

Bruno Barufatti Grisolia

Efeitos indiretos das aranhas *Peucetia* spp. (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae) no sucesso reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) e no comportamento das guildas associadas à planta

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

595.44 Grisolia, Bruno Barufatti
G869e Efeitos indiretos das aranhas *Peucetia* spp. (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae) no sucesso reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) e no comportamento das guildas associadas à planta / Bruno Barufatti Grisolia. - Rio Claro, 2014
95 f. : il., figs., gráfs., fots.

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências de Rio Claro
Orientador: Maria José de Oliveira Campos
Coorientador: Gustavo Quevedo Romero

1. Aracnídeo. 2. Plantas. 3. Cascatas tróficas. 4. Estudo experimental. I.
Título.

Dissertação de Mestrado

Bruno Barufatti Grisolia

Efeitos indiretos das aranhas *Peucetia* spp. (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae) no sucesso reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) e no comportamento das guildas associadas à planta

Orientador: Profa. Dra. Maria José de Oliveira Campos

Co-orientador: Prof. Dr. Gustavo Quevedo Romero

Dissertação apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, título de Mestre em Ciências Biológicas (Zoologia)

Rio Claro

2014

Sumário

Agradecimentos	6
Resumo	8
Abstract.....	10
Introdução Geral	12
A predação e os mecanismos envolvidos nos efeitos em cascatas tróficas – Histórico do conceito das cascatas tróficas	13
Cascatas tróficas em sistemas aquáticos e terrestres	15
O risco de predação: os efeitos mediados por atributos (TMII)	16
Constraste entre herbívoros e polinizadores nas cascatas tróficas	19
A aranha como modelo de predador e sua interação com plantas.....	20
Justificativa.....	22
Sistema de Estudo.....	25
Literatura Citada.....	26

Capítulo 1

Resumo	36
Introdução.....	37
Material e Métodos.....	40
Resultados.....	42
Discussão	44
Literatura citada	51
Lista de Tabelas e Figuras	52

Capítulo 2

Resumo	66
Introdução.....	67
Material e Métodos.....	69
Resultados.....	72
Discussão	77
Literatura citada	82
Lista de Tabelas e Figuras	86
Considerações finais.....	85

A todos os curiosos para os quais
as ciências da vida
causam inquietações,
dedico

" (...)Desde então, aqui tenho vivido, depois de extirparem a população de lobos. Agora vejo uma nova montanha, que se transformou em um verdadeiro labirinto de trilhas de cervos.

A floresta sem seus predadores tem cada um dos seus arbustos comestíveis padecendo em um estado anêmico, até a morte. Quase todas as árvores estão desfolhadas, à altura de uma sela"

- Aldo Leopold

"A vida é curta, e os estudos em potencial infinitos. Temos uma chance muito maior de realizar algo significativo quando seguimos nossos interesses apaixonados e trabalhamos em com um significado pessoal."

- Stephen Jay Gould

Agradecimentos

Meus agradecimentos já nascem incompletos. O tempo passa, a memória falha e isso faz com que eu deixe de citar pessoas importantes ou deixe de levantar fatos relevantes para as pessoas que aqui estão. Apesar disso, acredito que o implícito e tudo aquilo que vai além de todas essas palavras é o que realmente importa.

Primeiramente, não poderia deixar de dedicar sinceros agradecimentos aos meus orientadores.

Agradeço, à minha orientadora, Maria José de Oliveira Campos, por me dar alguns dos exemplos mais inspiradores como professora, amiga e pesquisadora e por qualidades que atualmente são raras no meio acadêmico. Não posso deixar de agradecer por sua paciência, carinho, prontidão em ajudar sempre que eu precisasse. Além das primeiras discussões que eu tive sobre ecologia e interação planta/animal, ainda na graduação, que me influenciaram para o mergulho nesse mundo complexo e apaixonante.

Ao meu co-orientador, Gustavo Quevedo Romero pelo exemplo como amigo e pesquisador. Através dele comecei a pensar em Ecologia como uma ciência incessavelmente nova, com perguntas e ideias fervilhantes sobre esse pouco de biodiversidade que ainda existe à nossa volta.

À vários professores, que me deram sugestões em disciplinas ou informalmente, Tadeu Siqueira, João Vasconcellos Neto e Patrícia Morelato. À professora Leila que, de forma amável, me apresentou a ideia das cascatas tróficas ainda na graduação

É com orgulho, também, que agradeço aos meus pais que estiveram ao lado desse menino um tantinho complicado e, às vezes difícil de entender. Obrigado pelo amparo, carinho, diálogos e pelo exemplo de vocês.

Aos GEECAS (Grupo de Ecologia e Conservação das Abelhas Silvestres), Paula, Zhu, Dani, atuais, temporários e agregados. Obrigado pelas discussões promissoras, pelas horas de descontração ou mesmo de café.

À Gleí, por compartilhar comigo vitórias e angústias e manter um estímulo próprio com um sorriso permanente e o rosto erguido mesmo diante das mais diversas animosidades dessa vida científica. Pelo exemplo em manter um terreno fértil para os seus sonhos, sempre pensar à frente dos demais e viver longe do marasmo da vida.

Ao Felipe Brocanelli (Socó), pelo estímulo em me fazer continuar e prosperar na vida acadêmica. Pelas discussões aprazíveis no laboratório sobre os mais diversos assuntos botânicos, zoológicos, ecológicos e até acerca da gestão financeira. Quando tudo parece

complicado e cheio de detalhes, imagino você as transformando em simples e assim segue a vida.

Aos meus amigos, em particular, ao Alexsandro Nascimento, que me ajudou a me concentrar na fase final da redação da dissertação. Obrigado pelo suporte acadêmico, técnico, científico e até psicológico. Seu espírito prático de vez em quando vem imbuído de uma paciência e de uma vontade de ajudar que impressiona.

Ao Richard Moretto (Frodo), pelo suporte na eloquência das apresentações, conselhos sinceros e discussões proveitosas. Pelas eventuais fugas do trabalho e pela responsabilidade em me ajudar no lugar e na hora certa.

Ao Tiago Salge, por me fazer acreditar na liberdade e que a real beleza do mundo transparece nas coisas mais simples.

A vários amigos que me acompanharam nessa caminhada à Mariana, por me mostrar que sempre há alguém em uma situação pior, à Marina por seu senso de aventura, à Fernanda e à Tá por estarem presentes em horas difíceis.

Aos meus amigos de Tupã, Marcos, João, Alexandre, por mesmo longe estarem dispostos a ajudar.

A todo o pessoal que conheci no Laboratório da Ecologia das Interações Multitróficas (UNICAMP) Tiago Bernabé, Paula, Andressa, Maraísa, Ana Gonçalves, Thiago Gonçalves, Gustavo Cauê, Thaís, Gustavo Migliorini, Sandra, Fátima e Alexandre.

À algumas pessoas especiais que convivi durante meus campos, Adriana, presente na maior parte do meu campo e à quem tive o prazer de compartilhar momentos de vitória e de aprendizado, em aventuras pela mata, pela base e até pela cozinha.

Ao Fábio Perin (Quase), com quem tive o prazer de participar de peripécias pelas regiões úmidas da Serra do Japi.

À Camila, por sua disposição ímpar, sua grande de vontade de, mesmo abraçando o mundo ainda querer ajudar. Agradeço por garantir o riso e o sorriso das pessoas que estão em sua volta, pelo estímulo e pelo exemplo de entusiasmo naquilo você faz.

Ao Pablo, por me mostrar logo no início dos meus trabalhos conselhos que serviram de amostra sobre um pouquinho de tudo que iria encontrar no curso de campo.

Agradeço a todos que se dedicam a manter a Base Ecológica da Serra do Japi, dentro de todos os seus erros e acertos. Seu Lauro, um exemplo de vida, Ronaldo, Guardas da Reserva Ecológica, a Secretaria do Meio Ambiente e a Prefeitura Municipal de Jundiáí.

Aos membros da banca Cláudio Von Zuben e Felipe Gawryszewski pelas sugestões pertinentes. À CAPES pela bolsa concedida durante o trabalho.

Resumo

Embora predadores possam exercer efeitos distintos sobre o comportamento de fitófagos e polinizadores e parasitoides, pouco se sabe sobre seus efeitos no comportamento de risco dessas três guildas em um mesmo sistema. Nós verificamos o contraste no comportamento forrageiro de fitófagos, polinizadores e parasitoides, manipulando uma atmosfera de risco de predação em ramos reprodutivos de *Trichogoniops adenantha*(DC) na Serra do Japi, Jundiaí, SP. Para isso, comparamos o número de visitas a flores com e sem predadores. Adicionalmente, utilizamos duas espécies de aranhas, *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae), que adotam estratégias distintas de caça e usam diferentes partes da planta como sítios de forrageamento, o que pode variar a vulnerabilidade dos visitantes a experiências que remetem ao perigo frente a predadores. Fitófagos manifestaram uma diminuição de mais de 50% das visitas quando expostos a um predador, e evitaram indistintamente flores portando *P. rubrolineata* ou *M. argenteus*. Entre os polinizadores, o reconhecimento de predadores possui especificidades para táxons. Nesse caso, apenas as abelhas evitaram flores portando *M. argenteus*, o que provocou um decréscimo de 60% no número de suas vistas. Os resultados sugerem que a presença de grupos taxonômicos distintos nas diferentes guildas influenciou o efeito encontrado. Esses dados fornecem uma nova perspectiva para os estudos de risco de predação, demonstrando que o efeito de predadores pode ser distinto conforme a guilda observada no sistema. Como diferentes guildas podem trazer efeitos distintos para o sucesso reprodutivo da planta, é importante contemplar o contraste de efeitos do comportamento de risco entre guildas em estudos que enfoquem cascatas tróficas. O resultado diferencial observado para as diferentes guildas observadas, fitófagos, polinizadores e parasitoides, em especial, o fato da presença das aranhas negativa para os fitófagos pode ser indiretamente positiva para o sucesso reprodutivo do vegetal, ou seja, a presença das aranhas poderia influenciar na proteção biótica do vegetal. Grande parte dos estudos sobre proteção biótica de uma planta utiliza apenas uma espécie de predador. No entanto, um desafio atual para a ecologia é elucidar como o aumento da complexidade da teia alimentar a partir da combinação de predadores pode afetar as cascatas tróficas. Estudos prévios demonstraram que a presença das aranhas *Misumenops argenteus* ou *Peucetia* spp. traz efeitos positivos ou neutros para *Trichogoniopsis adenantha* D.C. (Asteraceae) quando avaliadas separadamente. Neste trabalho, nós verificamos o efeito da interação destas aranhas sobre o sucesso reprodutivo de *T. adenantha*, em experimento realizado entre fevereiro e abril de 2011 na Serra do Japi, SP. Nossos resultados demonstraram que há uma proteção biótica da

planta mediada pelas aranhas. A presença de *Misumenops argenteus* ou de *Peucetia* spp diminuiu a abundância de endófagos, aumentou a proporção de ovários fertilizados e reduziu o número de danificados, demonstrando a existência de um importante componente top-down no sistema. Entretanto, a interação entre as aranhas enfraquece os efeitos indiretos para planta, indicando que a eminência de uma predação intra-guilda limitaria a ação do predador na planta e mitigaria os efeitos indiretos das aranhas para o vegetal. Dessa forma, demonstramos que as aranhas exercem um efeito sobre o comportamento de risco de predação principalmente sobre fitófagos e esses efeitos podem estar relacionados aos efeitos indiretamente positivos para o sucesso reprodutivo do vegetal.

Palavras-chave: Aracnídeos; plantas; cascatas tróficas; estudo experimental

Abstract

Although predators may exert different effects on the behavior of pollinators, parasitoids and phytophagous, little is known about its effects on the risk behavior of these three guilds in the same system. We performed a experimental study to investigate the contrast in foraging behavior between phytophagous, pollinators and parasitoids, manipulating an atmosphere of predation risk on reproductive branches of *Trichogoniopsis adenantha* (DC) in the Serra do Japi, Jundiaí, SP. For this, we compared the number of visits to flowers with and without predators. Additionally, we used two species of spiders, *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae) and *Misumenops argenteus* (Thomisidae), which use different hunting strategies and forage in different parts of plant.

Phytophagous decrease over 50 % of visits when exposed to predator, and avoided carrying flowers indistinctly with *P. rubrolineata* or *M. argenteus*. Among the pollinators, predators recognition is taxa specific. In this case, only the bees avoided flowers with *M. argenteus*, which decreased 60% in the number of its visits.

We purpose that the contrast among guilds occur due to the existence of different taxonomic groups. These data provide a new perspective for studies of predation risk, demonstrating that the effect of predators can be distinguished according to the guild observed in the system. How different guilds may cause distinct effects for plant reproductive success, it is important to contemplate the contrast effects of risk behavior among guilds in studies that focus on trophic cascades.

The constrating results observed for the different guilds, in particular, the fact of the phytophagous avoiding plants with spiders can be indirectly positive for the reproductive success of plant (i.e. the presence of spiders could influence biotic protection of the plant). Most studies on biotic protection of a plant uses only one kind of predator . However, a current challenge for ecology is to elucidate how the increased complexity of the food web from the combination of predators can affect trophic cascades.

Previous studies have demonstrated that the presence of spiders or *Misumenops argenteus* and *Peucetia* spp. brings positive or neutral effects on *Trichogoniopsis adenantha* DC (Asteraceae) when evaluated separately.

In this work, we verified the effect of the interaction of these spiders on the reproductive success of *T. adenantha*, in an experiment conducted between February and April 2011 Serra Japi , SP. Our results demonstrated that there is a biotic protection mediated by the spider. The presence of *Misumenops argenteus* or *Peucetia* spp decreased the abundance of endophagous, the proportion of fertilized ovaries and reduced the number

of damaged ovaries, demonstrating the existence of an important top-down component in the system. However, the interaction between spiders weakens the indirect effects on plant, indicating that the eminence of an intra-guild predation limit the action of the predator in the plant and mitigate the indirect effect of spiders for the plant.

Thus, we demonstrate that spiders have an effect on the behavior of predation risk primarily on phytophagous and these effects may be related to indirect positive effects on the reproductive success of plant.

Keywords: Arachnids ; plants ; trophic cascades ; experimental study

Introdução geral

A predação e os mecanismos envolvidos nos efeitos em cascatas tróficas – Histórico do conceito das cascatas tróficas

“Insetos que se alimentam de plantas vivem em um mundo dominado de um lado, por seus inimigos naturais e, de outro, por plantas que ou são pobres em nutrientes, ou venenosas “
(Lawton e McNeil)

A predação, o consumo de um organismo e sua imediata remoção da população, é um tópico que sempre ocupou o centro de discussões de ecólogos desde a segunda metade do século passado (Ricklefs, 2003; Begon, 2007; Romero *et al.*, 2011). Essa importante interação ecológica envolve mecanismos adaptativos tanto por parte do predador como por parte da presa, e destaca-se pela influência que exerce sobre a dinâmica populacional de ambos os grupos.

Uma das perspectivas mais clássicas sobre o tema mostra que predadores afetam a estrutura de comunidade dos organismos consumidos, motivo pelo qual os impactos diretos ou indiretos da predação afetam componentes de todo ecossistema. Como um dos principais objetivos da ecologia de comunidades é entender a contribuição dos diferentes fatores estruturadores das comunidades, compreender quais as influências da predação torna-se crucial nesse contexto (Griffin e Thaler, 2006). Passaram-se alguns anos até que o conceito de predação fosse reconhecido como um importante mecanismo regulador da produtividade primária e da distribuição de espécies nos ecossistemas. Até a primeira metade do século XX, as teorias ecológicas consideravam o efeito dos predadores sobre as comunidades como muito pequeno ou mesmo insignificante (Terborgh e Estes, 2010). Entretanto, ao longo dos anos os estudos sobre predação passaram a contemplar as interações indiretas entre dois organismos (mediadas por espécies intermediárias) e mostram cada vez mais que os efeitos da predação são um dos mais proeminentes condutores dos padrões que estruturam uma comunidade (Abrams *et al.*, 1996).

Estudos sobre predação ganharam um destaque ainda maior quando Hairston *et al.* (1960) postularam que, no contexto dos ecossistemas, os predadores evitam indiretamente o consumo de organismos produtores ao regularem a população de herbívoros. A ideia foi metaforizada como a “Hipótese do Mundo Verde” (HMV) e, ao mesmo tempo em que ganhou força entre ecólogos contemporâneos, sofreu críticas contundentes. Uma das principais críticas foi feita por Murdoch (1966) em seu artigo intitulado “O mundo é espinhento e tem gosto ruim”, em que faz referência a possíveis defesas inerentes à planta

tais como baixo grau nutricional, indumentários morfológicos ou mesmo toxicidade, contrariando a HVM.

Apesar das críticas à HVM, as premissas dessa hipótese foram demonstradas em diversos sistemas ao longo das décadas posteriores. Fretwell, (1987) estendeu o modelo proposto por Hairston ao defender a dinâmica trófica como uma teoria central na ecologia. No contexto da HVM está o controle *top-down*, ou seja, a regulação descendente da comunidade de produtores regulada por predadores. Dessa forma, essa perspectiva de regulação estaria no epicentro da dinâmica trófica, afetando abundância, biomassa e diversidade dos níveis mais baixos (Fretwell, 1987).

Além dos mecanismos descendentes de regulação de ecossistemas (*top-down*) há a mediação regulada pelos níveis basais (*bottom-up*), que preconiza, por exemplo, que o sucesso reprodutivo de vegetais depende da disponibilidade de nutrientes e de suas defesas contra herbívoros que podem estar associadas à características biológicas intrínsecas aos vegetais (e.g. compostos tóxicos e/ou impalatáveis). Todavia, em ambientes naturais, é pouco provável que haja uma dicotomia desses mecanismos; o que parece ocorrer é um balanço espaço-temporal entre ambas as formas de regulação (Frank *et al.*, 2005).

É mais adequado pensar nos mecanismos de controle *top-down* e *bottom-up* de forma integrada. Defender a importância de um, em detrimento do outro, pode gerar uma dualidade puramente teórica, diferente da forma com que os mecanismos apresentam-se nos ecossistemas (Krebs, 1995). Evidências experimentais confirmam a ocorrência simultânea dos controles *top-down* e *bottom-up* em um mesmo sistema. Em ecossistemas neotropicais, por exemplo, um estudo sobre interação animal-plantas demonstrou que a presença da aranha *Misumenops argenteus* (Thomisidae, Araneae) reduz os níveis de herbivoria e a quantidade de danos à espécie de planta *Trichogoniopsis adenantha* (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004). Nesse mesmo sistema e localidade, também foi demonstrado que a abundância de presas está relacionada aos índices pluviométricos, o que indica que existem tanto componentes de regulação *top-down* quanto *bottom-up* (Romero e Vasconcellos-Neto, 2003).

A Hipótese da Interação Tritrófica, proposta mais recentemente, (Mooney *et al.*, 2012) contempla os efeitos *top-down* e *bottom-up* de forma integrada. Essa teoria prediz que herbívoros especialistas são competitivamente dominantes e escaparão mais habilmente de predadores. Ainda assim, dependendo do sistema estudado, a magnitude do efeito observado pode ser maior ou menor. Em plantas de baixo grau nutricional, por exemplo, o efeito tende a ser maior (Mooney *et al.*, 2012). Dessa forma, integra-se uma forma de defesa inerente às

plantas, escassez de nutrientes, o que a torna menos atrativa a herbívoros, com a defesa biótica mediada por predadores que forrageiam sobre a planta.

A influência mediada ao longo dos níveis tróficos basais por predadores via controle *top-down*, as chamadas cascatas tróficas, podem afetar organismos autótrofos de forma positiva, caso o número de níveis tróficos for ímpar, ou negativa, caso o número de níveis tróficos for par (Fretwel, 1987). O termo “cascatas tróficas” foi utilizado pela primeira vez por Paine em 1980, mas sua maior popularidade advém de estudos realizados nos últimos anos (Estes *et al.*, 2011).

Em uma perspectiva teórica, as cascatas tróficas devem ocorrer minimamente em sistemas tritróficos. Sistemas contendo três níveis tróficos são justamente os sistemas mais comuns e mais simples encontrados. Geralmente, sistemas simples são os mais utilizados para verificar os efeitos de cascatas tróficas em estudos que envolvem tanto experimentos naturais quanto experimentos em ambientes controlados (Terborgh e Estes, 2010). Por outro lado, embora presentes, sistemas com um número maior de níveis tróficos ou com um número par de níveis foram pouco estudados neste contexto.

Em um dos trabalhos envolvendo o estudo das interações entre quatro níveis tróficos, Gastreich (1999) evidenciou que em plantas que abrigavam aranhas, a taxa de herbivoria foi maior, em relação às plantas em que aranhas estavam ausentes. De forma similar, em outro trabalho realizado no Arquipélago Aleutas por Anthony *et al.* (2008), destaca-se a importância das lontras como predadoras (*Enhydra lutris*) no controle da população de ouriços-do-mar (*Hexagrammus lagocephalus*) consumidores diretos da floresta de algas do local. Entretanto, em locais em que há um nível trófico a mais, o das águias-carecas, há um efeito inverso, negativo para os produtores.

As primeiras hipóteses que permeiam o tema das cascatas tróficas, segundo os modelos de Hairston (1960) e Fretwell (1987), são baseadas no conceito restritivo das cadeias alimentares. Essa simplificação pode efetivamente representar a dinâmica de alguns sistemas e teve algum sucesso em demonstrar padrões empiricamente (e.g. Persson *et al.*, 1992; Crete, 1999; Aunapuu *et al.*, 2008). Tal definição, entretanto é uma teorização demasiadamente simplista para a real influência que a interação entre os seres vivos exerce sobre o fluxo de energia nos ecossistemas (Polis e Strong, 1996; Leibold *et al.*, 1997; Pace *et al.*, 1999). A natureza envolve, ao invés de simples cadeias, redes tróficas complexas envolvendo importantes interações entre os seres vivos cujas consequências abrangem todas as propriedades dos sistemas em que estão inseridas (Pace *et al.*, 1999).

Após décadas de estudos, novos exemplos de cascatas tróficas são verificados em uma série de ambientes, tais como lagos, florestas, banco de algas, comunidades planctônicas marinhas, dentre outros. Os trabalhos vão desde experimentos de pequenas dimensões, como alguns clássicos e atuais utilizando cercados ou gaiolas (e.g. Paine, 1974; Schmitz *et al.*, 1997), até outros naturais envolvendo escalas de paisagem (e.g. Beschta, 2006).

Cascatas tróficas em sistemas aquáticos e terrestres

“As cascatas tróficas são todas molhadas ?”

(Strong)

Aparentemente, as cascatas tróficas são mecanismos onipresentes no planeta, porém a magnitude dos seus efeitos varia entre sistemas diferentes, com uma nítida vantagem de força de efeito em ecossistemas aquáticos comparados aos terrestres. Há fortes indicativos de que as cascatas tróficas ajustam-se melhor aos ecossistemas aquáticos em virtude da teia trófica com menos conectores facilitar a verificação das principais premissas da HMT (Polis *et al.*, 2000).

O contraste no efeito verificado entre sistemas aquáticos e terrestres não é um assunto recente. Strong (1992) já havia destacado que as “cascatas tróficas são todas molhadas”, uma generalização exagerada uma vez que há um suporte sólido de que as cascatas tróficas estão presentes em ecossistemas terrestres (Wise e Halaj, 2001; Shurin *et al.*, 2005).

A variabilidade entre os sistemas, entretanto, é um fato, e já foram propostas muitas hipóteses para explicá-la, tais como: (1) uma maior palatabilidade do fitoplâncton comparado às plantas terrestres, (2) a complexidade de teias tróficas em ecossistemas terrestres, na qual podemos encontrar um maior número de níveis tróficos intermediários, o que pode favorecer a predação intra-guilda, (3) o fato da comunidade de produtores do ambiente aquático ser maior quando comparada aos ambientes terrestres e (4) um maior aporte de nutrientes no fitoplâncton. Há argumentos razoáveis que contrapõem cada uma dessas explicações, mas o fato é que o esforço atual realmente demonstra que a magnitude dos efeitos das cascatas tróficas é maior em ecossistemas aquáticos comparados aos terrestres (revisão em Shurin, 2005).

A despeito da magnitude do efeito das cascatas tróficas ser maior em ecossistemas aquáticos, ao longo dos anos, novos trabalhos empíricos surgem verificando o efeito de cascata trófica em ambos os ecossistemas. Em oceanos, a simples presença de tubarões tigris (*Galeocerdo cuvier*) modifica o forrageio de grandes herbívoros, tais como a

tartaruga, (*Chelonia mydas*) e o peixe-boi, (*Dugong dugon*) de forma a proteger indiretamente a vegetação marinha (Burkholder, 2013).

Os exemplos dentro desse contexto são múltiplos, algumas aves, por exemplo, contribuem para a manutenção da produtividade das florestas tropicais ao diminuírem o ataque de artrópodes herbívoros (Van Bael et al., 2003), e desempenham um papel integral nos ecossistemas, trazendo benefícios tanto para plântulas como para vegetais maduros (Mäntylä, 2011)

Uma parcela da diferença na magnitude do efeito das cascatas tróficas pode ser explicada pela natureza do ecossistema em estudo (Shurin, 2005). Entretanto, trata-se de apenas uma parte da explicação, fatores que variam dentro do sistema (redes complexas envolvendo polinizadores e herbívoros, variações do comportamento) parecem ter um peso maior na variação dos diferentes estudos envolvendo cascatas tróficas (Shurin, 2005). Dessa forma, embora os efeitos em cascatas tróficas já tenham sido descritos nos mais diversos sistemas (Estes *et al.*, 2011), algumas dúvidas persistem sobre qual é o mecanismo desencadeador mais influente nas cascatas tróficas (Turner e Mittelbach, 1990). Alguns desses mecanismos vão desde fisiologia e taxonomia (Borer et al, 2005 ; Noonburg e Nisbet, 2005) da mobilidade do predador, regulação térmicas, defesas anti-herbivoria, diversidades de presas, ambientais (Romero e Koricheva, 2011) ou mesmo fertilidade do solo (Mooney *et al.*, 2010).

O risco de predação: os efeitos mediados por atributos (TMII)

“Táticas sensacionais envolvem a luta entre predador e presa.

Elas nascem de um conflito incansável e impiedoso, um conflito que une eternamente predador e presa.”

