

Augusto Cesar de Aquino Ribas

Estruturação da comunidade de artrópodes em plantas. Como se organizam os inquilinos de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) e seu efeito sobre o sucesso reprodutivo

**Campo Grande - MS
2014**

Augusto Cesar de Aquino Ribas

Estruturação da comunidade de artrópodes em plantas. Como se organizam os inquilinos de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) e seu efeito sobre o sucesso reprodutivo

Tese apresentada à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação, área de concentração em Ecologia, para a obtenção do título de Doutor.

Prof. Dr. Josué Raizer
Orientador

**Campo Grande - MS
2014**

DEDICATÓRIA:

*A Benjamim Bolker.
Por ajudar a pensar como o mundo funciona.*

Agradecimentos

Primeiramente agradeço a minha família, que me deu suporte, apoio, tudo que sempre precisei durante todos esses anos. Principalmente minha mãe, Zelia Torres de Aquino Ribas que sempre me apoiou durante meus estudos por todo esse tempo.

Ao meu atual orientador, Josué Raizer, e a todos os orientadores que tive desde a graduação, por me ajudarem a compreender o mundo e a concluir o doutorado, que sempre foi o meu sonho.

Agradeço também a Fundação de Apoio ao Desenvolvimento do Ensino, Ciência e Tecnologia do Estado de Mato Grosso do Sul (Fundect) por me conceder a bolsa de estudos durante parte do meu curso de doutorado e financiar o projeto do qual fazem parte os dados utilizados nessa tese (processos 23/200.327/2008 e 23/200.384/2008).

Tenho que mencionar as pessoas que estiveram comigo durante minhas coletas, que foram muitas, mas a Danielle Boin, Luciana Silva, Carolina Turatti, Larissa Colonhezi, e muitas outras pessoas, de forma que não poderia colocar todos os nomes aqui já que não haveria espaço.

Agradeço também a Antonio Brescovit pelo auxílio nas identificações das aranhas e a Gustavo Gracioli e Andressa Figueiredo pela identificação dos insetos, sem os quais não conseguiria redigir esse trabalho.

Nos últimos anos tenho que agradecer ao professor Luiz Eduardo Roland Tavares, por me ajudar nos momentos difíceis que tive durante meu curso. Agradeço também a Fernando Paiva, Karla Campião, Francielli Charro, Priscilla Soares, Eurico Sczesny, enfim todas as pessoas do laboratório de Parasitologia Veterinária pelo excelente tempo que tenho gasto por lá.

Agradeço a todos os amigos que me ajudaram durante os anos do curso, sempre me estimulando de alguma forma, não me deixando abater pelos problemas, em especial a Edna Scremin-Dias que sempre me estimulou a seguir com meus estudos, ao Rogério Faria que sempre me ajudou com muitos trabalhos, a Alan Fecchio, que sempre esteve por perto e ao André Frozino por sua leal amizade desde não lembro mais quando.

Sumário

Resumo	8
Abstract	9
Introdução	10
1 The composition of spider assemblages varies along reproductive and architectural gradients in the shrub <i>Byrsonima intermedia</i> (Malpighiaceae)	
1.1 Abstract	17
1.2 Short Communication	19
1.3 Acknowledgements	23
1.4 Figures legends	24
2 Composição de artrópodes em arbustos de <i>Byrsonima intermedia</i> (Malpighiaceae): formigas impactam a composição de herbívoros mas não de predadores	
2.1 Resumo	28
2.2 Introdução	29
2.3 Material e Métodos	31
2.4 Resultados	33
2.5 Discussão	34
2.6 Legendas das figuras	39
3 Padrões de co-ocorrência de artrópodes herbívoros e predadores em arbustos <i>Byrsonima intermedia</i> (Malpighiaceae)	
3.1 Resumo	43
3.2 Introdução	44
3.3 Material e Métodos	44
3.4 Resultados	47
3.5 Discussão	47
3.6 Legendas das figuras	51
4 Spiders do not affect fruit set in <i>Byrsonima intermedia</i> (Malpighiaceae)	
4.1 Abstract	58
4.2 Introduction	59
4.3 Methods	60
4.4 Results	61
4.5 Discussion	62
4.6 Figures legends	66
Síntese	69
Referências	72

Resumo

Ecologia de comunidades visa entender como grupos de espécies se distribuem na natureza, demonstrando as formas como estes são influenciados pelos componentes abióticos e bióticos. Nesta tese tratamos dos fatores importantes para a estruturação de comunidades de artrópodes associadas a arbustos de *Byrsonima intermedia*. Demonstramos como a variação na massa de folhas, botões, flores e frutos, altura e biomassa acima do solo dos arbustos de *B. intermedia* influenciam a estrutura da comunidade de aranhas e testamos através de modelos nulos a co-ocorrência de grupos na comunidade de artrópodes associados a este arbusto. Para responder como a comunidade de aranhas varia em função da estrutura do habitat, representada pela fenologia e altura de arbustos *B. intermedia*, coletamos aranhas e aferimos a massa de botões, flores, frutos e folhas e a altura de 46 plantas. Utilizamos modelos nulos avaliando o índice V-ratio baseado na presença ou ausência das famílias de herbívoros e predadores para os mesmos 46 arbustos. A composição em famílias de aranhas dependeu da estrutura do habitat, apresentando um padrão de substituição de espécies ao longo dos gradientes de fenologia e altura das plantas, independentemente da biomassa destas plantas. Já os dois índices V-ratio foram diferentes do acaso para a comunidade de herbívoros, mas não para predadores. Sugerimos que a alta especificidade de herbívoros ao habitat, que também representa seu recurso alimentar, aumenta a chance de competição, enquanto predadores por apresentarem maior variabilidade quanto aos recursos alimentares e a escolha de habitat, devem diminuir a possibilidade de competição, exibindo distribuição aleatória entre os arbustos, e desta forma sendo estruturados pela complexidade do habitat.

Palavras-chave: Comunidade. Interação Animal-Planta. Polinização. Coevolução. Cerrado.

Abstract

Community ecology aims to understand how groups of species are distributed in nature, demonstrating the ways in which these are influenced by abiotic and biotic resources. In this thesis we deal with the important factors structuring arthropod communities associated with shrubs of *Byrsonima intermedia*. We demonstrated that the variation in the mass of leaves, buds, flowers and fruits in height and aboveground biomass of *B. intermedia* shrubs influences the community structure of spiders and tested, using null models, the co-occurrence of arthropods groups in the community associated with this shrub. To answer how the spider community varies with habitat structure, represented by the phenology and height of *B. intermedia* shrubs, we measured the mass of buds, flowers, fruits and leaves and the height of 46 plants and collected all spiders. We also used null models to evaluate the V-ratio index based on the herbivores and predators presence or absence for the same 46 bushes. The composition of spider families depended on habitat structure, showing a pattern of species turnover along gradients of phenology and plant height, regardless of the biomass of these plants. The two indices used in null models analyses differed from chance for the community of herbivores, but not for predators. We suggest that the high specificity of herbivores to habitat, which also represents their food resource, increases the chance of competition, as predators have greater variability in food resources and habitat choice, should decrease the possibility of competition, exhibiting random distribution between shrubs, being organized due to habitat structure.

Keywords: community. Animal-Plant interaction. pollination. Coevolution. Cerrado.

Introdução

Comunidades são coleções de populações de diferentes espécies que compartilham o mesmo espaço e tempo e são regidas por vários tipos de padrões e dinâmicas [1]. Entre esses padrões, podemos citar tendências à riqueza de espécies ao longo de diferentes gradientes ambientais, a exemplo da mudança de espécies de anfíbios em gradientes altitudinais distintos [2], e conjuntos estáveis de espécies, definidos por interações diretas como a de predadores e presas, na qual predadores não sobrevivem na ausência de suas presas, assim como a população das presas pode ser alterada na ausência do seu predador, degradando seu habitat em decorrência da superpopulação [3, 4, 5]. Esses padrões normalmente apresentam-se juntos como tendências gerais dentro da ecologia de comunidades, determinando a riqueza e diversidade destas. Contudo podem haver efeitos indiretos, importantes na determinação desses parâmetros de riqueza e diversidade da comunidade, constituindo um desafio difícil prever qual seu impacto sobre as comunidades. Esta linha de abordagem nos estudos de ecologia de comunidades vem recebendo mais atenção desde a última década [6, 7].

Um exemplo de sistema biológico que pode depender de interações indiretas são os que envolvem predadores e presas em plantas, tais como, aranhas, mantídeos e phymantídeos [8] que vivem em plantas e se alimentam de artrópodes. Predadores como aranhas, podem habitar plantas para capturar presas, mas essa estratégia só é eficiente se a chance de encontrar presas atende um limite mínimo para a sobrevivência da aranha. Assim aranhas que habitam essas plantas estão em constante pressão evolutiva para escolher locais que apresentem uma densidade ótima de presas para sobrevivência [9, 10], e como existe uma grande diversidade de artrópodes herbívoros e polinizadores em plantas [11], é comum encontrar uma enorme quantidade de espécies de aranhas nessas plantas [12].

Mas aranhas se alimentando de outros artrópodes sobre plantas podem

gerar um efeito em cascata. Muitas das presas podem agir como antagonistas ou mutualistas para as plantas (herbívoros ou polinizadores) e a predação pode então afetar suas interações com as plantas de forma positiva ou negativa [13]. Além do efeito exercido pelos predadores devido a simples eliminação de herbívoros e polinizadores, sabemos que predadores também modificam comportamentos dessas presas, que tentam reduzir o seu risco de predação. Evitar a predação tem um custo para a presa, diminuindo seu crescimento e sucesso reprodutivo, ao ponto que os predadores também afetam as densidades de suas presas por efeitos mediados por traços [14]. Além disso, existem evidências de efeitos em cascata positivos para a planta em consequência da predação por aranhas indistinta sobre visitantes florais e predadores de sementes, diminuindo o número de óvulos fertilizados e o número de sementes danificadas [15, 16].

Um desafio para o entendimento desse tipo de interação tri-trófica, no qual efeitos indiretos ocorrem entre predadores e plantas, é a interpretação das interações entre indivíduos e populações no contexto da comunidade. Ao invés de pensar sobre as decisões individuais e isoladas para cada espécie participante, considerando que os indivíduos estão inseridos em uma comunidade e tomam suas decisões nesse contexto, os resultados deste processo afetam diretamente certas espécies da comunidade e indiretamente outras. Nesse nível, a estrutura da comunidade pode ter características determinadas por essas interações indiretas tri-tróficas, podendo-se esperar que exista interligação entre esses três grupos, predadores, presas e plantas [14]. Um grande número de estudos já se propôs avaliar como essa relação funciona e se o efeito da interação entre predadores e presas é positivo ou negativo no sucesso das plantas onde elas ocorrem [8]. Contudo resultados contrastantes foram encontrados, tanto impondo um custo ao sucesso reprodutivo das plantas onde ocorrem [17, 18, 19, 20, 13], quanto conferindo um maior sucesso reprodutivo [16, 21, 22].

Os resultados encontrados por esses autores podem explicar as interações

dos predadores nessas plantas indicando, inclusive, que as aranhas podem reduzir o nível de polinização da planta ao preda artrópodes que agem como polinizadores [23, 24, 20], mas podem aumentar o número de sementes produzidas ao consumir ladrões de néctar, herbívoros que consomem sementes ou outras partes da planta [25, 26, 16]. Além disso, alguns predadores podem restringir sua presença a certos períodos da fenologia das plantas, na floração por exemplo, e atacarem especificamente polinizadores durante a floração ou agir de forma a proteger sementes ou frutos durante a frutificação [27, 28, 29, 30, 17]. Isto demonstra ser necessário conhecer a estrutura da comunidade de aranhas, para saber quais desses efeitos estão agindo sobre esta comunidade.

