



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”
Campus de São José do Rio Preto

Pablo Augusto Poletto Antiqueira

**Efeitos indiretos de predadores e de herbívoros florais
e foliares no comportamento de visitantes florais e
sucesso reprodutivo de *Rubus rosifolius***

Dissertação apresentada ao
Instituto de Biociências, Letras
e Ciências Exatas da
Universidade Estadual Paulista
para obtenção do título de
Mestre em Biologia Animal

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

São José do Rio Preto
Março de 2012

Antiqueira, Pablo Augusto Poletto.

Efeitos indiretos de predadores e de herbívoros florais e foliares no comportamento de visitantes florais e sucesso reprodutivo de *Rubus rosifolius* / Pablo Augusto Poletto Antiqueira. - São José do Rio Preto : [s.n.], 2012.

96 f. : il.7 ; 30 cm.

Orientador: Gustavo Quevedo Romero

Dissertação (mestrado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de

Biociências, Letras e Ciências Exatas

1. Botânica. 2. Predação (Biologia). 3. Interação animal-plantas. 4. Plantas – Reprodução. 5. Amora. I. Romero, Gustavo Quevedo. II. Universidade Estadual Paulista, Instituto de Biociências, Letras e Ciências Exatas. III. Título.

CDU – 581.16

Data da Defesa: 16 de Fevereiro de 2012

BANCA EXAMINADORA

TITULARES

PROF. DR. GUSTAVO Q. ROMERO (Orientador) _____

Universidade Estadual de Campinas- SP

PROF. DR. MARTIN FRANCISCO PAREJA _____

Universidade Federal de Lavras - MG

PROF. DR. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI _____

Universidade Federal de São Carlos, Sorocaba - SP

SUPLENTE

PROF. DR. JOÃO VASCONCELLOS-NETO _____

Universidade Estadual de Campinas - SP

PROFA. DRA. DENISE DE CERQUEIRA ROSSA-FERES _____

Universidade Estadual Paulista, São José do Rio Preto – SP



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
"JULIO DE MESQUITA FILHO"
CAMPUS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS
SÃO JOSÉ DO RIO PRETO



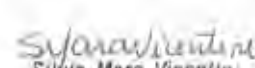
ATA DA DEFESA PÚBLICA DA DISSERTAÇÃO DE MESTRADO DE PABLO AUGUSTO POLETO ANTIQUEIRA, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA ANIMAL, DO(A) INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS, LETRAS E CIÊNCIAS EXATAS DE SÃO JOSÉ DO RIO PRETO.

Aos 16 dias do mês de fevereiro do ano de 2012, às 14:00 horas, no(a) Sala Zero, reuniu-se a Comissão Examinadora da Defesa Pública, composta pelos seguintes membros: Prof. Dr. GUSTAVO QUEVEDO ROMERO do(a) Departamento de Biologia Animal / Universidade de Campinas, Prof. Dr. MARTIN FRANCISCO PAREJA do(a) Departamento de Entomologia / Universidade Federal de Lavras, Prof. Dr. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI do(a) Universidade Federal de São Carlos, sob a presidência do primeiro, a fim de proceder a arguição pública da DISSERTAÇÃO DE MESTRADO de PABLO AUGUSTO POLETO ANTIQUEIRA, intitulado "Efeitos indiretos de predadores e de herbívoros florais e foliares no comportamento de polinizadores e sucesso reprodutivo de *Rubus rosifolius*". Após a exposição, o discente foi arguido oralmente pelos membros da Comissão Examinadora, tendo recebido o conceito final: APROVADO. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que, após lida e aprovada, foi assinada pelos membros da Comissão Examinadora.


Prof. Dr. GUSTAVO QUEVEDO ROMERO


Prof. Dr. MARTIN FRANCISCO PAREJA


Prof. Dr. ALEXANDER VICENTE CHRISTIANINI

UNESP UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA São José do Rio Preto F: (17) 3221-2444 - 5TPG Esta cópia, extraída nesta Unidade da UNESP, contém o original autenticado. S.J. do Rio Preto, 09/03/2012  Sílvia Mara Vicentini Assistente Administrativo
--

“A fé e a razão constituem como que duas asas pelas quais o espírito humano se eleva para a contemplação da verdade”

Papa João Paulo II
(*Fides et Ratio*)

“A razão é própria do homem e a fé, um dom que o Criador concede ao homem. Por isso, não deve haver oposição entre elas. Pelo contrário. A fé unida à inteligência e à razão propaga-se com maior facilidade. Sem a razão, pode se transformar em fanatismo...

... A fé e a ciência não estão em lados opostos, mas comungam de um mesmo objetivo comum: a verdade”

Pe. Reginaldo Manzotti
(“20 passos para a paz interior”)

Agradecimentos

Tenho muito agradecer e de início peço desculpas por não mencionar nome de muitas pessoas que com certeza foram peças essenciais em minha vida. Desde já me perdoem e muito obrigado por serem parte da minha caminhada.

Agradeço principalmente a Deus... tudo para mim, independente das diferentes crenças e filosofias do meio que convivo.

Aos meus pais, Augusto (Gustão) e Fátima. Pela criação exemplar. Por me mostrarem que a família unida é fonte de felicidade, paz, amor e sucesso. Um verdadeiro dom de Deus. Por me incentivarem a seguir sempre em frente, no estudo e na vida. Por me mostrarem que amigos são parte de nós e que devemos tratar bem a todos. Que humildade e respeito são virtudes necessárias. Meus pais, que na simplicidade de pessoas de origem humilde existem para mim como os mais sábios dos seres humanos. Amo vocês e dedico todas as minhas conquistas a vocês, ao mesmo tempo em que peço desculpas pelos tropeços.

À minha irmã, Patrícia que mesmo não tendo uma relação tão próxima quanto gostaria, sei que é uma amiga para todas as horas e por quem tenho grande admiração. Amo você tata!

Ao meu amor, Aline, pela companhia única e necessária, pelo sentimento sincero e intenso mesmo durante os longos meses que passamos distantes. Aliás, me mostrou que se a distância é um abismo entre nós, o amor é a ponte que nos une. Agradeço pela compreensão, força, estímulo e incentivo para seguir em frente na certeza de dias melhores. Por me fazer crescer espiritualmente, a sua fé fortalece a minha e o nosso Deus nos protege e nos fortalece unidos. Amo você e a quero sempre comigo. Agradeço também à sua família, Dell, Carlinhos e Carla por todo apoio, consideração e amizade.

Ao amigo, exemplo, e orientador, Gustavo Romero. Com certeza devo muito a você. Obrigado primeiramente pela oportunidade de ser aluno de um grande cientista e ser humano. Agradeço pelos muitos ensinamentos e oportunidades que pude receber. Pelo exemplo de humildade, ética, seriedade, confiança, esforço e educação. Por me mostrar que a ciência e principalmente a ecologia são tão maravilhosas quanto intrigantes.

Aos meus amigos, aliás, graças a Deus muitos... Aos de Alto Alegre, especialmente: Gilson, Carlos Eduardo (irmão), Roberto, Diet, Biro, Samuel, Renan, Fábio (coroados), Eduardo, Pe Irineu e muitos outros. Obrigado por existirem em minha vida, por me mostrarem o verdadeiro significado da amizade e por fazerem de Alto Alegre uma verdadeira fonte vital para mim. Agradeço também aos amigos de Rio Preto (mesmo que momentaneamente em Rio Preto), especialmente: Angelo (Dumiro), Gustavo (batatais), Yuri, Getúlio, Leonardo, Felipe, Adriano (moisés), Elizeu, Zezão, galera do rachão de quinta.

Um agradecimento especial ao Fernando (Nandão) pelas incontáveis e essenciais ajudas com as análises estatísticas. Muito obrigado pela força.

Ao Raduan Soleman pela amizade e pela elaboração do desenho científico utilizado no capítulo 2, e a Eduardo R. Pereira por ter cedido a foto original.

Aos amigos do laboratório, Paulinha Omena, Gustavo Cauê, Fish, Rafaela, Thaís, Ana Z, Tiago (diabético). Muito obrigado pela amizade valiosa, ensinamentos preciosos e por toda ajuda. Agradeço muito ao Thiago (toyoyo) pela amizade, pelas incontáveis ajudas estatísticas, ecológicas e científicas de forma geral, além de grande exemplo de força de vontade, companheirismo e pensamento positivo.

Um agradecimento especial para Camila Vieira pela grande amizade. Pelas muitas (muitas mesmo!) vezes que me ajudou a superar desafios, desde projetos, relatórios, trabalho de campo até boas conversas e reflexões. Agradeço muito a você, com certeza não estaria onde estou sem a sua ajuda. Muito Obrigado!

Ao PET – Biologia que além do crescimento pessoal e profissional, me mostrou amizades sinceras e duradouras. Obrigado pela oportunidade. Agradeço também ao Classius, tutor, professor e amigo, exemplo de amizade, profissionalismo, ética, liderança e de como viver bem a vida.

A todos os meus professores, fontes de sabedoria e exemplos de vida.

Aos amigos da base ecológica Serra do Japi. Ao Ronaldo, Sr. Toninho e secretaria do meio ambiente de Jundiaí pela oportunidade e privilégio de trabalhar em uma área tão especial. À guarda municipal pelo apoio e segurança, e principalmente aos amigos Chignólli, Jorginho, Gaúcho, Guirardello e Eduardo. Aos amigos pesquisadores, Carla, Chris, Adriana, Jober, Fátima (Baiana), Jesus, Quase. Obrigado pela amizade, ensinamentos e de fazer da base de pesquisa um lugar especial. Gostaria de agradecer aqui especialmente ao Sr. Lauro, amigo e exemplo a ser seguido de: ser humano, trabalhador honesto, amante da natureza (Principalmente os Jacus). Muito obrigado Sr Lauro pela amizade e inestimável ajuda, desde logística até suporte experimental e também pelas inúmeras partidas de truco (que ganhei na maioria das vezes rs). Agradeço também ao Bruno Grisolia pela amizade e pela ajuda nos trabalhos de campo.

Aos membros da banca, Martin Francisco Pareja, Alexander Vicente Christianini e Denise de Cerqueira Rossa-Feres por terem aceitado o convite, e pelos ensinamentos e correções valiosas, fazendo com que me torne um cientista melhor e mais dedicado. Obrigado por ajudar a fazer este trabalho tão especial.

Este projeto foi financiado pela FAPESP (Proc. No. 2009/11874-6)



Índice

1. Resumo Geral	1
2. Introdução geral	4
3. Literatura Citada	8
4. Capítulo 1 – Efeitos simulados de herbivoria e risco de predação no comportamento de visitantes florais e na aptidão de <i>Rubus rosifolius</i>	15
a. Resumo	16
b. Introdução	18
c. Material e Métodos	23
d. Resultados	29
e. Discussão	34
f. Literatura citada	40
g. Tabela e figuras	51
h. Apêndice	59
5. Capítulo 2 - Predadores pouco crípticos são reconhecidos e evitados por visitantes florais	66
a. Resumo	67
b. Introdução	68
c. Material e Métodos	70
d. Resultados	73
e. Discussão	75
f. Apêndice	80
g. Literatura citada	81
h. Tabela e figuras	85
i. SÍNTESE	88

Resumo Geral

Neste estudo utilizamos a planta arbustiva *Rubus rosifolius* (Rosaceae) a fim de investigarmos os efeitos indiretos de danos florais e foliares, bem como do risco de predação por aranhas tomisídeos no comportamento de visita e fuga de insetos visitantes florais, e se estes efeitos atingem os componentes de aptidão da planta. Tanto herbívoros quanto predadores sobre flores podem decrescer a aptidão de plantas por efeitos indiretos através de decréscimo na visitação por polinizadores. Dessa maneira, espera-se que danos foliares e florais simulando respectivamente herbivoria foliar e florivoria, aliados ao risco de predação por aranhas da família Thomisidae sobre flores, afetem negativamente a aptidão de *R. rosifolius* por meio de efeitos indiretos na escolha de sítios de polinização por insetos visitantes florais. Adicionalmente, investigamos os efeitos de predadores não-crípticos no comportamento de diferentes grupos de insetos visitantes florais e a capacidade destes insetos em reconhecerem e evitar traços morfológicos de predadores. Foi registrada também a frequência das formas de forrageamento das espécies de aranhas utilizadas no estudo em flores de *R. rosifolius*.

Danos florais provocando assimetria decresceram o número de visitas da maioria dos grupos de insetos visitantes florais, exceto dípteros+ lepidópteros. Já o risco de predação por aranhas tomisídeos decresceu a visitação e aumentou fuga em todos os grupos de insetos visitantes florais, sendo que, estes efeitos se estenderam até os componentes de aptidão da planta, decrescendo a biomassa da infrutescência e o número de sementes. Danos foliares não afetaram a visitação dos insetos, mas aumentaram a fuga dos visitantes florais de forma geral e de himenópteros. O risco de predação tanto decresceu a visitação quanto aumentou a fuga em todos os grupos de visitantes florais. Entretanto, ambos os efeitos não atingiram os componentes de aptidão de *R. rosifolius*.

Insetos visitantes florais não diferenciaram aranhas artificiais de aranhas reais com baixa habilidade críptica (*Misumenops*). Himenópteros e lepidópteros tiveram capacidade semelhante em reconhecer e evitar predadores reais e artificiais. Além disso, 80% dos predadores pouco crípticos forragearam entre as pétalas ou atrás destas, possivelmente, um comportamento para compensar a falta de cripsia na captura de presas.

Abstract

In this study, we used the shrub *Rubus rosifolius* (Rosaceae) in order to investigate the floral and leaf damages and the crab spiders predation risk indirect effects in visitation and avoidance behavior of insects flowers visitors, and if these effects affect plant fitness components. Both herbivores and predators upon flowers may decrease the plant fitness by indirect effects through a decrease in pollinators visiting. Thus, it is expected that floral and foliar damages simulating florivory and leaf herbivory, respectively, together with the crab spiders predation risk, decrease *R. rosifolius* fitness through indirect effects on the choice of pollination sites by flower insect visitors. Additionally, we investigated the of non-cryptic predators effects on the behavior of different insect flower visitors and their ability to recognize and avoid predators morphological traits. We also recorded the foraging way frequency of crab spiders species used in the study, upon *R. rosifolius* flowers.

Floral damage causing flower asymmetry decreased the visitation of most groups of flower-visiting insects, except Diptera + Lepidoptera. Crab spider predation risk decreased visitation and increased avoidance in all flower-visiting insects groups, and these effects extended to the plant fitness components, decreasing both infructescence biomass and number of seeds. Leaf damage did not affect the insects

visitation, however, increased the avoiding behavior of total flower-visiting insects and Hymenoptera. The predation risk as decreased the visitation as increased avoidance in all insect floral visitors groups. However, both effects did not reach the fitness components of *R. rosifolius*.

Flower-visiting insects did not distinguish between artificial spiders (crypsis absent) and real spiders with low ability for crypsis (*Misumenops*). Hymenoptera and Lepidoptera had similar ability in recognizing and avoiding real and artificial predators. Moreover, 80% of these low cryptic predators foraged among the petals or behind them, possibly a compensatory behavior for the lack of crypsis.

Introdução Geral

A dinâmica da teia alimentar é fortemente relacionada às interações consumidor-recurso, em que todas as formas de vida são tanto consumidoras quanto consumidas. Interações dos tipos predador-presa, herbívoro-planta e parasita-hospedeiro são exemplos clássicos dessas interações (Paine 1980, Marquis 1984). Os impactos em cascata podem ser transmitidos de um predador através da presa até o produtor primário (efeito *top-down*) ou primeiramente do produtor primário afetando indiretamente o predador de topo (efeito *bottom-up*). Os efeitos de uma espécie sobre outra, mediados por uma terceira espécie são denominados efeitos indiretos (Wootton 1994). Estes efeitos em cascatas, denominados *top-down*, possuem importância para a estrutura e produtividade das comunidades ecológicas e, portanto, são muito estudados por ecólogos para elucidar sua prevalência na natureza (Paine 1980, Polis et al. 2000, Suttle 2003, Terborgh & Estes 2010). A cascata trófica pode ocorrer quando um predador reduz a abundância de sua presa, o que tem efeito cascata no nível trófico abaixo, de modo que os recursos da própria presa aumentam em abundância. O efeito *top-down*, quando promovido pelas aranhas, por exemplo (i.e., predador de topo ou predador-chave), reduz a abundância de herbívoros resultando em um aumento na produtividade e conseqüentemente na melhora da aptidão do produtor primário (Romero & Vasconcellos-Neto 2004). Além desta visão clássica de predação, em que predadores provocam efeitos em cascata quando consomem suas presas (i.e. efeito indireto mediado pela densidade), outros efeitos transmitidos por predadores seriam de forma não letal, em que, atributos do predador provocam respostas comportamentais anti-predatórias em suas presas, o que afetaria toda a rede de interações tróficas por ela interligadas (i.e. efeito indireto mediado por atributos da presa) (Schmitz 1998, Werner & Peacor 2003, Terborgh & Estes 2010).

Os efeitos da predação podem variar de acordo com o modo de forrageio do predador (i.e. se possuem estratégia do tipo senta-e-espera ou são caçadores ativos) (Schmitz 2009), sendo que, predadores que permanecem por longo período sobre determinado sítio (e.g., aranhas Thomisidae) podem exercer maior impacto direto na abundância de polinizadores quando comparado a predadores que vagueiam a longas distâncias (e.g. aves) (Suttle 2003, Werner & Peacor 2003). O comportamento adaptativo de esquiva (Stoks et al. 2003) exibido pelos polinizadores pode ser exercido devido ao reconhecimento da presença do predador, sendo que este pode ser notado através de caracteres morfológicos (Freitas e Oliveira 1996, Gonçalves-Souza et al. 2008, Romero et al. 2011), do comportamento de agressividade (Ness 2006, Ings & Chittka 2009), bem como odores químicos (Dicke & Grostal 2001), fornecendo assim informações decisivas e confiáveis sobre o risco de predação (Lima 1998). Aranhas da família Thomisidae são tipicamente encontradas forrageando em flores ou folhas de diversas espécies de plantas (Foelix 1996). Essas aranhas tendem a escolher seu sítio de forrageio baseado na disponibilidade de itens alimentares (Morse & Fritz 1982, Morse 1984), sendo que, em sítios ótimos de forrageio elas se alimentam indiscriminadamente de diversos grupos de artrópodes (Dean et al. 1987, Agnew & Smith 1989, Morse 2007). Fêmeas de diversas espécies de aranhas Thomisidae têm a plasticidade de adaptarem sua coloração corporal para a coloração das flores nas quais elas forrageiam. Presume-se que este comportamento é uma forma desses predadores evitarem o reconhecimento pelos visitantes florais, sendo assim, as presas, possivelmente serão capturadas mais facilmente por esses predadores (Oxford & Gillespie 1998), apesar de estudos contestarem esta hipótese (Brechtbühl et al. 2010, Defrize et al. 2010). As espécies de tomisídeos do gênero *Misumenops* têm sido estudadas em diferentes sistemas devido à sua ampla distribuição geográfica. A espécie *Misumenops schlingeri*

(Araneae, Thomisidae) é predador comum em flores de *Leucanthemum vulgare* (Asteraceae); essas aranhas predam por comportamento de emboscada principalmente espécies de lepidópteros, dípteros e himenópteros que visitam as inflorescências em busca de néctar (Morse 1984). Já a espécie *M. argenteus* (Rinaldi) (Thomisidae) ocorre em muitas espécies de plantas, mas utiliza preferencialmente inflorescências de *Trichogoniopsis adenantha* (DC.) como sitio de forrageio (Romero & Vasconcellos-Neto 2004). A presença desta aranha sobre esta planta reduz em muito as taxas de herbivoria floral, o que contribui para o aumento da aptidão da planta (Romero & Vasconcellos-Neto 2004). Dentre os principais grupos de insetos visitantes florais, os himenópteros são reconhecidos pela sua alta capacidade de reconhecimento de sinais visuais, como forma, simetria, coloração e também sinais olfatórios das flores que estes visitam (Helling et al. 2004, Wignall 2006, Gonçalves-Souza et al. 2008, Romero et al. 2011). Portanto, espera-se que predadores pouco crípticos sejam mais reconhecidos e evitados por insetos visitantes florais e himenópteros sejam os que melhor reconheçam e evitem os traços morfológicos do predador.

