



Universidade Federal de Uberlândia  
Instituto de Biologia  
Programa de Pós-graduação em Ecologia,  
Conservação e Biodiversidade



A sedução eficaz: o papel das glândulas extraflorais na atração de  
aranhas como protetoras biológicas

Karoline Pádua de Oliveira Dias

Karoline Pádua de Oliveira Dias

A sedução eficaz: o papel das glândulas extraflorais na atração de aranhas como  
protetoras biológicas

Dissertação apresentada ao Instituto de Biologia da  
Universidade Federal de Uberlândia, como parte  
das exigências para obtenção do título de Mestre do  
Programa de Pós-graduação em Ecologia,  
Conservação e Biodiversidade.

Orientadora: Prof<sup>a</sup>. Dr. Vanessa Stefani Sul Moreira

Uberlândia/MG

Julho - 2023

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação (CIP) Sistema de Bibliotecas da UFU, MG, Brasil.

---

D541s  
2023      Dias, Karoline Pádua de Oliveira, 1998-  
            A sedução eficaz [recurso eletrônico]: o papel das glândulas extra florais na atração de aranhas como protetoras biológicas / Karoline Pádua de Oliveira Dias. - 2023.

Orientadora: Vanessa Stefani Sul Moreira.

Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade.

Modo de acesso: Internet.

Disponível em: <http://doi.org/10.14393/ufu.di.2023.7073> Inclui bibliografia.

Inclui ilustrações.

1. Ecologia. I. Moreira, Vanessa Stefani Sul, 1974-, (Orient.). II. Universidade Federal de Uberlândia. Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade. III. Título.

---

CDU: 574



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA**  
Coordenação do Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Conservação e  
Biodiversidade

Av. Pará, 1720, Bloco 2D, Sala 26 - Bairro Umarama, Uberlândia-MG, CEP 38405-320  
Telefone: (34) 3225-8641 - www.ppgeco.ib.ufu.br - ecologia@umarama.ufu.br



**ATA DE DEFESA - PÓS-GRADUAÇÃO**

Programa de Pós-Graduação em:	Ecologia, Conservação e Biodiversidade				
Defesa de:	Dissertação de Mestrado Acadêmico, número 333, PPGECB				
Data:	trinta e um de julho de dois mil e vinte e três	Hora de início:	14:30	Hora de encerramento:	16:36
Matrícula do Discente:	12122ECR007				
Nome do Discente:	Karoline Pádua de Oliveira Dias				
Título do Trabalho:	A sedução eficaz: o papel das glândulas extraflorais na atração de aranhas como protetoras biológicas				
Área de concentração:	Ecologia				
Linha de pesquisa:	Ecologia comportamental e evolutiva				
Projeto de Pesquisa de vinculação:	Ecologia comportamental e cuidado parental em Arachnida				

Reuniu-se por videoconferência a Banca Examinadora designada pelo Colegiado do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade assim composta pelos doutores: João Vasconcellos Neto - Unicamp; Helena Maura Torezan Silingardi - INBIO/UFU e Vanessa Stefani Sul Moreira - INBIO/UFU, orientador(a) do(a) candidato(a).

Iniciando os trabalhos o(a) presidente da mesa, Dr(a). Vanessa Stefani Sul Moreira, apresentou a Comissão Examinadora e o(a) candidato(a), agradeceu a presença do público e concedeu ao(à) Discente a palavra para a exposição do seu trabalho. A duração da apresentação do(a) Discente e o tempo de arguição e resposta foram conforme as normas do Programa.

A seguir o(a) senhor(a) presidente concedeu a palavra, pela ordem sucessivamente, aos(às) examinadores(as), que passaram a arguir o(a) candidato(a). Ultimada a arguição, que se desenvolveu dentro dos termos regimentais, a Banca, em sessão secreta, atribuiu o resultado final, considerando o(a) candidato(a):

Aprovado.

Esta defesa faz parte dos requisitos necessários à obtenção do título de Mestre.

O competente diploma será expedido após cumprimento dos demais requisitos, conforme as normas do Programa, a legislação pertinente e a regulamentação interna da UFU.

Nada mais havendo a tratar foram encerrados os trabalhos. Foi lavrada a presente ata que após lida e achada conforme foi assinada pela Banca Examinadora.



Documento assinado eletronicamente por **Vanessa Stefani Sul Moreira, Professor(a) do Magistério Superior**, em 31/07/2023, às 16:39, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **Helena Maura Torezan Silingardi, Professor(a) do Magistério Superior**, em 31/07/2023, às 16:40, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



Documento assinado eletronicamente por **João Vasconcellos Neto, Usuário Externo**, em 01/08/2023, às 12:06, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#).

---



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://www.sei.ufu.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://www.sei.ufu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **4625625** e o código CRC **B32B8DA5**.

---

*Este trabalho é dedicado aos amores da minha vida, meus pais, Elenice e José Roberto e meu esposo, Hulisses.*

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço,

a Deus por tantas bênçãos recebidas em minha vida, não sei se sou merecedora de tanto, mas sou grata por ser uma pessoa tão abençoada. Sem Ele eu não teria chegado até aqui;

aos meus pais, Elenice e José Roberto por todo amor, união, carinho e por cada gesto e palavra. Minha mãe, minha companheira fiel, que participou de todos os meus dias de coleta, você é minha maior incentivadora;

ao meu esposo, Hulisses, por ser luz na minha vida! Obrigada por iluminar meus dias com seu amor, suas conversas, risadas e conselhos;

à Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Vanessa Stefani Sul Moreira, que nunca mediu esforços para ajudar a todos, me deu apoio e ajuda em todos os momentos, obrigada por me proporcionar essa conquista. Obrigada pela sua orientação e amizade;

a todos meus familiares que ajudaram de alguma forma durante a minha trajetória, que sempre vibraram e torceram pelo meu sucesso;

Aos meus companheiros do Laboratório de História Natural e Reprodutiva de Artrópodes (LHINRA), ao meu irmão de coração, José e minha irmã, companheira de jornada, sonhos, conversas e a quem eu tenho muito carinho, Tawane.

a todos os membros da banca examinadora desta tese, Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Helena Maura Torezan-Silingardi, Prof. Dr. João Vasconcellos Neto e Prof. Dr. Alan Nilo da Costa, pela disponibilidade e contribuição na melhora da qualidade desse trabalho. E também, aos membros da banca de qualificação, que deram excelentes contribuições anteriormente.

à UFU e a todos os professores e profissionais do Programa de Pós-graduação em Ecologia, Conservação e Biodiversidade pelo apoio, oportunidade, espaço e pela estrutura oferecida;

à CAPES pela bolsa que possibilitou a produção dessa dissertação;

e ao Clube de Caça e Pesca Itororó de Uberlândia pelo espaço no qual a pesquisa foi desenvolvida.

Muito obrigada!

## ÍNDICE

<b>1. Introdução</b>	<b>9</b>
<b>2. Material e Métodos</b>	<b>12</b>
<b>2.1 Área de estudo</b>	<b>12</b>
<b>2.2. Espécie de planta</b>	<b>12</b>
<b>2.3 Desenho experimental</b>	<b>14</b>
<b>3.4 Análise de dados</b>	<b>16</b>
<b>4. Resultados</b>	<b>18</b>
<b>5. Discussão</b>	<b>24</b>
<b>6. Referencial Bibliográfico</b>	<b>29</b>



## RESUMO

As aranhas são diversas e representam importantes predadores em todos os ecossistemas terrestres, entretanto, apenas alguns estudos examinaram o seu papel nas interações aranhas-plantas. No presente estudo testamos a hipótese de que as aranhas podem atuar reduzindo a abundância de herbívoros na vegetação, e que quando estes organismos estão em associação com plantas, isso resultaria numa menor perda de área foliar e aumento do fitness (produção de flores, frutos e sementes), sendo essa relação mais intensa quando a planta disponibiliza um recurso adicional, como néctar extrafloral. Nosso estudo foi conduzido em Minas Gerais, em ambiente de cerrado *sensu stricto*, utilizando uma espécie arbustiva com nectários extraflorais, *Heteropoterys pteropetala* A. Juss. (Malpighiaceae). Registramos informações fenológicas de *H. pteropetala* durante um ano, bem como realizamos registros de insetos e aranhas presentes, em dois grupos de plantas: um grupo controle, no qual os nectários estavam ativos, e um grupo tratamento, no qual os nectários foram manipulados, se tornando inativos. Os resultados indicaram que as aranhas causaram efeitos diferentes nas plantas com e sem nectários ativos. Elas reduziram a perda de área foliar em plantas que disponibilizaram o néctar extrafloral, entretanto não alteraram a produção de frutos, botões e sementes, confirmando a nossa hipótese de proteção contra herbívoros, mas refutando a nossa hipótese de aumento do fitness. Os benefícios para as plantas foram maiores no período reprodutivo, coincidindo com o pico de abundância de aranhas. Nossos resultados indicaram que a proteção contra herbivoria por aranhas na savana tropical está relacionada ao gasto energético da planta com a produção do néctar extrafloral e o seu período reprodutivo, visto que as estruturas como botões e flores atraem possíveis presas para as aranhas e elas também utilizam o néctar como recurso nutricional.

**PALAVRAS-CHAVE:** 1. Nectários extraflorais. 2. Herbivoria; Defesa biótica; Malpighiaceae. 3. Cerrado. 4. *Heteropoterys pteropetala*. 5. Interação trófica.

## ABSTRACT

Spiders are diverse and represent important predators in all terrestrial ecosystems, however, only a few studies have examined their role in spider-plant interactions. In the present study, we tested the hypothesis that spiders can act by reducing the abundance of herbivores in vegetation, and that when these organisms are in association with plants, this would result in a lower loss of leaf area and increased fitness (production of flowers, fruits and seeds) for the producer, this relationship being more intense when the plant provides an additional resource, such as extrafloral nectar. Our study was conducted in a Savanna protected area, in cerrado sensu stricto vegetation, using the species *Heteropoterys pteropetala* A. Juss. (Malpighiaceae), a shrub with extrafloral nectaries,. We recorded phenological information of *H. pteropetala* during one year, as well as made records of insects and spiders present, in two groups of plants: a control group, in which the nectaries were active, and a treatment group, in which the nectaries were manipulated, becoming inactive. The results indicated that spiders had different effects on plants with and without active nectaries. They reduced leaf area loss in plants that provided the extrafloral nectar resource, but did not alter bud, fruit and seed production, confirming our hypothesis of protection against herbivores, but refuting our hypothesis of increased fitness. Benefits to plants were greatest during the reproductive period, coinciding with the peak of spider's abundance. Our results indicate that protection against herbivory by spiders in the tropical savanna is related to the plant's energy expenditure on extrafloral nectar production and its reproductive period, since structures such as buds and flowers attract possible prey for spiders and they also use the nutritional resource, nectar.

**KEYWORDS:** 1. Extrafloral nectary. 2. Herbivory; Biotic defense; Malpighiaceae. 3. Savanna. 4. *Heteropoterys pteropetala* . 5. Trophic interaction.

## 1 1. Introdução

2 Os artrópodes constituem o maior filo de todo o reino animal, com mais de 75% do total  
3 de espécies existentes no mundo (Marinho *et al.*, 2021). Entre os integrantes deste grupo, as  
4 aranhas representam uma significativa parcela da diversidade de artrópodes terrestres (Toti *et*  
5 *al.*, 2000). Com aproximadamente 51.168 espécies descritas, distribuídas em aproximadamente  
6 132 famílias (World Spider Catalog, 2023), as aranhas apresentam grande importância  
7 ecológica (Simó *et al.* 1994) e são importantes predadores generalistas em ecossistemas  
8 terrestres (Wise, 1993; Foelix, 1996; Breene *et al.*, 1993).

9 As aranhas estão entre os mais diversos e numerosos artrópodes encontrados associados  
10 à vegetação (Wise, 1993), por isso, compreender sua associação com plantas é importante para  
11 entender como elas podem afetar as dinâmicas e estruturas das teias alimentares. O grupo  
12 apresenta uma ampla variedade de estilos de vida e comportamentos (Foelix, 2011), são  
13 organismos conhecidos pela sua capacidade de selecionar microhabitats que melhoram sua  
14 aptidão, tais como, locais com abundância de insetos, variedades de abrigos, condições  
15 microclimáticas favoráveis, pontos de ancoragem para a captura de presas, construção de teias  
16 e oportunidades para usar diferentes métodos de forrageamento (Souza e Martins, 2004,  
17 Romero & Vasconcellos-Neto, 2006). Múltiplos estudos descobriram que a arquitetura das  
18 plantas é um importante fator de influência a diversidade da fauna associada à vegetação,  
19 especialmente entre a comunidade de artrópodes (Halaj *et al.*, 2000; Souza e Martins, 2005;  
20 Woodcock *et al.*, 2007; Ribas *et al.*, 2011). Desse modo, mesmo pequenas mudanças na  
21 arquitetura da vegetação podem ter consequências na estrutura da comunidade e na eficiência  
22 da exploração de recursos alimentares (Price *et al.*, 1980; Tews *et al.*, 2004).

