

VARIAÇÃO NA ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ARANHAS
(ARANEAE, ARACHNIDA) AO LONGO DA CALHA DO RIO
AMAZONAS, BRASIL

Felipe do Nascimento Andrade de Almeida Rego

Brasília - DF
Agosto de 2009

VARIAÇÃO NA ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ARANHAS
(ARANEAE, ARACHNIDA) AO LONGO DA CALHA DO RIO
AMAZONAS, BRASIL

Felipe do Nascimento Andrade de Almeida Rego

Tese apresentada ao Curso de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade de Brasília como
parte das exigências para obtenção do título de
Doutor em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Guarino Rinaldi Colli

Brasília - DF
Agosto de 2009

FELIPE DO NASCIMENTO ANDRADE DE ALMEIDA REGO

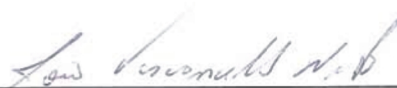
Varição na Estrutura da Comunidade de Aranhas (Araneae, Arachnida) ao
Longo da Calha do Rio Amazonas

Tese aprovada junto ao Programa de Pós Graduação em Ecologia da Universidade de
Brasília como requisito parcial para obtenção do título de Doutor em Ecologia

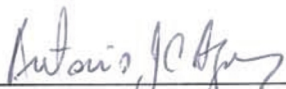
Banca Examinadora:

Prof. Guarino Rinaldi Colli
Orientador – UnB


Prof. Paulo César Motta
Membro Titular – UnB



Prof. João Vasconcellos Neto
Membro Titular – UNICAMP



Prof. Antonio José Camillo de Aguiar
Membro Titular – UnB



Prof. Reginaldo Constantino
Suplente – UnB

Brasília, Agosto de 2009

AGRADECIMENTOS

Achar as palavras certas para agradecer as pessoas e instituições que tanto fizeram por minha vida acadêmica e pessoal não é fácil, mas vou tentar:

Eu agradeço de coração ao meu Orientador, Prof. Guarino Rinaldi Colli, pela sua orientação, por ter me aceito como aluno, pelos seus ensinamentos acadêmicos, generosidade, paciência, prestatividade, incentivo, compreensão, sinceridade e pelas ótimas conversas. Obrigado pelas oportunidades de monitorias e por sua enorme contribuição à minha formação acadêmica.

Ao meu orientador de Mestrado e co-orientador (não-oficial, porém intelectual), Prof. Eduardo M. Venticinque (WCS/INPA), ou Dadão, um grande amigo por quem tenho tanto carinho e respeito. Sou grato por ter me dado a chance de iniciar meus estudos com as aranhas, um dos maiores prazeres da minha vida. Obrigado por sempre confiar em mim e me emprestar os dados do ProVarzea, no qual fui convidado por você e, sem os quais, eu não teria navegado por quase todo o Rio Amazonas e realizado esta tese.

Ao Dr. Peter J. P. Croucher da University of California, Berkeley (UCB) por me orientar, ensinar e participar diretamente de todas análises moleculares, solucionar como seqüenciar o mtDNA das aranhas, pela sua amizade, paciência, prestatividade e genialidade.

A Dra. Rosemary G. Gillespie (UCB) por ter me permitido total acesso ao seu laboratório (EvoLab) onde tive as melhores condições para desenvolver as análises de mtDNA, pela sua cordialidade, hospitalidade, prestatividade, amizade e interesse em participar e financiar parte deste estudo.

Também sou grato ao Dr. George Roderick (UCB) pelo acesso aos seus laboratórios.

Aos demais colegas da UCB, que me ajudaram durante a minha estadia em Berkeley, Margarita Hadjistylli, Sean Schoville, Sonja Schwartz, Brad Balukjian, Jeff Young, Daniela e Athena Lan. Aos pesquisadores da California Academy of Sciences, por terem me permitido o acesso a coleção de aranhas, Dr. Darrell Ubick e, especialmente ao Dr. Fernando Alvarez-Padilla, mío hermano, que me hospedou em sua casa com enorme generosidade, onde dividimos muitas conversas e demos risadas.

A Ana L. K. M. Albernaz (MPEG) por sempre ter confiado em mim e pela sua importância na minha vida acadêmica. Sou grato por me disponibilizar os dados sobre a vegetação da várzea e ter sido a mentora e organizadora da expedição onde foram coletadas as aranhas. Não posso deixar de agradecer a tripulação dos barcos Veloz e Shalom e a ajuda dos guias de campo, em especial a Valdenir Alves de Freitas.

Ao Dr. Antonio D. Brescovit (IBSP) a quem tenho um enorme carinho, admiração e uma gigantesca gratidão, por receber e me orientar no Instituto Butantan, onde aprendi a gostar de observar aranhas na lupa e por ter identificado as aranhas desta tese e de outros trabalhos.

A Dra. Cristina Rheims (IBSP), minha amiga, que identificou espécies e foi fundamental para que tantas aranhas fossem coletadas e triadas durante a expedição. Aos colegas Aracnólogos pela identificação de espécies: Gustavo Ruiz, Eder Álvares, Éwerton Machado, Raphael Indicatti, Juliana

Moreira, Igor Cizauskas (IBSP); Prof. Adalberto Santos (Adal) (UFMG), David Candiani (MPEG), Prof. Arno Lise (FZB/RS) e Dr. James E. Carico; pelo envio de material, Dr. Alexandre B. Bonaldo (MPEG), Dr. Augusto L. Henriques, Dra. Ana Lúcia M. Tourinho, Regiane S. Ferreira (INPA), Rafael Yuji Lemos (IBSP) e pela inspiração Glauco Machado, Marcelo Gonzaga, H. Japyassú e G. Romero. Aos membros da banca examinadora pelas enormes e importantes contribuições a este trabalho: Profs. Paulo César Motta (Tri), José R. Pujol-Luz, Reginaldo Constantino (UnB), Jorge Nessimian (UFRJ) e João Vasconcellos Neto (UNICAMP).

Aos professores que tive desde o maternal até a UnB. Foram vários: Tia Dila, Tia Rosana, Tia Eliane, Tia Marília, Gallo, Marcelo, Marco Aurélio, Glein Araújo, Ivan Schiavini, Cecília Lamônaco, Kleber Del-Claro, Thierry Gasnier, Heraldo Vasconcelos, Bruce Forsberg, Bill Magnusson, Flávia Costa, Renato Cintra, Jansen Zuanon, Heloísa Miranda, Maria do Socorro e o Prof. John Hay, pioneiro da Ecologia no Brasil, formador de dezenas de ótimos cientistas, uma pessoa muito querida, simples, amante da natureza e por quem tenho admiração e gratidão por sua generosidade, prestatividade, compreensão, simplicidade e por resolver os problemas dos alunos da Pós.

Aos amigos de Uberlândia, Brasília, Manaus, Belém, São Paulo e Salvador Berkeley que ainda não mencionei e que me ajudaram no cotidiano e na minha vida pessoal durante o Doutorado, Tamiel, Fabrício, Fernando Raeder, Lilian, Fredão, Ana, Elildo, Paulinho, Ivo, Daniel, Bianca, Samuka, Flavio Matosão, Marcelino, Kellen, Jane, Paula, Vivian, Jerry, Emanuel, Gisele Dellize, Marcelo Peres, Katia Benati, Marcelão, Moacir Tinoco, Henrique, Guilherme Gregório, Lia Kunzler, Conceição, Rafa Maia, Binha, Samuel, Marília, Thiago, Raquel, Blue, Rebecca, Gilberto, Raoni, Karen, Leandro, Luciane, Raquelzinha, Hélder, Ana Hermínia e Gera. Aos que se foram: Aranha e Habel minhas saudades.

Aos colegas do CHUNB, especialmente, Gabriel Horta, Fabricius, Davi, Ísis, Elisa, Marcela Ayub, Roger, Prof. Reuber, Guilherme Fajardo, Daniel Velho, Marizinha, Renan, Marcela, Prof. Lílian, Prof. Gustavo e Prof. Daniel Mesquita.

Aos inimigos da burocracia, Fabiana, Iriode, Fábio, Thais (PG\ECL), Aline (DPP), Ana Cristina, Angélica, Gláucia, Márcia (CAPES), uma servidora anônima do CNPq e Mrs. Farmer (UCB).

Aos financiadores do doutorado e da tese, PG/ECL UnB, CNPq (141190/2007-8), CAPES (BEX: 0262-08-0), ProVárzea (IBAMA), Evolab (UCB), CHUNB, MPEG, INPA, WCS, IBSP, FADESP, PNUD e FAPESP.

A minha família: meus pais, Bimbo e Lila, irmãos, Hugo, Letícia, Mariana e Vitor, minha noiva e amiga Deisi, aos meus primos Bernardo, Leandro, Frederico, Guilherme, Luízio, Serginho, às primas Úrsula, Gabriela, Irene, Rose e Bia meus avôs (Vô Zé descanse em paz), avós, Tia Regina, Tia Cristina, Tia Bia, Tia Gilda, Tia Lúcia, Dona Jeni, Thiely, Ká, Bê, Ré, Nona, meu afilhado Gabriel, Túlio e Tio Luciano que me receberam com carinho quando cheguei a Brasília. Por fim, ao glorioso Cruzeiro Esporte Clube, o maior da querida Minas Gerais.

ÍNDICE

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
LISTA DE FIGURAS E TABELAS	xii
INTRODUÇÃO GERAL.....	01

CAPÍTULO 1 - A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE SPIDER FAUNA (ARACHNIDA: ARANEAE) OF THE FLOODPLAIN FORESTS OF THE MAIN AMAZON RIVER CHANNEL14

Aceite para publicação.....	14
INTRODUCTION	17
MATERIAL AND METHODS	18
Study Area	18
Spiders Sampling	20
RESULTS	20
DISCUSSION	22
REFERENCES	24
FIGURES, TABLES AND LEGENDS.....	27

CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ARANHAS (ARANEAE, ARACHNIDA) AO LONGO DA CALHA DO RIO AMAZONAS40

INTRODUÇÃO	40
MATERIAL E MÉTODOS	43
Área de Estudo.....	43
Coleta de Dados	44
Determinação das Variáveis Ambientais	44
Análise de Dados	45
RESULTADOS.....	47
DISCUSSÃO	50
REFERÊNCIAS.....	57
FIGURAS, TABELAS E LEGENDAS	69

CAPÍTULO 3 – A PHYLOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF TWO WANDERING SPIDERS (ARANEAE), *CTENUS* SP. (CTENIDAE) AND *THAUMASIA ANNULIPES* F. O. P.-CAMBRIDGE, 1903 (PISAURIDAE) ALONG THE AMAZON RIVER, BRAZIL88

INTRODUCTION88

MATERIAL E METHODS90

 Study Area90

 Sampling91

 Amplification of the mtDNA and sequence analysis.....92

 Molecular data analysis.....94

 Phylogenetic Analysis.....94

 Median-joining network.....94

 Spatial Autocorrelation and isolation-by-distance.....95

 Analysis of Molecular Variance (AMOVA).....96

RESULTS96

 Sequence variation96

 Phylogenetic Analysis.....97

 Median-joining networks97

 Spatial Autocorrelation and isolation-by-distance.....98

 Analysis of Molecular Variance99

DISCUSSION.....100

REFERENCES106

FIGURES, TABLES AND LEGENDS.....121

RESUMO

Na Amazônia, as florestas inundadas por rios de água-branca, de aspecto leitoso devido à grande quantidade de sedimentos oriundos dos Andes são chamadas de várzeas. A sua drenagem é feita principalmente pelo Rio Amazonas, cujo nível d'água é controlado pelo degelo da Cordilheira dos Andes. As florestas ao norte, no Escudo das Guianas, são drenadas pelo Rio Negro, o maior afluente do Amazonas. Estes e outras centenas de grandes rios alagam anualmente uma área de 100 a 250 mil km². As várzeas estão presentes ao longo de todo o Rio Amazonas e permanecem alagadas de 4 a 6 meses por ano, o que exige adaptações dos organismos aos períodos de cheia. Na várzea, as condições climáticas, a paisagem e os tipos de vegetação variam com a longitude e a riqueza de diversos taxa como aves, formigas, árvores e aranhas diminui no sentido Andes-Atlântico. No Alto Amazonas, as árvores são altas, grossas e a precipitação é maior do que no Baixo Amazonas, onde o clima é mais seco e a presença de áreas mais abertas com baixa densidade de lenhosas é comum. Ao longo da calha Brasileira do Rio Amazonas (cerca de 3000 km), aproximadamente 11 mil aranhas (30% adultas) de 384 espécies pertencentes a 34 famílias foram coletadas, das quais 26,6% (112) foram identificadas até espécie. Cerca de 70% das espécies tiveram menos de cinco indivíduos observados e o padrão de abundância da araneofauna foi típico das florestas tropicais. Uma análise de correspondência canônica parcial (CCAp) mostrou que parte da variação na estrutura da araneofauna da várzea (9,9%) foi devido à proporção entre áreas secas e alagadas e à presença do Rio Negro. Quase metade das espécies (48, 6%, excluindo as ocorrências únicas) foi coletada apenas a leste ou apenas a oeste desse rio ao longo do Amazonas. A presença de lagos, ilhas, terra-firme (floresta não-alagada) e a precipitação nos três meses mais secos afetaram a composição da araneofauna, independentemente da longitude (distância entre as amostras). Pouco mais da metade das aranhas ocorreram ao longo de quase toda a calha do Rio Amazonas. Desta forma, não foram observados padrões

de distribuição das espécies e das guildas de aranhas ao longo da várzea segundo as variáveis ambientais e climáticas. Entretanto, foram constatadas diferenças entre famílias cujas espécies são na maioria semi-aquáticas (Tetragnathidae, Lycosidae e Pisauridae) e famílias de espécies que habitam ambientes mais secos (Araneidae, Mimetidae, Salticidae e Thomisidae). O Rio Negro afetou a composição de espécies e pode ser uma barreira para a dispersão e o fluxo gênico de aranhas. A comparação da seqüência do gene CO1 do DNA mitocondrial (mtDNA) de duas espécies errantes e de ampla distribuição ao longo do Rio Amazonas, *Thaumasia annulipes* (Pisauridae) e *Ctenus* sp. (Ctenidae) revelaram que ambas as espécies não possuem (compartilham) haplótipos comuns entre as populações situadas a leste e a oeste do Rio Negro. A variação da população de *T. annulipes* foi menor entre as margens (6%) do que dentre as margens (94%) do Rio Negro. Por outro lado, a diversidade genética de *Ctenus* sp. foi maior entre as margens opostas (91%) do que dentre as margens do Rio Negro (9%). Esta diferença foi causada principalmente pelo modo como estas espécies se dispersam. *T. annulipes* é capaz de se dispersarem por longas distâncias por meio do vento (balonismo) e consegue atravessar rios e lagos. Por outro lado, *Ctenus* sp. é mais séssil, se afasta pouco de suas tocas e o fluxo gênico entre as populações separadas a mais de 500 km é pequeno. A maior diversidade de haplótipos de *Ctenus* sp. na Amazônia Ocidental sugeriu que eventos históricos também atuaram no fluxo gênico das espécies. Hipóteses baseadas na história geológica da Amazônia foram discutidas e, a principal delas, sugeriu que a formação do Lago Pebas, no Mioceno, inundou a parte oeste do Rio Negro. Este evento isolou as espécies em arquipélagos desde a Amazônia Ocidental até o Escudo das Guianas e promoveu a diversificação alopátrica dos haplótipos da população de *Ctenus* sp..

ABSTRACT

In the Amazon Region, forests inundated by white-water rivers, which have a milky aspect due to the large quantity of sediments from the Andes, are called floodplains (*várzeas*). They are drained mainly by the Amazon River, in which the water level is controlled by the thaw in the Andes Mountains. The forests to the North, in the Guiana Shield, are drained by the Negro River, the Amazon's largest tributary. These and hundreds of other great rivers yearly flood an area of 100 to 250 thousand km². The floodplains are present along the entire Amazon River and remain flooded from 4 to 6 months of the year, which demands that organisms adapt to the flood seasons. In floodplains, climate conditions, landscapes, and types of vegetation vary with longitude and the profusion of various taxa, like birds, ants, trees, and spiders, decreases in the Andes-Atlantic direction. In the Upper Amazon, trees are tall and thick, and rainfall is greater than in the Lower Amazon, where the climate is drier and the incidence of more open areas with lower density of woods is common. Along the Brazilian channel of the Amazon River (about 3000 km), approximately 11 thousand spiders (30% adult) of 384 species from 34 families were collected, of which 26.6% (112) were identified down to the species. About 70% of the species had less than five individuals observed and this pattern of abundance of spiderfauna is typical of tropical forests. A partial canonical correspondence analysis (pCCA) demonstrated that part of the variation in floodplain spiderfauna structure (9.9%) was due to the ratio between dry and wet areas and the presence of the Negro River. Almost half of the species (48.6%, excluding single occurrences) were collected only on the east or only on the west of that river along the Amazon. The incidence of lakes, islands, solid ground (*terra-firme*, unflooded forest), and rainfall during the three drier months affected the composition of spiderfauna, regardless of longitude (distance between samples). A little over half of the spiders occurred along almost the entire Amazon River channel. Therefore, distribution patterns of spider species and guilds

were not observed along the floodplains based on environmental and climate variables. However, differences were found between families with mostly semiaquatic species (Tetragnathidae, Lycosidae, and Pisauridae) and families with species inhabiting drier environments (Araneidae, Mimetidae, Salticidae, and Thomisidae). The Negro River affected the composition of species and may be a barrier for gene flow and dispersal of spiders. A comparison of the CO1 gene sequence in mitochondrial DNA (mtDNA) of two wandering species with wide distribution along the Amazon River, *Thaumasia annulipes* (Pisauridae) and *Ctenus* sp. (Ctenidae) revealed that both species do not have (share) common haplotypes between populations located to the east and to the west of the Negro River. The population variation of *T. annulipes* was smaller between the margins (6%) than within the margins (94%) of the Negro River. On the other hand, the genetic diversity of the *Ctenus* sp. was greater between the opposite margins (91%) than within the margins of the Negro River (9%). This difference derives mainly from the method of dispersal of these species. The *T. annulipes* is able to disperse over long distances using the wind (ballooning) and can cross rivers and lakes. In contrast, the *Ctenus* sp. is more sessile, does not move very far from its burrows, and the gene flow between populations separated by more than 500 km is low. The greater diversity of haplotypes of the *Ctenus* sp. in the Western Amazon region suggested that historical events also acted on the gene flow of the species. Hypotheses based on the geological history of the Amazon Region were discussed and the most significant one suggested that the formation of Lake Pebas, during the Miocene, flooded the Western section of the Negro River. That event isolated the various species in archipelagos from the Western Amazon to the Guiana Shield and promoted the allopatric diversification of haplotypes in the *Ctenus* sp. population.

LISTA DE FIGURAS E TABELAS

CAPÍTULO 1 - A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE SPIDER FAUNA (ARACHNIDA: ARANEAE) OF THE FLOODPLAIN FORESTS OF THE MAIN AMAZON RIVER CHANNEL14

Figure 1. Twenty-six spider sampling sites on the floodplains of the Amazon River. This map illustrates the flooded areas along the main rivers of the Brazilian Amazon. SITE 1: São Paulo de Olivença; SITE 26: Mazagão.27

Figure 2. Number of individuals per species collected in this study. The line was adjusted by the least square-adjusted smoother.28

Table I. Spider samples by sites in the Amazon River floodplains (“várzeas”) along the main channel of the Amazon River. In each site, at least two plots were visited both during the day and at night (except site 11). Collections with no space or time standardization were excluded from the list. *Adults only.29

Table II. List of spider species and number of individuals collected in the floodplains along the main channel of the Amazon River, Brazil. *Subfamilies. ¹Species reported in previous literature (Borges & Brescovit 1996; Hubert, 1997; Brescovit *et al.* 2003; INPA 2008; SMNK 2008) and collected during the expedition.31

CAPÍTULO 2 - ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ARANHAS (ARANEAE, ARACHNIDA) AO LONGO DA CALHA DO RIO AMAZONAS, BRASIL40

Figura 1. Sítios de coleta de aranhas da várzea ao longo da calha principal do Rio Amazonas, Brasil. Em cada sítio de amostragem as aranhas foram coletadas em parcelas (de 4 a 8 por sítio) onde ao menos duas delas também foram amostradas durante a noite, totalizando 69 parcelas ou amostras (N=69). Estas são as comunidades onde o barco ficou fundeado e de onde saíram as expedições para a captura de aranhas: Sítio 1, São Paulo de Olivença, Palmares (-4.014, -69.464); Sítio 2, São Paulo de Olivença, Bonsucesso (-3.433, -68.856),

Sítio 3, Santo Antônio do Içá, Presidente Vargas (-3.118, -67.966); Sítio 4, Jutai, São Raimundo (-2.72, -66.916); Sítio 5, Juruá, Tamaniquá (-2.615, -65.766); Sítio 6, Tefé, São Francisco do Capivara (-3.278, -64.626); Sítio 7, Tefé, São João do Catuá (-3.689, -64.154); Sítio 8, Coari, São Francisco do Laranjal (-3.892, -63.429); Sítio 9, Coari, Trocaris (-3.89, -62.842); Sítio 10, Codajás, Urucurizinho (-3.946, -61.957); Sítio 11, Anamá, Nova Esperança (-3.663, -61.505); Sítio 12, Manacapuru, Vila do Jacaré (-3.575, -60.817); Sítio 13, Itacoatiara, Nossa Senhora do Perpétuo Socorro (-3.149, -59.343); Sítio 14, Itacoatiara, São José (-3.32, -58.743); Sítio 15, Urucurituba, Nossa Senhora de Fátima (-2.423, -57.517); Sítio 16, Urucará, Lírio do Vale (-2.545, -56.523); Sítio 17, Parintins, Menino Deus (-2.065, -55.963). Pará: Sítio 18, Juruti, Recreio (-2.479, -54.311); Sítio 19, Óbidos, Januária (-2.113, -55.256); Sítio 20, Santarém, Santana (-2.382, -54.076); Sítio 21, Prainha, Curuauna (-1.86, -53.712); Sítio 22, Prainha, Fazenda JK (-1.746, -53.22); Sítio 23, Almeirim, Paranaquara (-1.486, -52.48); Sítio 24, Almeirim, Arumanduba (-1.164, -51.8); Sítio 25, Gurupá, São José (-1.204, -51.783). Amapá, Sítio 26, Mazagão, Maranata (-0.521, -51.565).69

Figura 2. Classificação da paisagem da várzea do Rio Amazonas segundo Forsberg (2000). A % das paisagens presentes em 5 e 10 km (1^o e 2^o círculos ou “*buffers*”, respectivamente) ao redor das amostras (quadrados) foram calculadas.71

Figura 3. Correlações entre as variáveis ambientais e a composição de espécies de aranhas nas amostras ao longo do Rio Amazonas de acordo com o 1^o e 2^o pares de variáveis canônicas. A correlação entre as variáveis ambientais e as espécies de aranhas foram significativas segundo o 1^o eixo ($F=1,746; p=0,002$) e entre ele os outros quatro eixos canônicos gerados pela CCAp ($F=1,242; p=0,0004$). As variáveis ambientais explicaram 9,9% da variação na composição de espécies, independentemente da distância geográfica, na qual 30,34% dela está representada na 1^a variável canônica (Eingenvale = 0,169) e 21,4% na 2^a (Eingenvale = 0,119), cuja correlação com as variáveis ambientais não foi significativa ($F=1,259; p=0,344$). Os números em ordem crescente indicam as amostras no sentido Oeste-Leste do Rio Amazonas (Fig. 1). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor das amostras no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”).72

Figura 4. Correlações entre as variáveis ambientais e a composição de espécies das guildas de aranhas ao longo da várzea do Rio Amazonas. Os dados utilizados na confecção desta figura são os mesmo apresentados segundo os resultados da CCAp, assim como a posição das

amostras (Fig. 3). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor de cada amostra no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”). E=errante; O = teia orbicular; T=teia tridimensional; D=diurna; N=noturna; S=solo; V=vegetação (Tabela 2)..... 74

Figura 5. Correlações entre as variáveis ambientais e as espécies das 11 famílias de aranhas mais abundantes ao longo do Rio Amazonas. Os dados utilizados na confecção desta figura são os mesmo apresentados segundo os resultados da CCAp (Fig. 2). Os números em ordem crescente indicam as amostras (círculos) no sentido Oeste-Leste do Rio Amazonas (Fig. 1). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor de cada amostra no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”). Símbolos iguais de diferentes cores indicam diferenças significativas entre as famílias e às variáveis ambientais ($p < 0,05$). 76

Tabela 1. Coleta de aranhas nas várzeas ao longo da calha principal do Rio Amazonas (N=69). Em cada sítio de coleta (Fig. 1), ao menos duas amostras tiveram aranhas coletadas durante o período diurno e noturno (exceto sítio 11), no entanto, a maioria das amostras foi feita apenas durante o dia. As amostras de 1 a 27 situam-se à Oeste do Rio Negro (sítios 1 a 12) e as outras 42 parcelas à Leste do mesmo (sítios 13 a 26) (Fig. 1). 78

Tabela 2. Guildas das espécies de aranhas da várzea do Rio Amazonas e suas respectivas famílias..... 82

Tabela 3. Seleção dos fatores espaciais a partir da decomposição da latitude e longitude segundo o método de Borcard (1992). Resultados das permutações de Monte Carlo para os fatores espaciais (F1 a F9) correlacionados com a presença e abundância das 359 espécies de aranhas coletadas nas amostras ao longo da calha do Rio Amazonas. λ_1 = Variação explicada pela variável (efeitos marginais); λ_2 = Variação explicada pela variável em conjunto com as demais (efeitos condicionais). Os valores de F e p foram obtidos por meio de 9999 permutações e indicam a correlação entre cada fator espacial (covariável) e comunidade de aranhas (considerando $p < 0,05$). 83

Tabela 4. Variáveis ambientais que afetaram a composição de espécies de aranhas ao longo da calha do Rio Amazonas. Os valores de F e p foram obtidos por meio de 9999 permutações de Monte Carlo e indicam a correlação entre as variáveis ambientais e a comunidade de

aranhas. λ_1 = Variação explicada pela variável (efeitos marginais); λ_2 = Variação explicada pela variável em conjunto com as demais (efeitos condicionais); § Variáveis ambientais correlacionadas significativamente com a fauna de aranhas (considerando $p < 0,05$). O tamanho da área (perímetro) considerado ao redor de cada amostra para o cálculo das variáveis está entre parênteses (“*buffers*”). Três meses mais quentes e secos (Julho a Setembro).....84

Tabela 5. Coeficientes de correlação e coeficientes canônicos das variáveis ambientais relacionadas com a composição de aranhas ao longo do Rio Amazonas, segundo a Análise de Correspondência Canônica Parcial. O tamanho da área considerada ao redor de cada amostra para o cálculo das variáveis está entre parênteses (“*buffers*”). *Medida nos três meses mais secos (Julho a Setembro).87

CAPÍTULO 3 - A PHYLOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF TWO WANDERING SPIDERS (ARANEAE), *CTENUS* SP. (CTENIDAE) AND *THAUMASIA ANNULIPES* F. O. P.-CAMBRIDGE, 1903 (PISAURIDAE) ALONG THE AMAZON RIVER, BRAZIL88

Figure 1. Twenty-three sampling sites of the *Ctenus* sp. and the *Thaumasia annulipes* individuals along the Amazon River floodplains..... 121

Figure 2. Bayesian Tree of *Ctenus* sp. haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Numbers at nodes are posterior probabilities. Haplotypes locations are given in Table 2.... 122

Figure 3. Bayesian Tree of *Thaumasia annulipes* haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Numbers at nodes are posterior probabilities. Haplotypes locations are given in Table 3. 123

Figure 4. Median-joining network of 19 *Ctenus* sp. haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Boxed numbers on edges indicate the number of mutational steps separating

adjacent haplotypes. The number of occurrences of each haplotype is given in parentheses following the haplotype designation. S. = Site. 124

Figure 5. Median-joining network of 37 *Thaumasia annulipes* haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Boxed numbers on edges indicate the number of mutational steps separating adjacent haplotypes. The number of occurrences of each haplotype is given in parentheses following the haplotype designation. S. = Site. 125

Figure 6. Spatial Autocorrelograms for *Ctenus* sp.. **A.** *Ctenus* sp. – All; **B.** *Ctenus* sp. – West; **C.** *Ctenus* sp. - East. * = $0.05 > p \geq 0.01$, ** = $0.01 > p \geq 0.001$, *** = $p < 0.001$ 126

Figure 7. Spatial Autocorrelograms for *Thaumasia annulipes*. **A.** *T. annulipes* – All; **B.** *T. annulipes* – West; **C.** *T. annulipes* - East. * = $0.05 > p \geq 0.01$, ** = $0.01 > p \geq 0.001$, *** = $p < 0.001$ 127

Table 1. Number of individuals of the *Ctenus* sp. and the *Thaumasia annulipes* collected along the main channel of the Amazon River. The sample`s number are the same described on the Figure 1. The sites from 1 to 12 are located before the Negro River (West) and the sites from 13 to 23 are located on the East of this river. 128

Table 2. *Ctenus* sp. haplotypes, sampling sites and sample location (see Fig. 1). 130

Table 3. *Thaumasia annulipes* haplotypes, sampling sites and sample location (see Fig. 1). 133

Table 4. AMOVA results of comparison between *Ctenus* sp. populations of the east and west sides of the Negro River. 137

Table 5. AMOVA results of comparison between *Thaumasia annulipes* populations of the east and west sides of the Negro River. 138

Table 6. Summary molecular diversity statistics for *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* along the Amazon River taking into account the presence of the Negro River. 139

INTRODUÇÃO GERAL

As florestas tropicais úmidas concentram mais da metade dos organismos terrestres em uma área equivalente a 7% do planeta (Wilson 1998). Entre elas, a Amazônia é a mais extensa e diversa, com cerca de 40 mil espécies de plantas, 427 de mamíferos, 1297 de aves, 378 de répteis, 427 de anfíbios, 3 mil de peixes (dados compilados por Silva *et al.* 2005), mais de 50 mil artrópodes associados à vegetação (40% deles sendo besouros) (Erwin 1982) e cerca de 1,000 aranhas descritas (Adis 2003). Na maior bacia hidrográfica do mundo, as florestas alagadas (várzeas e igapós) e não alagadas (terra-firme) modificam a estrutura das comunidades e contribuem para a grande diversidade da fauna e flora por disponibilizarem grande variedade de habitats e paisagens (Janzen 1974; Junk 1983; Adis *et al.* 1984; Sioli 1984; Pires & Prance 1985; Kubitzki 1989; Höfer 1990; Meade *et al.* 1991; Patton *et al.* 1994; Hay 1995; Höfer 1997; Irion *et al.* 1997; Peres 1997; Tuomisto & Ruokolainen 1997; Worbes 1997; Moritz *et al.* 2000; Höfer & Brescovit 2001; Haugaasen & Peres 2005, 2006; Wittmann *et al.* 2006; Vasconcelos 2007). As cheias anuais de até 15 m de altura exigem estratégias de adaptação dos organismos terrestres para sobreviver em ambientes que permanecem alagados de 4 a 6 meses por ano (Adis 1997b; Junk 1997; Parolin *et al.* 2004). Isso ocorre anualmente há cerca de 6 milhões de anos e a maior parte da Bacia Amazônica é drenada principalmente pelo Rio Amazonas, também chamado de Solimões até o seu encontro com o Rio Negro (Sioli 1984; Mörner *et al.* 2001). Outros grandes rios como o Negro têm suas nascentes no Escudo das Guianas e drenam a porção Norte da Amazônia, onde o terreno é mais antigo e erodido. Os rios de água-clara que nascem no Escudo Brasileiro, como o Tapajós, deságuam no leste do Rio Amazonas próximo à sua foz, no Oceano Atlântico (Junk 1983; Sioli 1984; Mertes *et al.* 1995; Junk 1997; Worbes 1997). As várzeas são florestas alagadas por rios de água branca (de aspecto leitoso) que nascem na Cordilheira dos Andes e cujo degelo determina o nível d'água na calha do Rio Amazonas e a

intensidade das cheias na várzea amazônica. Os rios Andinos como o Rio Madeira, por exemplo, carregam e depositam grandes quantidades de sedimentos no Rio Amazonas devido aos intensos processos erosivos nos Andes tornando a várzea um ambiente de alta produtividade primária (Junk & Piedade 1993; Putz & Junk 1997). Isto se reflete principalmente na maior biomassa de árvores em relação à terra-firme (Nepstad 1999). As florestas inundadas pelos rios de água-preta são chamadas de igapós e a cor escura da água é causada pela grande concentração de ácidos húmicos produzidos pela decomposição de matéria orgânica oriunda da floresta (Junk 1983). Existem igapós alagados por água-clara, mas em menor quantidade do que os de água-preta (Sioli 1984).

A riqueza de espécies de plantas na várzea é menor do que na terra-firme, talvez devido ao “stress hídrico” que causa uma maior mortalidade de plântulas e pela migração de organismos para as regiões não-alagadas (Adis 1997a; Peres 1997; Worbes 1997; Matocq *et al.* 2000; Haugaasen & Peres 2006). O sub-bosque da várzea é mais aberto que o da terra-firme, porém ele varia desde grandes árvores lenhosas (>35 m) no Alto Amazonas até uma vegetação baixa (<15 m) nas áreas mais secas do Baixo Amazonas (Pires & Prance 1985; Worbes 1997). Invertebrados, como as aranhas, se dispersam para a terra-firme na medida em que a inundação aumenta, buscam abrigo na copa das árvores, se dispersam pelo vento (balonismo), descem o rio em bancos de macrófitas e algumas podem se deslocar sobre a água na procura por locais secos. No entanto, assim como os demais artrópodes amazônicos, pouco se sabe sobre a diversidade de aranhas da várzea (Coddington *et al.* 1991; Coddington & Levi 1991) e cerca de 200 espécies são conhecidas (Borges & Brescovit 1996; Höfer 1997), menos de um terço do registrado em 100 km² de floresta terra-firme, na Amazônia Central (Höfer & Brescovit 2001). O estudo da araneofauna produz uma grande quantidade de informações sobre a diversidade regional em um curto período de tempo, por se tratar de habitantes abundantes na várzea e de um grupo hiperdiverso, responsável pela sétima maior

riqueza entre os artrópodes (Coddington & Levi 1991) com aproximadamente 41 mil espécies descritas (Platnick 2009). Entretanto, a maioria dos trabalhos feitos em ampla escala espacial na Amazônia negligenciou a fauna de invertebrados, um dos grupos que mais contribui para a biodiversidade global. As aranhas são predadoras generalistas e, devido ao consumo de ampla gama de invertebrados, acumulam uma fração considerável da energia dos níveis tróficos inferiores e desempenham um papel importante na dinâmica dos ecossistemas terrestres (Riechert & Harp 1987). Além disso, a comunidade de aranhas pode ser boa indicadora de mudanças na paisagem, pois sua diversidade e composição estão relacionadas com a heterogeneidade de habitats, da vegetação e com a inundação em áreas sujeitas às enchentes fluviais (Uetz 1976; Greenstone 1984; Bonte *et al.* 2002; Rego 2003; Shochat *et al.* 2004).