Plantas com flores são recursos extremamente ricos na natureza, atraindo simultaneamente uma grande variedade de organismos tanto mutualistas (e.g., polinizadores) quanto antagonistas, como herbívoros, saqueadores de pólen e predadores de sementes (Karban & Baldwin 1997, Cariveau et al. 2004), enfrentando assim um *trade-off* na atratividade destes organismos (Galen 1999, Cariveau 2004). A herbivoria pode desempenhar papel importante tanto na reprodução individual quanto na diversidade de plantas, sendo responsável por grande parte da riqueza vegetal e complexidade de interações existentes nos sistemas terrestres (Ohgushi 2005). Além disso, herbívoros foliares podem decrescer a aptidão da planta tanto por efeitos diretos (Marquis 1984, Quesada et al. 1995, Strauss et al. 1996; Lehtila & Strauss 1999; Avila-

Sakar et al. 2003), como por efeitos indiretos sobre o sucesso reprodutivo da planta (Ohgushi 2005). Como exemplo de efeito indireto, a herbivoria foliar pode provocar alterações nos traços florais, tornando a flor menos atrativa e, desse modo, menos visitada por polinizadores (Strauss 1997; Lehtila & Strauss 1999; Mothershead & Marquis 2000), já que há uma ligação direta entre a qualidade dos traços da flor e a quantidade e duração da visita de insetos visitantes florais (Suárez et al. 2009). Adicionalmente, danos foliares podem afetar o comportamento de polinizadores através de estímulos químicos induzidos pelo dano (Kessler & Halitschke 2009, Kessler et al. 2011, Lucas-Barbosa et al. 2011), podendo repelir ou mesmo atrair insetos visitantes florais (Goyret et al. 2007) por alteração na produção de componentes voláteis da flor (Theis et al. 2009, Kessler et al. 2011). Os componentes orgânicos voláteis (COVs) são utilizados para avaliação do local de forrageio por uma grande variedade de organismos que interagem com plantas, como polinizadores (Kessler & Halitschke 2009, Kessler et al. 2011), herbívoros (Kessler et al. 2010), além de predadores e parasitóides (Lucas-Barbosa et al. 2011, Pareja et al. 2012). Além das folhas, a herbivoria pode atingir outros tecidos, como sementes (Louda 1983; Cariveau et al. 2004), raízes (Blossey & Hunt-Joshi 2003; Hladun & Adler 2009) e flores (Krupnick & Weis 1999; McCall & Irwin 2006; McCall 2008; Oguro & Sakai 2009). Entre os possíveis efeitos de herbívoros florais, estes podem danificar tecidos reprodutivos acessórios, tais como brácteas, pétalas e sépalas, causando modificações nos traços florais (e.g., simetria) e redução no sucesso reprodutivo indiretamente por meio do decréscimo nas visitas de polinizadores (McCall & Irwin 2006, Cardel & Koptur 2010, Botto-Mahan et al. 2011), ou de forma direta como resultado dos custos fisiológicos dos danos causados (Karban & Strauss 1993, Krupnick & Weis 1999, McCall 2008). Portanto, é esperado que danos florais e foliares decresçam a visita de polinizadores, podendo afetar negativamente

os componentes de aptidão da planta. Estes efeitos podem ser potencializados com a presença de predadores que utilizam as flores como sítio de forrageamento (e.g. aranhas tomisídeos). Até o momento, nada se sabe sobre os efeitos combinados de risco de predação e herbivoria floral e foliar sobre comportamentos de polinizadores e sucesso reprodutivo de plantas.

Utilizando a planta arbustiva *Rubus rosifolius* (Rosaceae), investigamos efeitos indiretos de herbívoros florais e foliares, bem como do risco de predação por aranhas tomisídeos no comportamento de visita e fuga de insetos visitantes florais, e se estes efeitos atingem os componentes de aptidão da planta. Especificamente, buscamos responder as seguintes questões: (1) Danos florais, alterando a simetria da flor, e risco de predação decrescem a visita de polinizadores e conseqüentemente a aptidão da planta? (2) Danos foliares e risco de predação interferem no comportamento de polinizadores com consequência para a aptidão da planta? (3) A habilidade em reconhecer e evitar flores com dano floral, dano foliar e risco de predação varia entre diferentes grupos de insetos visitantes florais? Adicionalmente, investigamos os efeitos de predadores não-crípticos no comportamento de insetos visitantes florais e a capacidade destes insetos em reconhecerem e evitar traços morfológicos de predadores. Mais especificamente, investigamos se grupos diferentes de insetos visitantes florais reconhecem e evitam flores com risco de predação, e se este grau de reconhecimento varia entre flores com aranhas tomisídeos reais e flores com modelos artificiais (Capítulo 2).

Literatura Citada

Avila-Sakar, G., Simmers, S.M., Stephenson, A.G. 2003. The interrelationships among leaf damage, anther development, and pollen production in *Cucurbita pepo* ssp.

- texana* (Cucurbitaceae). International Journal of Plant Sciences. 164: 395 – 404.
- Blossey, B., Hunt-Joshi, T.R. 2003. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores. Annual Review of Entomology. 48:521–547.
- Botto-Mahan, C., Ramírez, P.A., Ossa, C.G., Medel, R. et al. 2011. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). International Journal of Plant Sciences. 172(9):1130–1136.
- Brechbühl R., Casas J., Bacher S. 2010. Ineffective crypsis in a crab spider: a prey community perspective. Proceedings of the Royal Society B. 277: 739–746.
- Cardel, Y., S. Koptur. 2010. Effects of florivory on the pollination of flowers: an experimental field study with a perennial plant. International Journal of Plant Science. 171(3):283–292.
- Cariveau, D., Irwin, R.E., Brody, A.K., Garcia-Mayeya, L.S., Von der Ohe, A. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. Oikos. 104: 15–26.
- Chittka, L. 2001. Camouflage of predatory crab spiders on flowers and the colour perception of bees (Araneae:Thomisidae/Hymenoptera: Apidae). Entomologia Generalis. 25,181–187.
- Defrize, J., Théry, M., Casas, J. 2010. Background colour matching by a crab spider in the field: a community sensory ecology perspective. The Journal of Experimental Biology. 213: 1425–1435.
- Dicke, M., Grostal P. 2001. Chemical detection of nature enemies by arthropods: an ecological perspective. Annual Review of Ecology and Systematics. 32:1–23.
- Freitas A.V.L., Oliveira P.S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology:

- effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology*. 65, 205-210.
- Galen, C. 1999. Why do flowers vary? The functional ecology of variation in flower size and form within natural plant populations. *Bioscience*. 49: 631–640.
- Gonçalves-Souza, T., Omena, P. M., Souza, J. C., Romero, G. Q. 2008. Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology*. 89:2407-2413.
- Goyret, J., Markwell, P.M., Raguso, R.A. 2007. The effect of decoupling olfactory and visual stimuli on the foraging behavior of *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*. 210: 1398–1405.
- Heiling, A. M., Herberstein, M. E. 2004. Floral quality signals lure pollinators and their predators. *Annales Zoologici Fennici*. 41, 421-428.
- Hladun, K.R., Adler, S. 2009. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschata*. *Ecological Entomology*. 34, 144-152.
- Ings T.C., Chittka L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 2031–2036.
- Karban, R. & Strauss, S.Y. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. *Ecology*. 74:39–46.
- Karban, R., Baldwin, I. T. 1997. *Induced responses to herbivory*. – Univ. of Chicago Press. 330 pp.
- Kessler, A., Halitschke, R. 2009. Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. *Functional Ecology* 92:901-912.

- Kessler, D., Diezel, C., Baldwin, T. 2010. Changing Pollinators as a Means of Escaping Herbivores. *Current biology* 20:237-242.
- Kessler, A., Halitschke, R., Poveda K. 2011. Herbivory-mediated pollinator limitation: negative impacts of induced volatiles on plant–pollinator interactions. *Ecology* 92:1769-1780.
- Krupnick, G.A, Weis, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:135–1149.
- Lehtila, K., Strauss, SY. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80:116–124.
- Lima, S.L. 1998. Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions: what are the ecological effects of anti-predator decision-making?. *BioScience*. 48, 25-34.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology*. 64:511-521.
- Lucas-Barbosa, D., Van Loon, J.J.A., Dicke, M. 2011. The effects of herbivore-induced plant volatiles on interactions between plants and flower-visiting insects. *Phytochemistry*. 72:1647–1654.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease Fitness of a tropical plant. *Science* 226:537–539.
- McCall, A.C, Irwin, R.E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters*. 9:1351–1365.
- McCall, A.C. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in *Nemophila menziesii*. *Oecologia*. 155:729–737
- Morse, D.H. 1984. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. *Journal of Arachnology*., 12, 307-316.
- Mothershead, K., Marquis, R.J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect

- effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology*. 81:30–40.
- Ness, J.H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*. 113, 506-514.
- Oguro, M., Sakai, S. 2009. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology*. 202:221–234.
- Ohgushi T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36:81–105.
- Oxford, G. S., Gillespie, R. G. 1998. Evolution and ecology of spider coloration. *Annual Review of Entomology*. 43, 619-643.
- Paine, R.T. 1980. Food webs: linkage, interaction strength, and community infrastructure. *Journal of Animal Ecology*, 49, 667-685.
- Pareja, M., Qvarfordt, E., Webster, B. , Mayon P. , Pickett J., et al. 2012. Herbivory by a Phloem-Feeding Insect Inhibits Floral Volatile Production. *PLoS ONE* 7(2): e31971. doi: 10.1371/journal.pone.0031971.
- Polis, G. A., Sears A. L. W., Huxel, G. R. , Strong, D. R, Maron, J. 2000. When is a trophic cascade a trophic cascade? *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 473-475.
- Quesada, M., Bollman, K.A., Stephenson., G. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology*. 76:437–443.
- Ricklefs, R.E. 2010. *A Economia da Natureza*. Guanabara Koogan. 6 ed. 572p.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology*, 85: 446-457.

- Romero, G.Q., Antiqueira, P.A.P., Koricheva, J. 2011. A Meta-Analysis of Predation Risk Effects on Pollinator Behaviour. PLoS ONE 6(6): e20689. doi:10.1371/journal.pone.0020689.
- Schmitz O.J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. The American Naturalist. 151, 327-342.
- Schmitz, O.J. 2009. Effects of predator functional diversity on grassland ecosystem function. Ecology. 90: 2339-2345.
- Stoks, R., McPeck, M.A., Mitchell, J. L. 2003. Evolution of prey behaviour in response to changes in predatory regime: damselflies in fish and dragonfly lakes. Evolution. 57, 574-585.
- Strauss, S.Y, Conner, J.K, Rush, S.L. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: Implications for male and female plant fitness. The American Naturalist. 147:1098–1107.
- Strauss, SY. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and Plant Fitness. Ecology. 78(6).1640–1645.
- Suárez, L.H., Gonzáles, W.L., Gianoli, E. 2009. Foliar damage modifies floral attractiveness to pollinators in *Alstroemeria exerens*. Evolutionary Ecology. 23:545–555.
- Suttle K.B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. Ecology Letters, 6, 688-694.
- Terborgh, J., Estes, J.A. eds. 2010. Trophic Cascades: Predators, Prey, and the Changing Dynamics of Nature. Island Press, Washington DC. 464p.
- Theis N., Kesler K., Adler L.S. 2009. Leaf herbivory increases floral fragrance in male but not female *Cucurbita pepo* subsp. *texana* (Cucurbitaceae) flowers. 96(5):897-903.

- Théry M., Casas J. 2002. Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*. 415,133.
- Théry, M., Debut, M., Gomez, D., Casas, J. 2005. Specific color sensitivities of prey and predator explain simultaneous crab-spider camouflage in two different visual systems. *Behavioral Ecology*, 16: 25-29.
- Werner, E.E., Peacor, S.D. 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology*. 84:1083–1100.
- Wignall, A. E., Helling, A. M., Cheng, K. & Herberstein, M. E. 2006. Flower Symmetry Preferences in Honeybees and their Crab Spider Predators. *Ethology*. 112, 510-518.
- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:443–466.

Efeitos de herbivoria simulada e risco de predação no comportamento de visitantes florais e na aptidão de *Rubus rosifolius*

Pablo Augusto Poleto Antiqueira¹ & Gustavo Quevedo Romero²

1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista (UNESP), São José do Rio Preto, Brasil.
2. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia (IB), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, Brasil,

Resumo

Embora a presença de predadores e a herbivoria influenciem tanto o comportamento de polinizadores quanto a aptidão da planta, até o momento nenhum estudo avaliou a intensidade e os efeitos interativos da predação e danos florais (i.e. assimetria) e foliares no comportamento de visitantes florais e na aptidão de plantas. Utilizando a planta arbustiva *Rubus rosifolius* (Rosaceae), investigamos efeitos indiretos de danos florais e foliares, bem como do risco de predação por aranhas tomisídeos no comportamento de visita e fuga de insetos visitantes florais, e se estes efeitos atingem os componentes de aptidão da planta. O dano floral (i.e. assimetria) decresceu a visitação dos insetos visitantes florais, exceto para dípteros+lepidópteros, enquanto o risco de predação tanto decresceu a visitação quanto aumentou a fuga dos insetos visitantes florais. Himenópteros foram mais eficientes em reconhecer e evitar assimetria floral e risco de predação quando comparado a dípteros e lepidópteros. Neste caso apenas os efeitos do predador se estenderam em cascata até a planta, decrescendo sua aptidão. O dano foliar e risco de predação aumentou a taxa de fuga dos insetos visitantes florais em geral e de himenópteros, porém não afetou no comportamento de lepidópteros. Adicionalmente, houve interação entre o predador e dano foliar na fuga dos insetos de forma geral e de himenópteros, em que o efeito do risco de predação foi aparentemente amortecido pelo dano nas folhas. A visitação dos insetos não foi influenciada pelo dano foliar, apenas pela presença do predador, que também teve forte efeito sobre a evitação dos insetos polinizadores, com exceção para lepidópteros. Estes efeitos, no entanto não afetaram a aptidão da planta. A análise conjunta dos efeitos que possam afetar tanto o comportamento de polinizadores, quanto à aptidão de plantas são de extrema importância pra um melhor entendimento dos processos ecológicos

envolvidos no sistema planta-polinizador, já que ambas as interações são comuns na natureza e ocorrem de forma simultânea.

Palavras-chave: Herbivoria floral, herbivoria foliar, aptidão de plantas, polinizadores, efeitos indiretos, efeitos não-letais, risco de predação

Abstract

Although both predators and herbivores influence pollinator behavior and plant fitness, to date no study has evaluated the strength and interacting effects of predation and floral (i.e. floral asymmetry) or foliar damage on flower visitors and plant fitness. In this study we used the shrub *Rubus rosifolius* (Rosaceae) in order to investigate the floral and leaf damages and the crab spiders predation risk indirect effects in visitation and avoidance behavior of insects flowers visitors, and if these effects affect the plant fitness components. Petal damage causing asymmetric flowers decreased insects flower visitors visitation, except for Diptera+Lepidoptera; predation risk (artificial crab spider) decreased insect visitation and avoidance rates. Hymenoptera were more efficient in recognizing and avoiding floral asymmetry and predation risk compared to Diptera and Lepidoptera. In this case only the effects of predator cascaded down to the plant, decreasing its fitness. The leaf damage and predation risk increased total insect visitors and Hymenoptera avoidance rate, but did not affect Lepidoptera behavior. Additionally, there was interaction between predator and leaf damage in general visiting insects and Hymenoptera avoidance, which the effect of predation risk was apparently dampened by leaf damage. Insect visitation was not affected by leaf damage, only by predator presence, which also had a strong effect on the pollinating insects avoidance, except for Lepidoptera. These effects, however did not affect plant fitness. An analysis of the

effects that can affect both the behavior of pollinators, as to fitness of plants are extremely important for a better understanding of ecological processes involved in plant-pollinator system, since both interactions are common in nature and occur simultaneously.

Key-words: floral herbivory, foliar herbivory, plant fitness, pollinators, indirect effects, non-consumptive effects, predation risk

INTRODUÇÃO

Efeitos indiretos são definidos como efeitos de uma espécie sobre outra, mediadas por uma terceira espécie (Wootton 1994). As consequências de interações indiretas na dinâmica das teias alimentares têm recebido especial atenção nos últimos anos (Stocks et al. 2003, Knight et al. 2005). A visão clássica enfatiza que as espécies de predadores podem transmitir efeitos indiretos por toda a teia alimentar; esses efeitos podem ser de dois tipos: i) os efeitos resultantes de interações indiretas mediadas pela densidade, ou seja, predadores interagem de forma a consumir suas presas (Romero & Koricheva 2011), decrescendo-a em abundância ou, ii) efeitos de interações indiretas mediadas por atributos, em que predadores influenciam no comportamento de presas, porém, sem consumi-las; neste caso, as presas evitam, por exemplo, sítios com alto risco de predação através de reconhecimento de traços do predador (Schmitz 1998, Gonçalves-Souza et al. 2008, Romero et al. 2011).

Insetos que consomem pólen e néctares florais sofrem risco constante de predação por outros artrópodes que utilizam flores como sítio de forrageamento (Robertson & Maguire 2005). Dentre estes artrópodes predadores, destacam-se as

aranhas da família Thomisidae, que comumente habitam flores de diversas espécies de plantas (Foelix 1996), tipicamente caçando insetos utilizando para isso suas pernas anteriores de formato raptorial (Suttle 2003, Morse 2007). Essas aranhas tendem a escolher seu sítio de forrageio baseado na disponibilidade de itens alimentares (Morse & Fritz 1982, Morse 1984), sendo que, em sítios ótimos de forrageio elas se alimentam indiscriminadamente de diversos grupos de artrópodes (Dean et al. 1987, Agnew & Smith 1989, Morse 2007). Uma vez sobre flores, tais predadores podem interferir diretamente no comportamento dos polinizadores e diminuir indiretamente a aptidão da planta (Suttle 2003, Dukas & Morse 2005, Gonçalves-Souza et al. 2008). O tipo de comportamento de forrageio utilizado por aranhas tomisídeos (i.e. senta-e-espera) pode exercer maior impacto direto na abundância de presas quando comparado a predadores que vagueiam a longas distâncias, como aves e outros animais voadores (Suttle 2003). Tal efeito pode ocorrer devido à redução do número de visitantes florais de forma consumível pelo predador (interações indiretas mediadas pela densidade de presas) ou por alteração comportamental, como respostas anti-predatórias desencadeadas pelos polinizadores frente ao risco de predação (interações indiretas mediadas por atributos comportamentais dos polinizadores) (Cartar 1991, Lima 1991, Craig 1994, Dukas 2001, Dukas & Morse 2003, Gonçalves-Souza et al. 2008, Romero et al. 2011).

Em populações naturais plantas com flores vivenciam interações simultâneas tanto com mutualistas (e.g., polinizadores) quanto com antagonistas, como herbívoros, saqueadores de pólen e predadores de sementes (Karban & Baldwin 1997, Cariveau et al. 2004). A herbivoria pode ter uma influência importante tanto na reprodução da planta quanto no seu crescimento populacional (Louda 1983; Marquis 1984). Herbívoros foliares podem decrescer a aptidão da planta tanto por efeitos diretos sobre a produção de sementes e número de grãos de pólen, afetando-a de forma imediata

(Marquis 1984, Quesada et al. 1995, Strauss et al. 1996; Lehtilä and Strauss 1999; Ávila-Sakar et al. 2003), como por efeitos indiretos através de decréscimos na qualidade floral e, conseqüentemente, na preferência e/ou eficiência de polinizadores (Mothershead & Marquis 2000). Portanto, a herbivoria foliar pode reduzir a visita de polinizadores por alterações nos traços florais (Strauss 1997; Lehtilä & Strauss 1999; Mothershead & Marquis 2000). Os principais efeitos provocados por herbívoros foliares que poderiam afetar a efetividade dos polinizadores são atraso do período de floração (Marquis 1988, Frazee & Marquis 1994, Juenger & Bergelson 1997), redução do número de flores (Karban & Strauss 1993, Quesada et al. 1995, Juenger & Bergelson 1997, Lehtilä & Strauss 1999, Mothershead & Marquis 2000), decréscimo no tamanho da flor (Strauss et al. 1996, Strauss 1997, Mothershead & Marquis 2000) e redução na qualidade ou quantidade da recompensa ao polinizador (Quesada et al. 1995, Strauss et al. 1996, Mothershead & Marquis 2000). Efeitos variáveis têm sido detectados em estudos sobre influências de herbivoria foliar sobre a produção de pólen. Dependendo do tempo despendido na alimentação e da intensidade, herbívoros podem reduzir (Quesada et al. 1995; Ávila-Sakar et al. 2003), não exercer efeito algum (Ávila-Sakar et al. 2003) ou aumentar a produção de pólen nas plantas (Ávila-Sakar & Stephenson 2006). Danos foliares podem ainda afetar o comportamento de polinizadores através de estímulos químicos induzidos pelo dano (Kessler & Halitschke 2009, Kessler et al. 2011, Lucas-Barbosa et al. 2011), podendo repelir ou mesmo atrair insetos visitantes florais (Goyret et al. 2007) por alteração na produção de componentes voláteis da flor (Theis et al. 2009, Kessler et al. 2011). Os componentes orgânicos voláteis (COVs) são utilizados para avaliação do local de forrageio por uma grande variedade de organismos que interagem com plantas, como polinizadores (Kessler & Halitschke 2009, Kessler et al. 2011), herbívoros (Kessler et al. 2010), além de predadores e parasitóides (Lucas-

Barbosa et al. 2011, Pareja et al. 2012). Adicionalmente, os efeitos de danos foliares podem variar entre plantas masculinas, femininas ou hermafroditas (Lehtilä & Strauss 1999, Strauss et al. 2001, Narbona & Dirzo 2011).

