

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

O sucesso reprodutivo de *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) é influenciado pela presença de aranhas e formigas?

Tatiane Monteiro Mendes

Projeto de Pesquisa apresentado como requisito para a aprovação na disciplina TCC 2 do Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Uberlândia.

UBERLÂNDIA - MG
JULHO -2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

O sucesso reprodutivo de *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) é influenciado pela presença de aranhas e formigas?

Tatiane Monteiro Mendes

Helena Maura Torezan Silingardi

Projeto de Pesquisa apresentado como requisito para a aprovação na disciplina TCC 2 do Curso de Ciências Biológicas - Bacharelado da Universidade Federal de Uberlândia.

UBERLÂNDIA - MG
JULHO -2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

O sucesso reprodutivo de *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae) é influenciado pela presença de aranhas e formigas?

Tatiane Monteiro Mendes

Helena Maura Torezan Silingardi
Instituto de Biologia

Homologado pela coordenação do Curso
de Ciências Biológicas em __/__/__

Coordenadora: Profa. Dra. Celine de Melo

UBERLÂNDIA - MG
JULHO -2017

UNIVERSIDADE FEDERAL DE UBERLÂNDIA
INSTITUTO DE BIOLOGIA
CURSO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS

O sucesso reprodutivo de *Banisteriopsis malifolia* é influenciado pela presença de aranhas e formigas?

Tatiane Monteiro Mendes

Aprovado pela Banca Examinadora em: / / Nota: _____

Uberlândia, de de

AGRADECIMENTOS

Agradeço primeiramente a Deus, pelo dom da vida e por ter me dado força para nunca desistir diante das dificuldades e me proporcionado chegar até aqui.

Agradeço aos meus pais, por sempre terem me incentivado e não me deixado desistir.

Agradeço aos professores que sempre estiveram dispostos a me ajudar e contribuir para um melhor aprendizado, em especial a professora e minha coorientadora Vanessa Stefani Sul Moreira, pela paciência, dedicação, apoio desde o começo, e por ter contribuído e muito para que eu conseguisse chegar até aqui.

Agradeço a UFU por ter me dado a chance e as ferramentas que me permitiram chegar ao final de mais um ciclo de maneira compensatória, e também ao Leci pela oportunidade e ao CNPQ pela concessão da bolsa.

Aos meus amigos e todos aqueles que me ajudaram, seja direto ou indiretamente para a conclusão desse trabalho.

1. Resumo

Múltiplos predadores frequentemente têm efeitos em suas populações comuns de presas que não podem ser preditos somando os efeitos de cada predador de uma vez. Quando os predadores forrageiam no mesmo substrato de vegetação, as interações intraguildas podem causar resultados positivos para as plantas em que os predadores co-ocorrem. Nós avaliamos experimentalmente os efeitos de aranhas e formigas sobre herbivoria e reprodução em plantas que possuem nectários extraflorais *Banisteriopsis malifolia* (Malpighiaceae). As plantas foram divididas em quatro grupos, dependendo da presença ou ausência de formigas e aranhas. Comparamos os efeitos de cada tratamento sobre a herbivoria e avaliamos o impacto dos predadores na produção de botões, frutas e sementes, e peso dos frutos. Os efeitos benéficos ocorreram quando apenas as formigas estavam presentes, levando a um aumento no número de flores formadas por botões florais e o número de sementes por flores, enquanto que o peso das sementes foi maior quando a planta hospedeira estava com um dos predadores presentes. Este estudo destaca a importância de avaliar o efeito da fauna de predadores como um todo e não apenas um grupo específico sobre herbivoria e fitness.

Palavras chaves: Cerrado; múltiplos predadores; efeitos top-down.

2. Introdução

Dentro das comunidades bióticas encontram-se várias formas de interações entre os seres vivos, as quais podem oferecer informações sobre a dinâmica e a estruturação dessas comunidades (SIMBERLOFF 2006, CLEMENT *et al.* 2008). Por exemplo, as plantas podem sofrer influência direta e indireta de interações entre os níveis tróficos, como as interações de herbivoria, ou interações de predação, e competição que ocorrem entre espécies de uma mesma guilda (FAGAN 1997, BORER *et al.* 2005, SANDERS *et al.* 2011).

As comunidades terrestres são consideradas multitróficas e compostas por no mínimo três níveis tróficos que interagem entre si: produtores (plantas), consumidores primários (herbívoros) e consumidores secundários (inimigos naturais como predadores e parasitoides) (PRICE *et al.* 1980). Nos ecossistemas terrestres, as forças descendentes (top-down) que os invertebrados predadores exercem nos herbívoros e os efeitos da cascata trófica nas plantas são de grande importância na sua estruturação (SCHMITZ *et al.*, 2000, HALAJ & WISE, 2001, SANDERS *et al.*, 2008). Formigas e aranhas estão entre os principais invertebrados predadores e podem reduzir a herbivoria (RUIZ *et al.* 2009, NASCIMENTO & DEL-CLARO 2010), podendo refletir na capacidade reprodutiva de plantas hospedeiras. Dessa forma elas têm condição de exercer um impacto significativo na densidade e distribuição espacial de herbívoros foliares e florais (THOMAS, 1989; ROMERO & VASCONCELLOS-NETO, 2007; ALVES-SILVA & DEL-CLARO, 2013).

