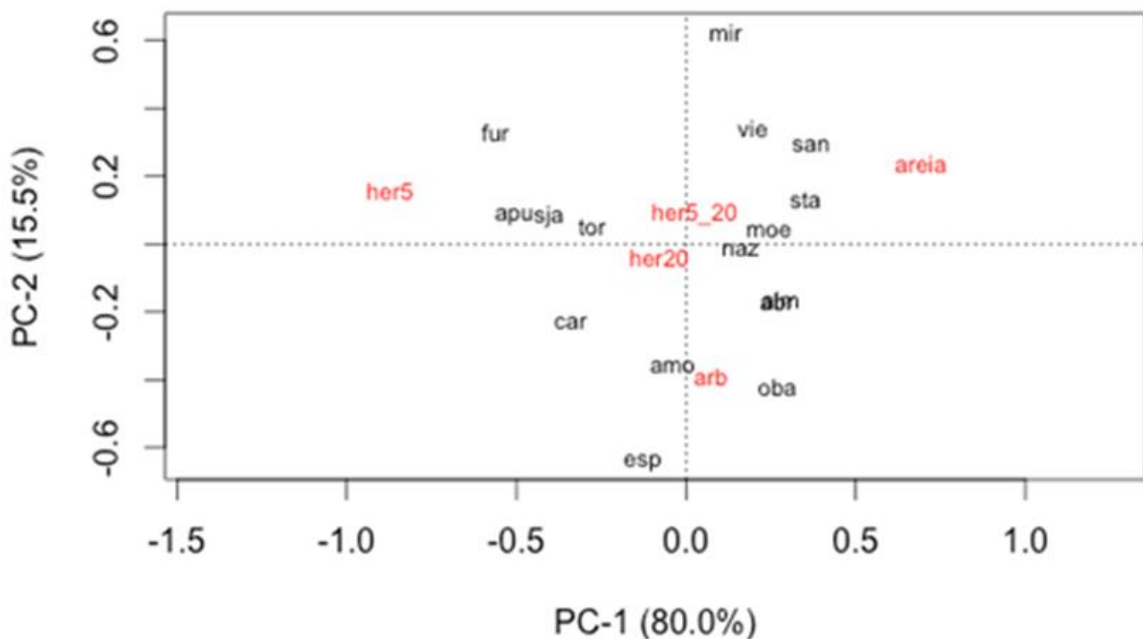


Figura 4. Análise em componentes principais (PCA) referentes à estrutura vegetal dos locais amostrados. Percentagem de cobertura: areia, herbáceas < 5 cm (her5), herbáceas 5–20 cm (her 5_20); herbáceas > 20 cm (her20) e arbustivas (arb).

Tabela 5. Análise dos componentes principais (PCA) efetuada sobre a matriz de dados das coberturas vegetais nas dunas amostradas. Percentagem de cobertura: areia, herbáceas < 5 cm (her5), herbáceas 5–20 cm (her 5_20); herbáceas > 20 cm (her20) e arbustivas (arb).

	PC1	PC2
Eigenvalue	0.131	0.025
Proporção explicada	0.800	0.155
Proporção cumulativa	0.800	0.955
Areia	0.692	0.236
her5	-0.872	0.161
her5_20	0.025	0.092
her20	-0.079	-0.040
arb	0.074	-0.388

3.2 Diversidade taxonómica (TD)

3.2.1 Riqueza específica, abundância e completude do inventário

Na amostragem efetuada foram capturados 7289 indivíduos adultos de aranhas pertencentes a 101 espécies e 26 famílias (Anexo I). A média da riqueza de espécies observadas foi de 20.1 ± 3.5 (desvio padrão) por localização, com um mínimo de 16 espécies em Osso da Baleia, S. Pedro de Moel e Santo André e um máximo de 27 em Esposende. A abundância variou entre 37 indivíduos em Almogrove e 1469 indivíduos em Torreira.

Os valores de completude do inventário, expressa como a razão da riqueza específica observada (S_{obs}) sobre os valores de riqueza específica estimados através de diferentes estimadores (Jack1, Jack2, Boot e MM), foram em geral elevados e relativamente semelhantes entre os diferentes locais amostrados. Assim, podemos inferir que não houve um enviesamento de um local em relação ao outro e que o inventário de cada local é razoavelmente completo e fiável (Tabela 6). Além disso, os diferentes estimadores estão, em geral, altamente correlacionados com o número de espécies observadas (S_{obs}). Por estes motivos, decidimos usar o número de espécies observadas (S_{obs}) nas análises subsequentes como indicador da diversidade taxonómica de cada local.

Tabela 6. Número de amostras, número de indivíduos capturados (N_{inds}), número de espécies encontradas (S_{obs}), valores mínimo (Min) e máximo (Max) de completude (%) do inventário e valores de diversidade funcional (FD) para cada local. Os valores mínimo e máximo de completude foram calculados de acordo com o ratio [$(S_{obs} / \text{Estimador}) * 100$], usando os estimadores de riqueza (Jack1, Jack2, Boot e MM), para cada local de amostragem. Em Mira foram utilizadas apenas 11 amostras devido à perturbação humana.

Nome dos locais	Amostras	N_{inds}	S_{obs}	Min	Max	FD
Amorosa	12	479	23	52	82.7	3.67
Carruagem	12	430	19	76.9	89.3	2.90
Esposende	12	552	27	72.6	88.5	3.02
Apúlia	12	427	21	75.8	88.6	2.97
Furadouro	12	1208	25	67.6	86.8	3.58
Torreira	12	1469	24	68.2	86.1	3.29
S. Jacinto	12	794	20	52	83.2	3.33
Mira	11	213	23	61.6	85.2	3.02
Osso da Baleia	12	62	16	67.2	85.6	1.83
Vieira	12	60	19	48.4	81.1	3.26
S. Pedro de Moel	12	79	16	77.8	91.6	2.70
Nazaré	12	159	21	54.2	83.5	2.66
Santo André	12	188	16	68.2	87.2	2.47
Areias Brancas	12	152	17	50.4	82.3	2.44
Lagoa da Sancha	12	448	18	73.5	89.1	2.42
Almograve	12	37	17	51.1	82.2	2.76

3.2.2 Curvas de acumulação de espécies

Para cada um dos locais amostrados foram calculadas curvas de acumulação de espécies, às quais foi ajustada a função de Michaelis-Menten (Fig. 5). Assim, é possível constatar que, de um modo geral, as curvas tendem para uma assíntota. Esta tendência permite-nos inferir, mais uma vez, que os valores obtidos nos inventários realizados estão relativamente próximos da riqueza específica real de cada local. Os padrões exibidos pelas curvas de acumulação de espécies são também reveladores de que as zonas mesotemperada e mesomediterrânica possuem maior número de espécies observadas (Sobs) por local amostrado em relação às zonas termomediterrânica norte e termomediterrânica sul, que apresentam valores inferiores.