Além da herbivoria foliar, as plantas recebem danos em outros tecidos, como sementes (Louda 1983; Cariveau et al. 2004), raízes (Blossey & Hunt-Joshi 2003; Hladun & Adler 2009) e flores (Krupnick & Weis 1999; Wolfe 2002; McCall & Irwin 2006; McCall 2008; Oguro & Sakai 2009). Florivoria é qualquer dano causado por consumidores em brotos florais em desenvolvimento ou em flores maduras antes da formação da cobertura das sementes e inclui danos às brácteas, sépalas, pétalas, estames, pistilos, assim como pólen e óvulos (McCall & Irwin 2006). Tal consumo pode em alguns casos causar danos quase que completos na produção de sementes da planta (Wolfe 2002, Riba-Hernandez & Stoner 2005), além de possuir efeitos diferentes nos órgãos vegetais em diferentes estágios de desenvolvimento (Oguro & Sakai 2009). Há duas maneiras pelas quais florívoros podem decrescer a aptidão da planta: eles podem destruir tecidos reprodutivos primários, tais como pistilos, anteras e ovários, assim reduzindo diretamente o número de gametas (Maron et al. 2002, Wise & Cummins 2002, Althoff et al. 2005). Alternativamente, florívoros podem danificar tecidos reprodutivos acessórios, tais como brácteas, pétalas e sépalas, causando modificações nos traços florais (e.g., simetria) e redução no sucesso reprodutivo indiretamente por meio do decréscimo nas visitas de polinizadores (McCall & Irwin 2006, Cardel & Koptur 2010, Botto-Mahan et al. 2011); ou de forma direta como resultado dos custos fisiológicos dos danos causados (Karban & Strauss 1993, Krupnick & Weis 1999, Adler 2000, McCall 2008). Danos a pétalas ou sépalas podem alterar a aparência tanto de flores individuais como de inflorescências, as quais também podem impedir a visita de polinizadores (Karban & Strauss 1993, McCall 2008), sendo que este efeito pode ser

mais intenso se a florivoria resultar em corolas assimétricas, já que a preferência dos polinizadores pode variar em corolas com simetria radial ou bilateral (Möller 1995, Neal et al. 1998, Wignall et al. 2006), ou se a região danificada for utilizada como guia de néctar (Botto-Mahan et al. 2011).

A herbivoria é responsável por grande parte da riqueza vegetal e complexidade de interações existentes nos sistemas terrestres (Ohgushi 2005), mesmo assim, a maioria dos experimentos e trabalhos teóricos sobre essa interação tem sido concentrada em danos foliares (McCall & Irwin 2006, McCall 2008). Os efeitos de florivoria são pouco estudados até o momento, apesar de estudos mostrarem serem relativamente comuns na natureza (McCall & Irwin 2006). Adicionalmente, embora a presença de predadores (i.e., aranhas) em flores seja conspícua, até onde vai nosso conhecimento poucos estudos foram desenvolvidos para verificar qual o papel desses predadores nas relações mutualísticas entre polinizadores e plantas com flores de regiões tropicais (Romero & Vasconcellos Neto 2004, Morse 2007, Gonçalves-Souza et al. 2008). Além disso, nada se sabe quais são os efeitos combinados de risco de predação e herbivoria floral e foliar, bem como sobre comportamentos de polinizadores e sucesso reprodutivo de plantas. Espera-se que danos foliares e florais simulando respectivamente herbivoria foliar e florivoria, aliados ao risco de predação por aranhas da família Thomisidae sobre flores, afetem negativamente a aptidão de plantas por meio de efeitos indiretos na escolha de sítios de polinização por insetos visitantes florais. Neste estudo investigamos a intensidade dos efeitos da presença de predadores em flores, da herbivoria floral e foliar, bem como suas interações, no comportamento de insetos visitantes florais e aptidão de plantas. Especificamente, foram abordadas as seguintes questões: (1) Danos florais (i.e. assimetria) e risco de predação decrescem a visita de polinizadores e conseqüentemente a aptidão da planta? (2) Danos foliares e risco de predação interferem

no comportamento de polinizadores com consequência para a aptidão da planta? (3) A habilidade em reconhecer e evitar flores com dano floral, dano foliar e risco de predação varia entre diferentes grupos de insetos visitantes florais?

Material e métodos

Área de estudo e organismos

Este trabalho foi realizado na Reserva Biológica da Serra do Japi, situada a oeste do Planalto Atlântico próximo ao município de Jundiaí, SP. O relevo é caracterizado por altitudes que variam entre cerca de 700 e 1300 m acima do nível do mar (Santoro & Machado 1992). O clima é sazonal com média anual de temperatura variando entre 15,7 °C na parte mais alta e 19,2 °C na parte mais baixa, respectivamente. O mês mais frio é julho com médias variando entre 11,8 °C e 15,3 °C e o mais quente é janeiro (18,4 °C e 22 °C) (www.jundiai.sp.gov.br). A vegetação é formada por floresta mesófila semidecídua de altitude, com transição para floresta mesófila semidecídua, além da presença de lajedos rochosos.

Foi utilizada no estudo a planta arbustiva *Rubus rosifolius* (Rosaceae), a qual é amplamente distribuída em uma variedade de habitats tropicais, bem comum na Reserva Biológica da Serra do Japi. *R. rosifolius* possui altura que pode variar entre 1,0–2,0 metros; possui folhas compostas pinadas, com 5 a 7 folíolos membranáceos; cada galho pode ter de 1 a 4 flores produzidas durante o ano, as quais são polinizadas por insetos. As flores são hermafroditas, brancas, com diâmetro variando de 1,8-2,0 centímetros e possuem cinco pétalas; são visitadas por uma ampla variedade de insetos, como dos grupos Lepidoptera, Hymenoptera e Diptera (Gonçalves-Souza et al. 2008). Gonçalves-Souza et al. (2008) observaram nessa planta maior número de espécies da ordem Lepidoptera nos períodos amostrados, porém himenópteros foram os mais abundantes.

R. rosifolius dependeu de polinização via insetos para maior sucesso reprodutivo, já que plantas que tiveram suas flores acessíveis a insetos visitantes florais desenvolveram infrutescências com maior biomassa e maior número de sementes que plantas nas quais os insetos foram impedidos de visitar. Estudos mostraram que outras espécies de *Rubus* também dependem de polinizadores para maior sucesso reprodutivo, aparentemente com síndrome de polinização entomofílica (Dalaplane & Mayer 2000, Mello-Pinheiro et al. 2011). Os frutos de *R. rosifolius* são uma importante fonte de alimento para uma variedade de aves e mamíferos frugívoros (e.g., *Penelope* sp; PAP Antiqueira, observações pessoais).

Experimento I: Efeito da assimetria floral e risco de predação sobre insetos visitantes florais e sucesso reprodutivo da planta

Para testar os efeitos individuais do dano floral (simulando florivoria), do risco de predação e das interações entre estes fatores no comportamento de escolha de flores por insetos polinizadores e na aptidão da planta, selecionamos e acompanhamos ao menos 100 plantas em campo, distribuídas independentemente. Ao surgirem os primeiros botões florais, estes foram revestidos com tecido de filó, evitando assim, danos florais prévios decorrentes de possíveis herbívoros, bem como fertilização dos óvulos antes do início do experimento. As plantas foram observadas diariamente e assim que estavam com as flores totalmente abertas foram feitas medidas do diâmetro do receptáculo floral (cm), tempo de floração em dias (nº de dias em que a flor estava aberta), número de folhas e número de flores das plantas experimentais para posteriormente serem utilizadas nas observações experimentais. Foram consideradas simétricas as flores sem alteração morfológica e assimétricas as flores que tiveram duas das cinco pétalas retiradas com auxílio de uma tesoura, simulando o efeito de herbívoros

florais. Foram retiradas pétalas vizinhas a fim de deixar a flor assimétrica bilateralmente, as quais estudos mostraram ser menos visitadas por insetos (Wignall et al. 2005). Para evitar qualquer possível efeito do dano floral que comprometesse o efeito da assimetria, ou seja, da influência de possíveis voláteis emitidos pelo tecido floral danificado e que possa afugentar ou atrair insetos (Lucas-Barbosa et al. 2011), também foi provocado dano nas extremidades das pétalas das flores simétricas com o auxílio de uma tesoura, porém sem afetar a simetria floral.

Para observação de insetos visitantes florais foi realizado um experimento aleatorizado em blocos ($n = 18$), em que cada bloco era constituído de quatro unidades experimentais em que cada uma recebeu cada um dos os seguintes tratamentos: (1) controle (flor simétrica e sem aranhas (SIM)); (2) flor simétrica + aranha (SIM AR); (3) flor assimétrica sem aranha (ASS) e (4) flor assimétrica + aranha (ASS AR). Como modelo de predador, utilizamos aranhas tomisídeos artificiais, devido à facilidade de manuseio e manutenção e por ter o mesmo efeito que aranhas reais no comportamento dos insetos visitantes florais (ver Capítulo 2). Os modelos de aranhas artificiais foram inseridos apenas nas pétalas das flores para simular o modo de forrageio de Thomisidae. Desta forma o acesso das flores pelos visitantes florais não foi afetado. Para minimizar o efeito da disponibilidade de recursos selecionamos apenas flores novas, recém abertas, para o experimento. Todas as flores de cada bloco tiveram no mínimo 30 cm de distância para minimizar qualquer efeito das aranhas na taxa de visitação de outras flores controladas (i.e., flores sem aranhas). As flores experimentais foram observadas a uma distância de no mínimo 2 m para evitar qualquer influência do observador no comportamento dos insetos visitantes. As flores de cada bloco experimental foram observadas simultaneamente em quatro seções de 40 min cada, com intervalos de 10 min entre as seções, totalizando 160 min de observações. O número de visitas, bem

como o número de fugas nas flores pelos polinizadores, foram registrados em cada seção, mas posteriormente foram agrupados para as análises estatísticas. Foi definido o termo “visita” quando o inseto pousou na flor ou permaneceu nesta por no mínimo 2 segundos, e “fuga” quando o inseto voou em direção a flor, mas ao invés de pousar ele se esquivou e foi em direção a outra flor no local mais próximo ou foi embora.

Para testar os efeitos da herbivoria floral e do risco de predação na aptidão da planta foram utilizadas as mesmas plantas do experimento de observação do comportamento de visitantes florais. Após a senescência (estigmas murchos) as aranhas foram retiradas e as flores utilizadas então foram novamente revestidas com tecido de filó para evitar consumo por animais frugívoros (e.g. *Penelope* sp.). Após amadurecimento dos frutos estes foram coletados, armazenados separadamente em vasilhas de acrílico conforme tratamento utilizado e pesados em balança de precisão de 10^{-4} gramas. O número de sementes foi contado com auxílio de lupa.

Experimento II: Efeito do dano foliar e risco de predação sobre insetos visitantes florais e sucesso reprodutivo da planta

Foram coletadas aleatoriamente 110 plântulas de *R. rosifolius* em campo, de tamanhos similares, e cultivadas em saquinhos para mudas tamanho grande em casa de vegetação na Reserva Biológica da Serra do Japi, Jundiaí, afim de protegê-las de qualquer efeito prévio de herbivoria. Além disso, foram plantadas ao menos 600 sementes para serem cultivadas, como garantia de maturação das plantas, porém estas tiveram pouca germinação e crescimento muito lento, e por isso foram descartadas do experimento. Ao atingirem o estágio juvenil metade das plantas coletadas em campo foram aleatoriamente designadas a terem 100% de seus folíolos cortados em 25% da área foliar sem danificar a nervura principal, em duas seções distanciadas cerca de dois

meses entre si para formação de novas folhas. Ao formarem os primeiros botões florais, estes foram revestidos com tecido de filó para evitar danos florais prévios decorrentes de possíveis herbívoros que entrem na estufa. As plantas foram observadas diariamente e regadas; assim que estavam com as flores totalmente abertas, foram feitas medidas do número de folhas/planta, comprimento da planta (cm), diâmetro da flor (cm) e diâmetro do receptáculo floral (cm). Posteriormente, as plantas experimentais foram levadas a campo para observações experimentais

Para observação de insetos visitantes florais foi realizado um experimento aleatorizado em blocos, em que cada bloco foi constituído de quatro plantas (i.e. flores) experimentais, aleatoriamente designadas a receber os seguintes tratamentos: (1) controle (flor de planta sem dano foliar e sem aranhas); (2) flor de planta com dano foliar + aranha; (3) flor de planta com dano foliar sem aranha e (4) flor de planta sem dano foliar + aranha. Os métodos para descrição de comportamentos de visitantes florais foram os mesmos descritos previamente. Neste experimento utilizamos as mesmas plantas para avaliações dos comportamentos dos visitantes florais, bem como do sucesso reprodutivo. Após a senescência as flores utilizadas foram revestidas com tecido de filó para evitar consumo por animais frugívoros e após amadurecimento dos frutos estes foram coletados, armazenados separadamente em vasilhas de acrílico conforme tratamento utilizado e pesados em balança de precisão de 10^{-4} gramas. O número de sementes foi contado com auxílio de lupa.

Análises estatísticas

Os experimentos tiveram delineamento experimental aleatorizado em blocos. No experimento I, os dados referentes à visita e fuga dos visitantes florais (Total, Hymenoptera, Lepidoptera+Diptera), biomassa da infrutescência (g) e número de

sementes por infruescência foram analisados usando modelo linear misto (LME) fatorial de dois fatores (i.e., assimetria e risco de predação); os tratamentos tiveram efeito fixo e os blocos tiveram efeito aleatório. As covariáveis amostradas foram diâmetro do receptáculo floral, tempo de floração em dias (nº de dias em que a flor estava aberta), número de folhas e número de flores. Os modelos foram ajustados e depois comparados através de AICc (corrected Akaike Information Criterion) corrigido para pequenas amostras (Burnham & Anderson 1998), em que o modelo que apresentou menor valor de AICc (Apêndice 1) foi utilizado na análise. No experimento II, os dados referentes à visita e fuga dos visitantes florais (Total, de himenópteros e lepidópteros), bem como biomassa da infrutescência e número de sementes também foram analisados usando modelos lineares mistos (LME) fatorial de dois fatores (i.e., Dano Foliar e Risco de Predação) em que os tratamentos tiveram efeito fixo e blocos tiveram efeito aleatório. As covariáveis amostradas para este experimento foram número de folhas/planta, comprimento da planta (cm), diâmetro da flor (cm) e diâmetro do receptáculo floral (cm). Os modelos também foram ajustados e depois comparados através de AICc (corrected Akaike Information Criterion), em que o modelo que apresentou menor valor de AICc (Apêndice 2) foi utilizado na análise. As variáveis resposta foram transformadas em log quando necessário (para distribuições não normais) (Pinheiro & Bates 2000, Zuur et al. 2009). Para controlar a violação de homogeneidade, foi utilizada, em ambos os experimentos, a função *varIdent* que permite modelar variações diferentes para cada nível de um fator e pode ser usado para ajustar o modelo heterocedástico para os dados (Pinheiro & Bates 2000, Zuur et al. 2009). Posteriormente, foi realizada ANOVA para verificar a significância dos termos de efeito fixo do modelo. Estas análises foram realizadas utilizando o pacote *nlme* com a função

lme. Todas as análises estatísticas foram realizadas utilizando o ambiente e linguagem R versão 2.10.1 (R developmental core team, 2010, <http://www.Rproject.org>).

Resultados

Experimento I: Efeito da assimetria floral e risco de predação sobre insetos visitantes florais e sucesso reprodutivo da planta

A fim de verificar a frequência de ocorrência de aranhas tomisídeos em flores simétricas e assimétricas de *R. rosifolius* foram inspecionadas cerca de 200 flores. Observou-se que em flores simétricas a frequência de aranhas foi de 5,1%, e em flores assimétricas de 4,7 %, mostrando que aranhas tomisídeos ocorrem tanto em flores simétricas quanto em flores assimétricas.

O número total de visitantes florais registrados nas observações experimentais foi de 41 morfoespécies (Apêndice 3), sendo a ordem Lepidoptera (Fig. 1F) a que apresentou maior riqueza com 19 morfoespécies (46,34%), seguida por Hymenoptera com 16 morfoespécies (39,02%) e Diptera com seis morfoespécies (14,63%). Entretanto, apesar de possuir maior riqueza, o número de visitação de lepidópteros foi muito reduzido, assim como o de dípteros, sendo que himenópteros foram os que mais visitaram as plantas estudadas. Desse modo, dípteros e lepidópteros foram agrupados para a realização das análises estatísticas.

O dano floral e risco de predação sobre visitação de insetos visitantes florais mostraram que tanto a simetria da flor ($F_{1,49}=11,774$, $P=0,001$, Tabela 1, Fig.2A) quanto a presença do predador ($F_{1,49}=20,886$, $P<0,001$, Tabela 1, Fig.2A) influenciaram no comportamento dos visitantes totais, mas sem a interação entre estes efeitos ($F_{1,49}=2,891$, $P=0,095$, Tabela 1, Fig.2A). Entretanto, houve preferência dos visitantes

florais tanto para flores com menor tempo de floração ($F_{1,49}=7,450$, $P=0,009$, Tabela 2), quanto de maior diâmetro do receptáculo floral ($F_{1,49}=4,171$, $P=0,046$, Tabela 2). Analisando os efeitos de simetria e predação de forma geral, observou-se que visitação total foi 44% menor em flores assimétricas do que em flores simétricas e 40% menor em flores com o predador em comparação com as flores nas quais este está ausente. Assim como na visita total, na visitação de himenópteros também houve influência tanto a simetria da flor quanto a presença do predador (Tabela 1, Fig.2A). Neste grupo a visita foi 42% menor em flores assimétricas do que em flores simétricas ($F_{1,51}=12,500$, $P<0,001$) e 28% menor em flores com o predador em comparação com as flores nas quais este estava ausente ($F_{1,51}=7,738$, $P=0,007$). Ainda para himenópteros, não houve influencia significativa do tempo de floração na visitação destes insetos ($F_{1,51}=3,479$, $P=0,068$). Para a visitação do grupo composto por Diptera + Lepidoptera, as variáveis preditoras selecionadas por AICc foram risco de predação e tempo de floração (Tabela 1, ver também Apêndice 1). Para estes grupos a taxa de visitas foi 64% menor em flores assimétricas do que em flores simétricas e cerca de três vezes menor em flores com o predador em comparação às flores em que este estava ausente ($F_{1,51}=14,585$, $P<0,001$, Fig. 2A). Além disso, houve preferência na visita deste grupo por flores com menor tempo de floração ($F_{1,51}=6,029$, $P=0,017$). Apesar de aparentemente a assimetria da flor ter exercido um efeito forte na visitação do grupo composto por dípteros+ lepidópteros (i.e. 64%), esse efeito não foi considerado um bom preditor para o modelo em questão ($\Delta AIC= 1,36$, $\omega AICc=0,12$, ver Apêndice 1). Uma possível explicação para isso seria o baixo número de ocorrências destes grupos durante o período experimental.

Quanto à fuga dos insetos visitantes florais, os efeitos que melhor explicam a variação entre os tratamentos foram risco de predação (Fig. 2B, Tabela 1), diâmetro do receptáculo floral ($F_{1,51}=4,833$, $P=0,032$) e o número de folhas ($AICc=34,65$,

$\omega\text{AICc}=0,20$), que no entanto não influenciou a visitação de forma significativa ($F_{1,51}=1,610$, $P=0,210$). A assimetria aumentou o número de fuga total em aproximadamente 5% em relação a flores simétricas, não sendo considerada uma boa preditora para variação na evitação total de insetos entre os tratamentos ($\Delta\text{AICc}= 1,36$, $\omega\text{AICc}=0,12$, Fig.2B). Entretanto, o risco de predação aumentou em 62% a fuga em relação a flores sem a presença do predador ($F_{1,51}=57,179$, $P<0,001$). Para a evitação de himenópteros as variáveis que melhor explicam a variação entre os tratamentos também foram risco de predação, diâmetro do receptáculo floral e número de folhas ($\text{AICc}=34,65$, $\omega\text{AICc}=0,20$). A assimetria aumentou a fuga em aproximadamente 2% em relação a flores simétricas, também não sendo considerada uma boa preditora para explicar a variação na evitação destes insetos entre os tratamentos (ver Apêndice 1). Ainda para himenópteros, o risco de predação aumentou em 64% a evitação em relação a flores sem a presença do predador ($F_{1,51}=57,179$, $P<0,001$, Fig. 2B) e o diâmetro do receptáculo a influenciou negativamente ($F_{1,51}=4,833$, $P=0,032$), diferentemente do número de folhas que não afetou de forma significativa a fuga deste grupo ($F_{1,51}=1,610$, $P=0,201$). Já para dípteros+lepidópteros, a assimetria não afetou efetivamente a fuga destes insetos ($\Delta\text{AICc}=295,39$, $\omega\text{AICc}=1,69$). O risco de predação foi apontado como a melhor variável para explicar a variação entre os tratamentos ($\text{AICc}=293,70$, $\omega\text{AICc}=0,23$) e aumentou a evitação em 40% ($F_{1,50}=5,728$, $P=0,020$).

Ao investigar os efeitos da assimetria floral e risco potencial de predação sobre os componentes de aptidão de *R. rosifolius* observou-se, para a biomassa fresca das infrutescências, que o modelo com o efeito da assimetria não foi considerado bom preditor para explicar a variação neste componente de aptidão da planta ($\Delta\text{AICc}=0,84$, $\omega\text{AICc}=0,18$), apesar da assimetria (ASS AR $0,7563 \pm 0,4441$ g; ASS $1,2002 \pm 0,2126$ g) decrescer a biomassa em 10,5% em relação a flores simétricas (SIM AR $0,9119 \pm$

0,3341g; SIM $1,2749 \pm 0,3790$ g, média $\pm$ DP). Entretanto, a presença do predador decresceu em 32,6% a biomassa de infrutescências quando comparado àqueles provenientes de flores sem a presença do predador ($F_{1,33}=21,508$, $P<0,001$, Fig. 3A). Apesar do número de sementes ter sido 14,2% maior nos frutos provenientes de flores simétricas (SIM AR $269,83 \pm 90,48$ sementes; SIM $346,42 \pm 40,92$ sementes, média $\pm$ DP) comparado aos de flores assimétricas (ASS AR $207,75 \pm 119,20$; ASS $320,83 \pm 71,05$), este efeito não foi significativo ($F_{1,33}=1,330$, $P=0,257$, Fig. 3B). Entretanto, este número foi 28,4% maior em frutos provenientes de flores sem a presença do predador em relação aos de flores as quais este estava presente ($F_{1,33}=7,620$, $P=0,009$, Fig. 3B).