(David Attenborough)

As populações, nos mais diversos ecossistemas naturais, sofrem uma influência consistente dos predadores em seus aspectos ecológicos de duas maneiras: alimentando-se das presas e alterando sua densidade, ou modificando atributos, tais como comportamento, fisiologia e morfologia externa das mesmas (Werner e Peacor, 2003; Creel *et al.*, 2005; Heithaus *et al.*, 2008). Essas duas maneiras são definidas, respectivamente como os efeitos mediados pela densidade (DMII, do inglês, *density mediated indirect interactions*) ou os efeitos mediados por atributos (TMII, do inglês, *trait mediated indirect interactions*).

Os efeitos mediados pela densidade, ou consumíveis DMII foram objeto dos trabalhos pioneiros envolvendo a interação predador-presa. Por outro lado, apenas

recentemente houve esforços científicos mais atentos aos efeitos mediados por atributos TMII . No entanto, já foi verificada a prevalência dos efeitos TMII em detrimento dos efeitos consumíveis DMII em determinados sistemas (Werner e Peacor, 2003). Em alguns sistemas, ambas as perspectivas de controle atuam em conjunto.

Tradicionalmente, a literatura em ecologia associa os efeitos da predação aos efeitos em densidade DMII, como já foi demonstrado em uma grande variedade de sistemas ecológicos (Werner e Scott, 2003; Lima, 1998; Gonçalves-Souza *et al.*, 2008; Estes e Palmisano, 1974; Paine, 1980; Power, 1990; Terborgh *et al.*, 2001; Croll *et al.*, 2005). Essa concepção parte da premissa que o acréscimo ou decréscimo do número de organismos em uma população pode interferir na dinâmica trófica de uma comunidade (Oksanen *et al.*, 1981).

Uma exploração mais atenta dos efeitos TMII, dentro da temática da “ecologia do medo” (Schmitz *et al.*, 2004), demorou alguns anos para atrair uma atenção maior dos pesquisadores (McIntosh e Townsend, 1996; Beckerman *et al.*, 1997).

Os mecanismos adaptativos da presa para evitar a predação envolvem comportamentos diversos, cujo impacto na comunidade pode ser até mais substancial do que os efeitos em densidade. Esses comportamentos manifestados sob o risco de predação estão na esfera das interações indiretas mediadas por atributos (TMII) “trait-mediated-effects” (Abrams *et al.*, 1996; Schmitz, 1998). Embora também conhecidos como efeitos não-letais, o impacto indireto dos efeitos mediados por atributos pode repercutir em influências sobre a mortalidade. Náíades das libélulas *Leucorrhinia intacta*, por exemplo, tiveram um menor número de náíades que passaram pelo processo de metamorfose com sucesso quando a população estava sob risco de predação (McCauley, 2011).

As influências das interações indiretas mediadas por atributos que enfatizam os efeitos de fatores não consumíveis sobre o comportamento da presa, já foram objeto de numerosos trabalhos (Werner e Peacor, 2003). Dentre os múltiplos exemplos, existem estudos envolvendo aranhas, insetos e plantas (Schmitz *et al.*, 1997; Gastreich, 1999; Schmitz, 2008), peixes, invertebrados e algas (McIntosh e Townsend, 1996; Bernot e Turner, 2001; Stief e Hölker, 2006) e insetos, caramujos e algas (Wojdak e Luttbeg, 2005). Nesses trabalhos, foi demonstrado que a mera presença do predador modifica substancialmente o comportamento da presa, atuando indiretamente nos resultados das cascatas.

Além de amplamente presente em vários sistemas, a magnitude de efeito dos TMII têm se mostrado maior em relação aos clássicos efeitos de densidade; isso pode estar

relacionado ao fato de que um predador pode não se alimentar o tempo todo de suas presas, mas sua presença e a situação de risco é contínua. Em um experimento utilizando náíades da libélula (*Erythemis* sp.) e de *Trameia* sp., com uma abordagem utilizando a predação intra-guilda, por exemplo, ocorrem ambas as formas de controle. *Trameia* sp. reduz o número de *Erythemis* sp (DMII) ao mesmo tempo em que diminui sua atividade forrageira (TMII). No entanto, os efeitos mediados por atributos TMII são duas vezes maiores que os efeitos da densidade (Wissinger e McGrady, 1993).

Indícios da presença do predador, tais como sinais químicos (Relyea, 2001) podem mediar o comportamento da presa e o efeito de cascata tal como o predador real. Mesmo sinais físicos tais como a imagem e/ou som também podem ter um efeito substancial. Por exemplo, Breviglieri (2013) mostrou que vocalizações da ave predadora *Tyto alba* exerceram forte influência sobre a diminuição da taxa de remoção de sementes por morcegos frugívoros.

O efeito do predador de herbívoros, em grande parte dos exemplos é determinante na diminuição da amplitude do dano causado na planta hospedeira. Essa minimização do dano favorece o sucesso reprodutivo do produtor diretamente no caso de predadores de sementes (Crawley, 1989; Ehrlén, 1996) ou indiretamente no caso de herbívoros que consomem folhas (Marquis, 1984). A influência do risco de ser predada no comportamento da presa pode ser individual ou expandir-se ao nível populacional e de comunidades. Reiteradas tentativas de predação em um determinado local, por exemplo, podem fazer com que a presa evite sítios semelhantes. (e.g. flores com mesmas características morfo-anatômicas) (Ings e Chittka, 2009). Dukas (2001) documentou que abelhas *Apis mellifera* preferem flores que não representem perigo, mesmo que essas sejam pobres em recompensas florais. Essas mesmas abelhas apresentam o comportamento de alterar sua típica dança que indica a distância de um recurso alimentar quando há a presença de um predador no local (Dukas, 2009)

As mudanças de comportamento em decorrência do risco de predação já foram documentadas nos mais diversos sistemas e continuam a ser verificadas continuamente (revisão em Lima, 1990). Quando esse tipo de interação é forte o suficiente para estruturar ecossistemas, elas são referenciadas como cascatas tróficas influenciadas comportamentalmente ou BMTCs (Behaviorally mediated trophic cascades) (Abrams, 1984; Kerfoot e Sih, 1987; Schmitz *et al.*, 1997).

Constraste entre herbívoros e polinizadores nas cascatas tróficas

“O que escapa aos olhos é um tipo mais perverso de extinção: a extinção das interações ecológicas”

(Janzen)

Grande parte dos estudos sobre cascatas tróficas em ambientes terrestres atenta-se aos efeitos de predadores sobre herbívoros. Esse esforço é válido, mas acaba deixando à margem dos estudos certas particularidades do ambiente terrestre. A complexidade da teia trófica no ambiente terrestre requer a inclusão de aspectos tróficos específicos. Nesses ambientes, as angiospermas geralmente dependem de elos móveis – os polinizadores animais – para a sua reprodução. Dessa forma, pode haver uma dicotomia quanto aos efeitos do predador. Se, por um lado este pode favorecer a comunidade vegetal quando contabilizamos seus efeitos sobre os herbívoros, pode também causar prejuízo, se considerarmos seus efeitos sobre os polinizadores.

Da mesma forma que o predador pode aumentar o sucesso reprodutivo da comunidade vegetal diminuindo a densidade de herbívoros em potencial, ou fazendo com que estes evitem o local com a presença do predador, ou simples indícios dela, o predador pode diminuir o sucesso reprodutivo do vegetal quando seu efeito ocorre sobre polinizadores (Romero e Koricheva, 2011).

Os predadores podem aumentar o sucesso reprodutivo do vegetal de duas maneiras: diminuindo a densidade de herbívoros foliares e florais ou aumentando a mobilidade do polinizador de forma a promover uma maior variabilidade na população de plantas a serem polinizadas por aumentarem o fluxo de pólen. (Altshuler, 1999).

Os efeitos dos carnívoros no sucesso reprodutivo das plantas é dependente do ambiente em que são inseridos, variando de altamente positivo para altamente negativo (e.g. Hoeksema *et al.*, 2010).

Os efeitos negativos do predador podem ocorrer quando visitantes florais evitam forragear em locais onde o predador está ou existam indicativos indiretos de sua presença. Esse efeito pode ser restrito ao indivíduo, ou passar para o nível populacional quando essa informação é transmitida para coespecíficos (Dukas, 2005). Modelos artificiais de predadores simulando *Misumenops argenteus* enganaram os visitantes florais, diminuindo suas visitas às flores e prejudicando o sucesso reprodutivo de *Rubus rosifolius* (Gonçalves-Souza, 2008).

Dentro da mesma perspectiva, no entorno de alguns lagos localizados na Flórida, as libélulas intimidam polinizadores locais, tais como abelhas e sirfídeos, afastando-os de muitas flores. Isso faz com que o sucesso reprodutivo de plantas entomófilas desses locais diminua, favorecendo a presença de plantas anemófilas, que independem de animais para sua polinização. As libélulas, ao contrário das aranhas que habitam flores, alcançam um

campo de influência maior com sua atmosfera de risco por serem predadores de domínio amplo (Knight, 2005). Durante os últimos anos, muitos estudos foram feitos no que concerne cascatas tróficas via polinizadores, entretanto a interação entre predador/polinizadores ainda carece de conhecimento. Além disso, há uma necessidade de estudos que avaliem os efeitos de predadores sobre polinizadores e herbívoros em um mesmo sistema. Até agora, apenas 5% avaliaram ambas as perspectivas com resultados bastante divergentes, variando de fortemente negativos para fortemente positivos (revisão em Romero e Koricheva, 2011).

Em decorrência do exposto, é importante que os efeitos dos carnívoros nas interações planta-polinizador e planta-herbívoro sejam avaliados sem isolar os efeitos de um ou outro. Dentro desse contexto, Romero e Koricheva (2011) preconizam que para uma conclusão efetiva acerca dos efeitos gerais dos carnívoros em ecossistemas naturais, ambos devem ser avaliados simultaneamente em um mesmo sistema.

A aranha como modelo de predador e sua interação com plantas

“Se você deseja crescer e prosperar, deixe a aranha passar”

(Wise)

A aranha é um ótimo modelo de predador para estudos dos efeitos em cascatas tróficas nos ecossistemas terrestres, em razão de sua abundância e ampla distribuição. Como esses seres são predadores obrigatórios, eles podem afetar profundamente a dinâmica das populações, bem como a estrutura das comunidades das suas presas (Wise, 1993). Nesse contexto, Hagstrum (1970) destaca a importância das aranhas no controle biológico. Um serviço prestado pelos ecossistemas, o controle biológico nada mais é que um tipo de cascata trófica com os esforços canalizados para os cultivos agrícolas, cujo valor investido no século passado superou a marca dos milhões de dólares (Polis, 2000).

Apesar de, aparentemente, não possuir todas as características de um agente de controle biológico ideal, pois são, de certa forma, generalistas quanto ao recurso e sítio de forrageamento (Wise, 1993), um considerável número de estudos ecológicos aplicados tem apontado as aranhas como excelentes agentes de controle de pragas agrícolas em determinados sistemas (revisão em Romero, 2005).

Em cultivos agrícolas, há uma facilidade de demonstrar a ocorrência de cascatas tróficas, uma vez que a presença de uma só espécie de planta favorece a existência de uma

pequena diversidade de herbívoros, além de predadores especializados, os quais podem ter um efeito facilmente verificável sobre o sistema (Polis, 2000)

Em seu papel no controle biológico, a presença de aranhas pode fomentar o comportamento de risco de predação de pragas potenciais. Como consequência, pode haver decréscimo nas taxas de herbivoria por insetos e uma contribuição notável na aptidão do vegetal. Schmitz *et al.* (1997) desenvolveram um experimento em campo cujos resultados corroboraram com essas ideias. Os autores selecionaram um campo abandonado em que aranhas da família Pisauridae atuavam como predadores naturais dos ortópteros Acrididae do local. Foram feitos quatro tratamentos, cada um em uma gaiola, que isolava uma parcela da área: presença das aranhas (predação real), presença da aranha com quelíceras imobilizadas com cimento odontológico (risco de predação), modelo artificial de aranha e ausência de aranhas. A biomassa vegetal removida foi menor tanto no grupo da predação real, como no grupo exposto ao risco de predação. Nos tratamentos com aranhas, os ortópteros procuram por refúgio, deslocando-se mais e se alimentando menos, confirmando a hipótese de que a mera presença do predador é impactante no decréscimo da herbivoria. (Schmitz *et al.*, 1997; Schmitz, 1998).

Dentre os artrópodes mais abundantes na vegetação, as aranhas, geralmente, não apresentam especificidade quanto à espécie de planta selecionada para o sítio de forrageamento (Wise, 1993). A vegetação possui uma suposta inter-relação com as aranhas, mas essa relação tende a ser mais comum em certos subgrupos ou guildas, não em toda assembleia de aranhas (Rodrigues *et al.*, 2014). Entretanto, em certas espécies há uma profunda associação entre aranhas e certos grupos de plantas, fato que torna determinadas arquiteturas dos vegetais fatores essenciais para o ciclo de vida de algumas espécies (Souza, 2007; revisão em Romero, 2005).

Habitantes comuns de plantas, aranhas com diferentes estratégias de caça tais como caçadoras por espreita, por emboscada e corredoras encontraram na estrutura da vegetação refúgio contra inimigos naturais, substrato para construção de teias e sítios tanto para reprodução como para captura de presas. Diversas espécies de aranhas das famílias Oxyopidae, Thomisidae e Salticidae apresentam fortes associações com espécies de plantas ou grupos de plantas que compartilham as mesmas características morfológicas (revisão em Romero, 2005). Essas associações tem relação com a capacidade de reconhecimento de estruturas físicas da planta, possibilitando-as selecionar sítios de melhor qualidade como ramos reprodutivos, rosetas ou plantas dotadas de tricomas glandulares (Morse e Fritz 1982; Morse, 1993; Greco e Kevan, 1994; Romero *et al.*, 2008).

Espécies do gênero *Peucetia* (Oxyopidae) já foram observadas em mais de 55 espécies de plantas com tricomas glandulares. Há uma preferência clara por plantas com tricomas, embora a ausência de plantas com essa característica não afete a distribuição do grupo. Essa particularidade no sítio de forrageamento já foi documentada em 36 localidades, espalhadas por países como Brasil, Colômbia, Panamá, Espanha e certos países do continente africano. No sudeste brasileiro, já foi determinado que as espécies *Peucetia flava* e *Peucetia rubrolineata*, ocorrentes em plantas da família Solanaceae, são mais incidentes em plantas da família recobertas por tricomas (Vasconcellos-Neto *et al.*, 2007). Aranhas da espécie *Misumenops argenteus* (Thomisidae) também aparentaram ter uma maior incidência em plantas com tricomas glandulares em levantamentos feitos na Serra do Japi. Essa espécie ocorre preferencialmente em *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) e *Hyptis suaveolens* (Lamiaceae) nas quais a característica é bem acentuada. (Romero *et al.*, 2008).

Tradicionalmente a existência de uma cobertura de tricomas glandulares é relacionada com defesa contra ataques de herbívoros. As aranhas se beneficiam do fato dos tricomas comprometerem a mobilidade de insetos maiores e prenderem insetos menores, aperfeiçoando a captura de presas. (revisão em Romero, 2005)

Em aranhas da família Salticidae, há seis espécies cuja ocorrência se limita à arquitetura de roseta das bromélias. Essas aranhas, além de removerem herbívoros contribuem indiretamente com a fixação de nitrogênio na planta, já que carcaças de presas e metabólitos da própria aranha são deixados no local. Essa associação tem como peça-chave a habilidade visual dos salticídeos, nesse caso, utilizada para seleção visual da arquitetura de roseta. Quando indivíduos de *Pssecas chapoda*, espécie da família que só habita bromélias de campos abertos, foram expostos a diferentes fotografias de plantas, escolheram de forma mais acentuada a imagem de roseta das bromélias (Omena e Romero, 2010). O caso descrito denota uma associação mutualística, já que Romero *et al.* (2006) estimaram, que a espécie associada contribui com cerca de 18% de todo nitrogênio fixado pela bromélia.

Justificativa

Os predadores são os organismos mais atuantes na regulação e abundância de espécies nos níveis tróficos da base de um ecossistema e muito do que é dito sobre mudanças na distribuição e abundância de espécies pode ser explicado a partir dos efeitos *top-down*; essas mudanças talvez sejam associadas à perda de consumidores de topo, por exemplo.

A predação pode ser um fator de equilíbrio por contribuir com a riqueza de espécies ao regular a competição entre elas (revisão em Schmitz, 1997). Entretanto, as políticas de conservação de predadores focam em espécies carismáticas, usualmente grandes vertebrados carnívoros (Primack, 2001). Comparadas a esses animais, as aranhas tem um tamanho diminuto, porém essa característica não reduz sua importância como predadores que exercem uma ação fundamental no equilíbrio dos ecossistemas. Vários estudos têm revelado que a presença de aranhas pode proporcionar efeitos em cascatas tróficas interferindo em toda rede de produtividade biológica. Tal interferência é essencial nos mecanismos dos ciclos de nutrientes, um dos mais valiosos serviços prestados pelos ecossistemas (Costanza *et al.*, 1997). Dessa forma, a compreensão de sistemas envolvendo esses predadores é fundamental como base de futuras propostas de manejo da biodiversidade.

A presença das aranhas como predadores acarreta efeitos em cascata positivos ou negativos para as plantas envolvidas dentro de um ecossistema terrestre. Isso ocorre em virtude da existência nesses sistemas tanto de polinizadores, importantes para a reprodução de angiospermas, como herbívoros, que podem comprometer a aptidão de algumas plantas. Nos trópicos esses componentes exercem uma influência ainda maior, já que a abundância de herbívoros é mais acentuada e a quantidade de pólen produzida pelas plantas é limitada. Dessa forma, trabalhos que foquem tanto em herbívoros como em polinizadores são fundamentais para o conhecimento ecológico.

O presente trabalho utilizou o sistema da planta *Trichogoniopsis adenantha*, envolvendo *Misumenops argenteus* e duas espécies do gênero *Peucetia*, um sistema explorado em diversos estudos (Almeida, 1997; Lima, 1997; Romero, 2001; Romero e Vasconcellos-Netto, 2004; Salomão *et al.*, 2006; Romero *et al.*, 2008). Entretanto, embora tanto *Misumenops* quanto *Peucetia* possam ser localizadas na mesma planta, os dois gêneros estudados de forma independente. Pouco se conhece sobre o efeito da interação desses dois gêneros de aranhas.

O presente estudo experimental trouxe dados fundamentais para compreender os efeitos da interação de aranhas dos gêneros *Peucetia* e *Misumenops* na assembléia de herbívoros e visitantes florais em *Trichogoniopsis adenantha*. No presente trabalho comparamos o comportamento de risco de predação de organismos responsáveis por efeitos negativos aos vegetais, como os herbívoros, e positivos, como os polinizadores. Tal foco é estratégico, já que, a partir da análise conjunta dos dados do comportamento e do número de aquênios produzidos pela planta, foi possível elucidar, de forma integrada, o papel de herbívoros, polinizadores e predadores no sistema.

Estrutura do trabalho

A dissertação está apresentada na forma de dois capítulos, ambos versando sobre o mesmo sistema. O primeiro capítulo mostra o efeito que a simples presença do risco de predação exerce sobre as assembleias de herbívoros e polinizadores. Alguns estudos apontam que insetos constantemente expostos ao risco de predação podem desenvolver mecanismos adaptativos que facilitam a detecção e reconhecimento de características do predador (e.g, comportamento, cor, forma) (Freitas e Oliveira, 1996; Sendoya *et al.*, 2009). Esse reconhecimento irá repercutir em diversas variações do repertório comportamental da presa, como fuga, cautela em coletar recursos em determinados sítios, busca por refúgios, vocalizações, sinais químicos, dentre outros (revisão em Lima, 1990). No entanto, o comportamento anti-predatório é dependente de qualidades intrínsecas da espécie em questão, como sentidos mais ou menos apurados, bem como a potencialidade de risco que a exposição a determinado predador representa para aquele organismo (Romero e Koricheva, 2011).

Em um experimento em campo, por exemplo, *Bombus ternarius*, visitou flores de asclépias com a presença do tomisídeo *Misumena vatia* em uma frequência consideravelmente menor em relação às flores onde a aranha não estava presente. Entretanto, outras espécies do gênero de maior porte como *B. terricola* e *B. vagans* visitaram indiferentemente flores com ou sem aranhas. O porte mais robusto dessas abelhas acarreta ao predador altos custos e riscos para a predação, diminuindo a possibilidade de um ataque de fato ocorrer. Como, nesse caso, a aranha não representa perigo relevante, o comportamento de risco de predação é menos acentuado ou ausente nessas abelhas de maior porte (Dukas e Morse, 2003). No presente trabalho, foi testada a hipótese de que o comportamento anti-predatório é distinto entre herbívoros e polinizadores, da mesma forma que grupos taxonômicos apresentam comportamentos distintos para evitar o risco de predação (Romero e Koricheva, 2011). Sendo assim, foi esperada uma diferença entre o comportamento dessas diferentes guildas (Helling *et al.*, 2004; Wignall, 2006). Buscamos, dessa forma, no primeiro capítulo, comparar a frequência de fitófagos e visitantes florais nos diferentes tratamentos.

No segundo capítulo procuramos compreender o efeito da interação entre as duas espécies de aranhas, *Misumenops* e *Peucetia*, sobre o sucesso reprodutivo da *Trichogoniopsis adenantha*, uma vez que esses dois gêneros coexistem no vegetal. Ambas aranhas apresentam certa separação espacial em *T. adenantha*. *Peucetia* ocorre

predominantemente no caule, na folhagem e em botões no estágio C4 de desenvolvimento, enquanto *Misumenops* aparece geralmente em botões nos estágios C2 e C3 (Romero comunicação pessoal). Como se trata de uma planta que fornece compartimentos para proliferação de endófagos em seus capítulos, foi testada a hipótese de que *Misumenops* e *Peuceitia* interagem sinergisticamente com um efeito aditivo na limitação desses endófagos, repercutindo na aptidão de *T. adenantha*. No capítulo dois, estimamos a importância de aranhas com estratégias de ataque distintas (senta-e-espera) e (senta-e-persegue) no sucesso reprodutivo da planta associada e verificamos o tipo de interação que ocorre entre os predadores, além de avaliar a influência da interação das aranhas no efeito em cascata trófica para o produtor.

Sistema de Estudo

Trichogoniopsis adenantha (Asteraceae) é uma planta arbustiva que habita margens de estradas e florestas, além de clareiras. Trata-se de uma planta herbácea anual que atrai guildas diversas tais como herbívoros, polinizadores e predadores (Almeida, 1997). A planta produz até sete capítulos por ramo, mas com desenvolvimentos dessincronizados, podendo, no mesmo ramo, haver capítulos em diferentes fenofases. Segundo a classificação da fenologia floral proposta por Romero (2001), as fenofases dos órgãos reprodutivos podem ocorrer conforme a classificação a seguir transcrita: “C1, botão com flores envolvidas por brácteas; C2, com corolas ainda fechadas; C3, período de ântese; C4, flores amareladas e com estigmas pendentes; C5, flores secas e aquênios dispersando”.

Uma vez que dentro desses capítulos há uma estrutura diversa e redes tróficas consideravelmente definidas, eles podem ser considerados sistemas estratégicos de estudo na concepção de Almeida (1997), haja vista o seu fluxo energético mensurável em dimensões diminutas. Além da assembleia de herbívoros, a planta atrai inúmeros visitantes florais, dentre os quais, polinizadores, que vão buscar recursos como o pólen e o néctar. O néctar dessa espécie, em particular, possui compostos pirrolizídeos, que atraem um número considerável de lepidópteros da subfamília Ithomiinae cujos machos do grupo possuem sua toxicidade diretamente ligada à ingestão do néctar dessas plantas (Romero e Vasconcellos-Neto, 2005).

Dentre suas peculiaridades morfológicas, trata-se de uma planta dotada de tricomas glandulares ao longo do seu caule, característica que otimiza a captura de presas por aranhas. Dessa forma, duas espécies de aranhas do gênero *Peuceitia* como *P. flava* e *P. rubrolineata*, têm uma associação estratégica com essa planta, pois a escolha desse sítio de

forrageamento lhes proporciona acesso a uma ampla gama de recursos, tais como as presas que ficam aprisionadas nos tricomas de *T. adenantha*.

Outras aranhas, como a espécie de tomisídeo, *Misumenops argenteus*, é bem difundida em espécies de *Trichogoniopsis adenantha*. Além de aperfeiçoar seu forrageamento nesse sítio dotado de tricomas como também ocorre nas espécies de *Peucetia*, aranhas dessa família são hábeis na captura de visitantes florais. Tomisídeos predam por meio da estratégia de emboscada (senta-e-espera), ficando imóveis na flor esperando pelo visitante floral. Vários trabalhos têm destacado a predação de polinizadores, ficando o impasse, comentado em Wise (1993): se a aranha preda tanto herbívoros como polinizadores qual o seu significado real no sucesso reprodutivo da planta? Romero e Vasconcellos-Neto (2004), destacaram que a presença de *Misumenops argenteus* só trouxe benefícios para a aptidão do vegetal, pois não comprometeu o número de aquênios formados e reduziu o número de endófagos tefritídeos, em particular os do gênero *Trupanea*.

A coocorrência de *Peucetia* e *Misumenops* na mesma planta ocorre com uma frequência razoável, havendo, no entanto, a separação das espécies dos diferentes gêneros em ramos distintos (Romero comunicação pessoal). Essa coocorrência motiva o presente trabalho, que tem por objetivo, descrever o tipo de interação que ocorre entre essas aranhas. Dessa forma, será testado o efeito da presença das aranhas no comportamento de risco de predação de herbívoros e polinizadores e no consequente sucesso reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha*.

Literatura Citada

Abbott, K. R.; Dukas, R. Honeybees consider flower danger in their waggle dance. **Animal Behaviour**. v. 78. p. 633–635. 2009.

Abrams, P. A. Foraging time optimization and interactions in food webs. **American Naturalist**. 80-96. 1984.

Abrams, P. A.; Menge, B. A.; Mittelbach G. G.; Spiller D., **Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics**. Polis G A, Winemiller K O(ed.). Chapman e Hall (New York). p. 371–395. 1996.

Almeida, A.M. Padrões de ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). (**Dissertação de Mestrado**). UNICAMP. Campinas. 133 fl. 1997.