Em estudos envolvendo as interações formigas-plantas-herbívoros, a planta pode ser beneficiada dependendo da intensidade dos danos dos herbívoros e do comportamento da espécie de formiga associada (PRICE, 2002; HEIL & MCKEY, 2003; DEL-CLARO *et al.* 2013). Muitas espécies de plantas oferecem recursos alimentares e/ou abrigos que são utilizados por formigas e aranhas, as quais podem fornecer proteção contra grande parte dos herbívoros, simultaneamente (BEATTIE, 1985). Um desses recursos são os nectários

extraflorais (NEFs) que produzem um líquido rico em carboidratos e outros compostos diluídos (GONZÁLEZ-TEUBER E HEIL, 2009) que atrai diversos artrópodes, principalmente formigas (RICO-GRAY E OLIVEIRA, ROSUMEK *et al.* 2009, MARAZZI *et al.* 2013) trazendo pleno benefícios para ambos (BRONSTEIN, 1994). As aranhas também podem ser atraídas pelos NEFs para utilizá-los como fonte complementar de água e energia (TAYLOR & FOSTER 1996, JACKSON *et al.* 2001) ou mesmo para predação os insetos ali presentes.

Estudos no cerrado mostram os benefícios que as formigas que visitam os NEFs trazem às plantas, um dos mais visíveis é a proteção contra a herbivoria, que permite à planta direcionar seus recursos vindos da fotossíntese principalmente para seu crescimento e produção de propágulos (OLIVEIRA & FREITAS, 2004). Por exemplo, Nascimento & Del-Claro (2010) utilizando manipulação experimental em condições naturais, constataram que a presença de formigas visitantes de NEFs em *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) aumentou sua frutificação em mais de 50% em relação às plantas em que as formigas foram excluídas. Assim, a presença constante de formigas na vegetação é devida principalmente à existência de diferentes fontes renováveis de alimentos líquidos disponíveis na folhagem, como os NEFs (DAVIDSON *et al.* 2003; LANGE *et al.* 2013), que fornecem um recurso que efetivamente nutre e permite um melhor desenvolvimento das colônias de formigas (BYK & DEL-CLARO 2011).

Os benefícios das aranhas foram evidenciados, por exemplo, em um experimento feito em *Chamaecrista nictitans* (Fabaceae) em ambiente controlado, onde havia plantas com e sem NEFs ativos. Nesse estudo, Ruhren & Handel (1999) constataram que aranhas da família Salticidae preferiram as plantas com NEFs ativos onde se alimentavam de néctar. Isto resultou em uma correlação positiva entre a presença de salticídeos e o número de frutos e sementes produzidos nesta espécie de planta. O consumo de néctar por aranhas também foi

documentado por Taylor & Pfannenstiel (2008) com aranhas das famílias Thomisidae e Oxyopidae que apresentaram resultados positivos em testes de detecção de frutose, indicando alimentação de néctar extrafloral oriundo da planta hospedeira *Gossypium hirsutum* (Malvaceae). Além disso, insetos herbívoros são presas comuns de aranhas, o que pode resultar em um grande decréscimo das taxas de herbivoria foliar, beneficiando as plantas hospedeiras (ROMERO, 2007; NAHAS *et al.* 2012). Assim, pode-se perceber que aranhas sobre partes vegetativas das plantas podem remover herbívoros e até mesmo nutrir suas plantas hospedeiras com suas fezes, além das carcaças de presas (ROMERO & VASCONCELLOS-NETO, 2004; ROMERO *et al.* 2006; ROMERO *et al.* 2008). Porém, quando estão sobre flores, as aranhas podem ter efeitos controversos. Se capturam insetos herbívoros, como por exemplo, aqueles que consomem partes da flor ou toda a flor, as aranhas têm efeitos positivos para as plantas e podem até mesmo aumentar seu sucesso reprodutivo. Entretanto, se capturam ou afugentam insetos polinizadores, seu papel na planta pode ser negativo. Essa situação já foi demonstrada para formigas sobre flores de Malpighiaceae (ASSUNÇÃO *et al.* 2014).