23 Visto que as aranhas são importantes predadores em ecossistemas terrestres, elas podem  
24 afetar profundamente a dinâmica das comunidades de presas (Wise, 1993; Romero e  
25 Vasconcellos-Neto, 2007). Além disso, como as aranhas costumam consumir pequenos  
26 herbívoros, sua presença nas plantas pode diminuir a herbivoria nas mesmas (Romero e  
27 Vasconcellos-Neto, 2007), sendo consideradas uma opção para controle biológico em áreas  
28 cultiváveis (Brown, 2003; Whitehouse *et al.*, 2009). Apenas os sinais da presença desses  
29 aracnídeos, como teias, fezes e exúvias (restos de exoesqueletos vazios após a muda), podem  
30 alterar o comportamento de forrageamento de insetos herbívoros (Hlivkro e Rypstra, 2003).  
31 Um estudo desenvolvido por Rypstra e Buddle (2013) manipulou plantas inteiras de feijão  
32 verde (*Phaseolus vulgaris*) colocando sedas do bicho-da-seda, *Bombyx mori* (Lepidoptera,  
33 Bombycidae) ou teias de aranha da espécie *Tetragnatha elongata* (Araneae, Tetragnathidae), e

34 comparou a quantidade de herbivoria para ambos os tratamentos. A herbivoria foi menor em  
35 plantas que receberam tratamentos com teias de aranhas, intermediária em plantas tratadas com  
36 seda de bichos-da-seda e maior em plantas controle, as quais não receberam nenhum tipo de  
37 tratamento.

38 Entretanto, a relação entre aranhas e plantas não é sempre positiva, em diversos casos  
39 as aranhas consomem ou interferem com os polinizadores, reduzindo a aptidão da planta  
40 (Heiling & Herberstein, 2004). Gonçalves-Souza *et al.* (2008) mostraram que a presença de  
41 aranhas artificiais criadas para mimetizar espécies da família Thomisidae, comumente  
42 encontradas em flores, interferem diretamente no comportamento de visitação de espécies  
43 polinizadoras de *Rubus rosifolius* (Rosaceae), especialmente os visitantes da ordem  
44 Hymenoptera. Plantas que foram manipuladas recebendo modelos de aranhas, produziram 42%  
45 menos sementes e a biomassa de seus frutos foi reduzida cerca de 50% (Gonçalves-Souza *et al.*,  
46 2008). Através de outros estudos complementares, Ings e Chittka (2008, 2009) mostraram  
47 que aranhas da espécie *Misumena vatia* (Thomisidae) possuem coloração semelhante às flores  
48 de suas plantas hospedeiras e essa coloração pode aumentar o impacto de predação das aranhas  
49 em relação às abelhas nesse sistema. Os pesquisadores expuseram as abelhas a experiências de  
50 risco de predação, colocando modelos de aranhas da família Thomisidae, feitos nas cores  
51 branco e amarelo, e colocados em flores amarelas. Após serem expostas às aranhas, as abelhas  
52 foram soltas e passaram a exibir um comportamento de exclusão das flores amarelas, ainda que  
53 elas não tivessem aranhas. Desta maneira, os pesquisadores demonstraram que a coloração  
54 críptica das aranhas não impede as abelhas de reconhecer a presença do predador, o que causa  
55 evasão desses polinizadores e pode afetar negativamente o sucesso reprodutivo das plantas.  
56 Embora a maioria das aranhas sejam consideradas carnívoras obrigatórias, ou seja, que se  
57 alimentam de insetos e outros artrópodes (Wise, 1993; Foelix, 2011), alguns estudos recentes  
58 abordaram a possibilidade da vegetação também ser uma fonte direta de alimento, em outras  
59 palavras, algumas aranhas parecem ser verdadeiramente onívoras, pois, podem complementar  
60 sua dieta com néctar e até mesmo com pólen sob certas condições ambientais (Eggs & Sanders,  
61 2013; Suetsugu, *et al.*, 2014; Nahas, 2016; Nyffeler, 2016).

62 Produzido nos nectários, o néctar é uma solução rica em água, açúcares, aminoácidos,  
63 proteínas e lipídeos (Heil *et al.*, 2001; González-Teuber & Heil, 2009; Del-Claro *et al.*, 2016).  
64 Nectários extraflorais (NEFs) são estruturas produtoras de néctar e que não estão associadas à  
65 polinização, mas são encontradas em outras partes das plantas, como folhas, caules e cálices  
66 dos botões florais (Machado *et al.*, 2008, Marazzi *et al.*, 2013). Plantas com nectários

67 extraflorais são comuns no Cerrado (Oliveira & Leitão-Filho, 1987; Oliveira & Oliveira-Filho  
68 1991, Rico-Gray & Oliveira, 2007), onde esse recurso é muitas vezes utilizado como estratégia  
69 de defesa pelas plantas em associações mutualísticas com formigas e outros predadores, como  
70 as aranhas (Moura *et al.*, 2021). Nesse tipo de defesa, chamada de proteção biológica, as plantas  
71 utilizam os NEFs para atrair inimigos naturais de herbívoros (por exemplo, formigas, aranhas  
72 e vespas) que, quando presentes nas plantas, são capazes de predação, remover ou expulsá-los  
73 (Del-Claro *et al.*, 2016; Stefani *et al.*, 2015; Moura *et al.*, 2021). Dessa forma, os predadores se  
74 aproveitam do recurso e as plantas se aproveitam da proteção contra os herbívoros.

75 Taylor e Bradley (2009) mostraram a importância do néctar na alimentação das aranhas  
76 cursoriais *Cheiracanthium mildei* (Cheiracanthiidae) e *Hibana velox* (Anyphaenidae). Ao  
77 oferecer água, sacarose a 25% e 69% ou néctar de *Terminalia catappa* (Combretaceae), as  
78 aranhas que receberam néctar ou sacarose tiveram mais trocas de mudas durante o  
79 desenvolvimento e foram mais ativas no período noturno em comparação com aquelas que  
80 receberam somente água. Os açúcares adquiridos no néctar são suficientes para suprir grande  
81 parte das demandas energéticas das aranhas, desta forma, proteínas contidas nas reservas do  
82 animal, podem ser utilizadas para o crescimento e/ou nova deposição de cutícula (Dalingwater,  
83 1987).

84 Ainda que as aranhas estejam entre os artrópodes mais abundantes e diversos na  
85 vegetação, estudos acerca das suas interações com plantas são relativamente escassos, e a  
86 bibliografia de estudos que abordem de maneira integrativa as relações entre aranhas e nectários  
87 extraflorais ainda é limitada (Halaj *et al.*, 2000; Souza e Martins, 2005; Souza, 2007). Nesse  
88 contexto, o presente estudo visa observar se a presença de nectários extraflorais de *Heteropterys*  
89 *pteropetala* A. Juss. (Malpighiaceae) é ou não um fator de atração para as aranhas, e se esses  
90 animais atuam como protetores contra herbívoros. Ou seja, acreditamos que as aranhas sejam  
91 atraídas pelos nectários extraflorais e, em consequência, sua presença aumente o fitness da  
92 planta. Além disso, também objetivamos conhecer a fenologia das diferentes fases reprodutivas  
93 de *H. pteropetala* e observar a abundância de aranhas quando comparamos as plantas com e  
94 sem nectários ativos. Nossa hipótese é de que (Hipótese 1) as aranhas sejam mais abundantes  
95 em plantas com a presença dos nectários ativos, e que (Hipótese 2) a presença desse recurso  
96 atraia aranhas que atuam como uma proteção biológica para a proteção da planta, diminuindo  
97 a herbivoria foliar e aumentando a produção de frutos e sementes. Acreditamos que as aranhas  
98 possuam uma relação direta com os nectários, pois os juvenis consomem diretamente o néctar

99 (Nahas *et al.*, 2012), e também uma relação indireta, visto que essas estruturas são atrativas  
100 para possíveis presas das aranhas (Nahas, 2016).

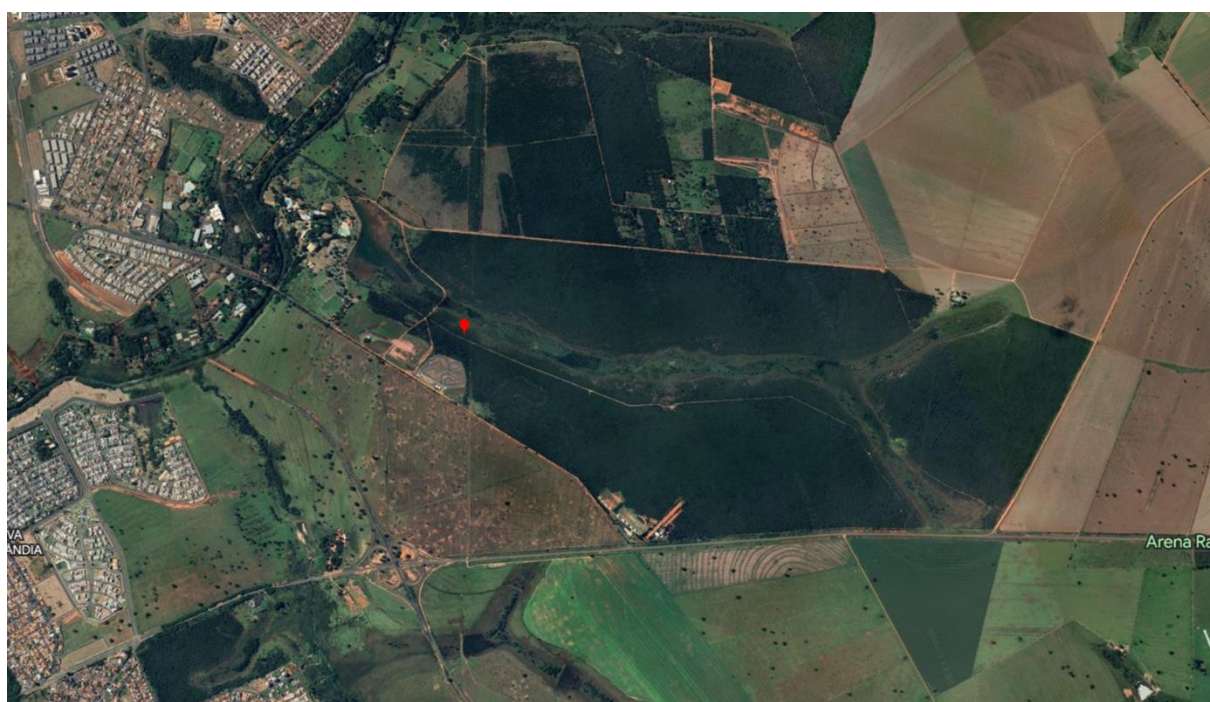
101

## 102 2. Material e Métodos

### 103 2.1 Área de estudo

104 O presente estudo foi conduzido de dezembro de 2021 até o mês de junho de 2023 no  
105 Clube Caça & Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU), localizado no município de Uberlândia,  
106 MG (Figura 1). O Clube Caça & Pesca Itororó Uberlândia situa-se a cinco quilômetros oeste  
107 do centro de Uberlândia (18°59'S, 48°18'W) e abrange uma área de 640 hectares (Bacci *et al.*,  
108 2016), onde são identificadas, duas fitofisionomias predominantes: o cerrado *sensu stricto* e o  
109 campo sujo, ambos atravessados por uma vereda e duas pequenas manchas de mata (Apolinário  
110 & Schiavini, 2002). Para caracterizar melhor a área, acrescente temperatura média anual,  
111 precipitação média anual, dizer que o inverno é frio e seco e o verão é quente e muito úmido.