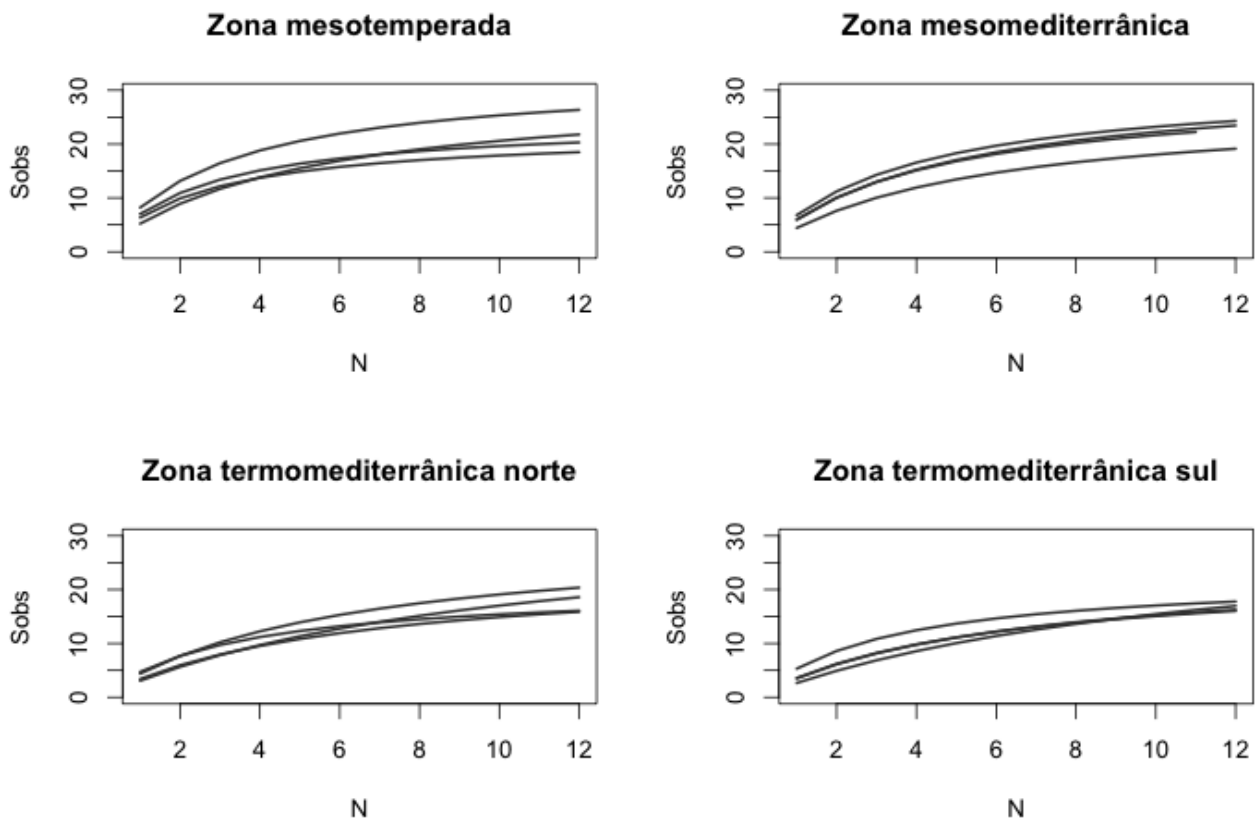


Figura 5. Curvas de acumulação de espécies obtidas por ajustamento da função de Michaelis-Menten obtidas para cada local.

3.2.3 Relação da riqueza específica com as variáveis ambientais

Na Tabela 7 apresentam-se os resultados de regressões lineares simples efetuadas sobre a diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}), em função da cada variável ambiental considerada no estudo (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2). Assim, podemos constatar que a latitude está positivamente relacionada ($R^2 = 46.4$, $P = 0.004$) com a riqueza específica das espécies de aranhas, ou seja, quanto maior a latitude maior a riqueza específica observada. Em relação à variável PC1 (ver ponto 3.1) verifica-se que existe uma relação linear significativa negativa, ou seja, à medida que o valor dos *scores* associados à variável PC1 aumentam (menor cobertura vegetal e maior cobertura de areia nua) o número de espécies de aranhas observado tende a diminuir. Relativamente, à largura da duna e à variável PC2, relacionada com a estrutura da vegetação (ver ponto 3.1) é possível constatar que não existe uma relação linear significativa com o número de espécies observadas.

Tabela 7. Relação da diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}), com as variáveis ambientais (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2), através de regressão linear simples. Coef - coeficientes de regressão; R^2 - percentagem de variação explicada; F – valor do teste F; d.f. - graus de liberdade; p – valores de probabilidade associados ao modelo estatístico.

Variáveis	Coef.	R^2 (%)	F	d.f.	p
Latitude	6.844	46.4	12.12	1,14	0.004
Largura	1.430	16.9	2.843	1,14	0.114
PC1	-6.785	39.6	9.193	1,14	0.009
PC2	-0.318	0.09	0.012	1,14	0.914

Na figura 6 apresenta-se a contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a riqueza específica das espécies de aranhas. É de realçar que os valores apresentados para uma determinada variável representam o contributo individual dessa variável independentemente de todas as outras variáveis. Assim, pode-se constatar que a Latitude é a variável que explica melhor a riqueza específica, seguida do PC1 e a Largura. O PC2 apresenta apenas um contributo residual.

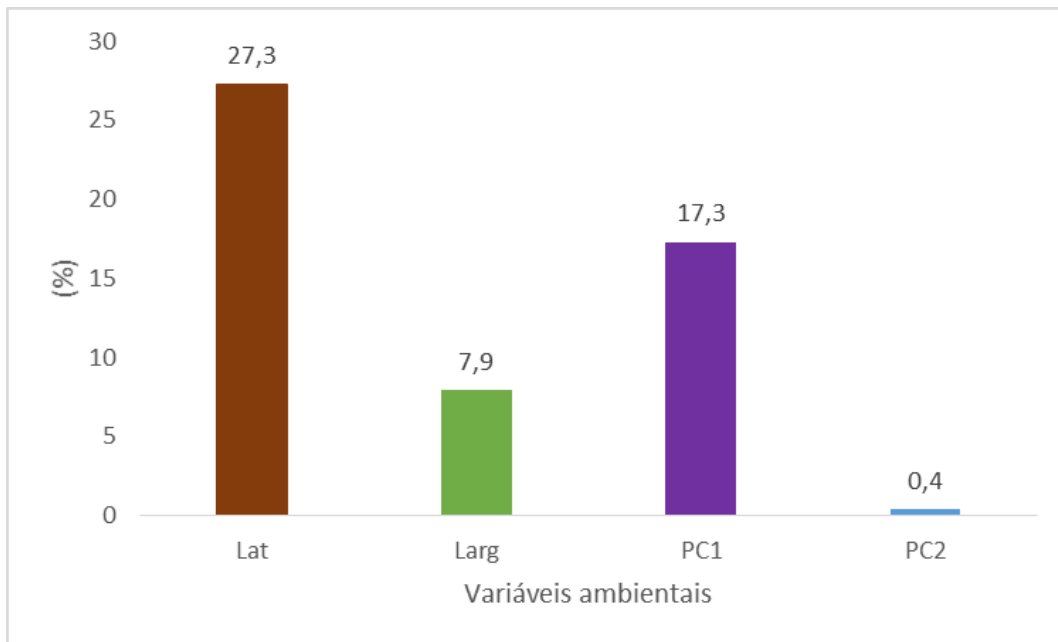


Figura 6. Gráfico representativo da contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a diversidade taxonômica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}). Lat- Latitude; Larg- Largura e as variáveis vegetais: PC1 e PC2.

3.3 Diversidade funcional (FD)

3.3.1 Índice de diversidade funcional

Na figura 7, apresenta-se um dendrograma construído sobre a matriz de espécies x traços, utilizando a distância de *Gower* como medida de dissimilaridade, de acordo com os procedimentos enunciados por Petchey e Gaston (2002, 2006). A análise do dendrograma permite inferir a existência de vários grupos funcionais de aranhas claramente distintos. A soma dos braços do dendrograma corresponde à diversidade funcional total calculada no conjunto das 101 espécies detetadas no estudo (FD total = 5.9). A diversidade funcional de um determinado local é expressa como a soma do comprimento dos braços do dendrograma tendo em conta apenas as espécies que nele foram detetadas. Assim, pode-se constatar que os valores de FD para cada local variam entre 1.83 (Osso da Baleia) e 3.67 (Amorosa) com média de 2.895 e desvio padrão = 0.479 (Tabela 6).

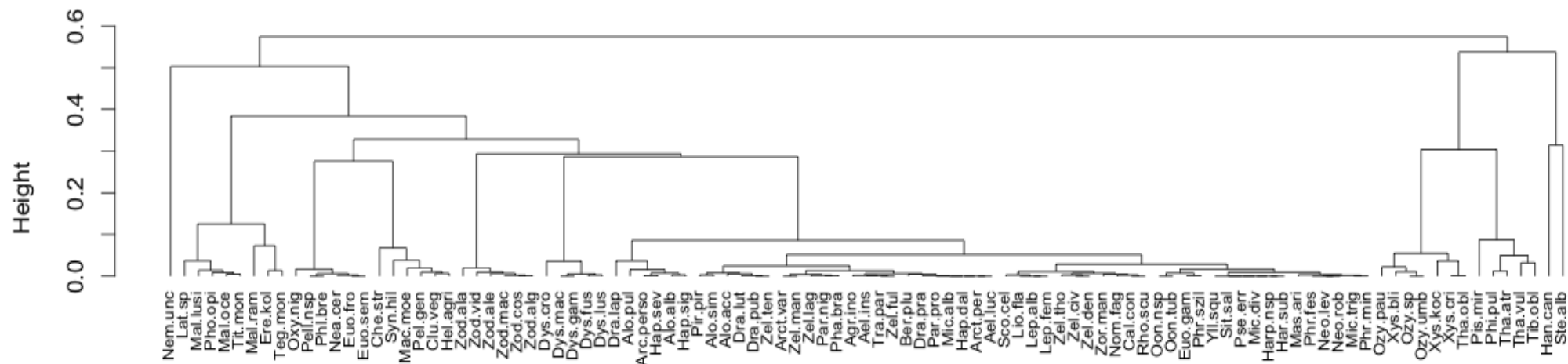


Figura 7. Dendrograma construído com os traços funcionais das espécies de aranhas. O nome das espécies correspondentes aos códigos da figura apresentam-se no Anexo I.