Efeitos indiretos têm implicações importantes para estudos ecológicos de estruturação das comunidades e sua ocorrência em potencial deve ser considerada para uma correta interpretação experimental[31]. Modelos teóricos e estudos empíricos tem trazido um significativo progresso para entender sistemas tri-tróficos [32]. Contudo, para casos como o descrito acima, em que há um efeito cascata que vai do predador até a planta, resultando em efeito indireto, ainda existem poucos modelos disponíveis, devido à dificuldade de modelar esse tipo de relação [33], essencialmente porque os efeitos são dependentes das densidades relativas de todas as populações participantes, ou seja, da estrutura da comunidade [14]. Entre as possibilidades descritas [34, 35, 36, 37] podemos citar o modelo proposto por Higginson, Ruxton e Skelhorn [38], que além de simples aborda a interação entre predadores, presas e plantas, e nos auxilia a melhor avaliar resultados empíricos e gerar hipóteses sobre como devem ser as interações entre os predadores e presas para cada resultado obtido.

Primeiramente, o principal resultado observado no modelo proposto Higginson, Ruxton e Skelhorn [38] comum a outros modelos [14, 37] prevê que o efeito final depende da densidade de predadores e da densidade relativa entre artrópodes mutualistas e antagonistas para a planta. Assim,

compreender como funciona a estruturação das comunidades de predadores e artrópodes em plantas é decisivo para compreender o resultado final dessa interação entre predadores, presas e plantas.

Além das densidades dos habitantes das plantas, o modelo de Higginson, Ruxton e Skelhorn ainda demonstra que devemos esperar resultado de maior incremento no sucesso reprodutivo das plantas obtido da interação entre predadores e presas para as plantas quando o desempenho dos polinizadores for negativamente dependente da densidade dos polinizadores, se o predador for moderadamente eficiente em influenciar a frequência de visitas por suas presas e se os polinizadores forem muito eficientes [38].

A complexidade estrutural do habitat tem sido considerada uma das principais variáveis na determinação da abundância e da estrutura da comunidade de artrópodes. Vários trabalhos mostraram uma forte relação entre a estrutura da comunidade de artrópodes e a complexidade estrutural do substrato [39, 40, 41, 42, 43]. O padrão comumente observado em aranhas que habitam plantas é considerado uma tendência para comunidades de aranhas que respondem à arquitetura dos ramos de plantas [44, 45, 46, 47].

Processos ecológicos como competição [48], predação [49], parasitismo [50], mutualismo [51] e diferenças ou similaridades no uso de recursos [52, 53] também modificam a estrutura das comunidades de artrópodes. Para tais avaliações são utilizadas análises de co-ocorrência, que têm contribuído para observação destes padrões em comunidades e vem se tornando um poderoso instrumento para descobrir padrões de estruturação em comunidades [54, 55, 56].

Arbustos de *Byrsonima intermedia* A. Juss (Malpighiaceae) estão distribuídos ao longo de toda a região central do país [57], não possuem nectários extraflorais mas possuem glândulas produtoras de óleo que atraem polinizadores especializados na coleta do produto dessas glândulas [58]. Temos também registros de muitos grupos de artrópodes associados a este arbusto, entre eles estão afídeos e membracídeos que comumente atraem

formigas produzindo melado [59]. Por estas características *B. intermedia* é um modelo adequado para investigar a ocorrência de interações entre predadores e presas, sobre o sucesso reprodutivo da planta [60]. Além disso a família Malpighiaceae possui como caráter fixo a forma de suas flores, mas varia bastante quanto ao hábito entre suas espécies, o que pode ser interessante para comparações futuras [58].

Nesta tese são tratados fatores bióticos e abióticos importantes para a estruturação de comunidades dos artrópodes associadas a arbustos de *B. intermedia*, bem como explorada a relação desses artrópodes, mais especificamente as aranhas, sobre o sucesso reprodutivo de *B. intermedia*.

No primeiro capítulo, são consideradas as mudanças na estrutura da comunidade de aranhas em gradientes de variação arquitetural dependentes da altura (arranjo da biomassa) e da fenologia de arbustos *B. intermedia*, o que nos ajuda a avaliar qual a composição de predadores nestes arbustos.

No segundo capítulo avaliamos a estrutura de toda a comunidade, observando se seus padrões de estruturação são semelhantes para herbívoros e predadores. Além disso verificamos se a composição de formigas tem um papel chave na composição das espécies desses grupos em *B. intermedia* [61], já que não só a presença de predadores, mas a densidade de herbívoros, antagonistas para a planta, são elementos chaves no modelo para predadores e presas em plantas [38].

No terceiro capítulo testamos com modelos nulos a co-ocorrência de famílias na comunidade de artrópodes associados a *B. intermedia*. Com esses modelos podemos prever se a predação ou competição tem um papel importante na densidade de herbívoros e predadores. Assim podemos então enquadrar *B. intermedia* no modelo Higginson, Ruxton e Skelhorn [38] como propensa a receber um efeito indireto positivo ou negativo da interação entre predadores e presas. Concluímos propondo uma hipótese de que predadores se alimentando de diferentes espécies de herbívoros devem gerar um sistema mais estável do que herbívoros se alimentando de várias espécies de plantas,

o que leva a uma diferença nos padrões entre herbívoros e predadores observados.

No quarto capítulo realizamos um experimento para verificar a possível ocorrência de variação no sucesso reprodutivo de *B. intermedia* devido à presença de aranhas como previsto pelo modelo [38]. Mais especificamente, avaliamos a produtividade de frutos simulando a presença de aranhas, por meio de modelos artificiais, e o risco de predação que aranhas da família Thomisidae acrescentam ao visitantes florais durante o período de floração.

Ribas, A.C.A.; Brescovit, A.D. & Raizer, J. 2011 The composition of spider assemblages varies along reproductive and architectural gradients in the shrub *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae). Journal of Arachnology 39(3):537-540.

1 The composition of spider assemblages varies along reproductive and architectural gradients in the shrub *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae)

Augusto Cesar de Aquino Ribas: Graduate Program in Ecology and Conservation, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, Brazil. E-mail: ribas.aca@gmail.com

Antonio Domingos Brescovit: Laboratório de Artrópodes, Instituto Butantan, Av. Vital Brasil, 1500, Butantã, São Paulo, SP, Brazil

Josué Raizer: School of Biological and Environmental Sciences, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brazil

1.1 Abstract

The presence of buds, flowers, and fruits increases structural complexity in plants, but can also attract potential prey for predators, thus determining faunistic composition. To understand how a spider assemblage living in the shrub *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) varies with habitat structure in terms of reproductive elements and height of plant, we collected spider specimens and measured bud, flower, fruit, and leaf masses of 44 plants, as well as their height. Spider family composition was found to depend on habitat structure, following a pattern of family turnover occurring along gradients of reproductive plant elements and height, regardless of plant biomass. Theridiidae occurred in samples with the major proportions of buds and flowers, while Oxyopidae occurred only in samples with major proportions of fruits. Multiple linear regression revealed the strong relation between the composition in reproductive plant elements and the composition in families of spiders and a relation between shrub height and spider family composition. These results help us to understand the temporal dynamics

between structural complexity of vegetation and spider assemblages, because during plant phenology the proportions of reproductive elements are also varying.

Keywords: Araneae, assemblage composition, assemblage diversity, habitat structure, habitat heterogeneity, reproductive phenology

1.2 Short Communication

The influence of plant structural traits on microhabitat selection has been demonstrated for spiders around the world. The spiders' preferences for particular microhabitats result in variation of spider diversity related to both the structure of vegetative parts [47, 62] and the presence of reproductive structures [63, 64].

Inflorescence-bearing branches are structurally distinct from vegetative branches and may constitute microhabitats that offer a range of attractive traits for spiders. Floral structures may provide refuge from predators and harsh environmental conditions, facilitating camouflaging for prey capture and serving as breeding sites [65]. Abundance of potential prey for spiders is high in buds and flowers, as these structures are often visited by herbivores and pollinating insects [15]. Furthermore, fruits attract insects and may depend on these to complete their life cycles (*e.g.* [66, 67]). Plant phenological variation is therefore expected to determine variations in the structure of spider assemblages. The presence and succession of reproductive elements of plants mask the effects of plant structural complexity on spider diversity, because reproductive structures not only modify plant architecture (by changing biomass spatial arrangement), but also amplify the local prey availability, being attractive to spiders for many reasons (*e.g.*, [68, 69]).

We desired to know if the relative amount of each reproductive element (buds, flowers and fruits), height (plant architecture), and biomass (habitat size) of the shrub *Byrsonima intermedia* A. Juss (Malpighiaceae) might explain variation in the composition of spider assemblages. The architecture of this shrub species varies with height [70], because the taller the specimen, the further apart its branches are arranged, facilitating the construction of wider webs.

Data were collected from an area of the Brazilian savanna (*cerrado stricto sensu*) in Campo Grande, Mato Grosso do Sul, southwestern Brazil (Embrapa Gado de Corte, 20°26'36,6''S e 54°43'30,6''W). The area, now undergoing

regeneration, harbors a large number of *B. intermedia* specimens with asynchronous flowering.

The species has entomophilous flowers that last for one day on average and develop into a drupe [70]. From 17 October to 4 December 2008, a total of 44 shrubs (typically six each week) was sampled. To randomize the choice of shrubs, the posts of an adjoining fence were numbered. A fencepost and a perpendicular distance in meters (integers from 0 to 100) were then chosen by draw. Fencepost and distance determined a spot from which the nearest *B. intermedia* shrub was selected. While uncut, the plants were individually wrapped in plastic bags of 100l capacity, then cut at ground level using pruning shears before taken to the laboratory, where each shrub (mean height = 1.24m, SD = 0.25; biomass = 461.2g, SD = 252.3) was inspected for the presence of arthropods. The spiders thus collected were stored for identification at the family level. Voucher specimens were deposited in the Arachnida collection of Instituto Butantan of São Paulo, Brazil.

After removal of the arthropods, all the buds, flowers, fruits, and leaves from each shrub were collected, and the fresh mass of each of these types of structure was weighed using a balance of 0.01 g precision right after the removal of the arthropods in the same day of sampling. As *B. intermedia* is a species with an asynchronous flowering period [71]. The 44 plant specimens were randomly grouped, taking into account the frequency of spider families, mean plant height, and total biomass of shrubs, leaves, buds, flowers, and fruits, resulting in 11 samples of four specimens each, allowing us to make ordinations of the variables without losing the relation between them.

Ordination by non-metric multidimensional scaling (NMDS) was employed to represent the variation in relative amounts of leaves, buds, flowers, and fruits across plant samples. We considered the relative biomass of vegetative structures (leaves) and reproductive structures (buds, flowers, and fruits), employing a Bray–Curtis dissimilarity matrix for this ordination. NMDS was also used to represent spider family composition. A Bray–Curtis

dissimilarity matrix based on relative frequencies was also employed for this purpose.

A multiple linear regression model was used to evaluate the effects of reproductive plant elements (NMDS scores), height, and biomass on the diversity (Shannon index) and composition (NMDS scores) of spider families. R software [72] was used for data analysis. The vegan software package [73] was additionally employed for diversity calculations and for ordinations.

Ordination of *B. intermedia* samples using the relative mass of leaves, buds, flowers, and fruits using NMDS ($n = 11$, $R^2 = 0.94$) revealed variation in composition of the reproductive elements (Fig. 1A). Samples with more buds remained on the left in the gradient of ordination, while flowers decreased and fruits increased along this gradient. Leaves were abundant in all samples throughout this gradient, irrespective of reproductive elements. A total of 195 spiders from nine families was collected from 44 shrubs. Salticidae (62 specimens), Anyphaenidae (33), and Thomisidae (21) were the most abundant families. A mean Shannon's index of 1.49 was found for family diversity, ranging from 0.67 to 1.86 for the 11 samples and varying randomly with reproductive plant elements, height, and biomass in a multiple regression model ($n = 11$; $F = 2.63$; $R^2 = 0.68$; $P = 0.35$).

Sample ordination by NMDS ($n = 11$; $R^2 = 0.73$) using relative frequencies of spider occurrence, revealed a gradient in spider family composition (Fig. 1B). Spiders of the family Salticidae were found throughout this gradient; Theridiidae and Thomisidae were more likely to occur at the beginning of the gradient; Araneidae and Oxyopidae, at the end. Other families occurred in intermediate portions of the gradient.