112



113

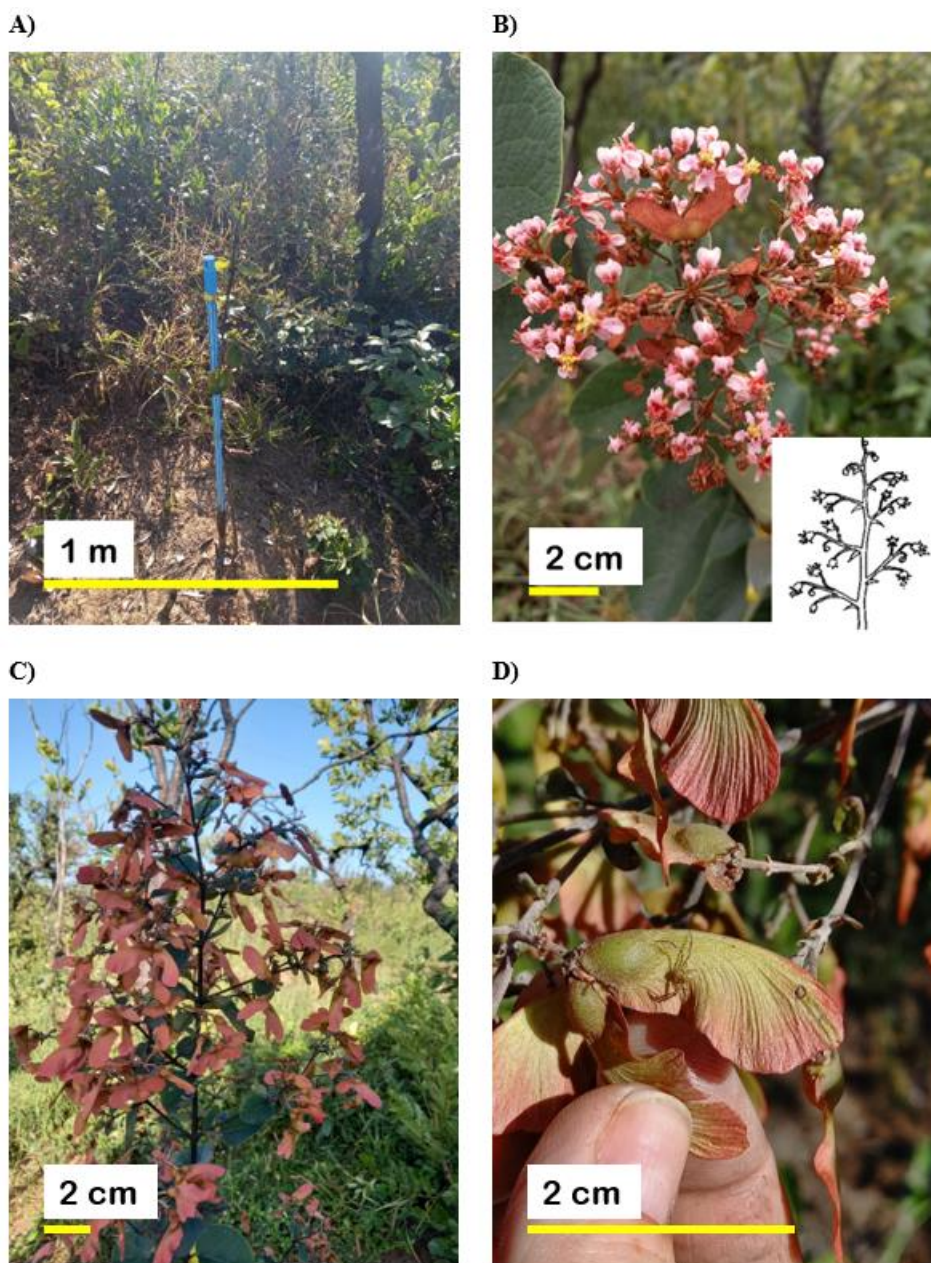
114 **Figura 1:** Imagem aérea de um fragmento de Cerrado da reserva do Clube Caça & Pesca Itororó  
115 (CCPIU) em Uberlândia/MG. O ponto marcado em vermelho indica o local de coleta dos dados  
116 de *Heteropoterys pteropetala*. (Fonte: Google Maps 2023).

117



## 118 2.2. Espécie de planta

119 O presente estudo foi conduzido com exemplares de *Heteropterys pteropetala*  
120 (Malpighiaceae), um arbusto de aproximadamente 2 metros de altura (Reu e Del-Claro, 2005).  
121 A espécie apresenta dois nectários extraflorais na base de cada folha, na base do pedicelo dos  
122 botões florais e nas brácteas das inflorescências. As inflorescências são panículas terminais,  
123 com flores róseas, zigomorfas com cinco pétalas e cinco sépalas. Na base de cada sépala, há  
124 dois elaióforos (glândulas de óleo), totalizando de 8 a 10 glândulas por flor (Torezan-Silingardi,  
125 2011). Cada flor pode gerar até três samarídeos. O samarídeo é um fruto morfologicamente  
126 adaptado à dispersão pelo vento (Barroso *et al.*, 2004) (Figura 2).



128 **Figura 2:** *Heteropoterys pteropetala* no cerrado sensu stricto do CCPIU. (A) Arbusto  
129 preparado para a condução do estudo após a retirada da vegetação rasteira circundante e fixação  
130 do espécime em um cabo, tanto o arbusto quanto o cabo receberam na base a 5 cm do solo uma  
131 resina não tóxica (Tanglefoot) para evitar a subida de animais caminantes. (B) Inflorescências  
132 de *H. pteropetala*. (C) Galho com samaróideos maduros e coloração avermelhada. (D)  
133 Samaróideo ainda verde com presença de aranha Thomisidae juvenil. (Fonte: Arquivo pessoal).

134

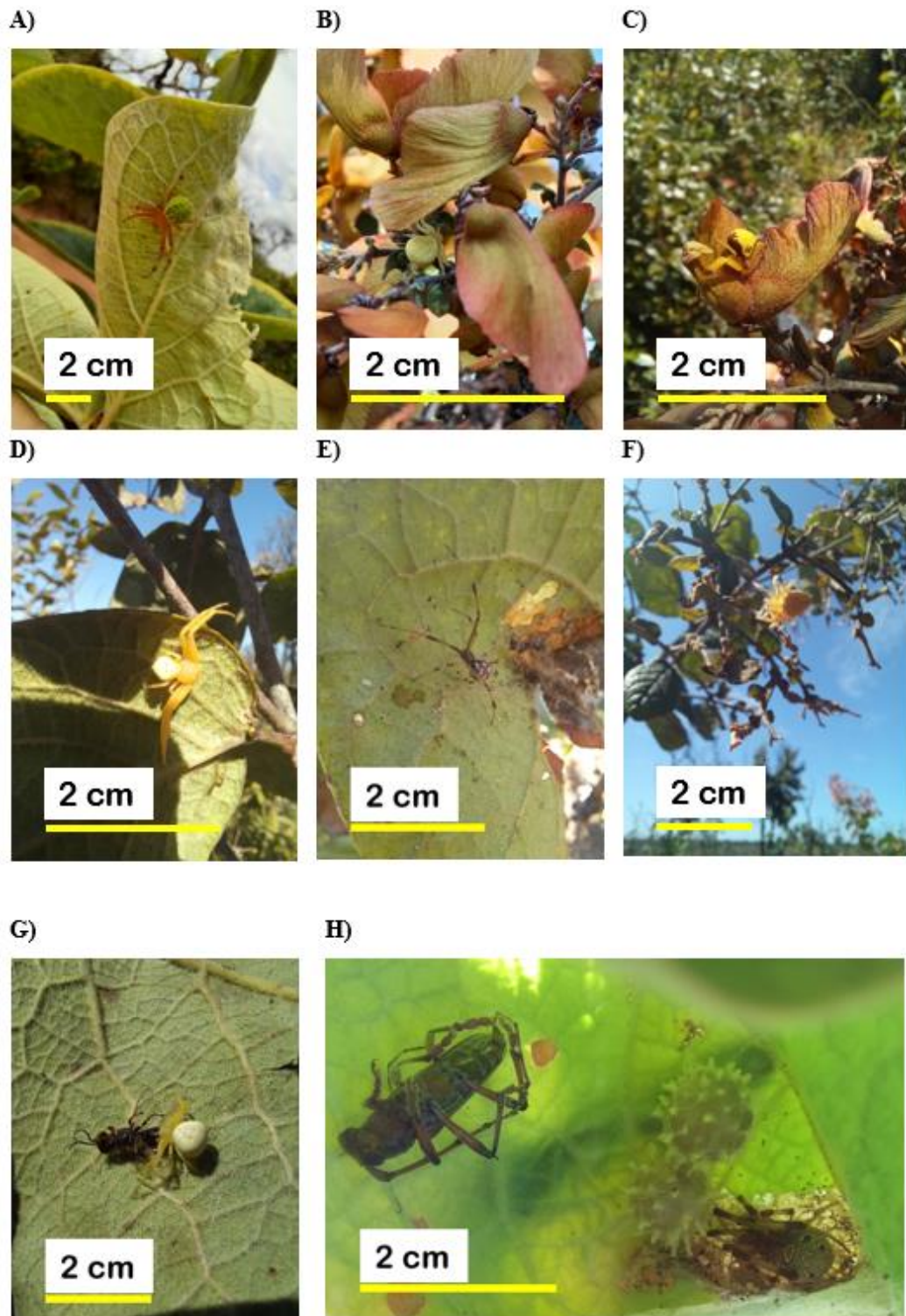
### 135 **3.2 Desenho experimental**

136 Para testar as hipóteses 1 e 3, ou seja, se a presença de néctar extrafloral afeta a  
137 comunidade de aranhas e avaliar seus impactos sobre o fitness da planta, foram realizadas duas  
138 manipulações distintas em ambiente natural: (1) Controle: espécimes de *H. pteropetala* com  
139 nectários ativos (N = 20); (2) Tratamento: espécimes de *H. pteropetala* com nectários inativos  
140 (N = 20). As plantas do grupo tratamento passaram por um processo de esmaltação em todos  
141 os nectários, desta forma, eles ficaram inativos. Para eliminar a possibilidade de que o produto  
142 levasse a uma intoxicação na planta, os espécimes do grupo controle tiveram algumas folhas,  
143 selecionadas ao longo da planta, nas quais foram aplicadas pinceladas de esmalte ao lado dos  
144 nectários, mantendo-os ativos. Na base do tronco de todas as plantas foi adicionado uma resina  
145 não tóxica (cola entomológica – Tanglefoot) para evitar que formigas tivessem acesso à planta.  
146 Retirar e impedir a chegada das formigas nas plantas experimentais foi importante, pois  
147 segundo Lange *et al.* (2021) pode haver um efeito espacial negativo da abundância de formigas  
148 sobre a presença de aranhas. Além disso, Stefani *et al.* (2015) observaram que a riqueza de  
149 espécies de aranhas foi significativamente maior na ausência de formigas, embora o contrário  
150 não fosse verdadeiro, possivelmente devido à composição de espécies distintas de formigas e  
151 aranhas que foram encontradas e, conseqüentemente, aos diferentes tipos de interações entre  
152 elas. Desta forma, a ausência das formigas no presente estudo, foi necessária para que esses  
153 organismos não causassem influências em nossos resultados.

154 Semanalmente todas as plantas foram inspecionadas e as aranhas encontradas  
155 fotografadas e quantificadas após uma procura visual por todo o arbusto, os galhos também  
156 eram agitados sobre uma bandeja branca, desta forma, caso algum animal tenha passado  
157 despercebido pela varredura visual ele ficava sobre a bandeja para análise e quantificação.  
158 Nesse mesmo intervalo a resina na base do tronco era reforçada e as plantas ao redor cortadas,



159 para que não houvesse pontes de subida para as formigas. Além disso, durante o período de  
 160 floração os botões florais, flores e frutos foram quantificados e cerca de 30 dias após a florada  
 161 os frutos já secos foram colhidos, secos ao sol durante quinze dias e posteriormente foram  
 162 pesados separadamente, conforme a planta e o tratamento em uma balança eletrônica analítica  
 163 Shimadzu série ATY224.



165 **Figura 3:** Organismos associados à *Heteropoterys pteropetala*. (A) Presença da aranha da  
166 família Araneidae na parte abaxial da folha. (B e C) Presença de aranhas da família Thomisidae  
167 nos samaróideos. (D) Aranha da família Thomisidae na parte abaxial da folha. (E) Aranha da  
168 família Theridiidae na parte abaxial da folha. (F) Aranha da família Araneidae em sua teia na  
169 parte apical do arbusto. (G) Aranha da família Thomisidae se alimentando de um organismo da  
170 família Apidae. (H) Fêmea de Theridiidae com dois ovissacos e uma presa em meio as dobras  
171 de folhas. (Fonte: Arquivo pessoal).

172 Para verificarmos a hipótese 2, ou seja, se a presença dos nectários ativos serviu como  
173 um fator de atração para as aranhas e levou ou não a uma diminuição da presença de herbívoros,  
174 determinamos a taxa de herbivoria das plantas quantificando a porcentagem de perda de área  
175 foliar nos grupos “com nectários ativos” e “com nectários inativos”. Mensalmente, ao longo do  
176 período de coletas (dezembro de 2021 a janeiro de 2023), medimos a taxa de herbivoria em  
177 cinco folhas de cada planta, para ambos os grupos. As folhas foram escolhidas ao longo da  
178 planta por um mecanismo de zigue-zague, elas foram fotografadas com uma câmera digital e  
179 régua milimetrada, para verificação das taxas de herbivoria (Vilela *et al.*, 2014; Stefani *et al.*,  
180 2015). (N total = 20 x 5 x 2 = 200 folhas) Todas as fotos foram analisadas usando o software  
181 ImageJ (Image Processing and Analysis in Java; Rasband, 2006).

### 182 **3.4 Análise de dados**

183 Os dados foram observados utilizando análises estatísticas circulares, elas serviram para  
184 verificar a ocorrência de sazonalidade entre as diferentes fenofases reprodutivas (presença de  
185 botões florais, flores e frutos) ao longo do ano, e também analisar a abundância de aranhas em  
186 planta com e sem NEFs ativos. Para realização das análises circulares dividimos a faixa de 360°  
187 graus em 12 grupos. Cada grupo representa um mês do ano, sendo cada mês corresponde a um  
188 ângulo de 30°, e o vetor médio ( $\mu$ ) indicativo para a direção (mês) onde os dados estão  
189 possivelmente mais concentrados (fenofases reprodutivas e abundância de aranhas).  
190 Posteriormente, para avaliar as diferentes fenofases da planta, como também se a abundância  
191 de aranhas apresentava uma distribuição não aleatória ao longo do ano, usamos o teste de  
192 Rayleigh para uniformidade, após confirmar a normalidade dos dados circulares (Morellato *et*  
193 *al.*, 2010). No teste de Rayleigh, os valores de p inferiores a 0,05 e o comprimento médio do  
194 vetor ( $r$ ) próximo a 1 indicam sazonalidade dos dados, ou seja, as atividades fenológicas se  
195 concentram em torno de um único período ou ângulo médio (Morellato *et al.*, 2010). O mês

196 médio para cada variável foi obtido por meio da conversão da média angular dos meses médios  
197 correspondentes (Morellato *et al.*, 2010; Vilela *et al.*, 2018).