- Altshuler, D. L. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. **Oecologia**. v. 119. n. 4. p. 600-606. 1999.
- Anthony, R. G.; Estes, J. A.; Ricca, A. K.; Miles, K. A.; Forsman, E. D. Bald eagles and sea otters in the Aleutian Archipelago: Indirect effects of trophic cascades. **Ecology (Durham)**. v. 89. n. 10. p. 2725-2735. 2008
- Aunapuu, M.; Dahlgren, J.; Oksanen, T.; Grellmann, D.; Oksanen, D.; Olofsson, J.; Rammul, U.; Schneider, M.; Johansen, B.; Hygen, H. O. Spatial patterns and dynamic responses of arctic food webs corroborate the exploitation ecosystems hypothesis (EEH). **The American Naturalist**. v. 171. n. 2. p. 249-262. 2008.
- Begon, M.; Townsend, A. R.; Harper, J. L. **Ecologia de indivíduos e ecossistemas**. 4ª edição. Editora Artmed. Porto Alegre. 740 p. 2007.
- Bernot, R. J.; Turner, A. M. Predator identity and trait-mediated indirect effects in a littoral food web. **Oecologia**. v. 129. n. 1. p. 139-146. 2001.
- Beschta, R. L.; Ripple, W. J. River channel dynamics following extirpation of wolves in northwestern Yellowstone National Park. USA. **Earth Surface Processes and Landforms**. v. 31. n. 12. p. 1525-1539. 2006.
- Borer, E. T.; Seabloom, E. W.; Shurin, J. B.; Anderson, K. E.; Blanchette C. A.; Broitman, B.; Cooper S. D.; Halpern, B. S. What determines the strength of a trophic cascade? **Ecology**. v. 86. p. 528-537. 2005.
- Breviglieri, C. P. B.; Piccoli, G. C. O.; Uieda, W.; Romero, G. Q. Predation-risk effects of predator identity on the foraging behaviors of frugivorous bats. **Oecologia**. v. 173. n. 3. p. 905-912. 2013.
- Burkholder, D. A.; Heithaus, M. R.; Fourqurean, J. W.; Wirsing, A.; Dill, L. M. Patterns of top-down control in a seagrass ecosystem: could a roving apex predator induce a behaviour-mediated trophic cascade? **Journal of Animal Ecology**. v. 82. n. 6. p. 1192-1202. 2013.
- Carpenter, S.R.; Kitchell, J. F.; Hodgson, J.R. Cascading Trophic Interactions and Lake productivity. **BioScience**. v. 35. n. 10. p. 634-639. 1998.
- Chittka, L.; Menzel The evolutionary adaptation of flower colours and the insect pollinators' colour vision. **J. Theor. Biol.** v. 181. p. 179-196. 1992.
- Costanza, R.; D'Arge, R.; De Groot, R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; O'Neill, R. V.; Paruelo, J.; Raskin, R.G.; Sutton, P.; Van Den Belt, M. The values of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**. v. 15. 1997.

- Crawley, M.J. Insect herbivores and plant population dynamics. **Ann. Rev. Entomol.** v.34. p. 531-564. 1989.
- Crete, M., 1999. The distribution of deer biomass in North America supports the hypothesis of exploitation ecosystems. **Ecology Letters** v. 2 p. 223–227.
- Creel, S.; Winnie Jr, J.; Maxwell, B.; Hamlin, K.; Creel, M. Elk alter habitat selection as an antipredator response to wolves. **Ecology**. v. 86. n. 12. p. 3387-3397. 2005.
- Croll, D. A.; Maron, J. L.; Estes, J. A.; Danner, E. M.; Byrd, G. V. Introduced predators transform subarctic islands from grassland to tundra. **Science**. v. 307. n. 5717. p. 1959-1961. 2005.
- Dukas, R. Effects of perceived danger on flower choice by bees. **Ecology Letters**. v. 4. p. 327–333. 2001.
- Dukas, R. Honeybees consider flower danger in their waggle dance. **Animal Behaviour**. v. 78. n. 3. p. 633-635. 2009.
- Dukas, R.; Morse, D. H. Crab spiders affect flower visitation by bees. **Oikos**. v. 101. p. 157–163. 2003.
- Dukas, R.; Morse, D. H. Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effect on plant fitness components. **Ecoscience**. v. 12. p. 244-247. 2005.
- Ehrlén, J. Spatiotemporal variation in predispersal seed predation intensity. **Oecologia**. v. 108. p. 708-713. 1996.
- Estes, J. A.; Palmisano, J. F. Sea otters: their role in structuring nearshore communities. **Science**. v. 185. n. 4156. p. 1058-1060. 1974.
- Estes, J. A.; Terborgh, J.; Brashares, J. S.; Power, M. E.; Berger, J.; Bond, W. J.; Carpenter, S. R.; Essington, T. E.; Holt, R. D.; Jackson, J. B. C.; Marquis, R. J.; Oksanen, L.; Oksanen, T.; Paine, R. T.; Pickett, E. K.; Ripple, W. J.; Sandin, S. A.; Scheffer, M.; Schoener, T. W.; Shurin, J. B.; Sinclair, A. R. E.; Soulé, M. E.; Virtanen, R.; Wardle, D. A. Trophic downgrading of planet earth. **Science**. v. 333 n. 6040. p. 301-306. 2011.
- FAPESP. 1992. 321p.
- Frank, T. K.; Petrie, B.; Choi, J. S.; Leggett, W. C. Trophic Cascades in a Formerly Cod-dominated Ecosystem. **Science**. v. 308. n. 5728. 2005.
- Freitas, A. V. L.; Oliveira, P. S. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. **Journal of Animal Ecology**. v. 65. p. 205-210. 1996.
- Fretwell, S. D. Food Chain Dynamics: The Central Theory of Ecology? **Oikos**. v. 50. n. 3. p. 291-301. 1987.

- Gastreich, K. R. Trait-mediated indirect effects of a theridiid spider on an ant-plant mutualism. **Ecology**. v. 80. n. 3. p. 1066-1070. 1999.
- Gonçalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C.; Romero, G. Q. Trait mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. **Ecology**. v. 89. 2407. p. 2413. 2008.
- Griffin, C. A. M.; Thaler, J. S. Insect predators affect plant resistance via density-and trait-mediated indirect interactions. **Ecology letters**. v. 9 . n. 3. p. 338-346. 2006
- Hagstrum, D. W. Ecological energetic of the spider *Tarentula kochi*. **Annals of the Entomological Society of America**. v. 63. p. 1297-1304. 1970.
- Hairston, N. G.; Smith, F. E.; Slobodkin, L. B. Community structure, population control and competition. **American Naturalist**. v. 94. P. 421-425. 1960.
- Halaj, J.; Wise, D. H. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle? **The American Naturalist**. v. 157. n. 3. p. 262-281. 2001.
- Heithaus, M. R.; Frid, A.; Wirsing, A. J.; Worm, B. Predicting ecological consequences of marine top predator declines. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 23. n. 4. p. 202-210. 2008.
- Hoeksema, J. D.; Chaudhary, V. B.; Gehring, C. A.; Johnson, N. C.; Karst, J.; Koide, R. T.; Pringle, A.; Zabinski, C.; Bever, J. D.; Moore, J. C.; Wilson, G. W. T.; Klironomos, J. N.; Umbanhowar, J. A meta-analysis of context-dependency in plant response to inoculation with mycorrhizal fungi. **Ecology letters**. v. 13. n. 3. p. 394-407. 2010.
- In: MORELLATO, L. P. C. **História Natural da Serra do Japi**. Editota da UNICAMP-
Ings, T.C.; Chittka, L. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. **Proc. R. Soc. B** 276, 2031-2036, 2009.
- Kauffman, M. J.; Brodie, J. F.; Jules, E. S. Are wolves saving Yellowstone's aspen? A landscape-level test of a behaviorally mediated trophic cascade. **Ecology**. v. 91. n. 9. p. 2742-2755. 2010.
- Kerfoot, W. C.; Sih, A. **Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities**. 1987.
- Kevan, P. G.; Greco C. F. Contrasting patch choice behaviour by immature ambush predators, a spider (*Misumena vatia*) and an insect (*Phymata americana*). v. 26. n. 2. p. 148-153. 2001.
- Krebs, C. J.; Boutin, S; Boonstra, R.; Sinclair, A. R. E.; Smith, J. N. M *et al*. Impact of food and predation on the snowshoe hare cycle. **Science**. v. 269. p. 1112–1115, 1995.

- Leibold, M. A.; Chase, J. M.; Shurin, J. B.; Downing, A. L. Species turnover and the regulation of trophic structure. **Annual review of ecology and systematic**. v. 28. n. 1. p. 467-494. 1997.
- Leitão Filho, H. F. A flora arbórea da Serra do Japi. In: MORELLATO, L. P. C. **História**
- Lima, S. L. Nonlethal Effects in the Ecology of Predator-Prey Interactions: what are the ecological effects of anti-predator decision-making? **BioScience**. v. 48. n. 1. p. 25-34, 1998.
- Lima, S. L.; Dill, L. M. Behavioral decisions made under risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**. v. 68. 619-640 p. 1990.
- Mäntylä, E.; Klemola, T.; Laaksonen, T.; Birds help plants: a meta-analysis of *top-down* trophic cascades caused by avian predators. **Oecologia**. v. 165. n. 1. p. 143-151. 2011.
- Marquis, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science** v. 226. p. 537-539. 1982.
- Marquis, R. J. Leaf herbivores decrease fitness of a tropical plant. **Science**. v. 226. n. 4674. p. 537-539. 1984.
- McCauley, S. J.; Rowe, L.; Fortin, M. J. The deadly effects of “nonlethal” predators. **Ecology**. v. 92. n. 11. p. 2043-2048. 2011.
- McIntosh, A. R.; Townsend, C. R. Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour? **Oecologia**. v. 108. n. 1. p. 174-181. 1996.
- Mooney K.A., Halitschke R., Kessler, Agrawal A.A. Evolutionary Trade-Offs in Plants Mediate the Strength of Trophic Cascades **Science**. v. 327 n. 5973. p. 1642-1644, 2010.
- Mooney, K. A.; Pratt, R. T.; Singer, M. S. The tri-trophic interactions hypothesis: interactive effects of host plant quality, diet breadth and natural enemies on herbivores. **PloS one**. v. 7. n. 4. e34403. 2012
- Morelato, L. P. C. Sazonalidade e dinâmica de ecossistemas florestais na Serra do Japi.
- Morse, D. H. Choosing hunting sites with little information: patch choice responses of crab spiders to distant cues. **Behavioral Ecology**. v. 4. p. 61-65. 1993.
- Morse, D. H. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. **Journal of Arachnology**. v. 12. 307-316. 1983.
- Morse, D. H.; Fritz, R. S. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. **Ecology**. v. 63. p. 172-182. 1982.
- Murdoch, W. W. Community Structure, Population Control, and Competition - A Critique. **American Naturalist**. n. 100. p. 219-226. 1966.
- Natural da Serra do Japi**. Editora da UNICAMP-FAPESP. 1992. 321

- Noonburg, E. G.; Nisbet, R. M. Behavioural and physiological responses to food availability and predation risk. **Evolutionary Ecology Research**. v. 7. p. 89–104. 2005.
- Oksanen, L.; Fretwel, S. D.; Arruda, J.; Niemela, P. Exploitation ecosystem in gradients of primary productivity. **American Naturalist**. v. 118. p. 240-261. 1981.
- Omena, P. M.; Romero, G. Q. Using visual cues of microhabitat traits to find home the case study of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae). **Behavioral Ecology**. p. 690-695. 2010.
- Pace, M. L.; Cole, J. J.; Carpenter, S. R.; Kitchell, J. F. Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. **Trends in Ecology and Evolution**. v. 14. n. 12. p. 483-488. 1999.
- Paine, R. T. Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure. **The Journal of Animal Ecology**. 667-685. 1980.
- Paine, R. T. Intertidal community structure. **Oecologia**. v. 15. n. 2. p. 93-120. 1974.
- Persson, L.; Diehl, S.; Johansson, L.; Andersson, G.; Hamrin, S. F. Trophic interactions in temperate lake ecosystems: a test of food chain theory. **American Naturalist**. 59-84. 1992
- Pinto, H. S., Clima na Serra do Japi. In: **História Natural da Serra do Japi: Ecologia e Preservação de uma Área Florestal no Sudeste do Brasil** (L.P.C. Morellato, org.). Editora da Unicamp, Campinas, p. 30-38. 1992.
- Polis G.A., Sears A. L. W., Huxel G.R. , Strong D.R. ; Maron J. When is a trophic cascade a trophic cascade? **Tree**. v.15. n.11, 2000.
- Polis, G. A.; Strong, D. R. Food web complexity and community dynamics. **American Naturalist**. 813-846. 1996.
- Power, M. E. Resource enhancement by indirect effects of grazers: armored catfish, algae, and sediment. **Ecology**. v. 71. n. 3. p. 897-904. 1990.
- Primack, R. B. e E. Rodrigues 2001. *Biologia da Conservação*. Ed. Planta, Londrina.
- Relyea, R. A. The relationship between predation risk and antipredator responses in larval anurans. **Ecology**. v. 82. n. 2. p. 541-554. 2001.
- Ricklefs, R. E. **A Economia da Natureza**. 5ª ed. Editora Guanabara Koogan, Rio de Janeiro. 2003.
- Rodrigues, N. L. E.; Souza Mendonça, M.; Costa-Schidmt, L. E. Spider diversity responds strongly to edge effects but weakly to vegetation structure in riparian forests of Southern Brazil. **Arthropod-Plant Interactions**. 2014.
- Romero, G. Q. Estudo experimental da associação de *Runcinioides argenteus* (Araneae, Thomisidae) em *Trichogoniopsis adenantha* (DC). (**Dissertação de Mestrado**). Campinas, SP. 147 f. 2001.

- Romero, G. Q. Interação de Aranhas com Plantas. In: **Ecologia e comportamento de aranhas** (M.O. Gonzaga, A.J. Santos e H.F. Japyassý, eds). 2005.
- Romero, G. Q. Papel das aranhas como agentes de controle biológico em agroecossistemas. In: **Ecologia e comportamento de aranhas** (M.O. Gonzaga, A.J. Santos e H.F. Japyassý, eds). 2005.
- Romero, G. Q.; Antiqueira, P. A. P.; Koricheva, J. A meta-analysis of predation risk effects on pollinator behaviour. **PloS one**. v.6 n.6. 2011.
- Romero, G. Q.; Koricheva, J. Contrasting cascade effects of carnivores on plant fitness: a meta-analysis. **Journal of Animal Ecology**. v. 80. p. 696-704. 2011.
- Romero, G. Q.; Mazzafera, P.; Vasconcellos-Neto, J.; Trivelin, P. C. O. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. **Ecology**. v. 87. n. 4. p. 803-808. 2006.
- Romero, G. Q.; Souza, J. C.; Vasconcellos-Neto, J. Antiherbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. **Ecology**. v. 89. p. 3105-3115. 2008.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. **Ecology**, Washington. v. 85. n. 2. p. 446-457. 2004.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. **Ecology**. v. 85. 446-457. 2004.
- Romero, G. Q.; Vasconcellos-Neto, J. Flowering phenology, seed set and arthropod guilds in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in south-east Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo. v. 28. n. 1. p. 171-178. 2005.
- Savino, J. F.; Stein, R. A. Predator-Prey Interaction between Largemouth Bass and Bluegills as Influenced by Simulated Submersed Vegetation. **Transactions of the American Fisheries Society**. v. 111. n. 3. p. 255-266. 1982.
- Schmitz O.J. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. **American Naturalist**, v. 151, p. 327-342, 1998.
- Schmitz, O. J. Effects of predator hunting mode on grassland ecosystem function. **Science**. v. 319. n. 5865 p. 952-954. 2008.
- Vasconcellos-Neto, J.; Romero, G. Q.; Santos, A. J.; Dippenar-Schoeman, A. S. . Associations of Spiders of the Genus *Peucetia* (Oxyopidae) with Plants Bearing Glandular Hairs. **Biotropica** v. 39. p. 221-226. 2007.
- Schmitz, O. J.; Krivan, V.; Ovadia, O. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. **Ecology Letters**. v. 7. n. 2. p. 153-163. 2004.
- Schmitz, O.J.; Beckerman, A.P.; O'Brien K.M. Behaviorally Mediated Trophic Cascades: Effects of predation risk on food web interactions. **Ecology**. v. 78. n. 5. 1997.

- Schmitz, O. J.; Suttle, K. B. Effects of top predators species on direct and indirect interactions in a food web. **Ecology**, v. 82. n. 7, p. 2072-2081. 2001.
- Sendoya, S. F. E. Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. **The American Naturalist**. v. 174. p. 134-340. 2009.
- Shurin, J. B.; Seabloom, E. W. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. **Journal of animal Ecology**. v. 74. n. 6. p. 1029-1038. 2005.
- Souza VC, Lorenzi H **Botânica Sistemática. Guia ilustrado para identificação das famílias de Angiospermas da flora brasileira, baseado em APG II**. Nova odessa: Instituto Plantarum de Estudos da Flora Ltda, 2000.
- Souza, A. L. T.; Martins, R. P. Distribution of plant dwelling spiders: inflorescence vs. vegetative branches. **Austral Ecology**. v. 29. p. 342-349. 2004.
- Stief, P.; Hölker, F. Trait-mediated indirect effects of predatory fish on microbial mineralization in aquatic sediments. **Ecology**. v. 87. n. 12. p. 3152-3159. 2006.
- Strong, D. R. Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. **Ecology**. v. 73. n. 3. p. 747-754. 1992.
- Terborgh, J.; Estes, J. A. eds. **Trophic cascades: predators, prey, and the changing dynamics of nature**. Island Press. 2010.
- Terborgh, J.; Lopez, L.; Nuñez, P.; Rao, M.; Shahabuddin, G.; Orihuela, G.; Riveros, M.; Ascanio, R.; Adler, G. H.; Lambert, T. D.; Balbas, L. Ecological meltdown in predator-free forest fragments. **Science**. v. 294. n. 5548. p. 1923-1926. 2001.
- Turner, M.A.; Mittelbach, G.G. Predator Avoidance and Community Structure: Interactions among Piscivores, Planktivores, and Plankton. **Ecology**. v. 71. n. 6 . p. 2241-2254, 1990.
- Van Bael, S.A.; Brawn, J.D.; Robinson, S.K. Birds defend trees form herbivores in Neotropical forest canopy. **PNAS**. v. 100. n. 14. p. 8304-8307. 2003
- Werner, E.E.; Scott D. P. A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1083-1100, 2003.
- Wignall, A. E., Helling, A. M., Cheng, K., Herberstein, M. E. Flower Symmetry Preferences in Honeybees and their Crab Spider Predators. **Ethology**, v. 112, p. 510-518, 2006.
- Wise, D. H. **Spiders in Ecological Webs**. Cambridge University Press, Cambridge. 1993. 328 p.
- Wissinger, S.; McGrady, J. Intraguild predation and competition between larval dragonflies: direct and indirect effects on shared prey. **Ecology**. 207-218. 1993.

Wojdak, J. M.; Luttbeg, B. Relative strengths of trait-mediated and density-mediated indirect effects of a predator vary with resource levels in a freshwater food chain. **Oikos**. v. 111. n. 3. p. 592-598. 2005.

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

Capítulo 1

Os efeitos contrastantes do comportamento forrageiro de fitófagos, polinizadores e parasitoides frente ao risco de predação.

Bruno Barufatti Grisolia¹, Gustavo Quevedo Romero², Maria José de Oliveira Campos³

1. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Departamento de Ecologia, IB, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brasil

2. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia (IB), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil.

3. Departamento de Ecologia, IB, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brasil

Resumo:

Embora predadores possam exercer efeitos distintos sobre o comportamento de fitófagos e polinizadores e parasitoides, pouco se sabe sobre seus efeitos no comportamento de risco dessas três guildas em um mesmo sistema. Nós verificamos o contraste no comportamento forrageiro de fitófagos, polinizadores e parasitoides, manipulando uma atmosfera de risco de predação em ramos reprodutivos de *Trichogoniopss nsadenantha*(DC) na Serra do Japi, Jundiá, SP. Para isso, comparamos o número de visitas a flores com e sem predadores. Adicionalmente, utilizamos duas espécies de aranhas, *Peucetia rubrolineata*(Oxyopidae) e *Misumenops argenteus*(Thomisidae), que adotam estratégias distintas de caça e usam diferentes partes da planta como sítios de forrageamento, o que pode variar a vulnerabilidade dos visitantes a experiências que remetem ao perigo frente a predadores

Fitófagos manifestaram uma diminuição de mais de 50% das visitas quando expostos a um predador, e evitaram indistintamente flores portando *P. rubrolineata* ou *M. argenteus*. Entre os polinizadores, o reconhecimento de predadores possui especificidades para táxons. Nesse caso, apenas as abelhas evitaram flores portando *M. argenteus*, o que provocou um decréscimo de 60% no número de suas vistas.

Os resultados sugerem que a presença de grupos taxonômicos distintos nas diferentes guildas influenciou o efeito encontrado. Esses dados fornecem uma nova perspectiva para os estudos de risco de predação, demonstrando que o efeito de predadores pode ser distinto conforme a guilda observada no sistema. Como diferentes guildas podem trazer efeitos distintos para o sucesso reprodutivo da planta, é importante contemplar o contraste de efeitos do comportamento de risco entre guildas em estudos que enfoquem cascatas tróficas.

Palavras-chave: *Misumenops argenteus*, *Peucetia rubrolineata*, TMII, efeitos indiretos

Introdução

As comunidades ecológicas envolvem teias tróficas complexas dentro das quais os predadores desempenham um papel fundamental em sua regulação (Polis e Strong, 1996). Uma das concepções mais tradicionais acerca do tema é que o predador ao se alimentar das presas provoca uma diminuição na população de presas que impacta as interações tróficas da comunidade. Isso ocorre por ele remover os organismos presentes nos níveis mais baixos e acabar interferindo na densidade da população da presa (via consumível, mediada pela densidade, DMII; Abrams *et al.*, 1996).

No entanto, além desse efeito, também já foi demonstrado que a presa pode alterar alguns de seus atributos como forma de evitar o risco de predação (via não consumível, mediado por atributos, TMII; Werner e Peacor, 2003). Parte de uma comunidade ou uma comunidade inteira pode ser regulada via efeitos não consumíveis (TMII), e esses efeitos podem ser maiores ou iguais aos efeitos mediados pela densidade (DMII) (Schmitz, 2004).

Dentro do contexto dos efeitos não consumíveis, estão as estratégias da presa para evitar a predação, as quais envolvem mecanismos de defesa plásticos e flexíveis manifestados diante do predador ou de indícios de sua presença (Lima, 1990; Tollrian *et al.*, 1999; Schmitz, 2003). Essas estratégias, em geral, envolvem uma modificação cuidadosa de atributos por parte da presa (TMII) já que uma falha pode comprometer seriamente seu sucesso reprodutivo. Tais alterações de atributos, podem ser representados por mudanças na morfologia externa (Borer *et al.*, 2005; Noonburg e Nisbet, 2005), fisiologia (e.g. Mukherjee, 2014), mobilidade (e.g. Fortin, 2005), regulação termal (e.g. Villén-Pérez, 2013) ou mesmo no comportamento forrageiro (e.g. Schmitz, 1997; Gonçalves-Souza, 2008).

Entre as alterações dos atributos citados acima, as que ocorrem no comportamento forrageiro estão entre as mais importantes, pois envolvem um balanço adaptativo (*trade-off*), uma vez que a presa depara-se com a situação na qual procura alimento e, ao mesmo tempo, evitar o risco de ser predada (Thaler *et al.*, 2012). Essas alterações do comportamento forrageiro da presa implicam em uma influência sobre a distribuição espaço-temporal dos recursos, já que a reação ao predador pode ditar à presa onde ou quando forragear (Matassa *et al.*, 2011).

Quando o comportamento forrageiro é alterado, a importância da relação predador/presa se estende para além das espécies diretamente envolvidas, repercutindo nos

chamados efeitos indiretos (Wootton, 1994). Um exemplo clássico de efeito indireto são as cascatas tróficas, definidas como mecanismos ecológicos pelos quais predadores de herbívoros podem diminuir a pressão de fitófagos sobre os produtores, gerando efeito do topo para a base da cadeia alimentar (*top-down*) (revisão em Estes, 2011). Por outro lado, quando o herbívoro é um polinizador, o controle pode ter o efeito inverso, reduzindo o sucesso reprodutivo da planta (Romero e Koricheva, 2011).

Testando essas assertivas, algumas evidências experimentais, já confirmaram que as plantas sofrem efeitos indiretos positivos ou negativos, respectivamente, quando o predador atua sobre fitófagos ou polinizadores (Schmitz *et al.*, 2000; Boret *et al.*, 2005). O efeito de predadores sobre fitófagos fez parte de trabalhos pioneiros que evidenciaram as cascatas tróficas e ainda vem sendo intensamente explorados em estudos recentes (Hairston, 1960; Paine, 1980; Miller *et al.*, 2014; Ripple *et al.*, 2014). Embora uma menor parte dos estudos atenha-se ao efeito que predadores de polinizadores exercem sobre as plantas, muitos trabalhos já atestaram o prejuízo do vegetal em face da presença de predadores de variados grupos taxonômicos interferindo no comportamento de visitas de polinizadores às flores.

Apesar dessa dualidade que o predador exerce sobre o vegetal conforme a guilda de suas presas, só seria possível compreender os efeitos indiretos de herbívoros e polinizadores em um mesmo sistema com informações de como ambos comportam-se frente ao risco de predação. Até o nosso conhecimento atual não há um trabalho que avalie o efeito de fitófagos e polinizadores conjuntamente para um mesmo sistema.

Nós investigamos o comportamento de fitófagos, polinizadores e parasitoides expostos ao risco de predação em um sistema envolvendo a planta *Trichogoniopsis adenantha* (DC) e dois predadores com estratégias distintas de caça, senta-e-espera (*Misumenops argenteus*) (Thomisidae) e senta-e-persegue (*Peucetia rubrolineata*) (Oxyopidae).

Nós esperamos que:

I. Os polinizadores evitam a presença de *Misumenops argenteus* e não são afetados pela aranha *Peucetia rubrolineata*. A segunda aranha é mais generalista quanto à parte da planta que forrageia, enquanto a primeira possui uma estratégia de caça senta-e-espera, isto é, permanece mais imóvel em seu local de forrageio e forrageia preferencialmente sobre as flores. Isso implica no mesmo nicho de forrageamento dos polinizadores, que dependem de recursos florais para sua alimentação.