Portanto, compreender as relações ecológicas no contexto top-down é importante para determinar a ação de predadores na possível regulação dos insetos herbívoros e seus efeitos indiretos na redução de danos foliares e florais, refletindo numa maior produtividade da planta hospedeira. Nesse contexto, o presente estudo tem a intenção de verificar se essas interações realmente beneficiam a planta e se os possíveis efeitos dos predadores mais comuns (formigas e aranhas) ocorrem quando atuam separada ou simultaneamente.

A hipótese desse estudo é que formigas e aranhas contribuem para proteger as partes vegetativas contra danos causados por herbívoros e, conseqüentemente aumentam o valor reprodutivo da planta hospedeira (que possui NEFs), podendo ter um efeito isolado ou complementar. Para isso, foram formuladas duas questões:

- a) Formigas e/ou aranhas reduzem danos foliares promovidos por herbívoro sem uma espécie comum de Cerrado?
- b) Formigas e/ou aranhas exercem um impacto positivo sobre a reprodução das plantas?

3. Materiais e Métodos

3.1 Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Ecológica do Clube Caça e Pesca Itororó de Uberlândia (CCPIU - 18°57' S; 48°12' W), em Uberlândia, MG. A vegetação da reserva é composta predominantemente por cerrado sentido restrito. A região possui um clima AW megatérmico que tem por características uma estação chuvosa (de outubro a março) e outra seca (de abril a setembro) (GOODLAND 1979, ROSA *et al.* 1991). A temperatura média anual é de 22 °C e a precipitação total é de 1500 mm por ano (ROSA *et al.* 1991).

3.2 Espécie de planta

A planta do estudo é *Banisteriopsis malifolia* (Ness Mart.) B. Gates (Malpighiaceae) (Figura 1), um arbusto, o qual raramente atinge 2,5 metros de altura, apresentam ramos com muitas subdivisões e nectários extraflorais (NEFs) na base da nervura principal das folhas, na face abaxial. As folhas são coriáceas, com coloração verde escuro nas folhas adultas e verde claro nas jovens. *Banisteriopsis malifolia* tem floração entre os meses de maio a junho. As flores possuem variação em sua coloração, podendo ser rosa intenso a rosa intermediário (Ferreira & Torezan-Silingardi, 2013).



Figura 1: Planta hospedeira *Banisteriopsis malifolia*.

3.3 Manipulação experimental

O experimento foi realizado durante o período de um ano, de setembro de 2015 a setembro de 2016. As plantas (N=48) marcadas estavam no mesmo estado fenológico (período de crescimento vegetativo e ainda sem inflorescências), com arquitetura similar (altura, número de ramos) e distando pelos menos cinco metros uma planta da outra. As plantas foram divididas aleatoriamente (por sorteio) em quatro grupos de 12 indivíduos, cada grupo recebeu uma denominação e um tratamento diferente. No Grupo I (CF/CA- com formiga/com aranha) não houve manipulação. Nos demais grupos foram feitas manipulações experimentais, sendo que: nas plantas do Grupo II (SF/SA – sem formiga/sem aranha) foram excluídas as aranhas e as formigas, no Grupo III (CF/SA – com formiga/sem aranha) foram excluídas somente as aranhas e no Grupo IV (SF/CA – sem formiga/com aranha) foram excluídas somente as formigas. Formigas e aranhas foram removidas com auxílio de pinças e

pincéis, evitando possíveis danos à planta. Após a exclusão das formigas (grupos II e IV), foi colocada uma fita adesiva com cinco centímetros de largura sobre a circunferência do caule da planta a 30 cm do solo e aplicada em cima da fita uma resina atóxica (Tanglefoot). Esta resina atua como uma barreira física impedindo o acesso das formigas às plantas (DEL-CLARO et. al, 1996; KORNDÖRFER & DEL-CLARO, 2006). Foram cortados os ramos de outras plantas próximas, ou qualquer estrutura do ambiente que pudesse servir como ponto de passagem para as formigas.

O intervalo para a retirada das aranhas na planta (Grupos II e III) ocorreu mediante a retirada manual de todos os indivíduos a cada quatro dias. Este intervalo foi estabelecido durante uma fase pré-experimental em que foram removidas as aranhas de cinco plantas de *B.malifolia*, seguindo metodologia de Nahas et al.(2012). Assim, foram removidas as aranhas de cinco indivíduos das plantas estudadas e inspecionado o estabelecimento das aranhas durante um período de seis dias. A recolonização durante o experimento foi menor que o primeiro dia de exclusão durante os seis dias seguidos (Figura 2).