3.3.2 Relação da diversidade funcional com a diversidade taxonómica

Para avaliar a relação entre a diversidade funcional, que tem em conta as espécies e as funções que desempenham numa comunidade e a diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas (S_{obs}) realizou-se uma análise de regressão simples (Figura 8). Estes resultados indicam-nos que de facto existe uma relação linear positiva e significativa da FD em função da S_{obs} ($R^2 = 0.49$; $P = 0.003$ para $F = 13.44$). Assim, podemos inferir que à medida que aumenta o número de espécies observadas também aumenta a diversidade funcional. Este resultado está de acordo com o esperado, uma vez que ao acrescentarmos uma espécie, necessariamente o tamanho do dendrograma sobre o qual é calculada a FD também aumenta.

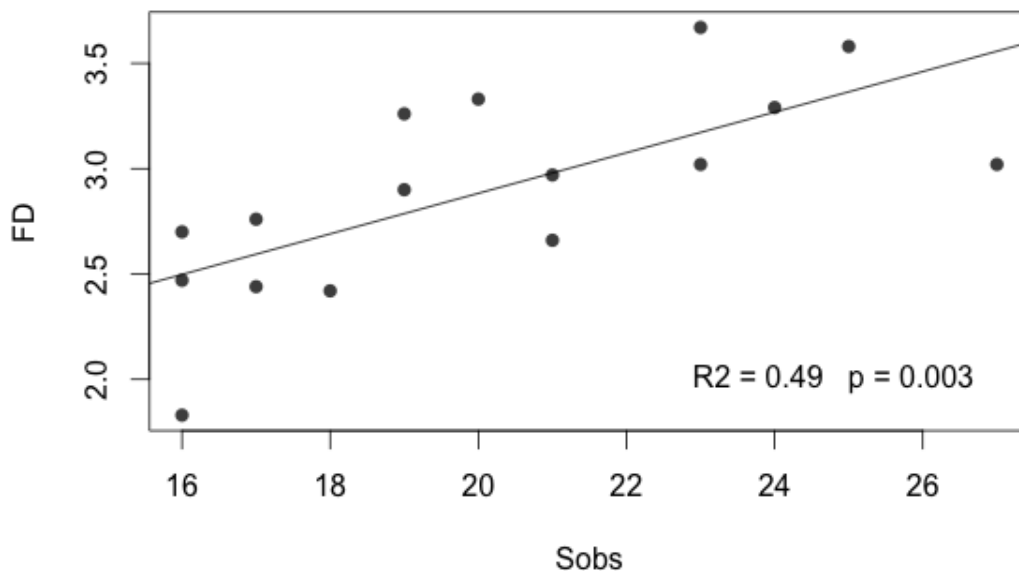


Figura 8. Regressão linear da diversidade funcional (FD) em função da diversidade taxonómica, expressa como o número de espécies observadas em cada local (S_{obs}).

3.3.3 Relação da diversidade funcional observada (FD) com as variáveis ambientais

Na Tabela 8 apresentam-se os resultados de regressões lineares simples efetuadas sobre a diversidade funcional em função da cada variável ambiental considerada no estudo (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2). Assim, podemos constatar que a largura está positivamente relacionada ($R^2 = 47.6$, $P = 0.003$) com a diversidade funcional das espécies de aranhas, ou seja, quanto maior a largura maior a diversidade funcional, ou seja, maior serão as diferenças funcionais desempenhadas entre

as espécies de aranhas numa comunidade. Em relação à variável PC1 (ver ponto 3.1) verifica-se que existe uma relação linear significativa negativa, ou seja, à medida que o valor dos *scores* associados à variável PC1 aumentam (menor cobertura vegetal, maior cobertura de areia nua) a diversidade funcional tende a diminuir. Relativamente, à latitude e à variável PC2, relacionada com a estrutura da vegetação (ver ponto 3.1) é possível constatar que não existe uma relação linear significativa com as diferenças funcionais entre as espécies numa comunidade (FD).

Tabela 8. Relação da diversidade funcional (FD) com as variáveis ambientais (latitude, largura da duna e estrutura da vegetação: PC1 e PC2), através de regressão linear simples. Coef - coeficientes de regressão; R² - percentagem de variação explicada; F – valor do teste F; d.f. - graus de liberdade; p – valores de probabilidade associados ao modelo estatístico.

Variáveis	Coef.	R ² (%)	F	d.f.	p
Latitude	0.8169	34.9	7.499	1.14	0.016
Largura	0.3307	47.6	12.74	1.14	0.003
PC1	-0.9751	43.2	10.65	1.14	0.006
PC2	0.3038	4.2	0.613	1.14	0.447

No gráfico da figura 9 apresenta-se a contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a diversidade funcional. É de realçar que os valores apresentados para uma determinada variável representam o contributo individual dessa variável independentemente de todas as outras variáveis. Assim, pode-se constatar que a Largura da duna é a variável que explica melhor as diferenças funcionais entre espécies numa comunidade seguida da Latitude e o PC1. O PC2 tem um valor residual.

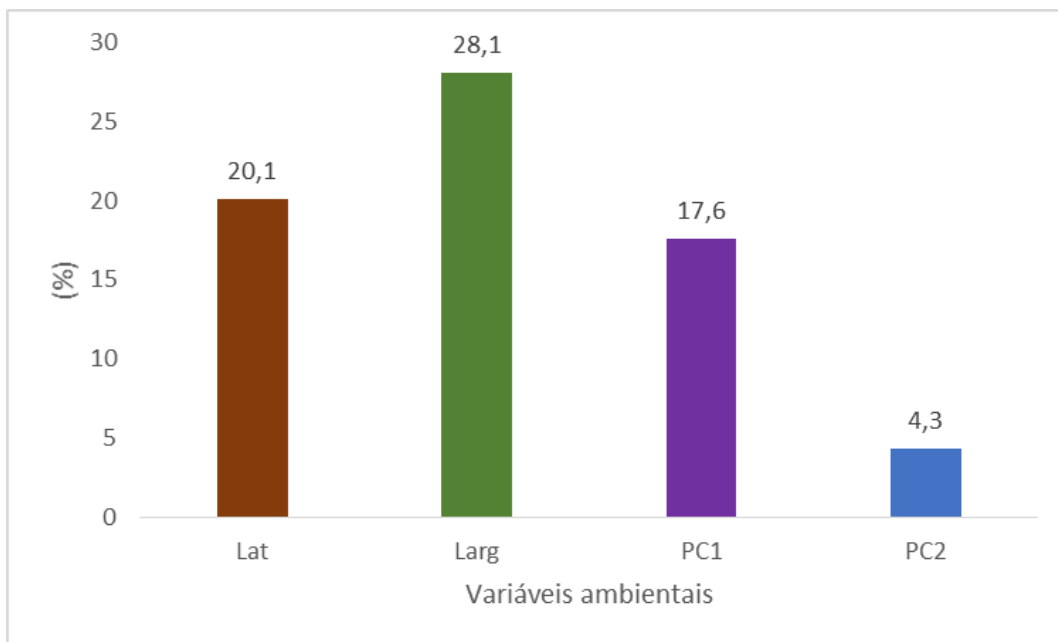


Figura 9. Gráfico representativo da contribuição relativa de cada variável ambiental para explicar a diversidade funcional, sendo esta uma extensão das diferenças funcionais entre as espécies numa comunidade. Lat- Latitude; Larg- Largura e as variáveis vegetais: PC1 e PC2.

3.4 Decomposição da diversidade taxonómica e diversidade funcional em diferentes níveis hierárquicos

A diversidade taxonómica e funcional pode ser decomposta em diferentes níveis hierárquicos de forma aditiva, de acordo com a fórmula: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$, em que γ representa a diversidade total, α a diversidade média, β_1 a diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática e β_2 diversidade entre zonas termoclimáticas.

Na Tabela 9 apresentam-se os resultados da decomposição da diversidade taxonómica (TD) e diversidade funcional (FD) em diferentes níveis hierárquicos. Em relação à FD, os resultados indicam-nos que a maior parte da diversidade total deve-se à diversidade média de cada local (α). A variação entre diferentes zonas termoclimáticas (β_2) apresenta um valor maior e a variação entre locais pertencentes à mesma zona (β_1) é relativamente pouco importante. Enquanto na TD, os resultados indicam-nos que a maior parte da diversidade total deve-se à diversidade entre zonas termoclimáticas (β_2) que apresenta um valor maior do que a diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática (β_1). A diversidade média de cada local (α) é relativamente pouco importante.