Em decorrência disso, os polinizadores estariam mais vulneráveis a ter experiências que remetem ao perigo frente ao predador (e.g. tentativas mal sucedidas de captura pela

aranha). Certos polinizadores (e.g. abelhas) aprendem com a experiência, a associar detalhes da morfologia do predador (e.g. pernas raptorais) que oferecem riscos de predação e transmitem essa informação para as outras forrageiras da colônia, que por sua vez passam reconhecer o predador e evitar esse tipo de local conforme já constatado por Abbot e Dukas (2009).

II. Os fitófagos não reconhecem o risco de predação e visitam os ramos da planta independentemente da presença de um predador. Ao contrário dos polinizadores, os fitófagos são mais generalistas quanto ao sítio de forrageamento, buscando alimento em diferentes partes dos vegetais. Isso faz com que o encontro com predadores potenciais seja menos comum, pois o fitófago não forrageia, necessariamente, em um local no qual o predador se encontra, tornando menor o seu nível de exposição. No sistema estudado, os principais fitófagos são dípteros, para os quais uma meta-análise determinou não haver comportamento anti-predatório (Romero *et al.* 2011).

Neste trabalho abordamos as seguintes questões: (1) A presença de predadores diminui as visitas de fitófagos, polinizadores e parasitoides sobre capítulos de *T. adenantha*? (2) Caso esse efeito exista, ele é diferente para diferentes grupos taxonômicos que compõem cada uma das guildas? (3) Esse efeito é alterado de acordo com a estratégia de caça do predador?

Materiais e métodos

Área de estudo

Esse estudo foi desenvolvido na Serra do Japi, localizada predominantemente entre os municípios de Jundiá e Cabreúva (23º 11'S e 46º 52'W), em uma zona de interface entre a Mata Atlântica e Floresta Mesófilas Semidecíduas. A reserva está inserida em uma região densamente povoada do estado, sofrendo há pelo menos três séculos perturbações antrópicas que alteraram sua composição fisionômica e florística (Leitão Filho, 1992; Morelato, 1992). A altitude varia de 700m a 1.291m, e o local apresenta basicamente duas estações: uma fria e seca entre os meses de julho e agosto, quando as temperaturas variam entre 11,8 °C e 15,3 oC e os níveis pluviométricos são inferiores a 41 mm ao mês; e outra quente e úmida entre os meses de dezembro e janeiro quando as temperaturas variam entre 18,4 oC e 22,2 oC de acordo com a altitude e pluviosidade mensal é superior a 250mm (Pinto, 1992).

Sistema de estudo

Nós utilizamos a planta *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae) para testar a influência do risco de predação no comportamento de polinizadores, fitófagos e parasitoides. A planta possui inflorescências na forma de capítulos cujas fenofases são assim descritas: “C1, botão com flores envolvidas por brácteas; C2, com corolas ainda fechadas; C3, período de ântese; C4, flores amareladas e com estigmas pendentes; C5, flores secas e aquênios dispersando” (Almeira, 1997; Romero, 2001). (Figura 1)

Os capítulos da planta reúnem uma fauna diversa de predadores, polinizadores, fitófagos e parasitoides atraídos diretamente pelos recursos da planta ou indiretamente por animais que se desenvolvem no local. (Figura 2)

Dentre os principais polinizadores podem ser encontrados abelhas, vespas, sirfídeos e lepidópteros das subfamílias Ithomiinae e Ctenuchinae. Os fitófagos são representados por sugadores e mastigadores de grupos variados, além de endófagos de capítulo, predominantemente representados por *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* sp. Esses endófagos estão sujeitos à ovoposição de himenópteros parasitoides, como Pteromalidae e Braconidae.

Os predadores predominantes na planta são aranhas *Peucetia* (*flava* e *rubrolineata*) e *Misumenops argenteus* que predam fitófagos e polinizadores, possuem uma forte interação com a planta, beneficiando-se do fato dos seus tricomas aprisionarem ou dificultarem a locomoção de presas (Romero e Vasconcellos-Netto, 2004; Romero *et al.*, 2008). (Figura 3 e 4)

Desenho experimental

Para testar os efeitos que *Peucetia rubrolineata* e *Misumenops argenteus* exercem sobre o comportamento de risco de predação das guildas associadas à *T. adenantha*, desenvolvemos um experimento fatorial em blocos, formados pelos seguintes tratamentos (Figura 5.): (1) flor com exemplar de *Misumenops argenteus* (2) flor com exemplar de *Peucetia rubrolineata*, (3) primeira flor controle sem qualquer intervenção e (4) segunda flor controle com uma folha seca para considerar os efeitos da neofobia (Abbott 2006).

Cada um dos blocos possuía os quatro tratamentos e as plantas utilizadas em cada bloco eram semelhantes quanto ao número de ramos em estágio reprodutivo. Para garantir a atração tanto de herbívoros como de visitantes florais, selecionamos ramos com flores nos estágios C1 e C3 (Figura 1). Os blocos foram montados em pontos distintos localizados na

Reserva Ecológica da Serra do Japi. Em cada bloco, os tratamentos foram aleatorizados por meio de sorteio e realizados em plantas distantes no mínimo três metros entre si.

Para verificar o número de visitas de polinizadores, herbívoros e parasitoides aos ramos reprodutivos da planta os quatro tratamentos de cada bloco foram filmados, com auxílio de quatro câmeras da marca Sony modelo Camcorder Handycam Sr-68 (Sony, Japão). Para cada tratamento do bloco foi utilizada uma câmera, posicionada, à distância de cerca de um metro dos indivíduos de *T. adenantha* sobre um tripé de 1,5 m (Figura 6).

As filmagens foram realizadas sempre em dias claros, durante os meses de abril e maio de 2011, com imagens contínuas capturadas das 9h às 17h, totalizando 8 horas de gravação por tratamento, por dia. A visita foi contabilizada quando o inseto permaneceu mais de 1 segundo sobre a flor.

Antes da execução do experimento, grande parte da fauna associada às plantas foi removida manualmente. Após o término das filmagens, blocos que não apresentaram visitas dos organismos alvo foram excluídos das análises, conforme recomendado por Underwood, (1997).

Anteriormente ao início das observações, coletamos 25 indivíduos de *Misumenops argenteus* e 25 de *Peucetia rubrolineata*. Utilizamos espécimes maiores que 4 mm, buscando agrupar tamanhos de aranhas semelhantes dentro de cada bloco. Os exemplares foram mortos e congelados em câmara fria a -15 °C. Posteriormente, para simular o risco de predação nas flores, colocamos os exemplares mortos sobre as flores. Para cada tratamento de cada bloco, os exemplares mortos foram utilizados durante apenas um dia, o que tornou possível controlar o odor característico e minimizar os efeitos sobre o comportamento dos visitantes. Os exemplares congelados foram presos e posicionados na periferia dos capítulos de *T. adenantha* de fenofase C3 com alfinete entomológico no. 0 (Papillon, Brasil) seccionado ao meio. Inserindo os tratamentos dessa forma, não houve qualquer bloqueio de acesso aos recursos utilizados por visitantes florais e herbívoros. Para controlar possíveis efeitos de compostos voláteis emitidos pela planta, também havia apenas alfinetes entomológicos sem exemplares mortos nos tratamentos dos grupos controle.

Contabilizamos apenas as visitas dos insetos que chegavam à planta por meio do voo. Como critério de inclusão dentro das guildas, utilizamos as principais espécies que apareceram durante nossas filmagens.

Análise de dados

Nós realizamos Análise de variância (ANOVA) em Blocos, com os tratamentos aleatorizados dentro de cada um dos blocos. Consideramos o efeito do tratamento como fixo e o efeito do bloco como aleatório. Quando necessário realizamos transformações \log_{10} ou $\log_{10}(n+1)$ para obedecer aos pressupostos da análise. As figuras gráficas foram feitas utilizando os dados não transformados. A homocedasticidade dos dados e a normalidade, respectivamente, foram verificadas por meio do teste de Levene e pela análise gráfica da distribuição dos resíduos q-q plot. Quando os tratamentos diferiram estatisticamente, utilizamos o teste post-hoc de Tukey para encontrar entre quais tratamentos essa diferença poderia ser constatada. Nas análises, utilizamos apenas os blocos que continham informações, desprezando os demais em que não houve visitas. Quanto ao total de animais presentes em cada uma das guildas, incluímos todos os animais que chegam por meio do voo e fizemos análises separadas para as guildas de polinizadores, parasitoides e fitófagos. Dentro de cada uma das guildas, explicitamos a ação dos predadores sobre alguns grupos taxonômicos específicos utilizando como critério para selecionar grupos mais ou menos específicos, similaridades fisiológicas e comportamentais (e.g. visão, presença de defesas químicas, diferenças no comportamento forrageio) que poderiam influir em sua resposta à presença de um predador.

Resultados

As diferentes guildas visitantes de *T. adenantha* durante o estudo

Dentre os polinizadores, encontramos 492 visitas de indivíduos de borboletas Ithomiinae (Lepidoptera:Nymphalidae), 106 mariposas Ctenuchinae (Lepidoptera:Arctiidae), 277 abelhas (Hymenoptera:Apoidea), 50 vespas não-parasitoides (Hymenoptera:Vespoidea), 44 sirfídeos (Diptera:Syrphidae). As aranhas utilizadas no experimento estão largamente distribuídas ao longo das plantas, localizadas nas trilhas e estradas da Serra do Japi. Verificamos que 28 % das plantas abrigavam *Misumenops argenteus*, 23% *Peucetia rubrolineata* e 14% *Peucetia flava* (n=150).

Quanto aos fitófagos, encontramos predominante endófagos, divididos em 284 indivíduos de *Trupanea* spp. (Diptera:Tephritidae) e 84 *Melanagromyza* sp.(Diptera:Agromyzidae), ao passo que a maior parte dos parasitoides concentrou-se nas famílias 138 Pteromalidae spp.(Hymenoptera) e 44 Braconidae spp. (Hymenoptera). A atividade de cada um dos principais visitantes florais ao longo do dia e a lista completa das morfoespécies encontradas, podem ser vistas, respectivamente, na Figura 10 e Tabela 1.

Efeitos de predadores sobre comportamento de diferentes guildas visitantes de T. adenantha

As aranhas exerceram efeitos que variam de acordo com a guilda, espécie de predador e o grupo taxonômico da presa que visitou os capítulos de *T. adenantha*. A aranha *Peucetia rubrolineata* provocou um decréscimo de 57% no número visitas de fitófagos à planta *T. adenantha*, enquanto os polinizadores não a reconheceram como um risco em potencial e não a evitaram.

Tal como *Peucetia rubrolineata*, o tomisídeo *Misumenops argenteus*, provocou um decréscimo no número de visitas tanto de fitófagos como polinizadores, sendo responsável por uma diminuição de 40% no total desses herbívoros que visitaram a planta. Os parasitoides não foram influenciados por nenhuma das espécies de aranhas, mas sim pelos efeitos da presença de um ponto contrastante na flor (neofobia).

Os efeitos constatados também diferiram em alguns aspectos considerando os diferentes grupos taxonômicos inseridos em cada uma das guildas e a espécie de aranha a que cada um dos grupos foi exposto. O número total de visitas diferiu entre os tratamentos ($F_{3,33} = 3,1713$, $p = 0,037$, Tabela 2). Nas flores em que havia um exemplar de *Misumenops argenteus* a taxa de visitação foi 37% menor quando comparada aos demais tratamentos ($p = 0,028$).

O risco de predação parece não ter alterado o comportamento de polinizadores que visitaram de forma indiferente os capítulos da planta ($F_{3,33} = 34,94$; $p = 0,522$). Esse efeito foi advindo da proporção de lepidópteros dentro da guilda (67% do total), os quais, não foram influenciados pela suposta presença de um predador ($F_{3,39} = 0,4857$; $p = 0,695$, Ithominae; $F_{3,12} = 2,331$; $p = 0,1257$, Ctenuchinae), embora as abelhas, tenham sido fortemente influenciadas pelo exemplar de *M. argenteus*. (Figura 7.)

Dentro da guilda de fitófagos, onde estão inseridos os endófagos de capítulos, houve o decréscimo do número de visitas nos tratamentos com o suposto predador ($F_{3,24} = 3,036$; $p = 0,516$). Enquanto *Trupanea* ($F_{3,33} = 5,2192$, $p = 0,004$), aparentemente, seleciona os capítulos onde não haja *Misumenops argenteus* ($p = 0,485$) ou *Peucetia rubrolineata* ($p = 0,009$), *Melanagromyza* é indiferente quanto ao sítio de forrageio ($F_{3,24} = 3,036$; $p = 0,051$). (Figura 8.)

Os parasitoides, não foram influenciados pelo risco de predação propriamente dito, mas sim, pela mera presença de qualquer ponto contrastante que altere a imagem de busca

de uma flor (neofobia) ($F_{3,20}=10,1392$; $p<0,001$). Dessa forma, embora exista um menor número de visitas nos tratamentos em que havia exemplares da aranha, não há o efeito do risco, uma vez que a flor em que havia uma folha seca também fez com que houvesse uma diminuição no número de visitas ($p=0,001$). (Figura 9.)

Durante nossas filmagens, registramos 1519 visitas de insetos associados à *Trichogoniopsis adenantha*, incluindo polinizadores (61%), endófagos de capítulos (22%) e parasitoides (12%).

Discussão

Verificamos um contraste entre as manifestações do comportamento de risco de predação das diferentes guildas e grupos taxonômicos de insetos associados à *T. adenantha*. Os efeitos encontrados aqui relatados para alguns grupos refletem aspectos que já haviam sido relatados em certos sistemas envolvendo flor/visitante floral/predador (Romero *et al.*, 2001; Gonçalves-Souza, 2008; Antiqueira, 2012). No entanto, além disso, trouxemos um novo enfoque ao tema, demonstrando como é a vulnerabilidade ao risco que diferentes guildas e grupos taxonômicos, atuando conjuntamente, manifestam em um mesmo sistema.

Dentre os grupos que verificamos essa vulnerabilidade, a abelha é uma dos seres mais estudados quanto ao comportamento de risco de predação em sistemas que envolvem o forrageio de predador próximo de flores. (Morse, 1986; Dukas, 2001; Dukas e Morse, 2003). Em nosso estudo, as flores de *T. adenantha* em que *M. argenteus* estavam presentes tiveram como consequência da presença dos tomisídeos, um decréscimo no número de visitas das abelhas. Isso pode ser advindo do fato de tomisídeos não-crípticos, tais como *Misumena vatia* ou *Misumenops argenteus*, provocarem uma atmosfera de risco forte o suficiente para intimidar o forrageio de presas (revisão em Antiqueira, 2012).

A predação de abelhas por tomisídeos já é conhecida há tempos (Morse, 1979) e o efeito de diferentes membros da família diminuindo o número de visitas de polinizadores já foi verificado em uma meta-análise especialmente dedicada ao tema - risco de predação em flores (Romero *et al.*, 2011).

Essa capacidade das abelhas de reconhecerem o predador decorre, provavelmente, de particularidades da sua visão. Seu poder de detecção de imagens é elevado e está associado à fisiologia rebuscada de seus olhos compostos cujos omatídeos permitem obter três tipos espectrais de fotorreceptores (revisão em Land e Osorio, 2014). Dessa forma, esses seres

possuem uma imagem de busca associada a detalhes das recompensas que uma determinada fonte de recurso pode fornecer (revisão em Srinivasan, 2010).

Em estudos utilizando alimentadores, Srinivasan e Lehrer, (1988) relataram que as abelhas podem armazenar detalhes finos da imagem que está relacionada a um recurso alimentar. Nesse contexto, as abelhas buscariam determinados detalhes acarretando uma preferência por determinado tipo, cor ou forma de flor que lhe é conveniente.

O aprendizado desses detalhes vai além da seleção de recursos de melhor qualidade e influencia, também, em evitar locais com indicativos de perigo (Ings e Chittka, 2008). O perigo pode estar representado, por exemplo, pelas pernas anteriores (*forelimbs*) de *M. argenteus* e/ou sua posição característica (Figuras 4A e 4B) uma vez é usual na família Thomisidae, a presença de hábeis predadores de abelhas. Como é comum reiteradas capturas malsucedidas por essas aranhas, as abelhas desenvolvem um aprendizado e associam essas pernas como um perigo eminente e evitam forragear ali (Ings e Chittka, 2008). Gonçalves-Souza, (2008), demonstrou que é a forma das pernas raptorais (*forelimbs*), e não do restante do corpo, a grande responsável pela diminuição no número de visitas de potenciais polinizadores.

Entretanto, diferente de estudos anteriores que se restringiram aos efeitos de polinizadores expostos a um predador com uma estratégia senta-e-espera, percebemos que a estratégia de caça do predador é importante ao se tratar de uma atmosfera de risco. Isso ocorre, pois os efeitos que *Peucetia rubrolineata* (Oxyopidae) exerceu sobre alguns grupos foi diferente dos efeitos exercidos por *M. argenteus* (Thomisidae).

A morfologia externa e o hábito de *Peucetia rubrolineata*, são bastante distintos das aranhas integrantes da família Thomisidae e isso pode explicar o efeito diferencial observado. As pernas anteriores de *Peucetia* spp. não são intumescidas e não ficam frontalmente posicionadas e levantadas tais como os *forelimbs* dos tomisídeos (Figura 4A). Além disso, a sua estratégia de caça constitui o chamado senta-e-persegue cujo forrageio envolve as partes baixas das plantas (Schmitz e Suttle, 2001). Essa estratégia deve ser levada em consideração, para o contraste de efeito entre as aranhas, uma vez que o hábito de caça dos predadores é um dos seus mais influentes atributos no comportamento forrageiro da presa (Miller, 2014)

Ao contrário de uma estratégia senta-e-espera, tática da *M. argenteus*, *Peucetia* spp. acaba se deslocando mais, não permanecendo longos períodos parada na flor. Dessa forma, seria possível pensar que o fato de estar fixa em uma flor tal como *M. argenteus* faça com que as abelhas captem mais facilmente essa imagem e associem-na ao risco de predação.

Algumas evidências experimentais já verificaram que certas aranhas com a estratégia senta-e-espera (e.g. *Pisaurina mira*) produzem respostas não consumíveis mais evidentes sobre as presas em relação a aranhas que possuem um hábito de caça senta-e-persegue (e.g. *Hogna rabida*) (Miller, 2014).

Misumenops argenteus enquadra-se na descrição de “*narrow-domain predator*” cuja atmosfera de risco seria mais local em seu próprio sítio de forrageamento, isto é, a própria flor (Romero, 2011). No caso de tomisídeos existe uma preferência pelo forrageio em flores, enquanto espécies do gênero *Peucetia* parecem ter um hábito mais generalista forrageando por outros locais da planta (Whitcomb e Eason, 1966; Randall, 1982; Arango *et al.*, 2000). Miler *et al.* (2014) defendem que as presas ajustariam sua resposta aos predadores de acordo com o seu domínio e modo de caça. Em um estudo experimental eles verificaram que predadores senta-e-espera reduziram a atividade de gafanhotos no mesmo local em que o predador estava. Já predadores senta-e-persegue diminuíram a atividade dos gafanhotos expandindo esse efeito horizontalmente dentro do domínio do predador, enquanto caçadores ativos aumentaram a atividade de gafanhotos ao longo de uma grande área.

Dessa forma, como *Misumenops argenteus* teria um efeito mais local (geralmente restrito a flor) e como abelhas são especializadas na polinização, seria mais rotineiro que elas se deparassem com *M. argenteus*. Isso implicaria no fato das abelhas associarem detalhes de sua morfologia com a possibilidade de uma predação. Essa associação não se limitaria ao efeito individual, uma vez que a informação acerca do risco pode ser transmitida para outros integrantes da colônia (Abbott e Dukas, 2009).

Apesar do efeito que as aranhas exerceram sobre o comportamento das abelhas, o mesmo não ocorreu para toda a guilda de polinizadores. O total de polinizadores, na verdade, não foi influenciado pelo efeito do risco de predação, pois estiveram sob forte efeito da abundância dos principais visitantes florais, Ithominae e Ctenuchinae, os quais forragearam entre as flores independentemente do tratamento a que eram expostos.

Embora Ithominae e Ctenuchinae sejam predadas por *M. argenteus* e *Peucetia rubrolineata* (Figuras 3C e 4C) muitas aranhas evitam esses grupos em função de sua impalatabilidade. Lepidópteros das subfamílias Ithominae e Ctenuchinae sequestram compostos pirrolizídeos do néctar de *T. adenantha* o que lhes confere toxicidade no exoesqueleto. Algumas aranhas que não trituram exoesqueleto tais como *M. argenteus* e *P. rubrolineata* predam independentemente dos compostos, mas uma gama considerável de aranhas (e.g. *Lycosa ceratiola* ou *Nephila clavipes*) as evitam (revisão em Romero e Vasconcellos-Netto, 2003). Dessa forma, há indicativos que esses lepidópteros, embora

vulneráveis à predação, não evitem essas aranhas porque não as considerem como um risco em potencial. É possível que não haja um investimento em uma defesa de ordem comportamental, uma vez que esses lepidópteros possuem uma defesa química.

De forma distinta ao que ocorreu para o grupo das abelhas, o fato de evitar ou não uma planta que indica um risco de predação para os fitófagos, independe da espécie de aranha. Os fitófagos, representados pelos endófagos de capítulos *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* sp., percorrem diferentes partes dos vegetais e não somente a flor. Dessa forma, ao contrário dos polinizadores que forrageiam preferencialmente em órgãos reprodutivos, estando mais vulneráveis aos efeitos de *Misumenops* sp., os fitófagos, estariam vulneráveis tanto à ação de *Misumenops argenteus* como *Peucetia rubrolineata*.

Os tomisídeos são aranhas que forrageiam quase que exclusivamente em flores e há uma forte seleção por esses órgãos do vegetal que vão desde pistas visuais e táteis, até químicas por meio de voláteis (e.g. eugenol) (Krell e Kramer, 1997). A seleção química, em especial, parece ser específica para flores, uma vez que a planta não responde à compostos similares emitidos por caule ou folhas (Dodson *et al.*, 2013). Dessa forma, os polinizadores evitariam *Misumenops argenteus* por ela forragear preferencialmente em flores, isto é, justamente o local em que está o alimento que procuram. Para os fitófagos, entretanto esse fator é indiferente, já que ele é mais generalista quanto ao sítio de forrageamento na planta.

Nos fitófagos, o efeito do risco de predação advém de *Trupanea* sp. e não foi apresentado por *Melanagromyza* sp. Isso provavelmente decorre de diferenças entre o comportamento desses endófagos que repercute em uma maior ou menor exposição ao risco de predação. Enquanto *Trupanea* sp. possui uma maior amplitude de deslocamento e tempo de permanência na planta, o agromizídeo ovoposita e deixa a planta rapidamente (Romero, 2001). Dessa forma, *Trupanea* sp., ficaria mais tempo vulnerável à ação de predadores, tornando indispensável um investimento comportamental em evitar o risco de predação como locais em que uma aranha esteja presente.

Apesar do efeito encontrado, em um panorama geral, a ordem Diptera não reconhece os efeitos do risco de predação (Romero, 2011). Talvez, o efeito encontrado para *Trupanea* sp., esteja relacionado às particularidades dos visuais da família Tephritidae para selecionar o sítio de forrageamento. Em um estudo utilizando tephritídeos, as fêmeas de *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) demonstraram selecionar recursos para a ovoposição baseados em padrões nutricionais da planta hospedeira (Fontellas-Brandalha, 2004). Essa possibilidade de seleção, também poderia fazer com que *Trupanea* sp. selecione sítios mais seguros para ovoposição, uma vez que *Misumenops argenteus*, por exemplo,

pode ser um risco para as larvas de *Trupanea* sp. que estão se desenvolvendo nos capítulos (Romero, 2001). Dessa forma, seria possível que, *Trupanea* sp., também detenha uma capacidade semelhante e seja possível que ela selecione padrões de qualidade para ovopositar, como locais que ofereçam menor risco à sua prole.

Dessa forma, seria possível que *Trupanea* sp. selecionasse locais para a ovoposição em que seria possível evitar a pressão de níveis tróficos elevados sobre a sua prole. A detecção de locais seguros para a ovoposição, por exemplo, já foi verificado para a borboleta *Eunica bechina* que seleciona locais livres de formigas predadoras para a ovoposição (Sendoya, 2009).

Ao contrário de *Trupanea* sp., o endófago *Melanagromyza* sp. parece não selecionar locais seguros para a ovoposição. Talvez isso esteja relacionado à uma estratégia diferente de *Trupanea* sp. para evitar o risco de predação. Enquanto *Trupanea* sp. fica longos períodos sobre a planta, ficando vulnerável para predadores, a estratégia de *Melanagromyza* sp. relaxaria essa vulnerabilidade. (Romero e Vasconcellos-Neto, 2004).

Apesar de *Melanagromyza* também ovipositar no capítulo, ela permanece um tempo ínfimo nesse substrato, percorrendo-o rapidamente e deixando-o. Esse comportamento, por si só, já seria um comportamento para evitar o risco de ser predado, não necessitando selecionar plantas em que as aranhas estejam ausentes.

Dessa forma, parecem ocorrer duas estratégias para a oviposição, uma em que ela é feita rapidamente e outra em que há um grau maior de seleção por locais em que não existam indícios da presença de um predador.

Quando observamos os parasitoides, verificamos que eles são indiferentes quanto à presença do predador. Embora exista diferença entre os tratamentos, essa diferença é advinda de um ponto contrastante na flor, apenas. Embora os parasitoides sejam predados, talvez sua estratégia seja simplesmente selecionar os locais em que exista um endófago de capítulo, mais do que evitar um predador.