Experimento III: Efeito do dano foliar e risco de predação sobre insetos visitantes florais e sucesso reprodutivo da planta

O número total de insetos visitantes florais registrados nas observações experimentais foi de 33 morfoespécies (Apêndice 3), sendo 12 morfoespécies de lepidópteros (36,37%) e 21 de himenópteros (63,63%).

A visitação total dos insetos visitantes florais foi aproximadamente 79% menor em flores com o predador em comparação com as flores nas quais este estava ausente ($F_{1,27}=57,255$, $P<0,001$, Fig. 4A), também sendo influenciada pelo diâmetro da flor ($F_{1,27}=22,926$, $P<0,001$), mas não pelo número de folhas da planta ($F_{1,27}=3,632$, $P=0,067$). O efeito do dano foliar não influenciou na visitação total dos insetos ($\Delta AICc=2,85$, $\omega AICc=0,08$), o mesmo acontecendo para himenópteros ($\Delta AICc=2,87$, $\omega AICc=0,09$) e lepidópteros ($\Delta AICc=3,05$, $\omega AICc=0,08$) (ver Apêndice 2). Entretanto, o número de visitas de Hymenoptera foi 78% menor em flores com predadores quando comparadas com flores sem aranha ($F_{1,27}=57,159$, $P<0,001$, Fig. 4A), além de, aparentemente, também ter ocorrido uma preferência por flores de maior diâmetro

($F_{1,27}=22,998$, $P<0,001$), porém sem sofrer influência do número de folhas da planta ($F_{1,27}=3,816$, $P=0,061$). Já o número de visitas de lepidópteros foi cerca de três vezes menor em flores com o predador em comparação a flores as quais estes se encontravam ausentes ($F_{1,22}=12,499$, $P=0,002$, Fig. 4A), sendo também influenciado pelo número de folhas da planta ($F_{1,22}=4,341$, $P=0,049$) (Tabela 2).

Quanto à taxa de fuga dos insetos visitantes florais, flores de plantas que sofreram dano foliar apresentaram fuga total 16% maior que em flores de plantas íntegras ($F_{1,27}=23,802$, $P<0,001$, Fig. 4B). O risco de predação aumentou em 26% a fuga em relação a flores sem a presença do predador ($F_{1,27}=7,888$, $P=0,009$, Fig. 4B), ocorrendo também efeito da interação entre os fatores ($F_{1,27}=5,045$, $P=0,033$, Fig. 4B). Para himenópteros, flores de plantas que sofreram dano foliar também apresentaram taxa de fuga 16% maiores que em flores de plantas íntegras ($F_{1,27}=21,565$, $P<0,001$, Fig. 5B); já as flores com a presença de predadores tiveram evitação 27% maior que as flores nas quais estes estavam ausentes ($F_{1,27}=7,535$, $P=0,010$, Fig. 4B), também ocorrendo efeito da interação entre dano foliar e risco de predação ($F_{1,27}=4,654$, $P=0,040$, Fig. 4B). Em relação à fuga de lepidópteros não houve influência significativa nem do predador ($\Delta AICc=1,36$, $\omega AICc=0,12$) nem do dano foliar ($\Delta AICc=1,36$, $\omega AICc=0,12$).

Os efeitos de dano foliar e risco de predação não foram considerados bons preditores para explicar a pequena variação tanto na biomassa das infrutescências (Predação: $\Delta AICc=22,16$, $\omega AICc=0,11$) (Planta com Dano $0,9403\pm0,4914g$; Dano+Aranha $0,7556\pm0,4023g$; Íntegra $0,8608\pm0,3045g$ e Íntegra+Aranha $0,9175\pm0,5539g$, média $\pm$ DP) (Fig. 5A) quanto no número de sementes por infrutescência (Predação: $\Delta AICc=0,56$, $\omega AICc=0,18$) (Dano $186,3\pm84,4$; Dano+Aranha $162,7\pm86,1$; Íntegra $180,5\pm77,5$ e Íntegra+ Aranha $100,2\pm31,7$, média $\pm$ DP) (Fig.5B),

não afetando assim os componentes de aptidão da planta (Fig. 5) (ver Apêndice 2). Para a variação os dados de biomassa da infrutescência, apesar do número de folhas ser considerada melhor variável explicativa ($AICc=51,51$, $\omega AICc=0,31$), seu efeito não foi significativo ($F_{1,27}=3,803$, $P=0,061$).

Discussão

Os resultados do efeito do dano floral (i.e. assimetria floral) e do risco de predação sobre o comportamento de insetos visitantes florais mostraram que tanto a presença do predador quanto a assimetria floral decresceram o número de visitas totais, sendo que, o risco de predação também aumentou a evitação dos visitantes. Entretanto, como esperado, estes efeitos foram menos intensos ou inexistentes para dípteros e lepidópteros, principalmente em se tratando do efeito da assimetria floral. Observando-se o comportamento de himenópteros, identifica-se um maior grau de reconhecimento tanto de traços florais quanto do risco de predação, o que influenciou no resultado de visitação e evitação de visitantes totais, já que o grupo foi o mais abundante no estudo. Insetos desta ordem são reconhecidos pela sua alta capacidade de reconhecimento de sinais visuais, como forma, simetria, coloração e também sinais olfatórios das flores que estes visitam (Helling et al. 2004, Wignall 2006). Entretanto, dípteros e lepidópteros, mesmo sendo pouco estudados em relação a suas capacidades cognitivas (Weiss 2004), possivelmente têm menor capacidade de reconhecimento visual que himenópteros (Gonçalves-Souza et al. 2008, Romero et al. 2011), apesar de lepidópteros utilizarem sinais visuais para distinguir sítios ótimos forrageio tanto em relação à folhagem (Rauscher 1978) quanto à predadores em potencial (Sendoya et al. 2009). A evitação dos polinizadores diante de flores assimétricas pode ser explicada por uma possível

preferência por flores radialmente simétricas por parte destes insetos (Wignall et al. 2005). Este tipo de simetria pode ser um indicador de qualidade floral (Krupnick et al. 1999, Mothershead & Marquis 2000), possuindo maiores quantidades de recursos comparado a flores que não possuem, ou perderam, suas pétalas em parte, ou no todo. O dano floral, muitas vezes provocado por florívoros, além de reduzir a atividade de polinização de insetos visitantes florais (McCall 2008) podem afetar outros comportamentos destes polinizadores, como a preferência de alguns destes insetos em ovipor sobre flores sem danos nos estigmas (Horn & Holland 2010). Adicionalmente, a presença do predador influenciou o comportamento de visita e evitação de todos os táxons de insetos estudados, diferentemente da assimetria floral, sugerindo que os traços do predador exerceram um efeito mais forte sobre o comportamento dos polinizadores do que o efeito apenas da assimetria (i.e. dano floral). Possivelmente, esta maior resposta comportamental de evitação diante de um predador em potencial seja devido à forte pressão exercida pela predação em si, em que a capacidade de detectar e evitar estes riscos permite que insetos visitantes florais diminuam a probabilidade de serem capturados, aumentando assim a aptidão de polinizadores como um todo (Ings & Chittka 2009, Abbot & Dukas 2009). Por outro lado, danos florais (i.e. flores assimétricas) apesar de em alguns casos alterarem a qualidade do recurso consumido (Krupnick et al. 1999), podem não ter um efeito tão forte, evolutivamente, quanto às interações do tipo predador presa. Adicionalmente, não houve efeito interativo entre o risco de predação e a assimetria floral no comportamento de visita e fuga dos insetos de visitantes florais, ou seja, flores assimétricas e com predadores exercem um efeito apenas aditivamente para estes fatores. Este comportamento de evitação de insetos diante de um risco potencial de predação em associação com danos florais, ao nosso conhecimento, não havia sido reportado anteriormente.

Além da influência no comportamento dos insetos que visitaram *R. rosifolius*, o risco de predação atingiu os componentes de aptidão da planta através de uma redução na biomassa de infrutescências e do número de sementes. Entretanto, o efeito da assimetria não foi forte o suficiente para atingir tais componentes da planta. O efeito do predador (i.e. *Top-down*) pode ser considerado indireto e não-letal, já que utilizamos modelos artificiais. Uma possível explicação para a redução da aptidão da planta foi a alta evitação de polinizadores em flores com a presença do predador, o que reduziu a eficiência da polinização de forma geral, já que *R. rosifolius* possui um certo grau de auto-incompatibilidade e, por isso, depende muito de atividades de polinizadores para o seu sucesso reprodutivo (Gonçalves-Souza et al. 2008). Da mesma forma que no comportamento dos insetos visitantes florais, o risco de predação provocou um efeito mais forte na aptidão da planta quando comparado com o efeito da assimetria, que não afetou nem a biomassa das infrutescências nem o número de sementes por fruto. Isso pode ser explicado pelo maior efeito sofrido por estes polinizadores diante do risco potencial de predação do que da assimetria floral, como descrito acima. Da mesma maneira, a falta do efeito interativo entre o dano floral e risco de predação na aptidão da planta possivelmente foi resultado da falta do efeito da assimetria também no comportamento de evitação dos polinizadores.

A influência do dano foliar sobre o comportamento de evitação dos insetos de forma geral poderia ser explicada pela menor qualidade das flores de plantas que sofreram estes efeitos, ou seja, a herbivoria simulada pode ter diminuído a qualidade e/ou quantidade da recompensa floral aos polinizadores (e.g. néctar) (Strauss 1997, Lehtila & Strauss 1999, Mothershead & Marquis 2000, Narbona & Dirzo 2010) fazendo com que as flores se tornassem menos atrativas e dessa forma mais evitadas. Outra possível explicação seria a emissão de possíveis voláteis resultantes dos efeitos do dano

foliar (voláteis induzidos por herbivoria) (Lucas-Barbosa et al. 2011, Kessler et al. 2011). Esses compostos orgânicos voláteis (COVs), induzidos pelo dano, ao serem percebidos por alguns insetos agiriam como repelentes, afugentando os visitantes florais (Kessler and Halitschke 2009, Kessler et al. 2011). Kessler et al. (2011) observaram que plantas da espécie *Solanum peruvianum* que sofreram herbivoria real e simulada, mesmo em pequena quantidade, tiveram suas flores menos visitadas por polinizadores e, conseqüentemente, um decréscimo na produção de sementes. Estes insetos utilizavam os compostos voláteis florais resultantes da herbivoria como sinais para evitarem plantas danificadas. Além disso, os efeitos de herbívoros na produção e composição de voláteis florais podem variar tanto de acordo com o modo de alimentação de herbívoros quanto do grau de especialização dos mesmos (Pareja et al. 2012). Entretanto, não se sabe se a planta utilizada no estudo (*R. rosifolius*) produz voláteis induzidos pelos danos foliares. O forte efeito da presença do predador na evitação dos insetos neste caso foi semelhante ao experimento anterior (i.e. dano floral). No entanto, houve a interação entre o dano foliar e risco de predação. O efeito do predador no comportamento de evitação de insetos polinizadores foi menos intenso do que esperado quando em flores provenientes de plantas que sofreram danos foliares, ou seja, sem a intensidade somada de cada fator individualmente (i.e. Dano foliar + Risco de Predação). Assim, apesar dos eventos de herbivoria foliar serem comuns na natureza, aparentemente seu efeito não age de forma aditiva ao do predador quando estes ocorrem juntos na flor. Aranhas tomisídeos também selecionam sítios qualitativamente superiores, ou seja, estas aranhas, assim como os polinizadores, também selecionam flores de maior qualidade (Heiling & Herbestein 2004, Wignall et al. 2005). Esse comportamento diminuiria a chance de ocorrência destes predadores em flores possivelmente de qualidade inferior ou que emitam substâncias químicas repelentes (e.g. flores de plantas que sofreram

danos foliares), já que é possível que aranhas tomisídeos também possam selecionar sítios através de sinais químicos (Aldrich & Barros 1995, Krell & Krämer 1998). Por exemplo, Krell & Krämer (1998) observaram que algumas espécies de tomisídeos são atraídas por eugenol, um componente da fragrância floral encontrado em diversas famílias de plantas. Dessa maneira, o menor efeito do risco de predação no comportamento de visitantes florais em flores provenientes de plantas com dano foliar poderia ser uma consequência da baixa ocorrência natural destes predadores nestas flores, o que diminuiria as chances de encontros entre visitantes florais e aranhas tomisídeos em flores provenientes de plantas com grandes danos foliares. Além disso, outra explicação seria que as flores de plantas com alto dano foliar seriam tão repulsivas aos insetos visitantes florais, que o predador não adicionaria efeito algum na evitação dos polinizadores. Sugerimos, portanto, que mais estudos investiguem a relação entre danos foliares e efeitos do risco potencial de predação na comunidade de insetos polinizadores e na aptidão de plantas. O motivo de lepidópteros não reconhecerem flores com a presença do predador pode ser atribuído ao fato de que algumas espécies serem da subfamília Ithomiinae, que são impalatáveis para diversas aranhas. Sendo assim, por possuírem este tipo de mecanismo anti-predatório, a capacidade de reconhecimento pode ser menos eficiente quando comparados a himenópteros. Além disso, os membros dessa subfamília possuem pernas alongadas o que propicia maiores chances de escapar de ataques de tomisídeos (Romero & Vasconcellos-Neto 2003). O baixo reconhecimento e evitação destes insetos também foi observado por Gonçalves-Souza et al. (2008) em um estudo semelhante também em *R. rosifolius*.

Apesar do comportamento de visitaço e fuga dos insetos visitantes florais terem sido afetados pela presença do predador e/ou pelo dano foliar provocado, surpreendentemente estes efeitos não atingiram os componentes de aptidão da planta. O

que pode ter ocorrido é que, mesmo *R. rosifolius* possuindo um certo grau de auto-incompatibilidade e, por isso, dependendo de atividades de polinizadores para o seu sucesso reprodutivo (Gonçalves-Souza et al. 2008), a baixa ocorrência de polinizadores nas plantas experimentais durante o período de estudo pode ter permitido uma maior dependência da auto-fertilização, sendo assim, os componentes de aptidão não seriam afetados por alterações comportamentais de polinizadores. De fato, a visitação por insetos visitantes florais foi 36% menor em 2011 ($18,5 \pm 1,44$, média $\pm$ EP) nas plantas controle deste experimento de dano foliar, quando comparado a 2010 ($28,83 \pm 1,40$), em plantas controles do experimento da simetria floral tratado anteriormente. Além disso, a média da biomassa de infrutescências provenientes de flores controle em 2010, ($1,275 \pm 0,11$ g, média $\pm$ EP), foi 1,5 vezes maior que a das infrutescências provenientes de plantas controle em 2011 ($0,861 \pm 0,09$ g, média $\pm$ EP). Esta mesma diferença foi observada por Gonçalves-Souza et al. (2008) comparando frutos provenientes de flores com acesso de polinizadores ($1,215 \pm 0,08$ g, média $\pm$ EP) em relação aqueles provenientes de flores em que os visitantes florais foram privados do acesso.

Apesar de algumas outras características vegetais terem influenciado na visita e/ou fuga tanto em plantas com dano floral (i.e. assimetria floral) quanto dano foliar, estes efeitos não se estenderam até os componentes de aptidão da planta. No entanto, houve preferência por parte dos polinizadores a flores com maior diâmetro e de menor tempo de floração, ambas as características indicativas de maior qualidade da flor (Strauss 1997, Lehtila & Strauss 1999, Mothershead & Marquis 2000). Adicionalmente, no estudo abordando os efeitos de dano foliar e risco de predação, o número de folhas das plantas influenciou no comportamento de visitação de lepidópteros, em que o grupo teve aparentemente maior preferência em visitar plantas com maior número de folhas. Este grupo de insetos comumente utiliza a capacidade visual (Weiss 2004) para avaliar

características foliares de plantas a fim de definir sítios mais adequados de forrageio (Rausher 1978).

Conclui-se, portanto, que assimetria floral, o risco potencial de predação em flores (i.e. efeitos indiretos mediados por traços do predador) e danos foliares afetam o comportamento de polinizadores, podendo se estender até a planta através de efeitos indiretos (i.e. *Top-Down*), decrescendo sua aptidão. No entanto, o risco de predação exerceu um efeito mais forte tanto da assimetria floral quanto dos danos foliares, apesar de em alguns casos este efeito ser amortecido em flores provenientes de plantas que sofreram danos foliares. Ao nosso conhecimento, este é o primeiro estudo a abordar os efeitos conjuntos de risco de predação e danos florais (i.e. assimetria floral) ou foliares tanto no comportamento de visitantes florais quanto nos componentes de aptidão da planta. Sugere-se, no entanto, a realização de mais estudos que tratem de forma conjunta os mecanismos que possam afetar tanto organismos (e.g. insetos polinizadores) quanto seus sítios de forrageamento (e.g. plantas). Adicionalmente, o fato de na natureza as interações acontecerem de forma simultânea, faz este tipo de abordagem, relacionando os efeitos de predação e herbivoria, de extrema importância para um melhor entendimento dos processos ecológicos envolvidos no sistema polinizador-planta e nas interações do tipo consumidor-recurso como um todo.

Literatura citada

Abbott, K.R. & Dukas, R. 2009. Honeybees consider flower danger in their waggle

dance. *Animal Behaviour* 78, 633–635.

Adler, L.S. 2000. Alkaloid uptake increases fitness in a hemiparasitic plant via reduced

herbivory and increased pollination. *The American Naturalist* 156:92–99.

- Agnew, C.W. & Smith, J.W. 1989. Ecology of spiders (Araneae) in a peanut agroecosystem. *Environmental Entomology* 18:30–42.
- Aldrich, J.R., Barros, T.M. 1995. Chemical attraction of male crab spiders (Araneae, Thomisidae) and kleptoparasitic flies (Diptera, Milichiidae, and Chloropidae). *Journal of Arachnology*. 23:212–214.
- Althoff, D.M., Segreaves, K.A., Pellmyr, O. 2005. Community context of an obligate mutualism: pollinator and florivore effects on *Yucca Wlamentosa*. *Ecology* 86:905–913.
- Avila-Sakar, G., S. M., Simmers, & A. G., Stephenson. 2003. The interrelationships among leaf damage, anther development, and pollen production in *Cucurbita pepo* ssp. *texana* (Cucurbitaceae). *International Journal of Plant Sciences* 164: 395 – 404.
- Avila-Sakar, G., & A.G., Stephenson. 2006. Effects of the spatial pattern of leaf damage on growth and reproduction: Whole plants. *International Journal of Plant Sciences* 167: 1021 – 1028.
- Blossey, B., Hunt-Joshi, T.R. 2003. Belowground herbivory by insects: influence on plants and aboveground herbivores. *Annual Review of Entomology* 48:521–547.
- Botto-Mahan, C., Ramírez, P.A., Ossa, C.G., Medel, R. et al. 2011. Floral herbivory affects female reproductive success and pollinator visitation in the perennial herb *Alstroemeria ligtu* (Alstroemeriaceae). *International Journal of Plant Sciences*. 172(9):1130–1136.
- Brechbühl R., Casas J., Bacher S. 2010a. Ineffective crypsis in a crab spider: a prey community perspective. *Proceedings of the Royal Society B*. 277: 739–746.
- Brechbühl R., Kropf C., Bacher S. (2010b). Impact of flower dwelling crab spiders on plant pollinator mutualisms. *Basic and Applied Ecology*. 11, 76 – 82.