198 Usamos o glmmTMB (generalized linear mixed model, using Template Model Builder),  
199 com distribuição de “poisson” com link= “log” para saber se existe diferença na abundância de  
200 aranhas (variável resposta) entre plantas com NEFa ativos e não ativos (variável preditora),  
201 para isso os meses do ano foram considerados como variáveis aleatórias. Para saber se existe  
202 variação entre a herbivoria (variável resposta) nos grupos das plantas tratamento e controle  
203 (variável preditora) ao longo do tempo (variável aleatória), nós usamos o GLMM (modelos  
204 lineares mistos generalizados) com erro binomial. O GLMM foi conduzido com a função glmer  
205 do pacote “lme4” (Bates *et al.*, 2015). A significância do modelo foi analisada com o teste Wald  
206  $\chi^2$ , através da função Anova, pacote “car” (Fox, 2008). Os gráficos foram realizados através do  
207 suporte do Microsoft Office Excel versão 2112 Build 16.0.14729.20254 e a função “plot”.  
208 Também foi utilizado para análise dos modelos o pacote “DHARMA” v0.4.5 R (Hartig, 2022).  
209 Utilizamos também o glmmTMB com distribuição de Gamma com link = “log” para verificar  
210 se nectários ativos ou não (variável preditora) influencia na proporção entre frutos/botões e  
211 frutos/flores (variáveis respostas) das plantas de *H. pteropetala* (Brooks *et al.*, 2017). Para isso,  
212 comparamos as proporções de frutos desenvolvidos por botão floral e número de frutos  
213 desenvolvidos por flores. A fim de analisar se existe variação entre o peso total de sementes  
214 produzidas entre plantas com nectários ativos ou não utilizamos o glmmTMB com distribuição  
215 de Gauss com link “identity”. A identidade individual da planta foi considerada um fator  
216 aleatório (Tabela 1).

#### 217 **4. Resultados**

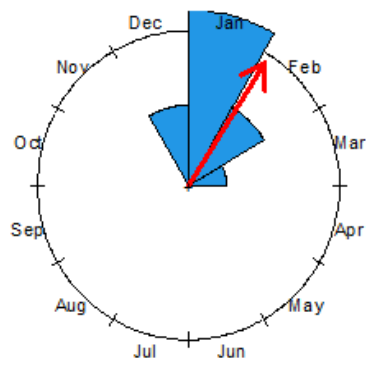
218 O período reprodutivo começou em dezembro/2022 com o surgimento dos primeiros  
219 botões florais e terminou em maio/2023 com a colheita dos frutos. O pico reprodutivo para os  
220 botões florais em ambos os grupos (tratamento e controle) foi em fevereiro (teste de Rayleigh  
221 para botões com NEFs ativos  $z = 0,97$ ;  $p < 0,01$ ; botões com NEFs inativos  $z=0,91$ ;  $p<0,01$ )  
222 (Tabela 1, Figura 4: A e B). Já as flores nas plantas com nectários ativos, atingiram seu pico  
223 em fevereiro (teste de Rayleigh:  $z=0,943$ ;  $p<0,01$ ), enquanto as plantas sem nectários ativos  
224 atingiram o pico de inflorescências em março (teste de Rayleigh:  $z=0,932$ ;  $p<0,01$ ) (Tabela 1,  
225 Figura 4: C e D). A maior produção de frutos ocorreu no mês de abril para ambos os grupos  
226 (teste de Rayleigh para frutos com NEFs ativos  $z=0,957$ ;  $p<0,01$ ; botões com NEFs inativos  
227  $z=0,952$ ;  $p<0,01$ ) (Tabela 1, Figura 4: E e F). A maior abundância de aranhas ocorreu

228 separadamente entre os grupos, plantas com nectários ativos tiveram maior abundância no final  
 229 de fevereiro (teste de Rayleigh:  $z=0,537$ ;  $p<0,05$ ), e plantas sem nectários ativos em março  
 230 (teste de Rayleigh:  $z=0,499$ ;  $p<0,05$ ) (Tabela 1, Figura 4: G e H). Houve uma redução na  
 231 abundância de aranhas durante os meses de agosto e setembro para ambos os grupos, controle  
 232 e tratamento, fase em que as plantas analisadas se encontravam totalmente desprovidas de  
 233 folhas, período de clima seco e frio no cerrado (Carvalho *et al.*, 2007; Campos & Chaves, 2020).

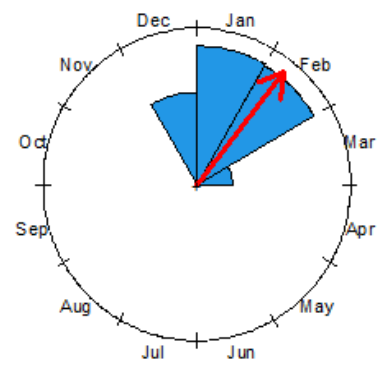
234 **Tabela 1.** Estatística circular aplicada às fenofases reprodutivas e à abundância de aranhas em  
 235 *Heteropoteris pteropetala* com nectários ativos ( $n = 20$ ) e nectários inativos ( $n = 20$ ) em uma  
 236 área de Cerrado na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia, Minas  
 237 Gerais, Brasil. O teste de Rayleigh foi realizado com nível de significância de 0,01.

	Fenofases reprodutivas				Abundância			
	Botões florais c/NEFs	Botões florais s/NEFs	Flores c/NEFs	Flores s/NEFs	Frutos c/NEFs	Frutos s/NEFs	Aranhas c/NEFs	Aranhas s/NEFs
Abundância Total	15368	14734	6893	13140	24105	24620	77	60
Comprimento do vetor médio ( $r$ )	0,049	0,14	0,51	0,85	1,17	1,26	0,47	0,54
Vetor médio ( $\mu$ )	32,15	34,1	59,4	71,3	97,8	102,2	58,7	60,3
Mês	Fevereiro	Fevereiro	Fevereiro	Março	Abril	Abril	Fevereiro	Março
Teste de Rayleigh ( $Z$ )	0,97	0,91	0,943	0,932	0,957	0,952	0,537	0,499
Teste de Rayleigh ( $p$ )	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,01</b>	<b>0,01</b>

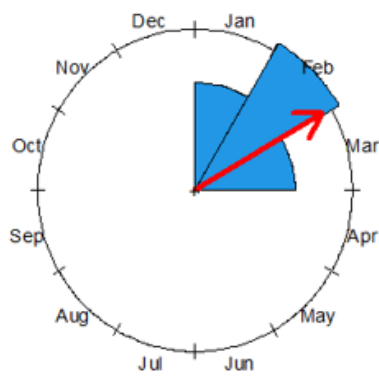
A)

**Botões florais com NEFs ativos**

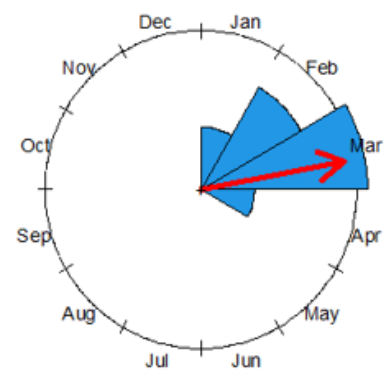
B)

**Botões Florais sem NEFs ativos**

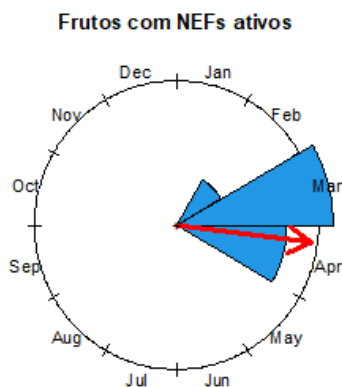
C)

**Flores com NEFs ativos**

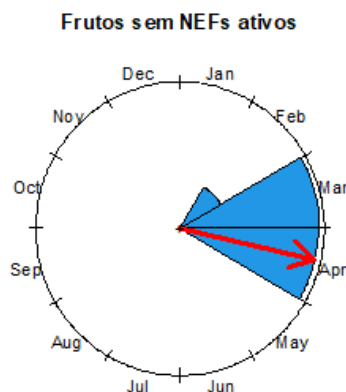
D)

**Flores sem NEFs ativos**

E)

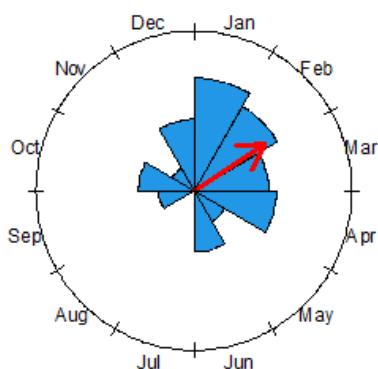


F)



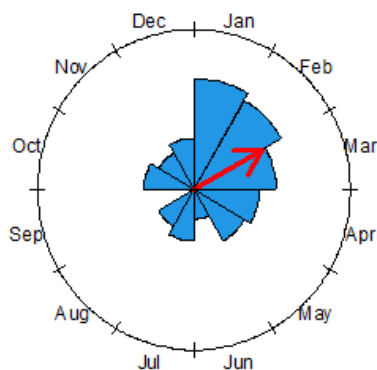
G)

Abundância de aranhas com NEFs ativos



H)

Abundância de aranhas sem NEFs ativos



239

240

241 **Figura 4:** Número de estruturas reprodutivas produzidas por *Heteropoterys pteropetala*  
 242 (Malpighiaceae) e abundância de aranhas entre dezembro de 2021 e de janeiro de 2023 para os  
 243 grupos controle e tratamento: (A) Botões florais com NEFs ativos; (B) Botões florais sem NEFs  
 244 ativos; (C) Inflorescências com NEFs ativos; (D) Inflorescências sem NEFs ativos; (E) Frutos  
 245 com NEFs ativos; (F) Frutos sem NEFs ativos; (G) Abundância de aranhas com NEFs ativos;  
 246 (H) Abundância de aranhas sem NEFs ativos.

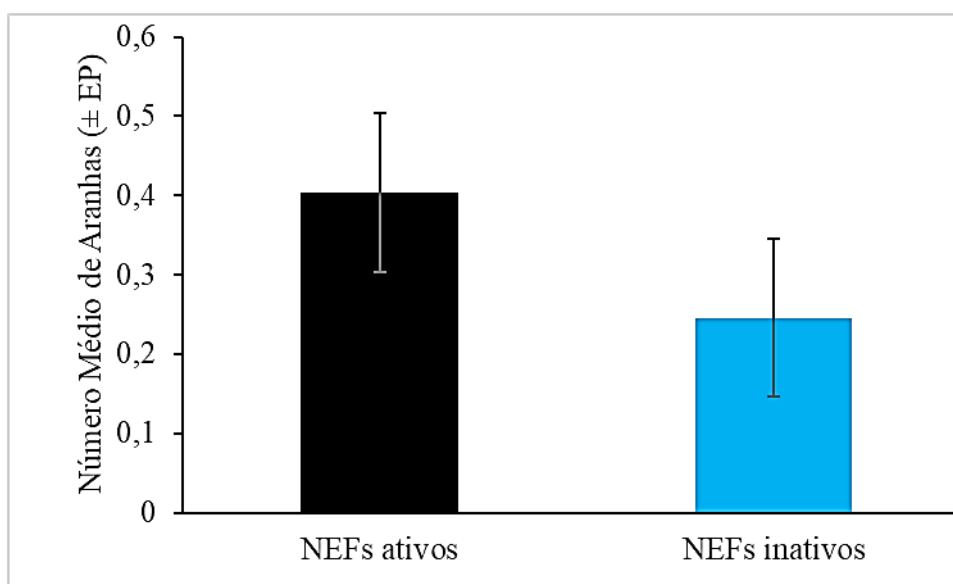
247 A abundância de aranhas foi maior em plantas controle do que em plantas tratamento  
 248 ( $X^2= 9,0681$ ;  $df=1$ ;  $p=0,0026$ , Figura 5). Ao todo foram contabilizados 157 espécimes de  
 249 aranhas, sendo 97 indivíduos encontrados em plantas com NEFs ativos e 60 encontrados em  
 250 planta sem NEFs ativos (Tabela 2). As plantas do grupo controle (NEFs ativos), apresentaram  
 251 um maior número de aranhas das famílias Thomisidae, Araneidae e Salticidae quando  
 252 comparadas às plantas com NEFs inativos. Entretanto, apenas a família Cheiracanthiidae

253 apresentou maior número de representantes em plantas com NEFs inativos, quando comparadas  
 254 as plantas NEFs ativos. As famílias Theridiidae e Oxyopidae não apresentaram diferença  
 255 significativa entre o número de indivíduos para as plantas tratamento e controle.