A área ocupada pela várzea corresponde de 2 a 5% da Amazônia Brasileira (de 100 a 250 mil km²) e está localizada, assim como o Rio Amazonas, na porção Central da Amazônia onde percorre cerca de 3000 km, de Oeste a Leste do território Brasileiro (Melack 1984; Mertes *et al.* 1996). No entanto, apesar de abrigar fauna e flora singulares, a várzea do Rio Amazonas tem 14% de sua área sob alguma forma de proteção legal, mas apenas 1% da área total está protegida em Unidades de Conservação (UC) integral. Isto se deve à dificuldade para a criação desta categoria de UC na área de maior densidade humana da Amazônia (Albernaz *et al.* 2007). Assim, para conhecer mais sobre a diversidade da várzea e indicar áreas prioritárias para a sua conservação, de setembro a novembro de 2003, foi realizada uma expedição científica ao longo da calha principal do Rio Amazonas e a geologia e composição de espécies de árvores, aves, aranhas, entomofauna aquática, culicídeos, macrófitas aquáticas, formigas, peixes e elasmobrânquios foi investigada para verificar a existência de regiões biogeográficas. Quatro regiões biogeográficas foram delimitadas e cerca de 30% da área de cada uma delas foram indicados como prioritárias para a conservação da várzea, segundo critérios de diversidade de espécies, endemismos, ameaça e grau de perturbação antrópica

(Albernaz 2007; Albernaz *et al.* 2007). Após a conclusão da pesquisa e publicação de um livro (Albernaz 2007) onde constam os resultados obtidos, entre eles, os relativos à fauna de aranhas (Venticinque *et al.* 2007) (livro completo disponível para download em: http://www.ibama.gov.br/provarzea/download.php?id_download=525), o objetivo do presente estudo foi dar continuidade aos trabalhos sobre a araneofauna da várzea do Rio Amazonas.

Este estudo foi dividido em três capítulos, onde o primeiro apresenta uma compilação das espécies de aranhas coletadas na várzea, utilizando os dados coletados durante a expedição, presentes na literatura e nas coleções biológicas de museus brasileiros e do exterior. Uma atualização da nomenclatura do material coletado foi feita por meio de revisões e descrições de espécies publicadas após a identificação realizada em 2004 (Santos *et al.* 2005; Levi 2007; Platnick 2009) e os dados de mais duas coleções de museus foram obtidos. O Capítulo 1 foi aceito e será publicado pela Revista Ibérica de Aracnología (<http://www.sea-entomologia.org/Publicaciones/RevistaIbericaAracnologia/RevistaIbericaAracnologia.htm>), em 2010. Assim, a numeração das páginas foi modificada em relação ao artigo aceito e a formatação mantida segundo as normas da revista. Entretanto, foram feitas correções na Lista de espécies segundo a Comissão Internacional de Nomenclatura Zoológica (2008). No Capítulo 2, foram investigados os fatores relacionados à paisagem, clima, vegetação e à presença do Rio Negro sobre a estrutura da comunidade de aranhas. A composição e riqueza de espécies ao longo do Rio Amazonas são fortemente afetadas pela longitude (distância entre as amostras) (Tabela 1, Figs. 1 e 2) (Venticinque *et al.* 2007). Portanto, para evitar a influência da longitude na determinação dos fatores ambientais e climáticos que afetaram a araneofauna, a distância entre as amostras não foi considerada (Legendre & Fortin 1989; Borcard *et al.* 1992). O último capítulo avaliou o papel do Rio Negro como uma barreira para duas espécies de aranhas errantes de solo que apresentaram uma ampla distribuição ao longo

da várzea do Rio Amazonas, *Ctenus* sp. (Ctenidae) e *Thaumasia. annulipes* (Pisauridae). Para tal, foram feitas comparações do DNA mitocondrial (mtDNA) entre e dentro das populações de ambas as espécies situadas a leste e a oeste do Rio Negro. Coletas pareadas em margens opostas (próximas uma em frente a outra) ao longo do Rio Amazonas não foram realizadas, no entanto, o número de locais amostrados antes e após o Rio Negro foi similar (12 a oeste e 14 a leste do mesmo). Baseado neste desenho amostral, Venticinque *et al.* (2007) constataram diferenças significativas entre a composição de espécies a leste e oeste do Rio Negro (Fig. 2), uma forte prerrogativa para testar e discutir hipóteses ecológicas e históricas sobre o papel deste rio no fluxo gênico e na diversidade genética das populações de *Ctenus* sp. e *T. annulipes*.

Por fim, vale ressaltar a importância da floresta Amazônica para a manutenção da biodiversidade global, a qual está sendo desmatada a uma taxa de aproximadamente 2,4 milhões de hectares/ano (Laurance *et al.* 2004). Caso esta tendência se mantenha, a paisagem amazônica será drasticamente alterada nos próximos 20 anos e é evidente a necessidade de políticas públicas que estabeleçam metas para a sua conservação (Fearnside & Laurance 2002). Neste aspecto, é fundamental o conhecimento dos organismos e da diversidade de espécies amazônicas para a elaboração de estratégias para a sua proteção, como por exemplo, a investigação de fatores ambientais e biológicos que afetam a estrutura das comunidades e a diversidade genética das populações que habitam a várzea.

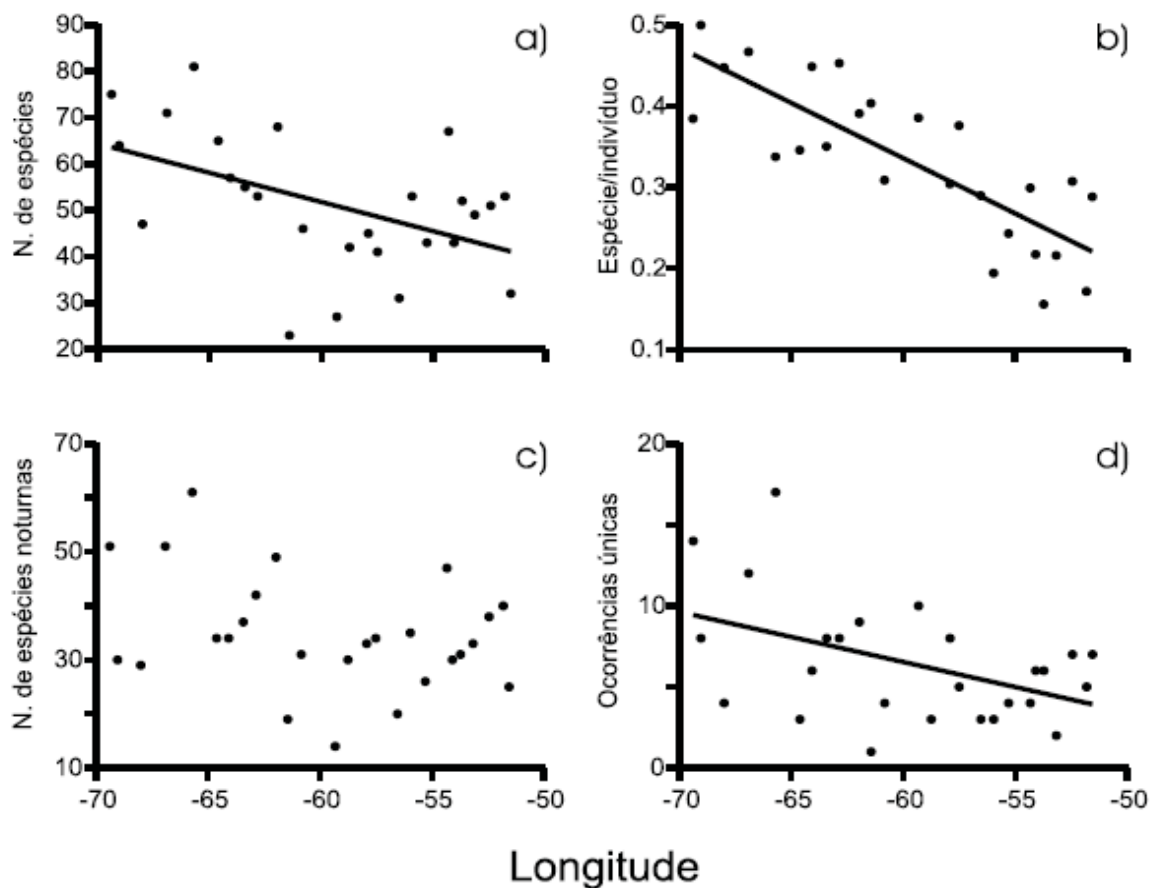


Figura 1. Regressões da longitude com o número total de espécies (a); número de espécies dividido pelo número de indivíduos coletados em cada um dos 26 pontos – Nesse gráfico o ponto 14 foi retirado (b); número de espécies coletadas durante a noite (c); e número de espécies exclusivas de cada ponto de coleta (d). Reimpresso de Venticinque *et al.* (2007).

Tabela 1. Valores das regressões com a longitude. Reimpresso de Venticinque *et al.* (2007)

Fonte de variação	R ²	a	b	F	P	Autocorrelação (1º ordem)
N. de espécies	0,233	-23,87	-1,26	7,31	0,012	0,101
N. de espécies coletadas à noite	0,100	-1,25	-0,60	2,67	0,115	0,021
Ocorrências únicas	0,212	-11,99	-0,31	6,46	0,018	-0,136
Espécie/ind. (com p14)	0,427	-0,44	-0,013	17,89	P<0,01	0,005
Espécie/ind. (sem p14)	0,658	-0,48	-0,014	44,20	P<0,001	-0,182

a – intercepto; b – ângulo.

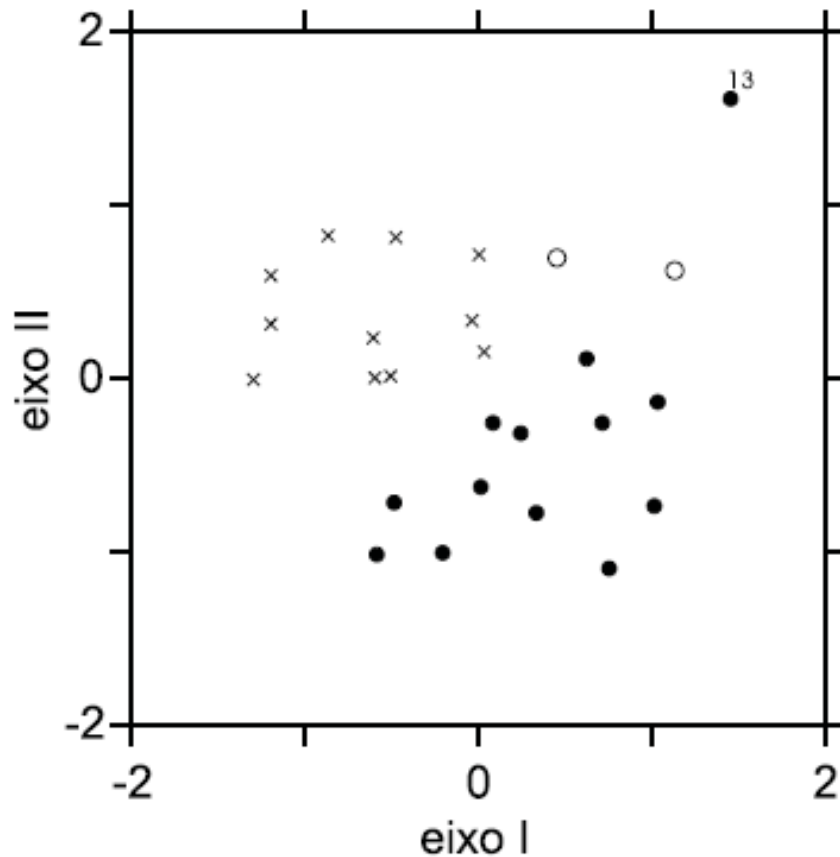


Figura 2. Ordenação dos pontos de coleta a partir dos dados de presença/ausência de aranhas no sistema Solimões-Amazonas. ● – antes do rio Negro; x – depois do rio Negro; e ○ – Foz. Reimpresso de Venticinque *et al.* (2007). As diferenças entre as três localidades foram significativas quanto à fauna de aranhas.

REFERÊNCIAS

- Adis, J. 1997a. Estratégias de Sobrevivência de Invertebrados Terrestres em Florestas Inundáveis da Amazônia Central: Uma Resposta á Inundação de Longo Período. *Acta Amazonica*, **27**, 43-54.
- Adis, J. 1997b. Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* (ed. by W. J. Junk), pp.299-317. Verlag, Berlin.

- Adis, J. 2003. *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Adis, J., Lubin, Y. D. & Montgomery, G. G. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and Terra Firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the Pyrethrum-Fogging Technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **19**, 223-236.
- Albernaz, A. L. K. M. (Ed.) 2007. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*, Manaus, AM, IBAMA/ProVárzea.
- Albernaz, A. L. K. M., Pressey, R. L. & Watts, M. 2007. Planejamento Sistemático para a Conservação da Várzea. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.327-347. IBAMA/PROVARZEA, Manaus.
- Bonte, D., Baert, L. & Maelfait, J. 2002. Spider assemblage structure and stability in a heterogeneous coastal dune system (Belgium). *Journal of Arachnology*, **30**, 331-343.
- Borcard, D., Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Borges, S. H. & Brescovit, A. D. 1996. Inventário preliminar da aracnofauna (Araneae) de duas localidades na Amazônia Ocidental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, sér. zool.*, **12**, 9-21.
- Coddington, J. A., Griswold, C. E., Silva Dávila, D., Peñaranda, E. & Larcher, S. F. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. *The unity of evolutionary biology: proceedings of the fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*. (ed. by E. C. Dudley), pp.44-60. Dioscorides Press, Portland.
- Coddington, J. A. & Levi, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 565-592.

- Erwin, T. L. 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *Coleopterists Bulletin*, **36**, 74-75.
- Fearnside, P. M. & Laurance, W. F. 2002. O futuro da Amazônia: os impactos do Programa Avança Brasil. *Ciência Hoje*, **182**, 61-65.
- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species-diversity - vegetation structural diversity vs prey availability. *Oecologia*, **62**, 299-304.
- Haugaasen, T. & Peres, C. A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 133-145.
- Haugaasen, T. & Peres, C. A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purus region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, **36**, 25-35.
- Hay, J. D. 1995. Vegetação da Amazônia. *Conhecimento Científico para Gestão Ambiental: Amazônia, Cerrado e Pantanal*. (ed. by M. L. Absy), pp.463-523. IBAMA, Brasília.
- Höfer, H. 1990. The spider community (Araneae) of a Central Amazonian blackwater inundation forest (igapó). *Acta Zoologica Fennica*, **190**, 173-179.
- Höfer, H. 1997. The spider communities. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.373-384. Springer, Berlin.
- Höfer, H. & Brescovit, A. D. 2001. Species and guild structure of Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Andrias*, **15**, 99-119.
- Irion, G., Junk, W., J. & Mello, J. A. S. N. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.23-46. Springer, Berlin.
- Janzen, D. H. 1974. Tropical blackwater rivers, animals, and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica*, **6**, 69-103.

- Junk, W. J. 1983. As águas da região Amazônica. *Amazônia: Desenvolvimento, Integração e Ecologia*. (ed. by E. Salati, H. Schubart, W. J. Junk & A. R. Oliveira), pp.45-100. Ed. Brasiliense/CNPq, São Paulo.
- Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.3-22. Springer, Berlin.
- Junk, W. J. & Piedade, M. T. F. 1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant-communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, **263**, 155-162.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*, **162**, 285-304.
- Laurance, W. F., Albernaz, A. K. M., Fearnside, P. M., Vasconcelos, H. L. & Ferreira, L. V. 2004. Deforestation in Amazonia. *Science*, **304**, 1109-1109.
- Legendre, P. & Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Levi, H. W. 2007. The orb weaver genus *Mangora* in South America (Araneae, Araneidae). *Bulletin Museum of Comparative Zoology*, **159**, 1-144.
- Matocq, M. D., Patton, J. L. & da Silva, M. N. F. 2000. Population genetic structure of two ecologically distinct Amazonian spiny rats: separating history and current ecology. *Evolution*, **54**, 1423-1432.
- Meade, R. H., Raiol, J. M., Conceição, S. C. & Natividade, J. R. G. 1991. Back water effects in the Amazon River Basin. *Environmental Geology and Water Sciences*, **18**, 105-114.
- Melack, J. M. 1984. Amazon floodplain lakes: shape, fetch, and stratification. *Verhandlung Internationale Vereinigung Limnologie*, **22**, 1278-1282.
- Mertes, L. A. K., Daniel, D. L., Melack, J. M., Nelson, B., Martinelli, L. A. & Forsberg, B. R. 1995. Spatial Patterns of Hydrology, Geomorphology, and Vegetation on the Floodplain

- of the Amazon River in Brazil from a Remote-Sensing Perspective. *Geomorphology*, **13**, 215-232.
- Mertes, L. A. K., Dunne, T. & Martinelli, L. A. 1996. Channel-floodplain geomorphology along the Solimoes-Amazon River, Brazil. *Geological Society of America Bulletin*, **108**, 1089-1107.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. & Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 533-563.
- Mörner, N. A., Rossetti, D. F. & Toledo, P. M. 2001. The Amazonian rainforest: only some 6-5 million years old. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. by I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren & M. A. D'Incao), pp.3-18. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Nepstad, D. 1999. Soil and River Dynamics: Introduction. *Várzea: Diversity, Development, and Conservation in Amazonia's Whitewater Floodplains*. (ed. by C. Padoch, J. M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez & A. Henderson), pp.407. The New York Botanical Garden Press, New York.
- International Commission on Zoological Nomenclature. 2008. Proposed amendment of the International Code of Zoological Nomenclature to expand and refine methods of publication. *Zootaxa*, **1908**, 57-67.
- Parolin, P., De Simone, O., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier, J., Kleiss, B., Schmidt, W., Piedade, M. T. F. & Junk, W. J. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Botanical Review*, **70**, 357-380.

- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F. & Malcolm, J. R. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal Spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon Basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution*, **48**, 1314-1323.
- Peres, C. A. 1997. Primate community structure at twenty Western Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, **13**, 381-405.
- Pires, J. M. & Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *Key Environments: Amazonia*. (ed. by G. T. Prance & T. E. Lovejoy), pp.109-145. Pergamon Press, Oxford.
- Platnick, N. I. 2009. The World Spider Catalogue, Version 10.0. The American Museum of Natural History. Published at:
<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>.
- Putz, R. & Junk, W., J. 1997. Phytoplankton and Periphyton. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.207-222. Springer, Berlin.
- Rego, F. N. A. A. 2003. Efeitos da Fragmentação Sobre a Comunidade de Aranhas do Sub-bosque de uma Floresta de Terra-firme, na Amazônia Central. *Departamento de Ecologia*. pp.80. Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus, AM.
- Riechert, S. E. & Harp, J. M. 1987. Nutritional ecology of spiders. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. (ed. by F. S. Jr. & J. G. Rodriguez), pp.645–672. John Wiley & Sons, Chinchester, New York.
- Santos, A. J., Brescovit, A. D. & Levi, H. W. 2005. Melychiopharis: an atypical orb-weaving spider from South America (Araneae: Araneidae). *Zootaxa*, **1016**, 57-64.
- Shochat, E., Stefanov, W. L., Whitehouse, M. E. A. & Faeth, S. H. 2004. Urbanization and spider diversity: Influences of human modification of habitat structure and productivity. *Ecological Applications*, **14**, 268-280.

- Silva, J. M. C., Rylands, A. B. & Fonseca, G. A. B. 2005. O destino das áreas de endemismo da Amazônia. *Megadiversidade*, **1**, 124-131.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty River and its Basin*. (ed. by H. Sioli), pp.127-165. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 347-357.
- Uetz, G. W. 1976. Gradient analysis of spider communities in a streamside forest. *Oecologia*, **22**, 373-385.
- Vasconcelos, H. L. 2007. Padrões de distribuição de formigas na várzea Amazônica. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.153-178. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Venticinque, E. M., Rego, F. N. A. A., Brescovit, A. D., Rheims, C. A. & Ruiz, G. R. S. 2007. A Araneofauna (Arachnida, Araneae) das Várzeas do Rio Amazonas: Padrões de Distribuição e Estado do Conhecimento Atual. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.179-198. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Wilson, E. O. 1998. The current state of biological diversity. *Biodiversity*. (ed. by E. O. Wilson), pp.3-18. National Academy Press, Washington, D.C.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J. C., Motzer, T., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Queiroz, H. L. & Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, **33**, 1334-1347.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.223-266. Springer, Berlin.



23 January 2009

Felipe N. A. A. Rego
Pós-Graduação em Ecologia
Universidade de Brasília
70919-970
Brasília, DF
Brazil

Dear Felipe Rego,

Your manuscript " A contribution to the knowledge of the spider fauna (Arachnida: Araneae) of the floodplain forests of the main Amazon River channel", by Felipe N. A. A. Rego, Eduardo M. Venticinque, Antonio D. Brescovit, Cristina A. Rheims & Ana L. M. K. Albernaz has been accepted for publication in the Revista Ibérica de Aracnología.

With best regards, and many thanks for choosing our journal for your work,

Martín J. Ramírez
Editor Asociado, RIA
Museo Argentino de Ciencias Naturales
Av. Angel Gallardo 470
C1405DJR Buenos Aires
Argentina
tel +54 11 4982-8370 int. 169
fax +54 11 4982-4494

CAPÍTULO 1

Running head: Rego *et al.*, - Spiders of the Amazon River floodplains

**A CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE SPIDER FAUNA
(ARACHNIDA: ARANEAE) OF THE FLOODPLAIN FORESTS OF THE MAIN
AMAZON RIVER CHANNEL**

Felipe N. A. A. Rego¹, Eduardo M. Venticinque², Antonio D. Brescovit³, Cristina A.
Rheims^{3,4} & Ana L. K. M. Albernaz⁵

1. Pós-Graduação em Ecologia, Universidade de Brasília, 70919-970, Brasília, DF, Brazil.

regofelipe@yahoo.com

2. Wildlife Conservation Society, Rua dos Jatobás, 274, Coroado 3, 69085-000, Manaus, AM,
Brazil and Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, 69011-970, C.P. 478, Manaus, AM,

Brazil. eventicinque@wcs.org

3. Laboratório de Artrópodes Peçonhentos, Instituto Butantan, Av. Vital Brasil, 1500, São

Paulo, SP, 05503-900, Brazil. anyphaenidae@butantan.gov.br

4. cris.rheims@butantan.gov.br

5. Museu Paraense Emílio Goeldi, Coordenação de Ciências da Terra e Ecologia, Av.

Perimetral, 1901, Terra Firme, 66077-530, C.P. 399, Belém, PA, Brazil. anakma@museu-
goeldi.br

Resumen

Colectamos arañas durante una expedición a planicies aluviales a lo largo de 3000 km de la parte brasileña del canal principal del Río Amazonas, e identificamos estas hasta el nivel de familia, género y morfoespecie cuando fue posible. Más de la mitad de las especies colectadas fueron nuevos registros. El porcentaje de *singletons* (35%), *doubletons* (17.4%), la escasa superposición de estos datos con la literatura, y el submuestreo obtenido enfatizan la necesidad de más inventarios en las planicies aluviales del Río Amazonas y de un sistema más completo de metodologías de muestreo, como fumigaciones en las copas de los árboles o trampas pitfall. Así, el conocimiento de la fauna de la planicie amazónica permanece como un enorme desafío, considerando los esfuerzos de colecta aún superficiales, la falta de muestreos de largo plazo, el conocimiento y la capacidad taxonómica.

Palabras clave: Arachnida, Araneae, arañas, inventario, Río Amazonas, planicies aluviales, Amazonia

Abstract

We collected spiders during an expedition along 3000 km of the floodplains of the Brazilian part of the main channel of the Amazon River and identified them to family, genus and species/morphospecies level whenever possible. More than half of the collected species represented new records. The percentage of *singletons* (35.6%) and *doubletons* (17.4%), the lack of overlapping between the data obtained in this study and that of the literature, and the under sampling emphasizes the need for more inventories in the Amazon River floodplain and a more complete set of sampling methods, such as canopy fogging and pitfall trapping.

Therefore, knowledge on the fauna of the Amazon floodplains will remain an enormous challenge, regarding the still superficial collecting efforts, the lack of long-term samplings, taxonomic knowledge and capacity.

Keywords: Arachnida, Araneae, spiders, inventory, Amazon River, várzea, Amazonia

Introduction

The spider fauna in floodplain forests is apparently only superficially studied as, so far, there are only six publications that treat the species inhabiting flooded forests in the Brazilian Amazon (Adis *et al.* 1984; Borges & Brescovit 1996; Brescovit *et al.* 2003; Höfer 1990, 1997). Only two surveys were conducted exclusively in the Amazon River main channel floodplains, one at the Mamirauá Sustainable Development Reserve, in the Mid-Solimões Region (Borges & Brescovit 1996) and another in the Marchantaria Island (Höfer 1997). The latter considered the longest study (1-year) carried out in the Amazonian floodplains. Short term collecting of spiders has also been carried out in the Amazon River floodplain and in those of the Branco, Negro, Madeira, and Tapajós rivers about 10 years ago (detalhes em Brescovit *et al.* 2003). Other studies in flooded forests were concentrated close to the city of Manaus (Adis *et al.* 1984; Höfer 1990, 1997), in the “igapó” (black-water flooded forest) of the Negro River affluent Tarumã-Mirim. It should be stressed that “várzea” (white-water floodplain forest) and “igapó” (black-water) are distinct faunistic and floral environments, since they are flooded by rivers with different physical and chemical characteristics (mineral and organic concentrations, pH, transparency) (Ayres 1995; Furch & Junk 1997; Irion *et al.* 1997; Junk 1983; Mertes *et al.* 1996; Sioli 1984).

In this paper, we present and discuss a list of spider species collected during an expedition spanning the entire Brazilian portion of the Amazon River.

Material and Methods

STUDY AREA

The floodplain forests of the Amazon in a strict sense (“várzeas”) are flooded yearly by white-water rivers, from headwaters originating in the Western portion of the Amazon basin (Solimões, Amazon, Madeira, Juruá, Purus, and others). The great quantity of sediments brought from the Andes and the pre-Andean region causes the milky appearance of the water (Mertes *et al.* 1995). The Amazon River originates in the Andean Region of Peru, being called Apurimac and Ucayali and, in Brazil, Solimões, where, after its convergence with the Negro River, it receives the name Amazon until it flows into the Atlantic. In this paper, we refer to the floodplains of the Solimões and Amazon rivers. They extend for more than 3,000 km from West to East, within Brazil (Junk 1997) and yearly inundate from 19,000 to 91,000 km² of forest (Sippel *et al.* 1998). The Amazon’s water level is controlled mainly by thawing in the Andean Mountains (Junk 1983). The maximum flood-line in the floodplain and main channel of the river is reached in July, and the lowest level is attained around November, when the water depth may fall by 15 m (Irion *et al.* 1997).

Spider samplings were carried out in 26 locations or sites spread along the main channel part of the Brazilian Amazon River, starting from the town of Tabatinga (4°01’ S; 69° 46’ W) in the western part of the Amazon basin, near the triple frontier between Brazil, Peru, and Colombia, to Mazagão (3°15’ S; 59°32’ W), close to the Atlantic Ocean in the east (Fig. 1). Collection sites comprised 20 municipalities distributed throughout three states (Amapá,

Pará and Amazonas), always in areas subject to flooding. The greatest distance between sampling sites was approximately 3,000 km, the maximum distance between adjacent points was 195 km and the smallest, 39 km. Collecting sites were located on both banks of the river, islands and floodplains, choosing primary forest with little or no disturbance (logging, grazing, and burning). The sites sampled next detailed following the format: State: Site number, municipality and community (latitude, longitude). Amazonas: Site 1, São Paulo de Olivença, Palmares (-4.014, -69.464); Site 2, São Paulo de Olivença, Bonsucesso (-3.433, -68.856); Site 3, Santo Antônio do Içá, Presidente Vargas (-3.118, -67.966); Site 4, Jutuí, São Raimundo (-2.72, -66.916); Site 5, Juruá, Tamaniquá (-2.615, -65.766); Site 6, Tefé, São Francisco do Capivara (-3.278, -64.626); Site 7, Tefé, São João do Catuá (-3.689, -64.154); Site 8, Coari, São Francisco do Laranjal (-3.892, -63.429); Site 9, Coari, Trocaris (-3.89, -62.842); Site 10, Codajás, Urucurizinho (-3.946, -61.957); Site 11, Anamá, Nova Esperança (-3.663, -61.505); Site 12, Manacapuru, Vila do Jacaré (-3.575, -60.817); Site 13, Itacoatiara, Nossa Senhora do Perpétuo Socorro (-3.149, -59.343); Site 14, Itacoatiara, São José (-3.32, -58.743); Site 15, Urucurituba, Nossa Senhora de Fátima (-2.423, -57.517); Site 16, Urucará, Lírio do Vale (-2.545, -56.523); Site 17, Parintins, Menino Deus (-2.065, -55.963). Pará: Site 18, Juruti, Recreio (-2.479, -54.311); Site 19, Óbidos, Januária (-2.113, -55.256); Site 20, Santarém, Santana (-2.382, -54.076); Site 21, Prainha, Curuauna (-1.86, -53.712); Site 22, Prainha, Fazenda JK (-1.746, -53.22); Site 23, Almeirim, Paranaquara (-1.486, -52.48); Site 24, Almeirim, Arumanduba (-1.164, -51.8); Site 25, Gurupá, São José (-1.204, -51.783). Amapá, Site 26, Mazagão, Maranata (-0.521, -51.565) (Fig 1). The communities represent the locations along which the boat was docked during the collection of samples and throughout the expedition.

SPIDERS SAMPLING

Spiders were collected between September and November 2003. At each sampling site (N = 26) eight to fourteen 150 m² plots were set up to capture spiders (30 x 5 m), of which two were visited day and night (Table I). In the morning, beating of 20 shrubs was carried out with a 1 m² beating tray. At night, spiders were captured by hand during 1 h, by means of tweezers, plastic containers, and headlights. Twenty nocturnal and 15 diurnal non-quantitative (space or time) samples were additionally obtained from different floodplain environments, such as ravines, beaches, and macrophyte rafts (*Paspalum* sp.: Poaceae).

The spiders collected were maintained in ethyl alcohol (92%) for three months and transferred to vials with ethyl alcohol (80%). Adult spiders were all identified to genus, but many could not be assigned to described species and thus were sorted to morphospecies. The specimens were deposited at the Brazilian collections of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (INPA, curator: A. L. Henriques), Museu Emilio Goeldi, Belém (MPEG, curator: A. B. Bonaldo), and Instituto Butantan, São Paulo (IBSP, curator: A. D. Brescovit).

Results

We collected 10,901 spiders in total, 4,142 of which were adults, and discriminated 384 species belonging to 154 genera and 34 families (Table I, II). However, 73.4% (282) of the species are morphospecies which may represent new species or need further research for identification or taxonomic review (Coddington & Levi 1991) (Table II). The number of adult spiders collected at one site ranged from 56 (site 11) to 322 (site 17) with an average number of 159 ± 65 (Table I). More adult females were collected but we did not find any discrepancy

in sex ratio (2:3). The amplitude of the spider richness observed in one site ranged from 23 (site 11) to 81 (site 5) with an average of 51 ± 14 species (Table I). We observed a tendency towards the decrease in species richness from East to West along the Amazon River main channel (Venticinque *et al.* 2007). The abundance average per sample was 16.8 ± 6.1 individuals and the amplitude among sites was 266 spiders (sites 11 and 17) (Table I).

Pisauridae was the most abundant family (795 specimens), and spiders of this family were sampled at almost all sampling sites (except for sites 7, 11, and 26). The second and third most abundant families are Salticidae (679) and Araneidae (592), specimens of which were caught at all sites. Other abundant families were Pholcidae (500), Theridiidae (240), Tetragnathidae (197), Mimetidae (194), Ctenidae (171), Trechaleidae (163), Thomisidae (132) and Lycosidae (109). The total number of individuals for these 11 families was 3,772 (91% of the total of adults). Two families, Hersiliidae and Selenopidae, were recorded for the very first time in the Amazon River floodplain. For 16 families no species identifications could be made: Anyphaenidae, Caponiidae, Clubionidae, Corinnidae, Deinopidae, Dictynidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Mimetidae, Nesticidae, Oonopidae, Philodromidae, Pisauridae, Senoculidae, Synotaxidae and Theridiosomatidae (Table II).

The relationship between the number of species and the abundance indicated that the spider assemblage of the white-water floodplain forests consists of a few predominant species, such as *Thaumasia* sp.1 (752 individuals), *Mesabolivar aurantiacus* Mello-Leitão 1930 (205), *Metagonia* sp.1 (173), *Scopocira* sp.1 (131), and *Ero* sp.1 (128) (Fig. 2). Most species (70.5%) were represented in the samples by 5 or less individuals, the few remaining species being captured with intermediate numbers (Fig. 2). The percentage of singletons (35.6%) and doubletons (17.4%) (Table I) and the low overlap between these data and the literature (25 species or 19%) (Table II) emphasizes the need for more inventories in the Amazon River

floodplain and a more complete set of sampling methods, like canopy fogging and pitfalls (Adis *et al.*, 1984; Höfer 1997).

Discussion

The number of unidentified species observed is an indication of the lack of knowledge with regard to the spider fauna of the Amazon floodplains and that of tropical spiders in general. For this reason, more taxonomic studies are crucial and a compilation of the data on spider species collected in the “várzea” from databases of previous studies (Adis *et al.* 1984; Borges & Brescovit 1996; Brescovit *et al.* 2003; Höfer 1990, 1997) is required to increase the knowledge on the spider fauna of the Amazonian floodplain forests. The occurrence of species represented in the samples by a single individual is similar to that observed in six arthropod surveys (32%) (Coddington *et al.* 2009), and also to the standards of richness and abundance in tropical forests (Fisher *et al.* 1943; Hubbell 1997; Preston 1948).

The lower richness and abundance of species observed in site 11 were caused by the absence of nocturnal samplings. This reflects the need of using different sampling methods at different times (day/night) in order to capture species from different habitats and guilds and consequently, increase the knowledge on the diversity of the spider fauna (Green 1999).

The comparison of similarity in species collected by Adis *et al.*, (1984), Martius *et al.*, (1994), Borges & Brescovit (1996), Brescovit *et al.*, (2003) and Höfer (1997) was not possible due to the fact that many of the species could not be identified or were unknown to science. In our samplings, 77 spiders, identified to species level (59%), represented new records for the floodplain forests of the Amazon River. Nevertheless, if the number of

singletons and new records are considered, it becomes evident that the great number of genera represented by only one species is due to the sample scarceness in a vast region.

Further collections are necessary in the sites already sampled, as well as new surveys in other flooded areas using further sampling methods, for the study and deeper knowledge of the spiderfauna in Amazon River floodplains and in the Amazon region (Coddington & Levi 1991; Santos *et al.* 2007). Finally, this study also sought to broaden the knowledge of the Brazilian Amazon spider fauna on more locations, which has been mostly concentrated near Manaus (Adis *et al.* 1984; Borges & Brescovit 1996; Brescovit *et al.* 2003; Höfer 1990, 1997).

Acknowledgments

We wish to thank Hubert Höfer, Jonathan A. Coddington, Martin J. Ramírez and an anonymous reviewer for helpful comments and suggestions on this manuscript. Our deepest gratitude to Mr. Valdenir Alves de Freitas and to the other collectors from the various communities for their dedication during the sampling; we thank Gustavo Ruiz (Salticidae), Eder Alvares (Lycosidae), Éwerton Machado (Pholcidae), Juliana Moreira (*Metazygia*), Igor Cizauskas (*Mangora*) Adalberto Santos (Oxyopidae), and Rafael Indicatti (Mygalomorphae) for identification; our gratitude to the crew of Shalon and Veloz for guiding us along the Amazon River; finally, we thank the The National Council for Scientific and Technological Development (CNPq, grant 141190/2007-8), the Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de São Paulo (FAPESP no. 99/05446-8 and 06/61167-6) and the Floodplain Natural Resources Management Project (ProVárzea/IBAMA): “Strategic Study: Scientific Bases for the Conservation of the Várzea - Identification and Characterization of Biogeographic

Regions and Assignment of Strategic Areas for Conservation”, for their logistic and financial support.