Tabela 9. Decomposição da diversidade taxonómica (TD) e diversidade funcional (FD) em diferentes níveis hierárquicos de forma aditiva, de acordo com a fórmula: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$, em que γ representa a diversidade total, α a diversidade média, β_1 a diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática e β_2 diversidade entre zonas termoclimáticas.

	α	β_1	β_2	γ
TD	20.1 (19.9%)	20.1 (19.9%)	60.8 (60.2%)	101
FD	2.90 (51.9%)	0.96 (17.2%)	1.73 (30.9%)	5.59

A comparação das partições da diversidade taxonómica (TD) e da diversidade funcional (FD) é bastante interessante, podendo constatar-se que há uma maior diferenciação entre zonas termoclimáticas em termos taxonómicos, mas não tanto em termos funcionais (Figura 10). Isto pode estar relacionado com as condições ambientais extremas das dunas, o que implica que só as espécies que estão funcionalmente adaptadas a esse tipo de ambiente é que conseguem sobreviver, daí partilharem características funcionais semelhantes.

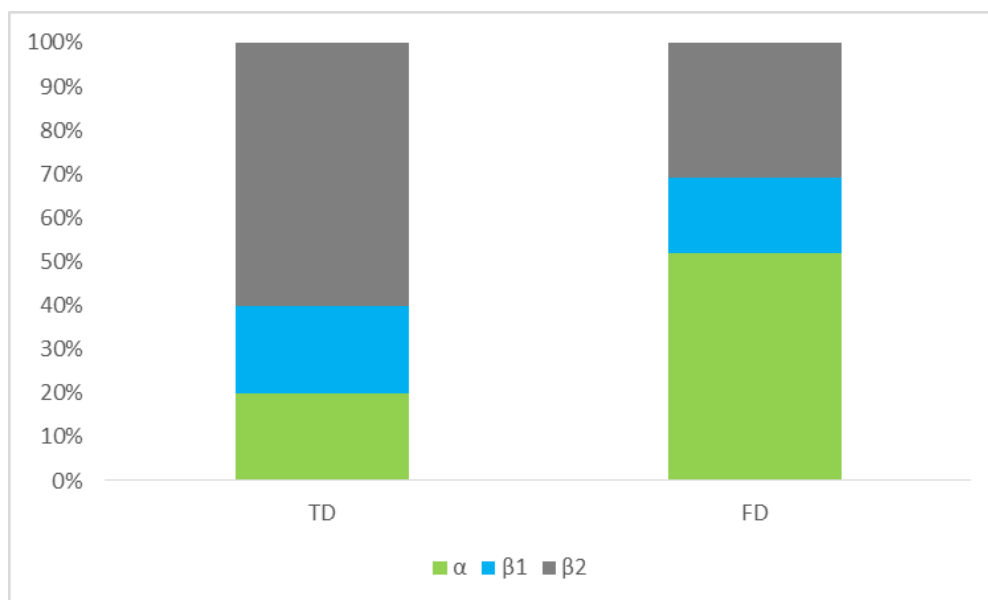


Figura 10. Decomposição da diversidade taxonómica (TD) e da diversidade funcional (FD) em diferentes níveis hierárquicos: α - diversidade média dos locais de amostragem; β_1 - diversidade entre amostras dentro da mesma zona termoclimática; β_2 - diversidade entre zonas termoclimáticas. Os valores de diversidade α , β_1 e β_2 são expressos em termos de % sobre a diversidade total γ .

Capítulo 4

Discussão

4. Discussão

A Península Ibérica está entre as regiões mais relevantes em termos de riqueza de espécies, destacando-se, igualmente, pela raridade e endemismo de muitas delas, devido à sua complexidade climática e fisiográfica (Gómez e Lunt, 2007). O estudo dos fatores que determinam os padrões de distribuição da diversidade biológica ao nível taxonómico, funcional e filogenético em ecoregiões tão diversificadas e complexas é de extrema importância para a sua conservação, monitorização e gestão. Isto é particularmente importante em dunas costeiras, que estão sob constantes mudanças, quer devido a impactos antrópicos diretos, quer devido a mudanças climáticas (Heslenfeld *et al.*, 2004).

Neste sentido, a costa atlântica portuguesa oferece as condições ideais para testar hipóteses relacionadas com a influência de gradientes ambientais sobre as comunidades bióticas (Carvalho *et al.*, 2011). Com efeito, a costa atlântica encontra-se alinhada sobre um eixo da latitude, sendo dominada por um forte gradiente climático, caracterizado pelo aumento da temperatura e diminuição da precipitação de norte para sul.

Neste estudo, foram investigados os padrões biogeográficos das assembleias de aranhas em dunas costeiras ao longo de um gradiente latitudinal-climático, estabelecido ao longo da costa atlântica de Portugal. Assim, foram avaliados os fatores determinantes da diversidade taxonómica (TD) e diversidade funcional (FD, Petchey *et al.*, 2002), das assembleias de aranhas como um grupo modelo em ambiente dunar. Para além disso, procedeu-se à partição da TD e FD em diferentes níveis hierárquicos por forma a inferir se os padrões observados são determinados por fatores locais (ao nível da duna) ou fatores que operam a uma escala maior (ex. entre diferentes regiões).

É de salientar que a integração de diferentes facetas da biodiversidade é um tema atual da ecologia e biogeografia, sendo este o primeiro estudo realizado em ambientes dunares que liga de forma explícita a TD e a FD.

4.1 Fatores determinantes da TD e FD

Os resultados obtidos permitem concluir que as variáveis ambientais latitude, usada como um *proxy* para a variação climática, e a variável vegetal PC1, são importantes para explicar a TD e a FD. Assim, constatou-se que a TD e a FD diminuem de norte para sul ao longo da costa atlântica portuguesa, ou seja, à medida que o gradiente climático se torna mais extremo. Este padrão biogeográfico parece estar relacionado com a atuação de

mecanismos de filtro ambiental. Esta hipótese assume, que as espécies coexistentes num determinado local, são mais similares entre si do que o esperado, em virtude das condições ambientais atuarem como um filtro, permitindo que apenas um espectro de traços biológicos relativamente restrito persista na comunidade (Mouchet *et al.*, 2010). Deste modo, a TD e a FD tendem a diminuir à medida que o gradiente ambiental se torna mais extremo.

De facto, o clima mediterrânico é caracterizado por um padrão com verões quentes e secos e invernos suaves e húmidos. As condições de secura tornam-se mais extremas em direção ao sul da Bacia do Mediterrâneo, onde a seca do verão pode durar vários meses (Blondel *et al.*, 2010). A influência do clima mediterrânico sobre a riqueza e composição de padrões de vários grupos de artrópodes não é surpreendente, existindo diversos exemplos disso em estudos feitos com borboletas (Hortal *et al.*, 2004), escaravelhos (Cabrero-Sañudo e Lobo, 2006), vespas solitárias (González *et al.*, 2009), e besouros (Baselga e Jiménez - Valverde, 2007).

As condições climáticas mais extremas e a menor cobertura vegetal parecem impor um limite à sobrevivência das espécies mais a sul (Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012). Assim, apenas algumas espécies, particularmente, adaptadas a estas condições parecem sobreviver, o que se reflete numa menor TD e FD. Enquanto nos locais mais a norte o clima favorece o crescimento vegetal e o aumento da cobertura vegetal e, por conseguinte, propicia condições mais favoráveis e maior disponibilidade de estruturas para refúgio, construção de teias e locais de emboscada.

O clima e a estrutura da vegetação são fatores importantes, conhecidos por influenciar em termos taxonómicos as assembleias de aranhas (Bonte *et al.*, 2003, 2004a; Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012). O presente estudo reforça a importância destes fatores ao nível taxonómico e realça, igualmente, o seu papel ao nível da diversidade funcional.

A variável ambiental largura da duna, também influencia positivamente a FD, ou seja, a FD aumenta com a largura. Este resultado parece estar relacionado com a estratificação vegetal dos sistemas dunares que ocorre perpendicularmente ao mar (McLachlan, 1991; Meulen e Salman, 1996). Assim, dunas mais largas tendem a ter uma maior estruturação vegetal e, conseqüentemente, maior heterogeneidade de microhabitats. Nestas condições, as assembleias de aranhas poderão ser constituídas por espécies com traços funcionais mais diversos em resposta a essa maior diversidade de microhabitats.