256 Inserir a Figura 5 aqui, pois ela foi citada antes no texto.

257 **Tabela 2.** Número de aranhas por família encontradas nos grupos tratamento e controle (com  
 258 NEFs ativos e sem NEFs ativos) em *Heteropterys pteropetala*.

Família	Nº de indivíduos Controle	Nº de indivíduos Tratamento	X <sup>2</sup>	p
Thomisidae	47	27	7,33	0,026
Araneidae	22	7	9,88	0,014
Salticidae	13	7	8,87	0,042
Theridiidae	9	6	2,21	0,652
Cheiracanthiidae	4	12	8,21	0,041
Oxyopidae	2	1	0,24	0,423
<b>Total</b>	97	60		

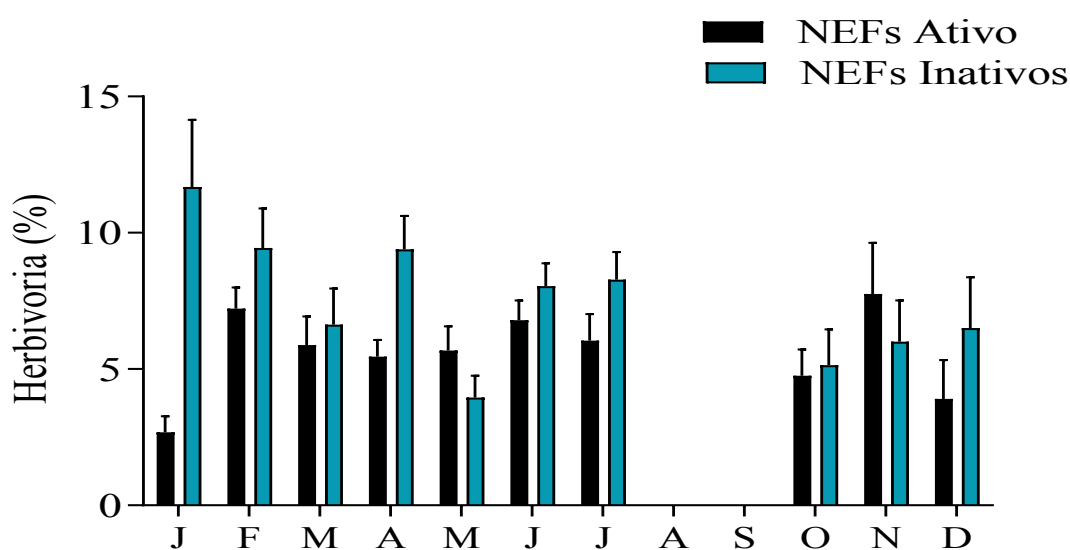


259

260 **Figura 5.** Número médio de aranhas (± EP) em plantas de *Heteropterys pteropetala*  
 261 (Malpighiaceae) com nectários extraflorais (NEFs) ativos e inativos.

262

263 As comparações mês a mês revelaram que a perda de área foliar devido à herbivoria foi  
 264 menor no grupo controle ( $X^2= 35,646$ ;  $df=1$ ;  $p=0,0019$ ), principalmente nos meses de  
 265 dezembro, janeiro, fevereiro e abril (Figura 6). As plantas do grupo controle apresentaram uma  
 266 variação de herbivoria menor entre si do que as plantas do grupo tratamento ( $X^2=11,609$ ;  $df=1$ ;  
 267  $p=0,00065$ ), e essa variação se manteve ao longo do ano ( $X^2= 132,069$ ;  $df=1$ ;  $p=0,00001$ ).  
 268 Também houve variação na herbivoria entre as diferentes manipulações da planta e ao longo  
 269 dos meses do ano. Já as proporções frutos/botões, frutos/flores e peso das sementes não  
 270 diferiram significativamente entre os grupos com NEFs ativos e inativos (Tabela 3).



271

272 **Figura 6:** Perda de área foliar (média  $\pm$  SE) em *Heteropterys pteropetala* entre dezembro de  
 273 2021 e janeiro de 2023. A variável resposta foi a herbivoria, tipo de planta (NEFs ativos e NEFs  
 274 inativos) variável dependente e os meses foram fatores aleatórios.

275

276 **Tabela 3.** Produtividade de *Heteropterys pteropetala* na presença e ausência de aranhas  
 277 indicada pela proporção de frutos/botões, frutos/flores e peso das sementes. Os valores  
 278 representam médias  $\pm$  SE.

	NEFs ativos	NEFs inativos	$X^2$	p
Frutos/Botões (Gamma)	1,7 $\pm$ 0,13	2 $\pm$ 0,13	0,957	0,328
Frutos/Flores (Gamma)	0,384 $\pm$ 0,132	0,563 $\pm$ 0,132	2,36	0,12



Peso das sementes (Gause)	23,08±2,28	26,16±2,28	0,0672	0,795
------------------------------	------------	------------	--------	-------

279

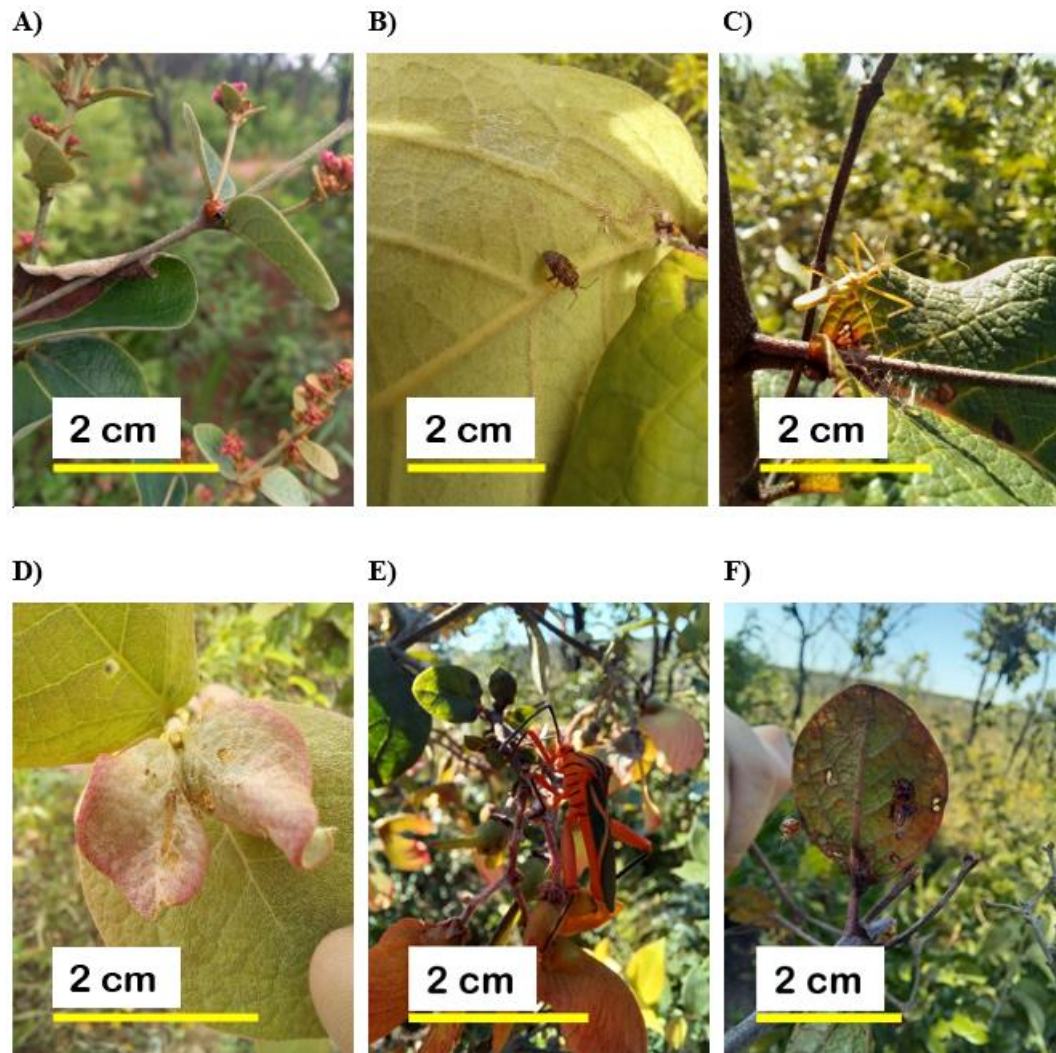
280 Foram avistados 470 insetos ao todo associados a *H. pteropetala* para ambos os  
281 tratamentos, sendo as ordens Lepidoptera (fase larval), Diptera e Hemiptera as mais  
282 abundantes, principalmente nas plantas com NEFs ativos do que inativos (Tabela 4, Figura 7).

283 **Tabela 4.** Principais ordens de insetos encontrados em *H. pteropetala* em cada um dos  
284 tratamentos (com NEFs ativos e sem NEFs ativos).

285

Ordem	NEFs ativos		NEFs inativos	
	Nº de indivíduos	Porcentagem (%)	Nº de indivíduos	Porcentagem (%)
Hemiptera	64	25,6	16	7,27
Diptera	35	14,00	18	8,18
Lepdoptera (larvas)	134	53,6	167	75,91
Coleoptera	10	4,0	10	4,55
Hymenoptera	4	1,6	4	1,82
Orthoptera	3	1,2	5	2,27
<b>Total</b>	<b>250</b>	<b>100</b>	<b>220</b>	<b>100</b>

286



287

288 **Figura 7:** Artrópodes em *Heteropoteris pteropetala*. (A) Coccinellídeo próximo aos NEFs. (B  
 289 e C) Hemípteros adultos nas folhas. (D) Larva de Lepidoptera (seta) em meio a seda que unia duas  
 290 folhas jovens. (E) Percevejo (Hemiptera) sobre frutos. (F) Inseto predado por uma aranha na  
 291 folha. Fonte: Arquivo pessoal.

## 292 5. Discussão

293 Nossa hipótese de que as aranhas são mais abundantes em plantas com NEFs ativos  
 294 foi confirmada parcialmente, pelos indivíduos das famílias Thomisidae, Araneidae e  
 295 Salticidae. Resultados semelhantes foram obtidos por Stefani *et al.* (2019) que após isolar  
 296 arbustos de *Palicourea rigida* Kunth. (Rubiaceae) de formigas, e mensurar o recrutamento de  
 297 aranhas visitantes de nectários pós-florais, encontraram representantes das família  
 298 Thomisidae, Salticidae e Oxiopidae como as mais abundantes. Tal abundância de aranhas pode  
 299 estar associada tanto com a atratividade do néctar como também à ausência de formiga.  
 300 Supostamente, o grande obstáculo encontrado por diferentes espécies de aranhas que usam os

301 NEFs como fonte complementar para a alimentação é quebrar as defesas promovidas pelas  
302 formigas (Soren & Chowdhury 2011; Stefani *et al.*, 2015; Nyffeler *et al.*, 2016, Lange *et al.*,  
303 2021).

304 As relações entre aranhas e plantas podem ser tão próximas que alguns autores as  
305 definem como mutualismo facultativo (Romero & Vasconcellos-Neto, 2004 a; Whitney, 2004,  
306 Romero *et al.*, 2008; Morais-Filho & Romero, 2010; Romero & Vasconcellos-Neto, 2011).  
307 Desta forma, é possível presumir que a distribuição de determinadas aranhas na natureza não  
308 pode acontecer de maneira aleatória. Sabe-se que algumas espécies pertencentes a essas  
309 famílias complementam sua dieta com néctar de nectários extraflorais (NEFs) e pólen (Pollard  
310 *et al.*, 1995; Romero & Vasconcellos-Neto, 2007; Meehan *et al.*, 2009; Chen *et al.*, 2010,  
311 Nahas *et al.*, 2016). Desta forma, o uso de substratos que contenham esses recursos, como  
312 plantas com NEFs ativos, eleva a probabilidade de obtenção de alimento, além disso, durante  
313 o período reprodutivo da planta, ela disponibiliza estruturas como inflorescências e frutos, que  
314 podem servir para as aranhas como um local de proteção, forrageio e construção de teias, isso  
315 explica porque plantas controle (com NEFs ativos) apresentaram uma maior abundância de  
316 aranhas quando comparadas a plantas do grupo tratamento (com NEFs inativos). Isso é  
317 possível pois algumas aranhas parecem ter a capacidade de selecionar plantas que secretam  
318 néctar. Por exemplo, num experimento realizado com a aranhas *Thiodina* sp. (Salticidae),  
319 Stefani *et al.* (2020) comprovaram que a aranhas responderam a estímulo olfatório por rastros  
320 associados ao mel. Ou seja, compostos presentes no mel podem ter atraídos as aranhas *Thodina*  
321 *sp.* Possivelmente porque pistas oftativas eram conhecidas pelas aranhas (visto que os  
322 espécimes foram capturadas em planta que secretava néctar pericarpial), como a glicose e a  
323 frutose.