In a multiple regression model ($n = 11$; $R^2 = 0.68$; $F = 4.79$; $P = 0.04$), NMDS scores for spider family composition varied as a linear function of NMDS scores for composition of reproductive plant elements ($b = 1.68$; $t = 2.77$; $P = 0.03$) and height ($b = 0.38$; $t = 3.46$; $P = 0.01$), but not of biomass ($P = 0.573$). This finding reveals that, regardless of aboveground biomass, *B. intermedia*'s

height and composition of reproductive elements explained 68% of the variation in the spider assemblage (Fig. 2).

Although associations between spiders and certain types of flowers and fruits have been described in the literature [63, 64], the present study is, to our knowledge, the first to demonstrate how the composition of a spider assemblage varies with a quantitative measure of composition of the reproductive elements, irrespective of total plant biomass. Since variation in plant architecture as a function of size influences habitat complexity [64, 74], this investigation evaluated the isolated effect of architecture by measuring shrub height and disregarding the variation due to biomass, which was achieved by taking into account the multiple regression model. Taller shrubs have more branches and these are more spread out, whereas biomass represents the amount of habitat available for spiders.

Several studies have demonstrated associations between plants and spiders, most often of single species [65, 75], but also of multiple species [47, 76, 64]. These studies corroborate the assumption that habitat architectural traits define the composition of spider species.

Each component of the phenology of *B. intermedia* can represent either an increase or a decrease in spider abundance and diversity [75]. In the present study, the added effects of leaf, bud, flower, and fruit biomass on spider occurrence revealed a pattern of family turnover in which Theridiidae occurred in samples with the major proportions of buds and flowers, while Oxyopidae occurred only in samples with major proportions of fruits.

This pattern suggests that niche partitioning is dependent on the reproductive phenology of *B. intermedia*, more specifically dependent on the composition of reproductive elements. This response seen in the structure of the spider assemblage possibly influences the indirect interactions between spiders and reproductive success (*e.g.*, fruit-set and seed set) of plants [15, 13, 77]. Different components of the reproductive stage of plants are expected to have different effects on the attraction of spiders of each family

[64, 75], and general patterns such as those described in this study are additive responses resulting from these family-level patterns. Not only knowledge of the effect of each reproductive component of plant, but also of the interaction between these components (*e.g.*, decreased plant cross pollination due to spiders predated on pollinators and fruit protection due to predation on herbivores), is necessary to understand the structure of a spider assemblage and help to predict potential responses to indirect interactions between spiders and plants [31]. It can be concluded that spider composition depends on habitat structure, with a pattern of family turnover occurring along gradients of composition of reproductive elements and height, irrespective of plant biomass.

1.3 Acknowledgements

We thank F.O. Roque, J.C. Voltolini, S. Pekar and two anonymous reviewers for their helpful suggestions and comments. V.L. Landeiro provided R functions for the graphs in Fig. 1. This research was supported by the FUNDECT, a governmental foundation of Mato Grosso do Sul State (process 23/200.327/2008 and 23/200.384/2008) and by Conselho Nacional do Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq grant 301776/2004-0 to ADB).

1.4 Figures legends

Figure 1. Ordinations of the samples by non-metric multidimensional scaling (NMDS). (A) Phenological variation: ordination obtained using relative biomass of leaves, buds, flowers and fruits in *Byrsonima intermedia* specimens (Malpighiaceae). (B) Spider family composition: ordination obtained using relative frequency of the spider families.

Figure 2. Partial regression plots of the multiple regression model. NMDS scores for relative frequencies of spider families are values of the dependent variable and NMDS scores of relative masses of reproductive elements (A) and height of *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) shrubs (B) are the independent variables. Lines represent the linear function obtained in the multiple regression model.

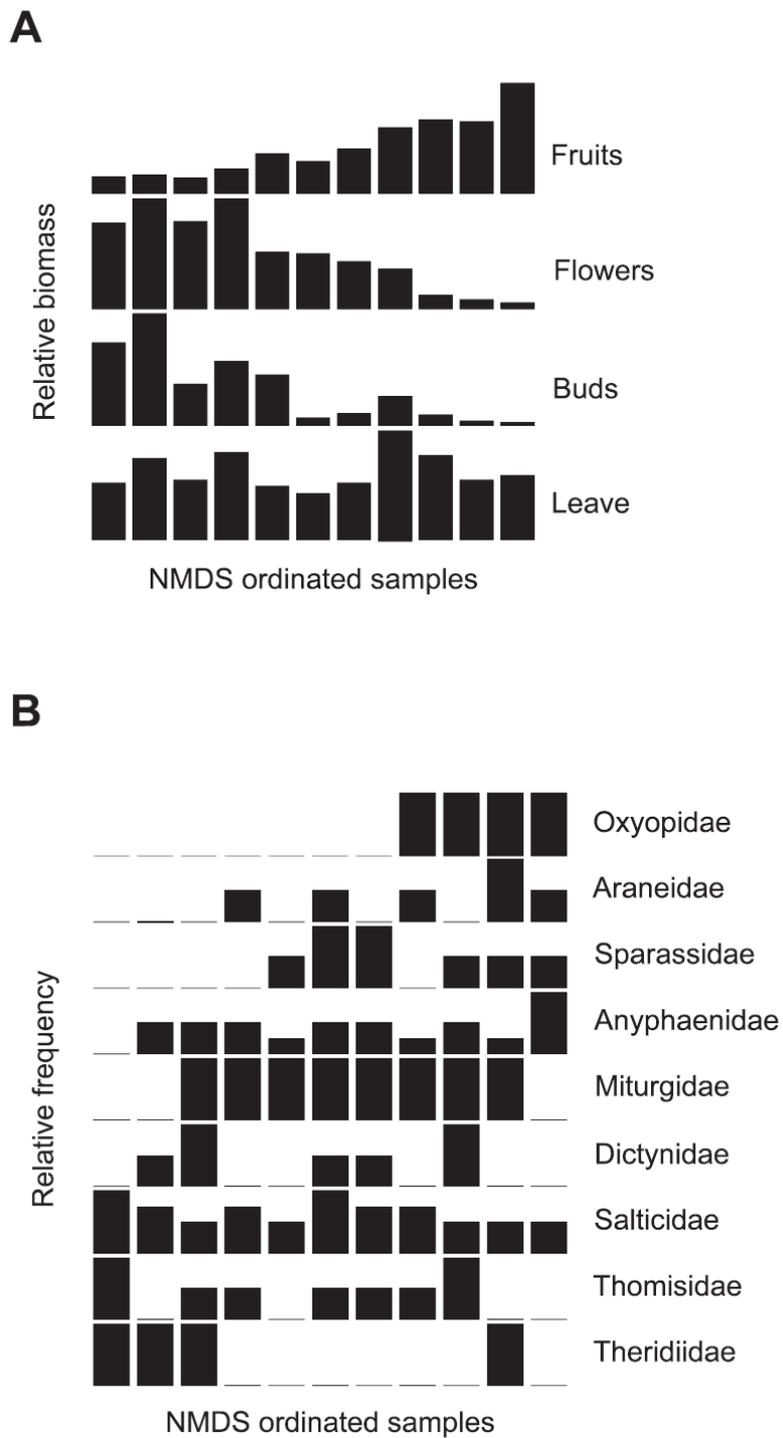


Fig. 1

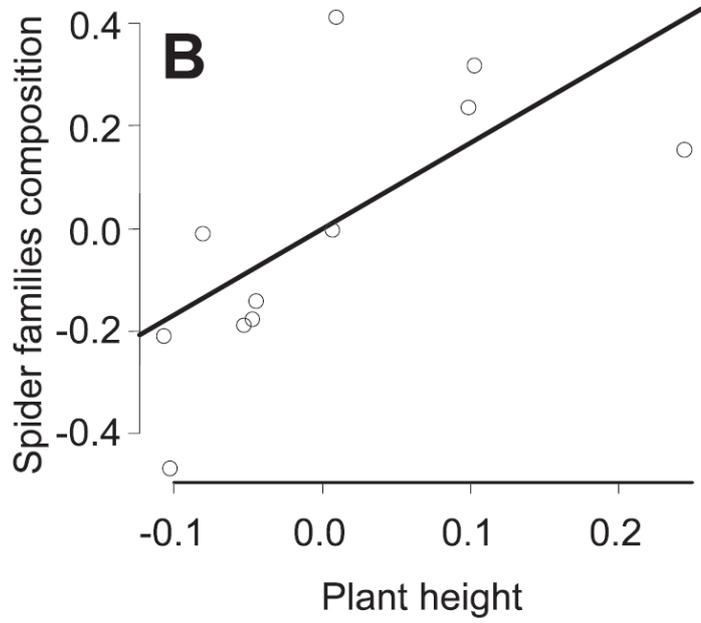
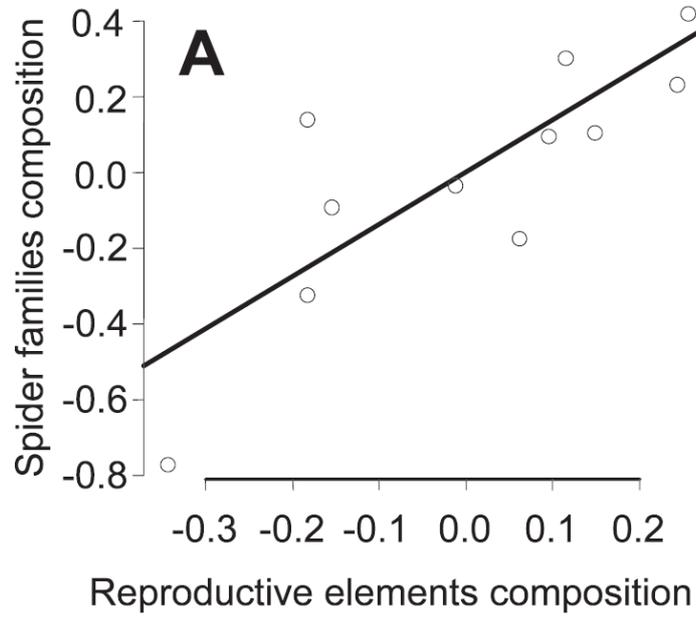


Fig. 2

Manuscrito não publicado

2 Composição de artrópodes em arbustos de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae): formigas impactam a composição de herbívoros mas não de predadores

Augusto C. A. Ribas^{1*} and Josué Raizer²

¹Programa de Pós-graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, Brasil (* autor para correspondência e-mail: ribas.aca@gmail.com)

²Faculdade de Biologia e Ciências Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brasil (e-mail: jraizer@gmail.com)

2.1 Resumo

Em ambientes terrestres, a complexidade espacial é comumente descrita como um padrão geral com influência na estruturação da comunidade de artrópodes na vegetação, mas formigas que forrageiam em plantas também devem exercer um papel chave na estruturação dessas comunidades. Avaliamos o efeito da biomassa, complexidade espacial e composição de formigas na estrutura da comunidade de herbívoros e predadores em arbustos de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae). A complexidade do habitat teve papel mais relevante sobre a estruturação da comunidade de predadores enquanto herbívoros foram dependentes da composição de formigas e da biomassa dos arbustos, dessa forma as famílias de herbívoros se agrupam de acordo com a composição de formigas, o que corrobora com a hipótese de que as formigas alteram o sucesso de plantas através de efeitos de cascata trófica.

Palavras Chave – Regras de montagem de comunidades, mega-diversidade

de herbívoros, complexidade espacial

2.2 Introdução

Há um complexo grupo de interações envolvendo plantas, animais e ambiente que estruturam as comunidades nos ecossistemas [78]. Essas interações estabelecem teias de relações próprias, que determinam a composição estrutural de comunidades naturais. No entanto, são extremamente difíceis de descrever, devido a dificuldade de se realizar experimentos em nível de comunidades, já que na maioria das vezes, não é possível manipular apenas uma interação na rede sem alterar toda a comunidade [79]. Dentre essas interações, podemos citar alguns exemplos, como competição [48], predação [49], parasitismo [50], mutualismo [51] e diferenças ou similaridades no uso de recursos [53, 52], sendo que uma ou mais dessas interações podem ou não controlar a estruturação de comunidades.