References

- ADIS, J., LUBIN, Y. D. & MONTGOMERY, G. G. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and Terra Firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the Pyrethrum-Fogging Technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **19**: 223-236.
- AYRES, J. M. 1995. *As Matas de Várzea do Mamirauá*. MCT-CNPq-Sociedade Civil Mamirauá. Rio de Janeiro. 3-36.
- BORGES, S. H. & BRESCOVIT, A. D. 1996. Inventário preliminar da aracnofauna (Araneae) de duas localidades na Amazônia Ocidental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, série zoológica*, **12**: 9-21.
- BRESCOVIT, A. D., BONALDO, A. B. , BERTANI, R. & RHEIMS, C. A. 2003. Araneae. In: *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. (J. Adis, ed.). Pensoft Publishers. Sofia-Moscow. 303-343.
- CODDINGTON, J.A. & LEVI, H. W. 1991. Systematics and evolution of spiders (Araneae). *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**: 565-592.
- CODDINGTON, J. A, AGNARSSON, I., MILLER, J. A, KUNTNER, M. & HORMIGA, G. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod biodiversity surveys. *Journal of Animal Ecology*, **78**:573–584.

- FISHER, R. A, CORBET, A. S. & WILLIAMS, C. B. 1943. The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *Journal of Animal Ecology*, **12**: 42-58.
- FURCH, K. & JUNK, W. J. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. (W. J. Junk, ed.). Springer-Verlag. Berlin. 69-108.
- GREEN, J. 1999. Sampling method and time determines composition of spider collections. *Journal of Arachnology*, **27**: 176-182.
- HÖFER, H. 1990. The spider community (Araneae) of a Central Amazonian blackwater inundation forest (igapó). *Acta Zoologica Fennica*, **190**: 173-179.
- HÖFER, H. 1997. The spider communities. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. (W. J. Junk, ed.). Springer-Verlag. Berlin. 373-384.
- HUBBELL, S.P. 1997. A unified theory of biogeography and relative species abundance and its application to tropical rain forests and coral reefs. *Coral Reefs, Supplement* **16**: S9-S21.
- INSTITUTO NACIONAL DE PESQUISAS DA AMAZÔNIA (INPA). 2008. *Coleção de Invertebrados do INPA: Sistema de Consultas* [cited 2008 Jun 11]. Online at: <http://colecoes.inpa.gov.br/sb/invertebrados/html/principais/bancodedados.php>
- IRION, G., JUNK, W. J. & MELLO, J. A. S. N. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. (W. J. Junk, ed.). Springer-Verlag, Berlin. 23-46.
- JUNK, W. J. 1983. As águas da região Amazônica. In: *Amazônia: Desenvolvimento, Integração e Ecologia*. (E. Salati, H. Schubart, W. J. Junk & A. R. Oliveira, eds.). Ed. Brasiliense/CNPq. São Paulo. 45-100.

- JUNK, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: *The Central Amazon Floodplain: Ecology of a Pulsing System*. (W. J. Junk, ed.). Springer-Verlag, Berlin. 3-22.
- MARTIUS, C., HÖFER, H., VERHAAGH, M., ADIS, J. & MAHNERT, V. 1994. Terrestrial arthropods colonizing an abandoned termite nest in a floodplain forest of the Amazon river during the flood. *Andrias*, **13**: 17-22.
- MERTES, L. A. K., DANIEL, D. L., MELACK, J. M., NELSON, B., MARTINELLI, L. A. & FORSBERG, B. R. 1995. Spatial Patterns of Hydrology, Geomorphology, and Vegetation on the Floodplain of the Amazon River in Brazil from a Remote-Sensing Perspective. *Geomorphology*, **13**: 215-232.
- MERTES, L. A. K., DUNNE, T. & MARTINELLI, L. A. 1996. Channel-floodplain geomorphology along the Solimões-Amazon River, Brazil. *Geological Society of America Bulletin*, **108**: 1089-1107.
- PRESTON, F.W. 1948. The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**: 254-283.
- SIOLI, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. In: *Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty River and its Basin*. (H. Sioli, ed.). Dr. W. Junk Publishers. Dordrecht. 127-165.
- SIPPEL, S. J., HAMILTON, S.K., MELACK, J. M. & NOVO, E. M. M. 1998. Passive microwave observations of inundation area and the area/stage relation in the Amazon River floodplain. *International Journal of Remote Sensing*, **19**: 3055-3074.
- STAATLICHES MUSEUM FÜR NATURKUNDE KARLSRUHE (SMNK). 2008. *Online verfügbare Wirbellosen-Sammlungen des SMNK: Echte Spinnen (Arachnida, Araneae)* [cited 2008 Jun 11]. Online at: <http://www.naturkundemuseum-karlsruhe.de/SMNK/02-Forsch-I/02-05-Zoologie/02-05-Frame.html>

VENTICINQUE, E. M., REGO, F. N. A. A., BRESCOVIT, A. D. RHEIMS, C. A. & RUIZ, G. R. S. 2007. A Araneofauna (Arachnida, Araneae) das Várzeas do Rio Amazonas: Padrões de Distribuição e Estado do Conhecimento Atual. In: *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (A. L. K. M. Albernaz, ed.). IBAMA/ProVárzea. Manaus. 179-198.

Figure 1

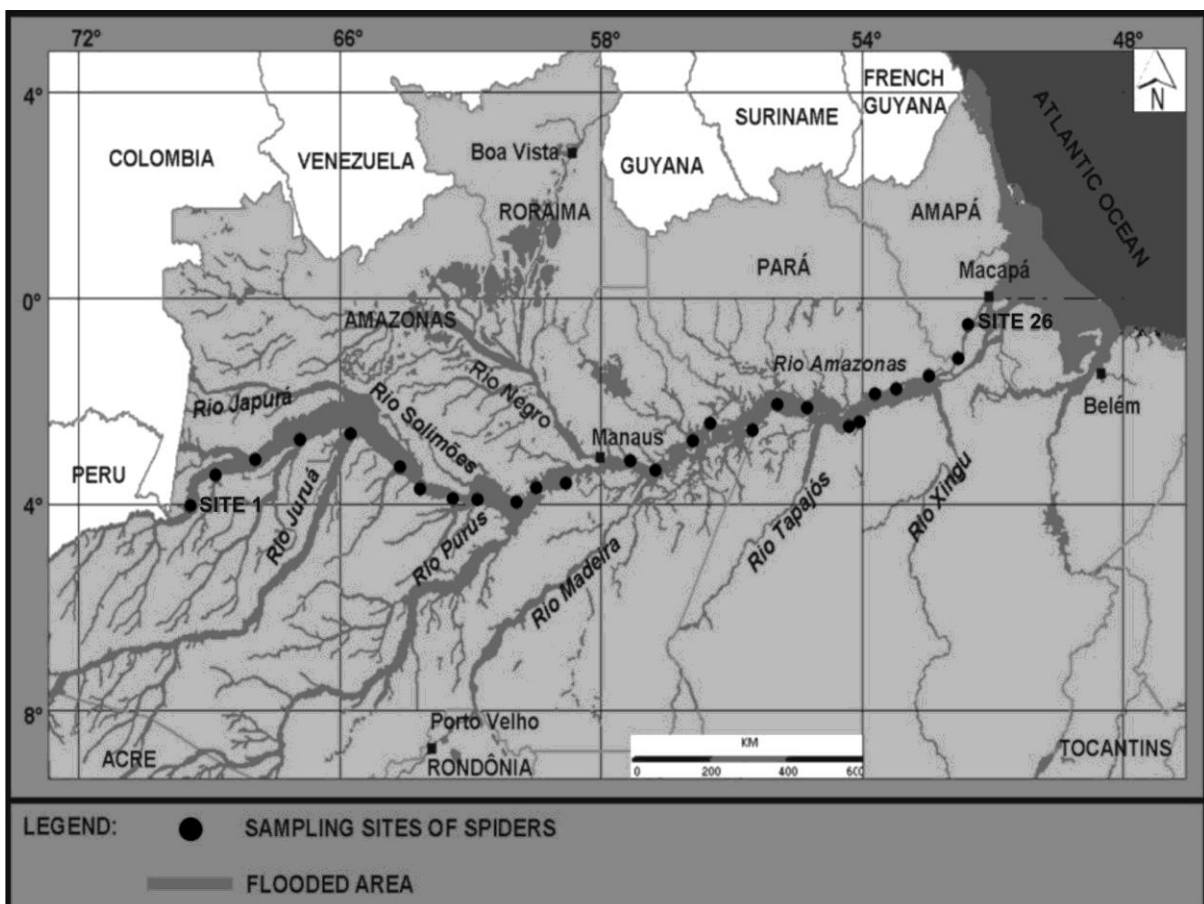


Figure 1. Twenty-six spider sampling sites on the floodplains of the Amazon River. This map illustrates the flooded areas along the main rivers of the Brazilian Amazon. SITE 1: São Paulo de Olivença; SITE 26: Mazagão.

Figure 2

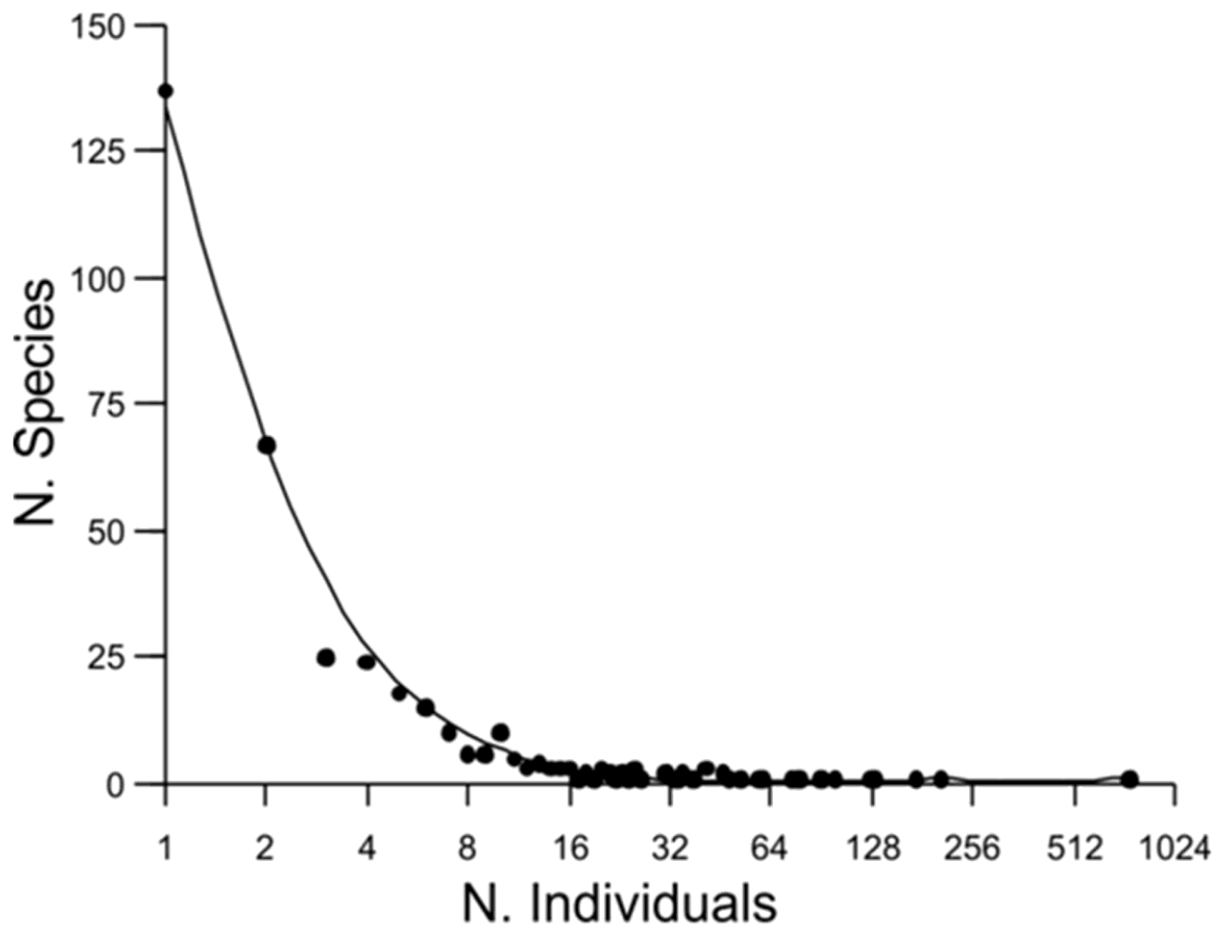


Figure 2. Number of individuals per species collected in this study. The line was adjusted by the least square-adjusted smoother and the x-axis numbers are categories of spider`s abundance.

Table I. Spider samples by sites in the Amazon River floodplains (“várzeas”) along the main channel of the Amazon River. In each site, at least two plots were visited both during the day and at night (except site 11). Collections with no space or time standardization were excluded from the list. *Adults only.

Site	Number of Samples by Sampling Methods			Spiders Sampled			
	Beating tray (day)	Hand searching (night)	Total of Samples	N. Species (Richness)	N. Individuals* (Abundance)	N. Singletons	N. Doubletons
1	6	2	8	75	194	10	16
2	6	2	8	64	139	8	7
3	6	2	8	47	108	4	2
4	6	2	8	71	136	12	8
5	8	2	10	81	223	14	14
6	6	2	8	65	173	2	4
7	6	2	8	57	121	4	4
8	8	2	10	55	141	6	5
9	8	2	10	53	110	7	4
10	6	2	8	68	165	8	2
11	6	0	6	23	56	1	1
12	6	2	8	46	140	4	1

13	8	2	10	32	108	2	3
14	8	2	10	53	284	7	3
15	8	2	10	51	169	5	3
16	10	2	12	49	225	3	2
17	8	2	10	52	322	2	3
18	8	2	10	43	183	3	4
19	12	2	14	57	221	3	3
20	8	2	10	43	190	4	6
21	8	2	10	53	249	5	3
22	8	2	10	31	99	2	1
23	8	2	10	41	103	6	3
24	8	2	10	45	137	4	2
25	8	2	10	42	72	4	5
26	6	2	8	27	74	7	2
Total	194	50	244		4142	137	

Table II. List of spider species and number of individuals collected in the floodplains along the main channel of the Amazon River, Brazil. *Subfamilies. ¹Species reported in previous literature (Borges & Brescovit 1996; Hubert, 1997; Brescovit *et al.* 2003; INPA 2008; SMNK 2008) and collected during the expedition.

Family\Genera or Species	Male	Female	Total	N. Sites
Anyphaenidae				
Anyphaeninae* (1 morphospecies)	2	9	11	7
<i>Anyphaenoides</i> sp.	1		1	1
<i>Hibana</i> sp.		2	2	2
<i>Otoniela</i> sp.		1	1	1
<i>Patrera</i> (7 morphospecies)	8	21	29	14
<i>Teudis</i> sp.	1		1	1
<i>Wulfilia</i> (2 morphospecies)		6	6	4
Araneidae				
<i>Actinosoma pentacanthum</i> ¹ (Walckenaer, 1842)		2	2	2
<i>Aculepeira machu</i> Levi, 1991		3	3	3
<i>Aculepeira travassosi</i> ¹ (Soares & Camargo, 1948)	11	24	35	8
<i>Aculepeira vittata</i> (Gerschman & Schiapelli, 1948)	6	1	7	6
<i>Aculepeira</i> (3 morphospecies)	8	11	19	8
<i>Alpaida bicornuta</i> ¹ (Taczanowski, 1878)	4	8	12	3
<i>Alpaida delicata</i> ¹ (Keyserling, 1892)	9	7	16	5
<i>Alpaida tayos</i> Levi, 1988		2	2	1
<i>Alpaida truncata</i> (Keyserling, 1865)		1	1	1
<i>Alpaida veniliae</i> ¹ (Keyserling, 1865)	5	19	24	10
<i>Alpaida</i> (4 morphospecies)	2	16	18	8
<i>Argiope argentata</i> (Fabricius, 1775)		1	1	1
<i>Chaetacis abrahami</i> Mello-Leitão, 1948		1	1	1
<i>Chaetacis cornuta</i> (Taczanowski, 1873)	1		1	1
<i>Chaetacis necopinata</i> ¹ (Chickering, 1960)		10	10	5
<i>Chaetacis</i> (1 morphospecies)	4	14	18	11
<i>Cyclosa fililineata</i> Hingston, 1932	2	1	3	3

<i>Cyclosa tapetifaciens</i> Hingston, 1932	2	5	7	4
<i>Enacrosoma anomalum</i> (Taczanowski, 1873)	1	1	2	2
<i>Eustala</i> (12 morphospecies)	59	140	199	25
<i>Gasteracantha cancriformis</i> (Linnaeus, 1758)		1	1	1
<i>Hingstepeira</i> sp.	1		1	1
<i>Hypognatha ica</i> Levi, 1996		1	1	1
<i>Hypognatha nasuta</i> O.P.-Cambridge, 1896	1	18	19	9
<i>Hypognatha scutata</i> (Perty, 1833)		1	1	1
<i>Hypognatha</i> (4 morphospecies)	10	4	14	10
<i>Mangora chacobo</i> Levi, 2007	5	8	13	8
<i>Mangora insperata</i> Soares & Camargo, 1948	5	16	21	8
<i>Mangora</i> (1 morphospecie)		2	2	2
<i>Metazygia enabla</i> Levi, 1995	1	6	7	6
<i>Metazygia ituari</i> Levi, 1995		1	1	1
<i>Metazygia pastaza</i> Levi, 1995		2	2	1
<i>Metazygia yobena</i> Levi, 1995	4	9	13	5
<i>Metazygia</i> (3 morphospecies)	1	3	4	3
<i>Micrathena acuta</i> ¹ (Walckenaer, 1842)	4	4	8	5
<i>Micrathena flaveola</i> (Perty, 1839)		11	11	6
<i>Micrathena plana</i> ¹ (C.L.Koch, 1836)	2	3	5	3
<i>Micrathena saccata</i> (C.L.Koch, 1836)	3	2	5	4
<i>Micrathena schreibersi</i> (Perty, 1833)		1	1	1
<i>Micrathena ucayali</i> Levi, 1985	3	7	10	8
<i>Ocrepeira covillei</i> Levi, 1993	2	4	6	6
<i>Parawixia divisoria</i> Levi, 1992		1	1	1
<i>Parawixia kochi</i> (Taczanowski, 1873)	9	11	20	6
<i>Scoloderus cordatus</i> (Taczanowski, 1879)	6	7	13	5
<i>Spilasma baptistai</i> Levi, 1995	1	1	2	2
<i>Testudinaria</i> sp.	1		1	1
<i>Wagneriana jacaza</i> ¹ Levi, 1991	7	14	21	10
<i>Wagneriana silvae</i> Levi, 1991	3	3	6	4
<i>Xylethrus</i> sp.		1	1	1

Caponiidae

<i>Nops</i> sp.		2	2	2
Clubionidae				
<i>Elaver</i> sp.	2	2	4	3
Corinnidae				
<i>Castianeira</i> (2 morphospecies)		5	5	5
<i>Corinna</i> (7 morphospecies)	2	10	12	9
<i>Myrmecium</i> (2 morphospecies)	2	8	10	5
<i>Myrmecotypus</i> (3 morphospecies)	7	7	14	11
<i>Parachemmis</i> (2 morphospecies)		2	2	2
<i>Simonestus</i> sp.	1	2	3	3
<i>Sphecotipus</i> sp.	3		3	2
<i>Trachelas</i> (5 morphospecies)	5	7	12	10
<i>Xeropigo</i> sp.	1	1	2	2
Ctenidae				
Acanthoeteninae* (1 morphospecie)	1		1	1
<i>Ancylometes hewitsoni</i> ¹ (F.O.P.-Cambridge, 1897)	1	6	7	5
<i>Ancylometes jau</i> Höfer & Brescovit, 2000		1	1	1
<i>Ancylometes riparius</i> ¹ Höfer & Brescovit, 2000		10	10	5
<i>Ancylometes rufus</i> (Walckenaer, 1837)	2	7	9	7
<i>Centroctenus miriuma</i> Brescovit, 1996		1	1	1
<i>Ctenus inaja</i> ¹ Höfer, Brescovit & Gasnier, 1994	6	4	10	4
<i>Ctenus maculisternis</i> Strand, 1909	2	2	4	2
<i>Ctenus villasboasi</i> ¹ Mello-Leitão, 1949		2	2	2
<i>Ctenus</i> (2 morphospecies)	42	52	94	17
<i>Enoploctenus</i> sp.	1		1	1
<i>Gephyroctenus</i> sp.	1		1	1
<i>Nothroctenus</i> (2 morphospecies)	2	7	9	5
<i>Phoneutria boliviensis</i> (F.O.P.-Cambridge, 1897)	13	5	18	9
<i>Phoneutria reidyi</i> (F.O.P.-Cambridge, 1897)	3		3	2
Deinopidae				
<i>Deinopsis</i> sp.	2	18	20	8
Dictynidae				
<i>Dictyna</i> (2 morphospecies)		3	3	3

Dipluridae				
<i>Ischnotele guianensis</i> ¹ (Walckenaer, 1837)		3	3	3
Gnaphosidae				
<i>Cesonia</i> sp.		1	1	1
<i>Eilica</i> sp.	1		1	1
Hersiliidae				
<i>Neotama mexicana</i> (O.P.-Cambridge, 1893)		2	2	1
<i>Ypipuera crucifera</i> (Vellard, 1924)	1		1	1
Lycosidae				
<i>Hogna</i> sp.	2	10	12	5
Lycosidae (7 morphospecies)	33	64	97	14
Mimetidae				
<i>Arocha</i> sp.	4	1	5	4
<i>Ero</i> (2 morphospecies)	71	69	140	23
<i>Gelanor</i> (3 morphospecies)	11	38	49	20
Miturgidae				
<i>Cheiracanthium inclusum</i> ¹ (Hentz, 1847)	2	2	4	3
Nephilidae				
<i>Nephila clavipes</i> (Linnaeus, 1767)	1		1	1
Nesticidae				
<i>Nesticidae</i> sp.	1		1	1
Oonopidae				
Gamasomorphinae* (4 morphospecies)	7	15	22	10
Oxyopidae				
<i>Hamataliwa</i> (9 morphospecies)	17	14	31	14
<i>Oxyopes constrictus</i> Keyserling, 1891		1	1	1
<i>Oxyopes incertus</i> Mello-Leitão, 1929	2	2	4	3
<i>Schaenicoscelis</i> (2 morphospecies)	4	11	15	6
<i>Tapinillus longipes</i> (Taczanowski, 1872)		1	1	1
Philodromidae				
<i>Gephyrellula</i> sp.		1	1	1
Pholcidae				
<i>Carapoia paraguaensis</i> González-Sponga, 1998	42	57	99	13

<i>Mesabolivar aurantiacus</i> ¹ (Mello-Leitão, 1930)	106	99	205	24
<i>Metagonia</i> (2 morphospecies)	78	111	189	24
Pholcidae (3 morphospecies)	1	6	7	5
Pisauridae				
<i>Thaumasia</i> (3 morphospecies)	324	471	795	24
Salticidae				
Amycinae* (11 morphospecies)	1	16	17	10
<i>Amycus</i> (2 morphospecies)	3	2	5	4
<i>Asaracus</i> sp.	11	20	31	8
<i>Beata aenea</i> (Mello-Leitão, 1945)	1	1	2	1
<i>Breda</i> sp.	1		1	1
<i>Bryantella</i> (2 morphospecies)	7	13	20	9
<i>Chira spinipes</i> (Taczanowski, 1871)	3	1	4	2
<i>Chira</i> (2 morphospecies)		2	2	2
<i>Chirothecia</i> sp.	1		1	1
<i>Corythalia</i> sp.		1	1	1
<i>Cotinusa</i> (2 morphospecies)	55	26	81	16
<i>Cylistella</i> sp.		1	1	1
Dendryphantinae* (2 morphospecies)		3	3	2
<i>Erica</i> sp.	3	2	5	3
Euophryinae* (7 morphospecies)	6	17	23	13
<i>Freya perelegans</i> Simon, 1902	1		1	1
<i>Freya</i> sp.	6	9	15	7
<i>Gastromicans</i> sp.	1	1	2	2
<i>Helvetia</i> sp.	4		4	3
<i>Hyetussa</i> sp.	2	5	7	3
<i>Hypaeus</i> (5 morphospecies)	5	3	8	7
<i>Itata</i> sp.	11	14	25	16
<i>Kalcerrytus merretti</i> Galiano, 2000	1		1	1
<i>Lyssomanes aff. robustus</i> (Taczanowski, 1878)	4		4	3
<i>Lyssomanes aff. unicolor</i> (Taczanowski, 1871)	13	7	20	8
<i>Lyssomanes ipanemae</i> Galiano, 1980		14	14	9
<i>Lyssomanes longipes</i> ¹ (Taczanowski, 1871)		1	1	1

<i>Lyssomanes nigropictus</i> Peckham & Wheeler, 1889		1	1	1
<i>Lyssomanes tapirapensis</i> Galiano, 1996	1		1	1
<i>Lyssomanes vinocuræ</i> Galiano, 1996	3	2	5	4
<i>Lyssomanes</i> (2 morphospecies)	1	1	2	2
<i>Mago aff. acutidens</i> Simon, 1900	15	10	25	9
<i>Mago aff. vicanus</i> Simon, 1900	4		4	4
<i>Noegus</i> (4 morphospecies)	43	35	78	19
<i>Parnaenus</i> sp.		1	1	1
Salticidae gen.1 (9 morphospecies)	35	69	104	18
Salticidae gen.2 (1 morphospecie)	1		1	1
<i>Sarinda</i> (4 morphospecies)	9	9	18	7
<i>Scopocira</i> sp.	58	73	131	16
<i>Tariona</i> sp.	3		3	3
<i>Tullgrenella</i> sp.	1		1	1
<i>Tylogonus</i> sp.	1		1	1
<i>Uspachus</i> (2 morphospecies)	2	2	4	3
Scytodidae				
<i>Scytodes lineatipes</i> ¹ Taczanowski, 1874	20	11	31	11
<i>Scytodes</i> (1 morphospecie)	2	1	3	3
Selenopidae				
<i>Selenops para</i> Corronca, 1996	2	2	4	4
Senoculidae				
<i>Senoculus</i> (3 morphospecies)	2	5	7	5
Sparassidae				
<i>Olios antiguensis</i> (Keyserling, 1880)	2		2	2
<i>Olios orchiticus</i> Mello-Leitão, 1930		1	1	1
<i>Sampaiosia</i> sp.	1	1	2	1
<i>Stasina</i> sp.	2	1	3	3
Sparassidae (6 morphospecies)	10	6	16	10
Synotaxidae				
<i>Synotaxus</i> sp.		1	1	1
Tetragnathidae				
<i>Azilia histrio</i> Simon, 1895		1	1	1

<i>Dolichognatha maturaca</i> ¹ Lise, 1993	1		1	1
<i>Leucauge gr. argyra</i> (Walckenaer, 1842)	1	2	3	1
<i>Leucauge</i> (3 morphospecies)	5	36	41	13
<i>Tetragnatha</i> (4 morphospecies)	43	108	151	17
Theraphosidae				
<i>Acanthoscuria ferina</i> Simon, 1892		1	1	1
<i>Avicularia</i> (4 morphospecies)	1	4	5	4
<i>Cyriocosmos</i> sp.		2	2	1
Theridiidae				
<i>Achaeearanea bellula</i> (Keyserling, 1891)	1	1	2	2
<i>Achaeearanea trapezoidalis</i> (Taczanowski, 1873)	1	13	14	8
<i>Anelosimus eximius</i> ¹ (Keyserling, 1884)		5	5	1
<i>Argyrodes</i> (2 morphospecies)	2	9	11	4
<i>Ariamnes attenuatus</i> O.P.-Cambridge, 1881	19	7	26	13
<i>Audifia</i> sp.	1	1	2	1
<i>Cryptachaea hirta</i> (Taczanowski, 1873)		1	1	1
<i>Chryso</i> sp.		2	2	2
<i>Dipoena kuyuwini</i> Levi, 1963	2		2	2
<i>Dipoena rubella</i> ¹ (Keyserling, 1884)		1	1	1
<i>Dipoena</i> (5 morphospecies)	13	7	20	13
<i>Episinus erythrophthalmus</i> (Simon, 1894)	2	5	7	6
<i>Episinus gr. cognatus</i> O.P.-Cambridge, 1893		1	1	1
<i>Episinus</i> (3 morphospecies)		7	7	5
<i>Euryopis</i> sp.	1	4	5	4
<i>Faiditus altus</i> (Keyserling, 1891)	1		1	1
<i>Faiditus americanus</i> (Taczanowski, 1874)	3	1	4	2
<i>Faiditus chickeringi</i> (Exline & Levi, 1962)	37	15	52	15
<i>Helvibis longistyla</i> (F.O.P.-Cambridge, 1902)	17	29	46	9
<i>Rhomphaea metaltissima</i> Soares & Camargo, 1948		4	4	4
<i>Spintharus</i> sp.		1	1	1
<i>Theridion gr. trapezoidalis</i>		1	1	1
<i>Theridion</i> (4 morphospecies)	3	18	21	13
<i>Thwaitesia bracteata</i> ¹ (Exline, 1950)	3		3	2

<i>Thymoites</i> sp.		1	1	1
Theridiosomatidae				
<i>Chthnos</i> sp.		1	1	1
Thomisidae				
<i>Acentroscelus</i> (2 morphospecies)	5	1	6	5
<i>Aphanthochilus rogersi</i> ¹ O.P.-Cambridge, 1870	1	1	2	2
<i>Bucranium taurifrons</i> O.P.-Cambridge, 1881	6	2	8	3
<i>Deltoclita</i> (4 morphospecies)	3	3	6	5
<i>Epicadus</i> sp.	5		5	5
<i>Onoculus pentagonus</i> (Keyserling, 1880)	5	1	6	4
<i>Onoculus</i> (1 morphospecie)	7	9	16	11
<i>Stephanopoides simoni</i> Keyserling, 1880		1	1	1
<i>Strophius</i> sp.	7	2	9	5
Thomisinae* (4 morphospecies)	6		6	4
<i>Tmarus</i> (13 morphospecies)	36	30	66	17
Thomisidae (1 morphospecie)		1	1	1
Trechaleidae				
<i>Dossenus marginatus</i> Simon, 1898	2		2	2
<i>Neoctenus</i> sp.		10	10	5
<i>Paradossenus</i> sp.		1	1	1
<i>Rhoicinus</i> sp.	8	15	23	7
<i>Trechalea amazonica</i> ¹ F.O.P.-Cambridge, 1903	11	48	59	12
<i>Trechalea boliviensis</i> Carico, 1993		2	2	2
<i>Trechalea</i> (2 morphospecies)	19	9	28	3
Trechaleidae gen.1 (2 morphospecies)	8	6	14	6
Trechaleidae gen.2 (2 morphospecies)	9	15	24	6
Uloboridae				
<i>Miagrammopes</i> (3 morphospecies)	5	9	14	5
<i>Philoponella vittata</i> ¹ (Keyserling, 1881)	5	3	8	4
<i>Uloborus trilineatus</i> Keyserling, 1883	14	19	33	19
Uloboridae (2 morphospecies)	3	1	4	2
Total	1682	2460	4142	

Figures and tables' legends

Figure 1. Twenty-six spider sampling sites on the floodplains of the Amazon River. This map illustrates the flooded areas along the main rivers of the Brazilian Amazon. SITE 1: São Paulo de Olivença; SITE 26: Mazagão.

Figure 2. Number of individuals per species collected in this study. The line was adjusted by the least square-adjusted smoother and the x-axis numbers are categories of spider's abundance.

Table I. Spider samples by sites in the Amazon River floodplains (“várzeas”) along the main channel of the Amazon River. In each site, at least two plots were visited both during the day and at night (except site 11). Collections with no space or time standardization were excluded from the list. *Adults only.

Table II. List of spider species and number of individuals collected in the floodplains along the main channel of the Amazon River, Brazil. *Subfamilies. ¹Species reported in previous literature (Borges & Brescovit 1996; Hubert, 1997; Brescovit *et al.* 2003; INPA 2008; SMNK 2008) and collected during the expedition.

CAPÍTULO 2

ESTRUTURA DA COMUNIDADE DE ARANHAS (ARANEAE, ARACHNIDA) AO LONGO DA CALHA DO RIO AMAZONAS, BRASIL

INTRODUÇÃO

As florestas tropicais úmidas concentram mais da metade dos organismos terrestres em uma área menor que 7% do planeta (Wilson 1998). Alguns fatores apontados como promotores da alta diversidade de espécies na Amazônia estão contemplados no ambiente de várzea do Rio Amazonas: presença de grandes afluentes com características físicas e químicas distintas como os rios Negro e Madeira, inundações anuais (*stress* hídrico), alta diversidade florística, variações climáticas, diferentes paisagens e grandes distâncias geográficas (Ayres 1995; Haffer 2001; Patton e Da Silva 2001; Fernandes *et al.* 2004; Gascon e Smith 2004).

Várias hipóteses vêm sendo propostas para explicar a megadiversidade de espécies na Amazônia (Orr e Smith 1998). A mais antiga delas foi feita por Wallace (1852) ao observar que o limite da distribuição de alguns primatas coincidia com a presença dos grandes rios amazônicos como o Negro e Madeira. Neste último rio, Capparella (1991) encontrou uma alta variabilidade genética entre aves situadas em margens opostas. Por outro lado, Gascon *et al.* (2000) não encontraram relação entre a presença do Rio Juruá e a diversidade e distribuição da comunidade de anuros e pequenos mamíferos. Este padrão foi reforçado pela análise molecular de *Epipedobates femoralis* (Dendrobatidae), cujas populações situadas em margens opostas ao rio Juruá apresentaram baixa variabilidade genética entre elas (Lougheed *et al.* 1999). Assim, é evidente que mais táxons devem ser investigados para avaliar a importância dos rios amazônicos como promotores da diversidade da fauna.

A presença de espécies irmãs ocupando ambientes distintos em áreas adjacentes (cerrados e floresta) no passado é apontada como uma das causas da megadiversidade da Amazônia (Vanzolini e Williams 1981; Haffer 2001; Colli 2005; Bonaccorso *et al.* 2006). Smith *et al.* (1997) observaram diferenças no tamanho das asas entre aves africanas que habitam o interior ou as bordas de floresta. Portanto, a determinação das características da vegetação é útil para investigar os fatores que afetam as comunidades das florestas tropicais.

A heterogeneidade ambiental da várzea resulta principalmente das diferenças quanto à formação geológica dos solos e de variações na amplitude de inundação (Ayres 1995; Irion *et al.* 1997; Tuomisto *et al.* 2002). No estuário do Amazonas, as oscilações diárias da maré também afetam a composição da paisagem (Almeida *et al.* 2004) e, nesta área, foram observadas diferenças quanto à araneofauna do alto e baixo Amazonas (Venticinque *et al.* 2007). Na várzea, todos os anos mais de 300 mil km² de floresta são alagados por até seis meses, o que exige adaptações da fauna e flora da várzea às cheias (Ayres 1995; Adis 1997; Wordes 1997; Parolin *et al.* 2004; Ferreira *et al.* 2005). Nestas condições, o *stress* hídrico está fortemente relacionado com a estrutura das comunidades de invertebrados (Uetz 1976; Adis *et al.* 1984; Höfer 1990, 1997). Durante a cheia, aranhas fazem balonismo ou dispersão aérea (comportamento mais comum entre jovens), deslocam-se para locais secos na terra-firme, ilhas ou escalam até copa das árvores em busca de refúgio (Uetz 1976; Adis *et al.* 1984; Höfer 1990, 1997; Adis e Junk 2002). Outras espécies abrigam-se em troncos ou bancos de macrófitas (*Echinocloa* sp e *Paspalum* sp) e são carregadas pela correnteza dos rios (Höfer 1997; Junk e Robertson 1997; Raizer e Amaral 2001; Schiesari *et al.* 2003).