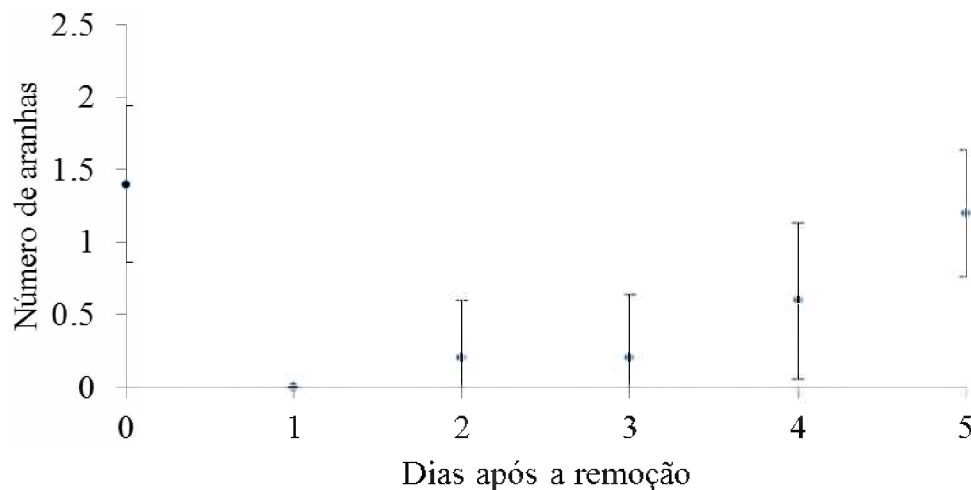


Figura 2: Recolonização de aranhas na planta *Banisteriopsis malifolia*.

Durante o período reprodutivo de *B.malifolia*, foi registrado semanalmente e em todos os ramos reprodutivos de cada planta e de cada tratamento: a guilda e o número de aranhas, as espécie e número de formigas, os herbívoros e outros visitantes.

Dados da fenologia reprodutiva também foram registrados semanalmente, como o número de botões florais, flores, frutos e sementes. Para quantificar a herbivoria, três folhas jovens de cada planta foram marcadas com um pedaço de barbante para o acompanhamento ao longo do desenvolvimento da planta, sendo uma folha no ápice, uma no meio e uma na base do ramo. A cada 50 dias após a marcação essas folhas foram fotografadas.

3.4 Análise dos dados da herbivoria

A normalidade($p < 0,05$) dos dados foi verificada por meio de histogramas e testes de Lilliefors, e a homoscedasticidade por meio de gráficos de dispersão dos resíduos e testes de Levene. Testes estatísticos não paramétricos foram usados quando os dados originais se apresentaram não normais e/ou não homoscedásticos, mesmo após serem transformados. Os dados quantitativos foram apresentados como média $\pm$ erro padrão.

Para verificar se existe diferença entre a variação da média da herbivoria ao longo do tempo nos diferentes tratamentos, transformamos os dados da herbivoria por planta em $\log + 1$ e utilizamos ANOVA para medidas repetidas. Posteriormente, realizamos o teste de Tukey para verificar quais médias dos tratamentos (entre as quatro diferentes manipulações dos predadores) diferiram entre si.

Para determinar o efeito de formigas e aranhas (em conjunto ou separadamente) na produtividade da planta (número de flores por botões, número de sementes por flores e peso das sementes por planta) em cada grupo experimental foi usado o teste Kruskal-Wallis seguido do teste de Post-Hoc de Dunn (Q).

4. Resultados

Os resultados mostraram que ocorreu uma diferença significativa entre os grupos experimentais ($F=7.571$; $p=0.0001$). Comparando par a par as distintas manipulações foi encontrada variação significativa em plantas SF/SA x CF/SA; SF/SA x CF/CA e para SF/CA x CF/CA.

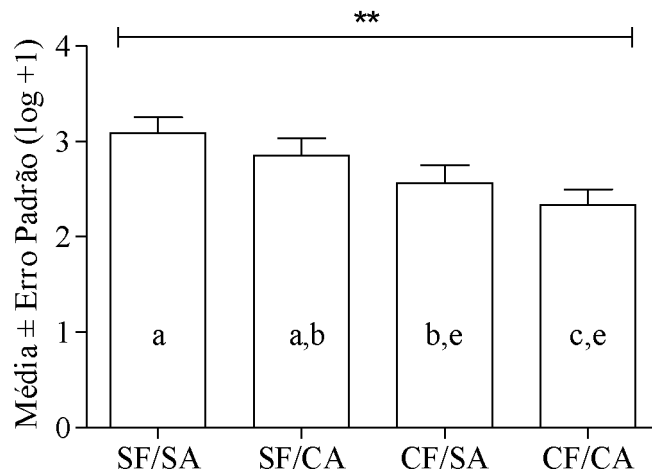


Figura 3. Variação média da herbivoria em diferentes grupos experimentais em diferentes coletas. ** indica estatística significativa (teste de Kruskal-Wallis). Média e erro padrão são apresentados. Letras diferentes dentro das barras indicam diferença significativa (com post-hoc de Dunn).