- Cardel, Y.J., Suzanne, K. 2010. Effects of Florivory on the Pollination of Flowers: An Experimental Field Study with a Perennial Plant. *International Journal of Plant Sciences* 171: 283-292.
- Cariveau, D., Irwin, R.E., Brody, A.K., Garcia-Mayeya, L.S., Von der Ohe, A. 2004. Direct and indirect effects of pollinators and seed predators to selection on plant and floral traits. *Oikos* 104: 15–26.
- Cartar, R.V. 1991. Colony energy requirements affect response to predation risk in foraging bumble bees. *Ethology*, 87, 90–96.
- Craig, C.L. 1994. Limits to learning: effects of predator pattern and colour on perception and avoidance-learning by prey. *Animal Behavior.*, 47, 1087–1099.
- Dalaplane, K.S., Mayer, D.F. 2000. Crop pollination by bees. CABI Publishing, Wallingford, UK. 352 p.
- Dean, D.A., W.L. Sterling, M. Nyffeler, R.G. Breene. 1987. Foraging by selected spider predators on the cotton fleahopper and other prey. *Southwestern Entomology* 12:263–270.
- Dukas, R. 2001. Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecology Letters* 4, 327–333.
- Dukas, R. & Morse, D.H. 2003. Crab spiders affect flower visitation by bees. *Oikos* 101, 157–163.
- Dukas, R. & Morse, D.H. 2005. Crab spiders show mixed effects on flower-visiting bees and no effect on plant fitness components. *Ecoscience* 12: 244-247.
- Ehrlich, P.R. & Raven, P.H. 1964. Butterflies and plants: a study in coevolution. *Evolution*, 18, 586–608.
- Elliot, S.E., Irwin, R.E. 2009. Effects of flowering plant density on pollinator visitation,

- pollen receipt, and seed production in seed production in *Delphinium barbeyi* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany* 96: 912-919
- Foelix, R. F. 1996. *Biology of spiders*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 1996. Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly. *Journal of Animal Ecology*, 65, 205-210.
- Frame, D. 2003. Generalist flowers, biodiversity and florivory: implications for angiosperm origins. *Taxon*, 52, 681–685.
- Frazee, J. E., & Marquis, R. J. 1994. Environmental contribution to floral trait variation in *Chamaecrista fasciculata* (Fabaceae: Caesalpinoideae). *American Journal of Botany* 81:206–215.
- Galen, C. & Kevan, P.G. 1983. Bumble bee foraging and floral scent dimorphism *Bombus kirbyellus* Hymenoptera Apidae and *Polemonium viscosum* Polemoniaceae. *Canadian Journal of Zoology* 61, 1207—1213.
- Goyret, J., Markwell, P.M., Raguso, R.A. 2007. The effect of decoupling olfactory and visual stimuli on the foraging behavior of *Manduca sexta*. *Journal of Experimental Biology*. 210: 1398–1405.
- Gonçalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C. & Romero, G. Q. 2008. Trait mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology* 89:2407-2413.
- Hegland , S. J., & Boeke L. 2006. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. *Ecological Entomology* 31: 532 – 538.
- Heiling, A.M., Cheng, K., & Herberstein, M.E. (2004). Exploitation of floral signals by

- crab spiders (*Thomisus spectabilis*, Thomisidae). Behavioral Ecology, 15:321-326.
- Heiling, A. M. & Herberstein, M. E. 2004. Floral quality signals lure pollinators and their predators. Annales Zoologici Fennici 41, 421-428.
- Hladun, K.R. and Adler, S. 2009. Influence of leaf herbivory, root herbivory, and pollination on plant performance in *Cucurbita moschata*. Ecological Entomology 34, 144-152.
- Holland, J. N., DeAngelis, D. L., & Bronstein, J. L. 2002. Population dynamics and mutualism: Functional responses of benefits and costs. The American Naturalist 159: 231 – 244.
- Horn, K. C. & Holland, N. 2010. Discrimination among floral resources by an obligately pollinating seed-eating moth: host-marking signals and pollination and florivory cues. Evolutionary Ecology Research, 12: 119–129.
- Ings TC, Chittka L. 2009. Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 276: 2031–2036.
- Juenger, T., & Bergelson, J. 1997. Pollen and resource limitation of compensation to herbivory in scarlet gilia, *Ipomopsis aggregata*. Ecology 78:1684–1695.
- Karban, R. and Baldwin, I. T. 1997. Induced responses to herbivory. – Univ. of Chicago Press. 330 pp.
- Karban, R. & Strauss, SY. 1993. Effects of herbivores on growth and reproduction of their perennial host, *Erigeron glaucus*. Ecology 74:39–46.
- Kessler, A., Halitschke, R. 2009. Testing the potential for conflicting selection on floral chemical traits by pollinators and herbivores: predictions and case study. Functional Ecology 92:901-912.

- Kessler, D., Diezel, C., Baldwin, T. 2010. Changing Pollinators as a Means of Escaping Herbivores. *Current biology* 20:237-242.
- Kessler, A., Halitschke, R., Poveda K. 2011. Herbivory-mediated pollinator limitation: negative impacts of induced volatiles on plant–pollinator interactions. *Ecology* 92:1769-1780.
- Knight, T. M., McCoy, M. W., Chase, J. M., McCoy, K. A. & Holt, R. D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437:880–883.
- Krell, F.T., Krämer, F.1998. Chemical attraction of crab spiders (Araneae, Thomisidae) to a flower fragrance component. *Journal of Arachnology*. 26:117–119.
- Krupnick, G.A. & Weis, A.E. 1999. The effect of floral herbivory on male and female reproductive success in *Isomeris arborea*. *Ecology* 80:135–1149.
- Kunin , W. E. 1993 . Sex and the single mustard: Population density and pollinator behavior effects on seed-set. *Ecology* 74: 2145 – 2160.
- Lehtila, K. & Strauss, SY. 1999. Effects of foliar herbivory on male and female reproductive traits of wild radish, *Raphanus raphanistrum*. *Ecology* 80:116–124.
- Lima, S.L. 1991. Energy, predators and the behaviour of feeding humming birds. *Evolutionary Ecology* 5, 220–230.
- Louda, S.M. 1983. Seed predation and seedling mortality in the recruitment of a shrub, *Haplopappus venetus* (Asteraceae), along a climatic gradient. *Ecology* 64:511–521.
- Lucas-Barbosa, D., Van Loon, J.J.A., Dicke, M. 2011. The effects of herbivore-induced plant volatiles on interactions between plants and flower-visiting insects. *Phytochemistry*. 72:1647–1654.
- Maron, J.L., Combs, J.K. & Louda, S.M. 2002. Convergent demographic effects of

- insect attack on related thistles in coastal vs. continental dunes. *Ecology* 83:3382–3392.
- Maron, J. L., & Crone E. 2006. Herbivory: Effects on plant abundance, distribution and population growth. *Proceedings of the Royal Society of London, B, Biological Sciences*. 273: 2575–2584.
- Marquis, R.J. 1984. Leaf herbivores decrease Fitness of a tropical plant. *Science* 226:537–539.
- Marquis, R. J. 1988. Phenological variation in the neotropical understory shrub *Piper arieianum*: causes and consequences. *Ecology* 69:1552–1565.
- Mello-Júnior, L.J. de, Orth, A.I., Moretto, G. 2011. Ecologia da polinização da amoreira-preta (*Rubus* sp) (Rosaceae) em Timbó-SC, Brasil. *Revista Brasileira de Fruticultura*. v. 33, n. 3, p. 1015-1018.
- Møller, A.P. 1995. Bumblebee preference for symmetrical floowers. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America USA* 92:2288–2292.
- Morse, D.H. & Fritz, R.S. 1982. Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*. *Ecology* 63:172–182.
- Morse, D.H. 1984. How crab spiders (Araneae, Thomisidae) hunt at flowers. *Journal of Arachnology*., 12, 307-316.
- Mothershead, K. & Marquis, R.J. 2000. Fitness impacts of herbivory through indirect effects on plant-pollinator interactions in *Oenothera macrocarpa*. *Ecology* 81:30–40.
- McCall, A.C & Irwin, R.E. 2006. Florivory: the intersection of pollination and herbivory. *Ecology Letters* 9:1351–1365.
- McCall, A.C. 2008. Florivory affects pollinator visitation and female fitness in

- Nemophila menziesii*. *Oecologia* 155:729–737.
- Morse, D. H. 2007. Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, USA.
- Narbona, E. & Dirzo, R. 2004. Experimental defoliation affects male but not female reproductive performance of the tropical monoecious plant *Croton suberosus* (Euphorbiaceae). *Annals of Botany* 106:359-369.
- Neal, P.R., Dafni, A., & Giurfa, M. 1998. Floral symmetry and its role in plant-pollinator systems: Terminology, distribution, and hypotheses. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:345–373.
- Oguro, M. & Sakai, S. 2009. Floral herbivory at different stages of flower development changes reproduction in *Iris gracilipes* (Iridaceae). *Plant Ecology* 202:221–234.
- Ohgushi T. 2005. Indirect interaction webs: herbivore-induced effects through trait change in plants. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 36:81–105.
- Pareja, M., Qvarfordt, E., Webster, B. , Mayon P. , Pickett J., et al. 2012. Herbivory by a Phloem-Feeding Insect Inhibits Floral Volatile Production. *PLoS ONE* 7(2): e31971. doi: 10.1371/journal.pone.0031971.
- Pinheiro JC, Bates DM. (2000). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. 528p.
- Quesada, M., Bollman, K.A. & G. Stephenson. 1995. Leaf damage decreases pollen production and hinders pollen performance in *Cucurbita texana*. *Ecology* 76:437–443.
- Rausher, M. D. 1978. Search image for leaf shape in a butterfly. *Science* 200:1071-1073.
- Riba-Hernandez, P. & Stoner, K.E. 2005. Massive destruction of *Symphonia*

- globulifera* (Clusiaceae) flowers by Central American spider monkeys (*Ateles geoffroyi*). *Biotropica*, 37, 274–278.
- Robertson, I.C. & Maguire, D.K. 2005. Crab spiders deter insect visitations to slickspot peppergrass flowers. *Oikos*, 109, 577-582.
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto J. 2003. Natural history of *Misumenops argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). *Journal of Arachnology*. 31:297–304
- Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto J. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology*, 85: 446-457.
- Romero, G.Q., Koricheva, J. 2011. Contrasting cascade effects of carnivores on plant fitness: a meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*. 80, 696–704
- Romero, G.Q., Antiqueira, P.A.P., Koricheva, J. 2011. A Meta-Analysis of Predation Risk Effects on Pollinator Behaviour. *PLoS ONE* 6(6): e20689. doi:10.1371/journal.pone.0020689
- Santoro, E. & Machado, D.L. 1992. Elementos geológicos da Serra do Japi. In *História natural da Serra do Japi* (L.P.C. Morelato, ed.). Editora da UNICAMP, Campinas, p.24-29.
- Schmitz, O.J. 1998. Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs. *The American Naturalist*. 151, 327-342.
- Sendoya, S.F., Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 2009. Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. *The American Naturalist* 174:34-140.
- Speight, M.R. et al. 1999. *Ecology of insects, concepts and applications*. Oxford: Blackwell Science. 350p.
- Stocks, R., McPeck, M.A. & Mitchell, J. L. 2003. Evolution of prey behaviour in response to changes in predatory regime: damselflies in fish and dragonfly lakes.

- Evolution, 57, 574-585.
- Strauss, S.Y, Conner, J.K & Rush, S.L. 1996. Foliar herbivory affects floral characters and plant attractiveness to pollinators: Implications for male and female plant fitness. *The American Naturalist* 147:1098–1107.
- Strauss, SY. 1997. Floral characters link herbivores, pollinators, and Plant Fitness. *Ecology*, 78(6), 1997, pp. 1640–1645.
- Suttle, K.B. 2003. Pollinators as mediators of top-down effects on plants. *Ecology Letters* 6, 688-694.
- Theis N., Kesler K., Adler L.S. 2009. Leaf herbivory increases floral fragrance in male but not female *Cucurbita pepo* subsp. *texana* (Cucurbitaceae) flowers. *Ecology* 96(5):897-903.
- Wells, P.H. & Wells, H. 1985: Ethological isolation of plants. 2: Odor selection by honeybees, *Apis mellifera*. *Journal of Apicultural Research*. 24, 86—92.
- Weiss, M.R. 2004. Vision and learning in some neglected pollinators: beetles, flies, moths, and butterflies. 171–190. In *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution* L. Chittka, J.D. Thomson, eds. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 344 p.
- Wignall, A. E., Helling, A. M., Cheng, K. & Herberstein, M. E. 2006. Flower Symmetry Preferences in Honeybees and their Crab Spider Predators. *Ethology* 112, 510-518.
- Wise, M.J. & Cummins, J.J. 2002. Nonfruiting hermaphroditic flowers as reserve ovaries in *Solanum carolinense*. *The American Midland Naturalist Journal* 148:236–245
- Wolfe, L.M. 2002. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis. *The American Naturalist* 160:705–711.

- Wootton, J. T. 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25:443–466.
- Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. 1st Edition. Springer. XXII, 574p.

TABELAS E FIGURAS

Legenda das Figuras

Figura 1. *Rubus rosifolius* (Rosaceae) (A) Flor naturalmente assimétrica, (B) Tratamento Controle, Flor simétrica sem aranha, (C) Flor assimétrica com aranha, (D) Flor Simétrica com aranha, (E) Fruto maduro protegido por revestimento de filó, (F) Lepidóptero visitando flor recém aberta.

Figura 2. Número de (a) visitas, (b) fugas/160 min do total de visitantes florais, bem como de Hymenoptera e Diptera + Lepidoptera sobre flores assimétricas (flores com duas pétalas vizinhas removidas) e simétricas, com presença e ausência de aranhas tomisídeos artificiais (N=18). Barras de erros representam $\pm$ EP. Definição de “fuga” em material e métodos.

Figura 3. Média da (A) Biomassa fresca das infrutescências em gramas e (B) Número de sementes resultantes de flores simétricas e assimétricas (flores com duas pétalas vizinhas removidas) com presença e ausência de predadores (aranhas tomisídeos artificiais) (N=12). Barras de erros representam $\pm$ EP.

Figura 4. Número de (a) visitas, (b) fugas/160 min do total de visitantes florais, bem como de Hymenoptera e Lepidoptera sobre flores provenientes de plantas com danos foliares (plantas que tiveram 25% dos seus folíolos cortados) e íntegras, com presença e ausência de predadores (aranhas tomisídeos artificiais). (N=10). Barras de erros representam $\pm$ EP. Definição de “fuga” em material e métodos.

Figura 5. Média da (A) Biomassa fresca das infrutescências em gramas e (B) Número de sementes, resultantes de flores provenientes de plantas com danos foliares (plantas que tiveram 25% dos seus folíolos cortados) e íntegras, com presença e ausência de predadores (aranhas tomisídeos artificiais) (N=10). Barras de erros representam $\pm$ EP.

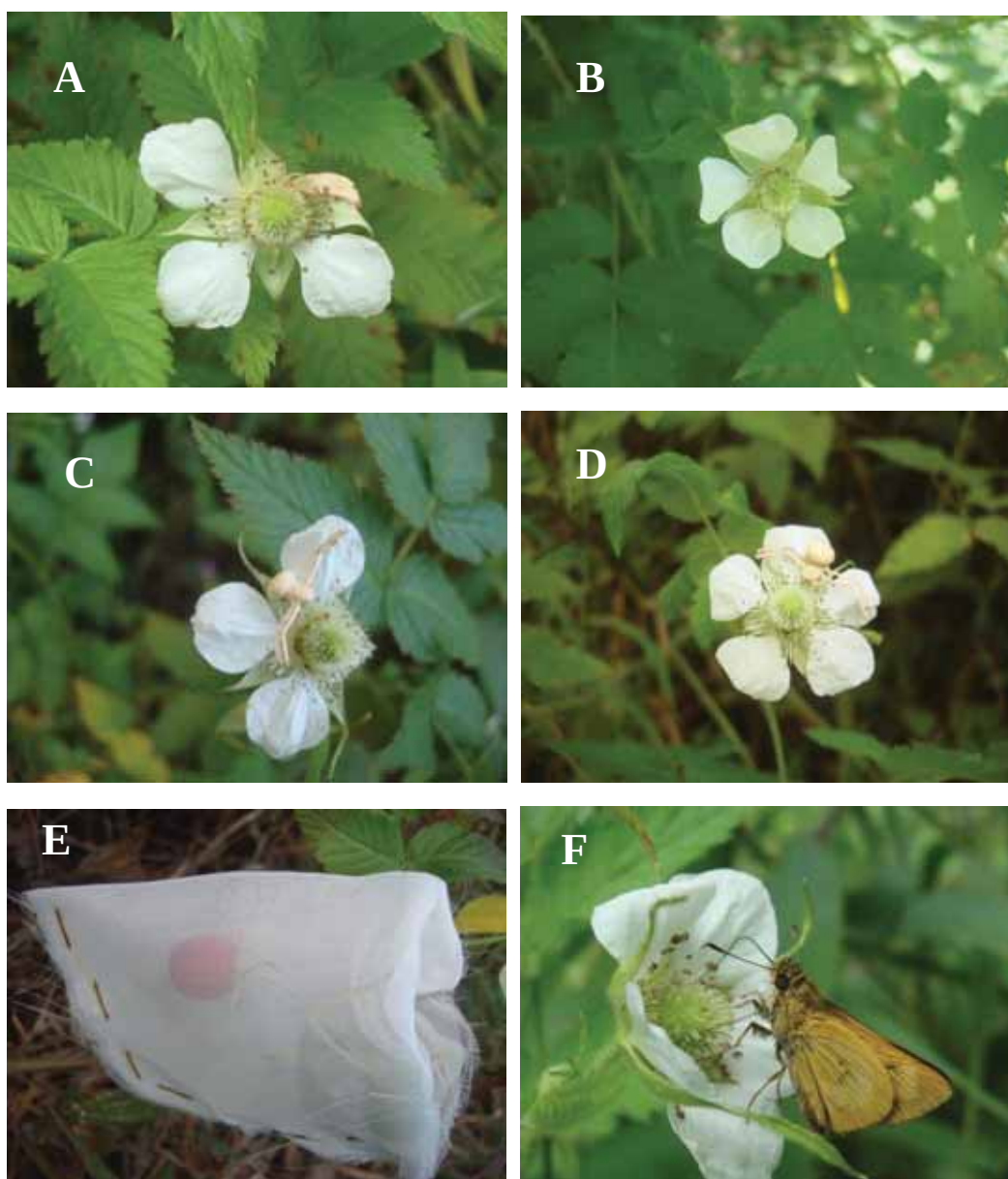


Fig. 1

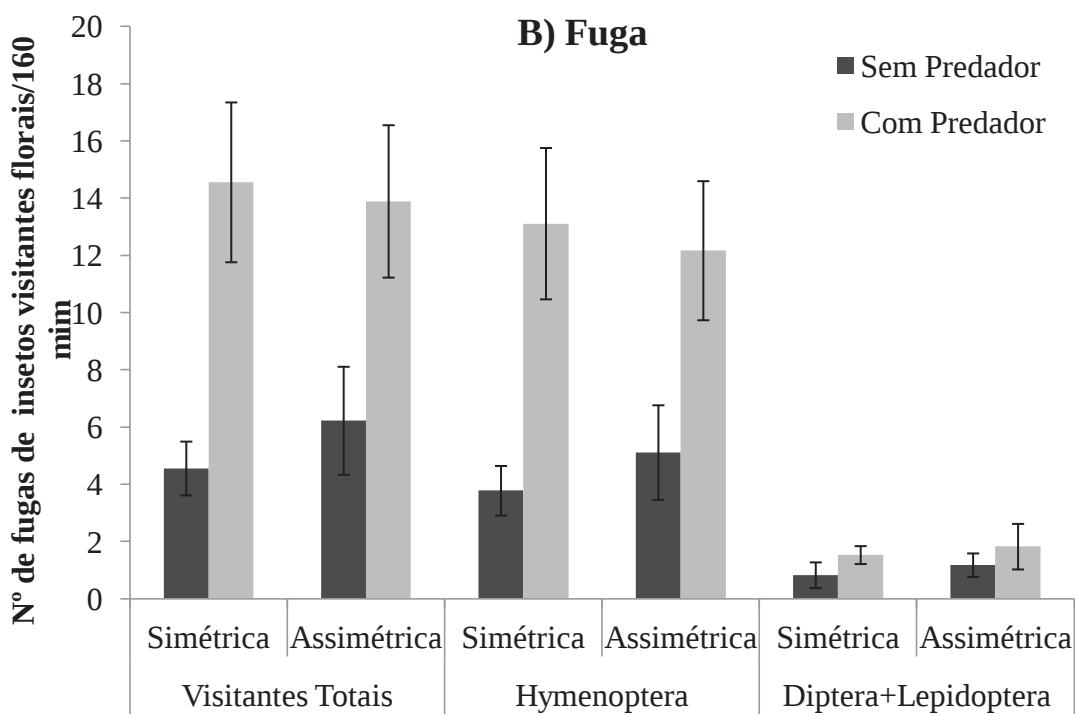
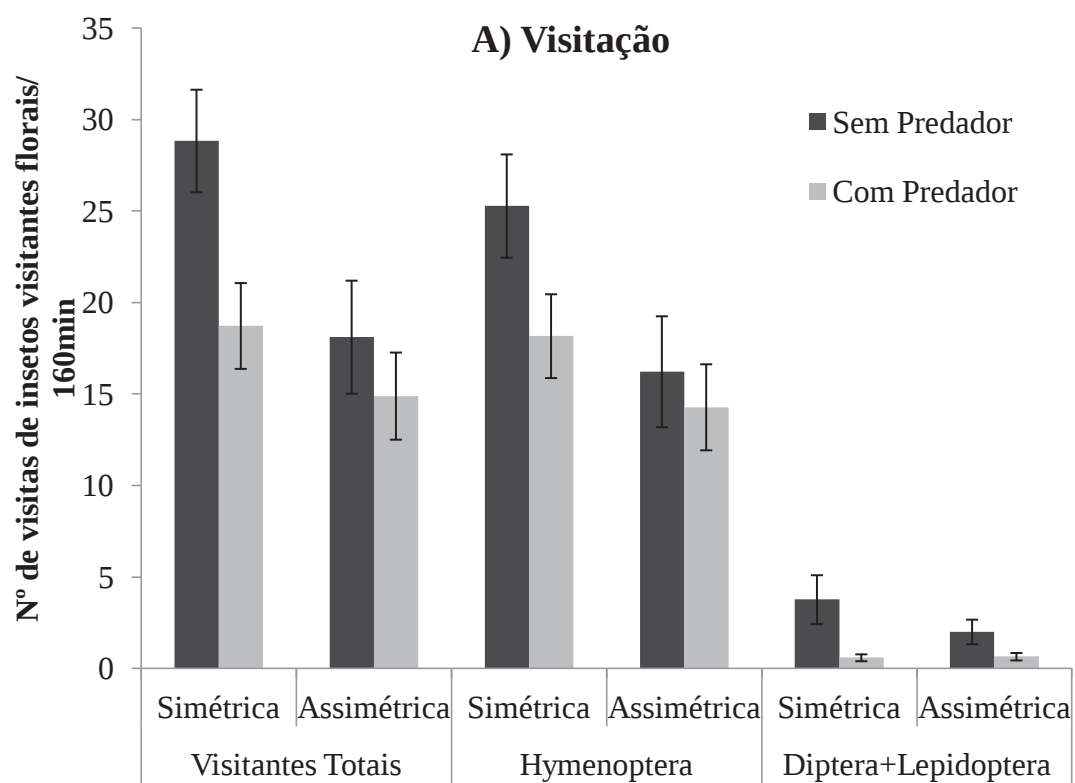