Entre os artrópodes, as aranhas têm um papel fundamental na dinâmica dos ecossistemas terrestres, por serem predadoras generalistas (Comstock 1948). Elas consomem um amplo espectro de presas (Riechert e Harp 1987) e capturam uma fração substancial de energia acumulada nos níveis tróficos inferiores (Wise 1993). Porém, devido ao escasso

numero de trabalhos e coletas, apenas cerca de 400 espécies são conhecidas nas várzeas da Amazônia central e a ecologia das mesmas é pouco compreendida (Borges e Brescovit 1996; Höfer 1997; Adis e Junk 2002; Brescovit *et al.* 2003; Rego *et al.* no prelo). A riqueza da araneofauna de áreas alagadas sofre um decréscimo de oeste para leste, assim como observado para as aves, formigas, peixes e árvores lenhosas (Albernaz *et al.* 2007b) e a estrutura da comunidade de aranhas pode ser alterada por inundações (Uetz 1976; Silva 1996; Höfer 1997; Adis e Junk 2002) e pela estrutura da vegetação (Greenstone 1984; Shochat *et al.* 2004; Souza e Modena 2004; Souza 2007). Portanto, o estudo da distribuição e dos fatores que afetam a comunidade de aranhas é útil para a compreensão da ecologia de outros organismos que vivem na várzea (Adis *et al.* 1984; Höfer 1997).

Apesar de sua importância para a manutenção da biodiversidade global, mais de 2,4 milhões de hectares de floresta são destruídos a cada ano na Amazônia (Laurance *et al.* 2004) e as várzeas, apesar de cobrirem de 2 a 5% da floresta Amazônica, são um ambiente distinto das áreas adjacentes de terra-firme quanto à composição de artrópodes, mamíferos, plantas, formigas, biomassa e abundância de organismos (Majer e Delabie 1994; Adis 1997; Matocq *et al.* 2000; Haugaasen e Peres 2005, 2006). Assim, seu valor para a conservação e manutenção da biodiversidade regional é crucial (Haffer 1997; Gascon *et al.* 2000; Haffer 2001).

Neste estudo foi investigado ao longo da calha principal do Rio Amazonas o papel do clima (precipitação, temperatura e altitude), inundação, vegetação (densidade e riqueza de lenhosas), tipos de paisagem, presença do Rio Negro, margens e ilhas sobre a estrutura da comunidade de aranhas (composição de espécies) da várzea.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de Estudo

A bacia Amazônica é a maior do mundo, abrange nove países da América do Sul e drena uma área de 7 milhões de km², com descarga anual de 5500 km³ no Oceano Atlântico (Horne e Goldman 1994). A drenagem da maioria dos rios da bacia é feita pela calha do rio Amazonas, onde deságuam grandes rios como o Madeira e o Negro, além de milhares de igarapés (rios de menor ordem), lagos e canais que alagam as florestas adjacentes (Junk 1983; Furch e Junk 1997; Junk 1997). O principal responsável pela variação do nível de água no sistema é o derretimento das geleiras da Cordilheira dos Andes (Junk 1983). O pico da amplitude de inundação chega a mais de 15 m em algumas várzeas, com o nível máximo de água na calha dos rios em Julho e o mínimo por volta de Novembro. O período seco é de Junho a Novembro (Irion *et al.* 1997).

A alta produtividade primária da várzea refletida na maior biomassa de peixes e plantas aquáticas (Nepstad 1999), porém o sub-bosque na várzea é mais aberto do que nas florestas de terra-firme devido à mortalidade de plântulas e adultos durante as cheias (Worbes 1997; Wittmann e Junk 2003; Haugaasen e Peres 2005). Contudo, apesar da baixa abundância de árvores emergentes (grande porte), elas representam mais de 20% da biomassa vegetal da várzea (Haugaasen e Peres 2006). As aranhas foram coletadas apenas em floresta de “restinga alta”, onde o alagamento é menor, mais curto e alcança no máximo 6 m de altura na cheia (Pires e Prance 1985; Ayres 1995; Wittmann e Junk 2003; Wittmann *et al.* 2006). A variação no nível d’água afeta a estrutura da vegetação e diferentes tipos de paisagens como lagos, ilhas, canais, áreas abertas, florestas secas e alagadas constituem a várzea amazônica (Pires e Prance 1985; Junk e Piedade 1993; Ayres 1995; Mertes *et al.* 1995; Forsberg 2000; Wittmann *et al.* 2006). Certamente, esta variedade de ambientes tem influência na composição da fauna ao longo da várzea, onde, por exemplo, a densidade de animais

terrestres é menor do que a observada nas florestas de terra-firme devido as cheias (Junk e Robertson 1997; Junk e Silva 1997; Peres 1997; Worbes 1997; Matocq *et al.* 2000; Adis e Junk 2002; Wittmann e Junk 2003).

Coleta de Dados

As coletas de aranhas foram feitas de Setembro a Novembro de 2003, em 69 localidades ao longo da calha principal do Rio Amazonas, desde o município de Tabatinga (4° 01' S; 69° 46' W), na tríplice fronteira entre Brasil, Peru e Colômbia, até Marzagão (3°15'S; 59°32' O), próximo à sua foz. As coletas foram feitas em ambas as margens do Amazonas e distribuídas antes e depois da foz dos seus principais afluentes (Fig. 1). Em cada localidade foram estabelecidas de quatro a oito parcelas de 150 m² para a captura de aranhas (30 x 5 m) onde, sempre, todas foram visitadas durante a manhã e duas foram amostradas também à noite. No total, foram amostradas 244 parcelas nas 69 localidades (Tabela 1) cuja localização geográfica foi registrada. No período da manhã, 20 arbustos foram amostrados com batedores de vegetação de 1 m² e, à noite, manualmente durante 1 h, com o auxílio de pinças, potes plásticos e lanternas de cabeça. As aranhas coletadas foram fixadas por 24 h em álcool 92%, identificadas, preservadas em álcool a 80% e depositadas nas coleções do Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Museu Paraense Emílio Goeldi e Instituto Butantan.

Determinação das Variáveis Ambientais

Forsberg (2000) por meio de imagens de satélite mapeou e classificou a várzea, incluindo a calha do Rio Amazonas em seis categorias: ilhas, florestas alagadas, florestas de terra-firme (não alagada), áreas abertas não alagadas (capim, grama, arbustos), canais (que conectam as ilhas aos rios) e lagos. Para cada localidade onde o barco ficou fundeado durante

a expedição (Fig. 1) foi obtida a porcentagem de cada uma das categorias citadas em um círculo de 0,5 km e 2,5 km de raio (“*buffers*”) no programa ARcView 3.2a (ESRI 2001) (Fig. 2). O nível máximo do rio durante a cheia foi obtido, em cada localidade, a partir da marca d’água deixada na vegetação durante o último período de cheia (Março a Julho de 2003) e foi calculado pela média das médias de seis árvores em cada parcela. A riqueza e densidade de árvores com DAP > 10 cm foi contabilizada, para cada localidade, em uma transeção de 100 x 10 m, nas mesmas áreas ou próximo (no máximo 2 a 3 km) aos locais de coleta de aranhas. Para cada localidade, a altitude, precipitação anual, precipitação nos três meses mais secos (Julho a Setembro), temperatura média anual e temperatura nos três meses mais quentes (Julho a Setembro) foram obtidas no WorldClim (Hijmans *et al.* 2009) em um círculo de 0,5 km e 2,5 km de raio com o programa ARcView 3.2a (ESRI 2001). Ainda, a presença de espécies a leste e oeste do Rio Negro e nas margens norte, sul e ilhas do Amazonas foi considerada para determinar a importância de ambos os rios na estrutura da comunidade de aranhas ao longo das várzeas do Amazonas.

Análises de dados

A riqueza e composição da araneofauna mudam ao longo da distância (ca. de 20° de longitude) (Venticinque *et al.* 2007) e as localidades amostradas foram distribuídas por quase 3000 km ao longo do rio Amazonas. Portanto, correções para evitar a auto-correlação espacial entre as amostras foram necessárias (Legendre e Fortin 1989). Na natureza, locais espacialmente próximos podem ser expostos ao longo do tempo por fenômenos naturais semelhantes (dinâmica de populações, catástrofes, clima). Desta forma, pode haver problemas de pseudo-repetição espacial, pois as amostras não representam observações independentes, ou seja, ambientes distintos cujas comunidades foram moldadas por diferentes processos ecológicos ao longo do tempo. Assim, foi utilizado o método proposto por

(Borcard *et al.* 1992) que consiste na construção de um polinômio do terceiro grau com a latitude e longitude, resultando em nove termos (Borcard *et al.* 1992). Os polinômios foram enumerados na seqüência em que aparecem os termos do algoritmo utilizado (F1 a F9), onde x é a longitude e y a latitude:

$$z = x + y + x^2 + xy + y^2 + x^3 + x^2y + xy^2 + y^3$$

A contribuição de cada termo para a variação na composição de espécies ao longo da calha do Amazonas foi testada por meio de uma Análise de Correspondência Canônica (CCA), empregando uma seleção manual das variáveis (Leps e Smilauer 2003). Para eliminar o efeito da autocorrelação espacial (Borcard *et al.* 1992; Liebhold e Gurevitch 2002; Borcard *et al.* 2004), as variáveis (termos do polinômio) selecionadas foram considerados como covariáveis em uma CCA Parcial (CCAp), onde as características ambientais foram as variáveis independentes e as abundâncias (padronizadas por esforço) das espécies nas 69 localidades foram as variáveis dependentes. Nessa análise, as variáveis independentes foram selecionadas manualmente e permitiu verificar o efeito e a contribuição de cada uma delas na presença das demais sobre a composição de espécies (Leps e Smilauer 2003). Assim, a colinearidade entre as variáveis independentes (ou covariáveis) é reduzida e somente aquelas que afetam significativamente a estrutura da araneofauna foram consideradas. Essas análises foram feitas no programa CANOCO 4.5 (ter Braak e Šmilauer 2002), pelo método de análise direta de gradiente baseado na distância entre as espécies, cuja abundância (=x) foi transformada [$\log(x+1)$] e menor peso foi considerado para as mais abundantes. Por fim, 9999 randomizações de Monte Carlo foram empregadas para calcular a significância dos modelos (Leps e Smilauer 2003).

Os efeitos das variáveis bióticas e climáticas sobre as guildas e as famílias mais abundantes de aranhas (>85% dos adultos) foram testados pela Análise Multivariada de Variância (MANOVA) no programa Systat versão 12 (Systat Software Inc. 2007). Os valores (“scores”) de cada espécie, e de sua respectiva guilda ou família, gerados pelo 1^o e 2^o eixos resultantes da CCAp foram as variáveis dependentes da MANOVA. No caso de diferenças (considerando $p < 0,05$) entre as categorias (guildas ou famílias) elas foram posteriormente comparadas uma a uma pelo teste T Quadrado de Hotelling (Wilkinson 2007). Devido à grande riqueza de aranhas na várzea (Venticinque *et al.* 2007) para observar os efeitos da paisagem e do clima sobre a composição de espécies, elas foram agrupadas em guildas e famílias. Guildas são espécies que exploram o mesmo recurso na natureza de maneira similar (Root 1967) e sete guildas foram determinadas neste estudo (Tabela 2) de acordo com Höfer e Brescovit (2001), que estudaram as aranhas de terra-firme da Amazônia Central, e segundo a compilação feita por Souza (2007). Observações pessoais sobre o comportamento e hora de coleta das espécies também foram considerados. O modo de caça (errantes ou tecedoras de teias orbiculares ou tridimensionais), período de atividade (diurno e noturno) e local de forrageamento dos adultos (solo, serrapilheira ou vegetação arbustiva) foram considerados na determinação das guildas (Tabela 2). No entanto, a divisão em guildas não é específica quanto ao parentesco (proximidade filogenética) das espécies, assim, as aranhas também foram analisadas ao nível taxonômico de família.

RESULTADOS

Utilizando coletas diurnas e noturnas padronizadas 3591 aranhas de 359 espécies, pertencentes a 147 gêneros e 33 famílias foram capturadas ao longo das várzeas da calha principal do Rio Amazonas. Onze famílias representaram 86,8% da abundância de adultos

coletados: Salticidae (657), Pisauridae (628), Araneidae (530), Pholcidae (463), Theridiidae (230), Mimetidae (185), Ctenidae (138), Thomisidae (127), Trechaleidae (111), Tetragnathidae (101) e Lycosidae (86). As mais ricas foram Salticidae (80), Araneidae (63), Theridiidae (34), Thomisidae (30), Corinnidae (23) e Ctenidae (16), totalizando 68,5% da riqueza de adultos. Ocorrências únicas (“singletons”) foram registradas para 133 espécies (38,7%) e as famílias Dipluridae, Nephilidae, Nesticidae, Philodromidae, Synotaxidae e Theridiosomatidae tiveram apenas um indivíduo coletado.

Sete dos nove termos polinomiais oriundos da decomposição da latitude e longitude (fatores espaciais) foram selecionados pela CCA (Tabela 3). Utilizando estes sete termos como covariáveis, a CCAp selecionou cinco variáveis ambientais que explicaram significativamente a variação na composição de espécies de aranhas ao longo do rio Amazonas (Tabela 4): % de lagos e ilhas em 1 km ao redor das amostras, precipitação nos 3 meses mais secos em 5 km ao redor das amostras, % de terra-firme em 1 km ao redor das amostras e a presença do Rio Negro (Tabela 5). Ou seja, a composição de espécies foi afetada pela relação entre a % de áreas alagadas (lagos, presença do Rio Negro), % de áreas secas (terra-firme e ilhas) e a precipitação nos meses mais secos (Tabela 5, Fig. 3).

A maioria das amostras se concentraram próximo ao centro do gráfico gerado pela CCAp devido a baixa correlação destas com as variáveis ambientais (Fig. 3). Entretanto, ao desconsiderar na CCAp a distância geográfica (longitude) foi observado que locais distantes um dos outros podem apresentar forte correlação com a mesma variável ambiental e o mesmo pode ser dito para amostras que estão situadas próximas umas das outras (Fig. 3). As amostras situadas juntas ao estuário (65 a 69) possuem correlações distintas quanto à % de terra-firme (1 km) e a precipitação na seca (5 km) mesmo estando próximas geograficamente. O contrário pode ser observado nas amostras 16, 17 e 18 que apesar da maior distância em relação às amostras 53, 54 e 55, tiveram em comum forte correlação com a maior % de lagos

(1 km). Ou seja, parece que as variáveis que afetaram a composição da comunidade de aranhas estiveram presentes ao longo de toda a várzea, com exceção do Rio Negro. Portanto, a grande heterogeneidade ambiental da várzea provavelmente disponibiliza uma gama de diferentes paisagens ao longo do ano devido as características da vegetação e de acordo com o flutuação do nível d`água na calha do Rio Amazonas. Assim, apesar de explicarem menos de 10% da variação na araneofauna diferenças climáticas e os tipos de paisagens exerceram um papel importante na estrutura da comunidade de aranhas da várzea do Rio Amazonas (Fig. 3, Tabelas 4 e 5).

A influência das variáveis ambientais sobre as sete guildas de aranhas não foi significativa (Pillai Trace=0,05; $F_{12,704}=1,7$; $p=0,054$) (Fig. 4). Espécies de diferentes guildas não mostraram forte correlação em relação a um determinado componente da paisagem ou devido a presença do Rio Negro. A maior correlação de indivíduos de diferentes guildas em relação a % de ilhas (1 km) ou % de lagos (1 km) mostrou que estas e demais variáveis ambientais afetaram de maneira similar as guildas de aranhas.

As espécies das 11 famílias mais abundantes de aranhas foram afetadas de maneira diferente segundo a paisagem, precipitação na seca e presença do Rio Negro (Pillai Trace = 0,14; $F_{20,506}=1,94$; $p=0,009$) (Fig. 5). Estas diferenças foram significativas entre as famílias: Tetragnathidae e Mimetidae ($T^2_{Hotelling}=8,76$; $p=0,045$), Tetragnathidae e Thomisidae ($T^2_{Hotelling}=8,74$; $p=0,022$), Lycosidae e Araneidae ($T^2_{Hotelling}=7,431$; $p=0,031$) e Pisauridae e Salticidae ($T^2_{Hotelling}= 6,29$; $p=0,031$). Algumas espécies de Tetragnathidae estão correlacionadas positivamente com a % de Lagos (1 km), muitas de Thomisidae com a precipitação na seca (5 km) e % de terra-firme e as da família Mimetidae apresentaram baixa correlação com as variáveis ambientais ao contrário das espécies de Araneidae (Fig. 5).

DISCUSSÃO

As aranhas foram coletadas no período seco (Setembro a Novembro) e a proporção entre as áreas secas e as alagadas, a presença do Rio Negro e a baixa precipitação neste período explicaram parte da variação na composição de espécies. Esses fatores foram convincentes ao explicarem mudanças na araneofauna em um ambiente que fica submerso pela água de 4 a 6 meses por ano, é entrecortado por dezenas de rios e situa-se ao longo de uma extensa planície sujeita a diferentes condições climáticas. No entanto, estes fatores explicaram quatro vezes menos as mudanças na estrutura da comunidade de aranhas do que a distância entre as localidades (longitude) (Venticinque *et al.* 2007). Ou seja, a longitude reflete indiretamente a variação da paisagem ao longo da várzea e, conseqüentemente, mudanças na araneofauna e, por exemplo, na comunidade de plantas lenhosas (DAP > 10cm) (Albernaz *et al.* 2007a). A ecologia das aranhas de várzea ainda é pouco conhecida e estudos que possam avaliar de maneira mais acurada os efeitos da vegetação sobre as aranhas em uma escala menor, mais refinada e que considerem os microhábitats presentes no sub-bosque da várzea ajudariam na interpretação dos fatores que afetam a estrutura da comunidade. Estudos demonstraram que a presença de flores, a heterogeneidade da vegetação, a complexidade (estrutura) da serrapilheira, o tipo de solo e o grau de perturbação da área, por exemplo, afetam a estrutura da comunidade de aranhas de teia e de solo e podem ser bons indicadores da paisagem e da presença de espécies em uma localidade (Bultman e Uetz 1982; Greenstone 1984; Uetz 1991; Wise 1993; Gasnier *et al.* 1995; Souza e Modena 2004; Rego *et al.* 2007).

A proporção entre áreas secas e alagadas afetou a composição de aranhas e provavelmente uma mesma localidade abriga diferentes taxocenoses em um curto período de tempo de acordo com o grau de inundação local e do entorno. Ambientes antes inóspitos para algumas espécies que habitam áreas mais secas podem se tornar propícios para o estabelecimento das mesmas na medida em que o nível da água diminui e mais ambientes

secos vão ressurgindo. Logo, ao desconsiderar a distância (longitude) entre as amostras não foi observada uma estruturação da comunidade de aranhas de acordo com a distância entre os locais de coleta como constatado por Venticinque et al. (2007). Além disso, a maioria das aranhas da várzea parece ser generalista quanto aos habitats presentes em florestas sujeitas ao alagamento e são adaptadas às flutuações no nível d'água (Adis *et al.* 1984; Adis 1997; Höfer 1997). Esta ausência de padrão longitudinal indica que diferentes espécies de aranhas e suas respectivas guildas habitam locais similares mesmo que distantes entre eles devido à influência das variáveis climáticas e cheias sobre a paisagem. Muitas espécies estão distribuídas ao longo de quase toda a várzea ou tiveram indivíduos coletados a grandes distâncias na calha do Rio Amazonas (excluindo as ocorrências únicas) (Venticinque *et al.* 2007). Mesmo as espécies com uma maior especificidade quanto a um tipo de microhabitat, podem ser encontradas ao longo do ano em diferentes áreas de acordo com o grau de inundação local. Habitats distintos como restingas altas, baixas, campos úmidos, chavascals (lagos com vegetação flutuante), “canos” (canais que ligam lagos aos rios) e outras paisagens ocorrem pontualmente ao longo da várzea dada a sua grande extensão (Pires e Prance 1985; Ayres 1995; Worbes 1997; Forsberg 2000). Por esta razão, é provável que até espécies com maior especificidade quanto ao habitat também apresentaram uma grande amplitude de distribuição por estarem em ambientes similares, porém distantes entre eles.

As guildas de aranhas contemplam os fatores comportamentais dos indivíduos, mas não a paisagem e, novamente, a disponibilidade de habitats secos e alagados na várzea pareceu ser determinante para famílias de espécies mais abundantes ao longo da calha do Rio Amazonas. O fato de aranhas de diferentes guildas se estabelecerem ao longo da várzea não surpreende, pois as florestas alagadas ao longo do Rio Amazonas não são inundadas com a mesma intensidade em um mesmo período. Aranhas são predadoras generalistas (Riechert e Harp 1987; Wise 1993) e alimento parece não ser um fator limitante ao menos na terra-firme

(Gasnier *et al.* 1995), assim, elas têm uma alta capacidade de ocuparem novos ambientes (Gillespie e Roderick 2002; Vandergast *et al.* 2004) independente do seu modo de caça, período de atividade ou formato de suas teias (orbicular ou tridimensional). Logo, foi notório que os efeitos das variáveis ambientais foram distintos entre aranhas de famílias cujas espécies vivem próximas a corpos d'água e são na maioria semi-aquáticas (Tetragnathidae, Pisauridae e Lycosidae) e aquelas que habitam ambientes predominantemente terrestres (Mimetidae, Thomisidae, Araneidae e Salticidae).

Algumas aranhas se dispersam ao longo da várzea em banco de macrófitas, um método eficiente visto que muitas espécies conseguem alcançar longas distâncias sem gastar energia e promovem o fluxo gênico da população (Höfer 1997; Schiesari *et al.* 2003).

Durante a viagem no Amazonas foram coletadas aranhas em bancos de macrófitas que não foram incluídas nas análises deste estudo, pois não houve padronização do esforço de coleta. Foi interessante observar que algumas aranhas têm um grande potencial de dispersão (maior distância entre dois bancos de macrófitas nos quais a mesma espécie foi observada). Das 32 espécies observadas de 14 famílias, *Alpaida veniliae* (Araneidae) pode se dispersar por 1909 km (amostra 3 a 20), *Thaumasia* sp.2 (Pisauridae) 1689 km (amostra 3 a 18) e *Tetragnatha* sp.3 (Tetragnathidae) 1487 km (amostra 10 a 26) ao longo da calha do Rio Amazonas.

Portanto, a capacidade de dispersão das espécies na várzea é essencial para a sobrevivência dos indivíduos e para o fluxo gênico das populações e deve ser considerado em uma região entrecortada por grandes rios. Algumas espécies das famílias Salticidae e Pholcidae (*Metagonia* sp. e *Mesabolivar aurantiacus*) migram para a copa das árvores durante a cheia outras mais ágeis como aranhas das famílias Lycosidae, *Thaumasia* e Tetragnathidae são capazes de se deslocar pela superfície da água. Os indivíduos de *M. aurantiacus* também são capazes de andar sobre a água até um abrigo, mas não são tão velozes assim como os membros da família Tetragnathidae e, na água, se tornam presas fáceis para peixes (*obs.*

pers.). Portanto, uma mesma localidade pode abrigar indivíduos que permaneceram isolados na vegetação como os das famílias Thomisidae, Salticidae, Theridiidae, Pholcidae, Oxyopidae, Araneidae, Mimetidae, Anyphaenidae, Corinnidae, aranhas oriundas de outras localidades que se dispersaram caminhando sobre corpos d'água como a da família Lycosidae e Tetragnathidae, espécies errantes de Ctenidae e Trechaleidae, que inclusive, podem ter vindo da terra-firme após a drenagem da várzea ou via balonismo (dispersão pelo vento) como algumas aranhas das famílias Araneidae, Tetragnathidae e Pisauridae (*Thaumasia annulipes* ou *Thaumasia* sp.1, a espécie mais abundante desse estudo, ver Capítulos 1 e 3). Isto aponta que a estrutura da araneofauna da várzea é afetada pelo regime de cheia dos rios e a ocorrência das espécies ao longo da várzea dependem do modo como elas se dispersam e da disponibilidade de ambientes secos e abrigos ao longo do rio Amazonas.

Provavelmente, algumas espécies são encontradas apenas na várzea ou têm maior ocorrência na várzea do que em áreas não sujeitas a inundações. Entre as aranhas errantes, duas espécies de *Phoneutria* (Ctenidae) foram observadas na várzea e, *P. boliviensis* foi a mais abundante, porém esta espécie ainda não foi registrada em terra-firme ao contrário de *P. reidyi*, cuja abundância em 56 km de floresta não-alagada foi similar a observada em quase 3000 km de várzea. Por outro lado, a ocorrência de *P. fera* só foi registrada em terra-firme (Borges e Brescovit 1996; Höfer 1997; Rego *et al.* 2005; Gasnier *et al.* no prelo; Rego *et al.* no prelo). Nesta mesma família, *Ctenus maculisternis* parece ocorrer somente nas florestas alagadas enquanto *C. inaja* e *C. villasboasi* foram registradas também na terra-firme (Höfer e Brescovit 2001; Rego *et al.* 2007; Rego *et al.* no prelo). Isto indica que aranhas que vivem na terra-firme podem expandir as suas distribuições ao ocupar locais que antes se encontravam alagadas. Certamente, a chegada de espécies oriundas da terra-firme afeta a composição de espécies da várzea ao longo do ano. Alguns mamíferos terrestres como cutias, antas, suçuaranas e primatas fazem uso de habitats secos da várzea antes inundados pelos rios

(Haugaasen e Peres 2005). Portanto, é provável que a composição da araneofauna durante os períodos de seca seja mais afetada pela presença de espécies oriundas da terra-firme e mostra a importância da determinação da proporção de áreas secas e alagadas já que a inundação afeta a disponibilidade e o uso de habitats pelas aranhas da várzea sejam elas errantes ou de teia (Höfer 1997). Entretanto, apesar da presença de espécies de terra-firme, as aranhas da várzea parecem não ser um subgrupo deste ambiente, por apresentarem espécies diferentes daquelas encontradas com maior frequência nas áreas não-alagadas (Höfer 1990, 1997).

A precipitação no período de seca durante os três meses mais secos pode ter afetado indiretamente a composição de espécies. Apesar do nível d'água na calha do Amazonas não ser controlado pelas chuvas elas influenciam o grau de alagamento em determinadas áreas, podendo formar poças ou pequenos lagos temporários e na ausência de chuvas pode haver maior disponibilidade de habitats secos (Sioli 1984; Salati 1985; Mertes *et al.* 1995; Worbes 1997).

O local mais seco ao longo da calha do Amazonas se encontra na região central do estado do Pará (Hijmans *et al.* 2009) (Fig. 1) e, nesta localidade entre os municípios de Juruti e Almeirim (sítios 18 a 23) foram observados 60% dos adultos de *Rishaschia* sp. (Salticidae sp.1, Salticidae). Assim, esta espécie errante que vive na vegetação arbustiva parece preferir ambientes mais secos, com exceção de dois indivíduos, os demais foram observados na região de menor precipitação ao longo da calha do Amazonas (sítios 13 a 23) (Fig. 1). Nos ambientes secos, na região Central do Pará o sub-bosque é denso, a vegetação de lenhosas é baixa (10m), seca, possui poucas folhas e há muitos cipós em relação às florestas do Alto Amazonas, aonde o sub-bosque é limpo e as lenhosas mais altas (35 a 40m). Portanto é possível que algumas aranhas tenham preferência quanto a um determinado tipo de ambiente e microclima, porém este é um padrão que não ocorre na maioria das espécies da comunidade por elas estarem espalhadas ao longo de grandes extensões da várzea do Rio Amazonas.

Contudo, é evidente que assim como outros animais de sangue frio o microclima é determinante para a ocorrência e o metabolismo das aranhas, apesar de algumas espécies apresentam uma alta tolerância às variações climáticas (Wise 1993; Foelix 1996).

Existem poucos estudos sobre a influência dos rios Amazônicos nas comunidades de invertebrados terrestres da várzea (Bates 1944; Majer e Delabie 1994; Adis 1997; Adis e Messner 1997; Hall e Harvey 2002; Vasconcelos 2007; Venticinque *et al.* 2007). No entanto, Hall e Harvey (2002) mostraram que os rios amazônicos, entre eles, o Negro, exerceram um importante papel como barreiras no isolamento e especiação alopátrica das borboletas do gênero *Charis* (Riodinidae). Entre as 110 espécies de aranhas com mais de dois indivíduos coletados na várzea do rio Amazonas, 58% delas foram observadas apenas a Oeste do Rio Negro, onde a riqueza de espécies foi maior (Venticinque *et al.* 2007). Entre as 133 ocorrências únicas, metade delas ocorreu em apenas uma das margens do rio Negro. Entretanto, é fato que o número de espécies únicas diminui de Oeste para Leste do Rio Amazonas (Venticinque *et al.* 2007), assim como a riqueza de outros taxa como formigas (Vasconcelos 2007) e aves (Cohn-Haft *et al.* 2007). Este padrão de mudanças na comunidade de aranhas parece ser devido à proximidade do Alto Amazonas com os Andes, uma região geologicamente mais recente, sujeitas a intensos processos erosivos e que levaram ao aparecimento de ambientes diferentes daquelas encontradas no Médio e Baixo Amazonas, onde a deposição de sedimentos é grande e o ambiente é geologicamente mais estável (Kubitzki 1989; Haffer 1997; Irion *et al.* 1997; Junk 1997; Hooghiemstra e van der Hammen 1998; Nores 1999; Moritz *et al.* 2000; Vital e Stattegger 2000; Costa *et al.* 2001; Haffer 2001; Mörner *et al.* 2001; Aleixo 2004; Hayes e Sewlal 2004; Bonaccorso *et al.* 2006; Wesselingh *et al.* 2006; Cohn-Haft *et al.* 2007; Rossetti *et al.* 2007). Por estas razões, além do isolamento causado pelo Rio Negro para a dispersão de algumas espécies de aranhas, a oeste do mesmo, as várzeas abrigam um maior número de espécies e isto reflete na estrutura

da comunidade de aranhas antes ao longo da várzea. Também é necessário considerar que logo a Leste do Rio Negro, o Rio Madeira lança no Amazonas grandes quantidades de sedimentos, assim esta região possui características muito peculiares por ser inundada pelos seus dois maiores afluentes em volume d'água. Na região de Manaus, situada nesta área foram observadas as maiores amplitude verticais de inundação (15m). (Junk 1983; Irion *et al.* 1997; Junk 1997). Isto pode ter afetado a composição de espécies do local, pois as florestas do baixo Amazonas são mais secas, mais alteradas pelo homem e, portanto, ambientes diferentes dos encontrados no Alto Amazonas (Albernaz *et al.* 2007a). Acima do Rio Negro, as áreas de várzea ao longo do rio Amazonas são mais densas (Albernaz *et al.* 2007a) devido a maior precipitação (Junk 1997; Hijmans *et al.* 2009), menos alteradas pela ação humana e, por isto, abrigam espécies de aranhas diferentes das encontradas após a o Rio Negro. Além disso, a presença de ocorrências únicas certamente afetou a composição de espécies.

No estuário a composição de espécies é diferente daquela encontrada nas demais regiões da várzea (Venticinque *et al.* 2007). As oscilações diárias causadas pelas marés tornam esta região muito dinâmica quanto à presença de habitats secos e alagadas em um único dia. As aranhas de solo se abrigam na vegetação ou são obrigadas a viver em locais que permaneçam secos durante o maior tempo possível. Em igapós, como o do Lago Januacá, próximo à Manaus, indivíduos das famílias Pholcidae, Salticidae e Araneidae foram observados vivendo sobre a copa das árvores durante o período de cheia, fato relatado por Höfer (1997). Muitas aranhas de teia e também opilões (Opiliones) geralmente vivem sobre palmeiras devido à grande abundância e densidade destas árvores no estuário. Não foram observadas espécies com uma distribuição restrita ao estuário e a maior abundância registrada para uma espécie foi de quatro indivíduos (*C. inaja*). Portanto, a baixa abundância de espécies reforça a hipótese de que a fauna de aranhas do estuário mude rapidamente ao longo do ano e até mesmo ao longo do dia.

Nos inventários rápidos realizados em florestas tropicais, em um curto período de tempo e em uma grande distância geográfica é normal coletar muitas espécies de aranhas uma única vez enquanto adultas (Coddington *et al.* 1991; Coddington *et al.* 2009). O alto número de ocorrências únicas e a presença de poucas espécies descritas demonstraram que ainda temos muito aprender sobre a diversidade da araneofauna das várzeas amazônicas. A determinação dos fatores que afetaram a estrutura da comunidade de aranhas ao longo das florestas alagadas do Rio Amazonas é difícil devido às grandes dimensões espaciais da várzea, sua diversidade de paisagens e pela dinâmica dos ambientes nos períodos de seca e cheia. Todavia, as evidências de que a estrutura da comunidade de aranhas ao longo do Rio Amazonas é afetada e moldada pelas cheias anuais em um ambiente onde a dinâmica dos rios determina a heterogeneidade e a disponibilidade de habitats foram fortes e fornecem pistas para o conhecimento e estudo dos fatores que afetam a estrutura da comunidade de aranhas das florestas alagadas.

REFERÊNCIAS

- Adis, J. 1997. Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* (ed. W. J. Junk), pp.299-317. Verlag, Berlin.
- Adis, J. e Junk, W. J. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*, **47**, 711-731.
- Adis, J., Lubin, Y. D. e Montgomery, G. G. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and Terra Firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the Pyrethrum-Fogging Technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **19**, 223-236.

- Adis, J. e Messner, B. 1997. Adaptations to life under water: tiger beetles and millipedes. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.319-330. Springer, Berlin.
- Albernaz, A. L., Moreira, M. P., Ramos, J., Assunção, P. A. e Franciscan, C. H. 2007a. Contribuição ao conhecimento da distribuição de árvores. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.77-92. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Albernaz, A. L. K. M., Pressey, R. L. e Watts, M. 2007b. Planejamento Sistemático para a Conservação da Várzea. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.327-347. IBAMA/PROVARZEA, Manaus.
- Aleixo, A. 2004. Historical diversification of a Terra-firme forest bird superspecies: a phylogeographic perspective on the role of different hypotheses of Amazonian diversification. *Evolution*, **58**, 1303-1317.
- Almeida, S. S., Amaral, D. D. e Silva, A. S. L. 2004. Análise florística e estrutura de florestas de várzea no estuário Amazônico. *Acta Amazonica*, **34**, 513-524.
- Ayres, J. M. 1995. *As Matas de Várzea do Mamirauá*, 2nd edn. Sociedade Civil Mamirauá/CNPq/PTU, Rio de Janeiro.
- Bates, H. W. 1944. *O Naturalista no Rio Amazonas*. Editora Nacional, São Paulo.
- Bonaccorso, E., Koch, I. e Peterson, A. T. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity e Distributions*, **12**, 157-164.
- 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.
- Borcard, D., Legendre, P. e Drapeau, P. 1992. Partialling out the Spatial Component of Ecological Variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.

- Borges, S. H. e Brescovit, A. D. 1996. Inventário preliminar da aracnofauna (Araneae) de duas localidades na Amazônia Ocidental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, sér. zool.*, **12**, 9-21.
- Brescovit, A. D., Bonaldo, A. B., Bertani, R. e Rheims, C. A. 2003. Araneae. *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. (ed. J. Adis), pp.303-343. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Bultman, T. L. e Uetz, G. W. 1982. Community structure of forest floor spiders following litter manipulation. *Oecologia*, **55**, 34-41.
- Capparella, A. P. 1991. Neotropical avian diversity and riverine barriers. *Acta Congressus Internationalis Ornithologici*. pp.307-316.
- Coddington, J. A., Agnarsson, I., Miller, J. A., Kuntner, M. e Hormiga, G. 2009. Undersampling bias: the null hypothesis for singleton species in tropical arthropod biodiversity surveys. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 573–584.
- Coddington, J. A., Griswold, C. E., Silva Dávila, D., Peñaranda, E. e Larcher, S. F. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. *The unity of evolutionary biology: proceedings of the fourth International Congress of Systematic and Evolutionary Biology*. (ed. E. C. Dudley), pp.44-60. Dioscorides Press, Portland.
- Cohn-Haft, M., Naka, L. N. e Fernandes, A. M. 2007. Padrões de distribuição da avifauna da várzea dos rios Solimões-Amazonas. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.287-324. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Colli, G. R. 2005. As origens e a diversificação da herpetofauna do Cerrado. *Cerrado: Ecologia, Biodiversidade e Conservação*. (ed. A. Scariot, J. C. Souza-Silva e J. M. Felfili), pp.247-264. Ministério do Meio Ambiente, Brasília.
- Comstock, J. H. 1948. *The Spider Book*, 2nd edn. Comstock Publishing, Ithaca, New York.