O número de flores formadas por botões florais produzidos foi diferente entre os grupos experimentais, apresentando uma diferença significativa entre os tratamentos ($F=4,128$; $p=0,0007$). Plantas ocupadas apenas por formigas apresentaram maior produção de flores, seguido do grupo exclusão de formigas e de aranhas, grupo apenas com aranhas e por último o grupo controle. No entanto, a análise par a par não mostrou uma diferença significativa nos diferentes tratamentos (Figura 4).

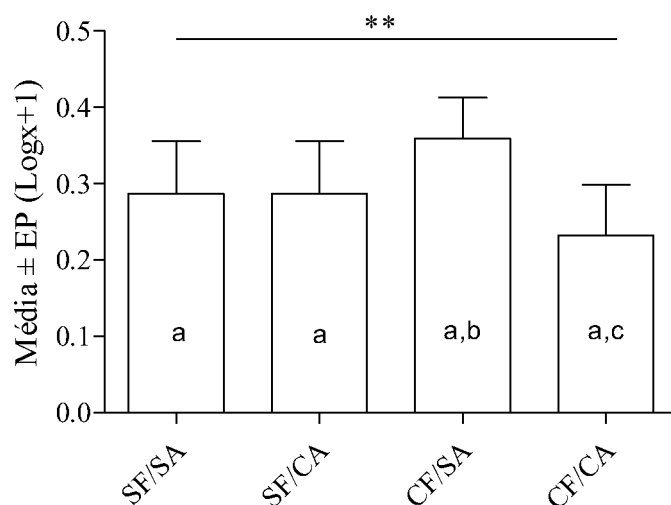


Figura 4 – Número de flores produzidas por botão floral (teste de Kruskal-Wallis). São apresentadas as médias $\pm$ EP. ** aponta para diferença estatística significativa. Letras diferentes dentro das barras indicam diferença significativa (com post-hoc de Dunn).

O número de sementes formadas por flores produzidas foi diferente entre os grupos experimentais, apresentando uma diferença significativa ($F=5,134$; $p=0,000,1$). Plantas do grupo CF/SA apresentaram maior produção de sementes, seguido dos grupos SF/SA, SF/CA e CF/CA, respectivamente. Entretanto, a análise par a par mostrou uma diferença significativa apenas entre os grupos CF/SA e CF/SA (Figura 5).

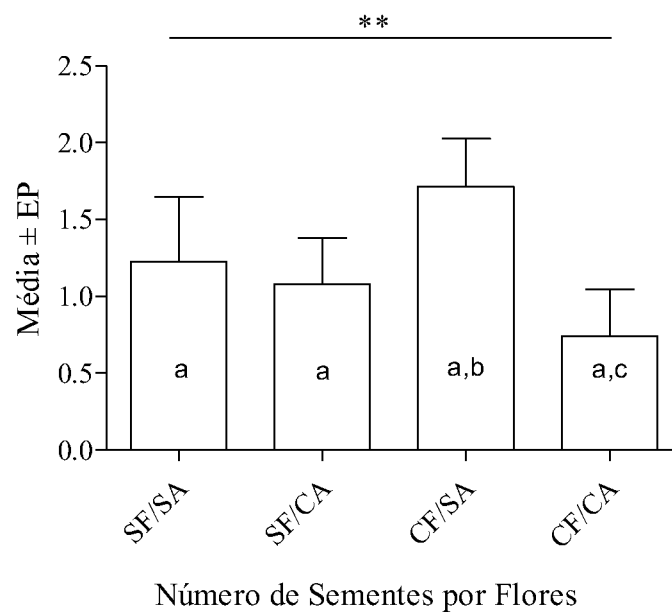


Figura 5. -Número de sementes produzidas por flor. São apresentadas as médias $\pm$ EP. ** aponta para diferença estatística significativa (teste de Kruskal-Wallis). Letras diferentes dentro das barras indicam diferença significativa (com post-hoc de Dunn).

Em relação ao peso das sementes, os resultados dos distintos tratamentos não apresentou diferença significativa ($F=7,46$; $p=0,058$). No entanto comparando os grupos experimentais par a par foi verificado que plantas ocupadas apenas por um predador (aranha ou formiga) apresentaram maior peso das sementes do que os grupos sem predadores ou com dois predadores simultaneamente, com diferença significativa. Além disso, os grupos com a ausência e também com a presença de ambos predadores agindo simultaneamente não diferiram entre si quanto ao peso das sementes (Figura 6).