Em ecossistemas terrestres, comunidades de artrópodes são comumente estruturadas por características da vegetação [60], porém outra perspectiva na investigação da estrutura de comunidades consiste em focar em espécies dominantes ou grupos chaves [80]. Um exemplo comum de grupo chave são as formigas que forrageiam sobre plantas, procurando presas animais ou que estão envolvidas em muitas interações bióticas, facultativas ou obrigatórias, enquanto exploram recursos como néctar produzido em nectários extraflorais ou melado produzido por hemípteros ou larvas de lepidóptera [59, 81]. Quando nessas plantas, o comportamento agressivo de algumas espécies de formigas com outros animais restringe o acesso destes [82], afetando assim a organização da comunidade de artrópodes [83, 84]. Entretanto, esse efeito exercido pelas formigas em outros animais não é sempre uniforme em toda a planta, já que formigas podem defender mais intensamente apenas o ramo que contém a fonte de recurso de seu interesse, e depende da espécie vegetal com a qual interagem e suas características [85].

Quando as formigas estão associadas com nectários extraflorais e/ou

produtores de melado, usualmente, não deixam a área onde estão forrageando para proteger a planta como um todo, [86, 87] e quando sua área de atividade abrange partes florais, as formigas podem ainda afetar o sucesso reprodutivo da planta onde estão, por exemplo reduzindo a frequência de visitação floral [88, 89] ou indiretamente desencorajando polinizadores através do roubo de néctar ou ainda simplesmente pela presença na área, atacando ou perseguindo durante a visita e atrapalhando as interações de troca de pólen [90, 91]. Esse efeito sobre o sucesso reprodutivo de plantas também ocorre devido a outros predadores que habitam plantas [16, 13], o que pode tornar muito complicado a interpretação de efeitos indiretos de predadores sobre plantas [38].

Arbustos de *Byrsonima intermedia* (A. Juss, Malpighiaceae), ocorrem ao longo de toda a região central do Brasil [57]. Esta espécie não apresenta nectários extraflorais, mas registros de grupos de artrópodes associados a ela são frequentes, como exemplo dos afídeos e membrácidos que comumente atraem formigas produzindo melado [59]. Por estas características consideramos *B. intermedia* um modelo adequado para investigar as interações entre formigas e a comunidade de artrópodes de plantas no cerrado brasileiro [60]. Esta importância da interação com formigas na estruturação das comunidades tem sido explorada de forma específica, espécie a espécie, sendo que de forma geral permanece inexplorada para a comunidade como um todo, tanto para predadores como herbívoros, entre eles os herbívoros sugadores. Assim, o objetivo desse estudo foi avaliar o efeito da composição de formigas e características da planta (tamanho e complexidade espacial) na estrutura da comunidade de herbívoros e predadores em arbustos *B. intermedia*.

2.3 Material e Métodos

Área de Estudo

Os dados foram obtidos em uma área de cerrado *sensu stricto* no município de Campo Grande, MS, pertencente a Embrapa Gado de Corte (20°26'36,6''S e 54°43'30,6''W). A área está em regeneração e possui um grande número de arbustos de *B. intermedia*. Esta planta tem flores entomófilas que duram em média um dia e frutos do tipo drupa [70] sem floração sincrônica [71].

Coleta de Dados

Entre 17 de outubro a 4 de dezembro 2008, foram amostrados um total de 44 arbustos (normalmente seis a cada semana). Para randomizar a escolha de arbustos, todos os mourões de uma cerca adjacente foram numerados. Um mourão e uma distância perpendicular em metros (inteiros de 0 a 100) foram então escolhidos por sorteio. O mourão e distância sorteados determinam um local onde o arbusto de *B. intermedia* mais próximo foi selecionado. Este arbusto era então embalado em saco plástico e em seguida cortado ao nível do solo usando uma tesoura de poda e levado ao laboratório.

No laboratório, cada arbusto (altura = 1,24m e desvio padrão = 0,25; biomassa = 461,2g e desvio padrão = 252,3) foi inspecionado quanto à presença de artrópodes e medidos com auxílio de trena. Estes artrópodes foram retirados e armazenados em frascos numerados para posterior identificação. Após a remoção dos artrópodes, as plantas foram pesadas em balança de precisão de 0,01g no mesmo dia da amostragem.

Artrópodes predadores (em sua maioria aranhas) e herbívoros, foram identificados até famílias pois esse nível taxonômico é suficiente para discriminar variações funcionais gerais entre guildas de artrópodes de vegetação e permite a inclusão de todos os espécimes juvenis que, por exemplo, para aranhas tipicamente representam em torno de dois terços dos espécimes presentes em inventários faunísticos [92]. Formigas foram

identificadas ao nível de gênero, uma vez que este mostrou-se adequado para análise e ofereceu boa precisão para todas as formigas encontradas.

Espécimes testemunhos foram depositados nas coleções de Arachnida do Instituto Butantan de São Paulo, Brasil (curador: I. Knysak) e na Coleção Zoológica da UFMS (curador: F.L. Souza).

Análise de dados

Após a identificação, cada família encontrada foi agrupada de acordo com sua guilda trófica como predadores ou herbívoros com base em seus hábitos de alimentação registrados em campo, morfologia e na literatura [93]. Decompositores e parasitas (ambos representados por duas famílias) não foram considerados nos dados, porque seus hábitos são bastante distintos das outras famílias para serem incluídos no mesmo nível trófico de forma genérica.

Utilizamos ordenação por escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) com uma dimensão para representar a estrutura da comunidade de predadores e herbívoros. Uma matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis com base na frequência relativa foi empregada para essa ordenação. O NMDS também foi usado para representar a composição de formigas. A matriz de dissimilaridade de Bray-Curtis com base na frequência relativa também foi utilizado para este fim.

Produzimos todos os modelos possíveis tendo como fatores preditores a biomassa e altura do arbusto e composição de formigas, com todas as interações até segundo grau. Calculamos o critério de informação de Akaike (AIC) para todos os modelos construídos, depois para os 10 melhores modelos calculamos a variação de cada modelo em relação ao melhor modelo que descreveu os dados.

$$\Delta_i(AIC) = AIC_i - \min(AIC)$$

Onde $\Delta_i(AIC)$ é o valor de AIC do modelo em questão, e é dado pelo AIC dele menos o menor valor de AIC dentre os 10 melhores modelos.

O peso de cada modelo é dado pela formula:

$$peso_i = \frac{-0.5 \cdot \Delta_i AIC}{\sum_{k=1}^K -0.5 \cdot \Delta_k AIC}$$

Que é a fração de explicação do modelo i sobre o somatório de todos valores de Δ para os 10 melhores modelos. Este critério pode ser útil para identificar um modelo único a partir de uma hipótese particular ou inferir a melhor solução de um conjunto de modelos competitivos [94, 95].

Utilizamos também ordenação por escalonamento multidimensional não métrico (NMDS) com duas dimensão para representar a estrutura da comunidade de predadores e herbívoros seguido de uma análise de k-médias, selecionando o número de grupos pelo critério de Calinski, selecionando entre 2 e 5 grupos a partir de 1000 iterações[96]. Todas as análises foram realizadas utilizando a linguagem R [72] e o pacote vegan [73].

2.4 Resultados

Foram amostrados 1682 artrópodes, sendo 793 herbívoros distribuídos 29 famílias com diversidade média de 1,72 (dp = 0,28) por amostra, 185 predadores de 13 famílias e uma diversidade média de 1,33 (dp = 0,34) por amostra e 694 formigas distribuídas em 11 gêneros com uma diversidade média de 0,32 (dp = 0,37) por amostra.

Os dois melhores modelos que descrevem a composição de predadores de *B. intermedia* dependem da fenologia, com 60% do peso, sendo que um deles também apresenta a altura como um preditor importante. Para os modelos relativos aos herbívoros, a composição deles de formigas e altura atuaram como preditores, mas nenhum deles se repete no segundo modelo, onde já somamos 61% do peso.

O agrupamento das amostras seguindo o critério de Calinski formou dois

grupos para herbívoros (Fig. 1) e três grupos para predadores (Fig. 2).

2.5 Discussão

A complexidade do habitat é comumente descrita como o maior padrão estruturando comunidades de artrópodes na vegetação [47], mas a sua importância pode variar de acordo com a escala trófica ou entre guildas dentro das comunidades de artrópodes terrestres.

Esta complexidade do habitat, medida a partir de descritores como fenologia e altura podem ter um papel mais importante na composição de predadores, enquanto herbívoros dependem não apenas dessa complexidade, mas também da composição de formigas. Interações mutualísticas têm se mostrado um importante aspecto da organização de comunidades [97, 98], mas este aspecto, comumente não é avaliado dentro da comunidade como um todo.

Experimentos de exclusão já demonstraram como algumas espécies de formigas podem afetar amplamente a abundância e composição de algumas espécies de herbívoros, *e.g.* a exclusão de *Camponotus* spp. em *B. crassifolia* reduziu a abundância da população de Membracidae e alterou a abundância de outros insetos sugadores e mineradores, sugerindo que a presença de formigas pode estruturar a comunidade de insetos associados a *B. crassifolia* [61].

No entanto, sistemas naturais são mais dinâmicos que meramente a presença e ausência de formigas e podem ter respostas complexas no intervalo entre esses dois extremos [99]. Por exemplo, além de herbívoros produtores de melado, certas espécies vegetais apresentam nectários extra florais (NEF) que provêm um grande incremento para o sucesso das formigas, pelo menos 30 calorias por dia, resultando em cinco vezes mais indivíduos por colônia, maiores pesos corporais e mais ovos [100] e ao explorar esses recursos, a presença dessas formigas acaba por afetar indiretamente os outros artrópodes [31].

Para *B. intermedia*, formigas podem alterar a composição de herbívoros gerando um agrupamento das famílias de acordo com a presente composição, entretanto procedimentos para avaliar essa relação de agrupamento não estão totalmente estabelecidos e, a maioria dos procedimentos dependem de critérios arbitrários como índices de similaridade ou dissimilaridade usados, transformação de dados, entre outros [101], mas a partir de correlações como as aqui apresentadas, experimentos que manipulam a composição de formigas podem ser feitos, uma vez que há como estimar a variabilidade que deve ocorrer para validar os resultados.

Formicine e Myrmicinae mostraram maior abundância nas mesmas amostras que Membracidae. Esta família de insetos é comumente composta por sugadores que produzem melado coletado por formigas, na parte inferior da figura 1 observamos um grupo com grande dominância dessa família, enquanto o outro grupo formado tem densidades distribuída em mais famílias de herbívoros.

O padrão de composição de herbívoros em *B. intermedia* pode ser estruturado por interações com formigas. Os fatores que levam a esses padrões de composição de herbívoros restringidos pela presença de formigas precisa de mais dados sobre o comportamento das espécies de herbívoros. Esse padrão de agrupamento apresenta um impacto determinante na comunidade encontrada em *B. intermedia*, mas somente visto entre formigas e herbívoros.

Predadores parecem não serem limitados por quais formigas estão em *B. intermedia*. Estes predadores, em sua maioria aranhas [102], vão usualmente evitar locais de patrulhamento de formigas e vão ter sua composição e abundância relacionada com a estrutura espacial e presença de flores [64, 103, 63]. Sendo que essas considerações são geralmente generalizadas para outras espécies de plantas [104] e devem ser feitas com precaução.

Padrões como os descrito aqui, em que espécies de herbívoros são organizados diretamente pela composição de formigas através de interação

bióticas além da especificidade da planta ou local podem ajudar a clarificar a mega diversidade de herbívoros nos trópicos[11].