- Costa, J. B. S., Bemerguy, R. L., Hasui, Y. e Borges, M. D. 2001. Tectonics and paleogeography along the Amazon river. *Journal of South American Earth Sciences*, **14**, 335-347.
- ESRI. 2001. ArcView GIS, Version 3.2a. Environmental Systems Research Institute Limited (ESRI), Redlands, California.
- Fernandes, C. C., Podos, J., Lundberg, J. G. e Meet, W. R. 2004. Amazonian Ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science*, **305**, 1960-1962.
- Ferreira, C., Piedade, M. T. F., Parolin, P. e Barbosa, K. M. 2005. Tolerance of *Himatanthus sucuuba* Wood.(Apocynaceae) to the flooding regime in the Central Amazonian. *Acta Botanica Brasilica*, **19**, 425-429.
- Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*, 2 edition edn. Oxford University Press, New York.
- Forsberg, B. R. 2000. Estudo Matriz para o Projeto “Manejo Sustentável dos Recursos Naturais da Várzea”. Relatório Final. Manaus.
- Furch, K. e Junk, W. J. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.69-108. Verlag, Berlin.
- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., da Silva, M. N. F., Bogart, J. P., Loughheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S. e Boag, P. T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 13672-13677.
- Gascon, C. e Smith, M. L. 2004. Where rivers meet. *Science*, **305**, 1922-1923.
- Gasnier, T. R., Höfer, H. e Brescovit, A. D. 1995. Factors affecting the “activity density” of spiders on tree trunks in Amazonian Rainforest. *Ecotropica*, **1**, 69-77.
- Gasnier, T. R., Höfer, H., Torres-Sanchez, M. P. e Azevedo, C. No prelo. História natural de algumas espécies de aranhas das famílias Ctenidae, Pisauridae e Lycosidae na Reserva

- Ducke: bases para um modelo integrado de coexistência. *A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Adolpho Ducke: estado atual do conhecimento taxonômico e biológico.* (ed. C. R. V. Fonseca, C. Magalhães, J. A. Rafael e E. Franklin). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brasil.
- Gillespie, R. G. e Roderick, G. K. 2002. Arthropods on islands: Evolution and conservation. *Annual Review of Entomology*, **47**, 595-632.
- Greenstone, M. H. 1984. Determinants of web spider species-diversity - vegetation structural diversity vs prey availability. *Oecologia*, **62**, 299-304.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 451-476.
- Haffer, J. 2001. Hypothesis to explain the origin of species in Amazonia. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia.* (ed. I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren e M. A. D'Incao), pp.45-118. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Hall, J. P. W. e Harvey, D. J. 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riordinid butterflies. *Evolution*, **56**, 1489-1497.
- Haugaasen, T. e Peres, C. A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 133-145.
- Haugaasen, T. e Peres, C. A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purus region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, **36**, 25-35.
- Hayes, F. E. e Sewlal, J. A. N. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, hábitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, **31**, 1809-1818.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. e Parra, J. 2009. WorldClim. Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley.

- Höfer, H. 1990. The spider community (Araneae) of a Central Amazonian blackwater inundation forest (igapó). *Acta Zoologica Fennica*, **190**, 173-179.
- Höfer, H. 1997. The spider communities. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.373-384. Springer, Berlin.
- Höfer, H. e Brescovit, A. D. 2001. Species and guild structure of Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Andrias*, **15**, 99-119.
- Hooghiemstra, H. e van der Hammen, T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews*, **44**, 147-183.
- Horne, A. J. e Goldman, C. R. 1994. *Limnology*, 2nd edn. McCraw-Hill, Inc, New York.
- Irion, G., Junk, W., J. e Mello, J. A. S. N. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.23-46. Springer, Berlin.
- Junk, W. J. 1983. As águas da região Amazônica. *Amazônia: Desenvolvimento, Integração e Ecologia*. (ed. E. Salati, H. Schubart, W. J. Junk e A. R. Oliveira), pp.45-100. Ed. Brasiliense/CNPq, São Paulo.
- Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.3-22. Springer, Berlin.
- Junk, W. J. e Piedade, M. T. F. 1993. Biomass and primary-production of herbaceous plant-communities in the Amazon floodplain. *Hydrobiologia*, **263**, 155-162.
- Junk, W. J. e Robertson, B. A. 1997. Aquatic invertebrates. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.279-298. Springer, Berlin.

- Junk, W. J. e Silva, V. M. F. 1997. Mammals, Reptiles and Amphibians. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.409-418. Springer, Berlin.
- Kubitzki, K. 1989. The ecogeographical differentiation of Amazonian inundation forests. *Plant Systematics and Evolution*, **162**, 285-304.
- Laurance, W. F., Albernaz, A. K. M., Fearnside, P. M., Vasconcelos, H. L. e Ferreira, L. V. 2004. Deforestation in Amazonia. *Science*, **304**, 1109-1109.
- Legendre, P. e Fortin, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Leps, J. e Smilauer, P. 2003. *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Liebhold, A. M. e Gurevitch, J. 2002. Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*, **25**, 553-557.
- Lougheed, S. C., Gascon, C., Jones, D. A., Bogart, J. P. e Boag, P. T. 1999. Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**, 1829-1835.
- Majer, J. D. e Delabie, J. H. C. 1994. Comparison of the ant communities of annually inundated and Terra-Firme forests at Trombetas in the Brazilian Amazon. *Insectes Sociaux*, **41**, 343-359.
- Matocq, M. D., Patton, J. L. e da Silva, M. N. F. 2000. Population genetic structure of two ecologically distinct Amazonian spiny rats: separating history and current ecology. *Evolution*, **54**, 1423-1432.
- Mertes, L. A. K., Daniel, D. L., Melack, J. M., Nelson, B., Martinelli, L. A. e Forsberg, B. R. 1995. Spatial Patterns of Hydrology, Geomorphology, and Vegetation on the Floodplain

- of the Amazon River in Brazil from a Remote-Sensing Perspective. *Geomorphology*, **13**, 215-232.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. e Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 533-563.
- Mörner, N. A., Rossetti, D. F. e Toledo, P. M. 2001. The Amazonian rainforest: only some 6-5 million years old. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren e M. A. D'Incao), pp.3-18. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Nepstad, D. 1999. Soil and River Dynamics: Introduction. *Várzea: Diversity, Development, and Conservation in Amazonia's Whitewater Floodplains*. (ed. C. Padoch, J. M. Ayres, M. Pinedo-Vasquez & A. Henderson), pp.407. The New York Botanical Garden Press, New York.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, **26**, 475-485.
- Orr, M. R. e Smith, T. B. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology e Evolution*, **13**, 502-506.
- Parolin, P., De Simone, O., Haase, K., Waldhoff, D., Rottenberger, S., Kuhn, U., Kesselmeier, J., Kleiss, B., Schmidt, W., Piedade, M. T. F. e Junk, W. J. 2004. Central Amazonian floodplain forests: tree adaptations in a pulsing system. *Botanical Review*, **70**, 357-380.
- Patton, J. L. e Da Silva, M. N. F. 2001. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian Mammals. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren e M. A. D'Incao), pp.139-164. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.

- Peres, C. A. 1997. Primate community structure at twenty Western Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, **13**, 381-405.
- Pires, J. M. e Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *Key Environments: Amazonia*. (ed. G. T. Prance & T. E. Lovejoy), pp.109-145. Pergamon Press, Oxford.
- Raizer, J. e Amaral, M. E. C. 2001. Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages? *Journal of Arachnology*, **29**, 227-237.
- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M. e Brescovit, A. D. 2005. Densidades de aranhas errantes (Ctenidae e Sparassidae, Araneae) em uma floresta fragmentada. *Biota Neotropica*. Published at:
<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n1a/pt/abstract?article+BN002051a2005>.
- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M. e Brescovit, A. D. 2007. Effects of forest fragmentation on four *Ctenus* spider populations (Araneae: Ctenidae) in central Amazonia, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **42**, 137 - 144.
- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M., Brescovit, A. D., Rheims., C. A. e Albernaz, A. L. M. K. No prelo. A contribution to the knowledge of the spider fauna (Arachnida: Araneae) of the floodplain forests of the main Amazon River channel. *Revista Ibérica de Aracnología*.
- Riechert, S. E. e Harp, J. M. 1987. Nutritional ecology of spiders. *Nutritional Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates*. (ed. F. S. Jr. & J. G. Rodriguez), pp.645–672. John Wiley e Sons, Chinchester, New York.
- Root, R. B. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. *Ecological Monographs*, **97**, 317-350.
- Rossetti, D. F., Góes, A. M., Toledo, P. M., Santos-Junior, A. E. A. e Paz, J. D. S. 2007. Reconstrução de paisagens pós-Miocênicas da Amazônia Brasileira. *Conservação da*

- Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas.* (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.29-64. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Salati, E. 1985. The climatology and hidrology of Amazonia. *Key Environments: Amazonia.* (ed. G. T. Prance & T. E. Lovejoy), pp.18-48. Pergamon Press, Oxford.
- Schiesari, L., Zuanon, J., Azevedo-Ramos, C., Garcia, M., Gordo, M., Messias, M. e Vieira, E. M. 2003. Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimoes River, Central Amazon. *Journal of Tropical Ecology*, **19**, 333-336.
- Shochat, E., Stefanov, W. L., Whitehouse, M. E. A. e Faeth, S. H. 2004. Urbanization and spider diversity: Influences of human modification of hábitat structure and productivity. *Ecological Applications*, **14**, 268-280.
- Silva, D. 1996. Species composition and community structure of peruvian raiforest spiders: a case study from seasonally inundated forest along the Samiria river. *Revue Suisse de Zoologie*, **vol. hors serie**, 597-610.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty River and its Basin.* (ed. H. Sioli), pp.127-165. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Smith, T. B., Wayne, R. K., Girman, D. J. e Bruford, M. W. 1997. A role for ecotones in generating rainforest biodiversity. *Science*, **276**, 1855-1857.
- Souza, A. L. T. 2007. Influência da estrutura do hábitat na abundância e diversidade de aranhas. *Ecologia e Comportamento de Aranhas.* (ed. M. O. Gonzaga, A. J. Santos e H. F. Japyassú), pp.25-44. Editora Interciência, Rio de Janeiro.
- Souza, A. L. T. e Modena, E. S. 2004. Distribution of spiders on different types of inflorescences in the Brazilian Pantanal. *The Journal of Arachnology*, **2**, 345-348.
- Systat Software Inc. 2007. SYSTAT 12 statistics. San Jose, USA.

- ter Braak, C. J. F. e Šmilauer, P. 2002. CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Microcomputer Power, Ithaca NY, USA.
- Tuomisto, H., Ruokolainen, K., Poulsen, A. D., Moran, R. C., Quintana, C., Canas, G. e Celi, J. 2002. Distribution and diversity of Pteridophytes and Melastomataceae along edaphic gradients in Yasuni National Park, Ecuadorian Amazonia. *Biotropica*, **34**, 516-533.
- Uetz, G. W. 1976. Gradient analysis of spider communities in a streamside forest. *Oecologia*, **22**, 373-385.
- Uetz, G. W. 1991. Habitat structure and spider foraging. *Habitat Structure: the Physical Arrangement of Objects in Space*. (ed. S. S. Bell, E. D. McCoy & H. R. Mushinsky), pp.235-348. Chapman and Hall, London.
- Vandergast, A. G., Gillespie, R. G. e Roderick, G. K. 2004. Influence of volcanic activity on the population genetic structure of Hawaiian Tetragnatha spiders: fragmentation, rapid population growth and the potential for accelerated evolution. *Molecular Ecology*, **13**, 1729-1743.
- Vanzolini, P. E. e Williams, E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **34**, 251-256.
- Vasconcelos, H. L. 2007. Padrões de distribuição de formigas na várzea Amazônica. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.153-178. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Venticinque, E. M., Rego, F. N. A. A., Brescovit, A. D., Rheims, C. A. e Ruiz, G. R. S. 2007. A Araneofauna (Arachnida, Araneae) das Várzeas do Rio Amazonas: Padrões de Distribuição e Estado do Conhecimento Atual. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. A. L. K. M. Albernaz), pp.179-198. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.

- Vital, H. e Stattegger, K. 2000. Lowermost Amazon River: evidence of late Quaternary sea-level fluctuations in a complex hydrodynamic system. *Quaternary International*, **72**, 53-60.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, M. C., Guerrero, J., Räsänen, M. E., Pittmann, L. R. e Salo, J. 2006. The stratigraphy and regional structure of Miocene deposits in western Amazonia (Peru, Colombia and Brazil), with implications for late Neogene landscape evolution. *Scripta Geologica*, **133**, 291-322.
- Wilkinson, L. 2007. *SYSTAT: The System for Statistics. Version 12*. Evanston, USA.
- Wilson, E. O. 1998. The current state of biological diversity. *Biodiversity*. (ed. E. O. Wilson), pp.3-18. National Academy Press, Washington, D.C.
- Wise, D. H. 1993. *Spiders in Ecological Webs*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wittmann, F. e Junk, W. J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography*, **30**, 1533-1544.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J. C., Motzer, T., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Queiroz, H. L. e Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, **33**, 1334-1347.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. W. J. Junk), pp.223-266. Springer, Berlin.

FIGURAS, TABELAS E LEGENDAS

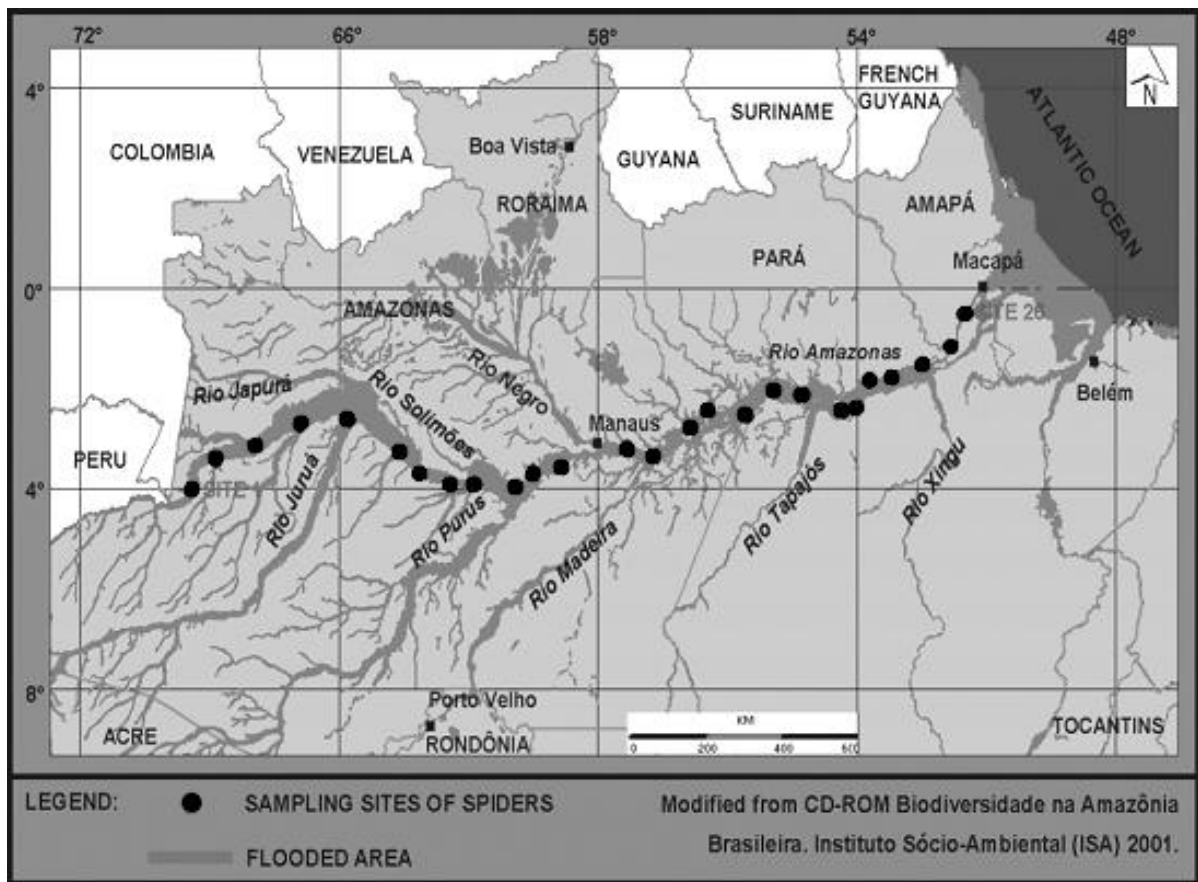


Figura 1. Sítios de coleta de aranhas da várzea ao longo da calha principal do Rio Amazonas, Brasil. Em cada sítio de amostragem as aranhas foram coletadas em parcelas (de 4 a 8 por sítio) onde ao menos duas delas também foram amostradas durante a noite, totalizando 69 parcelas ou amostras (N=69). Estas são as comunidades onde o barco ficou fundeado e de onde saíram as expedições para a captura de aranhas: Sítio 1, São Paulo de Olivença, Palmares (-4.014, -69.464); Sítio 2, São Paulo de Olivença, Bonsucesso (-3.433, -68.856), Sítio 3, Santo Antônio do Içá, Presidente Vargas (-3.118, -67.966); Sítio 4, Jutai, São Raimundo (-2.72, -66.916); Sítio 5, Juruá, Tamaniquá (-2.615, -65.766); Sítio 6, Tefé, São Francisco do Capivara (-3.278, -64.626); Sítio 7, Tefé, São João do Catuá (-3.689, -64.154);

Sítio 8, Coari, São Francisco do Laranjal (-3.892, -63.429); Sítio 9, Coari, Trocaris (-3.89, -62.842); Sítio 10, Codajás, Urucurizinho (-3.946, -61.957); Sítio 11, Anamá, Nova Esperança (-3.663, -61.505); Sítio 12, Manacapuru, Vila do Jacaré (-3.575, -60.817); Sítio 13, Itacoatiara, Nossa Senhora do Perpétuo Socorro (-3.149, -59.343); Sítio 14, Itacoatiara, São José (-3.32, -58.743); Sítio 15, Urucurituba, Nossa Senhora de Fátima (-2.423, -57.517); Sítio 16, Urucará, Lírio do Vale (-2.545, -56.523); Sítio 17, Parintins, Menino Deus (-2.065, -55.963). Pará: Sítio 18, Juruti, Recreio (-2.479, -54.311); Sítio 19, Óbidos, Januária (-2.113, -55.256); Sítio 20, Santarém, Santana (-2.382, -54.076); Sítio 21, Prainha, Curuauna (-1.86, -53.712); Sítio 22, Prainha, Fazenda JK (-1.746, -53.22); Sítio 23, Almeirim, Paranaquara (-1.486, -52.48); Sítio 24, Almeirim, Arumanduba (-1.164, -51.8); Sítio 25, Gurupá, São José (-1.204, -51.783). Amapá, Sítio 26, Mazagão, Maranata (-0.521, -51.565).

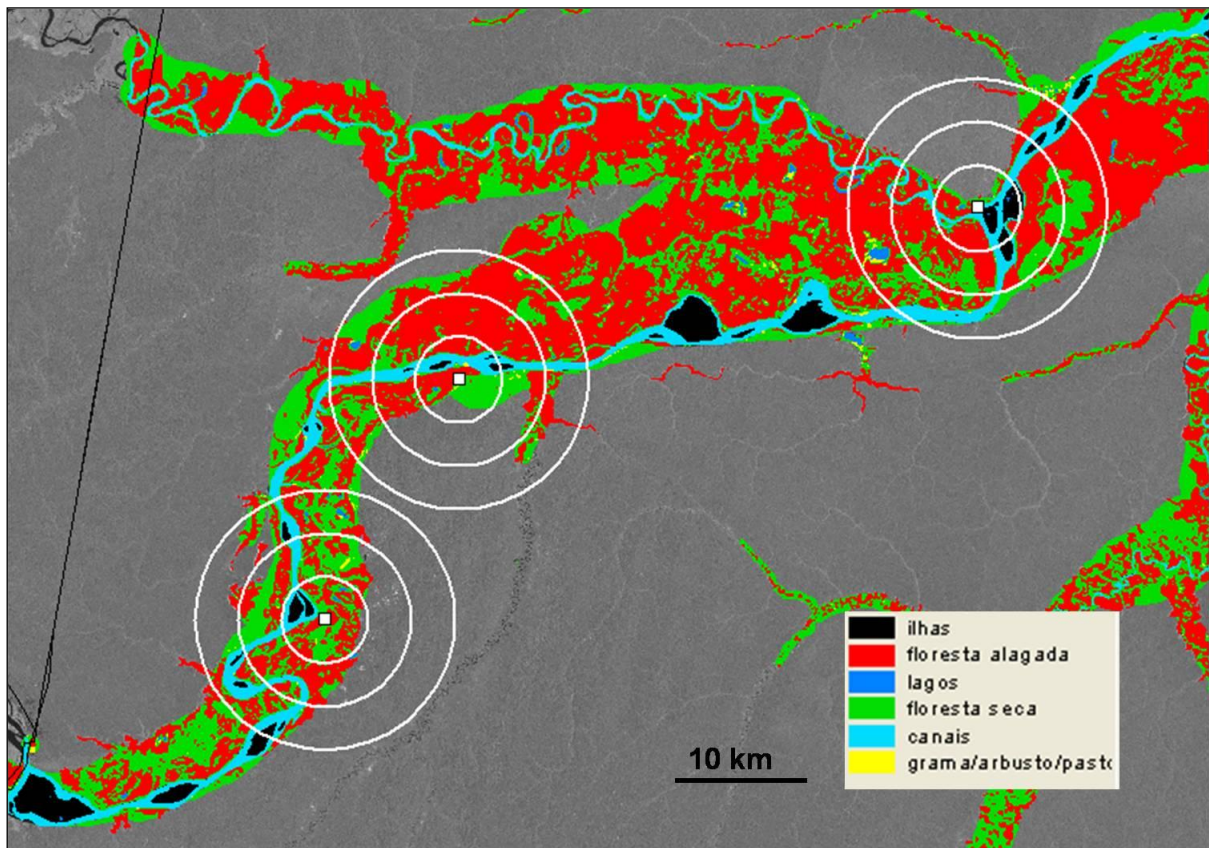


Figura 2. Classificação da paisagem da várzea do Rio Amazonas segundo Forsberg (2000). A % das paisagens presentes em 5 e 10 km (1^o e 2^o círculos ou “*buffers*”, respectivamente) ao redor das amostras (quadrados) foram calculadas.

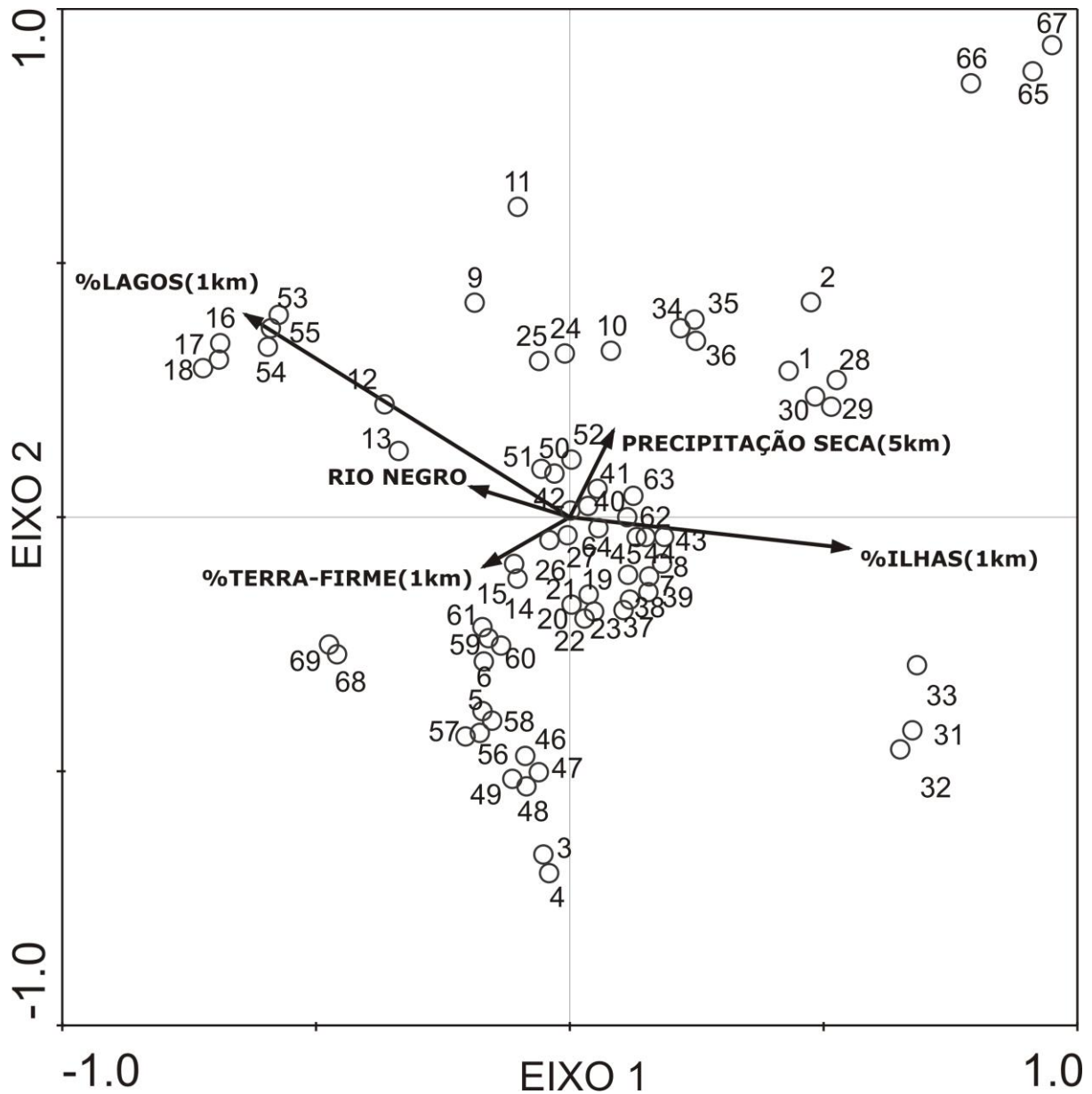


Figura 3. Correlações entre as variáveis ambientais e a composição de espécies de aranhas nas amostras ao longo do Rio Amazonas de acordo com o 1º e 2º pares de variáveis canônicas. A correlação entre as variáveis ambientais e as espécies de aranhas foram significativas segundo o 1º eixo ($F=1,746$; $p=0,002$) e entre ele os outros quatro eixos canônicos gerados pela CCAp ($F=1,242$; $p=0,0004$). As variáveis ambientais explicaram 9,9% da variação na composição de espécies, independentemente da distância geográfica, na

qual 30,34% dela está representada na 1ª variável canônica (Eigenvalue = 0,169) e 21,4% na 2ª (Eigenvalue = 0,119), cuja correlação com as variáveis ambientais não foi significativa ($F=1,259$; $p=0,344$). Os números em ordem crescente indicam as amostras no sentido Oeste-Leste do Rio Amazonas (Fig. 1). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor das amostras no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”).

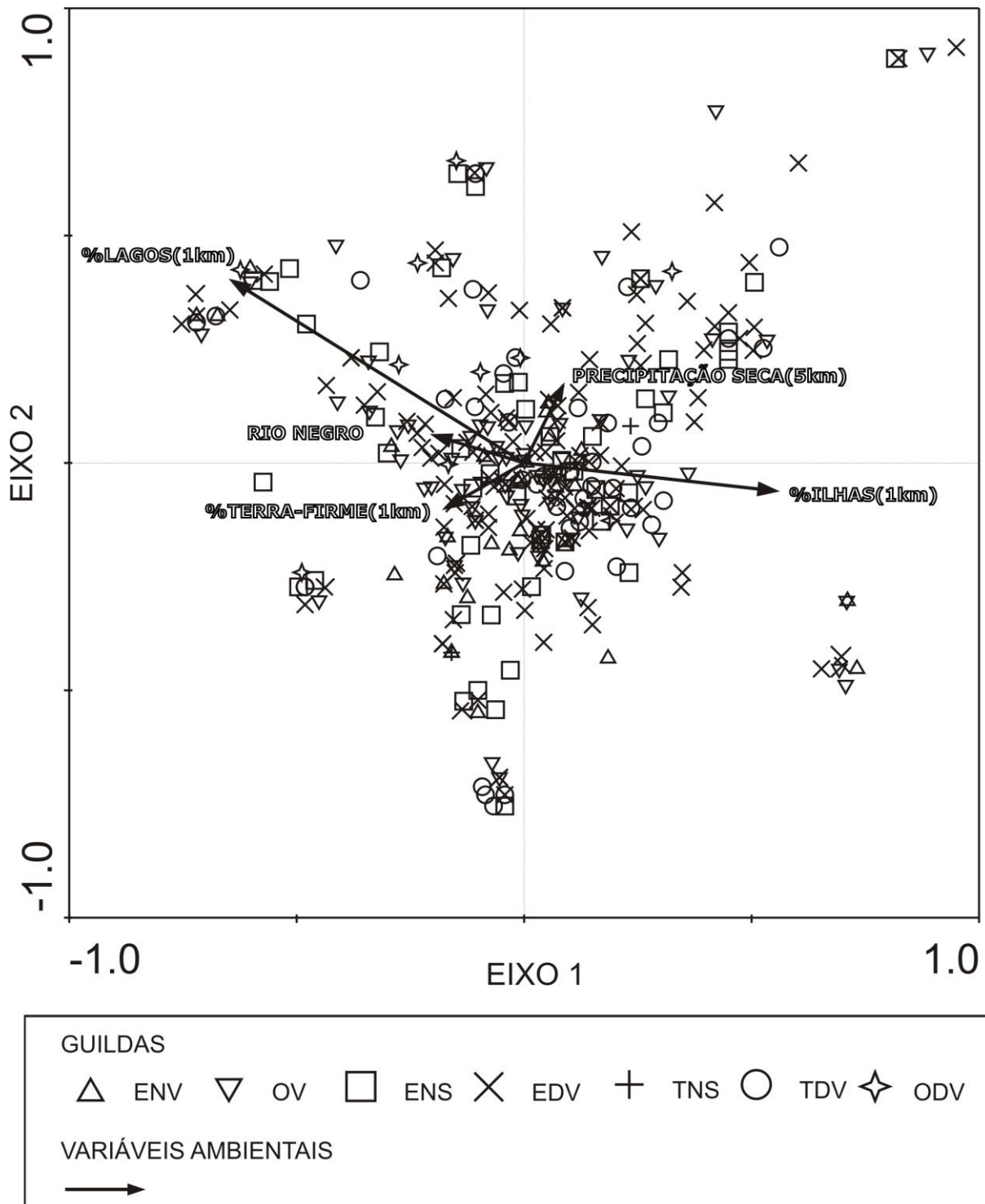


Figura 4. Correlações entre as variáveis ambientais e a composição de espécies das guildas de aranhas ao longo da várzea do Rio Amazonas. Os dados utilizados na confecção desta figura são os mesmo apresentados segundo os resultados da CCAp, assim como a posição das

amostras (Fig. 3). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor de cada amostra no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”).

E=errante; O = teia orbicular; T=teia tridimensional; D=diurna; N=noturna; S=solo;

V=vegetação (Tabela 2).

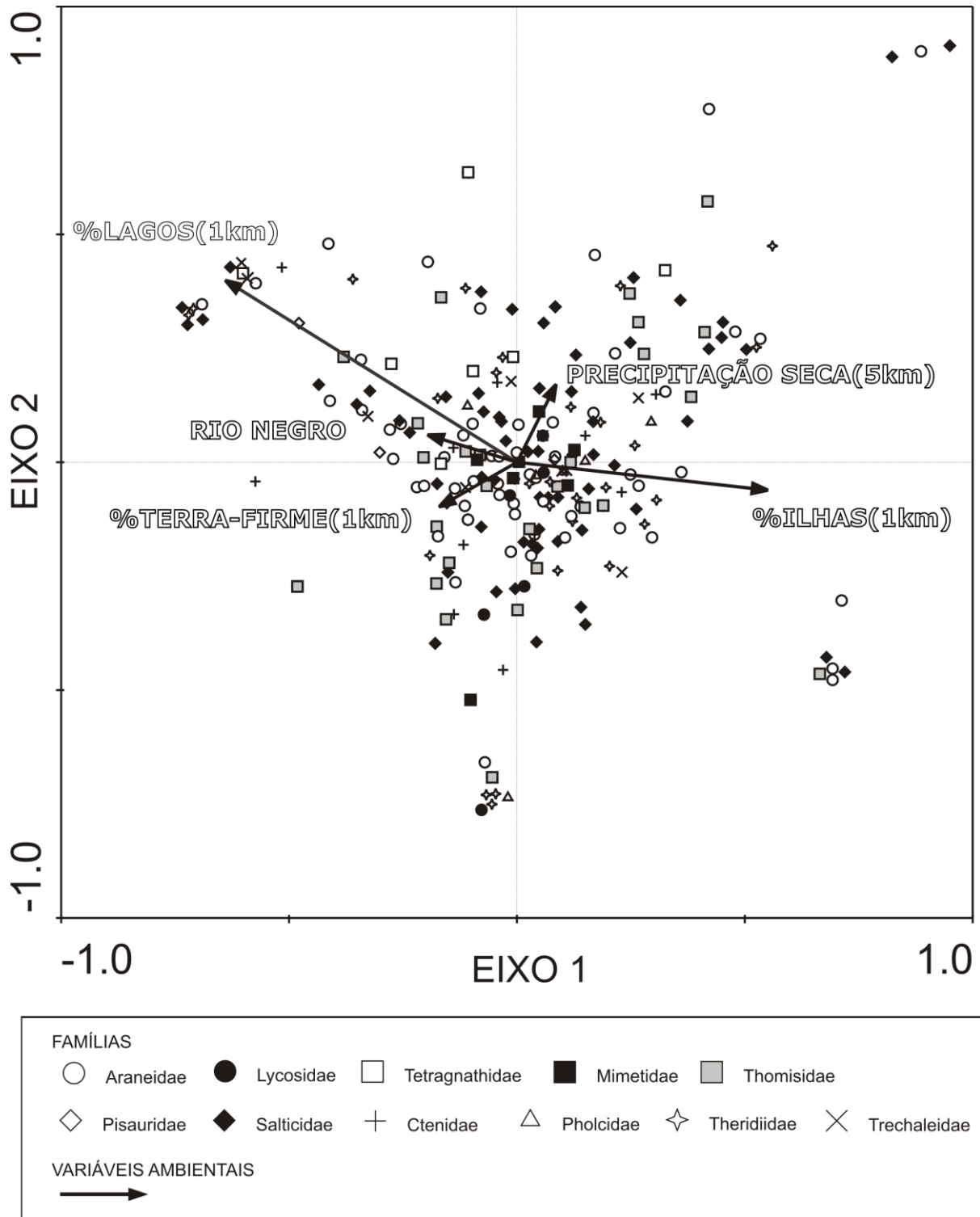


Figura 5. Correlações entre as variáveis ambientais e as espécies das 11 famílias de aranhas mais abundantes ao longo do Rio Amazonas. Os dados utilizados na confecção desta figura são os mesmo apresentados segundo os resultados da CCAp (Fig. 2). Os números em ordem

crescente indicam as amostras (círculos) no sentido Oeste-Leste do Rio Amazonas (Fig. 1). Entre parênteses está representado o tamanho (perímetro) da área considerada ao redor de cada amostra no cálculo das variáveis ambientais (“*buffers*”). Símbolos iguais de diferentes cores indicam diferenças significativas entre as famílias e às variáveis ambientais ($p < 0,05$).