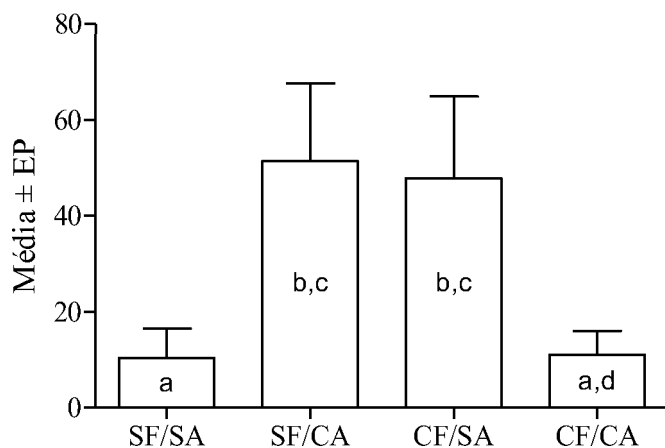


Figura 6. Peso das sementes nos diferentes tratamentos em gramas (g). São apresentadas as médias $\pm$ EP. Letras diferentes dentro das barras indicam diferença significativa (com post-hoc de Dunn).

5. Discussão

A hipótese de que as aranhas e formigas exercem um efeito positivo sobre a herbivoria da planta estudada foi confirmada. O efeito encontrado ocorre principalmente quando ambos predadores (formiga e aranhas) estão simultaneamente presente. Em relação à reprodução de *B. malifolia* os efeitos benéficos ocorreram quando apenas as formigas estavam presentes, levando a um aumento no número de flores formadas por botões florais e o número de sementes por flores, enquanto que o peso das sementes foi maior quando a planta hospedeira estava com um dos predadores presentes, ou seja, apenas a formiga ou apenas a aranha.

A baixa herbivoria encontrada na presença ambos os predadores pode estar relacionada à uma maior captura de presas ou as presas podem responder à presença de predadores através de mudanças no comportamento. Interações mutualísticas de proteção entre predadores e plantas envolvem um certo grau de especialização por parte dos predadores, bem como a necessidade de que estes estejam em um número elevado sobre a planta para promover uma defesa efetiva (Vasconcellos-Neto 2004b, Romero et. al. 2006). Por exemplo, em uma meta-análise do papel das formigas como defesas bióticas de plantas

Rosumeket al. (2009), mostraram que, em média, a exclusão de formigas aumenta o número de herbívoros em plantas em quase 50 por cento, e duplica a quantidade de tecido vegetal perdido para os herbívoros. Nahas et. al.(2012) avaliou experimentalmente os efeitos de aranhas e formigas sobre a herbivoria e a reprodução da planta hospedeira *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). As plantas foram divididas em quatro grupos experimentais, dependendo da presença ou ausência de formigas e aranhas. Os autores compararam os efeitos de cada tratamento sobre a riqueza e abundância de herbívoros mastigadores e sugadores correlacionando-as com a herbivoria (perda de área foliar). Compararam também o impacto dos predadores sobre a produção de botões, frutos e sementes e o peso dos frutos. Os resultados mostraram que predadores como aranhas e formigas na planta hospedeira *Q. multiflora* possuem efeito positivo na redução da herbivoria e na presença dos herbívoros na planta, corroborando nossos resultados. Entretanto, os autores não encontraram nenhum efeito positivo ou negativo no fitness da planta.

Os resultados observados nesse estudo em relação aos efeitos da remoção de predadores sobre a reprodução de *B. malifolia* pode ser explicado de acordo com Schmitz (2000). Segundo este autor, em geral, os efeitos da remoção de predadores são mais facilmente observados na perda de área foliar que no *fitness* das plantas. Segundo o mesmo autor, isso ocorre, possivelmente, devido ao fato de o sucesso reprodutivo da planta ser um processo mais complexo e lento, onde os efeitos da herbivoria em estruturas reprodutivas só poderão ser de fato percebidos no próximo evento reprodutivo, enquanto que o aumento na perda de área foliar é reconhecido de imediato.

A presença de predadores pode diminuir tanto a perda de área foliar, como a perda de partes da flor. As pétalas apresentam como função principal a atração de polinizadores para a flor, especialmente a curta e média distância (Torezan-Silingardi 2012). As glândulas que produzem o perfume floral (osmóforos) podem estar localizadas nas pétalas. Dessa forma,

elas também atuam na atração a longa distância pelo odor (Torezan-Silingardi 2012). Se as pétalas apresentarem danos devido aos herbívoros florais, a atratividade aos polinizadores será diminuída e, conseqüentemente, as taxas de visitação e de frutificação serão inferiores às aquelas observadas em flores com as pétalas intactas (Ferreira & Torezan-Silingardi 2013). Isso mostra que a presença dos predadores pode fornecer um benefício indireto para o fitness da planta.

No entanto, a presença de predadores como as formigas é reconhecida por polinizadores, o que pode causar um efeito de evitação das flores que apresentam um predador próximo. Num experimento com flores de *Heteropteris pteropetala* (Malpighiaceae), Assunção et al. (2014) notaram que a presença de formigas de plástico nas proximidades de uma flor diminuíram significativamente sua consequente visitação e frutificação. Porém, esses autores não encontraram diferença entre a produção de frutos entre os grupos de flores com livre acesso das formigas e com exclusão de formigas. Isso se deve ao comportamento típico das formigas de se deslocar constantemente sobre a planta, buscando presas e o néctar extrafloral.