Tabela 1: Tabela de AIC para predadores com os 10 melhores modelos

Modelo	AIC	Delta	Peso
<i>Intercepto + Fenologia</i>	-47.918	0.000	0.351
<i>Intercepto + (Altura + Fenologia)²</i>	-47.120	0.799	0.236
<i>Intercepto</i>	-45.161	2.757	0.088
<i>Intercepto + (Fenologia + Formigas)²</i>	-44.924	2.995	0.079
<i>Intercepto + (Biomassa + Fenologia)²</i>	-44.132	3.786	0.053
<i>Intercepto + Altura</i>	-43.713	4.205	0.043
<i>Intercepto + +Formigas</i>	-43.677	4.241	0.0421
<i>Intercepto + (Altura + Formigas)²</i>	-43.547	4.371	0.0395
<i>Intercepto + (Altura + Biomassa + Fenologia)²</i>	-43.372	4.546	0.0362
<i>Intercepto + Altura</i>	-43.181	4.738	0.0329

Tabela 2: Tabela de AIC para herbívoros com os 10 melhores modelos

Modelo	AIC	Delta	Peso
<i>Intercepto + (Altura + Formigas)²</i>	-69.519	0.000	0.458
<i>Intercepto</i>	-67.424	2.095	0.161
<i>Intercepto + Formigas</i>	-65.928	3.591	0.076
<i>Intercepto + Fenologia</i>	-65.849	3.670	0.073
<i>Intercepto + Biomassa</i>	-65.771	3.748	0.070
<i>Intercepto + Altura</i>	-65.430	4.089	0.059
<i>Intercepto + (Altura + Fenologia)²</i>	-64.207	5.312	0.032
<i>Intercepto + (Altura + Fenologia + Formigas)²</i>	-63.966	5.552	0.028
<i>Intercepto + (Altura + Biomassa + Formigas)²</i>	-63.842	5.676	0.027
<i>Intercepto + (Fenologia + Formigas)²</i>	-62.802	6.716	0.016

2.6 Legendas das figuras

Figura 1. Agrupamento das amostras de herbívoros utilizando k-médias. A linha divide os grupos formados segundo o critério de Calinski. Cores representam a densidade das famílias nas amostras, sendo o gradiente do branco para o preto a menor densidade para a maior densidade.

Figura 2. Agrupamento das amostras de predadores utilizando k-médias. A linha divide os grupos formados segundo o critério de Calinski. Cores representam a densidade das famílias nas amostras, sendo o gradiente do branco para o preto a menor densidade para a maior densidade.

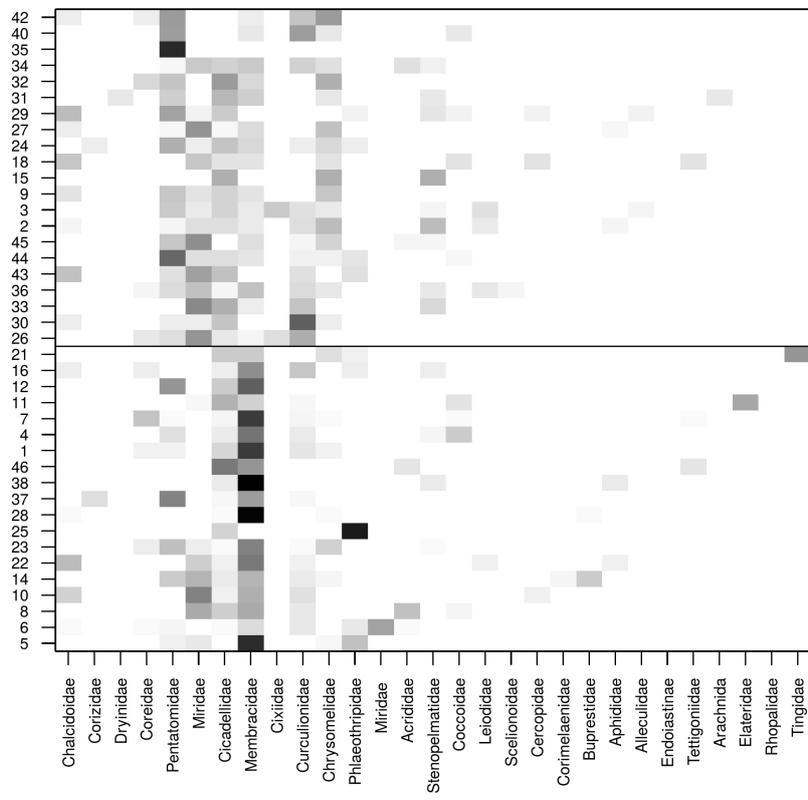


Fig. 1

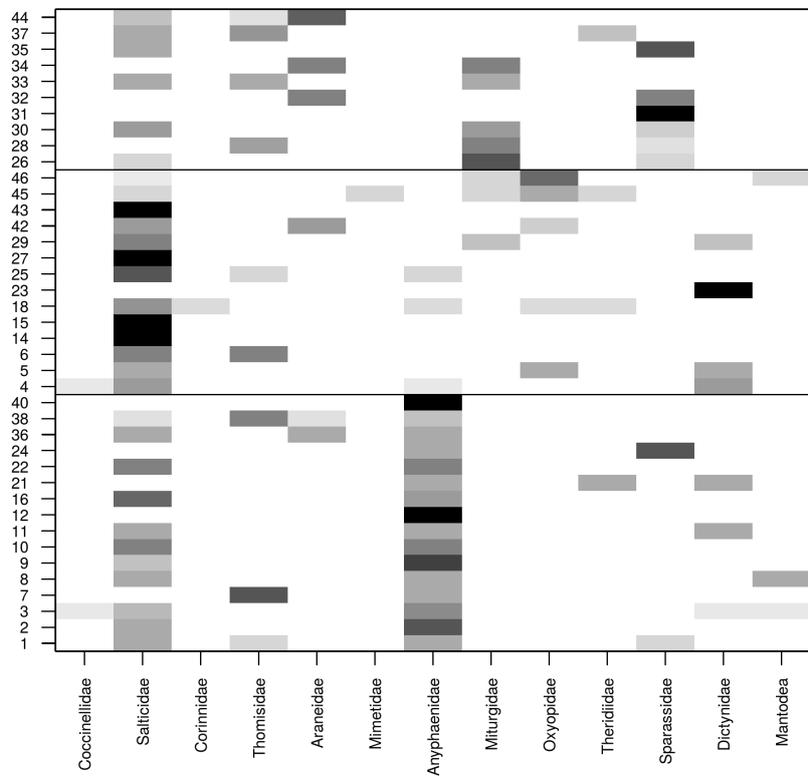


Fig. 2

Manuscrito não publicado

3 Padrões de co-ocorrência de artrópodes herbívoros e predadores em arbustos *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae)

Augusto C. A. Ribas^{1*} and Josué Raizer²

¹Programa de pós-graduação em ecologia e conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, Brasil (* autor para correspondência e-mail: ribas.aca@gmail.com)

²Faculdade de Biologia e Ciências Ambientais, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brasil (e-mail: jraizer@gmail.com)

3.1 Resumo

Testamos modelos nulos de co-ocorrência na comunidade de artrópodes associados a 46 arbustos de *Byrsonima intermedia* A. Juss (Malpighiaceae). Utilizamos modelos nulos avaliando o índice V-ratio para presença ou ausência das famílias de herbívoros e predadores. O índice foi diferente do acaso para a comunidade de herbívoros, mas não para predadores. Sugerimos que a alta especificidade de herbívoros ao habitat, que também representa seu recurso alimentar, aumenta a chance de competição, enquanto que predadores, por apresentarem maior variabilidade quanto aos recursos alimentares e a escolha de habitat, devem diminuir a possibilidade de competição, exibindo distribuição aleatória entre os arbustos.

Palavras chave: co-ocorrência, competição, interações competitivas, modelos nulos, teia trófica

3.2 Introdução

Existe um vasto e complexo conjunto de interações envolvendo plantas e animais que compõe ecossistemas naturais [78]. Esta rede de interações diretas e indiretas determina a consistência na estrutura da composição de espécies nos ecossistemas [79].

Vários processos ecológicos como competição [48], predação [49], parasitismo [50], mutualismo [51] e diferenças ou similaridades no uso de recursos [52, 53] levam espécies a não ocorrerem aleatoriamente umas em relação a outras. Análises de co-ocorrência têm contribuído para avaliação destes padrões em comunidades e vêm se tornando um poderoso instrumento para descobrir padrões de estruturação em comunidades contando com vários algoritmos de aleatorização [54, 55, 56]. No entanto, a significância da co-ocorrência de espécies não fornece hipóteses sobre os mecanismos que deram origem ao padrão determinístico [105, 106] podendo atrapalhar tanto a generalização a partir de tais resultados e a tomada de decisões.

Neste trabalho testamos através de modelos nulos a co-ocorrência de famílias na comunidade de artrópodes associados a *Byrsonima intermedia* A. Juss (Malpighiaceae) e propomos uma hipótese para a diferença nestes padrões entre herbívoros e predadores baseados na análise da estabilidade de teias tróficas [107].

3.3 Material e Métodos

Coleta de dados

Os dados foram obtidos em uma área de cerrado *stricto sensu* no município de Campo Grande, MS, pertencente a Embrapa Gado de Corte (20°26'36,6''S e 54°43'30,6''W). A área está em regeneração e possui um grande número de arbustos de *B. intermedia*. Esta planta tem flores melitófilas que duram em média um dia e frutos do tipo drupa [70].

Semanalmente, entre 17/10/2008 e 04/12/2008, cerca de seis arbustos

foram amostrados, totalizando 46 arbustos. Para aleatorização da escolha dos arbustos, marcamos todos os mourões de uma cerca ao longo da área de cerrado e então sorteamos um mourão e uma distância entre 0 e 100 metros. A partir do mourão sorteado, percorremos a distância sorteada perpendicularmente à cerca e coletamos o arbusto mais próximo. Envolvemos os arbustos em sacos plásticos com capacidade para 100 litros e os cortamos com tesoura de poda a altura do solo para levá-los ao laboratório.

No laboratório, vasculhamos cada arbusto quanto à presença de artrópodes, separando-os para posterior identificação. Todos os artrópodes foram identificados em nível de famílias, representando bem a variação funcional destes grupos animais, além da dificuldade de identificação de jovens e imaturos em menor nível taxonômico. Formigas foram identificadas ao nível de subfamília devido a grande diversidade de hábitos e número de representantes da família Formicidae.

Análise de dados

As famílias dos artrópodes foram agrupadas como predadores ou herbívoros a partir do seu hábito alimentar, usando morfologia geral, observações em campo e literatura [93]. Detritívoros e parasitóides (ambos representados por duas famílias) não foram considerados nas análises devido a seus hábitos serem bastante distintos para generalizações quanto ao nível trófico. Famílias com menos de cinco indivíduos amostrados não foram incluídas nos dados, pois sua presença foi normalmente restrita a uma planta, o que poderia apenas confundir o valor do índice usado.

Foram produzidas duas matrizes de incidências (presença e ausência) das famílias de artrópodes, uma para herbívoros e outra para predadores. Nestas matrizes, cada linha representa uma família de artrópodes e cada coluna representa um arbusto *B. intermedia*. Nós utilizamos um índice para quantificar os padrões de estrutura da comunidade conhecido como índice da razão de variação (V-ratio)[108], que é uma medida da estrutura da

comunidade. Essa razão é a variação das somas das variâncias nas colunas pela somas das variâncias nas linhas. O índice mede padrões de co-ocorrência na matriz de presença ou ausência. Gotelli [54] descreveu as propriedades estatísticas deste índice e suas performances em testes de modelos nulos.

Os modelos nulos foram construídos usando um algoritmo fixo para soma das linhas e equiprovável para colunas, de forma a minimizar diferenças entre indivíduos de *B. intermedia* [54]. Análises foram baseadas em 50 mil aleatorizações, como recomendado por Fayle e Manica [109].