Tabela 1. Coleta de aranhas nas várzeas ao longo da calha principal do Rio Amazonas

(N=69). Em cada sítio de coleta (Fig. 1), ao menos duas amostras tiveram aranhas coletadas durante o período diurno e noturno (exceto sítio 11), no entanto, a maioria das amostras foi feita apenas durante o dia. As amostras de 1 a 27 situam-se à Oeste do Rio Negro (sítios 1 a 12) e as outras 42 parcelas à Leste do mesmo (sítios 13 a 26) (Fig. 1).

Métodos de Amostragem e N. de Parcelas				
Amostra	N. coletas diurnas (batedor de vegetação)	N. coletas noturnas (captura manual)	Total de parcelas	Município
1	4	2	4	São Paulo de Olivença
2	2	2	4	São Paulo de Olivença
3	2		4	São Paulo de Olivença
4	4	2	4	São Paulo de Olivença
5	2		4	Santo Antonio do Içá
6	4	2	4	Santo Antonio do Içá
7	2		4	Jutaí
8	4		4	Jutaí
9	4		4	Juruá
10	2	2	2	Juruá
11	2		4	Juruá
13	4	2	4	Tefé
12	2	2	4	Tefé
14	2		4	Tefé
15	4	2	4	Tefé

16	2		4	Coari
17	4		4	Coari
18	2		2	Coari
19	2		2	Coari
20	4	2	4	Coari
21	2	2	4	Coari
22	2		4	Codajás
23	4		4	Codajás
24	4		4	Anamã
25	2		2	Anamã
26	4	2	4	Manacapuru
27	2	2	4	Manacapuru
30	2		4	Itacoatiara
29	4		4	Itacoatiara
28	2		2	Itacoatiara
31	2	2	2	Itacoatiara
33	2		4	Itacoatiara
32	4		4	Itacoatiara
34	4	2	4	Urucurituba
35	2		4	Urucurituba
36	2		2	Urucurituba
37	4		4	Urucará
39	4	2	4	Urucará
38	2		4	Urucará

40	4	2	4	Parintins
42	2		4	Parintins
41	2		2	Parintins
43	2	2	2	Juruti
44	2		4	Juruti
45	4		4	Juruti
46	2	2	2	Óbidos
47	2		4	Óbidos
48	4		4	Óbidos
49	4		4	Óbidos
50	4	2	4	Santarém
51	2		4	Santarém
52	2	2	2	Santarém
54	2		4	Prainha
55	4		4	Prainha
53	2	2	2	Prainha
58	2		4	Prainha
56	4		4	Prainha
57	2		2	Prainha
59	4	2	4	Almerim-Prainha
60	2		4	Almerim-Prainha
61	2	2	2	Almerim-Prainha
64	2		4	Almerim
62	4		4	Almerim

63	2	2	2	Almerim
66	2		4	Gurupá
65	4		4	Gurupá
67	2		2	Gurupá
68	4	2	4	Marzagão
69	2		4	Marzagão
Total	194	50	244	

Tabela 2. Guildas das espécies de aranhas da várzea do Rio Amazonas e suas respectivas famílias.

GUILDA DE ARANHAS	FAMÍLIA
Errantes Diurnas de Vegetação (EDV)	Oxyopidae, Philodromidae, Salticidae, Thomisidae, Corinnidae
Errantes Noturnas de Solo (ENS)	Caponiidae, Ctenidae, Gnaphosidae, Lycosidae, Oonopidae, Pisauridae, Sparassidae, Trechaleidae
Errantes Noturnas de Vegetação (ENV)	Anyphaenidae, Clubionidae, Hersiilidae, Mimetidae, Scytodidae, Selenopidae, Senoculidae, Theraphosidae
Orbiculares Diurnas de Vegetação (ODV)	Nephiliidae, Tetragnathidae
Orbiculares de Vegetação (OV)	Araneidae, Theridiosomatidae, Uloboridae
Teias tridimensionais Diurnas de Vegetação (TDV)	Dictynidae, Nesticidae, Pholcidae, Synotaxidae, Theridiidae
Teias tridimensionais Diurnas de Solo (TDS)	Deinopidae, Dipluridae

Tabela 3. Seleção dos fatores espaciais a partir da decomposição da latitude e longitude segundo o método de Borcard (1992). Resultados das permutações de Monte Carlo para os fatores espaciais (F1 a F9) correlacionados com a presença e abundância das 359 espécies de aranhas coletadas nas amostras ao longo da calha do Rio Amazonas. λ_1 = Variação explicada pela variável (efeitos marginais); λ_2 = Variação explicada pela variável em conjunto com as demais (efeitos condicionais). Os valores de F e p foram obtidos por meio de 9999 permutações e indicam a correlação entre cada fator espacial (covariável) e comunidade de aranhas (considerando $p < 0,05$).

Variável	λ_1	λ_2	F	p
F1	0,286	0,286	2,917	0,0001
F2	0,225	0,231	2,444	0,0001
F3	0,285	0,165	1,700	0,0001
F8	0,239	0,156	1,698	0,0001
F4	0,245	0,150	1,602	0,0005
F5	0,229	0,148	1,591	0,0008
F9	0,228	0,126	1,302	0,0248
F6	0,284	0,016	0,172	0,9999
F7	0,258	0,001	0,014	0,9999

Tabela 4. Variáveis ambientais que afetaram a composição de espécies de aranhas ao longo da calha do Rio Amazonas. Os valores de F e p foram obtidos por meio de 9999 permutações de Monte Carlo e indicam a correlação entre as variáveis ambientais e a comunidade de aranhas. λ_1 = Variação explicada pela variável (efeitos marginais); λ_2 = Variação explicada pela variável em conjunto com as demais (efeitos condicionais); § Variáveis ambientais correlacionadas significativamente com a fauna de aranhas (considerando $p < 0,05$). O tamanho da área (perímetro) considerado ao redor de cada amostra para o cálculo das variáveis está entre parênteses (“*buffers*”). Três meses mais quentes e secos (Julho a Setembro).

Independentes*		Dependentes**			
Variável	λ_1	Variável	λ_2	F	p
% Terra-firme (1 km)	0.140	% Terra-firme (1 km)	0,140	1,543	0,0010 [§]
Rio Negro	0.135	% de Lagos (1 km)	0,127	1,400	0,0196 [§]
% de Lagos (1 km)	0.135	Rio Negro	0,118	1,312	0,0282 [§]
% Terra-firme (5 km)	0.128	Precipitação nos 3 meses mais secos (5 km)	0,117	1,372	0,0453 [§]
<i>Stress</i> hídrico (alagamento vertical)	0.126	% de Ilhas (1 km)	0,115	1,373	0,0364 [§]
Precipitação nos 3 meses mais secos (1 km)	0.126	Temperatura anual (1 km)	0,112	1,285	0,0757

Precipitação nos 3 meses mais secos (5 km)	0.121	% de Floresta alagada (5 km)	0,111	1,235	0,0661
% de Ilhas (1 km)	0.118	Precipitação anual (5 km)	0,108	1,290	0,1494
% de Ilhas (5 km)	0.118	<i>Stress</i> hídrico (alagamento vertical)	0,107	1,195	0,1273
% de Área aberta (1 km)	0.107	% de Lagos (5 km)	0,105	1,211	0,1227
Temperatura nos 3 meses mais secos (1 km)	0.106	Temperatura nos 3 meses mais secos (1 km)	0,103	1,198	0,1500
% de Floresta alagada (5 km)	0.105	Temperatura nos 3 meses mais secos (5 km)	0,102	1,174	0,1583
Precipitação anual (1 km)	0.104	Altitude (5 km)	0,099	1,116	0,2117
% de Canais (1 km)	0.102	Precipitação nos 3 meses mais secos (1 km)	0,098	1,144	0,2109
Ilhas do Rio Amazonas	0.100	% de Canais (5 km)	0,097	1,089	0,2733
% de Floresta alagada (1 km)	0.100	% de Canais (1 km)	0,097	1,096	0,2497
Altitude (1 km)	0.099	% de Floresta alagada (1 km)	0,097	1,146	0,2188
Temperatura anual (1 km)	0.099	Temperatura anual (1 km)	0,096	1,084	0,2840
Precipitação anual (5 km)	0.099	% Terra-firme (5 km)	0,095	1,064	0,3228
Temperatura anual (5 km)	0.099	Temperatura anual (5 km)	0,095	1,080	0,2970
Temperatura nos 3 meses mais secos (5 km)	0.098	Margem Norte do Rio Amazonas	0,094	1,056	0,3423

Margem Norte do Rio Amazonas	0.095	% de Ilhas (5 km)	0,094	1,113	0,2582
% de Canais (5 km)	0.095	% de Floresta seca (1 km)	0,092	1,047	0,3721
% de Floresta seca (1 km)	0.093	Densidade de árvores	0,088	1,048	0,3770
% de Área aberta (5 km)	0.093	Riqueza de árvores	0,085	1,022	0,4423
% de Floresta seca (5 km)	0.092	% de Floresta seca (5 km)	0,085	1,022	0,4264
Altitude (5 km)	0.090	Altitude (1 km)	0,083	0,995	0,4796
Densidade de árvores	0.089	Margem Sul do Rio Amazonas	0,068	0,810	0,7579
% de Lagos (5 km)	0.089	Ilhas do Rio Amazonas	0,068	0,810	0,7570
Margem Sul do Rio Amazonas	0.087	% de Área aberta (5 km)	0,031	0,356	0,9997
Riqueza de árvores	0.076	% de Área aberta (1 km)	0,002	0,022	1,0000

Tabela 5. Coeficientes de correlação e coeficientes canônicos das variáveis ambientais relacionadas com a composição de aranhas ao longo do Rio Amazonas, segundo a Análise de Correspondência Canônica Parcial. O tamanho da área considerada ao redor de cada amostra para o cálculo das variáveis está entre parênteses (“*buffers*”). *Medida nos três meses mais secos (Julho a Setembro).

Variáveis ambientais	1º Eixo Canônico		2º Eixo Canônico	
	Coefficiente de Correlação	Coefficiente Canônico	Coefficiente de Correlação	Coefficiente Canônico
% Terra-firme (1 km)	-0,6687	-2,5211	-0,393	-0,9597
% Lagos (1 km)	-0,5961	-0,5528	0,3807	0,4837
% Ilhas (1 km)	0,5762	-0,1279	-0,0657	-0,4107
Rio Negro	-0,5619	-1,3404	0,1761	-0,1158
Precipitação* (5 km)	0,3653	0,2703	0,744	4,0621

CAPÍTULO 3

A PHYLOGEOGRAPHIC ANALYSIS OF TWO WANDERING SPIDERS (ARANEAE), *CTENUS* SP. (CTENIDAE) AND *THAUMASIA ANNULIPES* F. O. P.- CAMBRIDGE, 1903 (PISAURIDAE) ALONG THE AMAZON RIVER, BRAZIL

INTRODUCTION

The evolutionary processes that lead to the Amazonian megadiversity were summarized by Haffer (2001) to explain the diversification of the Amazonian fauna. The latter was suggested for the first time by Alfred Russel Wallace, who hypothesized that the great rivers such as the Amazonas, Negro and Madeira limited the distribution of primates, acting as a geographical barrier for its dispersal (Wallace 1852). Rivers that are over 50 m wide can be effective barriers to the dispersal of non flying terrestrial mammals and primates (Haugaasen & Peres 2005) and, in the Amazon, the great river can play an important role in species distribution, influencing colonization, dispersal, gene flow and diversification of the fauna along flooded forests (várzea) (Bush 1994; Adis 1997; Colwell 2000; Moritz *et al.* 2000; Adis & Junk 2002; Hayes & Sewlal 2004).

The influence of great rivers over mammals, frogs, birds, primates and butterflies was studied along opposite margins of the Amazon, Madeira, Juruá or Tapajós rivers. Nevertheless, changes in the distribution of species or morphological and genetic discrepancies between populations of opposite sides of these rivers were not observed in some taxa, such as species of frogs, small mammals and birds (Ayres & Cluttonbrock 1992; Patton *et al.* 1994; Loughheed *et al.* 1999; Gascon *et al.* 2000; Matocq *et al.* 2000; Patton & Da Silva 2001; Hayes & Sewlal 2004). Therefore, the role of rivers as geographical barriers to the gene flow and their contribution towards the diversification of the Amazonian fauna is

still not clear, and remains a controversial subject that demands the study of more taxa in order to better understand its contribution to the maintenance of the Amazonian diversity throughout the time (Haffer 1997; Colwell 2000; Haffer 2001; Fernandes *et al.* 2004; Gascon & Smith 2004; Racheli & Racheli 2004).

It is important to notice that the presence of rivers is not the only factor responsible for the isolation of populations and species diversification in a region composed of a mosaic of distinct landscapes subject to different intensity of flooding, temperature and precipitation (Pires & Prance 1985; Ayres 1995; Hay 1995; Mertes *et al.* 1995; Mertes *et al.* 1996; Haffer 1997; Worbes 1997; Moritz *et al.* 2000; Wittmann & Junk 2003; Almeida *et al.* 2004; Haugaasen & Peres 2006; Romanuk *et al.* 2006; Wittmann *et al.* 2006; Jones *et al.* 2008). Hence, the great geographical distance throughout large rivers such as the Amazonas and Negro also affect the dispersal of organisms during the flooded periods (Schmitt *et al.* 1990; Adis 1997; Adis & Messner 1997; Franklin *et al.* 1997; Gauer 1997; Höfer 1997; Martius 1997) and possibly the gene flow of several terrestrial invertebrates across the floodplains (Hall & Harvey 2002).

The flooded forests of the Amazonas River are interlaced by the largest rivers in the world and allow a study of the effects of the presence of these rivers over the gene flow between spider populations (Adis *et al.* 1984; Höfer 1990, 1997). Furthermore, the species composition along the Amazon River floodplains was different after and before the Negro River (Venticinque *et al.* 2007), which emphasizes the role of this river on the spider community structure and the study of its influence on the populations gene flow. Our goal is to investigate, by means of *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* mitochondrial DNA (gene CO1) comparisons, if the genetic variability of these populations is affected along the Amazon River throughout the opposite sides of the Negro River. Mitochondrial DNA analysis of spiders from the Pacific islands showed that this method is efficient to test

vicariance models and determine the history of occupation, diversification and structure of the spider fauna (Roderick & Gillespie 1998; Garb & Gillespie 2000; Gillespie & Roderick 2002; Gillespie 2003, 2004; Vandergast *et al.* 2004; Gillespie 2005a,b; Garb & Gillespie 2006; Gillespie 2006).

Ctenus sp. and *T. annulipes* are nocturnal wandering spiders that forage in the forest soil. The first forages in the litter and both occur mostly in water bodies, beaches, streams and rivers (Höfer 1990, 1997; Brescovit *et al.* 2003; Venticinque *et al.* 2007; Rego *et al.* in press). Both are medium sized spiders, do not present sexual dimorphism, don't wander far from their nests and overcome their prey by jumping on them without the use of capture webs (Schmitt *et al.* 1990; Höfer & Brescovit 2001; Salvestrini & Gasnier 2001). Spiders of the family Ctenidae are abundant in tropical forests of South America (Gasnier *et al.* 1995; Silva 1996; Höfer & Brescovit 2001), Africa (Jocqué *et al.* 2005) and, in the Amazon, occur both in flooded and non-flooded (terra-firme) forests. *Ctenus* sp. e *T. annulipes* however, are most abundant in flooded forests and near to water bodies (Höfer 1990; Borges & Brescovit 1996; Höfer 1997; Höfer & Brescovit 2001; Rego *et al.* 2005; Rego *et al.* 2007; Mestre & Gasnier 2008; Gasnier *et al.* in press; Rego *et al.* in press). The first one remains undescribed.

MATERIAL E METHODS

Study Area

The Amazonas river's beginning in the Andes, where it is called Apurimac, Ucayali, Solimões and, from where it meets the Negro river, Amazonas (Fig. 1). In the Brazilian Amazon, the Amazonas river runs through more than 3000 km from west to east (Junk 1997) and can flood annually from 19,000 to 91,000 km² of forest. (Sippel *et al.* 1998). Large rivers such as the Juruá, Negro, Madeira and Tapajós flow into the main stream, nevertheless, the primary responsible for the variation of the system's water level is the melting of the Andes

glaciers (Junk 1983). The flood amplitude peak can reach 15 m in some flooded forest areas, with the maximum level occurring in July and the minimum in November (Irion *et al.* 1997). The Negro River is the largest tributary of the Amazon River and based on its average discharge, is the fifth largest river in the world with a drainage area of ca. 700,000 km², which covers 12% of the entire Amazon basin, and parts of Colombia, Venezuela, Guiana and Brazil (Meade *et al.* 1991; Frappart *et al.* 2005). The differences between the Negro and Amazonas rivers concerning to their physical and chemical properties are remarkable. The water of the Negro River is called as black-water and its transparent color of tea and low pH (4.2 to 5.8) are caused by the higher contents of fulvic and humic acids drained as a result of the litter decomposition on the forests of the Guiana Shield (Sioli 1984; Furch & Junk 1997; Worbes 1997; Franzinelli & Igreja 2002). This region is geologically older than the western part of the Amazon River where the erosive processes are more intensive compared with the Negro River (Junk 1983; Irion *et al.* 1997). These differences affect the phytoplankton primary production, and the várzeas (white-water) usually have more abundance and biomass than the forests flooded by black-water (igapós) (Putz & Junk 1997; Worbes 1997). Distinct species composition between várzeas and igapós were observed in communities of zooplankton, spiders, shrimps, mollusks and Oribatid mites which enhances the regional diversity of the Amazon (Höfer 1990; Franklin *et al.* 1997; Höfer 1997; Junk & Robertson 1997; Putz & Junk 1997).

Sampling

In order to test the hypothesis that the gene flow among spiders is affected throughout the western and eastern parts of the Negro River it is necessary to standardize fauna samplings in similar landscapes, since there are forests that are subject to different flooding intensities and others, such as the non flooded forests, that are flooded only by the increase of the level of the main stream (Mertes *et al.* 1995; Irion *et al.* 1997; Junk 1997). Thus, all spider samplings

along the Amazon River were carried out in high restingas (“restingas altas”) (subject to less than 6 m of flooding).

Spiders were collected from September to November 2003 in 26 sites along the Amazonas river mainstream, from the municipality of Tabatinga (4°01’S; 69° 46’W), in the frontier between Brazil, Peru and Colombia, to Marzagão (3°15’S; 59°32’ W), close to the estuary (Tabela 1, Fig. 5). The longest distance between sampling points was 3000 km and the shortest 150 km. Samplings of *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* were carried out along the Amazonas River in its islands, opposite banks and before and after the Negro river (Figs. 1 e 2). In each site, up to eight 150 m² (30 x 5m) plots were delimited, and at least, in two of them nocturnal samplings were done and both species were observed in a total of 23 sites (12 on the West and 11 on the East of the Negro River). Spiders were collected manually during one hour, with the aid of tweezers, plastic cups and headlights. After collecting, they were fixed in 92.3% ethanol for 24 h and later identified and transferred to vials containing 80% ethanol.

The collected material was deposited in the collections of the Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia, Manaus (INPA, curator: A. L. Henriques), Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém (MPEG, curator: A. B. Bonaldo) and Instituto Butantan, São Paulo (IBSP, curator: A. D. Brescovit).

Amplification of the mtDNA and sequence analysis

Sequences of the mitochondrial DNA (mtDNA) were amplified from 35 *Ctenus* sp. individuals and 53 *Thaumasia annulipes* individuals (adding a total of 88 samples), and this covers the full geographic range along the Amazon River (Fig. 1; Table 1). The mtDNA was isolated from one to four legs of each spider using DNEASY Tissue Kits (Qiagen, Valencia, CA, USA). For *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* samples, 658 bp of the mitochondrial Cytochrome Oxidase 1 gene (CO1) was amplified and sequenced in both directions using the

universal barcode primers LCO1 1498: 5'-GGT CAA CAA ATC ATA AAG ATA TTG G-3' and HCO1 2198: 5'-TAA ACT TCA GGG TGA CCA AAA AAT CA-3' (Folmer *et al.* 1994). After trimming away the primer sequences this resulted in 658 bp of CO1 gene. Using a thermal cycler (Bio-Rad Laboratories Inc., Hercules, CA, USA), amplifications were as follows: 94°C for 2 min; 40 cycles of 94°C for 30 s, 42°C for 45 s and 72°C for 90 s; 72°C for 10 min. Amplification reactions consisted of 1 µL of DNA, 0.2 µL AmpliTaq DNA polymerase (Applied Biosystems), 2 µL MgCl₂, 1.6 µL each dNTP, 2 µL 10x Buffer, 4 µL Betaine, 1 µL 1% BSA, 6.2 µL ddH₂O, and 1 µL each primer in 20 µL total volume. Polymerase chain reaction (PCR) products were purified with 1.5 µL of Exosap 20% per sample in the thermo cycler using the Exosap Protocol: 37°C for 30 min; 30°C for 15 min and hold at 10°C. PCR products were sequenced in both directions using Big Dye 3.1 (Applied Biosystems). In order to carry out the cycle sequence 0.4 µL of each primer was added with 1 µL Big Dye 3.1, 1.5 µL of 5x Sequencing Buffer, 5.1 µL of ddH₂O, and 2 µL of Exosap PCR product. The Cycle Sequencing Clean-Up Protocol in the thermo cycler was: 95°C for 2 min; 25 cycles of 95°C for 15 s, 50°C for 15 s, 60°C for 4 min; 10°C hold. The sequences were run on an ABI 377 automated sequencer. All sequences were examined, cleaned and edited using Sequencher version 3.1.1 (Gene Codes Corporation). Resulting sequences of all individuals within each species were analyzed over the same sequence length and were subject to BLASTn against the NCBI nr database to ensure that they were spider sequences. The CO1 sequences were translated to check for clean open reading frames and were loaded into the Mesquite sequence editor for manipulation and export in Nexus data formats (Maddison & Maddison 2002).

Molecular data analysis

Phylogenetic Analysis

A phylogenetic analysis was performed for both datasets and outgroups: *C. manauara*, *C. villasboasi* (Ctenidae) for *Ctenus* sp.; *Hygropoda higenaga*, *Dolomedes japonicus* and *D. horishanus* (Pisauridae) for *T. annulipes*. The goals of this procedure were, in part, to ensure that any poorly edited sequences, contaminating haplotypes or other problems that had not been filtered out earlier may be spotted, and to determine differences along the Amazon River among spiders of both species from west or east of the Negro River.

The CO1 aligned sequences were exported from Mesquite and an assumptions block creating partitions of the data for 1st, 2nd, and 3rd, codon positions was added. These files were used to run the “MrModelTest” (to get the best model of evolution) and the “ModelTest” (to get a model for maximum likelihood) on MrBayes 3.1 (Huelsenbeck & Ronquist 2005; Huelsenbeck *et al.* 2005). The files were executed on PAUP* (Swofford 1999) using the “MrModelBlock” and “ModelBlock” files together to calculate the likelihood models for “MrModelTest” / ”ModelTest”. For MrBayes separate models were evaluated for 1st, 2nd and 3rd codon positions. For maximum likelihood, all positions in the analyses were considered simultaneously, and for maximum parsimony searches using PAUP* the first codon position were weighted as twice that of the other positions weighted transitions / transversions (3:1). The maximum parsimony and maximum likelihood trees were similar. No bootstrap support was added from the maximum parsimony analysis to the Bayesian phylograms obtained by MrBayes.

Median-joining network

For these data, the best representation of the relationships among the haplotypes is not a bifurcating tree but a network. Because the data are complex – with some long branches, a simple minimum spanning network is not sufficient because it is not parsimonious and does

not generate intermediate nodes (median vectors). The most appropriate representation is a median-joining network – which incorporates a parsimony criterion into the network. So the data were converted into an input format suitable for the Network 4.5.1.0 (fluxus-engineering.com 2008a) and median-joining networks generated for both *Ctenus* sp. and *T. annulipes* haplotype sets. Transversions were assigned a cost twice that of transitions. The epsilon value of 10 was selected for the final network in both cases. After network calculation the median-joining network was simplified using a maximum parsimony post-processing step as recommended (fluxus-engineering.com 2008b).

Spatial Autocorrelation and isolation-by-distance

The aligned data was transformed into input suitable for the spatial autocorrelation program SPAGeDi (Hardy & Vekemans 2002) – this involved only including the variable positions. Therefore the Great Circle Distance (km) between each pair of individuals was calculated and compared one at a time (Williams 2008). The geographic distance matrices obtained were appended to the SPAGeDi (Hardy & Vekemans 2002) input files and used to calculate the spatial autocorrelation distance (km). The *Moran's I* was used as a measure of inter-individual genetic similarity and its values significance were compared by permuting the individuals over locations 10,000 times (Diniz-Filho 2000).

For each species, three analyses were performed. Given the clear divide at the Rio Negro for *Ctenus* sp. it makes sense to look at the east and west both separately and together (including all sites along the Amazon River). In order to make the graphs comparable the distance intervals was fixed (whilst trying to balance the number of observations in each class), using five categories in the separate east and west analyses (0-100 km, 100-300 km, 300-500 km, 500-700 km, 700-1000 km) and three additional categories for the total data (1000-1300 km, 1300-1600 km, 1600-2000 km). These results are presented as autocorrelograms for both species.

Analysis of Molecular Variance (AMOVA)

The molecular variation between the west (sites 1 to 12) and the east (sites 13 to 23) populations of *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* was compared by an AMOVA using Arlequin 3.01 (Excoffier *et al.* 1992). The main analysis simply compares east and west sides of the Rio Negro for each of the species sampled along the Amazon River. In calculating the genetic distance (Φ_{ST}) between individuals from the west and east sides of the Negro River the number of pairwise differences (squared) was used as the evolutionary distance. Significance (considering $p < 0.05$) was tested with 10,000 permutations (Weir & Cockerham 1984; Excoffier *et al.* 1992; Weir 1996).

RESULTS

Sequence variation

Ctenus sp.. Excluding the outgroups and one specimen (site 14), our sample of 35 animals from along the length of the Amazon River revealed 19 discrete haplotypes and 67 variable sites out of 658 (10.64%), yielding an overall haplotype (gene) diversity of 0.87 ± 0.04 and an overall nucleotide diversity of 0.03 ± 0.01 . Fourteen of the 19 haplotypes were singletons (40% of the data), three haplotypes occurred twice (17.14%), one haplotype occurred three times (8.57%) and one haplotype occurred in 12 individuals (34.29%). Not a single haplotype is shared among individuals from the west and east of the Rio Negro (which has its confluence with the Amazon River between the sites 12 and 13) (Table 2). The *Ctenus* sp. collected on the site 14 was highly divergent and in the phylogenetic analyses grouped with *C. manauara* and *C. villasboasi*, and certainly not corresponding to either of these species (Table 2). Hence, a further morphological review is necessary to check its classification, and to avoid taxonomic misleading.

Thaumasia annulipes. Excluding the outgroups, our sample of 53 animals from along the length of the Amazon River revealed 37 discrete haplotypes and 157 variable sites out of 658 (24.01%), yielding an overall haplotype diversity of 0.97 ± 0.01 and an overall nucleotide diversity of 0.0357 ± 0.0177 . Thirty-one of the 37 haplotypes were singletons (58.49% of the data), one haplotype occurred twice (3.77%), two haplotypes occurred three times (11.32%), two haplotypes occurred four times (15.09%) and one haplotype occurred in six individuals (11.32%). As with *Ctenus* sp., not a single haplotype is shared among individuals from the west and east of the Rio Negro (Table 3).

Phylogenetic Analysis

The large divergence and the significant difference ($p < 0.01$) between the east and west clades of *Ctenus* sp. was not noticeable to *T. annulipes* ($p > 0.05$) according to the Bayesian phylograms (Figs. 2 and 3). More than 90% of differences among the haplotypes of spiders along the Amazon River and separate by the Negro River showed its role as barrier for the dispersal of *Ctenus* sp. since the divergence between both sides was higher than within the same side, except for one individual (of site 14) grouped with the outgroup species (Fig. 2). For both species the topology of the trees agrees very well with the topology of the networks (Figs. 4 and 5).

Median-joining networks

The *Ctenus* sp. individuals sampled along the Amazon River showed a remarkable division between samples from the west of the Rio Negro and the east of this river (Fig. 4). We notice a general trend across the network with the most western samples tending to be at the top of the graph and the most eastern at the bottom – a clear distance effect along the Amazon River main channel. On the other hand, the *T. annulipes* data showed a considerable mixing (Fig. 5). Some eastern haplotypes are more closely related to western haplotypes and vice-versa. However, it is also worth reiterating that no individual haplotype was ever shared between

eastern and western specimens. Also noteworthy of course is the huge amount of variation, the high haplotype diversity and some large genetic distances. These occur mainly at the top of the tree with some very divergent haplotypes (mostly western). *T. annulipes* does not show a clear west-east division. Perhaps the most interesting aspect is that 6 haplotypes are highly divergent from the main group (Fig. 5).

Spatial Autocorrelation and isolation-by-distance

A strongly significant isolation-by-distance effect was very clear according with the spatial autocorrelation for the complete *Ctenus* sp. data set, which includes all samples along the main channel of the Amazon River (Fig. 6). In this case the “genetic patch size” (the average area or to be precise, distance west-east in which individuals tend to be more closely related to each other than expected by chance) of ca. 300 km seen in the east and west plots is apparent as an inflexion at around 300 km (Figs. 6B and 6C). However the combined (and hence larger) data set crosses the Y-axis at around 500 km (Fig. 6A). With some certainty then we can state that there is little mitochondrial gene flow among *Ctenus* sp. individuals separated by more than 300-500 km. As before, *Moran's I* become slightly negative beyond this distance but then plummets and plateaus at a very negative value (ca. -0.8) beyond 1000 km. This reflects the Rio Negro divide as all comparisons beyond 1000 km cross the river (Fig. 6A). The autocorrelogram for *Ctenus* sp. from the west of the Rio Negro showed a strong, classical pattern of isolation-by-distance, with geographically close individuals (200 km and less) having highly similar haplotypes (*Moran's I*=0.54) (Fig. 6B). Genetic similarity crosses the zero axis at around 300km – which may be interpreted as “genetic patch size”. Beyond this distance, individuals tend to be slightly less related than expected by chance and the graph plateaus at a slightly negative value of *Moran's I*. The *Ctenus* sp. autocorrelogram from the east side (Fig. 6C) is very similar to the plot of the west side individuals of *Ctenus* sp. (Fig. 6B) and also crosses the zero line at around 300 km – suggesting that the species

mobility is very similar on both sides of the Negro River. However, all values of *Moran's I* are slightly lower, indicating that individuals east of the Negro are on average less similar to each other than individuals to the west are to each other. Indeed, if we look back at the *Ctenus* sp. network (Fig. 4) we can see that the western clade, adjacent to the Andes, is more sparse (more highly differentiated haplotypes) than the east clade of the Negro river, close to the Atlantic Ocean.

All autocorrelograms for *T. annulipes* show very little genetic structuring in this species – there is essentially no isolation by distance effect along the Amazon River (Fig. 7). There is some support, as would be expected, that geographically close individuals are more similar than expected by chance (up to ca. 200 km) but their relatedness is low (*Moran's I* ≈ 0.1) but this is only significant for the total data (Fig. 7A) and the eastern data at ca. 200 km (Fig. 7C). Interestingly, both Fig. 7A and 7B also suggest a “genetic patch size” for *T. annulipes* of around 300 km (but this should be interpreted cautiously given the low amount of structuring). Overall, although there is some structure in the *T. annulipes* data (Fig. 5), which is not defined by geographical distance.

Analysis of Molecular Variance

Along the Amazon River, we notice a $\Phi_{ST}=0.91$ ($p<0.00001$) between *Ctenus* sp. individuals of the east and the west sides of the Negro River, which is of course very high. Only 9% of the mtDNA CO1 gene sequence variance was observed within populations of the same side (Table 4). On the other hand, the variance found within populations of the same side was higher for *T. annulipes* ($\Phi_{ST}=0.932$; $p=0.0096$) and, the variance between opposite sides of the Negro River was low but significant ($\Phi_{ST}=0.061$; $p=0.0096$). It was interesting to note that the eastern *Ctenus* sp. clade had lower haplotype diversity but a higher number of variable sites (23 vs 12), higher nucleotide diversity and a high mean number of pairwise

differences (though the latter are not significant). These differences were not so clear to *T. annulipes* (Table 6).

DISCUSSION

The message was fairly obvious. Along the Amazon River, *Ctenus* sp. showed a clear division between haplotypes to the west side of the Rio Negro and those east of the river. In fact the division is huge, big enough to suggest that they might even be different species (there are 40 mutations between the clades). That this is probably not the case is again demonstrated most clearly by the network analysis, the most closely related west and east haplotypes are those nearest to the Rio Negro. Indeed there is a very strong pattern of isolation by distance from west to east in this species, throughout the sampling range. The individuals of the *Ctenus* sp. seem not to be able to disperse its genes more than 500 km and there is no common haplotypes between west and east spiders along the Amazon River. This was also observed in the *T. annulipes*, and its remarkable haplotype divergence along the Amazon River indicated a high gene flow across the floodplain.

The dispersal ability for *T. annulipes* is greater than that for the *Ctenus* sp. and leads a high gene flow along the Amazon River. The former disperses by ballooning the latter is more sessile and does not move very far from its burrows. Reports of ballooning, a method of aerial dispersal using the wind, is more common among spiderlings, which spin threads of silk into the air to be carried by air currents in search of new environments (Coyle 1985; Dean & Sterling 1985; Greenstone *et al.* 1985; Bell *et al.* 2005; Pearce *et al.* 2005). Such behavior was reported in spiderlings of the *T. annulipes* and *Ctenus* sp. families, but not for Amazon species (Dean & Sterling 1985; Greenstone *et al.* 1985; Bell *et al.* 2005; Pearce *et al.* 2005). There are only two events of ballooning recorded for Ctenidae: *Cupiennius getazi*

and *C. foliatus*, which live in trunks of shrubs, in Central America (Bell *et al.* 2005). Records of air dispersal, including for the genus *Thaumasia* (*T. argenteonota*), present from Peru to Costa Rica, and of others in the Pisauridae family, such as *Dolomedes* and *Pisaurina*, are more frequent in literature and presume that ballooning is more common among those spiders (Dean & Sterling 1985; Greenstone *et al.* 1985; Bell *et al.* 2005; Pearce *et al.* 2005; Platnick 2009). The floodplains are interlaced by rivers and lakes and, to avoid “landing” in bodies of water, it is possible that the species *Thaumasia* may disperse in “short flights” (Thorbeck *et al.* 2002) along the floodplain, decreasing individual mortality and increasing the gene flow of the population. The forest-floor species of *Ctenus* (*C. manauara*, *C. crulsi*, *C. amphora*, *C. villasboasi*) hunt close to their burrows, waiting for their prey to pass, and move further from their shelters in search of females (Gasnier *et al.* 1995; Salvestrini & Gasnier 2001; Rego *et al.* 2005; Gasnier *et al.* in press). Therefore, the fact that they travel less and, probably, do not use ballooning renders the Rio Negro a physical obstacle for dispersal and gene flow for the *Ctenus* sp. Even volant animals, such as some birds species (Cohn-Haft *et al.* 2007) and butterflies (*Charis cleonus*, Riodinidae) have their distribution limited by the presence of rivers, since they are unable to cross them (Hall & Harvey 2002).

The morphology of species with wide distribution along the Amazon River main-channel, such as *T. annulipes* (Pisauridae), *M. aurantiacus* (Pholcidae), Lycosidae sp.1 (Lycosidae), *Tetragnatha* sp.1, *Leucage* sp. (Tetragnathidae), and *Ero* sp. (Mimetidae) might explain the facility of these species to cross over small bodies of water. These spiders, unlike the *Ctenus* sp., have longer legs in comparison to their cephalothoraxes, which provides them with the ability to move over water, keeping their body dry and away from the surface of lakes, channels, and rivers (Foelix 1996). Long-legged spiders of the Ctenidae family, such as *Ancylometes*, can cross large bodies of water, as observed in the Arquipélago de Anavilhanas, in the Lower Rio Negro (Thierry R. J. Gasnier, *pers. comm.*). It is therefore possible that the

morphology of the *T. annulipes* associated with its great mobility lead these spiders to establish populations by a more random process of medium to long range dispersal. Thus, the efficacy of dispersal (distance traveled) associated with the morphology of the spiders might be determinant for the gene flow of the *Ctenus* sp. and *T. annulipes* to the east and west of the Rio Negro and across the Amazon River floodplains. The *Ctenus* species are not capable of walking over water and no individual of either species was observed in macrophyte banks, which could be another way to cross the rivers, without walking over water or using ballooning. During nocturnal collections, adult individuals of the *T. annulipes* were often observed in ravines near river margins, where air currents are stronger than in the forest, favoring ballooning.