Fig. 2

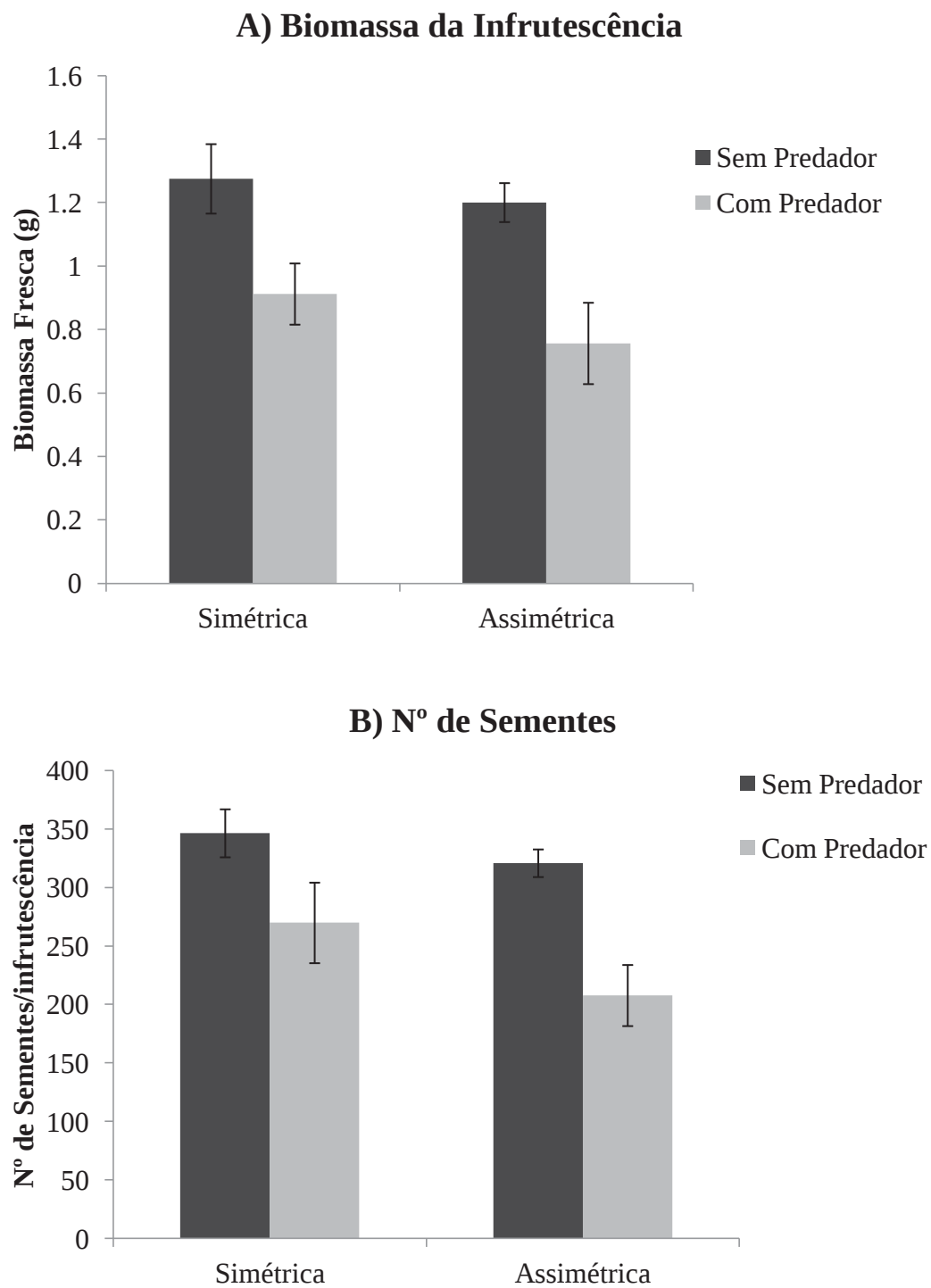


Fig. 3

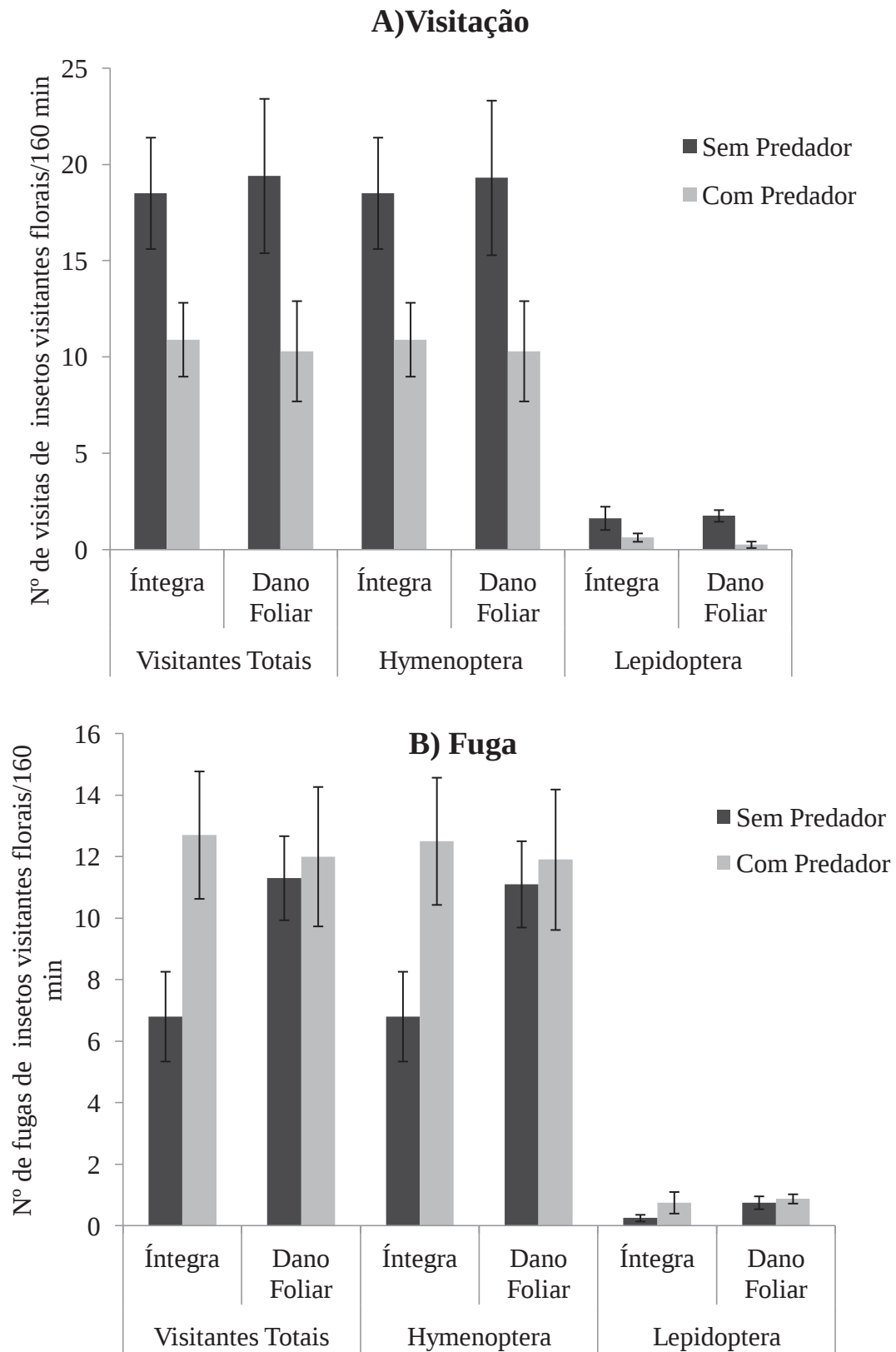


Fig. 4

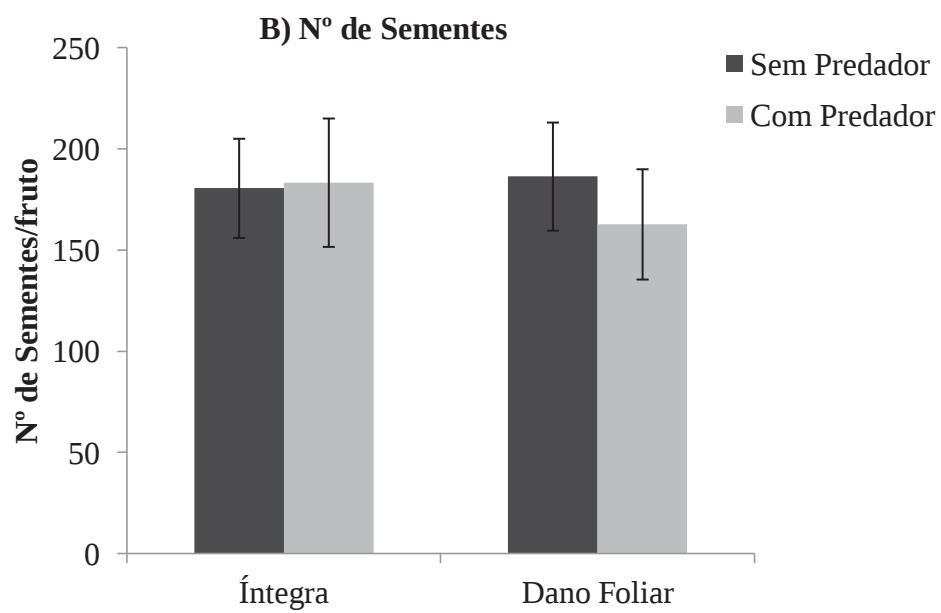
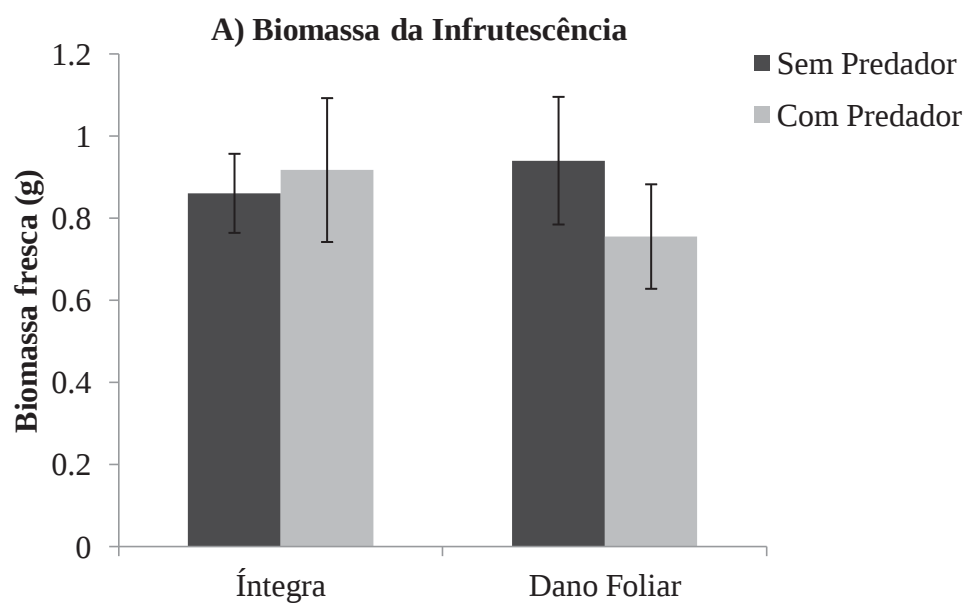


Fig. 5

Tabela 1 - ANOVA para avaliar a significância dos efeitos fixos (i.e Tratamentos e covariáveis selecionados por AICc) nos modelos lineares de efeitos mistos (LME) comparando os efeitos da assimetria e risco de predação no comportamento de visita e fuga dos insetos visitantes florais totais e himenópteros, além da biomassa da infrutescência de *Rubus rosifolius*. Para número de sementes/infrutescência e fuga de lepidópteros nenhuma variável foi selecionada por AICc.

Efeito Fixo	GLnum	GLden	F	P
<i>Visita Total</i>				
Assimetria	1	49	11,774	0,001
Predação	1	49	20,886	<0,001
Assimetria x Predação	1	49	2,891	0,095
Tempo de Floração	1	49	7,450	0,009
Diâmetro do Receptáculo Floral	1	49	4,171	0,046
<i>Visita Hymenoptera</i>				
Assimetria	1	51	12,500	<0,001
Predação	1	51	7,738	0,007
Tempo de Floração	1	51	3,479	0,068
<i>Visita Diptera+Lepidoptera</i>				
Predação	1	49	14,585	<0,001
Tempo de Floração	1	49	6,029	0,017
<i>Fuga Total</i>				
Predação	1	51	57,179	<0,001
Número de Folhas	1	51	1,610	0,210
Diâmetro do Receptáculo	1	51	4,833	0,032
<i>Fuga Hymenoptera</i>				
Predação	1	51	57,179	<0,001
Número de Folhas	1	51	1,610	0,201
Diâmetro do Receptáculo	1	51	4,833	0,032
<i>Fuga Diptera+Lepidoptera</i>				
Predação	1	50	5,728	0,020
<i>Biomassa da Infrutescência</i>				
Predação	1	33	21,508	<0,001
<i>Nº de Sementes/Infrutescência</i>				
Assimetria	1	33	1,330	0,257
Predação	1	33	7,620	0,009

Tabela 2 - ANOVA para avaliar a significância dos efeitos fixos (i.e Tratamentos e covariáveis selecionados por AICc) nos modelos lineares de efeitos mistos (LME) comparando os efeitos do dano foliar e risco de predação no comportamento de visita e fuga dos insetos visitantes florais totais, bem como himenópteros e lepidópteros, além da biomassa da infrutescência e número de sementes de *Rubus rosifolius*.

Efeito Fixo	GLnum	GLden	F	P
<i>Visita Total</i>				
Predação	1	27	57,255	<0,001
Número de Folhas	1	27	3,632	0,067
Diâmetro Floral	1	27	22,926	<0,001
<i>Visita Hymenoptera</i>				
Predação	1	27	57,159	<0,001
Número de Folhas	1	27	3,816	0,061
Diâmetro Floral	1	27	22,998	<0,001
<i>Visita Lepidoptera</i>				
Predação	1	22	12,499	0,002
Número de Folhas	1	22	4,341	0,049
<i>Fuga Total</i>				
Predação	1	27	7,888	0,009
Dano Foliar	1	27	23,802	<0,001
Predação x Dano Foliar	1	27	5,045	0,033
<i>Fuga Hymenoptera</i>				
Predação	1	27	7,535	0,010
Dano Foliar	1	27	21,565	<0,001
Predação x Dano Foliar	1	27	4,654	0,040
<i>Biomassa da Infrutescência</i>				
Número de Folhas	1	29	3,803	0,061

Apêndices

Apêndice 1 - Valores do Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) de diferentes modelos (equações) avaliados para representar a relação entre as variáveis resposta e as diferentes variáveis preditoras no experimento de efeito da assimetria floral e risco de predação (ver metodologia no texto). Variáveis resposta: i) visitas (Total, Hymenoptera e Díptera+Lepidoptera); ii) Fugas (Total, Hymenoptera e Díptera+Lepidoptera); iii) N° de sementes/infrutescência; iv) Biomassa da infrutescência. Variáveis preditoras: P=Risco de Predação, SIM=Efeito da Assimetria, FLR=N° de Flores da planta, FOL=N° de folhas da Planta, REC= Diâmetro do Receptáculo Floral e TF=Tempo de floração (dias). AICc: valor de Akaike do modelo em questão; Δ AICc: diferença entre o AICc do modelo em questão e do melhor modelo; W = Peso de Akaike.

Modelos/Variável resposta	AICc	Δ AICc	W
VisitaTotal (VT)			
VT~P+SIM+REC+TF+P:SIM	539.03	0.00	0.21
VT~P+SIM+TF+P:SIM	539.10	0.14	0.20
VT~P+SIM+REC+TF	539.64	0.61	0.15
VT~P+SIM+TF	540.10	1.06	0.12
VT~P+SIM+FOL+TF+P:SIM	540.44	1.40	0.10
Visita Hymenoptera(VH)			
VH~P+SIM+TF	538.01	0.00	0.22
VH~P+SIM+TF+P:SIM	538.50	0.50	0.17
VH~P+SIM+REC+TF	538.52	0.51	0.17
VH~P+SIM+REC+TF+P:SIM	539.29	1.28	0.11
VH~P+SIM+FOL+TF	539.49	1.49	0.10
Visita Díptera+Lepidoptera (VDL)			
VDL~P+TF	30.00	0.00	0.25
VDL~P+FLR+TF	30.84	0.83	0.16
VDL~P+REC+TF	31.29	1.28	0.13
VDL~P+SIM+TF	31.37	1.36	0.12
VDL~P+SIM+TF+P:SIM	31.73	1.73	0.10
Fuga Total (FT)			
FT~P+FOL+TR	34.65	0.00	0.20
FT~P+TR	34.96	0.31	0.17
FT~P+FOL	35.51	0.86	0.13
FT~P+FLR+REC	35.78	1.13	0.12
FT~P+REC+TF	35.88	1.23	0.11
Fuga Hymenoptera (FH)			
FH~P+FOL+REC	34.65	0.00	0.20
FH~P+REC	34.96	0.31	0.17
FH~P+FOL	35.51	0.86	0.13
FH~P+FLR+REC	35.78	1.13	0.12
FH~P+REC+TF	35.88	1.23	0.11

...Continuação do Apêndice 1

Modelos/Variável resposta	AICc	Δ AICc	W
Fuga Lepidoptera (FL)			
FL~P	293.70	0.00	0.23
FL~	294.16	0.46	0.18
FL~FLR	294.82	1.12	0.13
FL~P+FLR	295.36	1.66	0.10
FL~P+SIM	295.39	1.69	0.10
Biomassa da Infrutescência (Bm)			
Bm~P	38.66	0.00	0.27
Bm~P+SIM	39.50	0.84	0.18
Bm~P+TR	40.28	1.62	0.12
Bm~P+SIM+TR	40.67	2.01	0.10
Bm~P+TF	40.72	2.06	0.10
Nº de Sementes/Infrutescência (Sem)			
Sem~P+SIM	76.38	0.00	0.24
Sem~P+SIM+P:SIM	76.83	0.45	0.19
Sem~P	76.86	0.48	0.19
Sem~P+TF	78.38	2.00	0.09
Sem~P+SIM+FOL	78.40	2.02	0.09

Apêndice 2 - Valores do Critério de Informação de Akaike corrigido para pequenas amostras (AICc) de diferentes modelos (equações) avaliados para representar a relação entre as variáveis resposta e as diferentes variáveis preditoras no experimento de efeito do dano foliar e risco de predação (ver metodologia no texto). Variáveis resposta: i) visitas (Total, Hymenoptera e Diptera+Lepidoptera); ii) Fugas (Total, Hymenoptera e Diptera+Lepidoptera); iii) N° de sementes/infrutescência; iv) Biomassa da infrutescência. Variáveis preditoras: P=Risco de Predação, DFol=Efeito do dano foliar, FOL=N° de folhas da Planta, REC= Diâmetro do Receptáculo Floral, Diam=Diâmetro da flor (cm) e Tam=Tamanho da planta (cm). AICc: valor de Akaike do modelo em questão; Δ AICc: diferença entre o AICc do modelo em questão e do melhor modelo; W = Peso de Akaike.