4.2 Partição da TD e FD em diferentes escalas hierárquicas espaciais

Neste estudo procedeu-se à partição aditiva da TD e FD em diferentes níveis hierárquicos, de acordo com a fórmula: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$, em que γ representa a diversidade total, α a diversidade local independentemente da zona termoclimática a que pertencem as amostras, β_1 a diversidade entre locais dentro da mesma zona termoclimática e β_2 diversidade entre zonas termoclimáticas. Os diferentes componentes α , β_1 e β_2 , representam, assim, a contribuição de cada nível hierárquico para a diversidade total do sistema estudado. Os resultados obtidos para as duas facetas da diversidade (TD e FD) são bastante interessantes.

Assim, verificou-se que a TD é determinada sobretudo pela variação entre zonas termoclimáticas (TD β_2). Este interessante resultado está relacionado com a variação na composição de espécies das assembleias de aranhas entre zonas termoclimáticas, particularmente marcante ao longo da costa atlântica portuguesa (Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012). De facto, parece existir uma profunda estruturação da composição das assembleias de aranhas ao longo da costa, marcada pela ocorrência de espécies tipicamente eurosiberianas no norte e que vão sendo substituídas por outras com distribuição mediterrânica em direção ao sul. Há ainda a referir a ocorrência de múltiplos endemismos ibéricos, com distribuição restrita ao longo da costa, como por exemplo as espécies dos géneros *Zodarion* (Carvalho *et al.*, 2011a,b, 2012). Estes dois fatores incrementam a variação na composição de espécies das assembleias de aranhas entre diferentes zonas, o que se reflete no componente TD β_2 .

Contrariamente à TD, a FD α é o componente que mais contribui para a diversidade funcional total (FD γ). Assim, pode-se inferir que a diversidade funcional total do sistema estudado é determinada sobretudo por fatores locais, embora a variação entre zonas termoclimáticas (FD β_2) seja também importante. Este resultado parece estar relacionado, com fatores ambientais de ordem local, tal como a largura da duna, que são independentes da localização geográfica da duna e que influenciam a ocorrência de espécies com traços funcionais mais diferenciados em resposta à maior diversidade de microhabitats. Todavia, não é de excluir também a hipótese da influência de outros fatores, nomeadamente, a exclusão por competição de espécies funcionalmente semelhantes que ocorre localmente (Mouchet *et al.*, 2010). De facto, a competição por exclusão favorece a coexistência de

espécies funcionalmente dissemelhantes ao nível local o que se reflete no componente FD α .

Como já referido, o componente FD β 2 também é importante para explicar a FD γ . Este resultado está certamente relacionado com a filtração ambiental que ocorre nas assembleias de aranhas de norte para sul, em resposta ao gradiente ambiental estabelecido e que se caracteriza por um aumento da temperatura, diminuição da precipitação e diminuição da cobertura vegetal. Estas condições tendem a favorecer a ocorrência de espécies com traços funcionais mais adaptados às condições de secura e aridez do sul.

Comparando os padrões de TD e FD, parece haver uma maior diferenciação entre zonas termoclimáticas em termos taxonómicos, mas não tanto em termos funcionais. Isto pode estar relacionado com as condições ambientais extremas das dunas, o que implica que só as espécies que estão funcionalmente adaptadas é que conseguem sobreviver, daí partilharem características funcionais semelhantes, mesmo entre zonas afastadas.

Em suma, os resultados obtidos são bastante interessantes, indiciando que a TD é determinada, sobretudo, por fatores que operam numa extensão espacial alargada, enquanto a FD parece ser determinada por fatores que operam localmente e, em menor grau, por fatores de maior extensão espacial.

4.3 Conclusões

O presente trabalho traça uma perspetiva comparativa de duas facetas da biodiversidade, a diversidade taxonómica e a diversidade funcional, ao longo de um gradiente ambiental bem definido. Os trabalhos de (Moretti *et al.*,2009; Meynard *et al.*, 2011; Carmona *et al.*,2012) constituem raras exceções de investigações que integram estes diferentes aspetos. Assim, embora as conclusões deste estudo não sejam definitivas, revestem-se de particular importância para compreender melhor de que modo se organizam as comunidades e que mecanismos atuam sobre a sua formação.

Os nossos resultados permitem inferir que, embora a TD e a FD se apresentem correlacionadas entre si, os padrões observados não são totalmente coincidentes, o que realça a importância de se considerar as diversas facetas da biodiversidade. Os resultados obtidos permitem inferir que existe um padrão biogeográfico bem estruturado, ao longo da costa atlântica de Portugal, podendo-se constatar que a TD parece ser determinada, essencialmente, por fatores que atuam numa extensão espacial alargada, enquanto a FD parece ser determinada por uma combinação de fatores que operam em escalas diferentes.

A filtração ambiental surge como o mecanismo mais provável para explicar os padrões observados. Assim, tendo em conta o forte gradiente ambiental existente, parece bastante plausível que apenas as espécies que se encontram mais bem adaptadas às condições ambientais mais extremas do sul, possam aí sobreviver, o que se reflete na diminuição da TD e FD de norte para sul.

Futuramente, seria importante estender este estudo a uma outra faceta da biodiversidade, a diversidade filogenética (PD). A PD toma em consideração as relações evolutivas entre taxa e reflete a história evolutiva das espécies na comunidade. Comunidades com TD e FD idênticas poderão diferir muito em relação ao seu passado evolutivo, dependendo de quão longe as espécies divergiram do seu ancestral comum mais próximo (Webb *et al.*, 2002). Assim, a PD oferece dados complementares que poderão ajudar a esclarecer os processos subjacentes à organização das comunidades, bem como fornecer informação crucial para a priorização de locais para a conservação.

Bibliografia

5. Bibliografia

- Aggenbach, C.J.S. e Jalink, M.H. (1999) *Indicator species 8: Dry coastal dunes*. Book (in Dutch) State Forestry Service, Driebergen, The Netherlands.
- Allan, J. D. (1975a.) Components of diversity. *Oecologia*, **18**, 359 – 367.
- Allan, J. D. (1975b.) The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology*, **56**, 1040–1053.
- Baselga, A. e Jiménez - Valverde (2007) Disentangling distance decay of similarity from richness gradients: response to Soininen et al. 2007. *Ecography*, **30**, 838–841.
- Bestelmeyer, B.T., Miller, J.R. e Wiens, J.A. (2003) Applying species diversity theory to land management. *Ecological Applications*, **13**, 1750 – 1761.
- Blondel, J., Aronson, J., Bodiou, J.Y. e Boeuf, G. (2010) *The Mediterranean Region, Biological Diversity through time and space*. Oxford University Press, Oxford.
- Borcard, D., Legendre, P. e Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045–1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C. e Tuomisto, H. (2004) Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology*, **85**, 1826–1832.
- Bonte, D., Criel, P., Vanhoutt, L., Thornaut, I. e Maelfait, J.P. (2004) The importance of habitat productivity, stability and heterogeneity for spider species richness in coastal grey dunes along the North Sea and its implications for conservation. *Biodiversity and Conservation*, **13**, 2119-2134.
- Bonte, D., Criel, P., Van Thournout, I. e Maelfait, J.P. (2003b) Regional and local variation of spider assemblages (Araneae) from coastal grey dunes along the North Sea. *Journal of Biogeography*, **30**, 901-911.
- Bonte, D. e Maes, D. (2008) Trampling affects the distribution of specialized coastal dune arthropods. *Basic and Applied Ecology*, **9**, 726-734.
- Cianciaruso, M.V., Silva, I.A. e Batalha, M.A. (2009) Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community Ecology. *Biota Neotrop*, **9**, 093-103, Mundial Independente para os Oceanos. O Oceano, Nosso Futuro. Relatório da CMIO.

Costa, J.C., Aguiar, C., Capelo, J.H., Lousã, M. e Neto, C. (1998) Biogeografia de Portugal Continental. *Quercetea*, **0**, 5-56.

Caldas, F.B. e Honrado, J. (2001) Flora and vegetation of the Atlantic dunes of the Northwest coast of Portugal. In: Houston, J., Rooney, P.J. e Edmondson, S.E. (eds.) *Coastal dune management: shared experience of European conservation practice*. Liverpool University Press, Liverpool, 337-344.

Cardoso, P. (2009) Standardization and optimization of arthropod inventories-the case of Iberian spiders. *Biodiversity and Conservation*, **18**, 3949-3962.

Cardoso, P., Aranda, S.C., Lobo, J.M., Dinis, F., Gaspar, C. e Borges, P.A.V. (2009a) A spatial scale assessment of habitat effects on arthropod communities of an oceanic island. *Acta Oecologica*, **35**, 590-597.