324 As aranhas mais abundantes para ambas as manipulações foram da família Thomisidae,  
325 principalmente durante o período de floração. Esse grupo forrageia por emboscada sobre flores  
326 (Bhaskara *et al.*, 2009), por isso estão fortemente associadas ao período reprodutivo de suas  
327 plantas hospedeiras. Estudos demonstraram que quando indivíduos dessa família estão  
328 presentes em partes reprodutivas da planta eles podem exercer efeitos positivos, neutros ou  
329 negativos para a reprodução da mesma. Por exemplo, Romero e Vasconcellos-Neto (2003)  
330 demonstraram haver efeitos positivos na reprodução de *Trichogoniopsis adenantha* (DC)  
331 (Asteraceae) na presença das aranhas *Misumenops argenteus* (Thomisidae), pois as plantas com  
332 a presença de aranhas produziram mais sementes, em comparação com as plantas sem essas  
333 aranhas. Já os efeitos neutros, por exemplo, foram apresentados por Gavini *et al.* (2019) que  
334 estudaram interações entre flores de *Anemone multifida* (Ranunculaceae), seus visitantes florais

335 e *Misumenops pallidus* (Thomisidae). Os autores observaram que, ainda que as aranhas  
336 atuassem predando alguns polinizadores e florívoros, os efeitos top-down foram neutros, uma  
337 vez que a baixa densidade populacional das aranhas fez com que não houvessem efeitos  
338 significativos no fitness da planta, já que a presença das aranhas não reduziu o número de  
339 visitantes florais, nem a quantidade e a qualidade dos frutos e sementes formadas. Por fim,  
340 existem diversas evidências dos efeitos negativos que as aranhas causam na reprodução das  
341 plantas que as hospedam. Por exemplo, a presença de aranhas Thomisidae em flores de  
342 *Leucanthemum vulgare* (Vaill.) Lam. (Asteraceae) reduziu o número de visitantes florais e o  
343 tempo que os polinizadores permaneciam nas flores, gerando um efeito em cascata que  
344 culminou na redução de 17% na formação de frutos e sementes (Suttle, 2003). Coutinho *et al.*  
345 (2012) também constataram que a presença de aranhas Thomisidae em flores de *Byrsonima*  
346 *microphylla* A. Juss. (Malpighiaceae) levou a uma redução do número de frutos formados por  
347 estas flores, entretanto, devido a baixa densidade das aranhas nas plantas não houve um efeito  
348 significativo na população como um todo. Nesse contexto, consideramos que a baixa  
349 densidade populacional de aranhas por arbusto (no máximo 3 aranhas por planta), mesmo com  
350 as Thomisidae abundantes em ambos os grupos (controle e tratamento), não foram suficientes  
351 para o fitness da planta.

352 Contrariando as demais famílias de aranhas encontradas em *H. pteropetala*, a família  
353 Cheiracanthiidae foi mais abundante em plantas com NEFs inativos, do que em plantas com  
354 NEFs ativos, apesar dessa família ser conhecida pelo consumo de néctar (Taylor &  
355 Pfannenstiel, 2009). As plantas do grupo controle apresentaram maior abundância de aranhas,  
356 conseqüentemente, a presença de mais organismos em um único ambiente, indicando o  
357 aumento na competição por recursos. Desta forma, acreditamos que encontrar um maior  
358 número de aranhas da família Cheiracanthiidae em plantas do grupo tratamento, pode indicar  
359 que esses organismos optaram por plantas com maior acesso a possíveis presas, ambientes de  
360 forrageamento e abrigo, e talvez com uma menor concorrência com outras aranhas

361 Também confirmamos a hipótese (2) que plantas do grupo controle apresentam menor  
362 herbivoria. Essas confirmações demonstram que a presença de nectários ativos pode ser uma  
363 importante fonte de atração e de recurso alimentar para as aranhas. Ou seja, o néctar produzido  
364 nos NEFs podem complementar a dieta de artrópodes predadores (Sanders 2013; Jackson *et al.*,  
365 2001) e conseqüentemente, atrair esses organismos que podem reduzir o número de herbívoros.  
366 Nesse contexto, o presente estudo comprovou que *H. pteropetala* pode utilizar seus NEFs como  
367 uma forma de proteção biológica ao atrair um predador onívoro reduzir seus danos foliares,  
368 como as aranhas. Bucher *et al.* (2015) realizaram experimentos para determinar os impactos

369 dos sinais da presença de aranhas, no consumo de plantas pelos herbívoros. Os autores  
370 manipularam espécimes de *Urtica dioica* (Urticaceae) removendo todos os artrópodes, então,  
371 colocaram repetidamente aranhas *Pisaura mirabilis* (Pisauridae) para que as mesmas pudessem  
372 depositar pistas. As plantas controle, não receberam nenhum tratamento com aranhas. Após a  
373 deposição de pistas, os recintos foram removidos para permitir que os artrópodes explorassem  
374 as plantas e se alimentassem delas. A presença de pistas deixadas pelas aranhas reduziu o dano  
375 foliar em 50% e também levou à mudanças na comunidade de artrópodes.

376 Dentre os insetos associados à *H. pteropetala*, as ordens Hemiptera, Diptera e  
377 Lepidoptera (fase larval), foram as mais abundantes em ambos os tratamentos. O alto número  
378 de indivíduos da ordem Hemiptera encontrados no presente estudo em plantas com NEFs ativos  
379 pode ser explicado pela postura de ovos em dois arbustos de *H. pteropetala* no grupo controle.  
380 Após a eclosão dos ovos os arbustos ficaram com uma grande quantidade de indivíduos juvenis  
381 que permaneceram na planta. Além disso, muitos outros organismos da ordem Hemiptera  
382 apresentaram aparelho bucal sugador, estrutura que pode auxiliar no consumo do néctar dos  
383 nectários extraflorais presentes apenas no grupo controle (Gallo *et. al.*, 2002).

384 Os dípteros apresentam uma dieta bastante diversificada, por isso são chamados  
385 polípagos, e a atração destes para as plantas com NEFs ativos pode ser justificada pela fácil  
386 acessibilidade a esse recurso pelo aparelho bucal geralmente do tipo lambedor ou sugador  
387 (Gillot, 2005). Mesmo que a disposição deste néctar não necessite de um aparato bucal  
388 estritamente especializado para coleta, nem um comportamento de coleta muito elaborado de  
389 nenhum grupo visitante, a presença de estruturas sugadoras podem facilitar a obtenção desse  
390 recurso.

391 O grupo de insetos que apresentou maior abundância, em ambos os tratamentos, foi a  
392 ordem Lepidoptera em sua fase larval. A maior parte das espécies de Lepidoptera é herbívora  
393 durante a fase larval, sendo a alimentação a principal atividade nesse período, de forma a  
394 maximizar o crescimento e o desenvolvimento (Salazar & Whitman, 2001). Juntamente com  
395 os pássaros, as formigas são os principais predadores de larvas de lepidópteros (Scoble 1995;  
396 Salazar & Whitman 2001; Rimmel *et al.*, 2011, Singer *et al.*, 2012), atacando especialmente  
397 os estágios iniciais no período de estabelecimento da lagarta sobre a planta hospedeira. Supõe-  
398 se que uma única colônia de *Formica rufa* (Formicinae) consiga predar mais de 400.000  
399 lagartas por ano (Adlung, 1966). Diversos estudos têm mostrado que a existência dessa relação  
400 pode reduzir as taxas de infestação de larvas de lepidóptero em plantas (Rico-Gray & Oliveira,  
401 2007; Styrsky & Eubanks, 2010; De-Silva *et al.*, 2011). Com a retirada das formigas em nosso

402 estudo, as aranhas em número reduzido, com no máximo três indivíduos por planta,  
403 possivelmente não foram suficientes para diminuir o número desses herbívoros em ambos os  
404 tratamentos.

405 Nossa hipótese de que as aranhas sejam mais abundantes em plantas com a presença  
406 dos nectários ativos, e que a presença desse recurso atue como uma proteção biológica para a  
407 proteção da planta pelas aranhas, diminuindo a herbivoria foliar e aumentando a produção de  
408 frutos e sementes (Hipóteses 1 e 2) foi confirmada, pois a presença dos NEFs aumentou a  
409 abundância de aranhas e diminuiu a herbivoria, entretanto, a presença dos NEFs ativos e das  
410 aranhas não alterou a produção de frutos e sementes (Hipótese 3).

411 Em *H. pteropetala* o período reprodutivo iniciou em dezembro/2022 com o  
412 aparecimento dos primeiros botões florais e finalizou em abril/2023 com a colheita dos frutos.  
413 Ainda que após o período reprodutivo a abundância de aranha tenha se mantido alta apenas nas  
414 plantas controle, durante o período reprodutivo o número de aranhas em ambos os tratamentos  
415 foi muito parecido, talvez por isso não encontramos uma variação na taxa reprodutivas estudada  
416 (Frutos/Botões; Frutos/Flores e Peso das sementes). A presença de estruturas reprodutivas  
417 como botões, flores e frutos, pode fornecer para as aranhas uma grande variedade de abrigos,  
418 oportunidades de encontros com co-específicos, pontos de ancoragem para a captura de presas,  
419 construção de teias e oportunidades para usar diferentes métodos de forrageamento, inclusive  
420 para as plantas com NEFs inativo (Romero e Vasconcellos-Neto, 2007; Gonzaga *et al.*, 2007;  
421 Jiménez-Valverde e Lobo, 2007).

422 Em suma, os NEFs ativos atuaram como um fator de atração para as aranhas,  
423 principalmente para as famílias Thomisidae, Araneidae e Salticidae, sendo um bom mecanismo  
424 de defesa biológica, pois houve redução da herbivoria. Entretanto, as aranhas não foram  
425 suficientes para interferir no fitness da planta. Assim, a defesa biológica promovida pelas  
426 interações mutualísticas de proteção entre predadores e plantas, envolvem um certo grau de  
427 especialização por parte dos predadores, bem como a necessidade de que estes estejam em um  
428 número elevado sobre a planta para promover uma defesa efetiva, assim como visto por outros  
429 autores (Vasconcellos-Neto, 2004, Romero *et. al.* 2006). Dessa forma, sugerimos que mais  
430 estudos sejam realizados para averiguar se esse padrão se mantém mesmo considerando novos  
431 ambientes e outras famílias de aranhas e de plantas.

## 6. Referencial Bibliográfico

- 432 Adlung, K. G. (1966). A critical evaluation of the European research on use of red wood  
433 ants (*Formica rufa* group) for the protection of forests against harmful insects. *Zeitschrift für*  
434 *Angewandte Entomologie*, 57:167-189.  
435 <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1966.tb03822.x>
- 436 Bacci, L. F.; Versiane, A. F. A.; Oliveira, A. L. F. and Romero, R. (2016).  
437 Melastomataceae na RPPN do Clube Caça e Pesca Itororó, Uberlândia, MG, Brasil. *Hoehnea*  
438 [online]. Vol.43, n.4, pp.541-556. ISSN 2236-8906.  
439 <https://doi.org/10.1590/2236-8906-27/2016>
- 440 Barroso, G. M., Morim, M. P., Peixoto, A. L., & Ichaso, C. L. F. (2004). Frutos e  
441 sementes: morfologia aplicada à sistemática de dicotiledôneas. Universidade Federal de  
442 Viçosa, Viçosa. 443p.
- 443 Breene, R. G., Dean, D. A., Nyffeler, M., Edwards, G. B. (1993). Biology, predation and  
444 significance of spiders in Texas Cotton ecosystems - with a key to the species. Department of  
445 entomology, Texas A & M University College Station, Texas.
- 446 Brenes, R. M. (2012). Substrate selection for web-building in *Cyrtophora citricola*  
447 (Araneae: Araneidae). *The Journal of Arachnology*, 40: 249-251.  
448 <https://doi.org/10.1636/Hi11-30.1>
- 449 Brooks, M. E., Kristensen, K., Van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W.,  
450 Nielsen, A., Skaug, H. J., Mächler, M. and Bolker, B. M. (2017). *GlmmTMB* balances speed  
451 and flexibility among packages for zero-inflated generalized linear mixed modeling. *The R*  
452 *Journal*, 9(2), 378-400.  
453 <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>
- 454 Brown, M., Schmitt, J., & Abraham, B. (2003). Seasonal and Diurnal Dynamics of  
455 Spiders (Araneae) in West Virginia Orchards and the Effect of Orchard Management on Spider  
456 Communities. <https://doi.org/10.1603/0046-225X-32.4.830>
- 457 Bucher R, Menzel F, Entling M. H. (2015) Risk of spider predation alters food web  
458 structure and reduces local herbivory in the field. *Oecologia* 178:571-577  
459 <https://doi.org/10.1007/s00442-015-3226-5>
- 460 Campón, F. F. (2014). Substrate preference in a colonial spider: is substrate choice  
461 affected by color morph? *Entomological Science*, 17: 130-133.  
462 <https://doi.org/10.1111/ens.12039>
- 463 Campos, J. de O., & Chaves, H. M. L. (2020). Tendências e Variabilidades nas Séries