Para análise do efeito de alimentar-se de mais de um grupo em cada nível trófico com relação as dinâmicas populacionais, nós utilizamos o mesmo procedimento de Pimm e Lawton [110] que consiste em avaliar a estabilidade e valores de retorno de teias tróficas baseados no modelo de competição de Lotka-Volterra. Para essa análise consideramos a presença de duas espécies de plantas, duas espécies de herbívoros se alimentando destas e uma espécie de predador. A partir da generalização do modelo de Lotka-Volterra para múltiplas espécies [111], podemos levar em conta todas as interações possíveis entre estas espécies, mas nesse caso, montamos cenários específicos ao limitar as interações diferentes de zero, por exemplo, considerando um valor acima de zero para o efeito de herbívoros sobre plantas mas deixando zerado o efeito de predadores sobre plantas, definido o cenário podemos avaliar se este tem uma tendência a estabilidade, *i.e.* um ponto no tempo onde todas as espécie tem condições de manter população com mais de um indivíduo e essas populações não alteram mais seu tamanho.

Essa avaliação é feita especificando uma matriz de interação da teia trófica, incluindo valores de dependência da densidade apenas para espécies basais (plantas). Colocando limites para os efeitos de predadores nas presas (0 a -10) e presas nos predadores (0 a +0,1), sendo esses os elementos Jacobianos. Geramos então 2000 matrizes e realizamos análise de estabilidade. Determinando o valor de tempo de retorno para cada matriz e os valores de retorno entre as diferentes configurações de teias alimentares mantendo o

número de espécies constante. Similar ao realizado por Pimm e Lawton[110] reproduzido em Stevens [107] utilizando a linguagem R [72].

3.4 Resultados

Encontramos 1732 artrópodes de 33 famílias, 17 de herbívoros e 16 de predadores. As famílias de herbívoros mais comuns foram Membracidae, Miridae e Pentatomidae, representados por nove famílias com menos de cinco indivíduos coletados, enquanto para predadores tivemos mais frequentemente formigas Formicinae e Myrmicinae e aranhas Salticidae (tabela 1). Cinco famílias de predadores não foram utilizadas nas análises por terem menos de cinco indivíduos em todas as amostras.

Os valores observados de V-ratio foram diferentes do acaso para os herbívoros (figura 1), mas não para predadores (figura 2). Valores V-ratio maiores do que o esperado pelo acaso, indicam comunidades competitivamente estruturadas, neste caso com alto grau de segregação entre as famílias de herbívoros.

A partir da análise de estabilidade para a teia trófica, observamos que tanto predadores quanto herbívoros alimentando-se de mais um item aumenta a estabilidade da teia trófica (figuras 3, 4 e 5), porém predadores alimentando-se de mais de um grupo (figura 5) apresentou-se mais estável que herbívoros o fazendo (figura 4).

3.5 Discussão

Herbívoros e predadores associados a *B. intermedia* devem apresentar diferenças na escala de especificidade ao habitat [112]. Esta especificidade diminui quanto mais elevado é o nível trófico. Enquanto uma espécie de planta, neste caso *B. intermedia*, pode representar toda a variação de nicho ocupado por espécies de herbívoros (especificidade de habitat), predadores podem ser diversificados quanto a possibilidades de espécies de plantas que

podem ocupar, assim apresentando-se em uma escala diferente dos herbívoros quanto ao habitat total [113].

A variação das espécies de herbívoros em resposta a flutuações na disponibilidade do arbusto *B. intermedia*, um recurso limitante, deve levar a significância do valor V-ratio para os herbívoros [108]. Neste caso, os arbustos *B. intermedia*, presentes em uma área de regeneração, tem disponibilidade variável espacial e temporalmente, dada a sucessão que ocorre na área, tanto com novos indivíduos *B. intermedia* colonizando a área, quanto outros desaparecendo, acrescentando um componente estocástico sobre o grupo de espécies associadas encontrado. Esse resultado corrobora com uma das hipóteses para a mega-diversidade de herbívoros de Lewinsohn e Roslin [11], a qual espera a predominância de alta especificidade de herbívoros a uma espécie de planta, pois cada indivíduo da espécie vegetal representa um recurso único, deixando uma alta sobreposição quanto ao uso desta por herbívoros e assim propiciando um ambiente competitivo quanto ao seu uso.

Podendo esta competição por arbustos ser relaxada pela estocasticidade dos eventos de colonização. A conectância dentro das teias tróficas geradas por essas associações, mais específica entre herbívoros e uma espécie de planta em relação aos predadores, influencia a estabilidade da comunidade [110, 114], já que o tamanho da teia trófica depende não somente da ineficiência da transferência de energia entre níveis tróficos, mas também da conectância dentro desta. Neste caso a teia que incluiu com espécies de predadores se alimentando de várias espécies de herbívoros foi mais estável do que a de herbívoros se alimentando de várias plantas, o que mantém herbívoros com um nicho alimentar mais estreito em relação aos predadores, sendo portanto controlados pela pressão de predação, mantendo a cadeia mais estável.

Com amplitude de nicho maior, os predadores podem ter sua estruturação relacionada a outros fatores que não a competição, sendo comumente relacionados a complexidade do habitat [47]. Devido à cascata de extinções

que deve ocorrer pela eliminação de um herbívoro do sistema, predadores em um nível acima dos herbívoros, sempre são mais suscetíveis a qualquer extinção abaixo deles. Os herbívoros podem ter sua densidade controlada pelos predadores ou na ausência de predadores, podem ser controlados por fatores dependentes da densidade [110, 107].

Os predadores podem, desta forma, contribuir para uma maior diversidade de herbívoros, como por exemplo as formigas, que podem interagir mutualisticamente com algumas espécies de herbívoros e repelir outras espécies, fazendo com que algumas plantas, na presença destas formigas, apresentem uma composição de espécies de herbívoros diferente da observada em plantas sem formigas. Experimentos de exclusão demonstram como algumas espécies de formigas podem afetar a abundância e composição de certas espécies de herbívoros. A exclusão de *Camponotus* spp. em *B. crassifolia* reduziu a população de cigarrinhas (Membracidae) a 20% do comum em plantas com *Camponotus* spp. e influenciou a abundância e presença de outros herbívoros sugadores, sugerindo que a presença de formigas altera a estrutura da comunidade de insetos associada a *B. crassifolia* [61]. Mas sistemas naturais são muito mais complexos que a presença e ausência de formigas. Espécies de plantas e distúrbios podem modificar a presença dos predadores que estão por sua vez modificando por cascata a composição e estrutura da comunidade dos herbívoros [99].

Além deste tipo de interação de herbívoros com maior especificidade alimentar, os predadores tendem a contribuir proporcionalmente mais para a conectância da teia trófica. Através da diminuição da sobreposição de nicho, portanto da competição entre os grupos de predadores, por mais possibilidades de itens alimentares e de habitat.

Tabela 1: Herbívoros, predadores e o número de ocorrências nos arbustos amostrados.

Herbívoros	Número de ocorrências	Predadores	Número de ocorrências
Pentatomidae	30	Anyphaenidae	20
Chrysomelidae	27	Myrmicinae	15
Curculionidae	27	Miturgidae	9
Miridae	26	Pseudomyrmecinae	9
Fulgoridae	21	Thomisidae	9
Coccidae	9	Sparassidae	8
Coreidae	9	Dictynidae	7
Aphididae	4	Araneidae	6
Cercopidae	3	Oxyopidae	6
Acrididae	2	Theridiidae	6
Alleculidae	1	Dolichoderinae	5
Buprestidae	1	Mantidae	4
Corizidae	1	Ponerinae	3
Rhopalidae	1	Coccinellidae	1
Corimelaenidae	1	Corinnidae	1
Elateride	1	Mimetidae	1
Tingidae	1		

3.6 Legendas das figuras

Figura 1. Distribuições dos valores de V-ratio obtidos em 50.000 randomizações das presenças ou ausências de famílias de artrópodes herbívoros. Os valores zero nas abscissas indicam as medianas destas distribuições e as linhas tracejadas o intervalo de dois desvios padrões (valores críticos de significância a 0,05). O ponto indica a classe do valor observado de V-ratio.

Figura 2. Distribuições dos valores de V-ratio obtidos em 50.000 randomizações das presenças ou ausências de famílias de artrópodes predadores. Os valores zero nas abscissas indicam as medianas destas distribuições e as linhas tracejadas o intervalo de dois desvios padrões (valores críticos de significância a 0,05). O ponto indica a classe do valore observado de V-ratio.

Figura 3. A distribuição dos maiores autovalores recíprocos (medida dos tempo de retorno) de 2000 matrizes do sistema descrito na figura. O número em cada histograma é a porcentagem de valores superiores a 150.

Figura 4. A distribuição dos maiores autovalores recíprocos (medida dos tempo de retorno) de 2000 matrizes do sistema descrito na figura. O número em cada histograma é a porcentagem de valores superiores a 150.

Figura 5. A distribuição dos maiores autovalores recíprocos (medida dos tempo de retorno) de 2000 matrizes do sistema descrito na figura. O número em cada histograma é a porcentagem de valores superiores a 150.