Cardoso, P., Arnedo, M.A., Triantis, K.A. e Borges, P.A.V. (2010) Drivers of diversity in Macaronesian spiders and the role of species extinctions. *Journal of Biogeography*, **37**, 1034-1046.

Cardoso, P., Borges, P.A.V. e Veech, J.A. (2009b) Testing the performance of beta diversity measures based on incidence data: the robustness to undersampling. *Diversity Distributions*, **15**, 1081-1090.

Cardoso, P., Gaspar, C., Pereira, L.C., Silva, I., Henriques, S.S., Silva, R.R. e Sousa, P. (2008a) Assessing spider species richness and composition in Mediterranean cork oak forests. *Acta Oecologica*, **33**, 114-127.

Cardoso, P., Scharff, N., Gaspar, C., Henriques, S.S., Carvalho, R., Castro, P.H., Schmidt, J.B., Silva, I., Szüts, T., Castro, A. e Crespo, L.C. (2008b) Rapid biodiversity assessment of spiders (Araneae) using semi-quantitative sampling, a case study in a Mediterranean forest. *Insect Conservation and Diversity*, **1**, 71-84.

Cardoso, P., Silva, I., de Oliveira, N.G. e Serrano, A.R.M. (2007) Seasonality of spiders (Araneae) in Mediterranean ecosystems and its implications in the optimum sampling period. *Ecological Entomology*, **32**, 516-526.

Cardoso, P. (2004) *The use of arachnids (class Arachnida) in biodiversity evaluation and monitoring of natural areas*. Tese de doutoramento. Faculdade de Ciências da Universidade de Lisboa.

- Cardoso, P., Borges, P. e Gaspar, C. (2007) Biotic integrity of the Azores communities in the natural forests of Azores. *Biodiversity and Conservation*, **16**, 2883-2901.
- Cardoso, P., Silva, I., Oliveira, A. e Serrano, A. (2004) Indicator taxa of spider (Araneae) diversity and their efficiency in conservation. *Biological Conservation*, **120**, 517-524.
- Cardoso, P., Rigal, F., Borges, P. e Carvalho, C. (2014) A new frontier in biodiversity inventory: a proposal for estimators of phylogenetic and functional diversity. British Ecological Society. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 452–461.
- Cardoso, P. e Morano, E. (2010) The Iberian spider checklist (Araneae). *Zootaxa*, **2495**, 1–52.
- Cardoso P., Rigal, F. e Carvalho, J.C (2014) BAT: Biodiversity Assessment Tools. R package version 1.0. <http://CRAN.R-project.org/package=BAT>.
- Cardoso, P. e Carvalho, J. C. (2014) Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*, **41**, 1859–1870.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Crespo, L.C., Henriques, S., Carvalho, R. e Gomes, P. (2012) Determinants of spider species richness in coastal dunes along a gradient of mediterraneity. *Insect Conservation and Diversity*, **5**, 127-137.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Crespo, L.C., Henriques, S., Carvalho, R. e Gomes, P. (2011) Determinants of beta diversity of spiders in coastal dunes along a gradient of mediterraneity. *Diversity and Distributions*, **17**, 225-234.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P., Crespo, L.C., Henriques, S., Carvalho, R. e Gomes, P. (2011) Biogeographic patterns of spiders in coastal dunes along a gradient of mediterraneity. *Biodiversity and Conservation*, **20**, 873-894.
- Carvalho, J.C. e Cardoso, P. (2014) Drivers of beta diversity in Macaronesian spiders in relation to dispersal ability. *Journal of Biogeography*, **41**, 1859–1870.
- Crist, T.O., Veech, J.A., Gering, J.C. e Summerville, K.S. (2003) Partitioning Species Diversity across Landscapes and Regions: A Hierarchical Analysis of, α , β and γ Diversity. *The american naturalist*, **162**, 734-743.
- Cabrero-Sañudo, F.J. e Lobo, J.M. (2006) Determinant factors of Aphodiinae diversity at the Iberian Peninsula. *Journal of Biogeography*, **33**, 1021-1043.

Carboni, M., Carranza, M.L. e Costa, A. (2009) Assessing conservation status on coastal dunes, A multiscale approach. *Landscape and Urban Planning*, **91**, 17-25.

Colwell, R.K. (2009) Estimate: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples. Version 8.2. <<http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>> Persistent URL: <<http://purl.oclc.org/estimates>> 1st May 2010.

Comor, V., Orgeas, J., Ponel, P., Rolando, C. e Delettre, Y.R. (2008) Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of French Mediterranean coastal dunes. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 1837-1852.

Currie, D.J., Mittelbach, G.G., Cornell, H.V., Field, R., Guegan, J.F., Hawkins, B.A., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Oberdorff, T. e O'brien, E. (2004) Predictions and tests of climate-based hypotheses of broad-scale variation in taxonomic richness. *Ecology Letters*, **7**, 1121-1134.

Debuse, V.J., King, J. e House, A.P. (2007) Effects of fragmentation, habitat loss and within-patch habitat characteristics on ant assemblages in semi-arid woodlands of eastern Australia. *Landscape Ecology*, **22**, 731-745.

Díaz, S. e Cabido, M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.

Entling, W., Schmidt, M.H., Bacher, S., Brandl, R. e Nentwig, W. (2007) Niche properties of Central European spiders, shading, moisture, and the evolution of the habitat niche. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 440-448.

Ellwood, M.D.F., Monica, A. e Foster, W.A. (2009) Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities. *Ecology Letters*, **12**, 277-284.

European Commission. (2007) Interpretation Manual of European Union Habitats – EUR27. *Environment-Nature and biodiversity*.

Fattorini, S. (2006) Detecting biodiversity hotspots by species-area relationships: a case study of Mediterranean beetles. *Conservation Biology*, **20**, 1169-1180.

Field, R., Hawkins, B.A., Cornell, H.V., Currie, D.J., Diniz-Filho, J.A.F., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'brien, E.M. e Turner,

- J.R.G. (2009) Spatial species-richness gradients across scales: a metaanalysis. *Journal of Biogeography*, **36**, 132-147.
- Finch, O.D., Blick, T. e Schuldt, A. (2008) Macroecological patterns of spider species richness across Europe. *Biodiversity and Conservation*, **17**, 2849–2868.
- Foelix, R. F. (2011) *Biology of spiders*. Third Edition. Oxford University Press: New York. P 52.
- Gaston, K.J. (2000) Global patterns in biodiversity. *Nature*, **405**, 220-227.
- Gering, J.C., Crist, T.O. e Veech, J.A. (2003) Additive Partitioning of Species Diversity across Multiple Spatial Scales: Implications for Regional Conservation of Biodiversity. *Conservation Biology*, **17**, 488 – 499.
- Gomes, P., Botelho, A. e Carvalho, G. (2002) Sistemas dunares do litoral de Esposende. Universidade do Minho, Braga.
- Gomes, P., Alves, F. e Ferreira, B. (2012) *MARgens com vida*. Centro de Biologia Molecular e Ambiental, Universidade do Minho. Sociedade Portuguesa de Vida Selvagem; Viana do Castelo. ISBN 978-972-588-233-7.
- Gómez, A. e Lunt, D.H. (2007) Refugia within refugia: patterns of phylogeographic concordance in the Iberian Peninsula. *Phylogeography of southern European refugia* (ed. by S. Weiss and N. Ferrand), pp. 155–188. Springer, Dordrecht, The Netherlands.
- González, J.A., Gayubo, S.F., Asís, J.D. e Tormos, J. (2009) Diversity and biogeographical significance of solitary wasps (Chrysididae, Eumeninae and Spheciforme) at the Arribes del Duero Natural Park, Spain: Their importance for insect diversity conservation in the Mediterranean Region. *Environmental Entomology*, **38**, 608- 626.
- Hawkins, B.A., Field, R., Cornell, H.V., Currie, D.J., Guégan, J.F., Kaufman, D.M., Kerr, J.T., Mittelbach, G.G., Oberdorff, T., O'brien, E.M., Porter, E.E. e Turner, J.R.G. (2003) Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, **84**, 3105–3117.
- Heslenfeld, P., Jungerius, P.D. e Kijn, J.A. (2004) European coastal dunes: ecological values, threats, opportunities and policy development. *Coastal dunes: ecology and*

conservation (ed. by M.L. Martínez and N. Psuty), 335–351. Springer- Verlag, Heidelberg, Germany.

Houle, G. (2008) Plant species richness and its determinants on a coastal dune system at Îles de la Madeleine, Québec (Canada). *Écoscience*, **15**, 113-120.