Utilizando o mesmo sistema, Romero e Vasconcellos-Neto (2004) verificaram que a presença de *Misumenops argenteus* trazia benefícios à planta tanto em questão do número de ovários fecundados quanto na redução no número de danos aos capítulos. Os nossos resultados trazem um novo enfoque para o que fora verificado. Como há um efeito forte na diminuição do número de visitas fitófagos à planta, é provável que o benefício para aptidão do vegetal seja oriundo não só, dos efeitos na diminuição da densidade dos endófagos quando a aranha está presente, mas também, do efeito mediado pela presença da aranha, o risco de predação, pode ter diminuído o número de infestação dos capítulos. Como nossos

resultados demonstram que a sensibilidade de diferentes guildas em um mesmo sistema pode ser contrastante, trabalhos que envolvam sistemas predador/presa/planta, devem contemplar essa abordagem. Ainda, futuros trabalhos que abordem o sucesso reprodutivo da planta e o comportamento contrastante de diferentes guildas, em um mesmo sistema, podem esclarecer algumas lacunas no conhecimento desse tema.

Literatura citada

-
- Abbott, K. R. Bumblebees avoid flowers containing evidence of past predation events. **Canadian Journal of Zoology** v. 84 n.9. p. 1240-1247. 2006.
- Abbott, K.R. ; Dukas, R.. Honeybees consider flower danger in their waggle dance. **Animal Behaviour** v. 78, p. 633 –635. 2009.
- Arango, A. M., Rico-Gray V., Parra-Tabla V. Population structure, seasonality, and habitat use by the green lynx spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) inhabiting *Cnidoscopus aconitifolius* (Euphorbiaceae). **Journal of Arachnology**. v. 28 n.2 p. 185-194. 2000.
- Almeida, A.M. Padrões de ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). (**Dissertação de Mestrado**), UNICAMP. Campinas. 1997. 133 fl.
- Antiqueira, P.A.P. Efeitos indiretos de predadores e de herbívoros florais e foliares no comportamento de visitantes florais e sucesso reprodutivo de *Rubus rosifolius*. (**Dissertação de mestrado**). Unesp. São José do Rio Preto. 2012. 96 fl.
- Barbosa P, Castellanos I. **Ecology of predator–prey interactions**. Oxford University Press. New York. 2005.
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Anderson, K. E., Blanchette C. A, Broitman, B., Cooper S. D., Halpern B. S. What determines the strength of a trophic cascade? **Ecology** v. 86 p.528–537. 2005.
- Dodson, G. N.; P. L. Lang , R. N. Jones; A. N. Versprille Specificity of attraction to floral chemistry in *Misumenoides formosipes* crab spiders. **The Journal of Arachnology**. v. 41. n. 1. p. 36-42. 2013.
- Dukas, R. Effects of perceived danger on flower choice by bees. **Ecology Letters**. v. 4. 327–333, 2001.
- Dukas, R. ; Morse H.D. Crab Spiders Affect Flower Visitation by Bees **Oikos**. v. 101, n. 1, pp. 157-163, 2003.
- Dukas, R. Bumble bee predators reduce pollinator density and fitness. **Ecology**. v.86. p.1401–1406. 2005.

- Estes, James A., *et al.* Trophic downgrading of planet earth. **Science**. v. 333 n. 6040. p. 301-306. 2011.
- Fontellas-Brandalha, T.M.L.; Zucolotto, F. S. Selection of oviposition sites by wild *Anastrepha obliqua* (Macquart) (Diptera: Tephritidae) based on the nutritional composition. **Neotropical Entomology**. v. 33. n. 5. 2004.
- Harrison, F. Getting started with meta-analysis. **Methods in Ecology and Evolution**.v.2. p 1-10. 2011.
- Gonçalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C. e Romero, G. Q. Trait mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. **Ecology**. v. 89. p. 2407-2413. 2008.
- Ings, T. C., Chittka.L. Speed-accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators. **Current Biology** v.18. p.1520–1524. 2008.
- Jennifer S. T.,Scott H. M., Ian K. Compensatory mechanisms for ameliorating the fundamental trade-off between predator avoidance and foraging. **PNAS**. v.109. n.30. p. 12075–12080. 2012.
- Krell, F.T. ; Krämer, F. Chemical attraction of crab spiders (Araneae, Thomisidae) to a flower fragrance component. **The Journal of Arachnology**. v.26. 117-119. 1998.
- Knight, T. M.; McCoy, M. W.; Chase, J. M.; McCoy, K. A., ; Holt, R. D. Trophic cascades across ecosystems. **Nature**. v. 437. n.7060. p.880-883. 2005.
- Land M.F.; Osorio D. Extraordinary Color Vision. **Science**. v. 343 n. 6169. 381-382. 2014.
- Leitão Filho, H.F. A flora arbórea da Serra do Japi. In: MORELLATO, L.P.C. História Natural da Serra do Japi. Editora da UNICAMP-FAPESP. 1992.
- Morse, D.H. Prey capture by the crab spider *Misumena calycina* (Araneae: Thomisidae). **Oecologia**. v. 39 n.3 p. 309-319. 1979.
- Morse, D.H. Predatory Risk to Insects Foraging at Flowers **Oikos**. v.46, n. 2 p. 223-228. 1986.
- Miller, J.R.B., Ament, J.M., Schmitz, O.J. Fear on the move: predator hunting mode predicts variation in prey mortality and plasticity in prey spatial response. **Journal of Animal Ecology**. v. 8. n.1. p. 214-222. 2014
- Mukherjee, S. Perceived Risk of Predation Affects Reproductive Life-History Traits in *Gambusia holbrooki*, but Not in *Heterandria formosa*. **PloS one**. v. 9 n.2. 2014.
- Noonburg, Erik G.,; Roger M. Nisbet. Behavioural and physiological responses to food availability and predation risk. **Evolutionary ecology research**. v. 7 n.1. p. 89-104. 2005. p. 41–65, 1980

- Price, P. W., C. E. Bouton, P. Gross, B. A. McPherson, J. N. Thompson, and A. E. Weis. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. **Annual Review of Ecology and Systematic**. v.11
- Randall, J.B. Prey records of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Hentz)(Araneae, Oxyopidae). **Journal of Arachnology**. v. 10. n.1 p. 19-22. 1982
- Reader, T., Higginson, A. D., Barnard, C. J., Gilbert, F. S The effects of predation risk from crab spiders on bee foraging behaviour. **Behavioral Ecology**. v. 17. N.6. 933–939, 2006.
- Romero, G. Q. Estudo experimental da associação de *Runcinioides argenteus* (Araneae, Thomisidae) em *Trichogoniopsis adenantha* (DC). (**Dissertação de Mestrado**). Campinas, SP, 2001. 147 f.
- Romero, G.Q.; Vasconcellos-Neto. J. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. **Ecology**. v.85. n.2. p. 446-457. 2004.
- Romero, G. Q., Antiqueira, P.A.P. ; Koricheva, J. A meta-analysis of predation risk effects on pollinator behaviour. **PloS one**. v.6. n.6. 2011.
- Romero, G.Q. Interação de Aranhas com Plantas. In: **Ecologia e comportamento de aranhas** (M.O. Gonzaga, A.J. Santos e H.F. Japyassý, eds). 2005.
- Romero, G.Q.; Koricheva, J. Contrasting cascade effects of carnivores on plant fitness: a meta-analysis. **Journal of Animal Ecology**. v. 80. p. 696-704. 2011.
- Ripple, W.J., Estes, J.A, Beschta, R.L. Wilmers, C.C.; Ritchie, E.G. ; Hebblewhite, M.; Berger J., Elmhagen B. ,Letnic, M; Nelson, Mp. O.J. Schmitz, D.W. Smith, A.D. Wallach and A. J. Wirsing. Status and ecological effects of the world's largest carnivores. **Science**. v. 243. n.6167. p. 1241484. 2014.
- Sendoya, S. F. E. Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. **The American Naturalist**. v. 174. p. 134-340. 2009.
- Schmitz, Oswald J., Peter A. Hambäck, and Andrew P. Beckerman. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. **The American Naturalist**. v. 155 n. 2 p. 141-153. 2000.
- Schmitz, O.J., Suttle K.B. Effects of top predator species on direct and indirect interactions in a food web. **Ecology**. v.82 n.7. p. 2072-2081. 2001.
- Srinivasan MV, Lehrer M. Spatial acuity of honeybee vision, and its spectral properties. **Journal of Comparative Physiology**. v.162 p.159–172, 1988.
- Thaler, Jennifer S., Scott H. McArt, and Ian Kaplan. Compensatory mechanisms for ameliorating the fundamental trade-off between predator avoidance and foraging. **Proceedings of the National Academy of Sciences**. v. 109 n.30. p. 12075-12080. 2012.

- Tollrian R, Harvell C.D. **The ecology and evolution of inducible defenses**. Princeton: Princeton University Press. 1999
- Underwood, A. J. 1997. **Experiments in ecology**. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Villén-Pérez, Sara, Luis M. Carrascal, and Javier Seoane. Foraging Patch Selection in Winter: A Balance between Predation Risk and Thermoregulation Benefit. **PloS one**. v. 8 n.7. 2013.
- Werner, E.E.; Scott D. P. A Review of Trait-Mediated Indirect Interactions in Ecological Communities. **Ecology**, v. 84, n. 5, p. 1083-1100, 2003.
- Whitcomb, W.H., Hite M., Eason R. Life history of the green lynx spider, *Peucetia viridans* (Araneida: Oxyopidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**. V.40. n.3. p.259-267. 1966.
- Wootton, J. T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. **Annual Review of Ecology and Systematics**. v. 25. p. 443–466. 1994.

Tabelas e Figuras

Figura 1: Fenofases de floração dos capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* - C1, botão com flores envolvidas por brácteas; C2, com corolas ainda fechadas; C3, período de ântese; C4, flores amareladas e com estigmas pendentes; C5, flores secas e aquênios dispersando

Figura 2: Fauna associada à *T. adenantha*. A: Ithominae spp. em flor ; B: *Aeria olena* em flor; C: Forrageio de Ctenuchinae spp.; E: Chrysomelidae spp.; F: Díptero sobre folha de *T. adenantha*

Figura 3: Forrageio de *Peucetia rubrolineata* ; A: Forrageio na planta ; B: Larva de Geometridae ; C: Mariposa Ctenuchinae ; D: *Trupanea* sp.

Figura 4: Forrageio de *Misumenops argenteus* – A: Forrageio na planta; B: Em posição de ataque em ramo vegetativo de *T. adenantha* ; C: Predando Ithominae ; D: Adulto de Geometridae ; E: Ooteca de *M. argenteus* em folha

Figura 5: Tratamentos no estudo experimental envolvendo *T. adenantha*: A: Flor controle sem qualquer tipo de manipulação ; B: Flor com folha seca para verificar os efeitos da neofobia . C: Flor com exemplar de *Peucetia rubrolineata* ; D: Flor com exemplar de *Misumenops argenteus* ;

Figura 6: A: Local selecionado para a filmagem de um dos blocos ; B: câmera posicionada há 1 metro de distância da planta

Figura 7: Número de visitas de polinizadores sobre as flores submetidas a cada um dos quatro tratamentos feitos. Barras de erros representam $\pm EP$. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. (Teste post-hoc de Tukey

$p < 0,05$) . * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p > 0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 8: Número de visitas de fitófagos sobre as flores submetidas a cada um dos quatro tratamentos feitos. Barras de erros representam $\pm EP$. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. (Teste post-hoc de Tukey $p < 0,05$) . * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p > 0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 9: Número de visitas de parasitoides sobre as flores submetidas a cada um dos quatro tratamentos feitos. Barras de erros representam $\pm EP$. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles . (Teste post-hoc de Tukey $p < 0,05$) . * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p > 0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 10: Frequência de visitas às flores durante os experimentos das diferentes guildas e grupos indicados

Tabela 1: Lista completa das morfoespécies que visitaram *T. adenantha* durante os experimentos de risco de predação

Tabela 2: ANOVA em blocos aleatorizado considerando o tratamento como efeito fixo e o bloco como aleatório. Comparamos os efeitos de controle, neofobia, *M. argenteus* e *P. rubrolineata* sobre a fauna dos visitantes



Figura 1.

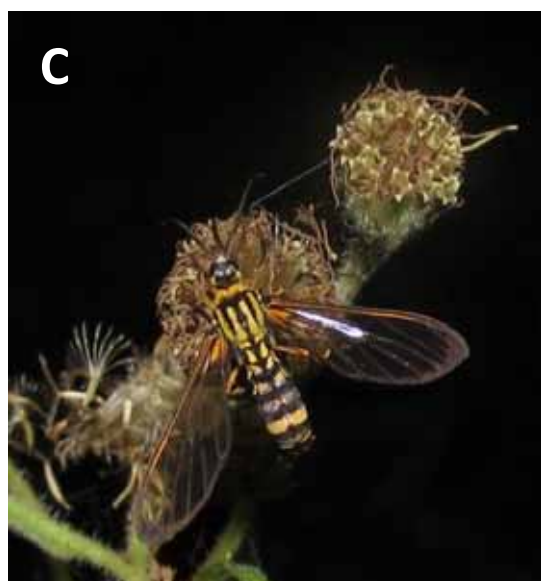


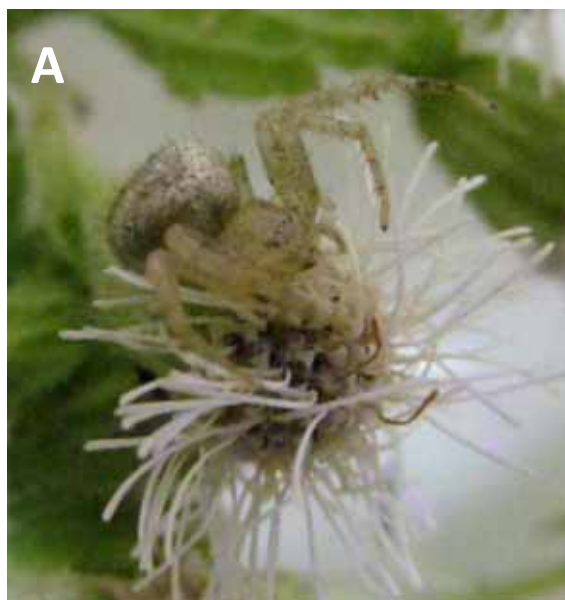


Figura 2.





Figura 3.



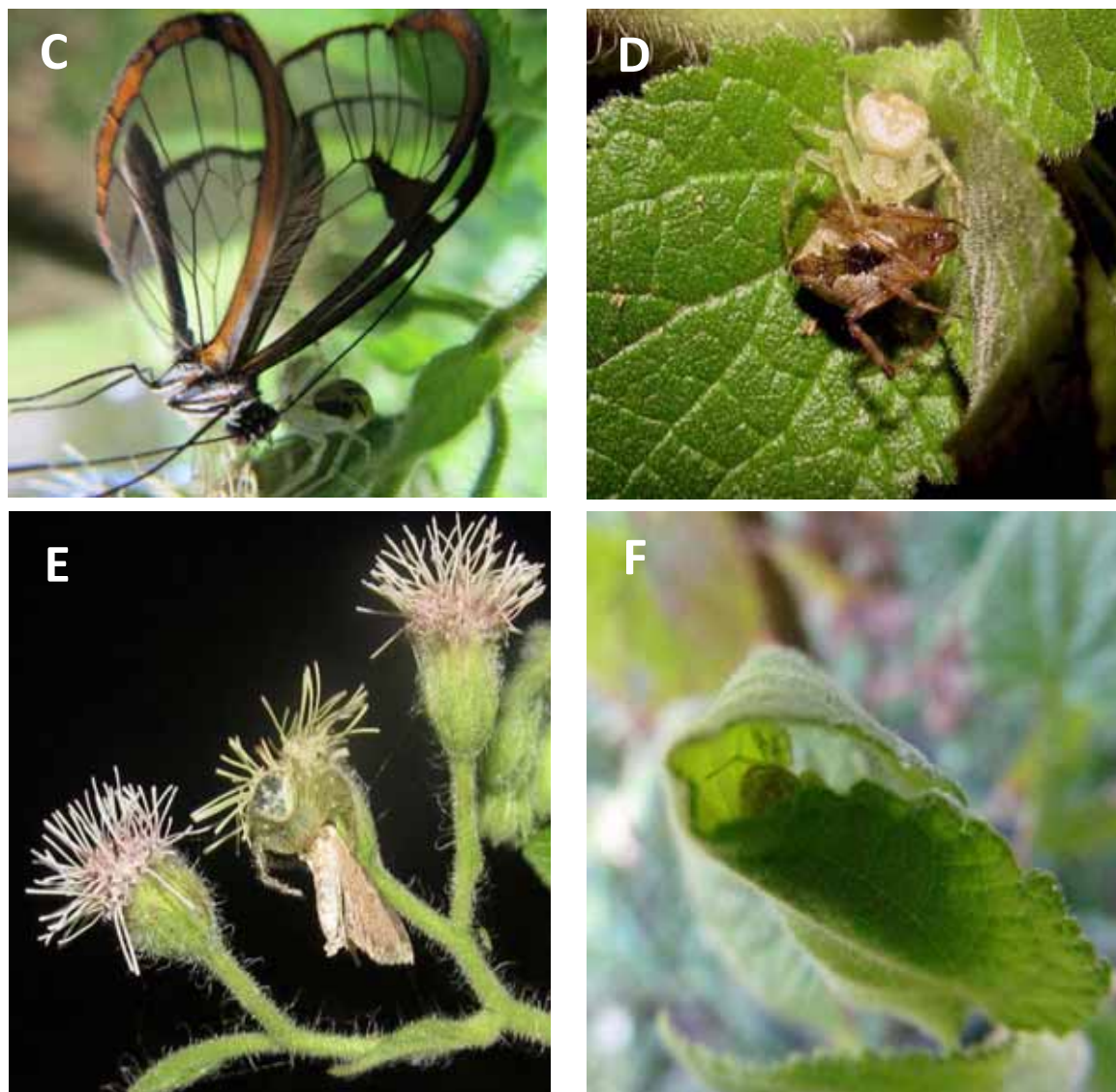


Figura 4.

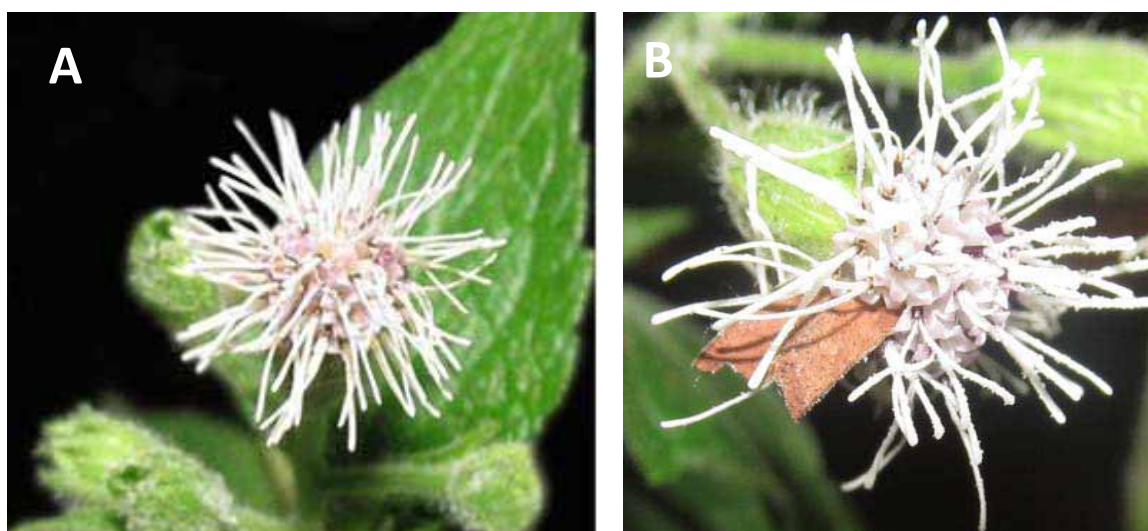




Figura 5.



Figura 6.

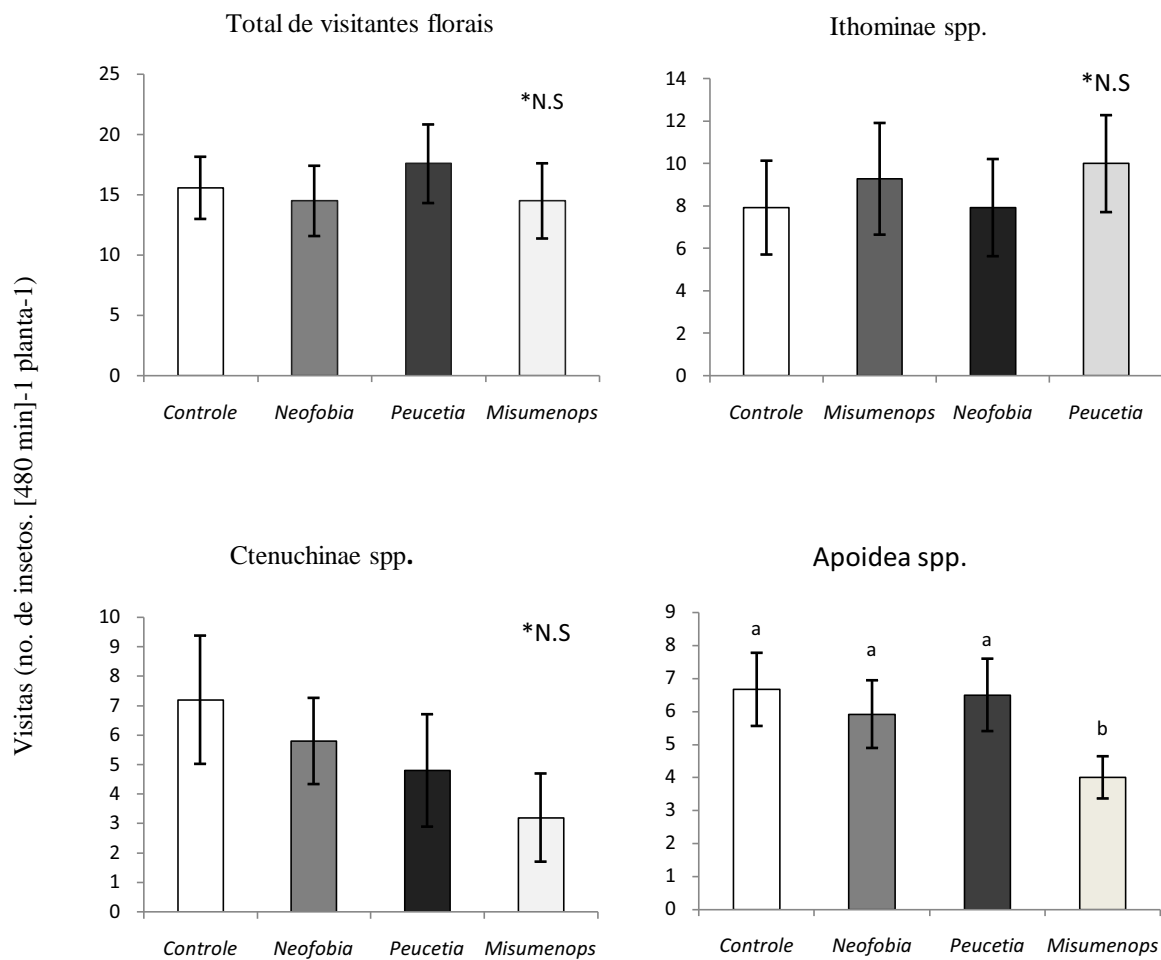
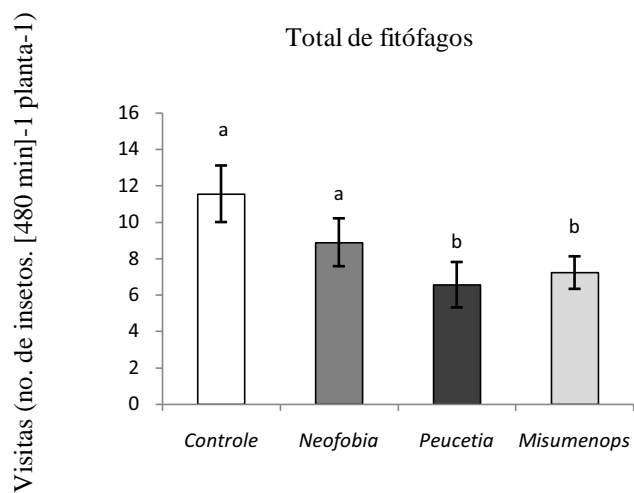


Figura 7.



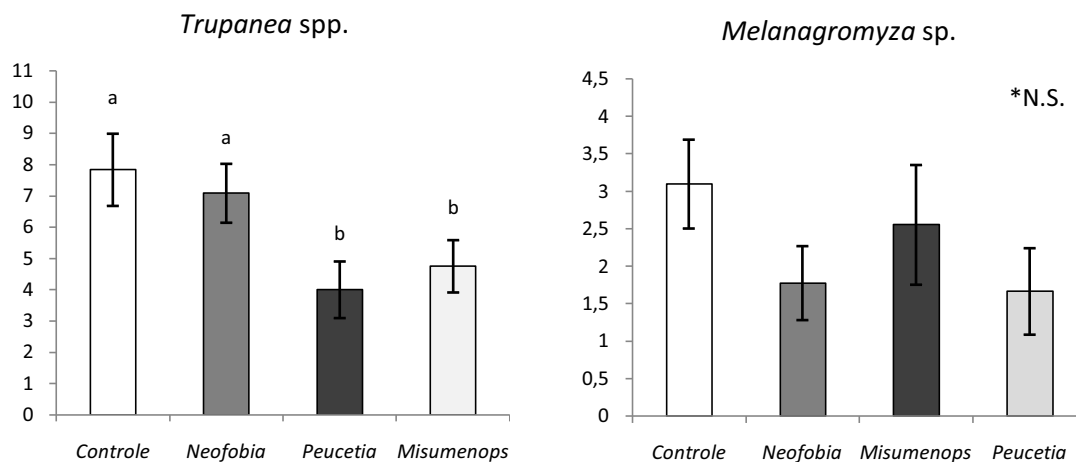


Figura 8.

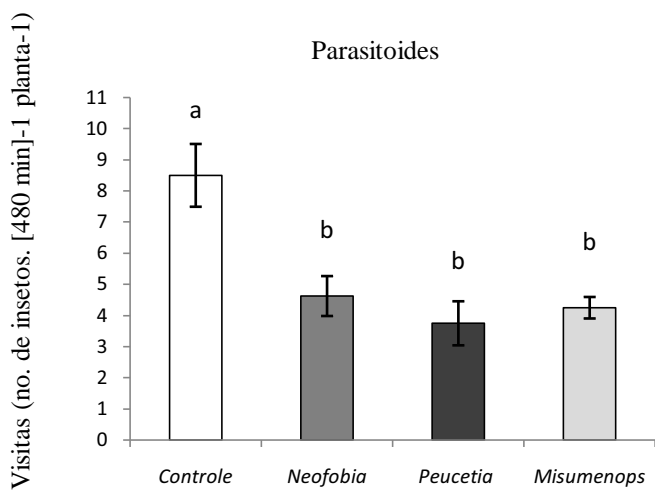


Figura 9.