The landscape also has an important role in the occurrence of species along the floodplain (see Cap. 2) and the large variety of types of vegetation may perform a considerable role in the genetic diversification of the species (Tews *et al.* 2004). Breeding between individuals located at great distances and inhabiting distinct environments may increase the genetic variability of the population even in the absence of a physical barrier for the dispersal and gene flow between the organisms (parapatric speciation) occupying distinct habitats (Smith *et al.* 2001). Orr and Smith (1998) report that birds from more open spaces have larger wings than those living inside the forest. Therefore, individuals from a species of spider in the Upper Amazon (sites 1 to 3), where vegetation is more diverse and there is greater rainfall (Albernaz *et al.* 2007; Hijmans *et al.* 2009) may have a different genotype from those living in the drier areas of the Lower Amazon, where there is less diverse, short vegetation (sites 16 to 19). So, the vegetation mosaics along the floodplain can increase genetic variability of both populations, especially the *Ctenus* sp., since these are more sessile spiders, dispersing over smaller distances than the *T. annulipes*.

The historical factors originating the current climate and vegetation conditions along the floodplain must be considered possible promoters of species diversity (Haffer 1969, 1997; Da Silva & Patton 1998; Matocq *et al.* 2000; Moritz *et al.* 2000; Haffer 2001; Mörner *et al.* 2001; Hall & Harvey 2002). Today, the headwaters of the Amazon River are located on the West of the Amazon region, where erosive and tectonic processes were more intense than in the Eastern part (Rossetti *et al.* 2007a; Toivonen *et al.* 2007), especially due to the rapid uplift of the Andes during the Pliocene (6 to 10 MYA) and the deposit of large quantities of sediments in the Middle and Lower Amazon (Mertes *et al.* 1996; Nores 1999; Mörner *et al.* 2001; Wesselingh *et al.* 2006; Wesselingh & Salo 2006; Garziona *et al.* 2008; Parra *et al.* 2009). It was interesting to note that the greater diversity of haplotypes of the *Ctenus* sp. was observed in the Western Amazon region, where a series of geological events were recorded: marine incursions, formation of great lakes, archipelagos, inversion of the flow of the Amazon River, and uplift of the Andes (Moritz *et al.* 2000; Mörner *et al.* 2001; Wesselingh *et al.* 2006; Wesselingh & Salo 2006; Rossetti *et al.* 2007a; Toivonen *et al.* 2007; Garziona *et al.* 2008; Parra *et al.* 2009). The geological processes during the formation of the Amazon Basin may have affected the distribution and diversity of species since they caused fragmentation of the forest and isolation of populations. During the Pleistocene, it is likely that many spiders were confined in forest refuges and others in dry forest areas, as suggested to explain the diversity of birds (Haffer 1969; Simpson & Haffer 1978 ; Haffer, 2001), lizards (Vanzolini & Williams 1970, 1981), butterflies (*Heliconius*) (Brown *et al.* 1974), ants (*Atta*) (Solomon *et al.* 2008), and scorpions (Lourenço 1986) in the Amazon. However, given the high gene flow of the *T. annulipes*, possibly caused by ballooning, the Pleistocene Refugia does not seem to be the best explanation of the higher genetic diversity of this specie. Even individuals of the *Ctenus* sp., considering they can spread their genes up to 500 km, could lived in dry or wet forest areas during draught periods in the Last Glacial Maximum (LGM)

(ca. 21,000 to 34,000 years ago) (Smith *et al.* 2005; Wesselingh & Salo 2006). However, the climate changes in the Pleistocene caused by the LGM affected the distribution of vegetation in the peripheral areas of the Amazon region (Bonaccorso *et al.* 2006) and may have affected the distribution of other spider species.

The cause of the greater genetic diversity of the *Ctenus* sp. in the Western Amazon and the high diversity of haplotypes of the *T. annulipes* along the Amazon River, also resorts to geological events dating from the Miocene (ca. 34 MYA). The genotype diversity of the *Ctenus* sp. and *T. annulipes* may have been caused by the isolation (allopatric speciation) of these populations, due to the sea-level rise, formation of lakes and islands. Nores (1999) suggested that during the Tertiary (ca. 5 MYA) and the Quaternary, a 100 m sea-level rise led to the formation of two big lakes on the east of the Rio Negro and north of the Amazon, which isolated populations of birds in archipelagos and promoted their diversity. However, that hypothesis does not corroborate with the higher variability of haplotypes in the *Ctenus* sp. western clade of the Rio Negro because the archipelagos proposed by Nores would be located on the East of this river (1999). On the other hand, the marine incursions in the Western Amazon corroborate with the greater genetic diversity of *Ctenus* sp. in that region. During the Miocene (23 to 8 MYA), rivers flowed to the Caribbean, the Andes were still being formed and there were connections between the flooded lowlands of the Amazon and the Pacific Ocean. In that period, the West Amazon was a predominantly lacustrine system of huge proportions and subject to occasional marine incursions, during interglacial periods (Wesselingh & Salo 2006; Rossetti *et al.* 2007a). This large lacustrine system, called Lake Pebas, was able to isolate the fauna located in its west and east margins (Wesselingh & Salo 2006). That is, organisms with low dispersal ability and unable to move from one margin to the other were isolated by that lake for ca. 15 MYA, separating the Western Amazon (left margin) and the Guiana Shield (right margin) (Wesselingh *et al.* 2006; Wesselingh & Salo

2006). Therefore, it is possible that after the drainage of the Lake Pebas (ca. 8 MYA) there were transport and colonization of the *T. annulipes* and *Ctenus* sp. in the West-East direction of the Rio Negro. So, the genotype of the western clade of both species would have diverged from spiders crossing the Rio Negro from the East, and their greater diversity of haplotypes could be caused by the combination of two factors: i) random arrival of haplotypes from the east; ii) lower gene flow in that margin, which remained flooded for a longer period than the eastern side of the Rio Negro (Wesselingh & Salo 2006; Rossetti *et al.* 2007a). However, the *T. annulipes* is more able to cross over body waters and displayed a similar diversity of haplotypes along the Amazon River (despite of there were no common haplotypes between both sides of the Negro River). The east of the Amazon River (estuarine zone) also suffered marine incursions that could affect the gene flow between populations, but these events were less intense, since flooding by the Atlantic Ocean extended up to the Estreito de Breves (Pará State) and struck a much smaller area compared to the extent of Lake Pebas (Rossetti *et al.* 2007a; Rossetti *et al.* 2007b).

The current geological and climate conditions of the Amazon floodplain were consolidated ca. 6 MYA with the drainage of the Pebas system (Mörner *et al.* 2001; Wesselingh *et al.* 2006; Wesselingh & Salo 2006; Rossetti *et al.* 2007a; Rossetti *et al.* 2007b) and the rapid uplift of the Andes (Garzzone *et al.* 2008), to which was attributed the diversity of some species of spiders (*Ericaella*, Miturgidae) (Bonaldo *et al.* 2005), frogs (*Dendrobates*) (Clough & Summers 2000), snakes (*Lachesis tntuta*, Viperidae) (Zamudio & Greene 1997), hummingbirds (Bleiweiss 1998), and other birds (Haffer 2001). However, to investigate the causes for megadiversity in the Amazon, the Andes uplift, formation of great lakes, archipelagos, marine incursions, climate changes, alterations in vegetation, habitat fragmentation, glaciations, and the presence of great rivers must also be considered, since they are correlated with the geological and hydrological formation of the Amazon Basin and,

in many cases, with the biota diversification (Haffer 1969; Brown *et al.* 1974; Simpson & Haffer 1978; Sioli 1984; Bush 1994; Gascon 1996; Peres *et al.* 1996; Haffer 1997; Irion *et al.* 1997; Tuomisto & Ruokolainen 1997; Bleiweiss 1998; Da Silva & Patton 1998; Hooghiemstra & van der Hammen 1998; Lovejoy *et al.* 1998; Orr & Smith 1998; Haberle & Maslin 1999; Loughheed *et al.* 1999; Nores 1999; Gascon *et al.* 2000; Moritz *et al.* 2000; Vital & Stattegger 2000; Haffer 2001; Patton & Da Silva 2001; Gascon & Smith 2004; Hayes & Sewlal 2004; Smith *et al.* 2005; Bonaccorso *et al.* 2006; Wesselingh & Salo 2006; Rossetti *et al.* 2007a; Toivonen *et al.* 2007; Garzzone *et al.* 2008; Rull 2008; Santos *et al.* 2009)

Our results showed that the role of Amazonian rivers as barriers to the spider fauna is correlated with the ability of the species to disperse and to spread its genes across the floodplains, and in such way, with the geological past of the Amazon Basin. The absence of shared haplotypes between the spiders populations of the east or west side of the Negro River enhances the genetic diversity along the Amazon River floodplains and more taxa should be investigated to test how the rivers act to promote the diversity of the Amazonian fauna as a whole.

REFERENCES

- Adis, J. 1997. Terrestrial invertebrates: survival strategies, group spectrum, dominance and activity patterns. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* (ed. by W. J. Junk), pp.299-317. Verlag, Berlin.
- Adis, J. & Junk, W. J. 2002. Terrestrial invertebrates inhabiting lowland river floodplains of Central Amazonia and Central Europe: a review. *Freshwater Biology*, **47**, 711-731.
- Adis, J., Lubin, Y. D. & Montgomery, G. G. 1984. Arthropods from the canopy of inundated and Terra Firme forests near Manaus, Brazil, with critical considerations on the

- Pyrethrum-Fogging Technique. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **19**, 223-236.
- Adis, J. & Messner, B. 1997. Adaptations to life under water: tiger beetles and millipedes. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System.* (ed. by W. J. Junk), pp.319-330. Springer, Berlin.
- Albernaz, A. L., Moreira, M. P., Ramos, J., Assunção, P. A. & Franciscon, C. H. 2007. Contribuição ao conhecimento da distribuição de árvores. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas.* (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.77-92. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Almeida, S. S., Amaral, D. D. & Silva, A. S. L. 2004. Análise florística e estrutura de florestas de várzea no estuário Amazônico. *Acta Amazonica*, **34**, 513-524.
- Ayres, J. M. 1995. *As Matas de Várzea do Mamirauá*, 2nd edn. Sociedade Civil Mamirauá/CNPq/PTU, Rio de Janeiro.
- Ayres, J. M. & Cluttonbrock, T. H. 1992. River boundaries and species range size in Amazonian primates. *American Naturalist*, **140**, 531-537.
- Bell, J. R., Bohan, D. A., Shaw, E. M. & Weyman, G. S. 2005. Ballooning dispersal using silk : world fauna, phylogenies, genetics and models. *Bulletin of Entomological Research*, **5**, 69-114.
- Bleiweiss, R. 1998. Origin of hummingbird faunas. *Biological Journal of the Linnean Society*, **63**, 77-97.
- Bonaccorso, E., Koch, I. & Peterson, A. T. 2006. Pleistocene fragmentation of Amazon species' ranges. *Diversity & Distributions*, **12**, 157-164.
- Bonaldo, A. B., Brescovit, A. D. & Rheims, C. A. 2005. On a new species of *Ericaella* Bonaldo (Araneae, Miturgidae, Eutichurinae), with a cladistic analysis of the genus. *Zootaxa*, **835**, 1-8.

- Borges, S. H. & Brescovit, A. D. 1996. Inventário preliminar da aracnofauna (Araneae) de duas localidades na Amazônia Ocidental. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi, sér. zool.*, **12**, 9-21.
- Brescovit, A. D., Bonaldo, A. B., Bertani, R. & Rheims, C. A. 2003. Araneae. *Amazonian Arachnida and Myriapoda*. (ed. by J. Adis), pp.303-343. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow.
- Brown, K. S., Sheppard, P. M. & Turner, J. R. G. 1974. Quaternary Refugia in Tropical America: Evidence from Race Formation in Heliconius Butterflies. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **187**, 369-378.
- Bush, M. B. 1994. Amazonian speciation - a necessarily complex model. *Journal of Biogeography*, **21**, 5-17.
- Clough, M. & Summers, K. 2000. Phylogenetic systematics and biogeography of the poison frogs: evidence from mitochondrial DNA sequences. *Biological Journal of the Linnean Society*, **70**, 515-540.
- Cohn-Haft, M., Naka, L. N. & Fernandes, A. M. 2007. Padrões de distribuição da avifauna da várzea dos rios Solimões-Amazonas. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.287-324. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Colwell, R. K. 2000. A barrier runs through it... or maybe just a river. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 13470-13472
- Coyle, F. A. 1985. Ballooning behavior of *Ummidia* spiderlings (Araneae, Ctenizidae). *The Journal of Arachnology*, **13**, 137-138.
- Da Silva, M. N. F. & Patton, J. L. 1998. Molecular phylogeography and the evolution and conservation of Amazonian mammals. *Molecular Ecology*, **7**, 475-486.

- Dean, D. A. & Sterling, W. L. 1985. Size and phenology of ballooning spiders at two locations in eastern Texas. *The Journal of Arachnology*, **13**, 111-120.
- Diniz-Filho, J. A. F. 2000. *Métodos Filogenéticos Comparativos*. Holos Editora, Ribeirão Preto, SP.
- Excoffier, L., Smouse, P. & Quattro, J. M. 1992. Analysis of molecular variance inferred from metric distances among DNA haplotypes: Application to human mitochondrial DNA restriction data. *Genetics*, **131**, 479-491.
- Fernandes, C. C., Podos, J., Lundberg, J. G. & Meet, W. R. 2004. Amazonian Ecology: tributaries enhance the diversity of electric fishes. *Science*, **305**, 1960-1962.
- fluxus-engineering.com. 2008a. Network 4.5.1.0.
- fluxus-engineering.com. 2008b. Network 4.5.1.0. User Guide.
- Foelix, R. F. 1996. *Biology of Spiders*, 2 edition edn. Oxford University Press, New York.
- Folmer, O., Black, M., Hoeh, W., Lutz, R. & Vrijenhoek, R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, **3**, 294-299.
- Franklin, E., Adis, J. & Woas, S. 1997. The Oribatid Mites. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.331-349. Springer, Berlin.
- Franzinelli, E. & Igreja, H. 2002. Modern sedimentation in the Lower Negro River, Amazonas State, Brazil. *Geomorphology*, **44**, 259-271.
- Frappart, F., Seyler, F., Martinez, J.-M., León, J. G. & Cazenave, A. 2005. Floodplain water storage in the Negro River basin estimated from microwave remote sensing of inundation area and water levels. *Remote Sensing of Environment*, **99**, 387 – 399.
- Furch, K. & Junk, W. J. 1997. Physicochemical conditions in the floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.69-108. Verlag, Berlin.

- Garb, J. E. & Gillespie, R. G. 2000. Parallel patterns in the Pacific? A comparison of phylogenetic diversification in crab spiders (Araneae: Thomisidae) across three Polynesian archipelagos. *American Zoologist*, **40**, 1025.
- Garb, J. E. & Gillespie, R. G. 2006. Island hopping across the central Pacific: mitochondrial DNA detects sequential colonization of the Austral Islands by crab spiders (Araneae : Thomisidae). *Journal of Biogeography*, **33**, 201-220.
- Garzzone, C. N., Hoke, G. D., Libarkin, J. C., Withers, S., MacFadden, B., Eiler, J., Ghosh, P. & Mulch, A. 2008. Rise of the Andes. *Science*, **320**, 1304-1307.
- Gascon, C. 1996. Amphibian litter fauna and river barriers in flooded and non-flooded Amazonian rain forests. *Biotropica*, **28**, 136-140.
- Gascon, C., Malcolm, J. R., Patton, J. L., da Silva, M. N. F., Bogart, J. P., Loughheed, S. C., Peres, C. A., Neckel, S. & Boag, P. T. 2000. Riverine barriers and the geographic distribution of Amazonian species. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **97**, 13672-13677.
- Gascon, C. & Smith, M. L. 2004. Where rivers meet. *Science*, **305**, 1922-1923.
- Gasnier, T. R., Höfer, H. & Brescovit, A. D. 1995. Factors affecting the “activity density” of spiders on tree trunks in Amazonian Rainforest. *Ecotropica*, **1**, 69-77.
- Gasnier, T. R., Höfer, H., Torres-Sanchez, M. P. & Azevedo, C. In press. História natural de algumas espécies de aranhas das famílias Ctenidae, Pisauridae e Lycosidae na Reserva Ducke: bases para um modelo integrado de coexistência. *A fauna de artrópodes da Reserva Florestal Adolpho Ducke: estado atual do conhecimento taxonômico e biológico*. (ed. by C. R. V. Fonseca, C. Magalhães, J. A. Rafael & E. Franklin). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus, Brasil.
- Gauer, U. 1997. The Collembola. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.351-360. Springer, Berlin.

- Gillespie, R. G. 2003. Marquesian spiders of the genus *Tetragnatha* (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, **31**, 62-77.
- Gillespie, R. G. 2004. Community assembly through adaptive radiation in Hawaiian spiders. *Science*, **303**, 356-359.
- Gillespie, R. G. 2005a. The ecology and evolution of Hawaiian spider communities. *American Scientist*. pp.122-131.
- Gillespie, R. G. 2005b. Geographical context of speciation in a radiation of Hawaiian *Tetragnatha* spiders (Araneae, Tetragnathidae). *Journal of Arachnology*, **33**, 313-322.
- Gillespie, R. G. 2006. Oceanic Islands: Models of Diversity. *Encyclopedia of Biodiversity*. (ed. by S. A. Levin), pp.1-13. Elsevier Ltd., Oxford.
- Gillespie, R. G. & Roderick, G. K. 2002. Arthropods on islands: Evolution and conservation. *Annual Review of Entomology*, **47**, 595-632.
- Greenstone, M. H., Morgan, C. E. & Hultsch, A. L. 1985. Ballooning methodology: Equations for estimating masses of sticky-trapped spiders. *The Journal of Arachnology*, **13**, 225-230.
- Haberle, S. G. & Maslin, M. A. 1999. Late Quaternary vegetation and climate change in the Amazon basin based on a 50,000 year pollen record from the Amazon fan, ODP site 932. *Quaternary Research*, **51**, 27-38.
- Haffer, J. 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, **165**, 131-137.
- Haffer, J. 1997. Alternative models of vertebrate speciation in Amazonia: an overview. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 451-476.
- Haffer, J. 2001. Hypothesis to explain the origin of species in Amazonia. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. by I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren & M. A. D'Incao), pp.45-118. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.

- Hall, J. P. W. & Harvey, D. J. 2002. The phylogeography of Amazonia revisited: new evidence from riordinid butterflies. *Evolution*, **56**, 1489-1497.
- Hardy, O. & Vekemans, X. 2002. SPAGeDi : a versatile computer program to analyse spatial genetic structure at the individual or population levels. *Molecular Ecology Notes*, **2**, 618-620.
- Haugaasen, T. & Peres, C. A. 2005. Mammal assemblage structure in Amazonian flooded and unflooded forests. *Journal of Tropical Ecology*, **21**, 133-145.
- Haugaasen, T. & Peres, C. A. 2006. Floristic, edaphic and structural characteristics of flooded and unflooded forests in the lower Rio Purus region of central Amazonia, Brazil. *Acta Amazonica*, **36**, 25-35.
- Hay, J. D. 1995. Vegetação da Amazônia. *Conhecimento Científico para Gestão Ambiental: Amazônia, Cerrado e Pantanal*. (ed. by M. L. Absy), pp.463-523. IBAMA, Brasília.
- Hayes, F. E. & Sewlal, J. A. N. 2004. The Amazon River as a dispersal barrier to passerine birds: effects of river width, habitat and taxonomy. *Journal of Biogeography*, **31**, 1809-1818.
- Hijmans, R. J., Cameron, S. & Parra, J. 2009. WorldClim. Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley.
- Höfer, H. 1990. The spider community (Araneae) of a Central Amazonian blackwater inundation forest (igapó). *Acta Zoologica Fennica*, **190**, 173-179.
- Höfer, H. 1997. The spider communities. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.373-384. Springer, Berlin.
- Höfer, H. & Brescovit, A. D. 2001. Species and guild structure of Neotropical spider assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. *Andrias*, **15**, 99-119.

- Hooghiemstra, H. & van der Hammen, T. 1998. Neogene and Quaternary development of the neotropical rain forest: the forest refugia hypothesis, and a literature overview. *Earth-Science Reviews*, **44**, 147-183.
- Huelsenbeck, J. P. & Ronquist, F. 2005. Bayesian Inference of Phylogeny.
<http://mrbayes.csit.fsu.edu/index.php>.
- Huelsenbeck, J. P., Ronquist, F. & van der Mark, P. 2005. MrBayes 3.1 Manual.
http://mrbayes.csit.fsu.edu/mb3.1_manual.pdf.
- Irion, G., Junk, W., J. & Mello, J. A. S. N. 1997. The large central Amazonian river floodplains near Manaus: geological, climatological, hydrological, and geomorphological aspects. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.23-46. Springer, Berlin.
- Jocqué, R., Samu, F. & Bird, T. 2005. Density of spiders (Araneae: Ctenidae) in Ivory Coast rainforests. *Journal of Zoology*, **266**.
- Jones, M. M., Tuomisto, H., Borcard, D., Legendre, P., Clark, D. B. & Olivas, P. C. 2008. Explaining variation in tropical plant community composition: influence of environmental and spatial data quality. *Oecologia*, **155**, 593-604.
- Junk, W. J. 1983. As águas da região Amazônica. *Amazônia: Desenvolvimento, Integração e Ecologia*. (ed. by E. Salati, H. Schubart, W. J. Junk & A. R. Oliveira), pp.45-100. Ed. Brasiliense/CNPq, São Paulo.
- Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.3-22. Springer, Berlin.
- Junk, W. J. & Robertson, B. A. 1997. Aquatic invertebrates. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.279-298. Springer, Berlin.

- Lougheed, S. C., Gascon, C., Jones, D. A., Bogart, J. P. & Boag, P. T. 1999. Ridges and rivers: a test of competing hypotheses of Amazonian diversification using a dart-poison frog (*Epipedobates femoralis*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, **266**, 1829-1835.
- Lourenço, W. R. 1986. Diversité de la faune scorpionique de la région amazonienne: centres d'endémisme; nouvel appui à la théorie des refuges forestiers du Pléistocène. *Amazoniana*, **9**, 559-580.
- Lovejoy, N. R., Bermingham, E. & Martin, A. P. 1998. Marine incursion into South America. *Nature*, **396**, 421-422.
- Maddison, W. P. & Maddison, D. R. 2002. Mesquite Sequence Editor.
- Martius, C. 1997. The Termites. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.361-372. Springer, Berlin.
- Matocq, M. D., Patton, J. L. & da Silva, M. N. F. 2000. Population genetic structure of two ecologically distinct Amazonian spiny rats: separating history and current ecology. *Evolution*, **54**, 1423-1432.
- Meade, R. H., Raiol, J. M., Conceição, S. C. & Natividade, J. R. G. 1991. Back water effects in the Amazon River Basin. *Environmental Geology and Water Sciences*, **18**, 105-114.
- Mertes, L. A. K., Daniel, D. L., Melack, J. M., Nelson, B., Martinelli, L. A. & Forsberg, B. R. 1995. Spatial Patterns of Hydrology, Geomorphology, and Vegetation on the Floodplain of the Amazon River in Brazil from a Remote-Sensing Perspective. *Geomorphology*, **13**, 215-232.
- Mertes, L. A. K., Dunne, T. & Martinelli, L. A. 1996. Channel-floodplain geomorphology along the Solimoes-Amazon River, Brazil. *Geological Society of America Bulletin*, **108**, 1089-1107.

- Mestre, L. A. M. & Gasnier, T. R. 2008. Populações de aranhas errantes do gênero *Ctenus* em fragmentos florestais na Amazônia Central. *Acta Amazonica*, **38**, 159-164.
- Moritz, C., Patton, J. L., Schneider, C. J. & Smith, T. B. 2000. Diversification of rainforest faunas: an integrated molecular approach. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **31**, 533-563.
- Mörner, N. A., Rossetti, D. F. & Toledo, P. M. 2001. The Amazonian rainforest: only some 6-5 million years old. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. by I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren & M. A. D'Incao), pp.3-18. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Nores, M. 1999. An alternative hypothesis for the origin of Amazonian bird diversity. *Journal of Biogeography*, **26**, 475-485.
- Orr, M. R. & Smith, T. B. 1998. Ecology and speciation. *Trends in Ecology & Evolution*, **13**, 502-506.
- Parra, M., Mora, A., Jaramillo, C., Strecker, M. R., Sobel, E. R., Quiroz, L., Rueda, M. & Torres, V. 2009. Orogenic wedge advance in the northern Andes: Evidence from the Oligocene-Miocene sedimentary record of the Medina Basin, Eastern Cordillera, Colombia. *Geological Society of America Bulletin*, **121**, 780 - 800.
- Patton, J. L. & Da Silva, M. N. F. 2001. Molecular phylogenetics and the diversification of Amazonian Mammals. *Diversidade Biológica e Cultural da Amazônia*. (ed. by I. C. G. Vieira, J. M. C. Silva, D. C. Oren & M. A. D'Incao), pp.139-164. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belém.
- Patton, J. L., Da Silva, M. N. F. & Malcolm, J. R. 1994. Gene genealogy and differentiation among arboreal Spiny rats (Rodentia: Echimyidae) of the Amazon Basin: a test of the riverine barrier hypothesis. *Evolution*, **48**, 1314-1323.

- Pearce, S., Zalucki, M. P. & Hassan, E. 2005. Spider ballooning in soybean and non-crop areas of southeast Queensland. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **105**, 273-281.
- Peres, C. A., Patton, J. L. & da Silva, M. N. 1996. Riverine barriers and gene flow in Amazonian saddle-back tamarins. *Folia Primatologica*, **67**, 113-124.
- Pires, J. M. & Prance, G. T. 1985. The vegetation types of the Brazilian Amazon. *Key Environments: Amazonia*. (ed. by G. T. Prance & T. E. Lovejoy), pp.109-145. Pergamon Press, Oxford.
- Platnick, N. I. 2009. The World Spider Catalogue, Version 10.0. The American Museum of Natural History. Published at:
<http://research.amnh.org/entomology/spiders/catalog/INTRO1.html>.
- Putz, R. & Junk, W., J. 1997. Phytoplankton and Periphyton. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.207-222. Springer, Berlin.
- Racheli, L. & Racheli, T. 2004. Patterns of Amazonian area relationships based on raw distributions of Papilionid butterflies (Lepidoptera : Papilioninae). *Biological Journal of the Linnean Society*, **82**, 345-357.
- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M. & Brescovit, A. D. 2005. Densidades de aranhas errantes (Ctenidae e Sparassidae, Araneae) em uma floresta fragmentada. *Biota Neotropica*. Published at:
<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n1a/pt/abstract?article+BN002051a2005>.
- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M. & Brescovit, A. D. 2007. Effects of forest fragmentation on four *Ctenus* spider populations (Araneae: Ctenidae) in central Amazonia, Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **42**, 137 - 144.

- Rego, F. N. A. A., Venticinque, E. M., Brescovit, A. D., Rheims., C. A. & Albernaz, A. L. M. K. In press. A contribution to the knowledge of the spider fauna (Arachnida: Araneae) of the floodplain forests of the main Amazon River channel. *Revista Ibérica de Aracnología*.
- Roderick, G. K. & Gillespie, R. G. 1998. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. *Molecular Ecology*, **7**, 519-531.
- Romanuk, T. N., Jackson, L. J., Post, J. R., McCauley, E. & Martinez, N. D. 2006. The structure of food webs along river networks. *Ecography*, **29**, 3-10.
- Rossetti, D. F., Góes, A. M., Toledo, P. M., Santos-Junior, A. E. A. & Paz, J. D. S. 2007a. Reconstrução de paisagens pós-Miocênicas da Amazônia Brasileira. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.29-64. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Rossetti, D. F., Góes, A. M., Valeriano, M. M. & Miranda, M. C. C. 2007b. Quaternary tectonics in a passive margin: Marajó Island, northern Brazil. *Journal of Quaternary Science*, **23**, 121 - 135.
- Rull, V. 2008. Speciation timing and neotropical biodiversity: the Tertiary–Quaternary debate in the light of molecular phylogenetic evidence. *Molecular Ecology*, **17**, 2722-2729.
- Salvestrini, F. M. D. & Gasnier, T. R. 2001. Differences in the activity of juveniles, females and males of two hunting spiders of the genus *Ctenus* (Araneae, Ctenidae): active males or inactive females? *Journal of Arachnology*, **29**, 276-278.
- Santos, J. C., Coloma, L. A., Summers, K., Caldwell, J. P., Ree, R. & Cannatella, D. C. 2009. Amazonian Amphibian Diversity Is Primarily Derived from Late Miocene Andean Lineages. *PLoS Biology*, **7**, e56.
- Schmitt, A., Schuster, M. & Barth, F. G. 1990. Daily locomotor activity patterns in three species of *Cupiennius* (Araneae, Ctenidae): the males are the wandering spiders. *Journal of Arachnology*, **18**, 249-255.

- Silva, D. 1996. Species composition and community structure of peruvian raiforest spiders: a case study from seasonally inundated forest along the Samiria river. *Revue Suisse de Zoologie*, vol. hors serie, 597-610.
- Simpson, B. B. & Haffer, J. 1978. Speciation Patterns in the Amazonian Forest Biota. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **9**, 497-518.
- Sioli, H. 1984. The Amazon and its main affluents: hydrography, morphology of the river courses, and river types. *Amazon: Limnology and Landscape Ecology of a Mighty River and its Basin*. (ed. by H. Sioli), pp.127-165. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Sippel, S. J., Hamilton, S. K., Melack, J. M. & Novo, E. M. M. 1998. Passive microwave observations of inundation area and the area/stage relation in the Amazon River floodplain. *International Journal of Remote Sensing*, **19**, 3055-3074.
- Smith, J. A., Seltzer, G. O., Farber, D. L., Rodbell, D. T. & Finkel, R. C. 2005. Early Local Last Glacial Maximum in the Tropical Andes. *Science*, **308**, 678-681.
- Smith, T. B., Schneider, C. J. & Holder, K. 2001. Refugial isolation versus ecological gradients. *Genetica*, **112-113**, 383-398.
- Solomon, S. E., Bacci, J., M., Martins, J., J., Vinha, G. G. & Mueller, U. G. 2008. Paleodistributions and Comparative Molecular Phylogeography of Leafcutter Ants (*Atta* spp.) Provide New Insight into the Origins of Amazonian Diversity. *PloS ONE*, **3**, e2738.
- Swofford, D. L. 1999. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielborger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M. & Jeltsch, F. 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, **31**, 79-92.

- Thorbeck, P., Topping, C. J. & Sunderland, K. D. 2002. Validation of a simple method for monitoring aerial activity of spiders. *The Journal of Arachnology*, **30**, 57-64.
- Toivonen, T., Mäki, S. & Kalliola, R. 2007. The riverscape of Western Amazonia – a quantitative approach to the fluvial biogeography of the region. *Journal of Biogeography*, **34**, 1374-1387.
- Tuomisto, H. & Ruokolainen, K. 1997. The role of ecological knowledge in explaining biogeography and biodiversity in Amazonia. *Biodiversity and Conservation*, **6**, 347-357.
- Vandergast, A. G., Gillespie, R. G. & Roderick, G. K. 2004. Influence of volcanic activity on the population genetic structure of Hawaiian Tetragnatha spiders: fragmentation, rapid population growth and the potential for accelerated evolution. *Molecular Ecology*, **13**, 1729-1743.
- Vanzolini, P. E. & Williams, E. E. 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arquivos de Zoologia*, **19**, 1-298.
- Vanzolini, P. E. & Williams, E. E. 1981. The vanishing refuge: a mechanism for ecogeographic speciation. *Papéis Avulsos de Zoologia*, **34**, 251-256.
- Venticinque, E. M., Rego, F. N. A. A., Brescovit, A. D., Rheims, C. A. & Ruiz, G. R. S. 2007. A Araneofauna (Arachnida, Araneae) das Várzeas do Rio Amazonas: Padrões de Distribuição e Estado do Conhecimento Atual. *Conservação da Várzea: Identificação e Caracterização de Regiões Biogeográficas*. (ed. by A. L. K. M. Albernaz), pp.179-198. IBAMA/ProVárzea, Manaus, AM.
- Vital, H. & Stattegger, K. 2000. Lowermost Amazon River: evidence of late Quaternary sea-level fluctuations in a complex hydrodynamic system. *Quaternary International*, **72**, 53-60.

- Wallace, A. R. 1852. On the monkeys of the Amazon. *Proceedings of the Zoological Society of London*, **20**, 107–110.
- Weir, B. S. 1996. *Genetic Data Analysis*, 2nd edn. Sinauer Associates, Sunderland, USA.
- Weir, B. S. & Cockerham, C. C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* **38**, 1358-1370.
- Wesselingh, F. P., Hoorn, M. C., Guerrero, J., Räsänen, M. E., Pittmann, L. R. & Salo, J. 2006. The stratigraphy and regional structure of Miocene deposits in western Amazonia (Peru, Colombia and Brazil), with implications for late Neogene landscape evolution. *Scripta Geologica*, **133**, 291-322.
- Wesselingh, F. P. & Salo, J. A. 2006. A Miocene perspective on the evolution of the Amazonian biota. *Scripta Geologica*, **133**, 439-458.
- Williams, E. 2008. Great Circle Calculator. <http://williams.best.vwh.net/gccalc.htm>.
- Wittmann, F. & Junk, W. J. 2003. Sapling communities in Amazonian white-water forests. *Journal of Biogeography*, **30**, 1533-1544.
- Wittmann, F., Schöngart, J., Montero, J. C., Motzer, T., Junk, W. J., Piedade, M. T. F., Queiroz, H. L. & Worbes, M. 2006. Tree species composition and diversity gradients in white-water forests across the Amazon Basin. *Journal of Biogeography*, **33**, 1334-1347.
- Worbes, M. 1997. The forest ecosystem of the floodplains. *The Central Amazon Floodplain. Ecology of a Pulsing System*. (ed. by W. J. Junk), pp.223-266. Springer, Berlin.
- Zamudio, K. R. & Greene, H. W. 1997. Phylogeography of the bushmaster (*Lachesis tntuta*: Viperidae): implications for neotropical biogeography, systematics, and conservation. *Biological Journal of the Linnean Society*, **62**, 313 - 473.