Hortal, J., Garcia-Pereira, P. e García-Barros, E. (2004) Butterfly species richness in mainland Portugal: predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography*, **27**, 68-82.

Hutchinson, G. E. (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals. *American Naturalist*, **93**, 145-159.

Jetz, W. e Rahbek, C. (2001) Geometric constraints explain much of the species richness pattern in African birds. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5661-5666.

Jiménez-Valverde, A. e Lobo, J.M. (2007) Determinants of local spider (Araneidae and Thomisidae) species richness on a regional scale, climate and altitude vs. habitat structure. *Ecological Entomology*, **32**, 113 – 12.

Jocqué, R. e Dippenaar-Schoeman, A.S (2006) *Spider families of the world*. Royal Museum for Central Africa. Belgium.

Laliberté, E., Paquette, A., Legendre, P. e Bouchard, A. (2009) Assessing the scalespecific importance of niches and other spatial processes on beta diversity, a case study from a temperate forest. *Oecologia*, **159**, 377-388.

Lande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos*, **76**, 5–13.

Loreau, M. (2001) Biodiversity and Ecosystem Functioning: Current Knowledge and Future Challenges. *Science*, 294, 804.

Loreau, M. (1998) Biodiversity and ecosystem functioning: A mechanistic model. *Proceeding the National Academy of Sciences of the United States of America*, **95**, 5632–5636.

- Lennon, J.J., Koleff, P., Greenwood, J.J.D. e Gaston, K.J. (2001) The geographical structure of British bird distributions: diversity, spatial turnover and scale. *Journal of Animal Ecology*, **70**, 966–979.
- Legendre, P., Mi, X., Ren, H., Ma, K., Yu, M., Sun, I. e He, F. (2009) Partitioning beta diversity in a subtropical broad-leaved forest of China. *Ecology*, **90**, 663–674.
- Linnaeus, C. (1735) *System Naturae Sive Regna Tria Naturae Systematice Proposta per Classes, Ordines, genera, and Species*. Haak, Lerdén.
- Longino, J.T., Coddington, J. e Colwell, R.K. (2002) The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology*, **83**, 689–702.
- Longino, J.T. e Colwell, R.K. (1997) Biodiversity assessment using structured inventory: Capturing the ant fauna of a tropical rain forest. *Ecological Applications*, **7**, 1263-1277
- Longcore, T. (2003) Terrestrial arthropods as indicators of ecological restoration in coastal sage scrub (California, U.S.A.). *Restoration Ecology*, **11**, 397-409.
- Lomba, A., Alves, P. e Honrado, J. (2008) Endemic sand dune vegetation of the Northwest Iberian Peninsula: diversity, dynamics, and significance for bioindication and monitoring of coastal landscapes. *Journal of Coastal Research*, **24**, 113-121.
- Maes, D. e Bonte, D. (2006) Using distribution patterns of five threatened invertebrates in a highly fragmented dune landscape to develop a multispecies conservation approach. *Biological Conservation*, **133**, 490-499.
- Maltez-Mouro, S., Maestre, F.T. e Freitas, H. (2010) Co-occurrence patterns and abiotic stress in sand-dune communities: their relationship varies with spatial scale and the stress estimator. *Acta Oecologica*, **36**, 80-84.
- Magurran, A. E. (2004) *Measuring Biological Diversity*. Blackwell Science, Ltd. Oxford.
- McLachlan, A. (1991) Ecology of coastal dune fauna. *Journal of Arid Environments*, **21**, 229-243.
- Meulen, F.V. e Salman, A.H. (1996) Management of Mediterranean coastal dunes. *Ocean & Coastal Management*, **30**, 177-195.

- Mora, C. e Robertson, D.R. (2005) Causes of latitudinal gradients in species richness: a test with the endemic shorefishes of the Tropical Eastern Pacific. *Ecology*, **86**, 1771-1782.
- Mouchet, A.M., Sébastien, V., Mason, N. W.H e Mouillot, D. (2010) Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology*, **24**, 867–876.
- Moore, J.C. (2001) Biodiversity, taxonomic verses functional. *Encyclopedia of Biodiversity*, 2nd Edition. S. Levin (ed.), Elsevier, Oxford (in press), **2**, 205-215.
- Moretti, M., Bello, F., Roberts, S.P.M e Potts S. G. (2009) Blackwell Publishing Ltd Taxonomical vs. functional responses of bee communities to fire in two contrasting climatic regions. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 98–108.
- Natura (2000) *Interpretation Manual of European Union habitats. Eur 15 / 2, Nature Prediction, Coastal Zones and Tourism*. European Commission and Environment, Brussels, Belgium.
- Ninyerola, M., Pons, X. e Roure, J.M. (2005) *Atlas Climático Digital de la Península Ibérica. Metodología y aplicaciones en bioclimatología y Geobotánica*. Universidad Autónoma de Barcelona, Barcelona.
- Nentwig, W., Blick, T., Gloor, D., Hanggi, A. e Kropf, C. (2012) Araneae: spinnen Europas – spiders of Europe. Available at: <http://www.araneae.unibe.ch/> (accessed 20 December 2012).
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P. e O’Hara, R.B. (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Pearce, J. L. e Venier, L. A. (2006) The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: a review. *Ecological Indicators*, **6**, 780-793.
- Peltonen, M., Heliövaara, K., Vaisanen, R. e Keronen, J. (1998) Bark beetle diversity at different spatial scales. *Ecography*, **21**, 510–517.
- Peterson, D. L. e Parker, V.T. (1998) *Ecological scale: theory and applications*. Columbia University Press, New York.

Petchey, O.L. e Gaston, K.L. (2006) Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, **9**,741-758.

Petchey, O.L. e Gaston, K.L. (2002) Functional Diversity (FD), species richness, and community composition. *Ecology Letters*, **5**, 402-411.

Platnick, N.I. (2014) The world spider catalog, version 14.5. American Museum of Natural History, New York. Available at: <http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/index.html>

Qian, H. e Ricklefs, R.E. (2007) A latitudinal gradient in large-scale beta diversity for vascular plants in North America. *Ecology Letters*, **10**, 737–744.

Qian, H., Badgley, C. e Fox, D.L. (2009) The latitudinal gradient of beta diversity in relation to climate and topography for mammals in North America. *Global Ecology and Biogeography*, **18**, 111–122.

R Core Team (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Rahbek, C. (1995) The elevational gradient of species richness: a uniform pattern? *Ecography*, **18**, 200–205.

Rahbek, C. e Graves, G.R. (2001) Multiscale assessment of patterns of avian species richness. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 4534-4539.

Rivas-Martínez, S., Díaz, T.E., Fernández-González, F., Izco, J., Lousã, M. e Penas, A. (2002) Vascular Plant Communities of Spain and Portugal. Addenda to the Syntaxonomical checklist of 2001. *Itinera Geobotanica*, **15**, 5 – 922.

Rominger, A.J., Miller, T.E.X. e Collins, S.L. (2009) Relative contributions of neutral and niche-based processes to the structure of a desert grassland grasshopper community. *Oecologia*, **161**, 791 – 800.

Samways, M. J. (2005) *Insect diversity conservation*. Cambridge University Press. 342pp.

Scharff, N., Coddington, J.A., Griswold, C.E., Hormiga, G. e Bjørn, P.P. (2003) When to quit? Estimating spider species richness in a Northern European deciduous forest. *Journal of Arachnology*, **31**, 246-273.

- Shmida, A. e Wilson, M.V (1985) Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**, 1–20.
- Stefanescu, C., Herrando, S. e Páramo, F. (2004) Butterfly species richness in the north-west Mediterranean Basin: the role of natural and human-induced factors. *Journal of Biogeography*, **31**, 905-915.
- Skerl, K. L. e Gillespie, R. G. (1999) Spiders in conservation – tools, targets and other topics. *Journal of Insect Conservation*, **3**, 249-250.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M. e Jeltsch, F. (2004) Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity, the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79–92.
- Tilman, D. (2001) *Functional diversity*. In Encyclopedia of Biodiversity (S.A. Levin, ed.). Academic Press, San Diego, 109-120.
- Tilman, D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature*, **405**, 208-211.
- Uetz, G.W., Halaj, J. e Cady, A. B. (1999) Guild Structure of spiders in major crops. *The Journal of Arachnology*, **27**, 270–280.
- Wagner, T. (1997) The beetle fauna of different tree species in forests of Rwanda and East Zaire. 169–183 in N. E. Stork, J. Adis, and R. K. Didham, editors. *Canopy arthropods*. Chapman and Hall, London.
- Wagner, H. H., Wildi, O. e Ewald, C.W. (2000) Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology*, **15**, 219 – 227.
- Wise, D.H. (1993) *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, New York.
- Willig, M.R., Kaufman, D.M. e Stevens, R.D. (2003) Latitudinal gradients of biodiversity: pattern, process, scale, and synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **34**, 273–309.
- Whittaker, R.J., Willis, K.J. e Field, R. (2001) Scale and species richness, towards a general, hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, **28**, 453-470.