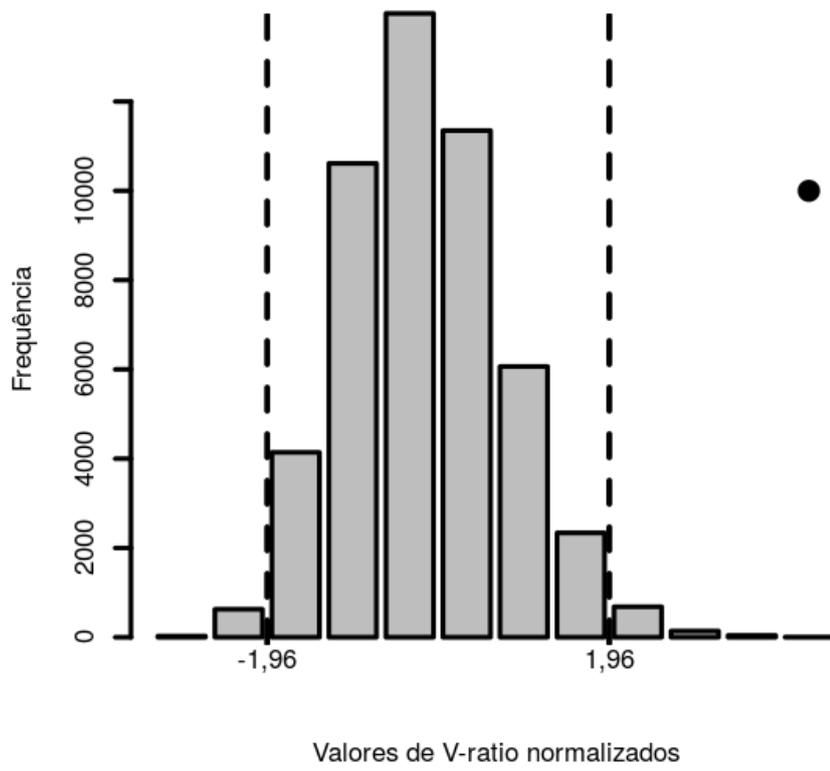


Fig. 1

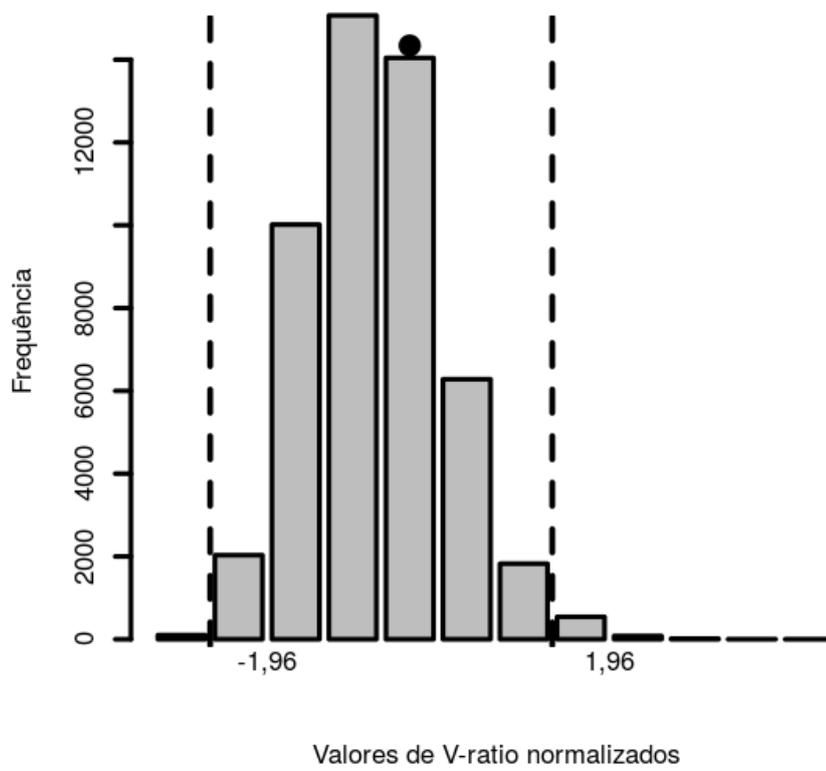


Fig. 2

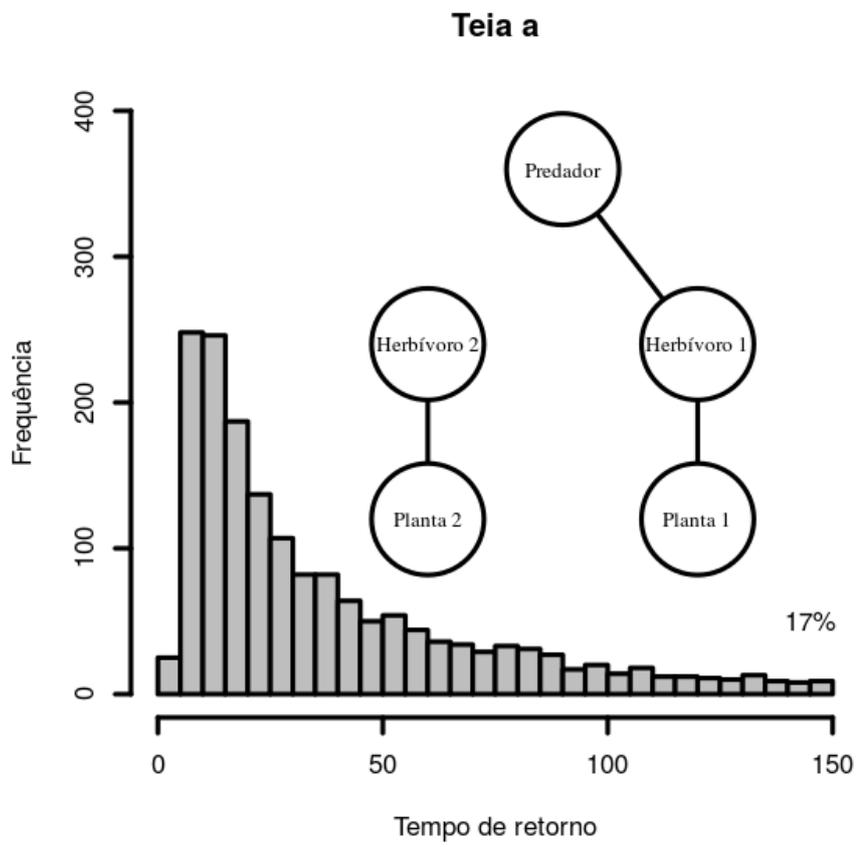


Fig. 3

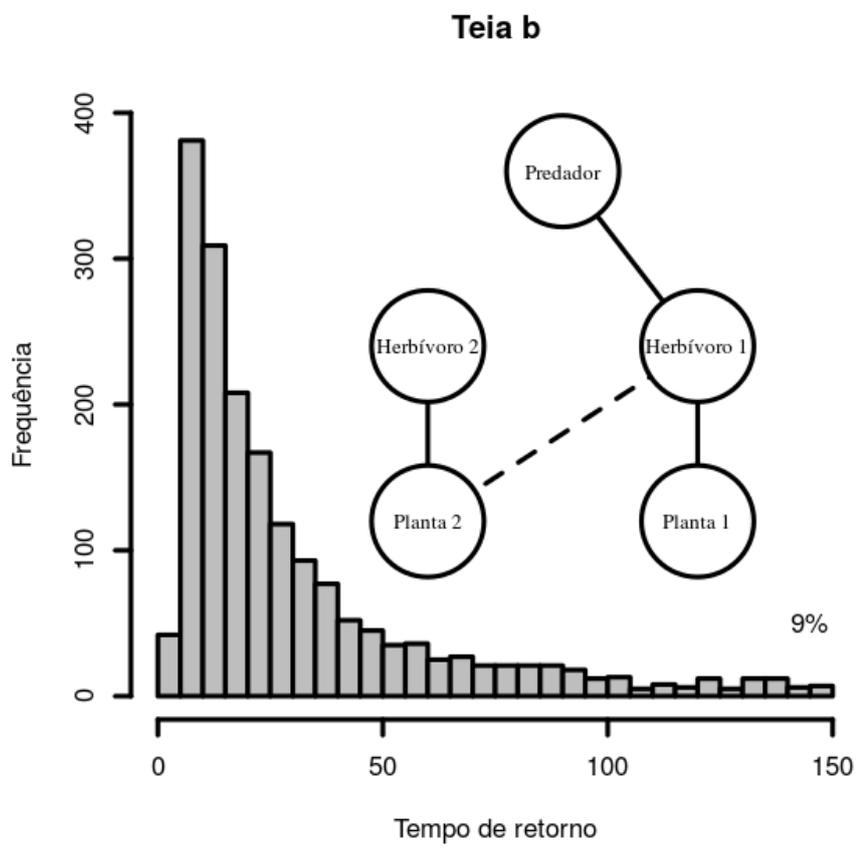


Fig. 4

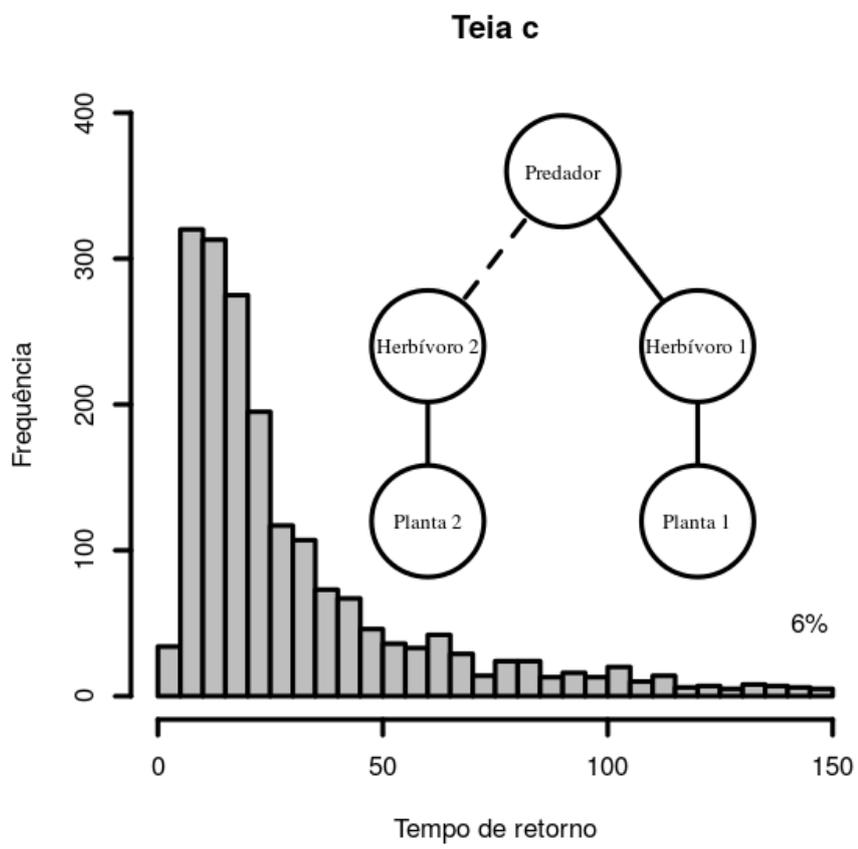


Fig. 5

Ribas, A.C.A. & Raizer, J. 2013 Spiders do not affect fruit set in *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae). Journal of Negative Results Ecology & Evolutionary Biology 10:1-5.

4 Spiders do not affect fruit set in *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae)

Augusto C. A. Ribas^{1*} and Josué Raizer²

¹Graduate Program in Ecology and Conservation, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, Brazil (*corresponding author's e-mail: ribas.aca@gmail.com)

²School of Biological and Environmental Sciences, Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, MS, Brazil (e-mail: jraizer@gmail.com)

4.1 Abstract

Considering the theoretical background of trait-mediated interactions, this investigation used artificial spiders to test for indirect effects of predator presence on fruit set in *Byrsonima intermedia* shrubs. The presence of models simulating a predation risk for insect visitors did not affect fruit set. Characteristics of the plant's reproductive system, such as self-compatibility, local availability of visitors, and visitor behavior regulate the outcome of these interactions, potentially explaining the results obtained. For instance, regardless of the number of cross-pollination events – which are influenced by the presence of model spiders – the number of fruits remains unchanged because of self-pollination events. Moreover, this type of interaction requires the availability of a particular group of species in the community (i.e., a specific plant and its pollinators, which in turn have specific predators) – a combination of elements expected to render this occurrence uncommon. Trophic cascade effects caused by the presence of carnivores may therefore end up being overestimated due the lack of reports that describe the absence of this effect, which could bias our expectations about the generality of this kind of effect in nature.

4.2 Introduction

Because indirect interactions further understanding on the complexity of ecological systems, knowledge of these interactions is crucial in designing conservation plans and environmental management strategies [31]. A common example is that of terrestrial habitats where predators trigger trophic cascades that have repercussions on plant reproductive success [115].

Such trophic cascades are reported for a number of ecosystems and their strength varies not only with the predator and prey species involved, but also with the environment itself and the methodologies adopted. Most studies on terrestrial trophic cascades focus their positive effect on plant success consequential to the elimination of herbivores by predators, but over the past decade greater emphasis has been placed on understanding the effect of trophic cascades on the reproductive success of plants that depend on insect pollination [116].

Foraging sit-and-wait insectivores tend to be found on entomophilous flowers, as these have evolved to attract pollinators, which are potential prey for these predators [117]. Mantids, phymatids, and spiders are among the several sit-and-wait predators often found on these flowers [12], and many of these predator species have developed remarkable similarities with the flowers they forage [118, 119]. Noteworthy among spiders is the Thomisidae family, known to ambush insects on flowers [10]. Members of this family are commonly found on *Byrsonima intermedia* shrubs in the geographic area covered by the present study [102].

The outcome of this type of trophic cascade for a given plant depends on the interaction between predators and floral visitors. Plant reproductive success can be enhanced by eliminating herbivores [16] or altered, either positively or negatively, by the impact of predators on the mutualistic relationship between plant and pollinators [17, 19]. Among floral visitors, avoiding flowers with predators constitutes an adaptive behavior (Stoks et al. 2003) that may be related to recognition of predator morphological traits [120],

aggressiveness [121], or odor [122].

Despite a number of studies on the mechanisms governing these interactions (*e.g.*, [38]), few have evaluated the net effect of trophic cascades on terrestrial plants, making it difficult to ascertain the extent of these cascades among ecosystems [116]. In the present study, spider models were experimentally used to evaluate the occurrence of indirect interactions capable of affecting fruit set in *B. intermedia*. Spider models allowed predation risk to be simulated on the flowers of this shrub in a Cerrado area undergoing forest regeneration.