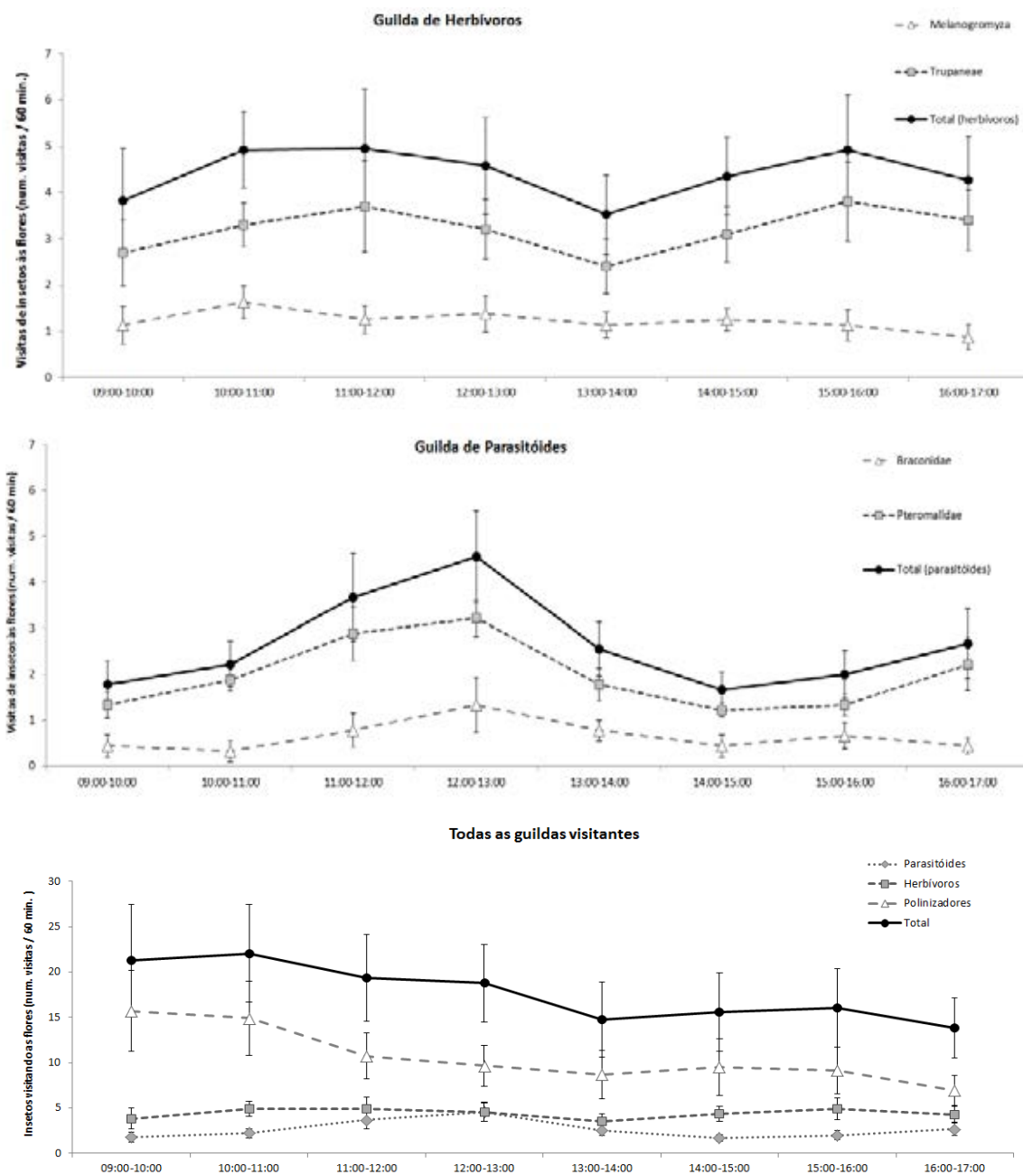


Figura 10.

 Lista de Morfoespécies

Hymenoptera*Apis mellifera**Bombus* sp.*Bombus brasiliensis*

Megachilidae spp.

Melipona sp.

Pachymenes sp.

Polybia sp.

Halictidae spp.

Sphecidae sp.

Trigona snipes

Trigona sp. 1

Trigona sp. 2

Plebeia sp.

Lepidoptera

Aeria olemna

Episcada carcinia

Urbanus chalco

Pseudoscada erruca

Lepidoptera sp.1

Lepidoptera sp.2

Lepidoptera sp.3

Lepidoptera sp.4

Lepidoptera sp.5

Lepidoptera sp.7

Ctenuchinae sp.1

Ctenuchinae sp.2

Diptera

Syrphidae sp.1

Syrphidae sp.2

Syrphidae sp.3

Syrphidae sp.4

Melanagromyza sp.

Trupanea sp.1

Trupanea sp.2

Diptera spp.

Muscoidea spp.

Coleoptera

Chrysomelidae spp.

Orthoptera

Tettigonidae spp.

Tettigonidae spp.

Acrididae spp.

Heteroptera

Miridae

Reduviidae spp.

Muscoidea spp.

Tabela 1.

Fonte de variação	g.l.	S.Q.	F	p
Total de visitantes				
Bloco	11	641,550	11,959	<0,01
Tratamentos	3	170,130	3,171	0,037
Polinizadores				
Bloco	11	289,230	6,318	<0,001
Tratamentos	3	34,940	0,763	0,523
Apoidea				
Bloco	11	38,021	12,503	<0,001
Tratamentos	3	17,965	5,908	<0,001
Ithominae				
Bloco	13	213,841	6,969	<0,001
Tratamentos	3	14,905	0,486	0,694
Ctenuchinae				
Bloco	4	48,175	8,063	0,002
Tratamentos	3	13,933	2,332	0,125
Fitófagos				
Bloco	8	29,611	3,063	0,015
Tratamentos	3	44,667	4,621	0,010
<i>Trupanea sp.</i>				
Bloco	8	21,652	2,806	0,010
Tratamentos	3	40,278	5,219	0,004
<i>Melanagromyza sp.</i>				
Bloco	8	7,813	3,519	0,007
Tratamentos	3	6,741	3,037	0,051
Parasitoides				
Bloco	8	6,667	1,765	0,144
Tratamentos	3	38,294	10,139	<0,001

Tabela 2.

Capítulo 2

O Sucesso Reprodutivo de *Trichogoniopsis adenantha* na presença das aranhas *Peucetia* spp. (Oxyopidae) e *Misumenops argenteus* (Thomisidae)

Bruno Baruffatti Grisolia¹, Gustavo Quevedo Romero², Maria José de Oliveira Campos³

1. Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas (Zoologia), Departamento de Ecologia, IB, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brasil

2. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia (IB), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, SP, Brasil.

3. Departamento de Ecologia, IB, Universidade Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brasil

Resumo

Grande parte dos estudos sobre proteção biótica de uma planta utiliza apenas uma espécie de predador. No entanto, um desafio atual para a ecologia é elucidar como o aumento da complexidade da teia alimentar a partir da combinação de predadores pode afetar as cascatas tróficas. Estudos prévios demonstram que a presença das aranhas *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp. traz efeitos positivos ou neutros para *Trichogoniopsis adenantha* D.C. (Asteraceae) quando avaliadas separadamente. Neste trabalho, nós verificamos o efeito da interação destas aranhas sobre o sucesso reprodutivo de *T. adenantha*, em experimento realizado entre fevereiro e abril de 2011 na Serra do Japi, SP. Nossos resultados demonstraram que há uma proteção biótica da planta mediada pelas aranhas. A presença de *Misumenops argenteus* ou de *Peucetia* spp diminuiu a abundância de endófagos, aumentou a proporção de ovários fertilizados e reduziu o número de danificados, demonstrando a existência de um importante componente top-down no sistema. Entretanto, a interação entre as aranhas enfraquece os efeitos indiretos para planta, indicando que a eminência de uma predação intra-guilda limitaria a ação do predador na planta e mitigaria os efeitos indiretos das aranhas para o vegetal.

Palavras-chave: Múltiplos predadores, Predação, Cascatas tróficas, efeitos *top-down*

Introdução:

A proteção de uma planta contra o ataque de herbívoros envolve uma clara dicotomia. De um lado, estão as plantas que investem em caracteres intrínsecos para se defender de fitófagos, tais como compostos químicos ou estruturas morfológicas. Do outro, estariam as plantas que favoreceriam a presença de predadores em sua superfície cujo nível de dependência pode ser desde um sítio de forrageio casual até a utilização da planta como residência exclusiva. A proteção biótica da planta está contextualizada dentro da temática das cascatas tróficas na qual uma espécie de predador atuaria reduzindo a pressão de herbívoros sobre a planta (Hairston, 1960; Fretwell, 1987).

Na perspectiva mais clássica acerca do tema, existem níveis e nichos tróficos bem definidos e exclusivos para cada um dos organismos presentes na cadeia. Embora essa seja uma teorização simples, na prática, é mais comum a existência de teias tróficas mais complexa, em que mais de um organismo pode partilhar do mesmo nível trófico.

As teias tróficas envolvem complexas redes tróficas diretas e indiretas, além de espécies onívoras que estão inseridas em múltiplos níveis tróficos (revisão em Prugh, 2009). Nessas teias, em geral existe uma combinação de predadores que detém um importante papel nas funções do ecossistema em que estão inseridos. Sih *et al.*, (1998) preconizam que, embora existam em quase todos os ecossistemas a co-ocorrência de múltiplos predadores, a maioria dos estudos experimentais contemplando a predação, examinou apenas o efeito de um predador por vez. Sabemos que as espécies de predadores podem interagir sinergicamente ou antagonicamente, e seus efeitos podem atuar da mesma forma sobre os efeitos do ecossistema. Além disso, recentemente, foi proposto que a diversidade de predadores é responsável por tais efeitos.

Nas teias alimentares de sistemas terrestres, em especial, a complexidade de níveis tróficos é tamanha que pode enfraquecer o poder das cascatas tróficas. (Romero e Koricheva, 2011; Shurin *et al.*, 2002).

No sistema envolvendo *T. adenantha*, dois gêneros de aranhas forrageiam em abundância pelos ramos da planta: *M. argenteus* e *Peucetia* (*flava* e *rubrolineata*) que co-ocorrem em frequência alta na mesma planta. Um fator que favorece essa especificidade é a presença de tricomas glandulares sobre a superfície da planta, já que, neles, a mobilidade de potenciais presas das aranhas é comprometida.

Nesse sistema, já foi verificado que a presença de *M. argenteus* traz benefícios à planta. *Misumenops argenteus* pode atuar removendo larvas de endófagos dos capítulos de

T. adenantha e evitar sua oviposição (Romero, 2001; Grisolia *et al.*, 2014) ao passo que a presença de *Peucetia (flava e rubrolineata)* é indiferente para a aptidão do vegetal. Entretanto, para o sistema, ainda não foi verificado o efeito das interações das aranhas sobre o sucesso reprodutivo do vegetal. Ambas as aranhas pertencem à mesma guilda e competem pelos mesmos recursos, mas existe certa separação espacial envolvida, pois elas usualmente forrageiam em ramos independentes do vegetal. Tanto a predação intra-guilda como o canibalismo ocorre entre essas espécies.

No presente trabalho, manipulamos ramos reprodutivos de *T. adenantha* e inserimos as aranhas interagindo nos tratamentos para verificar o resultado dessa interação sobre o sucesso reprodutivo planta. Dois organismos de uma mesma guilda, podem, tanto competir pelos mesmos recursos, como envolverem-se na predação intra-guilda. Dentro desse contexto, uma maior diversidade de inimigos naturais pode alterar a função dos ecossistemas e enfraquecer as cascatas tróficas (Finke *et al.*, 2004). No entanto, existe um contraponto a essa assertiva, uma vez que a predação intra-guilda poderia diminuir o canibalismo o que faria com que o efeito dessa interação fosse positivo para a aptidão do vegetal.

Em geral, a predação intra-guilda é vista apenas sobre o ponto de vista da competição por recursos, e a remoção de um ou outro predador da comunidade. Além disso, outra perspectiva que pode ser inserida nesse contexto, é a do risco de predação. Como ambas as espécies podem ser alvos da predação, elas podem modificar atributos tais como comportamento, fisiologia ou morfologia externa diante da presença de um potencial predador da mesma guilda.

Como essas aranhas co-ocorrem em *T. adenantha*, qual é o efeito da presença de ambas no mesmo sistema? A presença de duas espécies de aranhas ou de aranhas da mesma espécie pode fomentar comportamentos forrageiros para evitar o risco de predação. Além disso, como existem duas aranhas, na mesma planta existe um risco de predação intra-guilda e competição o que faria com que a aranha tendesse a permanecer mais em um ramo, fazendo com que o efeito sobre a aptidão do vegetal, seja maior localmente:

Diante do exposto, esperamos que: (1) a presença de *Peucetia rubrolineata* seja indiferente para o sucesso reprodutivo da planta (2) a presença de *M. argenteus* seja positiva para a aptidão do vegetal (3) a presença das duas espécies de aranhas atuem positivamente para o sucesso reprodutivo do vegetal.

Material e Métodos

Sistema e organismos de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica da Serra do Japi (23° 11' S, 46° 52' W), floresta mesófila semidecídua e subtropical, localizada na região sudeste do Brasil.

A planta *Trichogoniopsis adenantha* (DC), é encontrada na forma de um pequeno arbusto perene geralmente ao longo das bordas da mata. Sua inflorescência conforma-se em capítulos cujo pico da produção ocorre na estação chuvosa. A espécie depende de polinizadores animais para que seus ovários sejam fecundados e ocorra a formação dos aquênios (Romero e Vasconcelos Neto, 2004). Os ovários ainda não fecundados são brancos e tornam-se aquênios pretos e opacos ao serem fertilizados. (Figuras 1A e 1B)

A assembleia de guildas associadas à planta é bastante variada e consistem de artrópodes predadores, polinizadores, parasitoides e fitófagos.

Os principais predadores são aranhas, predominantemente as espécies *M. argenteus* e *Peucetia (flava e rubrolineata)*. Essas espécies são abundantes no local de estudo. Enquanto *M. argenteus* apresenta uma preferência por ramos reprodutivos e flores, em geral, na fenofase C3, *Peucetia* spp. apresenta hábito mais generalista, forrageando com maior frequência as partes mais baixas do vegetal e, muitas vezes, em capítulo pré-dispersão, C5. (Romero, comunicação pessoal)

Entre os fitófagos, podem ser encontrados alguns sugadores como mirídeos, afídeos e membracídeos. Mas os insetos que mais se destacam em abundância são os endófagos de capítulos cujas fêmeas ovopositam em capítulos imaturos. Há duas espécies de endófagos preponderantes, *Trupanea* sp (Figura 2A) (Diptera:Tephritidae) e *Melanagromyza* sp. (Diptera:Agromyzidae) (Figura 2B). Em menor número, pode ser encontrado *Asphondylia* sp. (ganhador de corola) (Diptera:Cecidomyiidae) (Figura 2C) e *Phalonidia unguifera* (Lepidoptera: Tortricidae).

Os parasitoides mais encontrados são espécies de Braconidae e de Pteromalidade (Hymenoptera) (Figura 2D). Ambos utilizam como hospedeiros as larvas de dípteros endófagos, tanto *Trupanea* sp. como *Melanagromyza* sp.

Existem determinados padrões que estão relacionados ao ataque de cada um dos endófagos e exófagos aos capítulos. A pupa das larvas de *Trupanea* sp é preta e opaca, já a pupa de *Melanagromyza* sp. possui uma coloração castanho claro e translúcida. Os ovários de *T. adenantha* danificados por *Trupanea* sp assumem o formato de vírgula, . (Almeida, 1997). As principais estruturas danificadas por larvas de Geometridae (o principal exófago

associado a *T. adenantha*), em geral, causa danos a corolas e estigmas. Quando Geometridae danifica os ovários, esse dano pode ser identificado como advindo de um fator externo, já que em geral danifica o papus dos ovários, região apical. (Romero, 2001).

Desenho experimental

Nós avaliamos os efeitos da interação de *Peucetia* spp. e *M. argenteus* sobre o sucesso reprodutivo de *T. adenantha* em experimento realizado entre março e abril de 2011. Utilizamos um desenho fatorial contendo 10 blocos, cada um composto por 4 plantas que receberam os seguintes tratamentos: (I) Presença de 2 indivíduos de *Misumenops argenteus* (Figura 3A e 3B) (II) Presença de 2 indivíduos de *Peucetia* spp. (*Peucetia flava* ou *Peucetia rubrolineata*) (Figura 2C e 2D) (III) presença de 1 indivíduo de *Peucetia* e outro de *Misumenops argenteus* (IV) Ausência de aranhas. Nós utilizamos uma proporção de 50% de *Peucetia flava* e 50% de *Peucetia rubrolineata* nos tratamentos, evitando colocar aranhas de espécies diferentes dentro de um mesmo bloco. Essa proporção é semelhante com a existente naturalmente em *T. adenantha* e sabemos que os efeitos das duas espécies sobre *T. adenantha* são similares (Romero *et al.*, 2008)

Trata-se de um desenho substitutivo, porque não variamos a densidade entre tratamentos, apenas substituímos a espécie de predador. Escolhemos esse delineamento, em detrimento de um desenho aditivo, pois dessa forma é possível evitar que a densidade diferencial de predadores confunda a compreensão dos efeitos da interação. As aranhas foram colocadas em ramos distintos, manipuladas de forma a mantê-las no ramo, e substituídas por similares quando necessário.

Indivíduos de *T. adenantha* foram coletados em campo (n=80), durante o mês novembro de 2010, transplantados em vasos plásticos (25 cm de diâmetro por 20 cm de altura), com solos de um mesmo local para evitar possíveis efeitos *bottom-up* e cultivados em estufa da Base Ecológica da Serra do Japi. Os indivíduos de *T. adenantha* coletados possuíam entre 30 e 60 cm de altura e apenas um ramo vegetativo. (Figura 4A)

Antes do experimento, toda a fauna eventualmente já associada às plantas, foi removida. Além disso, para garantir a assembleia de guildas durante o experimento, as plantas foram alocadas marginalmente à floresta, próximas de manchas naturais de *Trichogoniopsis adenantha*. Uma distância entre 0,5m -1,0 m separou os tratamentos realizados, e os blocos distavam um mínimo de 3 metros. (Figura 4B)

Quando as plantas começaram a liberar os botões florais (antes da colonização pelos endófagos), selecionamos o ramo e colomos aranhas para forragear sobre ele. As plantas nas quais foram realizados os quatro tratamentos foram escolhidas ao acaso, por meio de sorteio.

As aranhas foram capturadas em campo, colocadas na pré-formação do estágio C1 do botão, em dois ramos da planta. Quando estas, eventualmente, se deslocavam para outro ramo, as aranhas eram recolocadas no local, ou substituídas por outras similares. As plantas eram vistoriadas em período de 30 min a 90 min durante o dia, em virtude da atividade das guildas associadas à *T. adenantha* ser predominantemente diurna (Grisolia, observação pessoal)

Os botões foram coletados quando atingiram a maturidade no estágio C4, no final de março e ao longo do mês de abril de 2011. Nesse estágio, os ovários passaram pela fase de maturação e foram, ou não, fertilizados. Os capítulos foram mantidos em potes plásticos em laboratório até a emergência dos endófagos e dos parasitoides. Depois desse período, eles foram dissecados e contabilizamos o número de ovários fertilizados, danificados e intactos, número de corolas e estigmas intactos e danificados, bem como seus danos. Verificamos os danos especificando o táxon de cada um dos endófagos, utilizando apenas os capítulos em que um endófago ocorreu isoladamente, não havendo a coparticipação de outros fitófagos.

Além disso, fizemos registros da abundância de endófagos (pupas e adultos) e do número de parasitoides. No caso de Geometridae, os danos aos capítulos foram intensos, inviabilizando a contagem do número de ovários. Nesses casos, fizemos a contagem das marcas dos ovários nos capítulos.

Análise de Dados

Utilizamos um desenho de blocos aleatorizados no qual cada uma das plantas recebeu um dos quatro tratamentos. Consideramos os blocos como um efeito aleatório e os tratamentos como um efeito fixo. Para verificar se havia uma diferença entre os tratamentos, fizemos uma Análise de Variância (ANOVA) em blocos. Quando constatada uma relação significativa, fizemos uma teste post-hoc de Tukey para verificar entre quais tratamentos essa diferença poderia ser constatada.

Para verificar os efeitos da interação entre as aranhas, utilizamos como variáveis predictoras da análise o bloco e a presença ou ausência de *Peucetia* e/ou *Misumenops*. Atribuímos valor 1 para presença e 0 para ausência. Utilizamos como variáveis respostas, a abundância de cada um dos endófagos nos capítulos, o total de danos, os danos causados por cada um dos endófagos e o número de capítulos danificados por planta.

Uma regressão linear foi utilizada para testar a relação entre o número de endófagos e a porcentagem de endófagos parasitados. Coeficientes de significância foram obtidos a partir de testes F. O adequamento dos dados aos modelos é dado pelo coeficiente de determinação R^2 .

Resultados

Verificamos uma relação entre a presença de aranhas e indicativos diretos e indiretos de sucesso reprodutivo do vegetal, com resultados que variaram conforme o parâmetro avaliado. Tanto *Misumenops argenteus* como *Peucetia* spp. tiveram uma contribuição importante nos efeitos encontrados e ocorreu uma interação entre elas ao longo de diferentes pontos avaliados nesse estudo.

Fitófagos associados aos capítulos de T. adenantha

Encontramos uma fauna de fitófagos, composta principalmente pelos endófagos *Trupanea* sp. (64%), *Melanagromyza* (23,56%), do galhador de corolas *Asphondylia* sp. (2,99%) e Geometridae (1,49%).

Herbivoria foliar - Número de folhas predadas

As aranhas parecem não interferir no número de folhas predadas. A proporção de folhas em que foram encontradas marcas de herbivoria, advindas de mastigadores e sugadores foi independente da presença ou ausência de aranhas. ($F_{3,27}=0,66$; $p=0,58$)

Produção de capítulos e ovários de T. adenantha

Nossos dados sugerem que os capítulos se desenvolvem independente da presença dos predadores utilizados nesse estudo. Isso ocorre porque, para o número de capítulos, não há diferença entre tratamentos em que estavam *Misumenops argenteus* e/ou *Peucetia* spp e o tratamento controle.

Entretanto, o número total de ovários produzidos por *T. adenantha* (mauduros, danificados ou não danificados) aumenta na presença de uma aranha *Misumenops argenteus* e de uma aranha *Peucetia* spp. Existe uma média de 40,75 +/- 1,75 (+/- erro padrão) ovários por capítulo para o tratamento envolvendo a interação entre as duas aranhas e uma média de 43,5 +/- 1,05 ovários por capítulo para a planta controle. (Tabela 1) (Figura 5.)

Entretanto, nem a presença de duas espécies *Peucetia* spp. ou mesmo *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp. isoladas implicam em quaisquer efeitos sobre a produção de ovários. (Tabela 1.) (Tabela 2.) (Figura 5.)

Abundância de endófagos nos capítulos de T. adenantha

Dentre os capítulos coletados (n=324), 45% estavam infestados por endófagos. Nos tratamentos com as aranhas, no entanto, essa infestação diminuiu. Esse efeito pôde ser observado tanto para *Trupanea* sp. como para *Melanagromyza* sp.

Verificamos que a média de infestação por *Trupanea* sp. nos capítulos é 7 vezes menor nos capítulos em que havia duas *Misumenops argenteus*. (Tabela 2. ; Figura 6.). Já a infestação dos capítulos nos tratamentos em que havia duas *Peucetia* sppo número de capítulos infestados foi 2,5 vezes menor em relação ao controle. Quando ambas as espécies de aranhas estão presentes na planta há uma diminuição de 3,5 vezes na abundância de *Trupanea* sp. se desenvolvendo em capítulos. (Tabela 2; Figura 6.)

Em todos os casos houve uma infestação menor em número de endófagos quando comparamos os tratamentos com aranhas ao tratamento controle (14,64 +/- 11,97). (Tabela 1; Figura 6.)

O agromizídeo *Melanagromyza* sp. também foi afetado pela presença das aranhas. Nas plantas em que havia *Misumenops argenteus* houve uma infestação média de 0,78 +/- 2,70 indivíduos e nas plantas em que havia *Peucetia* spp. uma média 0,96 +/- 2,97 de endófagos por capítulo. Já a interação das aranhas foi representada por uma média 0,88 +/- 2,84 de indivíduos endófagos. (Tabela 1; Figura 6.)

Isso implica em uma diminuição na abundância de endófagos afetada pela presença das aranhas, uma vez que no tratamento controle houve uma média de infestação 5,57 +/- 0,61 endófagos/planta. Os dados sugerem que o sucesso reprodutivo da planta melhora em função da presença de *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp., bem como a partir da interação que ocorre entre elas.

Só encontramos o galhador de corolas, *Asphondylia* sp. (Diptera: Cecidomyiidae) nos tratamentos controle (3,21 +/- 1,48 indivíduos/planta) e na planta em que existiam duas aranhas *Peucetia* spp. (Tabela 1; Figura 6.). Isso ocorreu tanto nos tratamentos em que havia duas aranhas *Misumenops argenteus* como no tratamento em que havia um exemplar de *Peucetia* spp. e outro *M. argenteus*. Entretanto, quando encontrado nos capítulos em que havia (3,21 +/- 1,48) indivíduos/planta *Peucetia* spp. ou sem aranhas (1,69 +/- 0,89) indivíduos/planta, o galhador, em geral, ocorria em grande número no mesmo capítulo (6-10 indivíduos).