Modelos/Variável resposta	AICc	Δ AICc	W
VisitaTotal (VT)			
VT~P+FOL+Diam	-20.52	0.00	0.35
VT~P+Diam	-19.54	0.98	0.21
VT~Tam+P+FOL+Diam	-17.89	2.63	0.09
VT~P+FOL+REC+Diam	-17.69	2.83	0.08
VT~DFol+P+FOL+Diam	-17.67	2.85	0.08
Visita Hymenoptera (VH)			
VH~P+FOL+Diam	-20.69	0.00	0.36
VH~P+Diam	-19.56	1.14	0.20
VH~Tam+P+FOL+Diam	-18.03	2.66	0.09
VH~P+FOL+REC+Diam	-17.86	2.84	0.09
VH~DFol+P+FOL+Diam	-17.83	2.87	0.09
Visita Lepidoptera (VL)			
VL~ P+FOL	0.14	0.00	0.37
VL~P	1.51	1.37	0.19
VL~Tam+P+FOL	2.82	2.68	0.10
VL~P+FOL+Diam	3.13	2.99	0.08
VL~DFol+P+FOL	3.18	3.05	0.08
Fuga Total (FT)			
FT~ DFol+P+Diam+DFol:P	-5.78	0.00	0.29
FT~ DFol+P+Diam+DFol:P	-4.43	1.34	0.15
FT~DFol+P+REC+Diam+DFol:P	-3.68	2.09	0.10
FT~ DFol+P+REC+DFol:P	-3.62	2.15	0.10
FT~ DFol+P+Diam	-3.20	2.58	0.08
Fuga Hymenoptera (FH)			
FH~ DFol+P+Diam+DFol:P	-5.80	0.00	0.32
FH~ DFol+P+Diam+DFol:P	-4.31	1.50	0.15
FH~DFol+P	-3.59	2.22	0.10
FH~ DFol+P+REC+DFol:P	-3.54	2.26	0.10
FH~ DFol+P+Diam	-3.40	2.41	0.09

...Continuação do Apêndice 2

Modelos/Variável resposta	AICc	Δ AICc	W
Fuga Lepidoptera (FL)			
FL~	90.01	0.00	0.24
FL~Tam	90.77	0.76	0.16
FL~P	91.37	1.36	0.12
FL~DFol	91.37	1.36	0.12
FL~FOL	91.48	1.48	0.11
Biomassa da Infrutescência (Bm)			
Bm~FOL	51.51	0.00	0.31
Bm~	52.85	1.34	0.16
Bm~P+FOL	53.67	2.16	0.11
Bm~FOL+REC	53.81	2.29	0.10
Bm~Tam+FOL	54.05	2.54	0.09
Nº de Sementes/Infrutescência (Sem)			
Sem~	82.09	0.00	0.24
Sem~FOL	82.52	0.43	0.20
Sem~P	82.65	0.56	0.18
Sem~P+FOL	82.68	0.60	0.18
Sem~REC	83.70	1.61	0.11

Apêndice 3. Morfoespécies de insetos visitantes florais registrados nas observações experimentais em *R. rosifolius* (Rosaceae)

Ordem	Morfoespécie
Hymenoptera	<i>Agelaia vicina</i>
	<i>Bombus brasiliensis</i>
	<i>Bombus</i> sp.
	Halictidae sp.1
	Halictidae sp.2
	Hymenoptera sp.1
	Hymenoptera sp.2
	<i>Melipona</i> sp.
	<i>Pachymenes</i> sp.
	<i>Polybia (Myrapetra) fastidiosus</i>
	Sphecidae sp.
	Sphecidae sp.2
	<i>Trigona</i> sp.1
	<i>Trigona</i> sp.2
	Vespidae sp.1
	Vespidae sp.2

Apêndice 3 – Continuação...

Ordem	Morfoespécie
Lepidoptera	<i>Aeria olena</i>
	<i>Appias drusilla</i>
	<i>Autochton zarex</i>
	<i>Hamadryas epinume</i>
	<i>Heliconius erato</i>
	Lepidoptera sp.1
	Lepidoptera sp.10
	Lepidoptera sp.2
	Lepidoptera sp.3
	Lepidoptera sp.4
	Lepidoptera sp.5
	Lepidoptera sp.6
	Lepidoptera sp.7
	Lepidoptera sp.8
	Lepidoptera sp.9
	<i>Phyciodes claudina</i>
	<i>Thecla</i> sp.
	<i>Urbanus chalco</i>
	<i>Urbanus</i> sp.

Apêndice 3. Continuação...

Ordem	Morfoespécie
Diptera	Syrphidae sp.1
	Syrphidae sp.2
	Syrphidae sp.3
	Syrphidae sp.4
	Syrphidae sp.5
	Syrphidae sp.6

CAPÍTULO 2

Predadores pouco crípticos são reconhecidos e evitados por visitantes florais*

Pablo Augusto Poletto Antiqueira¹ & Gustavo Quevedo Romero²

1. Programa de Pós-Graduação em Biologia Animal, Departamento de Zoologia e Botânica, IBILCE, Universidade Estadual Paulista (UNESP), São José do Rio Preto, Brasil.
2. Departamento de Biologia Animal, Instituto de Biologia (IB), Universidade Estadual de Campinas (UNICAMP), Campinas, Brasil,

***Artigo escrito seguindo as normas da revista Journal of Insect Behavior**

Resumo

Aranhas tomisídeos são predadores comuns em flores, sendo que, vários membros desta família têm a capacidade de alterar a coloração corporal combinando com o sítio no qual estão forrageando. Entretanto, membros menos crípticos podem ser mais reconhecidos e evitados por insetos visitantes florais e, portanto, podem desenvolver outros mecanismos para evitar serem reconhecidos ou vistos pelas presas. Dessa forma, a cripsia de tomisídeos tem sido vista como meio de diminuir a capacidade de reconhecimento de suas presas. Nosso estudo mostrou que insetos visitantes florais não diferenciaram aranhas artificiais de aranhas reais com baixa habilidade críptica (*Misumenops*). Himenópteros e lepidópteros tiveram capacidade semelhante em reconhecer e evitar predadores reais e artificiais. Observou-se que 80% dos predadores pouco crípticos forragearam entre as pétalas ou atrás destas, possivelmente, um comportamento para compensar a falta de cripsia na captura de presas. Estes resultados destacam a importância da cripsia entre aranhas tomisídeos; aranhas pouco crípticas parecem estar fadadas a forragear em sítios menos adequados se comparadas às aranhas mais crípticas (e.g., *Thomisus*, *Misumena*), as quais podem forragear na região superior da flor, tendo assim, acesso a melhores sítios de forrageamento.

Palavras-chave: comportamento de polinizadores, risco de predação, efeitos não letais, aranhas artificiais, cripsia

Abstract

Crab spiders are common predators upon flowers, and several members of this family have the ability to change the body color matching the site which is foraging. However, non-cryptic crab spiders can be recognized and avoided by many flower-visiting insects, so they may develop other mechanisms to avoid being recognized their prey. Our study

showed that flower-visiting insects did not distinguish between artificial spiders (crypsis absent) and real spiders with low ability for crypsis (*Misumenops* spp.). Hymenoptera and Lepidoptera had similar ability in recognizing and avoiding real and artificial predators. Our observations show that 80% of these less cryptic predators foraged among the petals, or behind them, possibly a compensatory behavior for the lack of crypsis. These results highlight the importance of crypsis in crab spiders; less cryptic spider seem to be doomed to forage in less suitable sites if compared to those cryptic spiders (e.g., *Thomisus*, *Misumena*), which can forage upon flowers and thus can access better foraging sites.

Key-words: pollinators behavior, predation risk, crypsis, non-consumptive effects, artificial spiders

Introdução

Os efeitos da predação nas interações bióticas têm sido intensamente debatidos. Entretanto, apenas recentemente tem-se dado maior atenção nos efeitos não-letais dos predadores (Lima 1998, Werner & Peacor 2003, Preisser et al. 2003), ou seja, a capacidade de predadores em provocar respostas comportamentais nas presas, resultando em efeitos indiretos para demais níveis tróficos da comunidade (Schmitz et al. 1997, Lima 1998, Gonçalves-Souza et al. 2008). Aranhas da família Thomisidae são predadores comuns em flores, conhecidas por caçar insetos por emboscada, usando para isso suas pernas anteriores de formato raptorial (Morse 2007). Estas aranhas possuem estratégia de caça do tipo senta-e-espera, sendo que muitas espécies podem alterar sua coloração corporal para se combinar com sítio a qual se encontram, tornando-se assim mais crípticas (Chittka 2001, Heilling et al. 2001, Théry & Casas 2003, Morse 2007).

A cripsia classicamente tem sido vista como uma vantagem aos organismos que a possuem. Recentemente tem sido intensamente debatida a importância da cripticidade em aranhas tomisídeos e a relação desta com a capacidade de reconhecimento por insetos visitantes florais (Ings & Chittka 2008, Ings & Chittka 2009, Brechbühl et al. 2010a,b, Romero et al. 2011). Enquanto alguns estudos sugerem que a cripsia não favorece o predador por meio do decréscimo na capacidade de reconhecimento de presas (i.e. visitantes florais) (Brechbühl et al. 2010b, Defrize et al. 2010), outros tem sugerido que predadores crípticos ao seu local de forrageio podem i) ser imperceptíveis tanto para suas presas (Heiling et al. 2005, Théry & Casas 2001) quanto aos seus predadores (e.g. aves) (Théry & Casas 2001), ii) alterar o tempo de inspeção dos visitantes florais diante de sítios com risco de predação em potencial (Ings & Chittka 2008), ou mesmo iii) serem mais atrativos à suas presa devido ao contraste com o sítio ao qual se encontram (i.e. flores), devido a emissão de UV (Heiling et al. 2003). Esta variação na resposta dos visitantes florais diante do predador foi, aparentemente, devido a variações espécie-específicas das aranhas tomisídeos. Por exemplo, apesar da aranha *Thomisus onustus* (Théry & Casas 2001) ser menos perceptível às suas presas e predadores, a espécie *Thomisus spectabilis* torna-se mais visível a abelhas, por reflexão de UV, porém, tornando a flor a qual se encontra mais atrativa e, portanto, mais visitada (Heiling et al. 2003). Em um estudo meta-analítico, Romero et al. (2011) mostraram que visitantes florais reconhecem e evitam mais intensamente aranhas artificiais que aranhas reais, não ocorrendo diferença no grau de reconhecimento entre aranhas vivas e aranhas mortas, indicando assim, que a cripsia poderia diminuir o grau de reconhecimento dos insetos visitantes florais. Entretanto, 93% das aranhas avaliadas nesta meta-análise incluíram *Misumena vatia*, que apresentam alto grau de cripsia (Morse 2007), apesar de alguns estudos contestarem se esta habilidade realmente favorece estes predadores na

captura de presas (Brechtbühl et al. 2010a, Defrize et al. 2010). Porém, ainda não se sabe ao certo se aranhas menos crípticas são mais facilmente reconhecidas pelos visitantes florais.

Adicionalmente, a capacidade cognitiva dos insetos em reconhecer e evitar predadores pode variar entre os táxons, sendo que, himenópteros são conhecidos por possuírem grande acuidade visual (Chittka & Thomsom 2004). Entretanto, poucos estudos investigaram a capacidade de grupos variados de insetos em reconhecer e evitar traços morfológicos do predador (revisado em Romero et al. 2011). Nosso estudo tem como objetivo investigar se grupos diferentes de insetos visitantes florais reconhecem e evitam flores com e sem o risco de predação de forma distinta, e se este grau de reconhecimento varia entre flores com aranhas tomisídeos reais e flores com modelos artificiais. Apesar de, supostamente, insetos reconhecerem e evitarem mais as flores com aranhas artificiais que aranhas reais (Romero et al. 2011), nós esperamos que, devido à baixa crípticidade aparente das espécies de tomisídeos que utilizamos no estudo, poderá não ocorrer diferenciação quanto ao grau de reconhecimento dos insetos visitantes florais em flores com aranhas reais e artificiais. Adicionalmente, registramos a frequência das formas de forrageamento das espécies de aranhas utilizadas no estudo em flores de *R. rosifolius*. O baixo nível de crípsia destas aranhas pode resultar em alterações nas estratégias de forrageio destes predadores, afim de, compensar a falta de camuflagem.

Material e Métodos

O estudo foi desenvolvido na Reserva Biológica da Serra do Japi, situada próximo ao município de Jundiaí, sudeste do Brasil (700 e 1300 m), durante os meses de março e abril de 2010. Foi utilizada no estudo a planta arbustiva *Rubus rosifolius*

(Rosaceae), uma espécie distribuída em uma variedade de habitats tropicais, bem comum na área de estudo. A espécie possui altura que pode variar entre 1,0–2,0 metros; possui folhas compostas pinadas, com 5 a 7 folíolos membranáceos, cada galho pode ter de 1 a 4 flores produzidas durante o ano, as quais são polinizadas por insetos (Lorenzi et al. 2006, Gonçalves-Souza et al. 2008). As flores são hermafroditas, brancas, com diâmetro variando de 1,8-2,0 centímetros e possuem cinco pétalas. Seus frutos são uma importante fonte de alimento para uma variedade de aves e mamíferos frugívoros (e.g., *Penelope* sp.; PAP Antiqueira, *observações pessoais*). As espécies de tomisídeos, *Misumenops argenteus* Mello-Leitão, 1929 (Thomisidae) e *Misumenops callinurus* Mello-Leitão 1929, são aranhas comuns da área de estudo, sendo encontradas em diversas espécies de plantas, incluindo *R. rosifolius* (Romero & Vasconcelos-Neto 2004, Gonçalves-Souza et al. 2008, PAP Antiqueira *observações pessoais*). O tomisídeo *M. argenteus* é a espécie mais comumente encontrada, sendo que, na espécie vegetal *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae) esta aranha exerce um controle *Top-Down* dos herbívoros, afetando positivamente a aptidão da planta (Romero & Vasconcelos-Neto 2004). Aparentemente, ambas as espécies são relativamente menos crípticas que outros membros da família Thomisidae (e.g. *Misumena vatia*), não ajustando a coloração corporal ao sítio a qual se encontram (PAP, Antiqueira *observações pessoais*). Para investigar se insetos visitantes florais reconhecem e evitam mais efetivamente aranhas reais que modelos não crípticos, foi desenvolvido um experimento em campo, aleatorizado em blocos. Cada bloco experimental (n = 10 blocos) consistiu de três flores, cada uma aleatoriamente designada para receber um dos seguintes tratamentos: (1) Controle; (2) Modelos de aranhas tomisídeos artificiais; (3) Tomisídeos reais mortos. Modelos de aranhas foram construídos com o objetivo de simular aranhas Thomisidae nas áreas de estudo. O prossoma e o opistossoma das aranhas artificiais

foram feitas a mão usando resina epoxy, com dois grampos de metal abertos fixados na base do prossoma para simular suas quatro pernas anteriores as quais são mais conspícuas. Os modelos foram inteiramente pintados com tinta acrílica de coloração parda (Acrilex, São Bernardo do Campo, São Paulo) para simular a coloração amarronzada do corpo de aranhas Thomisidae de várias espécies (e.g., *Misumenops argenteus*), seguindo a metodologia de Gonçalves-Souza et al. (2008). Para o terceiro tratamento foram coletados vários indivíduos de *Misumenops argenteus* Mello-Leitão, 1929 (Thomisidae) e *Misumenops callinurus* Mello-Leitão 1929 e mortos em gelo para evitar possíveis odores que pudesse influenciar nas visitas dos insetos polinizadores (Galen & Kevan 1983, Wells & Wells 1985).

As aranhas foram inseridas apenas nas pétalas das flores para simular o modo de forrageio de Thomisidae. Assim, o acesso às flores pelos visitantes florais não foi afetado. Para minimizar o efeito da disponibilidade de recursos selecionamos apenas flores novas, recém abertas, para o experimento. Cada planta recebeu todos os tratamentos simultaneamente e todas as flores de cada bloco tiveram no mínimo 30 cm de distância para minimizar dependência dos dados. As flores experimentais foram observadas a uma distância de no mínimo 2 m para evitar qualquer influência do observador no comportamento dos insetos visitantes. As flores de cada bloco experimental foram observadas simultaneamente em quatro seções de 40 min cada, com intervalos de 10 min entre as seções, totalizando 160 min de observações por bloco. O número de visitas, bem como o número de fugas nas flores, efetuadas pelos visitantes, foram registrados em cada seção, mas posteriormente foram agrupados para as análises estatísticas. Foi definido o termo “visita” quando o inseto pousou na flor ou permaneceu nesta por no mínimo 2 segundos, e “fuga” quando o inseto voou em direção a flor, mas

ao invés de pousar ele se esquivou e foi em direção a outra flor no local mais próximo ou foi embora.

Para verificar se as espécies de aranhas utilizadas no estudo (i.e. *M. argenteus* e *M. callinurus*), aparentemente pouco crípticas, possuem estratégias de forrageamento que as permitam diminuir o grau de exposição aos visitantes florais, registramos o modo como estas se apresentavam nas flores de *Rubus rosifolius* (i.e. atrás das pétalas ou expostas) e a frequência da ocorrência de cada um destes (Fig 1).

Análises estatísticas

Os dados referentes a visita e fuga foram analisados utilizando modelos lineares mistos (LME) após transformações em log quando necessário (para distribuições não normais) (Pinheiro & Bates 2000, Zuur et al. 2009); blocos tiveram efeito aleatório e os tratamentos efeito fixo. Para controlar a violação de homogeneidade, foi utilizada a função `varIdent` que permite modelar variações diferentes para cada nível de um fator e pode ser usado para ajustar o modelo heterocedástico para os dados (Pinheiro & Bates 2000, Zuur et al. 2009). Posteriormente foi realizada ANOVA para verificar a significância dos termos de efeito fixo do modelo (i.e. Tratamentos). Para comparações entre tratamentos foi realizado teste *post hoc* de Tukey (Pinheiro & Bates 2000). As análises foram realizadas em ambiente e linguagem R versão 2.10.1 através da função `lme()` no pacote `nlme` (R Development Core Team, 2009).

Resultados

Efeitos das aranhas reais e artificiais em comportamento de visitantes florais

Durante o período de observação foram registradas 40 morfoespécies de insetos visitantes florais, das quais 47,5% foram de himenópteros (19 morfoespécies), 42,5% de lepidópteros (17 morfoespécies) e 10% de dípteros (4 morfoespécies) (ver apêndice). Devido à baixa ocorrência de dípteros não foi possível analisar o comportamento deste grupo separadamente.

Houve maior visitação de insetos nas flores controle do que em flores com aranhas reais ou artificiais para todos os grupos de insetos visitantes florais (Total: $F_{2,18}=22,76$, $P<0,001$; Hym: $F_{2,18}=10,53$, $P<0,001$; Lep: $F_{2,18}=4,93$ $P=0,019$). O número de visitas totais foi cerca de três vezes maior na flor do tratamento controle em relação à flor com aranha artificial e cerca de quatro vezes maior comparado às flores com aranhas reais. A visitação tanto de himenópteros quanto de lepidópteros foi cerca de três vezes maior em flores sem aranhas em relação a flores com aranhas artificiais e cerca de duas vezes maior em comparação a flores com aranhas reais, sendo este efeito pouco significativo para lepidópteros. Entretanto, a visitação em todos os grupos foi indiferente entre aranhas reais e artificiais, mostrando que os visitantes florais não distinguiram estes dois tratamentos em relação ao reconhecimento visual (Fig. 2A).

O comportamento de fuga dos insetos foi menor no tratamento controle comparado aos demais tratamentos para todos os grupos (Total: $F_{2,18}=32,45$, $P<0,001$; Hym: $F_{2,18}=26,90$, $P<0,001$; Lep: $F_{2,18}=14,15$ $P<0,001$; Tabela 1, Fig. 2B). A evitação total na flor controle foi cerca de cinco vezes menor comparado a flores com aranha artificial e cerca de quatro vezes menor em relação à aranha real, sendo que, entre os tratamentos com aranhas reais e aranhas artificiais o número de fugas apresentou-se indiferente. A diferença no comportamento de fuga entre aranhas artificiais e aranhas reais em relação à flor sem o predador foi de cerca de cinco e quatro vezes menor, respectivamente, para himenópteros e cerca de 4,5 e três vezes menor, respectivamente,

para lepidópteros. Assim como no comportamento de visita  o, todos os grupos de insetos visitantes florais n o distinguiram aranhas reais dos modelos artificiais quanto   evita  o (Fig. 2B). Dessa forma, tomis deos reais e artificiais exerceram a mesma resposta comportamental tanto no reconhecimento, quanto na evita  o dos visitantes florais.

Comportamento de forrageamento de Misumenops spp.

Foram observadas no total 20 aranhas das esp cies *M. argenteus* e *M. callinurus*, forrageando em flores de *R. rosifolius*, em que 14 delas forrageavam atr s das p talas ou entre as p talas (Fig. 1), e apenas seis estavam sobre a flor (i.e. mais expostas). Al m disso, as aranhas que foram vistas com presas (n=4), todas da esp cie *M. argenteus*, estavam embaixo da flor, possivelmente para evitar a visualiza  o de poss veis predadores enquanto se alimentavam.