FIGURES, TABLES AND LEGENDS

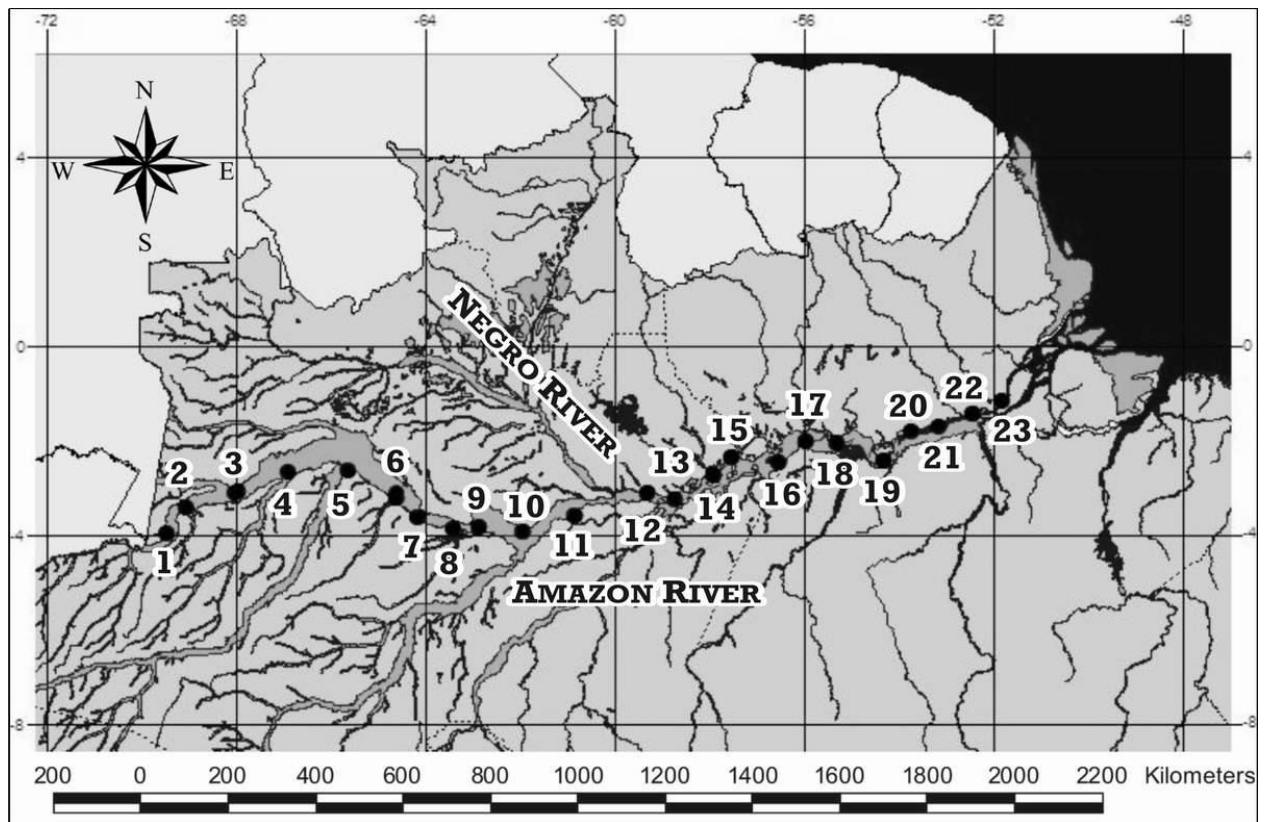


Figure 1. Twenty-three sampling sites of the *Ctenus* sp. and the *Thaumasia annulipes* individuals along the Amazon River floodplains.

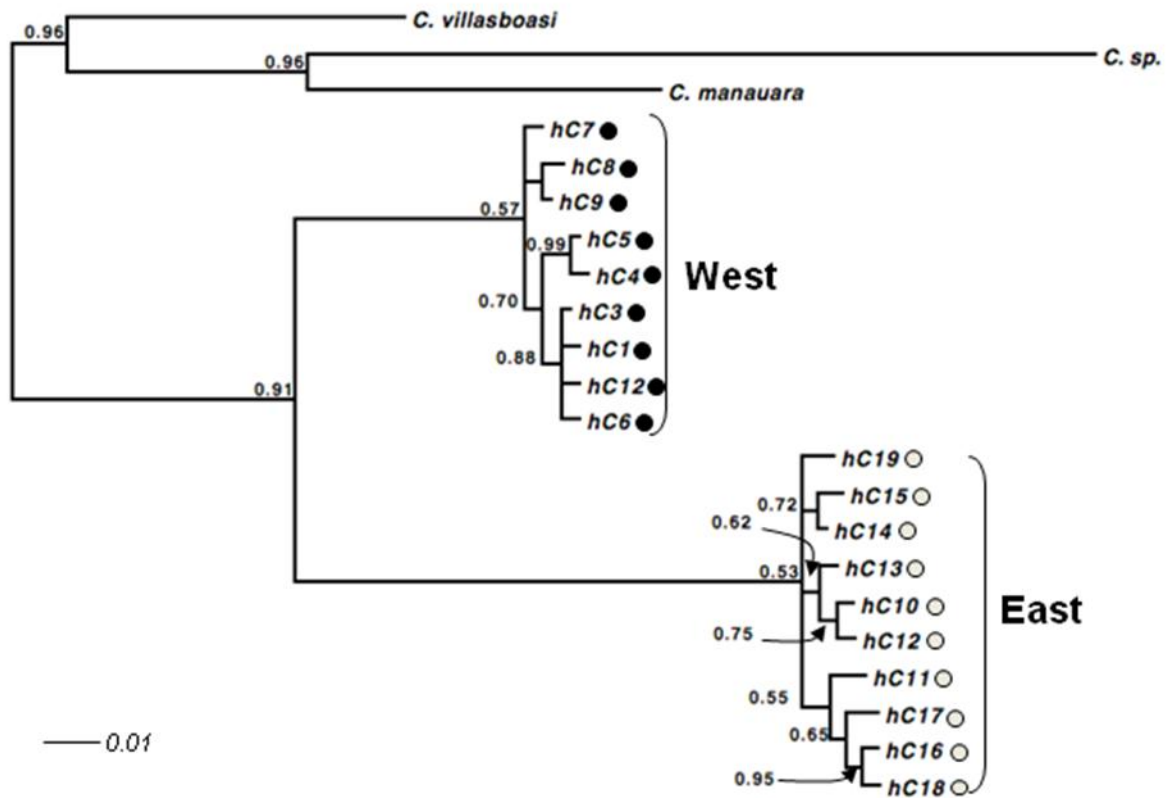


Figure 2. Bayesian Tree of *Ctenus* sp. haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Numbers at nodes are posterior probabilities. Haplotypes locations are given in Table 2.

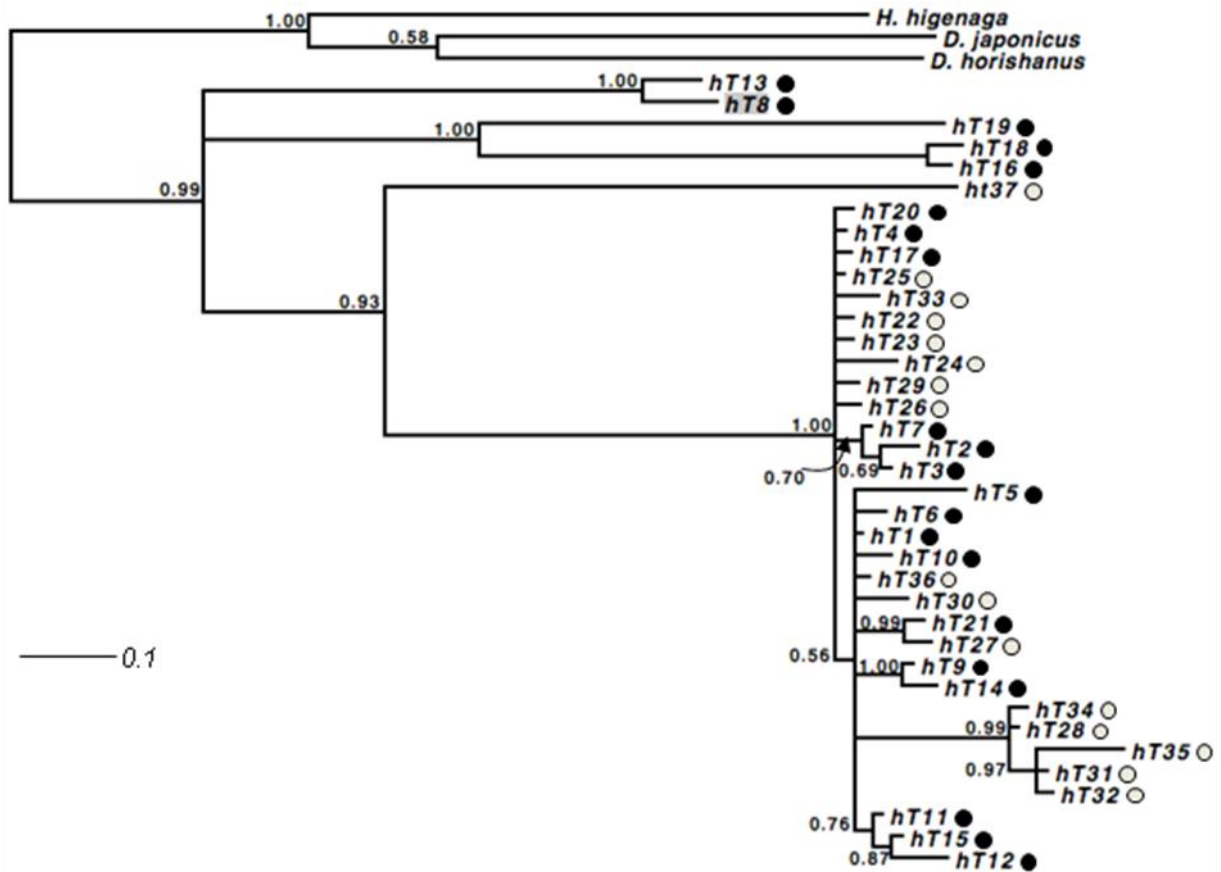


Figure 3. Bayesian Tree of *Thaumasia annulipes* haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Numbers at nodes are posterior probabilities. Haplotypes locations are given in Table 3.

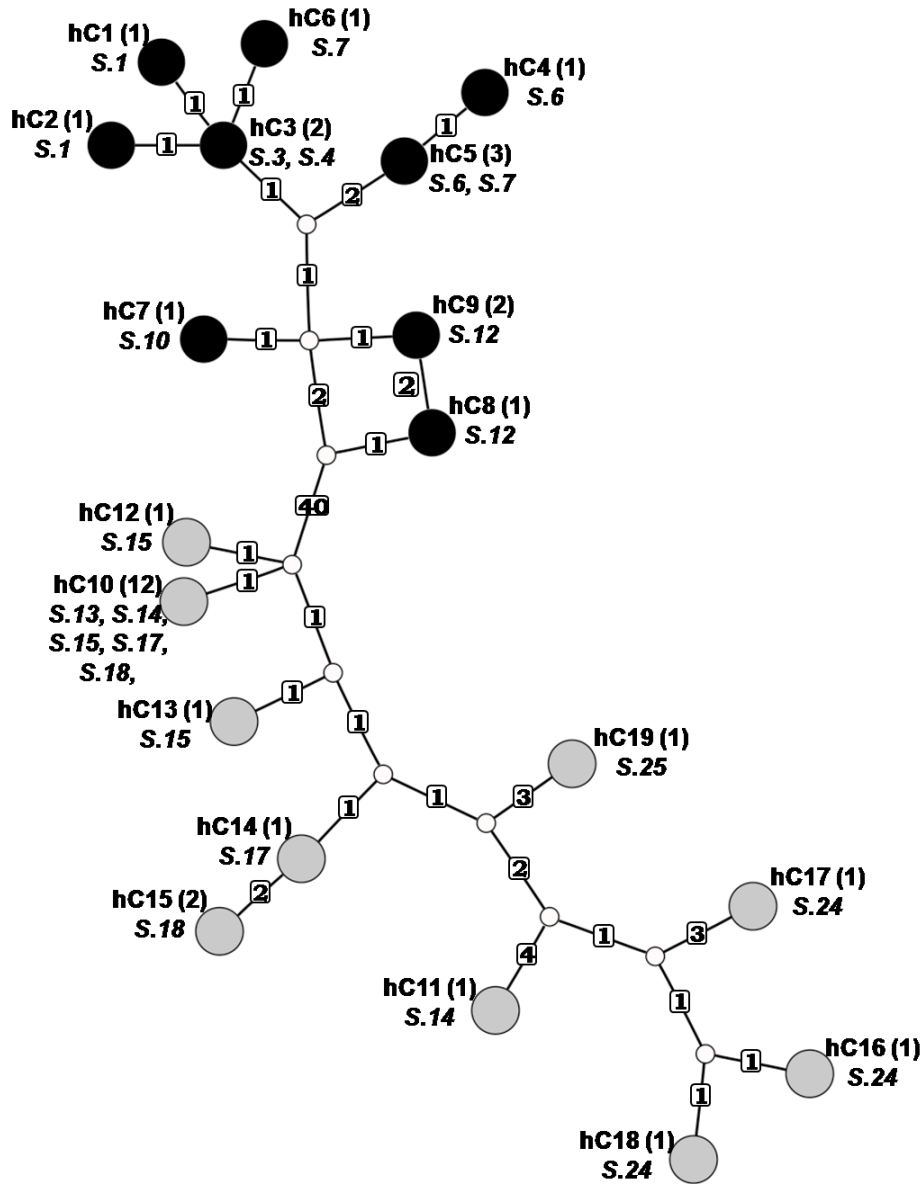


Figure 4. Median-joining network of 19 *Ctenus* sp. haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Boxed numbers on edges indicate the number of mutational steps separating adjacent haplotypes. The number of occurrences of each haplotype is given in parentheses following the haplotype designation. S. = Site.

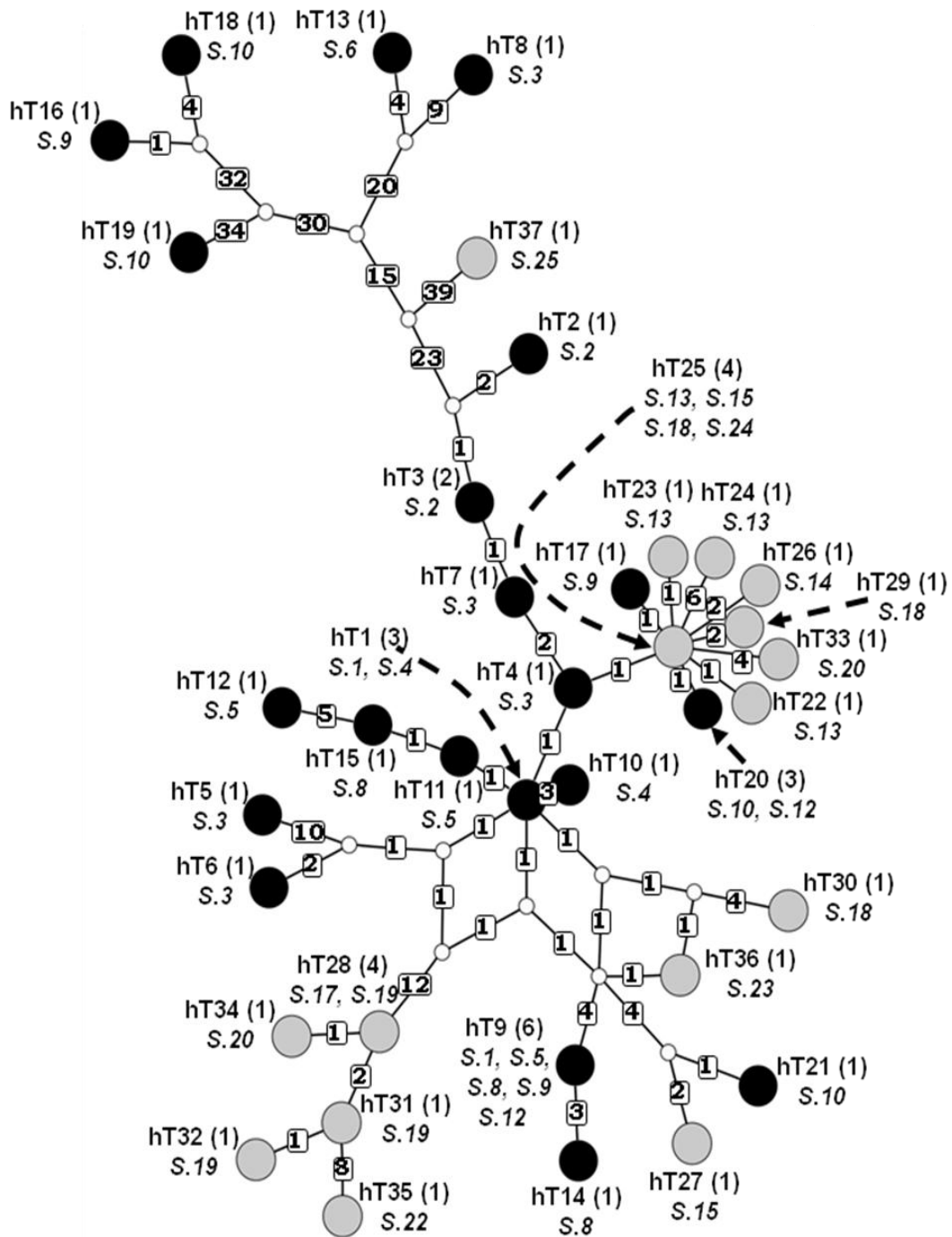


Figure 5. Median-joining network of 37 *Thaumasia annulipes* haplotypes. Black filled circles = haplotypes occurring west of the Rio Negro. Gray filled circles = haplotypes occurring east of the Rio Negro. Boxed numbers on edges indicate the number of mutational steps separating adjacent haplotypes. The number of occurrences of each haplotype is given in parentheses following the haplotype designation. S. = Site.

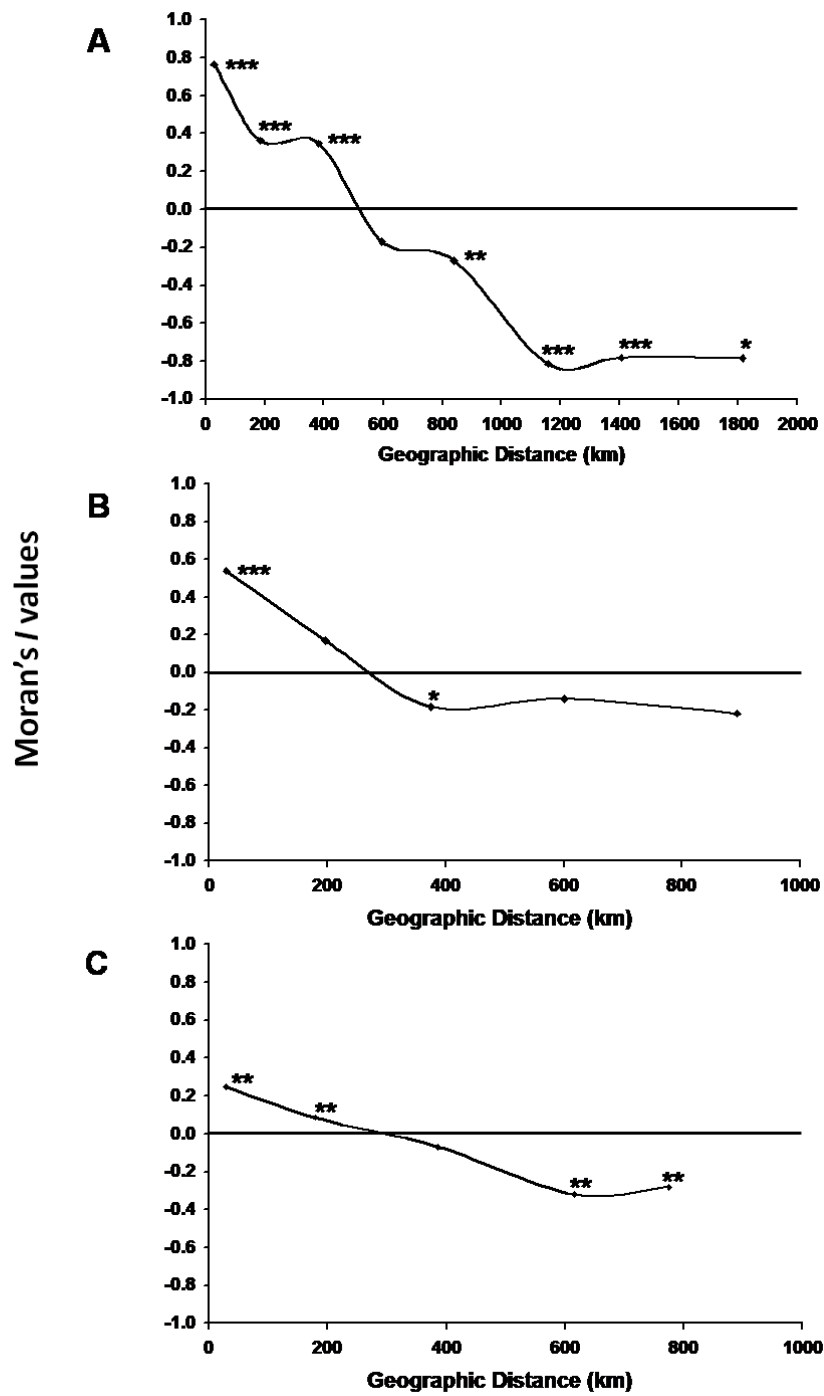


Figure 6. Spatial Autocorrelograms for *Ctenus* sp.. **A.** *Ctenus* sp. – All; **B.** *Ctenus* sp. – West; **C.** *Ctenus* sp. - East. * = $0.05 > p \geq 0.01$, ** = $0.01 > p \geq 0.001$, *** = $p < 0.001$.

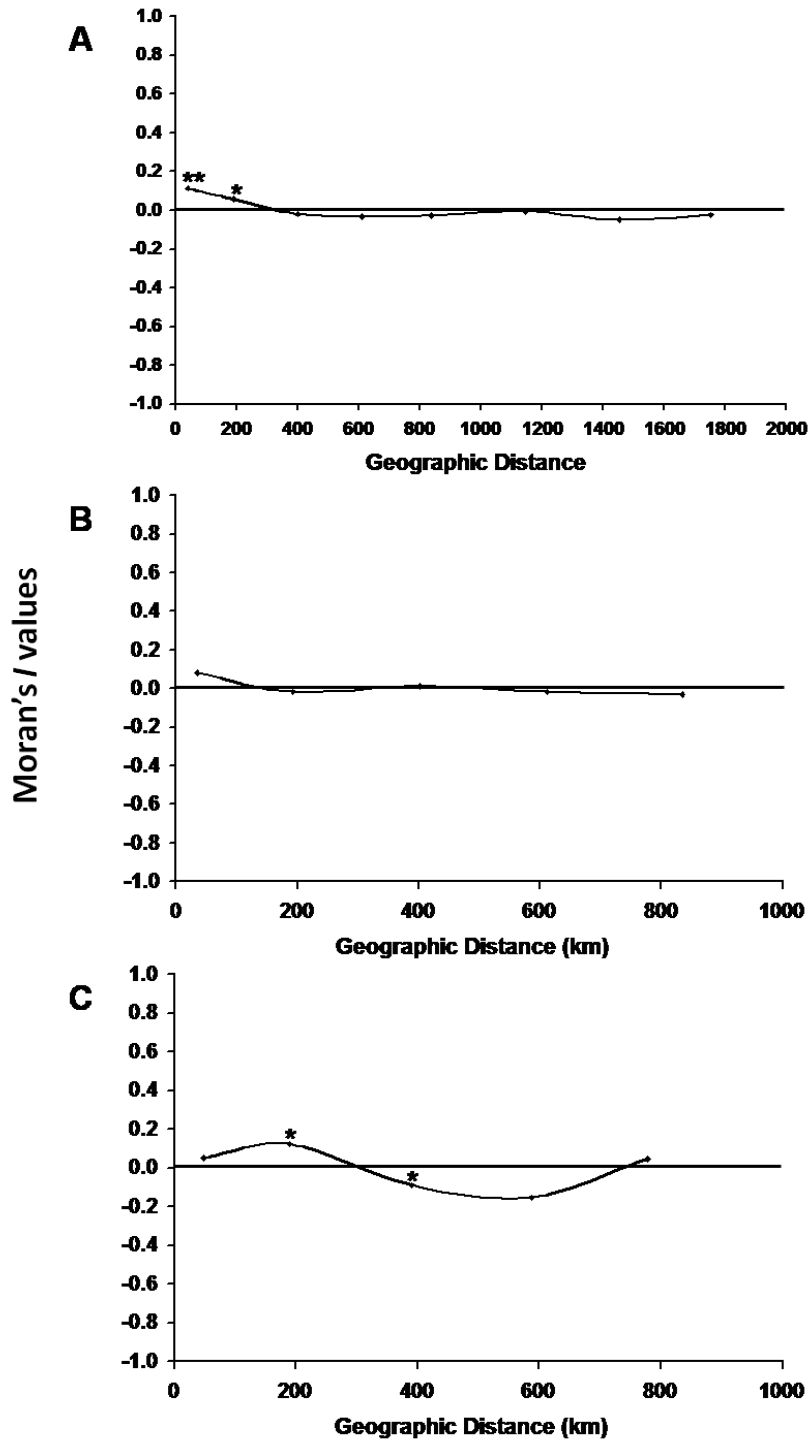


Figure 7. Spatial Autocorrelograms for *Thaumasia annulipes*. **A.** *T. annulipes* – All; **B.** *T. annulipes* – West; **C.** *T. annulipes* - East. * = $0.05 > p \geq 0.01$, ** = $0.01 > p \geq 0.001$, *** = $p < 0.001$.

Table 1. Number of individuals of the *Ctenus* sp. and the *Thaumasia annulipes* collected along the main channel of the Amazon River. The sample`s number are the same described on the Figure 1. The sites from 1 to 12 are located before the Negro River (West) and the sites from 13 to 23 are located on the East of this river.

Sample	Specie	Banks and N. of Individuals			Total
		North	South	Island	
1	<i>Ctenus</i> sp.	1	3	0	4
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
2	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
3	<i>Ctenus</i> sp.	1	0	0	1
	<i>Thaumasia annulipes</i>	5	0	0	5
4	<i>Ctenus</i> sp.	0	1	0	1
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
5	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
6	<i>Ctenus</i> sp.	3	0	0	3
	<i>Thaumasia annulipes</i>	2	0	0	2
7	<i>Ctenus</i> sp.	6	0	0	6
8	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
9	<i>Thaumasia annulipes</i>	3	0	0	3
10	<i>Ctenus</i> sp.	0	5	0	5
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
11	<i>Ctenus</i> sp.	0	4	0	4
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
12	<i>Ctenus</i> sp.	5	0	0	5

	<i>Thaumasia annulipes</i>	5	0	0	5
13	<i>Ctenus</i> sp.	0	0	3	3
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
14	<i>Ctenus</i> sp.	0	0	6	6
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
15	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
16	<i>Ctenus</i> sp.	0	0	2	2
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
17	<i>Ctenus</i> sp.	0	4	0	4
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
18	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
19	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	5	0	5
20	<i>Thaumasia annulipes</i>	5	0	0	5
21	<i>Thaumasia annulipes</i>	5	0	0	5
22	<i>Ctenus</i> sp.	0	0	3	3
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	5	5
23	<i>Ctenus</i> sp.	0	0	1	1
	<i>Thaumasia annulipes</i>	0	0	3	3
Total		41	62	48	151

Table 2. *Ctenus* sp. haplotypes, sampling sites and sample location (see Fig. 1).

Individual (sample)	Haplotype ¹	Site ²	Sample location ³	Longitude	Latitude	City	Locality ⁴
1	hC1	1	W. S.	-69.464	-4.014	São Paulo de Olivença	Margem Sul-Solimões
2	hC2	1	W. S.	-69.464	-4.014	São Paulo de Olivença	Margem Sul-Solimões
3	hC3	3	W. N.	-68.031	-3.173	Santo Antônio do Içá	Lago Paranã Canini
4		4	W. S.	-66.916	-2.731	Jutaí	Restinga do Cevalho
5	hC4	6	W. N.	-64.628	-3.260	Tefé	Lago do Jacaré
6	hC5	7	W. N.	-64.170	-3.664	Tefé	Guariba - Solimões
7		7	W. N.	-64.170	-3.664	Tefé	Guariba - Solimões
8		6	W. N.	-64.628	-3.260	Tefé	Lago do Jacaré
9	hC6	7	W. N.	-64.170	-3.664	Tefé	Guariba - Solimões
10	hC7	10	W. S.	-61.960	-3.972	Codajás	Lago Cuxuará
11	hC8	12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré
12	hC9	12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré
13		12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré

14	hC10	13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
15		15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
16		15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
17		14	E. I.	-58.710	-3.309	Itacoatiara	Trindade
18		15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
19		17	E. I.	-56.529	-2.522	Parintins	Ilha do Meio
20		18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
21		18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
22		13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
23		13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
24		13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
25		13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
26	hC11	14	E. I.	-58.710	-3.309	Itacoatiara	Trindade
27	hC12	15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
28	hC13	15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
29	hC14	17	E. I.	-56.529	-2.522	Parintins	Ilha do Meio

30	hC15	18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
31		18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
32	hC16	24	E. I.	-52.442	-1.480	Almerim	Munguba
33	hC17	24	E. I.	-52.442	-1.480	Almerim	Munguba
34	hC18	24	E. I.	-52.442	-1.480	Almerim	Munguba
35	hC19	25	E. I.	-51.818	-1.204	Gurupá	Furinho
36	<i>Ctenus</i> sp	14	E. I.	-58.710	-3.309	Itacoatiara	Trindade
37	<i>C. villasboasi</i>	-	-	-	-	-	-
38	<i>C. manauara</i>	-	-	-	-	-	-
39	<i>C. amphora</i>	-	-	-	-	-	-

¹Haplotypes were numbered in sequence according to their first occurrence from west to east.

²See Fig. 1.

³Sample type. First letter indicates west (W) or east (E) of the Rio Negro. Second letter denotes the north bank of the Amazon (N), south bank of the Amazon (S), or river island (I).

⁴Represents the communities which the boat was docked during the collection of samples.

Table 3. *Thaumasia annulipes* haplotypes, sampling sites and sample location (see Fig. 1).

Individual (sample)	Haplotype ¹	Site ²	Sample location ³	Longitude	Latitude	City	Locality ⁴
1	hT1	1	W. S.	-69.464	-4.014	São Paulo de Olivença	Margem Sul-Solimões
2		4	W. S.	-66.916	-2.731	Jutaí	Restinga do Cevalho
3		4	W. S.	-66.916	-2.731	Jutaí	Restinga do Cevalho
4	hT2	2	W. S.	-69.050	-3.477	São Paulo de Olivença	Lago Sakambu
5	hT3	2	W. S.	-69.050	-3.477	São Paulo de Olivença	Lago Sakambu
6		2	W. S.	-69.050	-3.477	São Paulo de Olivença	Lago Sakambu
7	hT4	3	W. N.	-68.031	-3.173	Santo Antonio do Iça	Lago Chicotuba
8	hT5	3	W. N.	-67.972	-3.122	Santo Antonio do Iça	Boca Iça-Solimões
9	hT6	3	W. N.	-67.972	-3.122	Santo Antonio do Iça	Boca Iça-Solimões
10	hT7	3	W. N.	-67.972	-3.122	Santo Antonio do Iça	Boca Iça-Solimões
11	hT8	3	W. N.	-67.972	-3.122	Santo Antonio do Iça	Boca Iça-Solimões
12	hT9	12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré
13		12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré

14		1	W. S.	-69.464	-4.014	São Paulo de Olivença	Margem Sul-Solimões
15		8	W. S.	-63.415	-3.902	Coari	Cacoal-Solimões
16		9	W. N.	-62.855	-3.894	Coari	Trocaris - Solimões II
17		5	W. S.	-65.640	-2.679	Juruá	Paraná Teiu
18	hT10	4	W. S.	-66.916	-2.731	Jutaí	Restinga do Cevalho
19	hT11	5	W. S.	-65.640	-2.679	Juruá	Paraná Teiu
20	hT12	5	W. S.	-65.640	-2.679	Juruá	Paraná Teiu
21	hT13	6	W. N.	-64.628	-3.260	Tefé	Lago do Jacaré
22	hT14	8	W. S.	-63.400	-3.917	Coari	Paraná Apaurá
23	hT15	8	W. S.	-63.400	-3.917	Coari	Paraná Apaurá
24	hT16	9	W. N.	-62.855	-3.894	Coari	Trocaris - Solimões II
25	hT17	9	W. N.	-62.855	-3.894	Coari	Trocaris - Solimões II
26	hT18	10	W. S.	-61.959	-3.984	Codajás	Lago do Poção
27	hT19	10	W. S.	-61.960	-3.972	Codajás	Lago Cuxúara
28	hT20	12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré
29		10	W. S.	-61.960	-3.972	Codajás	Lago Cuxúara

30		12	W. S.	-60.841	-3.628	Manacapuru	Paraná do Jacaré
31	hT21	10	W. S.	-61.960	-3.972	Codajás	Lago Cuxúara
32	hT22	13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
33	hT23	13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
34	hT24	13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
35	hT25	24	E. I.	-52.442	-1.480	Almerim	Munguba
36		15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
37		13	E. N.	-59.324	-3.154	Itacoatiara	Matinha
38		18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
39	hT26	14	E. I.	-58.710	-3.309	Itacoatiara	Trindade
40	hT27	15	E. I.	-57.917	-2.782	Urucurituba	Ilha Grande Cucuiari
41	hT28	17	E. I.	-56.529	-2.522	Parintins	Ilha do Meio
42		17	E. I.	-56.529	-2.522	Parintins	Ilha do Meio
43		17	E. I.	-56.529	-2.522	Parintins	Ilha do Meio
44		19	E. I.	-55.301	-2.103	Parintins	Ilha do Meio
45	hT29	18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta

46	hT30	18	E. S.	-55.966	-2.076	Juruti	Malagueta
47	hT31	19	E. I.	-55.301	-2.103	Óbidos	Ilha Grande 2
48	hT32	19	E. I.	-55.301	-2.103	Óbidos	Ilha Grande 2
49	hT33	20	E. S.	-54.322	-2.491	Santarém	Ponta do Ituqui
50	hT34	20	E. S.	-54.322	-2.491	Santarém	Ponta do Ituqui
51	hT35	22	E. N.	-53.722	-1.862	Prainha	JK
52	hT36	23	E. N.	-53.152	-1.746	Almerim-Prainha	Paraíso
53	hT37	25	E. I.	-51.818	-1.204	Gurupá	Furinho
54	<i>D. japonicus</i>	-	-	-	-	-	-
55	<i>D. horishanus</i>	-	-	-	-	-	-
56	<i>H. higenaga</i>	-	-	-	-	-	-

¹Haplotypes were numbered in sequence according to their first occurrence from west to east.

²See Fig. 1.

³Sample type. First letter indicates west (W) or east (E) of the Rio Negro. Second letter denotes the north bank of the Amazon (N), south bank of the Amazon (S), or river island (I).

⁴Represents the communities which the boat was docked during the collection of samples.

Table 4. AMOVA results of comparison between *Ctenus* sp. populations of the east and west sides of the Negro River.

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	% variation
Among populations	1	342.63	20.84	91
Within populations	33	67.97	2.06	9
Total	34	410.60	22.90	

Table 5. AMOVA results of comparison between *Thaumasia annulipes* populations of the east and west sides of the Negro River.

Source of variation	d.f.	Sum of squares	Variance components	% variation
Among populations	1	30.62	0.75	6.18
Within populations	51	579.52	11.36	93.82
Total	52	610.15	12.11	

Table 6. Summary molecular diversity statistics for *Ctenus* sp. and *Thaumasia annulipes* along the Amazon River taking into account the presence of the Negro River.

Comparison	N. individuals	N. haplotypes	Haplotype diversity (λ)	Mean N. pairwise differences	Nucleotide diversity (π)	N. variable sites
<i>Ctenus</i> sp.						
West of Negro	13	9	0.93 ± 0.05	3.35 ± 1.84	0.0051 ± 0.0031	12
East of Negro	22	10	0.71 ± 0.10	4.55 ± 2.32	0.0069 ± 0.0039	23
Combined	35	19	0.87 ± 0.04	24.15 ± 10.87	0.0367 ± 0.0184	67
<i>T.annulipes</i>						
West of Negro	31	22	0.95 ± 0.02	26.66 ± 12.00	0.0405 ± 0.0203	139
East of Negro	22	16	0.94 ± 0.03	17.10 ± 7.90	0.0260 ± 0.0134	93
Combined	53	38	0.97 ± 0.01	23.46 ± 10.48	0.0357 ± 0.0177	157