- 464 Históricas de Precipitação Mensal e Anual no Bioma Cerrado no Período 1977-2010. Revista  
 465 Brasileira De Meteorologia, 35(1), 157-169. <https://doi.org/10.1590/0102-7786351019>
- 466 Carvalho, A. P. F., Bustamante, M. M. C., Kozovits, A. R., & Asner, G. P. (2007).  
 467 Variações sazonais nas concentrações de pigmentos e nutrientes em folhas de espécies de  
 468 cerrado com diferentes estratégias fenológicas. Revista Brasileira de Botânica, 30(1).  
 469 <https://doi.org/10.1590/S0100-84042007000100003>
- 470 Chen, X.; Chen, Y.; Wu, L.; Peng, Y., Chen, J. & Liu, F. (2010). A survey of néctar  
 471 feeding by spiders in three diferente habitats. Bulletin of Insectology, 63(2): 203-208.
- 472 Coutinho, J. G. E., Stabile, L., Viana, B. F. (2012) Interações entre predadores e  
 473 polinizadores e as consequências para a produção de frutos em *Byrsonima microphylla* A. Juss.  
 474 Candombá - Rev. Virtual 8:26-36
- 475 Dalingwater, J. E. (1987) Chelicerate cuticle structure. In: Nentwig W (ed)  
 476 Ecophysiology of spiders. Springer, Berlin [https://doi.org/10.1007/978-3-642-71552-5\\_1](https://doi.org/10.1007/978-3-642-71552-5_1)
- 477 Del-Claro, K., Rico-Gray, V., Torezan-Silingardi, H. M., Alves-Silva, E., Fagundes, R.,  
 478 Lange, D., Dáttilo, W., Vilela, A. A., Aguirre, A., Rodriguez-Morales, D. (2016). Loss and  
 479 gains in ant-plant interactions mediated by extrafloral nectar: fidelity, cheats, and lies. Insectes  
 480 Sociaux, 63(2), 207-221. <https://doi.org/10.1007/s00040-016-0466-2>
- 481 Del-Claro, K., Stefani, V., Lange, D., Vilela, A. A., Nahas, L., Velasques, M. &  
 482 Torezan-Silingardi, H. M., (2013). The importance of natural history studies for a better  
 483 comprehension of animal-plant interaction networks. Bioscience Journal [online], vol. 29, no.  
 484 2, pp. 439-448. <https://doi.org/10.14393/BJ-v29n2a2013-17892>
- 485 De-Silva, D. L., Vásquez, A. S., & Mallet, J. (2011). Selection for enemy-free space:  
 486 eggs placed away from the host plant increase survival of a neotropical ithomiine butterfly.  
 487 Ecological Entomology, 36(6), 667-672.  
 488 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2011.01310.x>
- 489 Eggs, B., & Sanders, D. (2013). Herbivory in Spiders: The Importance of Pollen for  
 490 Orb-Weavers. PLoS ONE, 8(11), e82637.  
 491 doi:10.1371/journal.pone.0082637. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082637>
- 492 Foelix, R. F. (1996) Biology of Spiders. Segunda Edición (Second Edition), Oxford  
 493 University Press, Georg Thieme Verlag, New York, Oxford.
- 494 Foelix R. F. (2011). Biology of spiders (3rd ed.). Oxford University Press.  
 495 <http://site.ebrary.com/id/10432519>.
- 496 Gallo, D., Nakano, O., Silveira Neto, S., Carvalho, R. P. L., Baptista, G. C. de, Berti  
 497 Filho, E., et al. (2002). Entomologia agrícola. Piracicaba: FEALQ.



- 498 Gavini, S. S., Quintero, C., & Tadey, M. (2019). Ecological role of a flower-dwelling  
499 predator in a tri-trophic interaction in northwestern Patagonia. *Acta Oecologica*.  
500 <https://doi.org/10.1016/j.actao.2018.12.001>
- 501 Gonçalves-Souza, T.; Omena, P. M.; Souza, J. C. & Romero, J. C. S. (2008). Trait-  
502 mediated effects on flowers: artificial spiders deceive pollinators and decrease plant fitness.  
503 *Ecology* 89: 2407-2413. <https://doi.org/10.1890/07-1881.1>
- 504 Gonzaga, M. O.; Santos, A. J.; Japiassú, H. F. (2007). *Ecologia e comportamento de*  
505 *aranhas*. Rio de Janeiro: Interciência, 400p.
- 506 González-Teuber, M., & Heil, M. (2009). Nectar chemistry is tailored for both attraction  
507 of mutualists and protection from exploiters. *Plant Signaling & Behavior*, 4(9), 809-813.  
508 <https://doi.org/10.4161/psb.4.9.9393>
- 509 Halaj J., Ross D. W., Moldenke A. R. (2000) Importance of habitat structure of the  
510 arthropod food-web in Douglas-fir canopies. *Oikos* 90:139-152.  
511 <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.900114.x>
- 512 Halaj, J., Cady, A. B., Uetz, G. W. (2000). Modular habitat refugia enhance generalist  
513 predators and lower plant damage in soybeans. *Environ. Entomol.* 29: 383-393.  
514 <https://doi.org/10.1093/ee/29.2.383>
- 515 Halaj, J., & Wise, D. H. (2001). Terrestrial Trophic Cascades: How Much Do They  
516 Trickle? *The American Naturalist*, 157(3), 262-281. <https://doi.org/10.1086/319190>
- 517 Heil, M., Koch, T., Hilpert, A., Fiala, B., Boland, W., & Linsenmair, K. E. (2001).  
518 Extrafloral nectar production of the ant-associated plant, *Macaranga tanarius*, is an induced,  
519 indirect, defensive response elicited by jasmonic acid. *Proceedings of the National Academy*  
520 *of Sciences*, 98(3), 1083-1088. <https://doi.org/10.1073/pnas.98.3.1083>
- 521 Heiling, A. M., & Herberstein, M. E. (2004). Predator-prey coevolution: Australian  
522 native bees avoid their spider predators. *Proceedings of the Royal Society B: Biological*  
523 *Sciences*, 271(Suppl\_4), S196-S198. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2003.0138>
- 524 Heiling, A. M., Chittka, L., Cheng, K. & Herberstein, M. E. (2005). Colouration in crab  
525 spiders: substrate choice and prey attraction. *Journal of Experimental Biology*, 208(10), 1785-  
526 1792. <https://doi.org/10.1242/jeb.01585>
- 527 Hesselberg, T. & Triana, E. (2010). The web of the acacia orb-spider *Eustala illicita*  
528 (Araneae: Araneidae) with notes on its natural history. *Journal of Arachnology*, 38:21-26.  
529 <https://doi.org/10.1636/HI09-59.1>
- 530 Hlivkro, J. T., & Rypstra, A. L. (2003). Spiders Reduce Herbivory: Nonlethal Effects  
531 of Spiders on the Consumption of Soybean Leaves by Beetle Pests. *Annals of the*

- 532 Entomological Society of America, 96(6), 914-919. [https://doi.org/10.1603/0013-](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0914:SRHNEO]2.0.CO;2)  
533 [8746\(2003\)096\[0914:SRHNEO\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2003)096[0914:SRHNEO]2.0.CO;2)
- 534 Höfer, H.; Brescovit, A. D. (2001). Species and guild structure of a Neotropical spider  
535 assemblage (Araneae) from Reserva Ducke, Amazonas, Brazil. *Andrias* 15: 99-119.
- 536 Ings, T. C., Chittka, L. (2008) Speed-accuracy tradeoffs and false alarms in bee  
537 responses to cryptic predators. *Curr Biol* 18:1520-1524  
538 <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.07.074>
- 539 Ings, T. C., Chittka, L. (2009) Predator crypsis enhances behaviourally mediated  
540 indirect effects on plants by altering bumblebee foraging preferences. *P Roy Soc Lond B Bio*  
541 276:2031-2036 <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1748>
- 542 Jackson, R. R., Pollard, S. D., Nelson, X. J., Edward GB & Barrion AT (2001) Jumping  
543 spiders (Araneae: Salticidae) that feed on nectar. *Journal of Zoology (London)* 255: 25-29.  
544 <https://doi.org/10.1017/S095283690100108X>
- 545 Jiménez-Valverde, A., Lobo J. M, (2007). Determinants of Local Spider (Araneidae and  
546 Thomisidae) Species Richness on a Regional Scale: Climate and Altitude vs. Habitat Structure.  
547 *Ecological Entomology*. 32 1.  
548 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2006.00848.x>
- 549 Kuja, J. O., Jackson, R. R., Sune, G. O., Karanja, R. N. H., Lagat, Z. O., Carvell, G. E.  
550 (2012) Nectar meals of a mosquito-specialist spider. *Psyche*:898721.  
551 <https://doi.org/10.1155/2012/898721>
- 552 Küppers, M. (1989) Ecological significance of above-ground architectural pattern in  
553 woody plants: a question of cost-benefit relationships. *Trends Ecol Evol* 4:375-379  
554 [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(89\)90103-1](https://doi.org/10.1016/0169-5347(89)90103-1)
- 555 Lambeck, R. J. (1997). Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation.  
556 *Conservation Biology* 11: 849-856. <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1997.96319.x>
- 557 Lange, D., Calixto, E. S., Del-Claro, K., & Stefani, V. (2021). Spatiotemporal niche-  
558 based mechanisms support a stable coexistence of ants and spiders in an extrafloral nectary-  
559 bearing plant community. *Journal of Animal Ecology*, 90(6), 1570-1582.  
560 <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13477>
- 561 Machado, S. R.; Morellato, L. P. C.; Sajo, M. G. & Oliveira, P. S. (2008). Morphological  
562 patterns of extrafloral nectaries in woody plant species of the Brazilian cerrado. *Plant Biology*,  
563 vol. 10(4), p. 1-14. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2008.00068.x>
- 564 Marazzi, B.; Bronstein, J. L.; Koptur, S. (2013). The diversity: ecology and evolution  
565 of extrafloral nectaries: current perspectives and future challenges. *Ann. Bot.*, v. 111, p. 1243-

- 566 1250. <https://doi.org/10.1093/aob/mct109>
- 567       Marinho, W. R. C.; Santos, R. G.; Cruz, L. S.; Borges, I. C. V.; Medeiros, B. M.; Silva,  
568 R. A.; Araujo, A. K.; Menezes, J. S.; Feitosa, N. M.; Pereira, R. F. P.; Fonseca, R. N. (2021).  
569 Simulídeos (simuliidae: diptera) como objeto de estudo no Brasil e no mundo. *Nature and*  
570 *Conservation*, v.14, n.1, p.12-23. <https://doi.org/10.6008/CBPC2318-2881.2021.001.0002>
- 571       Meehan, C. J.; Olson, E. J.; Reudink, M.W.; Kyser, T. K. & Curry, R. L. (2009).  
572 Herbivory in a spider through exploitation of an ant-plant mutualism. *Current Biology*, 19:  
573 R892- R893. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.08.049>
- 574       Morais-Filho, J. C. & Romero, G. Q. (2010). Plant glandular trichomes mediate  
575 protective mutualism in a spider-plant system. *Ecological Entomology*, 35: 485-494.  
576 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2010.01205.x>
- 577       Morellato, L. P. C., Alberti, L. F., Hudson, I. L. (2010). Applications of circular  
578 statistics in plant phenology: a case studies approach. In: Hudson IL, Keatley M, editors.  
579 Phenological research: methods for environmental and climate change analysis. The  
580 Netherlands: Springer; p. 357-371.  
581 [https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2\\_16](https://doi.org/10.1007/978-90-481-3335-2_16)
- 582       Moura, R. F. et al. (2021). Biotic Defenses Against Herbivory. In: Del-Claro, K.,  
583 Torezan Silingardi, H.M. (eds). *Plant-Animal Interactions*. Springer, Cham.  
584 [https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-66877-8_5)
- 585       Nahas, L., Gonzaga, M. O., & Del-Claro, K. (2012). Emergent Impacts of Ant and  
586 Spider Interactions: Herbivory Reduction in a Tropical Savanna Tree. *Biotropica*, 44(4), 498-  
587 505. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2011.00850.x>
- 588       Nahas, L., Gonzaga, M. O., & Del-Claro, K. (2016). Wandering and web spiders feeding  
589 on the nectar from extrafloral nectaries in neotropical savanna. *Journal of Zoology*, 301(2),  
590 125-132. <https://doi.org/10.1111/jzo.12400>
- 591       Novo, R. R., Souza, J. T., & Castro, C. C. de. (2010). First report of predation on floral  
592 visitors by crab spiders on *Croton selowii* Baill. (Euphorbiaceae). *Acta Botanica Brasilica*,  
593 24(2), 592-594. <https://doi.org/10.1590/S0102-33062010000200029>
- 594       Nyffeler, M. (2016) Phytophagy in jumping spiders: the vegetarian side of a group of  
595 insectivorous predators. *Peckhamia* 137.1:1-17
- 596       Nyffeler M., Olson E. J. & Symondson W. O. C. (2016) Plant-eating by spiders. *J.*  
597 *Arachnol.* 44, 15-27  
598 <https://doi.org/10.1636/P15-45.1>
- 599       Oliveira, P.S. & Leitão-Filho, H.F. (1987). Extrafloral nectaries: their taxonomic