Nossos resultados mostraram a formiga atuando positivamente na planta no desenvolvimento das flores em botões e das sementes a partir das flores, enquanto que apenas os predadores separadamente indicaram um maior peso das sementes. Em um estudo com *Eriothea gracilipes*, Stefani et al. (2015) mostraram que presença de aranha e formigas levaram a um maior número de sementes viáveis comprovando a importância dos predadores que atuam simultaneamente na planta hospedeira.

Oliveira (1997) realizou um estudo experimental em campo envolvendo a exclusão de formigas na planta *Caryocar brasiliense*, que possuem nectários extraflorais (NEFs). As plantas foram divididas em dois grupos, com ausência e/ou presença de formigas. Os resultados mostraram que plantas com presença de formigas foram menos infestadas por

herbívoros do que plantas que tiveram as formigas excluídas. Com as observações em campo, o autor pode observar que as formigas visitantes de NEFs comportam-se de modo agressivo em relação aos herbívoros de *C. brasiliense*.

Entretanto, os efeitos na reprodução promovidos por aranhas podem ser observados de maneira indireta. Por exemplo, Louda (1982), em estudo envolvendo análise de custos e benefícios, demonstrou que a presença da aranha *Peucetia viridans* (Oxyopidae) em flores de *Haploplappus venetus* (Asteraceae) reduz o número de óvulos fertilizados, mas em contrapartida, aumenta o número de frutos não afetados por herbívoros endofíticos, resultando em saldo positivo.

Sugerimos que a continuidade dos estudos com a mesma espécie no Cerrado e em outros ambientes, assim como estudos com outras espécies possuidoras de NEFs ou sem NEFs mas com hemípteros trofobiontes, possam vir a elucidar algumas questões interessantes sobre a efetividade da presença de diferentes predadores sobre o fitness das plantas.

6. Referências bibliográficas

- ALVES-SILVA, E. & DEL-CLARO, K. 2013. Effect of post-fire resprouting on leaf fluctuating asymmetry, extrafloral nectar quality, and ant – plant – herbivore interactions. *Naturwissenschaften*. Doi:10.1007/s00114-013- 1048-z, 2013:100:525 – 532.
- ASSUNÇÃO, M.A.; TOREZAN-SILINGARDI, H.M.; DEL-CLARO, K. 2014. Do ant visitors to extrafloral nectaries of plants repel pollinators and cause an indirect cost of mutualisms. *Flora* 209: 244–249.
- BEATTIE, A.J. 1985. The evolutionary ecology of ant-plant mutualisms. Cambridge University Press, Cambridge.

- BRONSTEIN, J.L. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology & Evolution* vol. 9: 214 – 217.
- BORER, E. T.; SEABLOOM, E. W.; SHURIN, J. B.; ANDERSON, K. E.; BLANCHETTE, C. A. 2005. What determines the strength of a trophic cascade? *Ecology* 86: 528–537.
- BYK, J., & DEL-CLARO, K. 2011. Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: Direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness. *Population Ecology*, 18: 1–6.
- CARLOS-SANTOS, J. & DEL-CLARO, K. 2001. Interações entre formigas, herbívoros e nectários extraflorais em *Tocoyena formosa* (Rubiaceae) em vegetação de cerrado. *Revista Brasileira de Zoociências*, 3:77-92.
- CLEMENT, L. W., KÖPPEN, S. C. W.; BRAND, W. A.; HEIL, M.. 2008. Strategies of a parasite of the ant-Acacia mutualism. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62: 953–962.
- DAVIDSON, D. W.; COOK, S. C. et al. 2003. Explaining the Abundance of Antsin Lowland Tropical Rainforest Canopies. *Science*, 300.
- DEL-CLARO, K.; BERTO, V. & RÉU, W. 1996. Effect of herbivore deterrence by ants on the fruit set of an extrafloral nectary plant, *Qualea multiflora* (Vochysiaceae). *Journal of Tropical Ecology*, 12:887-892.
- FAGAN, W. F. 1997. Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *American Naturalist* 150: 554–567.
- GOODLAND, R. 1979. Análise ecológica da vegetação do cerrado. IN: *Ecologia do cerrado*.
- GOODLAND, R.; FERRI M. G. (eds). Editora da Universidade de São Paulo, São Paulo, pp 61-16.
- HALAJ, J. & WISE, D.H. 2001. Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle. *American Naturalist*, 157: 262–281.