Danos aos Capítulos de T. adenantha

O nível de danos aos capítulos de *T. adenantha* é significativamente alterado quando a planta conta com um forrageio regular de aranhas. Há uma diminuição de 68% no número de capítulos danificados quando *Misumenops argenteus* está presente e de 35% no caso da presença de *Peucetia* spp. Nesse caso, as aranhas estariam interagindo, uma vez que o efeito que elas demonstram juntas é o mesmo observado quando as aranhas ocorrem isoladamente. Assim, quando ambas forrageiam na mesma planta, há uma diminuição de 56% no número de capítulos danificados ($F_{1,24}=20,50$; $p<0,01$).

O nível de danos aos capítulos irá interferir no número de ovários danificados, um indicativo de que a planta pode influenciar no sucesso reprodutivo de *T. adenantha*.

Danos às flores de T. adenantha

Verificamos que a presença das aranhas *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp. contribuiu com a diminuição no nível de danos aos estigmas e corolas de *T. adenantha*. Pudemos constatar uma diminuição de 45% no nível de danos aos estigmas e de 57% no nível de danos às corolas quando a aranha *M. argenteus* está presente. Ainda assim, na presença da aranha *Peucetia* spp. houve uma redução de 17% no número de estigmas com danos e de 34% no número de corolas. A interação entre as duas aranhas, foi responsável por um decréscimo de 25% no número de estigmas danificados e 35% no número de corolas (Tabela 1; Tabela 2; Figura 7).

Danos aos ovários de T. adenantha

Os danos causados aos ovários de *T. adenantha* correspondem a danos causados por endófagos, principalmente por *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* spp. que, em geral, ovopositam na parte central dos capítulos. As larvas desse endófagos desenvolvem-se no interior dos capítulos e formam pupas que se diferenciam quanto à cor e formato. As pupas de *Trupanea* sp. são pretas e opacas e estão envoltas por uma paliçada de ovários danificados (fecundados e não fecundados). Já as pupas de *Melanagromyza* sp. são castanhas e translúcidas e não apresentam o formato de vírgula.

A presença de *Peucetia* spp. diminuiu em 36% o número total de ovários danificados, ao passo que *Misumenops argenteus* é responsável por reduzir mais da metade dos danos aos ovários de *T. adenantha* (Figura 5. ; Tabela 1.). Quando as aranhas atuam em conjunto, existe uma interação entre elas ($F_{1,143}=12,56$; $p<0,01$). Apesar disso, em contraste com a situação em que elas atuam isoladamente, juntas seu efeito é modificado de modo que elas não oferecem mais os benefícios ao vegetal.

Quando fizemos uma análise atentando aos grupos taxonômicos que causaram danos aos ovários da planta, percebemos que a presença de aranhas, em geral, mantém o efeito positivo para a planta. Dessa forma, os predadores acabam alterando o número ovários danificados por *Trupanea* sp.

Embora nos tratamentos em que *Peucetia* spp. está presente, o número de ovários não seja alterado em relação ao controle, *Misumenops argenteus* diminuiu em 40% o nível de danos causados. Quando as duas aranhas estão atuando em conjunto, o efeito de *Peucetia* spp. parece interferir nos efeitos de *Misumenops* fazendo com que, também, não exista uma redução de danos aos ovários. Como existe uma interação entre as aranhas $F_{1,94}=5,39$; $p<0,01$, e o efeito das aranhas juntas foi diferente do observado com as aranhas isoladas, é provável a existência de uma interação antagonística no sistema.

Embora a presença das aranhas tenha provocado um efeito no nível de danos observado para o capítulo portando *Trupanea* sp., o mesmo não foi observado para o outro endófago de capítulo *Melanagromyza* sp. A presença de *Misumenops argenteus* e/ou *Peucetia* spp. parece não interferir nos danos causados por esses insetos.

Não houve a presença do galhador de corolas, *Asphondylia* sp. e de Geometridae em todos tratamentos realizados, dificultando uma análise comparativa de seus efeitos. Para Geometridae, em particular, houve padrões de coocorrência com outros endófagos, em determinados capítulos. Mas, nesses casos, eles causaram a maior parte dos danos associados a peças florais.

Fertilização dos ovários de T. adenantha

Embora as aranhas afugentem e predem polinizadores (Grisolia, 2014; Romero e Vasconcellos-Neto, 2004), a proporção de aquênios fertilizados aumenta na presença de *Peucetia* spp. e *Misumenops argenteus*.

Isso implica que, indiretamente, as aranhas acabam beneficiando o sucesso reprodutivo do vegetal. Nos capítulos em que as aranhas *Misumenops argenteus* estão presentes há aumento de 60% na proporção dos ovários fertilizados. Embora *Peucetia* spp. não exerça efeitos sobre a fertilização dos ovários, a interação entre as aranhas, foi significativa nesse contexto. Houve, assim, um aumento de 69% quando *Peucetia* spp. e *Misumenops argenteus* estão interagindo na planta.

Relação entre porcentagem de fitófagos parasitados e o número de endófagos nas plantas

Verificamos que existe uma relação entre a porcentagem de fitófagos parasitados e o número de endófagos nas plantas em que utilizamos a aranha *Peucetia* spp. Entretanto, não encontramos a mesma relação quando analisamos os demais tratamentos. ($R^2=0,326$; $p<0,001$)

Discussão

Número de capítulos e de ovários em T. adenantha

Nós verificamos que nenhuma das espécies aranhas isoladamente nem a associação dos dois gêneros em uma mesma planta influenciaram o número de capítulos em *T. adenantha*. Isso pode indicar que a produção de inflorescências na planta estaria mais associada às características inerentes (e.g. fisiologia ou disponibilidade de nutrientes) do que à existência de algum componente top-down influenciando o número de capítulos.

Dessa forma, no que se refere ao número de inflorescências, sugerimos que exista um importante mecanismo bottom-up de controle, mais que um controle top-down. Em sintonia com essa afirmação, o mecanismo ascendente de regulação já foi documentado por Romero, 2001. Durante seus estudos periódicos, o autor verificou a existência de uma forte correlação entre o aumento dos índices pluviométricos e o maior número de capítulos em *T. adenantha*.

Por sua vez o número de ovários maduros da planta é influenciado por mecanismos top-down de controle. Quando *Peucetia* sp ou *Misumenosps argenteus* estão forrageando sobre a planta, o número de ovários maduros aumenta consideravelmente. Isso pode ocorrer porque as aranhas acabam reduzindo o nível de danos aos ovários e esse efeito poderia reduzir a taxa de abortos.

Analisando a taxa de aborto de plantas do gênero de botânico *Barberis* e trazendo novas evidências para o que os autores chamam de comportamento vegetal, foi verificado um maior número de abortos em frutos mais frequentemente parasitados por terfritídeos (Meyer, 2014). Segundo os autores, isso ocorre por conta das condições complexas no capítulo que induzem a decisão das plantas de prevenir sementes próximas de também serem infestadas.

A produção de um maior número de ovários aumentaria a probabilidade de se obter um maior número de aquênios. Garantir essa relação traz grandes benefícios para o vegetal em virtude dos frutos serem essenciais para sua dispersão, processo que representa um dos principais componentes para o sucesso reprodutivo das plantas.

Dessa forma, ao contrário do que foi encontrado para a produção de capítulos, verificamos um aumento do número de ovários maduros quando ambas as aranhas estão presentes ou quando existem duas aranhas *M. argenteus* no sistema.

Relação entre porcentagem de fitófagos parasitados e o número de endófagos nas plantas

Nos tratamentos em que dois exemplares da aranha *Peucetia* spp. atuam sobre a planta, conforme aumenta o número de endófagos, há um aumento na porcentagem de fitófagos parasitados. Isso demonstra que *Peucetia* spp. acaba beneficiando indiretamente a população de parasitoides uma vez que, no tratamento controle e nos demais, essa mesma relação não se estabelece.

Talvez essa relação ocorra em virtude da maior disponibilidade de recursos para os parasitoides. Segundo Price (1991) a população de hospedeiros, como recurso, pode definir a organização da comunidade. Dessa forma, como o maior número de endófagos significa mais alimento para as larvas e mais sítios para a ovoposição dos adultos, a disponibilidade de recursos atrairia uma parcela considerável da assembléia de parasitoides para o local.

Sugerimos que essa relação ocorra exclusivamente no tratamento em que existem duas aranhas *Peucetia* spp., em decorrência de uma potencial influência da aranha sobre a limitação da coocorrência de outros predadores no local.

Supomos que isso possa ocorrer por conta dos últimos ínstars de *Peucetia* spp. serem maiores em relação a outros predadores (Grisolia, observação pessoal) forrageando sobre *T. adenantha*. O fato mencionado poderia ser um argumento para que os últimos ínstars de *Peucetia* spp. ocupassem posição de topo com predadores do sistema. Dessa forma, isso poderia fazer com que os demais predadores fossem intimidados com a sua presença e evitassem forragear ali. Como a ação de múltiplos predadores no local sofre uma limitação, isso poderia abrir espaço para ação de parasitoides.

Nos outros tratamentos, o forrageio de *Misumenops argenteus* poderia, junto ou isolado de *Peucetia* spp., ainda assim, não limitar a atividade de outros predadores. Dessa forma, havendo um maior número de endófagos, também poderia haver um maior número de predadores cuja ação poderia limitar atividade dos parasitoides.

Efeitos diretos e indiretos das aranhas: A abundância de endófagos e os danos aos ovários

Em nosso estudo experimental, verificamos a indução de um importante efeito *top-down*. Isso implicou em maior número e preservação de ovários intactos em função da diminuição da infestação de endófagos na presença de *Peucetia* spp. e/ou *M. argenteus*.

Os efeitos constatados podem ter ocorrido por conta de dois fatores atuando conjuntamente: (i) Tanto *Misumenops argenteus*, como *Peucetia* spp. afugentam endófagos, fazendo com que endófagos evitem ovopositar próximo de capítulos que ofereçam riscos (efeito não consumível - TMII). (Grisolia, 2014) (ii) Essas aranhas predam os adultos de *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* sp. e isso pode fazer com que a densidade de pupas nos capítulos diminua (efeito consumível - DMII). (Romero, 2001).

Quando as duas aranhas atuavam conjuntamente na mesma planta ocorreu a diminuição de endófagos. Entretanto, contrariando as expectativas, o efeito dessa diminuição na abundância não acarretou em uma diminuição no nível de dano causado pelos endófagos.

O efeito encontrado para a abundância de endófagos foi o mesmo para todos os tratamentos em que havia aranhas. O fato de utilizarmos duas aranhas, uma em cada ramo, pode ter potencializado a fixação da aranha no ramo, para evitar o contato com outra aranha e evitar interações dispendiosas do ponto de vista energético e reprodutivo: tais como o canibalismo, a predação intra-guilda e a competição.

O maior tempo de permanência das aranhas nos capítulos faria com que seu efeito local (no ramo) fosse potencializado, o que acarretaria em um menor número de endófagos ali. Isso pode justificar o fato de haver um menor número de endófagos em todos os tratamentos nos quais estava havia presença de alguma das aranhas ou interação das duas. Como os endófagos procuram sítios específicos para a ovoposição, eles acabariam evitando ramos abrigando aranhas.

Quando só ocorre uma espécie de aranha *Peucetia* spp. ou *Misumenops argenteus* há um efeito indireto para a planta em relação à diminuição do número de danos, decorrência de um menor número de endófagos ali. No entanto, as larvas de endófagos que ultrapassam a barreira do risco de predação e conseguem se desenvolver em ramos nos quais existe tanto *Peucetia* spp. como *Misumenops argenteus*, talvez sejam beneficiadas indiretamente pelo risco eminente da predação intra-guilda.

O risco da predação intra-guilda poderia mitigar a atividade forrageira da aranha e repercutir em um impacto negativo sobre o estresse de uma larva de endófago quando o predador está presente. O fator do estresse fisiológico e comportamental frente a um

predador pode prejudicar a alimentação de imaturos e já foi documentado em sistema envolvendo libélulas (McCauley, 2011).

Além desse fator, a existência de um menor número de endófagos provocado pela interação entre as aranhas faz com que exista uma maior quantidade de recursos disponíveis para esse fitófagos, os quais podem se alimentar mais e intensificar seu nível de danos aos ovários.

Estudos anteriores já haviam demonstrado uma diminuição no nível de dano às plantas em virtude da presença de aranhas do gênero *Misumenops* e *Peucetia*. *Misumenops argenteus*, por exemplo, pode diminuir o número de danos às flores, aumentar o número ovários fertilizados e reduzir a herbivoria e danos aos ovários em *T. adenantha* (Asteraceae) (Romero e Vasconcelos-Neto, 2004). Além disso, a aranha *Peucetia viridans* atuando sobre uma outra espécie de Asteraceae, *Haplopappus venetus*, promove uma liberação maior de sementes viáveis nas plantas que abrigam aranhas. (Louda, 1982). De forma similar, utilizando o mesmo sistema, Romero *et al.* (2008) verificaram que a presença de aranhas *Peucetia* spp (*flava* e *rubrolineata*) em *T. adenantha* diminuiu em duas vezes o nível de dano aos ovários causados por fitófagos.

Ao verificar a abundância de táxons específicos de endófagos e seus efeitos para as plantas, percebemos padrões similares. Verificamos que tanto *Trupanea* sp. como *Melanagromyza* sp. são influenciadas pela presença das aranhas e ocorrem em uma frequência menor nos capítulos em que elas estão presentes. *Trupanea* sp. em geral é mais lenta para ovopositar, comparada a *Melanagromyza* sp. que percorre por diferentes partes da planta, até, finalmente, ovipor (Romero, 2001).

Schmitz, 2014 mostra que a resposta a um predador é dependente do comportamento do animal, e o efeito encontrado para *Trupanea* sp. pode estar, assim, relacionado. No nosso estudo, verificamos que tanto *Misumenops argenteus* como *Peucetia* spp. diminuíram a densidade de infestação de *Trupanea* sp. nas plantas. Esse é o fator que provavelmente explica o menor nível de danos aos ovários. Como aranhas diminuíram a taxa de infestação dos capítulos por *Trupanea* sp. isso pode ter danificado menos os capítulos em que haviam aranhas, demonstrando um efeito indireto da aranha sobre a planta.

Diferente de estudos prévios (Romero e Vasconcellos-Net, 2004; Romero *et al.*, 2008), encontramos que a densidade de *Melanagromyza* sp. diminui na presença de aranhas e isso pode estar relacionado a dois motivos. (i) variações sazonais das interações planta/animal (ii) detalhes do comportamento das aranhas.

Os efeitos de interações planta/animal são passíveis de modificações ao longo do tempo, uma vez que estão sujeitas às componentes ambientais. Arango *et al.*, 2012, por exemplo, verificou que a aranha, *Peucetia viridans* aumentou a produção de sementes de *Cnidoscolus multilobus* (Euphorbiaceae) nos meses em que havia menor abundância de polinizadores, ao passo que nos meses de maior abundância, a aranha não influenciou a planta.

Em nosso estudo experimental, verificamos que as aranhas permaneciam sobre o capítulo em pré-formação, o que poderia impedir *Melanagromyza* sp. de atingir o capítulo. Ainda assim, o fato de haver dois predadores no local poderia limitar a mobilidade de ambos fazendo com que permanecessem mais tempo nos capítulos e influenciassem negativamente o comportamento de eventuais fitófagos. Apesar da relação com a abundância de endófagos, a presença das aranhas não influenciou o nível de danos aos ovários nos quais havia danos de *Melanagromyza* sp. demonstrando, que só há um efeito direto para os endófagos, mas não há um efeito indireto para o vegetal.

Danos causados a capítulos

A presença de *Peucetia* spp. e de *Misumenops argenteus* contribuiu para diminuir o dano às flores e manter peças florais e ovários intactos. Isso pode ter ocorrido em virtude de dois efeitos: por elas terem se alimentado de fitófagos, reduzindo seu número ou pela intimidação de fitófagos, fazendo com que eles evitassem forragear em locais onde exista algum tipo de atividade do predador.

Fertilização dos ovários

A presença de *M. argenteus* e de *Peucetia* spp. aumentou o número de ovários fertilizados. Para isso, existem duas explicações possíveis:

(i) A aranhas reduzem a densidade ou o forrageio de herbívoros diretos e ou indiretos de flores evitando danos aos capítulos que poderiam fazer com que polinizadores evitassem o capítulo.

Em certas plantas das famílias Clusiaceae e Annonaceae já foi relatado a diminuição de pólen e néctar disponíveis ou mesmo a perda de botões (Riba-Hernandez e Stoner 2005) (Paulino-Neto e Teixeira 2006). Como polinizadores reconhecem pistas visuais das flores e as associam a maior ou menor disponibilidade de recursos, eles deixariam de forragear ali (Antiqueira 2012).

No sistema que utilizamos, envolvendo *Trichogoniopsis adenantha*, os endófagos consomem os ovários centrais do capítulo (Almeida, 1997) causando o aborto da corola central e isso tornar a planta menos atrativa para os polinizadores (Salomão *et al.*, 2006).

(ii) Além disso, os predadores podem aumentar a mobilidade do polinizador, fazendo com que ele permaneça menos tempo em uma flor, mas visite um número maior de flores.

Isso pode promover uma maior variabilidade na população de plantas a serem polinizadas por aumentar o fluxo de pólen. (Altshuler, 1999).

Herbivoria foliar

O fato das aranhas não influenciarem o número de folhas predadas por fitófagos (como mastigadores e sugadores), mas ter influenciado a taxa de ovoposição de *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* nos capítulos portando aranhas, pode estar relacionado ao hábito de forrageio do fitófago.

Enquanto *Trupanea* sp. e *Melanagromyza* sp. são fitófagos que geralmente se deslocam por meio do voo, existem muitos mastigadores e sugadores que se deslocam percorrendo o vegetal.

Dessa forma, fitófagos de hábitos distintos teriam diferentes efeitos gerados em decorrência da atividade do predador.

Em um estudo envolvendo lagartos e aranhas, por exemplo, Spiller e Schoenner (1990) verificaram que galhadores alados eram mais vulneráveis à aranhas do que lagartos. Entretanto, herbívoros como larvas de lepidópteros e afídeos eram mais propensos à ação de predadores. Dessa forma, como *Peuceetia* spp. e *Misumenops argenteus* possuem hábitos mais sésseis em relação a predadores errantes, elas atuariam mais sobre fitófagos que chegam à partes específicas do vegetal (tal como flor ou capítulo) e fariam uma pressão menor sobre aqueles que tenham um sítio menos específico e forrageiem sobre todo o vegetal.

Nossos resultados permitiram verificar uma proteção biótica de *T. adenantha* em virtude da presença de *Peuceetia* spp. Como as aranhas se beneficiam do fato de presas pequenas serem aprisionadas e presas grandes terem sua mobilidade prejudicada sobre *T. adenantha*, existe uma associação mutualística das plantas com essas aranhas, uma vez que tanto a parte animal como a parte da planta acabam se beneficiando dessa relação. Em geral, os efeitos dessa proteção biótica são enfraquecidos quando tornamos a teia trófica mais complexa por meio da inserção de mais de uma espécie de predador.

Literatura Citada

- Abrams, P. A.; Menge, B. A.; Mittelbach G. G.; Spiller D., **Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics**, Polis G A, Winemiller K O(eds.). Chapman e Hall (New York), p. 371–395. 1996.
- Altshuler, Douglas L. Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest. **Oecologia**. v. 119 n.4 p. 600-606. 1999.
- Almeida, A.M. Padrões de ocorrência em insetos endófagos associados a capítulos de *Trichogoniopsis adenantha* (DC) (Asteraceae). (**Dissertação de Mestrado**) UNICAMP. Campinas. 133fl. 1997.
- Arango, A.M. Effect of the spider *Peucetia viridans* (Oxyopidae) on floral visitors and seed set of *Cnidoscolus multilobus* (Euphorbiaceae). **Acta Botanica Mexicana**. v.100. p. 1-14. 2012
- Borer, E. T., Seabloom, E. W., Shurin, J. B., Anderson, K. E., Blanchette C. A, Broitman, B., Cooper S. D., Halpern B. S. What determines the strength of a trophic cascade? **Ecology** v. 86 p.528–537. 2005.
- Price, Peter W. The plant vigor hypothesis and herbivore attack. **Oikos**. 244-251. 1991.:
- Prugh, Laura R., *et al.* The rise of the mesopredator. **Bioscience** v. 59 n.9 p. 779-791. 2009
- Romero, G.Q., Souza, J.C.; João Vasconcellos-Neto. Anti-herbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. **Ecology**. v.89 n.11 p. 3105-3115. 2008.
- Romero, G.Q.; Koricheva, J. Contrasting cascade effects of carnivores on plant fitness: a meta-analysis. **Journal of Animal Ecology**. v. 80. p. 696-704. 2011.
- Schoener, T.W., Spiller, D.A. Indirect effects in an experimentally staged invasion by a major predator. **The American Naturalist**. v. 153 n.4 p. 347-358. 1999.
- Schmitz, O. J.; Krivan, V.; Ovadia, O. Trophic cascades: the primacy of trait-mediated indirect interactions. **Ecology Letters**. v. 7. n. 2. p. 153-163. 2004.
- American Naturalist**.v. 174. p. 134-340. 2009.
- Shurin, J. B.; Seabloom, E. W. The strength of trophic cascades across ecosystems: predictions from allometry and energetics. **Journal of animal Ecology**. v. 74. n. 6. p. 1029-1038. 2005.
- Sih, A.; Englund, G. ; Wooster,D. Emergent impacts of multiple predators on prey. **Trends in Ecology & Evolution**. v. 13 n.9 p. 350-355. 1998.

- Hairston, Nelson G., Frederick E. Smith, and Lawrence B. Slobodkin. Community structure, population control, and competition. **American Naturalist** p. 400-425. 1960.
- Harrison, F. Getting started with meta-analysis. **Methods in Ecology and Evolution**.v.2. p 1-10. 2011.
- Fretwell, S. D. Food chain dynamics: the central theory of ecology?. **Oikos**. p. 291-301. 1987.
- Finke, D.; Denno, R. Predator diversity dampens trophic cascades. **Nature**. v. 429. n. 6990. p. 407-410. 2004.
- Finke, D.L.; Denno, R.F. Predator diversity dampens trophic cascades. **Nature**. v. 429. 2004
- Grisolia, B.B. O encontro da atmosfera de risco e a reação de diferentes guildas: Os efeitos contrastantes do comportamento forrageiro de herbívoros e parasitoides. (Em preparação). 2014.
- Lima, S.L, Dill, L. M. Behavioral decisions made under risk of predation: a review and prospectus. **Canadian Journal of Zoology**, v. 68., 619-640 p. 1990
- McCauley, S. J.; Rowe, L.; Fortin, M. J. The deadly effects of “nonlethal” predators. **Ecology**. v. 92. n. 11. p. 2043-2048. 2011.
- Meyer, K.M.; Soldaat, L.L.; Auge, H.; Thulke, H. Adaptive and Selective Seed Abortion Reveals Complex Conditional Decision Making in Plants. **The American Naturalist**. v. 183, n. 3. pp. 376-383. 2014.
- Romero, G. Q. Estudo experimental da associação de *Runcinioides argenteus* (Araneae, Thomisidae) em *Trichogoniopsis adenantha* (DC). (**Dissertação de Mestrado**). Campinas, SP. 2001. 147 f.
- Paulino Neto, H.F. ; Teixeira, R.C. Florivory and sex ratio in *Annona dioica* St. Hil. (Annonaceae) in the Pantanal at Nhecolândia, southwestern Brazil. **Acta Botânica Brasília**. v.20 p.405-409. 2006.
- Riba-Hernandez, Stoner, K. E. Massive destruction of *Symphonia globulifera* (Clusiaceae) flowers by Central America spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). **Biotropica** v.37 p.274-278.2005..
- Salomão, A.T.; Martins, R.S. R.; Romero, G.Q. Effects of Patch Size and Floral Herbivory on Seed Set in *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) in Southeastern Brazil. **Biotropica**. p. 272-275. 2006.
- Parasite Communities: Patterns and Processes 1990, pp 21-40
- Host populations as resources defining parasite community organization

Spiller, D. A., ; Schoener, T. W. A terrestrial field experiment showing the impact of eliminating top predators on foliage damage. *Nature* v.347 p.6292), 469-47. 1990.

Price, P.W., Prugh, LR., Stoner,C.J. Clinton, W.E., Bean, W.T., Ripple W.J. The Rise of the Mesopredator. **BioScience**. v. 59. n.9. p.779-791. 2009.

Considerações finais sobre o trabalho

Nos dois capítulos da dissertação, trouxemos evidências empíricas que sustentam importantes teorias ecológicas que abordam as cascatas tróficas, o comportamento de risco de predação e a interação entre predadores.

Nós verificamos, no primeiro capítulo, que a sensibilidade ao risco de predação depende do grupo da presa (e.g. guilda e/ou grupo taxonômico) e do hábito de caça do predador (e.g. senta-e-espera ou senta-e-persegue).

O fato de guildas de fitófagos evitarem plantas nas quais exista um risco de predação (e.g. flores com aranhas), pode ser uma justificativa para os resultados encontrados para o sucesso reprodutivo. Dessa forma, o comportamento de risco de predação pode ter feito com que endófagos adultos deixassem de ovopositar em plantas com aranhas, como demonstrado no segundo capítulo. Isso implicou em um menor abundância de endófagos e uma diminuição nos danos às partes reprodutivas da planta nos ramos em que havia atividade de forrageio das aranhas.

Antes do nosso trabalho, para compreender a reação de fitófagos e polinizadores ao risco de predação era necessário recorrer a diferentes trabalhos que abordassem ou o comportamento de fitófagos ou o comportamento de polinizadores frente ao risco.

Dessa forma, até então, não se sabia se as variações encontradas entre trabalhos eram variações próprias do grupo estudado ou variações relacionadas ao sistema, tais como fatores ambientais.

Nosso trabalho preencheu parte dessa lacuna do conhecimento ecológico e permitiu compreender aspectos do sucesso reprodutivo de um vegetal, que é utilizado para o forrageio de predadores, polinizadores, paraitóides e fitófagos. Por meio disso, pudemos inferir como a vulnerabilidade de diferencial de guildas e a diversidade de predadores podem alterar a função dos ecossistemas em sistemas naturais. Esses resultados, futuramente podem fornecer suporte teórico para novos rumos de políticas de conservação ou do controle biológico.