Discuss o

Os resultados aqui apresentados fornecem evid ncias de que predadores aparentemente com baixa cripsia (e.g. *M. argenteus* e *M. callinurus*) s o reconhecidos e evitados por insetos visitantes florais. Recentemente, tem sido intensamente debatido se predadores cr pticos s o menos reconhecidos por polinizadores (Chittka 2001, Romero et al. 2011) ou se o efeito da cripsia   insignificante neste contexto (Brechtb hl et al. 2010a,b, Defrize et al. 2010). Romero et al. (2011) atrav s de uma meta-an lise sobre o efeito do risco de preda  o sobre o comportamento de polinizadores, mostraram que aranhas reais s o menos reconhecidas e evitadas que aranhas artificiais ou mortas, sendo que estas n o apresentam diferen as significantes entre si quanto   respostas

comportamentais exercidas pelos visitantes florais. Nossos resultados, entretanto, mostram que aranhas reais e artificiais são similarmente reconhecidas e evitadas por insetos polinizadores. Uma possível explicação seria que a grande maioria dos estudos utilizados por Romero et al. utilizaram a aranha *Misumena vatia*, que apresentam certo grau de cripticidade (Morse 2007), apesar de contestações a respeito da importância da cripsia nesta espécie (Defrize et al. 2010). Já as aranhas utilizadas no nosso estudo são do gênero *Misumenops* que aparentemente são pouco crípticas e dessa forma mais conspicuas aos visitantes florais. As duas espécies utilizadas em nosso estudo (i.e. *Misumenops argenteus* e *Misumenops callinurus*) apresentam adaptações comportamentais que são possíveis indicadores da baixa cripticidade destes predadores, já que comumente se escondem entre as pétalas ou até mesmo embaixo destas durante o forrageio (80%), possivelmente a fim de se tornarem menos visíveis a polinizadores (Fig. 1) e predadores, podendo ser esta uma forma de compensar a falta de camuflagem. Esta variação nas respostas comportamentais dos polinizadores diante de predadores com diferentes níveis de cripsia, em que predadores crípticos são menos reconhecidos, podendo assim ter maior sucesso na captura de visitantes florais em relação àqueles não crípticos, sugere uma possível vantagem em favor da cripsia. Apesar disso, alguns estudos não encontraram relação entre cripsia e sucesso de captura de presas (Brechtbühl et al. 2010a, Defrize et al. 2010), e sugeriram que a evolução da cripsia estaria possivelmente relacionada à proteção contra radiação, já que tomisídeos permanecem durante longos períodos expostos à radiação solar (i.e estratégia senta-e-espera), e esta variação na coloração serviria como uma estratégia de proteção (Théry & Casas 2009, Brechtbühl et al. 2010a). Porém, os estudos também afirmam que esta hipótese não deve ser analisada de forma isolada, já que a própria escolha do sítio de forrageamento por aranhas tomisídeos está ligada à combinação da flor com a coloração corporal do

predador (Heiling et al. 2005). Entretanto, é possível que a pressão evolutiva em direção à cripticidade em tomisídeos esteja também ligada às interações predador-presa, devido ao maior reconhecimento das presas diante dos predadores não crípticos quando comparado aos que possuem esta habilidade (Théry & Casas 2001, Heiling et al. 2005, Ings & Chittka 2008). Adicionalmente, mesmo que alguns grupos de insetos visitantes florais reconheçam e evitem estas aranhas independente de combinações mais ou menos crípticas (Brechtbühl et al. 2010a, Defrize et al. 2010), outros grupos de polinizadores são incapazes de fazê-lo, e assim mais facilmente capturados. Dessa maneira, considerando a baixa taxa de captura de presas dos tomisídeos (Morse 2007, Brechtbühl et al. 2010a), mesmo com variações nos graus de reconhecimento por parte dos visitantes florais, estes efeitos podem ser fortes o suficientes para favorecerem evolutivamente predadores crípticos e assim a cripsia de forma geral.

Adicionalmente, nossos resultados mostram que diferentes grupos de insetos visitantes florais reconhecem e evitam flores com risco potencial de predação através de traços morfológicos do predador. Similarmente, outros estudos recentemente têm mostrado que polinizadores podem reconhecer e evitar sítios com risco de predação através da morfologia do predador (Dukas 2001, Morse 2007, Gonçalves-Souza et al. 2008, Ings & Chittka 2009, Brechtbühl et al. 2010a,b, Romero et al. 2011). Além dos visitantes totais, himenópteros e lepidópteros mostraram capacidade em reconhecer e evitar traços morfológicos do predador de forma semelhante. Entretanto, a visitação de lepidópteros em flores sem aranhas quando comparada a flores com aranhas reais foi apenas levemente significativa. Himenópteros são conhecidos por sua alta capacidade cognitiva, sendo que, estudos recentes mostraram tanto a capacidade de aprendizagem e memorização de abelhas, que podem reconhecer e evitar sítios de forrageamento onde sofreram ataques malsucedidos de predadores (Ings & Chittka 2009), além de uma

comunicação entre membros da colônia diante de sítios com risco em potencial, propiciando assim um beneficiamento social (Abbott & Dukas 2009). Já a capacidade cognitiva de lepidópteros é pouco conhecida. Nosso estudo mostrou que lepidópteros podem reconhecer e evitar sítios com a presença do predador de forma semelhante a himenópteros. Entretanto, contrapondo nossos resultados, Gonçalves-Souza et al. (2008) observaram, também em *Rubus rosifolius*, que evitação dos insetos desta ordem foi indiferente comparando-se flores com e sem aranhas, que segundo os autores deveu-se à grande abundância de lepidópteros da subfamília Ithomiinae, que são impalatáveis para várias espécies de aranhas. No nosso estudo, entretanto, houve baixa ocorrência de indivíduos desta subfamília (ver apêndice). Ainda sobre a capacidade de reconhecimento visual de lepidópteros, Sendoya et al. (2009) em um estudo envolvendo a borboleta *Eunica bechina* e sua planta hospedeira *Caryocar brasiliense* observou que os lepidópteros utilizaram o tamanho e forma de formigas que defendem a planta hospedeira como sinais visuais para evitarem ovipor em sítios com maiores riscos em potencial. Dessa forma sugerimos que mais estudos explorem a capacidade cognitiva dos insetos visitantes florais em resposta a riscos de predação em nível de comunidade, explorando principalmente os grupos menos estudados, como lepidópteros, dípteros e coleópteros.

Concluimos que a capacidade de reconhecimento e evitação de insetos visitantes florais dependem da espécie de predador em questão e do grau de cripticidade apresentado por ele, ou seja, aparentemente predadores menos crípticos são mais facilmente reconhecidos e evitados por polinizadores em relação a predadores que são capazes de combinar a coloração corporal ao do local ao qual estão forrageando (Théry & Casas 2003, Romero et al 2011). Além disso, esta capacidade de reconhecimento não está restrita a um táxon específico de visitantes florais, visto que não só himenópteros,

mas também lepidópteros tanto reconheceram quanto evitaram traços morfológicos do predador.

Apêndice

Lista das morfoespécies de insetos visitantes florais ocorrentes em *Rubus rosifolius* durante a duração do experimento

Ordem	Morfoespécie
Hymenoptera	<i>Agelaia vicina</i>
	<i>Apis mellifera</i>
	<i>Bombus brasiliensis</i>
	<i>Bombus</i> sp.
	Halictidae sp.
	Halictidae sp.2
	Hymenoptera sp.1
	Hymenoptera sp.2
	Hymenoptera sp.3
	Hymenoptera sp.4
	Hymenoptera sp.5
	Hymenoptera sp.6
	Hymenoptera sp.7
	Hymenoptera sp.8
	<i>Melipona</i> sp.
	<i>Pachymenes</i> sp.
	<i>Polybia (Myrapetra) fastidiosus</i>
	Sphecidae sp.
	<i>Trigona</i> sp.
Lepidoptera	<i>Aeria olena</i>
	<i>Appias drusilla</i>
	<i>Autochton zarex</i>
	<i>Hamadryas epinume</i>
	Lepidoptera sp.1
	Lepidoptera sp.2
	Lepidoptera sp.3
	Lepidoptera sp.4
	Lepidoptera sp.5
	Lepidoptera sp.6
	Lepidoptera sp.7
	Lepidoptera sp.8
	Lepidoptera sp.9
	<i>Phyciodes claudina</i>
	<i>Thecla</i> sp.
	<i>Urbanus chalco</i>

Apêndice - ... continuação

Ordem	Morfoespécie
Diptera	Syrphidae sp.1 Syrphidae sp.2 Diptera sp.1 Diptera sp.2

Agradecimentos

Nós agradecemos Yuri Campanholo Grandinete e Prof. Dr. André Victor Lucci Freitas pela identificação dos himenópteros e lepidópteros, respectivamente, a Aline Monteiro Marques e Carla Monteiro Marques pela ajuda na montagem dos modelos artificiais de aranhas, a Eduardo R. Pereira pela foto real de *Misumenops argenteus* forrageando em *Rubus rosifolius* e a Raduan Soleman pela arte gráfica da figura baseada na foto. PAP Antikeira foi bolsista de mestrado da FAPESP (Proc. No. 2009/11874-6). GQ Romero é bolsista de produtividade do CNPq. Este estudo foi financiado pela FAPESP.

Literatura citada

- Abbott KR, Dukas R. (2009). Honeybees consider flower danger in their waggle dance. Anim. Behav. 78, 633 – 635.
- Brechbühl R, Casas J, Bacher S. (2010a). Ineffective crypsis in a crab spider: a prey community perspective. Proc. Roy. Soc. Lond. B. 277: 739–746.
- Brechbühl R, Kropf C, Bacher S. (2010b). Impact of flower dwelling crab spiders on plant pollinator mutualisms. Basic Appl. Ecol. 11, 76 – 82.

- Chittka L. (2001). Camouflage of predatory crab spiders on flowers and the colour perception of bees (Araneae:Thomisidae/Hymenoptera: Apidae). *Entomol. Gen.* 25, 181 – 187.
- Chittka L, Thomson JD. (2004). *Cognitive ecology of pollination: animal behaviour and floral evolution* Cambridge University Press, Cambridge, UK.344 p.
- Defrize J, Théry M, Casas J. (2010). Background colour matching by a crab spider in the field: a community sensory ecology perspective. *J Exp Biol.* 213: 1425–1435.
- Dukas R. (2001). Effects of perceived danger on flower choice by bees. *Ecol. Lett.* 4, 327 – 333.
- Galen C, Kevan PG. (1983). Bumblebee foraging and floral scent dimorphism: *Bombus kirbyellus* Curtis (Hymenoptera: Apidae) and *Polemonium viscosum* Nutt. (Polemoniaceae). *Can J Zool* 61:1207–1213.
- Gonçalves-Souza T, Omena PM, Souza JC, Romero GQ. (2008). Trait-mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness. *Ecology* 89: 2407–2413.
- Heiling AM, Herberstein ME, Chittka L. (2003). Crab-spider s manipulate flower signals. *Nature* 421, 334.
- Heiling AM, Chittka L, Cheng K, Herberstein ME. (2005). Colouration in crab spiders: substrate choice and prey attraction. *J. Exp. Biol.* 208 , 1785 – 1792.
- Ings TC, Chittka L. (2008). Speed–accuracy tradeoffs and false alarms in bee responses to cryptic predators. *Curr. Biol.* 18, 1520 – 1524.
- Ings TC, Chittka L. (2009). Predator crypsis enhances behaviourally mediated indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 276: 2031–2036.

- Lima SL (1998) Nonlethal effects in the ecology of predator-prey interactions. *BioScience* 48: 25–34.
- Lorenzi H, Bacher L, Larceda M, Sartori S. (2006). *Frutas Brasileiras e Exóticas Cultivadas*. Ed. Plantarum. 640p.
- Morse DH. (2007). *Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts. 377p.
- Pinheiro JC, Bates DM. (2000). *Mixed-Effects Models in S and S-PLUS*. Springer. 528p.
- Preisser EL, Bolnick DI, Benard MF (2005) Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator–prey interactions. *Ecology* 86: 501–509.
- R Development Core Team (2009). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-90005107-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Romero GQ, Vasconcelos-Neto, J. (2004). Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology* 85, 446-457.
- Romero GQ, Antigueira PAP, Koricheva J. (2011). A Meta-Analysis of Predation Risk Effects on Pollinator Behaviour. *PLoS ONE* 6(6): e20689. doi:10.1371/journal.pone.0020689.
- Schmitz O, Beckerman A, O’Brien M. (1997). Behaviorally mediated trophic cascades, effects of predation risk on food web interactions. *Ecology* 78, 1388-1399.
- Sendoya, S.F., Freitas, A.V.L. & Oliveira, P.S. 2009. Egg-Laying Butterflies Distinguish Predaceous Ants by Sight. *The American Naturalist* 174:34-140.
- Théry M, Casas J. (2002). Predator and prey views of spider camouflage. *Nature*

415,133.

Théry M., Casas J. (2009). The multiple disguises of spiders: web colour and decorations, body colour and movement. *Phil. Trans. R. Soc. B* 364 , 471 – 480

Wells PH, Wells H. (1985). Ethological isolation of plants 2. Odour selection by honeybees. *J Apicult Res* 24:86–92.

Werner EE, Peacor SD (2003) A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities. *Ecology* 84: 1083–1100.

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, Saveliev AA, Smith GM. (2009). *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. 1st Edition. Springer. XXII, 574p.

Tabelas e Figuras

Tabela 1 - ANOVA para avaliar a significância dos efeitos fixos (i.e Tratamentos) nos modelos lineares de efeitos mistos (LME) comparando os tratamentos, aranhas reais, aranhas artificiais e controle no comportamento de visita e fuga dos insetos visitantes florais totais, bem como himenópteros e lepidópteros.

Variação entre Tratamentos	numGL	denGL	F	P
Visita Total	2	18	22,768	<0,001
Visita Hymenoptera	2	18	10,529	<0,001
Visita Lepidoptera	2	18	4,931	0.019
Fuga Total	2	18	32,456	<0,001
Fuga Hymenoptera	2	18	26,907	<0,001
Fuga Lepidoptera	2	18	14,148	<0,001

Legenda das Figuras

Fig. 1. Desenho esquemático mostrando a estratégia de forrageio da aranha tomisídeos *Misumenopsis argenteus* em flor de *Rubus rosifolius* (Rosaceae). A aranha se posiciona atrás da pétala, possivelmente para se tornar menos evidente à abelha *Trigona* sp. que está visitando a flor. Este tipo de comportamento foi o mais comumente registrado nas observações de campo. Imagem: Soleman, R. Baseado em foto real: Pereira, E.R

Fig. 2. Número de (A) Visitas e (B) Fugas/160 min de insetos visitantes florais totais, bem como Hymenoptera e Lepidoptera sobre as flores controle, e as que receberam aranhas reais e artificiais. Letras diferentes sobre as barras significam diferença estatística (Teste *post hoc* de Tukey $p < 0,005$) (N=10). Barra de erros representam $\pm EP$. Definição de “Fuga” em material e métodos.



Fig. 1

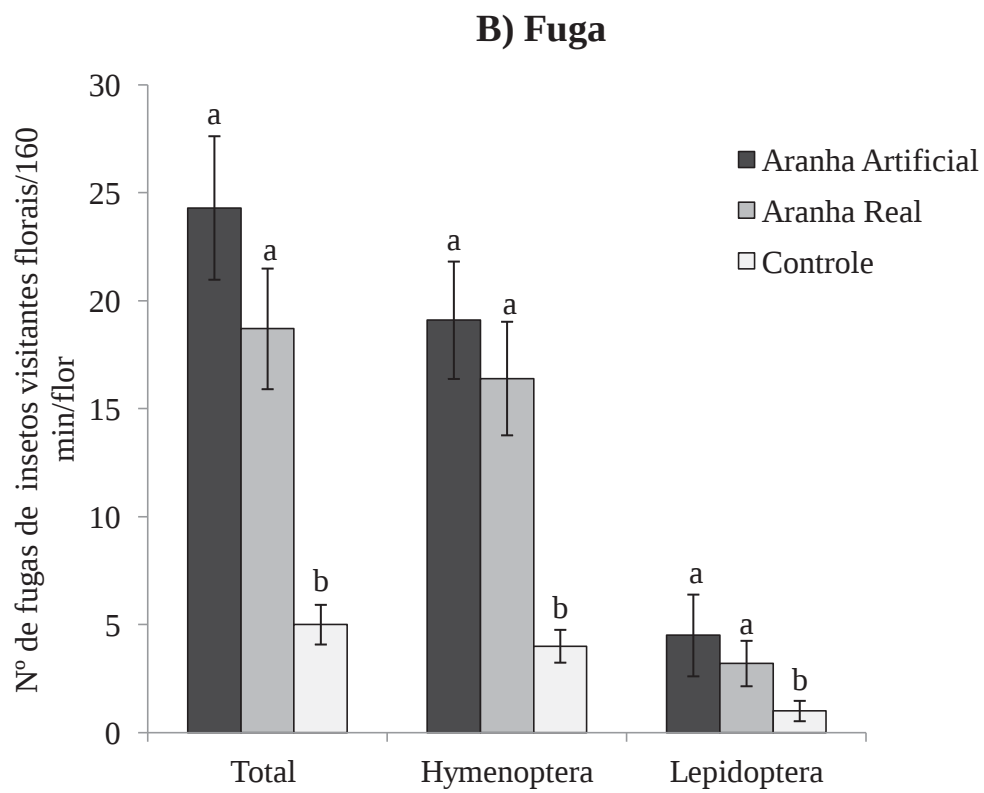
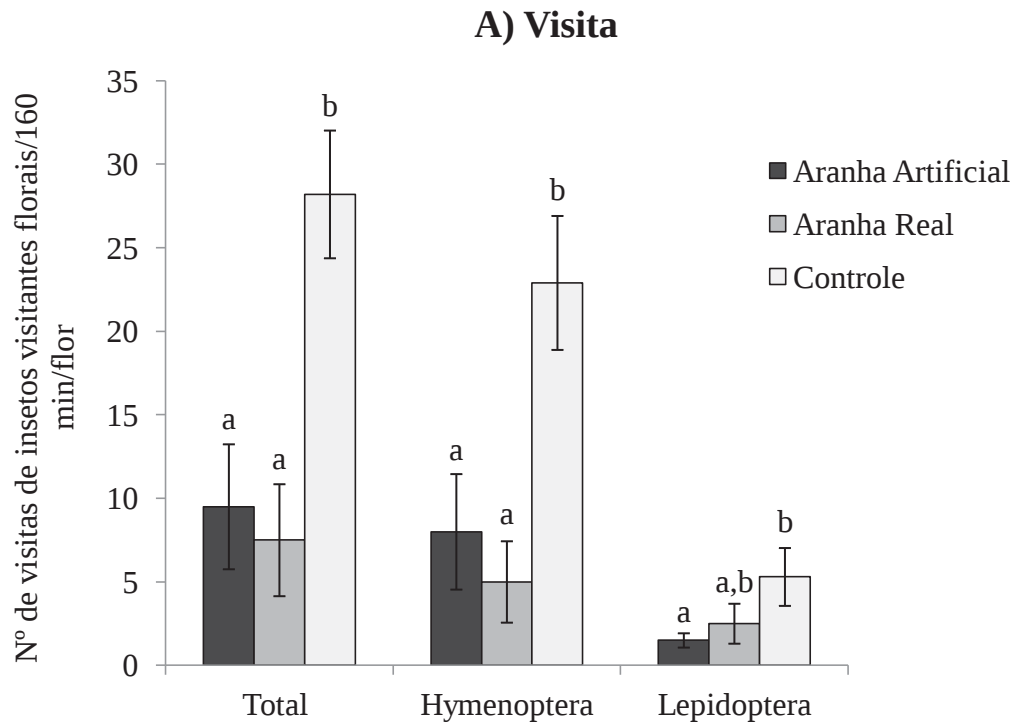


Fig. 2

Neste estudo, nós experimentalmente investigamos os efeitos indiretos de herbívoros florais (i.e. assimetria) e foliares, bem como do risco de predação por aranhas tomisídeos no comportamento de polinizadores e nos componentes de aptidão de *Rubus rosifolius* (Rosaceae) (Capítulo 1). Além disso, analisamos os efeitos de predadores pouco crípticos sobre o comportamento de reconhecimento e evitação de diferentes grupos de insetos visitantes florais, investigando se este grau de conhecimento varia entre flores com aranhas tomisídeos reais (não-crípticos) e flores com modelos artificiais. As espécies de aranhas utilizadas foram *Misumenops argenteus* e *M. callinurus*. Adicionalmente, registramos a frequência das formas de forrageamento destas espécies de tomisídeos em flores de *R. rosifolius* (Capítulo 2).

Os principais resultados e conclusões do nosso estudo foram:

- 1) O risco potencial de predação em flores (i.e. efeitos indiretos mediados por traços do predador) e danos foliares afetam o comportamento de polinizadores, podendo se estender até a planta através de efeitos indiretos (i.e. *Top-Down*), decrescendo sua aptidão.
- 2) Himenópteros foram os que melhor reconheceram e evitaram os traços morfológicos do predador, as flores assimétricas e flores provenientes de plantas que sofreram dano foliar.
- 3) Aparentemente, os efeitos do predador são mais intensos do que de herbivoria floral (i.e. assimetria) e foliar.
- 4) O efeito do risco de predação sobre a evitação de insetos polinizadores é amortecido em flores provenientes de plantas que sofreram danos foliares, já que não se somam aos efeitos do dano foliar. Assim, apesar dos eventos de

herbivoria foliar serem comuns na natureza, aparentemente seu efeito não age de forma aditiva ao do predador quando estes ocorrem juntos na flor

- 5) Aranhas tomisídeos pouco crípticas em relação ao seu local de forrageio (i.e. flores) (*Misumenops*) parecem forragear mais comumente em sítios menos adequados se comparadas às aranhas mais crípticas (e.g., *Thomisus*, *Misumena*), as quais podem forragear na região superior da flor, tendo assim, acesso a melhores sítios de forrageamento.
- 6) A capacidade de reconhecimento e evitação de insetos visitantes florais dependem da espécie de predador em questão e do grau de cripticidade apresentado por ele, sendo que, predadores menos crípticos são mais facilmente reconhecidos e evitados por polinizadores em relação a predadores que são capazes de combinar a coloração corporal ao do local ao qual estão forrageando.
- 7) A capacidade de reconhecimento dos insetos que visitam flores não está restrita a um táxon específico de visitantes, visto que não só himenópteros, mas também lepidópteros tanto reconheceram quanto evitaram traços morfológicos do predador.