- HEIL, M. & MCKEY, D., 2003. Protective ant–plant interactions as model systems in ecological and evolutionary research. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34: 425–453.
- JACKSON, R. R.; POLLARD, S. D.; NELSON, X. J.; EDWARDS, ; BARRION A. T.. 2001. Jumping spiders (Araneae: Salticidae) that feed on nectar. *Journal of Zoology*. 255: 25–29.
- KORNDORFER, A.P.& DEL- CLARO, K.2006. Ant-defense versus induced defence in *Lafoensia pacari* (Lythraceae), a mymecophilous tree of the Brazilian cerrado. *Biotropica*, 38:786-788.
- LANGE, D.; DATILLO, W. & DEL-CLARO, K. 2013. Influence of extrafloral nectary phenology on ant–plant mutualistic networks in a neotropical savanna. *Ecological Entomology*. Doi: 10.1111/een.12036, 2013.
- LOUDA, S. M. 1982. Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae). *Oecologia*, 55:185-191.
- NAHAS, L.; GONZAGA, M. O. & DEL-CLARO, K. 2012. Emergent impacts of ant and spiders interactions: herbivory reduction in a tropical savanna tree. *Biotropica*, 44: 498-505.
- NASCIMENTO, E. A. & DEL-CLARO, K. 2010. Ant visitation to extrafloral nectaries decreases herbivory and increases fruit set in *Chamaecrista debilis* (Fabaceae) in a Neotropical savanna. *Flora*, 754-756.
- OLIVEIRA, P. S. & FREITAS, A. V. L. 2004. Ant-plant- herbivore interactions in the neotropical cerrado savanna. *Naturwissenschaften*, 91:557-570.
- PRICE, P. W. 2002. Macro evolutionary Theory on Macroecological Patters. Cambridge University Press, Cambridge.

- PRICE, P. W.; BOUTON, C. E.; GROSS, P.; MCPHERON, B.A.; THOMPSON, J. N. & WEIS, A. E. 1980. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:41-65.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2004. Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant. *Ecology*, 85:446-457.
- ROMERO, G. Q. & VASCONCELLOS-NETO, J. 2007. Interações bióticas entre plantas, herbívoros e aranhas. IN: *Ecologia e Comportamento de Aranhas*. GONZAGA, M. O.; SANTOS A. J. & JAPYASSÚ, H.F. (orgs.). Editora Interciência, Rio de Janeiro, p. 277-299.
- ROMERO, G. Q.; MAZZAFERA, P.; VASCONCELLOS-NETO, J. & TRIVELIN, P.C.O. 2006. Bromeliad-living spiders improve host plant nutrition and growth. *Ecology* 87:803-808.
- ROMERO, G. Q. SOUZA, J. C. & TRIVELIN, P.C.O. 2008. Spatial variation in the strength of mutualistic between a jumping spider and a terrestrial bromeliad: evidence from the stable isotope ^{15}N . *Ecology*, 89:315-311.
- ROSA, R.; LIMA, S. C. & ASSUNÇÃO, W. L. 1991. Abordagem preliminar das condições climáticas de Uberlândia (MG). *Sociedade & Natureza*, 3:91-108.
- RUHREN, S. & HANDEL, S. N. 1999. Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries. *Oecologia*, 119:227-230.
- RUIZ, J., C. INGRAM-FLÓRES, D. H. BOUCHER, AND L. F. CHAVES. 2009. Beneficial effect of spider presence on seedling recruitment of the tropical rainforest tree *Dipteryx oleífera* (Fabaceae). *Revista de Biologia Tropical* 57: 837–846.

- SANDERS, D., NICKEL, H., GHÜTZNER, T. & PLATNER, C. 2008. Habitat structure mediates top-down effects of spiders and ants on herbivores. *Basic and Applied Ecology*, 9: 152-160.
- SANDERS, D., M. SCHAEFER, C. PLATNER, AND G. J. K. GRIFFITHS. 2011. Intraguild interactions among generalist predator functional groups drive impact on herbivore and decomposer prey. *Oikos* 120: 418–426
- SCHMITZ, O. J., HÅMBACK, P. A. & BECKERMAN, A. P. 2000. Trophic cascades in terrestrial systems: a review of the effects of carnivore removals on plants. *American Naturalist*, 155:141-153.
- SIMBERLOFF, D. 2006. Invasional meltdown 6 years later: Important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecology Letters*. 9: 912–919.
- TAYLOR, R. M., AND W. A. FOSTER. 1996. Spider nectarivory. *American Entomology* 42: 82–86.
- TAYLOR, R. M. & PFANNENSTIEL, R. S. 2008. Nectar feeding by wandering spiders on cotton plants. *Environmental Entomology*, 37:996-1002.
- THOMAS, C.D. 1989. Predator–herbivore interactions and the escape of isolated plants from phytophagous insects. *Oikos*, 55:291–298.