Tabelas e Figuras

Figura 1: Ovários de *T. adenantha*

A- Ovário preto e opaco (fertilizado)

B- Ovário com coloração de branca à creme (não fertilizado)

Figura 2: Predadores e organismos relacionados no estudo experimental

A- Exemplar de *Trupanea* sp. que emergiu de pupa em capítulo de *T. adenantha*

B- Exemplar de *Melanagromyza* sp. que emergiu de pupa em capítulo de *T. adenantha*

C- Exemplar de *Asphondylia* sp. (Diptera: Cecidomyiidae)

D- Exemplar de parasitoide Braconidae

Figura 3. : A- Ramo com primórdio foliar, em que foi colocado *Misumenops argenteus*

B- Ramo experimental com *Misumenops argenteus*

C- Ramo experimental com *Peucetia* spp.

D- Ramo com primórdio foliar, em que foi colocado *Peucetia* spp.

Figura 4.: A- Cultivo de exemplares de *T. adenantha* (n=80) em estufa

B- Bloco experimental composto dos quatro tratamento, colocado marginalmente à floresta

Figura 5: Número de ovários produzidos nos capítulos de cada um dos tratamentos. Barras de erros representam \pm EP. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p>0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 6: Número de endófagos, de cada um dos grupos indicados, presentes em um planta submetida a cada um dos quatro tratamentos feitos. Barras de erros representam \pm EP. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p>0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 7: Proporção peças florais danificada . Barras de erros representam \pm EP. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p>0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 8: Número de ovários danificados em cada um dos tratamentos. Barras de erros representam \pm EP. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles. * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p>0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 9: Proporção de ovários fertilizados nos capítulos de *T. adenantha*. Barras de erros representam \pm EP. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e

letras distintas demonstram contraste entre eles. * N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p > 0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Figura 10: Regressão linear relacionando a porcentagem de fitófagos parasitados e o número de endófagos existente. Barras de erros representam $\pm EP$. Letras iguais indicam que não houve diferença entre os tratamentos e letras distintas demonstram contraste entre eles.

* N.S. : não houve diferença entre nenhum dos tratamentos ($p > 0,05$) (descrição dos tratamentos em métodos)

Tabela 1: ANOVA em blocos aleatorizado considerando os fatores de interação *Misumenops argenteus* e *Peucetia* spp.

Tabela 2: ANOVA em blocos aleatorizados considerando como efeito fixo os efeitos do tratamento

Tabela 3.: Regressão linear relacionando o número de endófagos com a % de endófagos parasitados

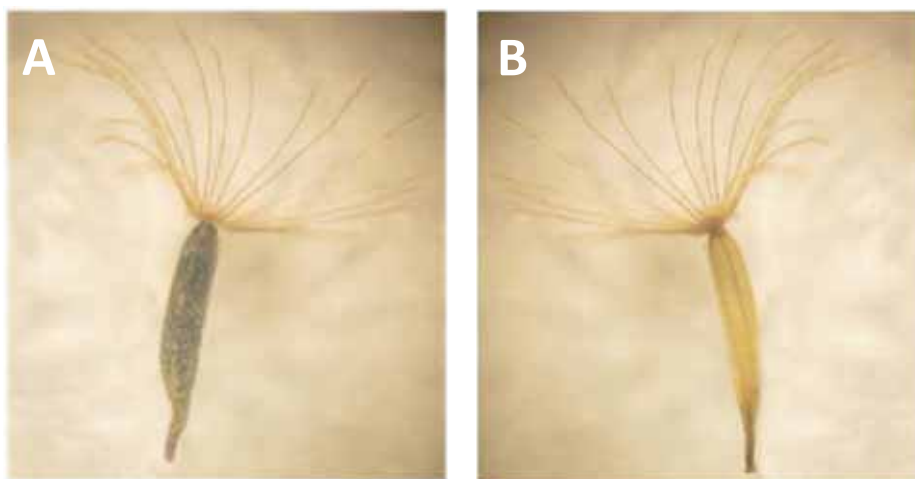


Figura 1.

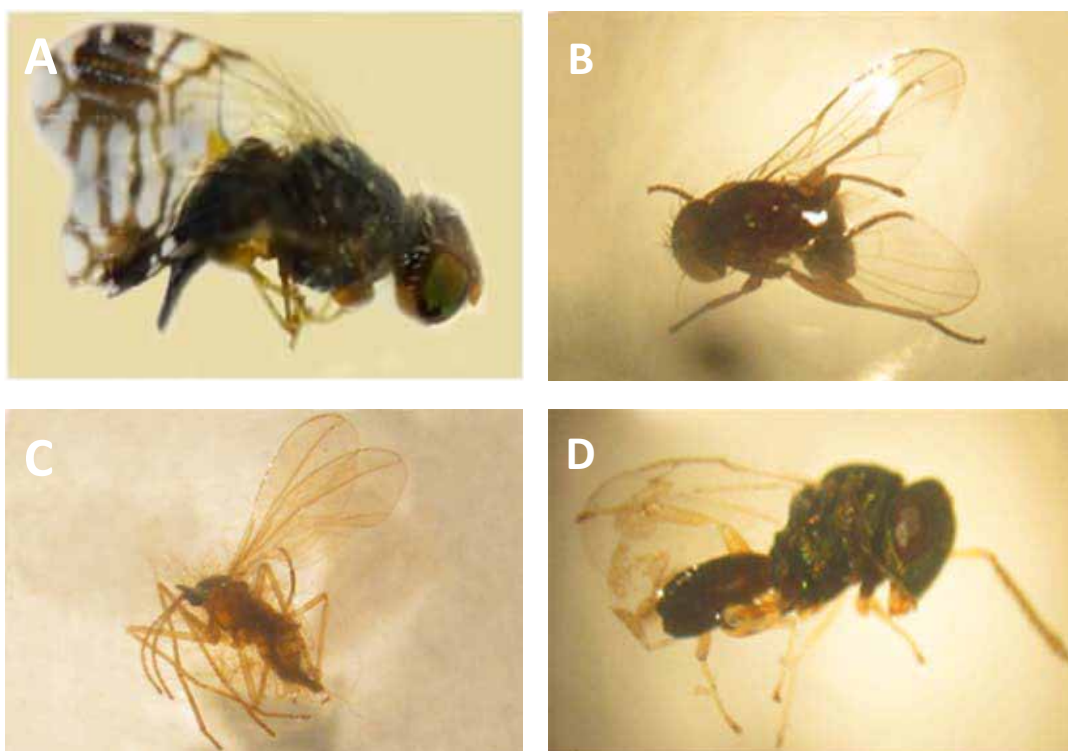


Figura 2.

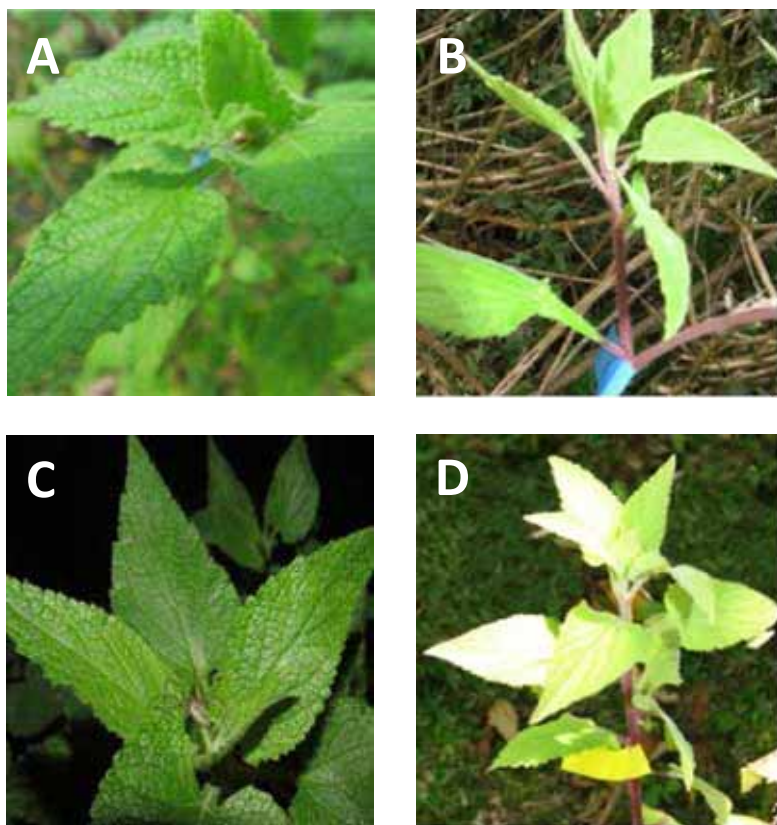


Figura 3.





Figura 4.

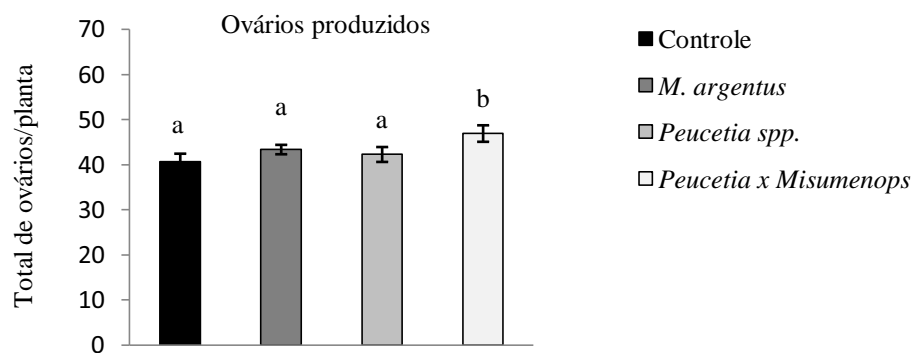
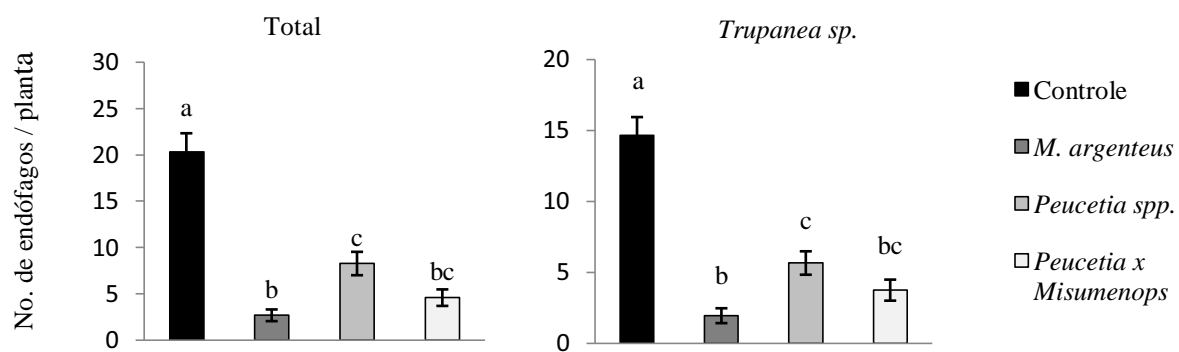


Figura 5.



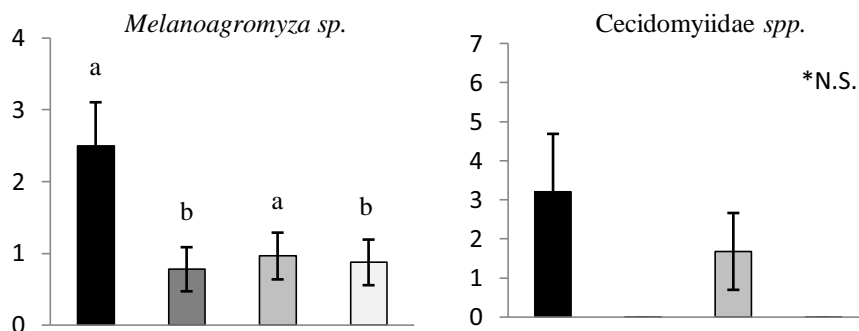


Figura 6.

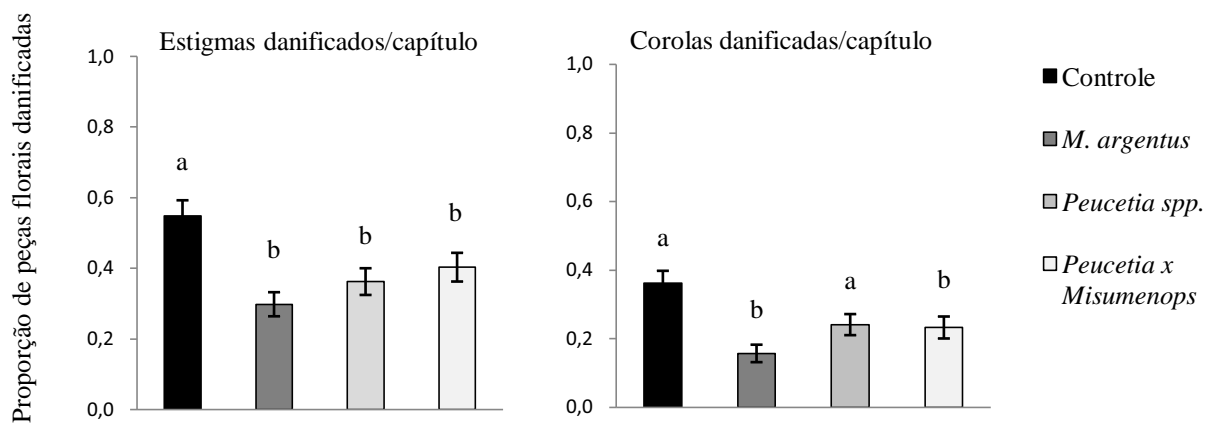


Figura 7.

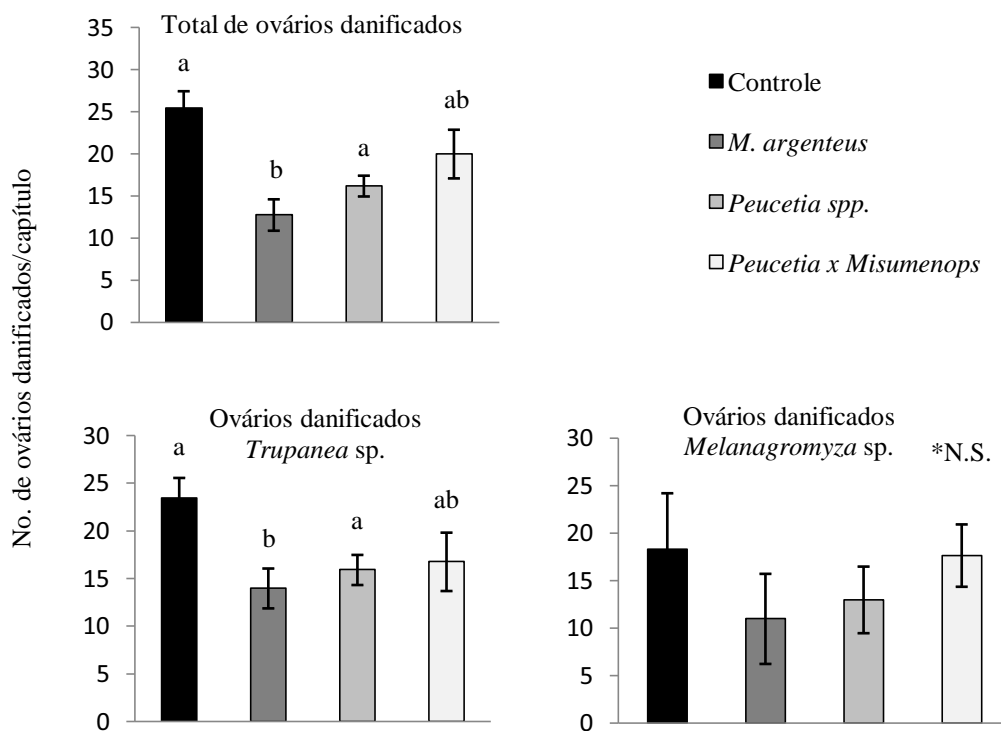


Figura 8.

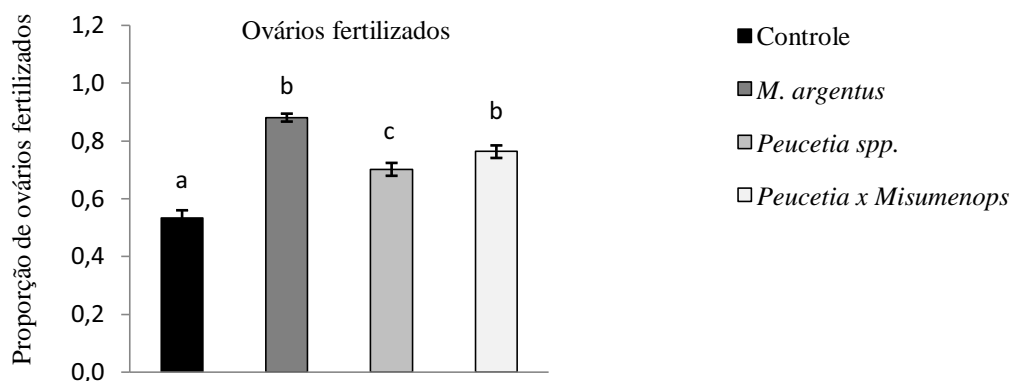


Figura 9.

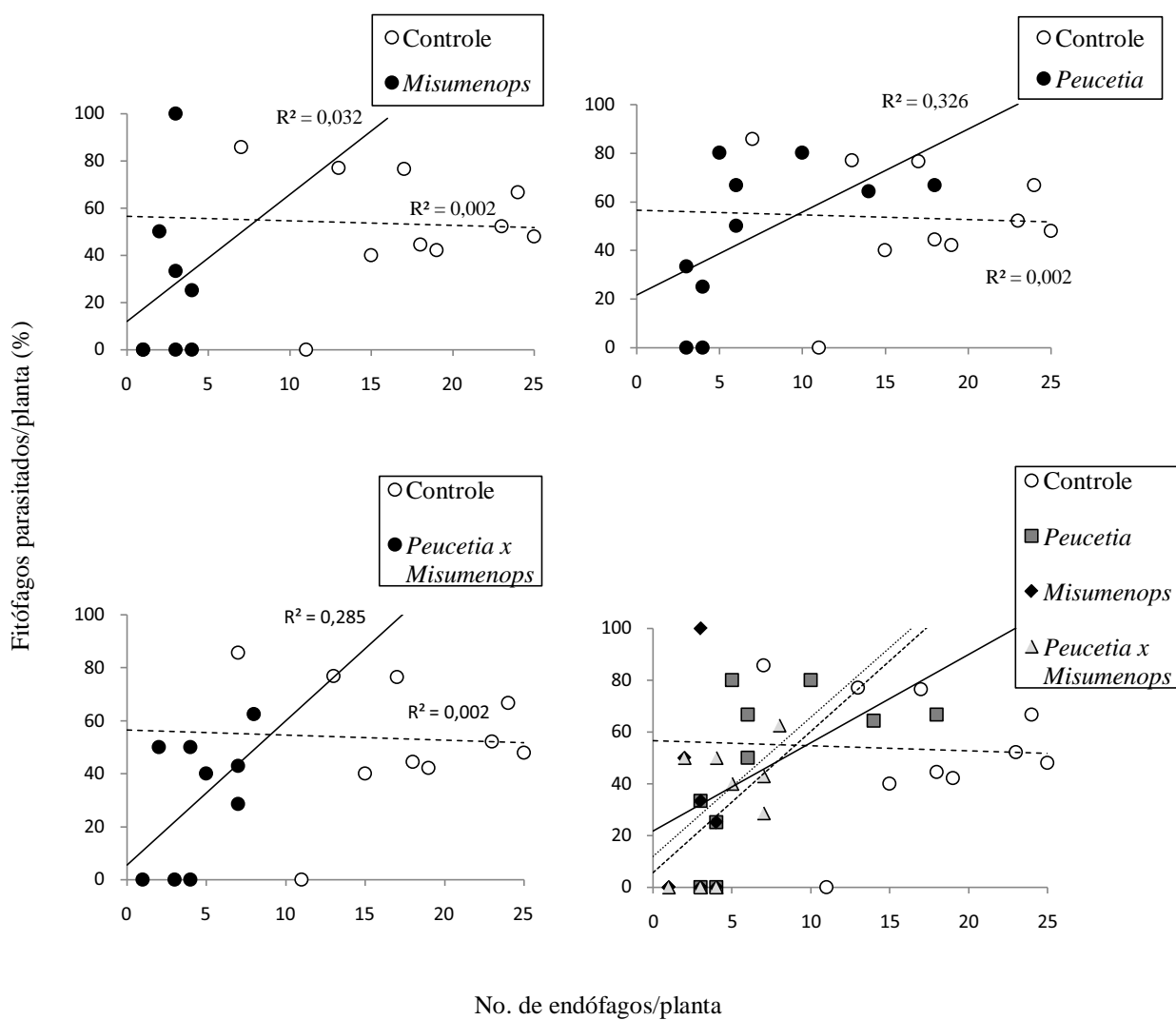


Figura 10.

Fonte de variação	g.l.	SQ	F	p
Abundância Total de Endófagos				
Bloco	9	0,406	1,770	0,073
<i>Misumenops argenteus</i>	1	19,706	85,939	<0,001
<i>Peucetia</i> spp.	1	3,309	14,429	<0,001
<i>Misumenops argenteus</i> * <i>Peucetia</i> spp.	1	6,492	28,313	<0,001
Erro	311	0,229		
Abundância de <i>Trupanea</i>				
Bloco	9	0,212	1,180	0,307
<i>Misumenops argenteus</i>	1	12,132	67,422	<0,001
<i>Peucetia</i> spp.	1	2,086	11,592	0,001
<i>Misumenops argenteus</i> * <i>Peucetia</i> spp.	1	5,233	29,081	<0,001
Erro	311	0,180		
Abundância de <i>Melanagromyza</i> sp.				
Bloco	9	0,121	2,163	0,024
<i>Misumenops argenteus</i>	1	0,316	5,645	0,018
<i>Peucetia</i> spp.	1	0,251	4,494	0,035
<i>Misumenops argenteus</i> * <i>Peucetia</i> spp.	1	0,237	4,234	0,040
Abundância de Cecidomyiidae				
Bloco	9	0,065	0,883	0,541
<i>Misumenops argenteus</i>	1	0,754	10,256	0,002
<i>Peucetia</i> spp.	1	0,066	0,893	0,345
<i>Misumenops argenteus</i> * <i>Peucetia</i> spp.	1	0,049	0,672	0,413
Erro	311	0,073		
Ovários danificados				
Bloco	9	583,500	3,853	<0,001
<i>Misumenops</i>	1	428,780	2,831	0,095
<i>Peucetia</i>	1	1,060	0,007	0,933
<i>Misumenops</i> * <i>Peucetia</i>	1	1897,080	12,526	0,001
Erro	140	151,450		
Ovários danificados por <i>Trupanea</i>				
Bloco	9	593,290	5,386	<0,001
<i>Misumenops</i>	1	239,140	2,171	0,144
<i>Peucetia</i>	1	8,590	0,078	0,781
<i>Misumenops</i> * <i>Peucetia</i>	1	543,320	4,933	0,029
Erro	94	110,150		
Ovários danificados por <i>Melanagromyza</i> sp.				
<i>Misumenops</i>	1	6,368	0,089	0,771
<i>Peucetia</i>	1	1,592	0,022	0,884

<i>Misumenops*Peucetia</i>	1	128,955	1,797	0,207
Erro	11	71,758		
Total de ovários				
Bloco	9	0,114	3,068	0,002
<i>Misumenops</i>	1	3,434	92,166	<0,001
<i>Peucetia</i>	1	0,102	2,731	0,099
<i>Misumenops*Peucetia</i>	1	1,741	46,725	<0,001
Erro	311	0,037		
Proporção de ovários fertilizados				
Bloco	9	375,100	2,701	0,005
<i>Misumenops</i>	1	9528,300	68,603	<0,001
<i>Peucetia</i>	1	439,900	3,167	0,076
Erro	311	138,900		
Estigmas danificados				
Bloco	9	0,643	5,802	<0,001
<i>Misumenops</i>	1	0,733	6,613	0,011
<i>Peucetia</i>	1	0,135	1,219	0,270
<i>Misumenops*Peucetia</i>	1	1,743	15,719	<0,001
Erro	311	0,111		
Corolas danificadas				
Bloco	1	1,201	15,799	<0,001
<i>Misumenops</i>	1	0,147	1,938	0,165
<i>Peucetia</i>	1	0,937	12,324	0,001
<i>Misumenops*Peucetia</i>	9	0,151	1,984	0,041
Erro	311	0,076		

Tabela 1.

Fonte de variação	g.l.	SQ	F	p
Abundância total de endófagos				
Bloco	9	0,400	1,760	0,070
Tratamento	3	9,880	43,120	<0,001
Erro	311	0,230		
Abundância de <i>Trupanea</i>				
Bloco	9	0,210	1,170	0,300
Tratamento	3	6,520	36,240	<0,001
Erro	311	0,170		
Abundância de <i>Melanagromyza</i> sp.				
Bloco	9	0,120	2,162	0,024

Tratamento	3	0,271	4,857	0,002
Erro	311	0,055		
Abundância de Cecidomyiidae				
Bloco	9	0,065	0,883	0,541
Tratamento	3	0,290	3,947	0,009
Erro	311	0,073		
Total de ovários danificados				
Bloco	9	583,500	3,853	<0,001
Tratamento	3	907,480	5,992	0,001
Erro	140	151,450		
Ovários danificados por <i>Trupanea</i> sp.				
Bloco	9	593,290	5,386	<0,001
Tratamento	3	272,140	2,471	0,067
Erro	94	110,150		
Ovários danificados por <i>Melanagromyza</i> sp.				
Bloco	6	27,289	0,218	0,955
Tratamento	2	8,133	0,065	0,938
Erro	5	125,120		
Total de ovários				
Bloco	9	0,114	3,068	0,002
Tratamento	3	1,760	47,237	<0,001
Erro	311	0,037		
Proporção de ovários fertilizados				
Bloco	9	375,100	2,701	0,005
Tratamento	3	4189,800	30,166	<0,001
Erro	311	138,900		
Estigmas danificados				
Bloco	9	0,643	5,802	<0,001
Tratamento	3	0,876	7,905	<0,001
Erro	311	0,111		
Corolas danificadas				
Bloco	9	0,151	1,984	0,041
Tratamento	3	0,765	10,072	<0,001

Tabela 2.