- 600 distribution and abundance in the woody flora of Cerrado vegetation in southeast Brazil.  
601 *Biotropica* 19: 140-148.  
602 <https://doi.org/10.2307/2388736>
- 603 Oliveira, P.S. & Oliveira-Filho, A.T. (1991). Distribution of extrafloral nectaries in the  
604 woody flora of tropical communities in Western Brazil. In: Price, P.W.; Lewinsohn, T.M.;  
605 Fernandes, G.W. & Benson, W.W. (eds.). *Plant-animal interactions: evolutionary ecology in*  
606 *tropical and temperate regions*. John Wiley & Sons, New York, USA, pp. 163-175.
- 607 Pollard, S. D., Beck, M. W., Dodson, G. N. (1995) Why do male crab spiders drink  
608 nectar? *Animal Behaviour*, 49:1443-1448. [https://doi.org/10.1016/0003-3472\(95\)90065-9](https://doi.org/10.1016/0003-3472(95)90065-9)
- 609 Preisser, E. L., Orrock, J. L., Schmitz, O. J. (2007) Predator hunting mode and habitat  
610 domain alter nonconsumptive effects in predator-prey interactions. *Ecology*, 88(11), 2744-  
611 2751. <https://doi.org/10.1890/07-0260.1>
- 612 Price, P. W., Bouton, C. E., Gross, P., McPherson, B. A., Thompson, J. N., & Weis, A.  
613 E. (1980). Interactions Among Three Trophic Levels: Influence of Plants on Interactions  
614 Between Insect Herbivores and Natural Enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*,  
615 11(1), 41-65. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.11.110180.000353>
- 616 Ramos, F.A. & Diniz, I.R. (1993). Seasonal cycles, survivorship and growth of colonies  
617 of *Polistes versicolor* (Hymenoptera, Vespidae) in the urban area of Brasilia, Brazil.  
618 *Entomologist*, 112(3-4): 191-200.
- 619 Rasband, W. S. 2006. ImageJ: image processing and analysis in Java. Bethesda (MD):  
620 National Institutes of Health, Research Services Branch. Available from:  
621 <http://rsb.info.nih.gov/ij/docs/index.html>.
- 622 Rimmel, T., Davison, J. & Tammaru, T. (2011). Quantifying predation on folivorous  
623 insect larvae: the perspective of life-history evolution. *Biological Journal of the Linnean*  
624 *Society*, 104, 1-18. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2011.01721.x>
- 625 Reu, Jr., W. F., & Del-Claro, K. (2005). Natural history and biology of *Chlamisus minax*  
626 *Lacordaire* (Chrysomelidae: Chlamisinae). *Neotropical Entomology*, 34(3): 357-362.  
627 <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2005000300001>
- 628 Ribas, A. C. A., Brescovit, A. D., Raizer, J. (2011) The composition of spider  
629 assemblages varies along reproductive and architectural gradients in shrubs *Byrsonima*  
630 *intermedia* (Malpighiaceae). *J Arachnol* 39:537-540. <https://doi.org/10.1636/P10-111.1>
- 631 Rico-Gray, V. & Oliveira, P.S. (2007). The ecology and evolution of ant-plant  
632 interactions. The University of Chicago Press, Chicago, USA, 346p.  
633 <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226713540.001.0001>

- 634 Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. (2003). Natural history of *Misumenops*  
635 *argenteus* (Thomisidae): seasonality and diet on *Trichogoniopsis adenantha* (Asteraceae). The  
636 Journal of Arachnology, 31: 297-304. <https://doi.org/10.1636/02-19>
- 637 Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. (2004 a). Beneficial effects of flower-dwelling  
638 predators on their host plant. Ecology, 85: 446-457. <https://doi.org/10.1890/02-0327>
- 639 Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. (2004 b). Foraging by the flower-dwelling  
640 spider, *Misumenops argenteus* (Thomisidae), at high prey density sites. Journal of Natural  
641 History, 38: 1287-1296. <https://doi.org/10.1080/0022293031000155188>
- 642 Romero, G. Q.; Mazzafera, P.; Vasconcellos-Neto, J. & Trivelin, P. C. O. (2006).  
643 Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. Ecology 87:803-808.  
644 [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[803:BSIHPN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[803:BSIHPN]2.0.CO;2)
- 645 Romero, G. Q. (2007) Papel das aranhas como agentes de controle biológico em  
646 agroecossistemas. In: Gonzaga MO, Santos AJ, Japyassú HF (eds) Ecologia e comportamento  
647 de aranhas. Interciência, Rio de Janeiro
- 648 Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. (2007). Aranhas sobre plantas: dos  
649 comportamentos de forrageamento às associações específicas. In: Gonzaga, M. O.; Santos, A.  
650 J. & Japyassú, H. F. (Eds.). Ecologia e comportamento de aranhas. Editora Interciência, RJ,  
651 Brasil. Pp. 67-87.
- 652 Romero, G. Q., Souza, J. C., Vasconcellos-Neto, J. (2008). Anti-herbivore protection  
653 by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes. Ecology 89:3105-3115  
654 <https://doi.org/10.1890/08-0267.1>
- 655 Romero, G. Q. & Vasconcellos-Neto, J. (2011). Interações de aranhas e plantas:  
656 associações específicas e mutualismos. In: Del-Claro, K. & Torezan-Silingardi, H. M. (Eds.).  
657 Ecologia de Interações, Technical Books.
- 658 Rypstra, A. L., Buddle, C. M. (2013) Spider silk reduces insect herbivory. Biol Lett 9:  
659 20120948. <http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2012.0948>.  
660 <https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.0948>
- 661 Salazar, B.A. & Whitman, D.W. (2001). Defensive tactics of caterpillars against  
662 predators and parasitoids. In: Insects and plant defences dynamics (ed. Ananthakrishnan TN).  
663 Science Publishers, Inc. Plymouth, UK, pp. 161-207.
- 664 Sanders, D. (2013) Herbivory in spiders. In: Nentwig W (ed) Spider ecophysiology.  
665 Springer, Bern, pp 385-391  
666 [https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9\\_28](https://doi.org/10.1007/978-3-642-33989-9_28)
- 667 Scoble, M. J. (1995). The Lepidopteraform, function, and diversity. Oxford University

668 Press, Oxford.

669 Simó, M., Pérez-Miles F., Ponce De León, A.F.E., Meneghel M. (1994). Relevamiento  
670 de Fauna de la quebrada de los cuervos; area natural protegida. Bol. Soc. Zool. Del Uruguay 2:  
671 1-20.

672 Singer, M.S., Farkas, T.E., Skorik, C.M. & Mooney, K.A. (2012). Tritrophic  
673 interactions at a community level: effects of host plant species quality on bird predation of  
674 caterpillars. American Naturalist, 179, 363-74. <https://doi.org/10.1086/664080>

675 Soren R. & Chowdhury S. (2011) Spider nectivory by *Phintella vittata* Koch (Araneae:  
676 Salticidae) from the extrafloral nectaries of *Urena lobata* L. from the Indian region. Curr. Sci.  
677 India 100, 1123-4.

678 Souza, A. L. T (2007) Influência da estrutura do habitat na abundância e diversidade de  
679 aranhas. In: Gonzaga, M. O., Santos, A. J., Japyassú, H. F. (eds) Ecologia e comportamento de  
680 aranhas. Editora Interciência, Rio de Janeiro

681 Souza, A., & Martins, R. (2004). Distribution of plant-dwelling spiders: Inflorescences  
682 versus vegetative branches. Austral Ecology. [https://doi.org/10.1111/J.1442-  
683 9993.2004.01371.X](https://doi.org/10.1111/J.1442-9993.2004.01371.X).

684 Souza, A. L. T., Martins, R. P. (2005) Foliage density of branches and distribution of  
685 plant-dwelling spiders. Biotropica 37:416-420. [https://doi.org/10.1111/j.1744-  
686 7429.2005.00055.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00055.x)

687 Stefani, S., Pires, T. L., Torezan-Silingardi, H. M., Del-Claro, K. (2015). Beneficial  
688 effects of ants and spiders on the reproductive value of *Eriotheca gracilipes* (Malvaceae) in a  
689 Tropical savanna. PLoS ONE. 10(7):e0131843.  
690 doi:10.1371/journal.pone.0131843. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0131843>

691 Stefani, V., Alves, V. N. & Lange, D. (2019). Induced indirect defence in a spider-plant  
692 system mediated by pericarpial nectaries. Austral Ecology, 44(6), 1005-1012.  
693 doi:10.1111/aec.12766. <https://doi.org/10.1111/aec.12766>

694 Styrsky, J. D. & Eubanks, M. D. (2010). A facultative mutualism between aphids and  
695 an invasive ant increases plant reproduction. Ecological Entomology, 35, 190-199.  
696 <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2009.01172.x>

697 Suetsugu, K., Hayamizu, M., & Koike, N. (2013). Clubiona spider (Araneae:  
698 Clubionidae) visiting flowers of nectariferous orchid *Neottianthe cucullata*. Entomological  
699 Science, 17(2), 262-264. doi:10.1111/ens.12047 <https://doi.org/10.1111/ens.12047>

700 Suttle, K. B. (2003) Pollinators as mediators of top-down effects on plants. Ecology  
701 Letters, v. 6, p. 688-694. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2003.00490.x>



- 702 Taylor, R. M., & Bradley, R. A. (2009). Plant Nectar Increases Survival, Molting, and  
703 Foraging in Two Foliage Wandering Spiders. *The Journal of Arachnology*, 37(2), 232-237.  
704 <https://doi.org/10.1636/Sh07-69.1>
- 705 Taylor, R. M., & Pfannenstiel, R. S. (2009). How Dietary Plant Nectar Affects the  
706 Survival, Growth, and Fecundity of a Cursorial Spider *Cheiracanthium inclusum* (Araneae:  
707 Miturgidae). *Environmental Entomology*, 38(5), 1379-1386. doi:10.1603/022.038.0505  
708 <https://doi.org/10.1603/022.038.0505>
- 709 Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M. C., Schwager, M., &  
710 Jeltsch, F. (2004). Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the  
711 importance of keystone structures. *Journal of Biogeography*, 31(1), 79-92.  
712 <https://doi.org/10.1046/J.0305-0270.2003.00994.X>  
713 <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- 714 Torezan-Silingardi, H. M. (2011). Predatory Behavior of *Pachodynerus brevithorax*  
715 (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae) on Endophytic Herbivore Beetles in the Brazilian  
716 Tropical Savanna. *Sociobiology*. 57. 181-189.
- 717 Toti, D. S., Coyle, F. A., & Miller, J. A. (2000). A Structured Inventory of Appalachian  
718 Grass Bald and Heath Bald Spider Assemblages and a Test of Species Richness Estimator  
719 Performance. *The Journal of Arachnology*, 28(3), 329-345. [https://doi.org/10.1636/0161-  
720 8202\(2000\)028\[0329:ASIOAG\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1636/0161-8202(2000)028[0329:ASIOAG]2.0.CO;2)
- 721 Vilela, A. A., Del Claro, V. T. S., Torezan-Silingardi, H. M. et al. Climate changes  
722 affecting biotic interactions, phenology, and reproductive success in a savanna community over  
723 a 10-year period. *Arthropod-Plant Interactions* 12, 215-227 (2018).  
724 <https://doi.org/10.1007/s11829-017-9572-y>
- 725 Vilela, A. A., Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. (2014). Conditional outcomes  
726 in ant-plant-herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora - Morphology,  
727 Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), 359-366.  
728 <https://doi.org/10.1016/j.flora.2014.04.004>
- 729 Whitehouse, M., Hardwick, S., Scholz, B., Annells, A., Ward, A., Grundy, P., &  
730 Harden, S. (2009). Evidence of a latitudinal gradient in spider diversity in Australian cotton.  
731 *Austral Ecology*. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2008.01874.x>
- 732 Whitney, K. D. (2004). Experimental Evidence That Both Parties Benefit in a  
733 Facultative Plant-Spider Mutualism. *Ecology*, 85(6), 1642-1650. [https://doi.org/10.1890/03-  
734 0282](https://doi.org/10.1890/03-0282)
- 735 Wise, D. (1993). *Spiders in Ecological Webs* (Cambridge Studies in Ecology).

736 Cambridge: Cambridge University Press.  
737 <https://doi.org/10.1017/CBO9780511623431>

738 Woodcock, B. A., Potts, S. G., Westbury, D. B., Ramsay, A. J., Lambert, M., Harris, S.  
739 J., & Brown, V. K. (2007). The importance of sward architectural complexity in structuring  
740 predatory and phytophagous invertebrate assemblages. *Ecological Entomology*, 32(3), 302-  
741 311. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2311.2007.00869.x>

742 World Spider Catalog (2023). World Spider Catalog. Version 24. Natural History  
743 Museum Bern, online at <http://wsc.nmbe.ch>, accessed on {june/2023}. doi: 10.24436/2.