Anexos

Apêndice I.

Tabela 10: Espécies de aranhas incluídas no estudo (nomenclatura de acordo com Platnick, 2014).

Família	Género	Espécie	Código
Agelenidae	Malthonica	lusitanica	Mal.lusi
Agelenidae	Malthonica	oceanica	Mal.oce
Agelenidae	Tegenaria	montigena	Teg.mon
Agelenidae	Tegenaria	ramblae	Mal.ram
Agelenidae	Tetrix	pinicola	Tet.pin
Agelenidae	Eratigena	inermis	Teg.ine
Clubionidae	Clubiona	brevipes	Clu.bre
Clubionidae	Clubiona	terrestris	Clu.ter
Clubionidae	Clubiona	vegeta	Clu.veg
Clubionidae	Clubiona	compta	Clu.com
Corinnidae	Phrurolithus	szilyi	Phr.szil
Corinnidae	Phrurolithus	minimus	Phr.min
Corinnidae	Phrurolithus	festivus	Phr.fes
Corinnidae	Liophrurillus	flavitarisis	Lio fla
Dictynidae	Archaeodictyna	ammophila	Arc.amm
Dictynidae	Lathys	sp	Lat.sp
Dictynidae	Mastigusa	arietina	Mas.ari
Dysderidae	Dysdera	crocata	Dys.cro
Dysderidae	Dysdera	fuscipes	Dys.fus
Dysderidae	Dysdera	lusitanica	Dys.lus
Dysderidae	Dysdera	machadoi	Dys.mac
Dysderidae	Dysdera	flavitarisis	Dys fla
Dysderidae	Dysdera	gamarrae	Dys.gam
Dysderidae	Harpactea	nsp	Harp.nsp

Dysderidae	Harpactea	subiasi	Har.sub
Dysderidae	Rhode	scutiventris	Rho.scu
Eutichuridae	Cheiracanthium	striolatum	Chei.str
Eresidae	Eresus	kollari	Ere.kol
Gnaphosidae	Drassodes	lapidosus	Dra.lap
Gnaphosidae	Drassodes	luteomicans	Dra.lut
Gnaphosidae	Drassodes	pubescens	Dra.pub
Gnaphosidae	Haplodrassus	dalmatensis	Hap.dal
Gnaphosidae	Haplodrassus	signifer	Hap.sig
Gnaphosidae	Berlandina	plumalis	Ber.plu
Gnaphosidae	Callilepis	concolor	Cal.con
Gnaphosidae	Gnaphosa	alacris	Gna.ala
Gnaphosidae	Leptodrassus	albidus	Lep.alb
Gnaphosidae	Leptodrassus	femineus	Lep.fem
Gnaphosidae	Micaria	albovittata	Mic.alb
Gnaphosidae	Micaria	dives	Mic.div
Gnaphosidae	Micaria	triguttata	Mic.trig
Gnaphosidae	Nomisia	fagei	Nom.fag
Gnaphosidae	Phaeocedus	braccatus	Pha.bra
Gnaphosidae	Zelotes	civicus	Zel.civ
Gnaphosidae	Zelotes	dentatidens	Zel.den
Gnaphosidae	Zelotes	fulvopilosus	Zel.ful
Gnaphosidae	Zelotes	lagrecai	Zel.lag
Gnaphosidae	Zelotes	manius	Zel.man
Gnaphosidae	Drassyllus	praeficus	Dra.pra
Gnaphosidae	Zelotes	tenuis	Zel.ten
Gnaphosidae	Zelotes	thorelli	Zel.tho
Gnaphosidae	Zelotes	gallicus	Zel.gal
Gnaphosidae	Zelotes	subterraneus	Zel.sub
Gnaphosidae	Poecilochroa	albomaculata	Poe.alb

Gnaphosidae	Haplodrassus	severus	Hap.sev
Hahniidae	Hahnia	candida	Han.can
Lycosidae	Arctosa	variana	Arct.var
Lycosidae	Arctosa	perita	Arct.per
Lycosidae	Arctosa	personata	Arc.perso
Lycosidae	Alopecosa	accentuata	Alo.acc
Lycosidae	Alopecosa	albofasciata	Alo.alb
Lycosidae	Alopecosa	pulverulenta	Alo.pul
Lycosidae	Alopecosa	simoni	Alo.sim
Lycosidae	Trabea	paradoxa	Tra.par
Lycosidae	Pirata	piraticus	Pir.pir
Lycosidae	Pardosa	nigriceps	Par.nig
Lycosidae	Pardosa	proxima	Par.pro
Lycosidae	Pardosa	hortensis	Par.hor
Lycosidae	Trochosa	ruricola	Tro.rur
Liocranidae	Agroeca	inopina	Agr.ino
Liocranidae	Scotina	celans	Sco.cel
Liyosidae	Hogna	radiata	Hog.rad
Miturgidae	Cheiracanthium	striolatum	Che.str
Nemesiidae	Nemesia	uncinata	Nem.unc
Oonopidae	Oonops	nsp	Oon.nsp
Oonopidae	Oonops	tubulatus	Oon.tub
Oxyopidae	Oxyopes	nigripalpis	Oxy.nig
Philodromidae	Philodromus	pulchellus	Phi.pul
Philodromidae	Thanatus	atratus	Tha.atr
Philodromidae	Thanatus	lineatipes	Tha.lin
Philodromidae	Thanatus	vulgaris	Tha.vul
Philodromidae	Tibellus	oblongus	Tib.obl
Pisauridae	Pisaura	mirabilis	Pis.mir
Pholcidae	Pholcus	opilionoides	Pho.opi

Salticidae	Neaetha	cerussata	Nea.cer
Salticidae	Aelurillus	v-insignitus	Ael.ins
Salticidae	Aelurillus	luctuosus	Ael.luc
Salticidae	Euophrys	frontalis	Euo.fro
Salticidae	Euophrys	gambosa	Euo.gam
Salticidae	Euophrys	semiglabrata	Euo.sem
Salticidae	Heliophanus	agricola	Hel.agri
Salticidae	Macaroeris	moebi	Mac.moe
Salticidae	Neaetha	membranosa	Nea.mem
Salticidae	Neon	convolutus	Neo.con
Salticidae	Neon	levis	Neo.lev
Salticidae	Neon	robustus	Neo.rob
Salticidae	Pellenes	geniculatus	Pel.gen
Salticidae	Pellenes	sp	Pell.nsp
Salticidae	Phlegra	bresneri	Phl.bre
Salticidae	Pseudeuophrys	erratica	Pse.err
Salticidae	Heliophanus	cupreus	Hel.cup
Salticidae	Ballus	chalybeius	Bal.cha
Salticidae	Yllenus	squamifer	Yll.squ
Salticidae	Sitticus	saltator	Sit.sal
Salticidae	Salticus	propinquus	Sal.pro
Salticidae	Synageles	hilarulus	Syn.hil
Tetragnathidae	Metellina	mengei	Met.men
Thomisidae	Thanatus	oblongiosculus	Tha.obl
Thomisidae	Ozyptila	pauvilla	Ozy.pau
Thomisidae	Ozyptila	sp	Ozy.sp
Thomisidae	Ozyptila	umbraculorum	Ozy.umb
Thomisidae	Xysticus	bliteus	Xys.bli
Thomisidae	Xysticus	cristatus	Xys.cri
Thomisidae	Xysticus	ferrugineus	Xys.fer

Thomisidae	Xysticus	kochi	Xys.koc
Thomisidae	Xysticus	ninni	Xys.nin
Thomisidae	Xysticus	nubilus	Xys.nub
Theridiidae	Steatoda	albomaculata	Ste.alb
Titanoecidae	Titanoeca	monticola	Tit.mon
Zodariidae	Zodarion	alacre	Zod.ala
Zodariidae	Zodarion	atlanticum	Zod.atl
Zodariidae	Zodarion	costapratae	Zod.cos
Zodariidae	Zodarion	machadoi	Zod.mac
Zodariidae	Zodarion	alentejanum	Zod.ale
Zodariidae	Zodarion	algarvense	Zod.alg
Zodariidae	Zodarion	viduum	Zod.vid
Zoridae	Zora	manicata	Zor.man
Zoridae	Zora	spimimana	Zor.spi