4.3 Methods

An experiment was conducted in an area of Cerrado (*stricto sensu*) in Campo Grande, Mato Grosso do Sul, Brazil (20°26'36,6''S, 54°43'30,6''W), from 15 Nov. to 15 Dec. 2009. The area, now undergoing regeneration, harbors a large number of *B. intermedia* specimens ranging in height from 0.9 to 1.6 m (mean \pm SD = 1.24 \pm 0.25 m). The species has entomophilous self-compatible flowers that last for one day on average and develop into a drupe. Buttons in preanthesis and flowers produce oil and pollen that serve as resources for visitors [70].

For the experiment, spider models were constructed with copper wire and epoxy resin, similar to those used by Gonçalves-Souza et al. [13]. Each model was composed of two pairs of copper wire segments (approximately 50 mm long) twisted into a cross shape to simulate the eight legs of a spider. Two resin spheres (each approximately 5 mm in diameter) were attached to the center of the cross to simulate the head and abdomen (Fig. 1a). Yellow acrylic paint (Acrilex, São Bernardo do Campo, São Paulo, Brazil) was applied to the models to simulate a pattern of cryptic color on flowers.

In order to assess the effect of these model materials on fruit set, a model control was employed, which consisted of a resin sphere attached to a piece of copper wire, both coated with the same yellow paint but not resembling a

spider's body (Fig. 1b).

Each of 14 experimental blocks consisted of three inflorescences containing only green buttons developing on the same *B. intermedia* specimen. Each inflorescence within a single experimental block was given a different treatment—namely, spider model, model control, or control (*i.e.*, no object attached to inflorescence). The models were placed next to the basal button of the inflorescence to simulate a foraging spider, but ensuring that visitor access to the inflorescence was not blocked.

For statistical analysis, fruit set (the response variable) was calculated as the number of fruits yielded on the inflorescence one month after the experiment was started, divided by the number of buttons found on each inflorescence at the beginning of the experiment. This ratio was arcsine square-root transformed to avoid circularity effects on analysis of variance [123].

Analysis of variance was performed on randomized blocks, considering each plant as one block. Each block was subjected to three treatments (spider model, model control, or control), which together represented the predation risk factor. R software [72] was used for statistical analysis.

4.4 Results

Inflorescences bore 32 buttons on average (SD = 9), with a mean number of four fruits (SD = 4) per inflorescence. Mean fruit set was 0.19 (SD = 0.16) for spider models, 0.12 (SD = 0.12) for model controls, and 0.15 (SD = 0.12) for controls (Fig. 2). In statistical terms, the differences were non-significant (Table 1).

Published data on mean fruit biomass ($n = 23$ plants; [13]) and seed yield ($n = 10$ branches [15]) in treatments with vs. without spiders have revealed that even samples as small as that employed in the present study ($n = 14$) can have sufficient statistical inference power to demonstrate the occurrence or otherwise of this indirect (plant–insect–spider) interaction. However, based on the power of the test [124] of our study, results indicated an absence of

indirect effect of predation risk on fruit set in *B. intermedia* ($\beta = 28\%$).

4.5 Discussion

In the geographic study area, spiders of families Thomisidae and Anyphaenidae are commonly associated with flowers of *B. intermedia* throughout the flowering period [102], but the use of spider models revealed no trophic cascade effects derived from non-consumptive influence of predators on prey behaviors, known as trait-mediated interactions [13]. No differences were detected in predation risk factor levels, in contrast with most published data [116]. For instance, the presence of spiders on *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae) decreased seed and fruit set [15], while *Phox roemeriana* Scheele (Polemoniaceae) produced 38% fewer seeds in the presence of *Misumenops celer* (Thomisidae) [125]. The use of models to represent the risk of predation by spiders also proved an effective method for testing the presence of trophic cascades that affect plant success, confirming a 42% reduction in the production of seeds in *Rubus rosifolius* (Rosaceae) [13].

Several factors can mitigate the effects of trophic cascades on the reproductive success of *B. intermedia*. In this species, the decrease in visits by pollinators caused by the presence of spiders can be offset by self-compatibility, which permits fruit production by self-crossing, thus maintaining a steady level of fruit production per inflorescence. In the genus *Byrsonima*, however, spontaneous self-pollination does not usually lead to high fruit production [58].

A number of mechanisms operate to prevent self-fertilization in *B. intermedia*, including the spatial separation between anthers and stigmas and the presence of a stigmatic cuticle that prevents pollen adhesion - common features in Malpighiaceae [58]. Nonetheless, decreased fruit set caused by pollen shortage - a result of self-compatibility - reduces the possibility of spider presence having a negative effect on fruit set through trophic cascades, as demonstrated by the model proposed by [38].

Flowering asynchrony in *B. intermedia* [126] can also affect fruit set. In the experiment, individuals bearing numerous fruits in inflorescences unselected for treatment might abort pollinated flowers located in inflorescences undergoing treatment, thus increasing variability in fruit set across individuals [127].

A further relevant aspect to be taken into account in interpreting the current results is visitors' sensitivity to danger, important in predicting the end effect of this type of indirect (plant-insect-spider) interaction [38], which varies across orders of insect visitors [13] and even across species belonging to the same guild of visitors, as with bees [117]. This sensitivity is particularly important in Malpighiaceae, given their well-known strong coevolution with oil-collecting bees such as Apidae (formerly Anthophoridae). Bees of this family, having specialized on oil-producing flowers, are now the most efficient pollinators of the majority of Malpighiaceae species [128].

The behavior of *B. intermedia* pollinators - usually *Epicharis* sp. (Centridini) bees - includes a high frequency of visits and adoption of a trapline strategy. Although under natural conditions this behavior may contribute to an overall high fruit set and similar yields across inflorescences [58], quantification of its effect would require experiments involving different treatments for each plant. However, experiment designs not based on blocks also have drawbacks, such as differences in fruit set results stemming from differences across individuals.

Achieving the evolutionary benefits of this type of interaction requires availability of a particular set of species in the community, which is probably a rare occurrence in most biological communities. Variability in environmental conditions and in strategies adopted by the species involved in the interaction leads to fluctuation in the effect that trophic cascades have on pollination [116]. Based on simulations, Gomulkiewicz et al. [129] demonstrated that the relationship between species may change from mutualism to antagonism in a stochastic manner when a natural variability of strategies is available to generate both mutualism and antagonism.

Further studies that include variations both in sites and plant species are needed to broaden the current understanding of indirect interactions. Conservatism of floral morphology among Malpighiaceae [128] may be a feature warranting investigation. The presence of these plants in a range of habits (*e.g.*, lianas, shrubs, or trees) in different ecosystems makes this group a promising model for experimentation and for determining the extent of trophic cascades in terrestrial ecosystems.

Table 1: Analysis of variance of fruit set relative to predation risk factor (levels: spider model, model control, and control) and plants (blocks)

	Degrees of freedom	Sum of squares	Mean of squares	F	P
Treatment	2	0.106	0.053	1.205	0.316
Plant	13	0.750	0.0577	1.312	0.268
Residual	26	1.143	0.0440		

4.6 Figures legends

Figure 1. Treatments applied to *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) to evaluate fruit set. Inflorescences holding (a) a spider model and (b) a model control.

Figure 2. Fruit set in *Byrsonima intermedia* specimens subjected to an experiment to detect the effect of the presence of spider models. Error bars represent the interval encompassing one standard deviation above and below the mean.

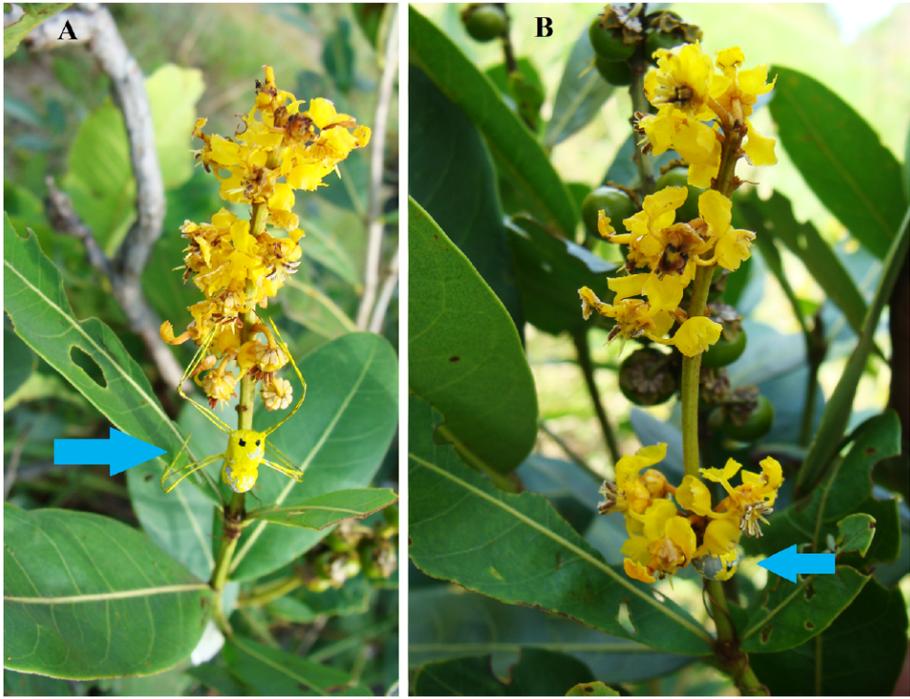


Fig. 1

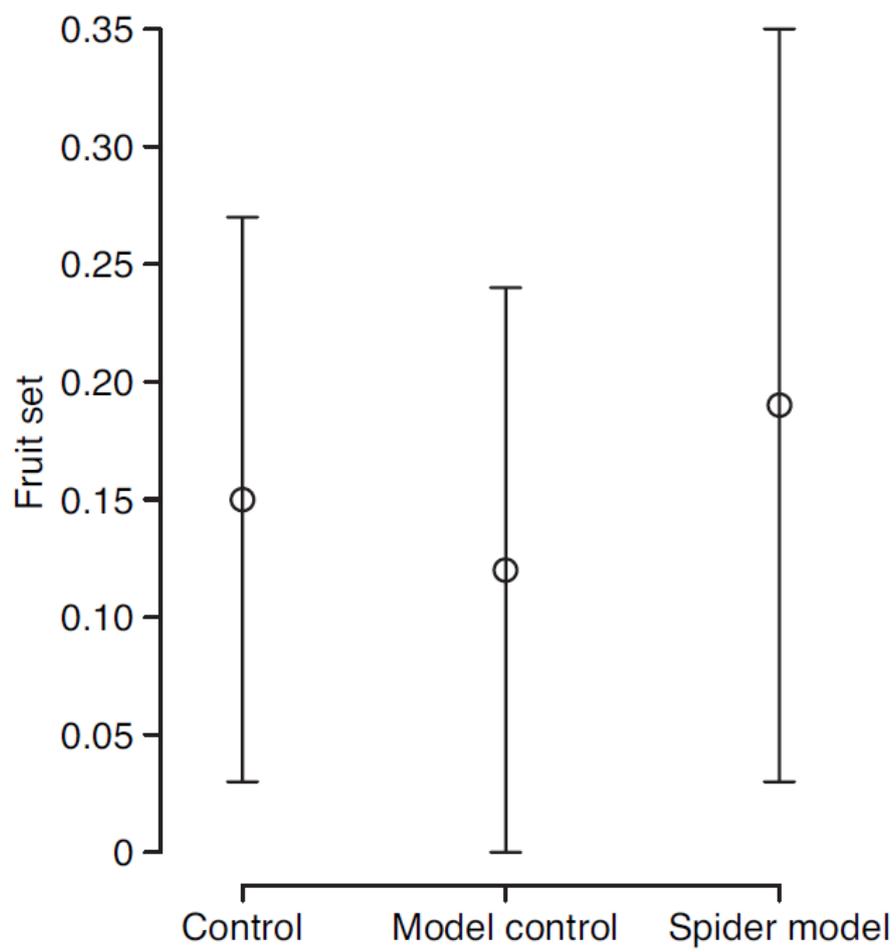


Fig. 2

Síntese

A composição de famílias de aranhas depende da estrutura do habitat, apresentando padrão de substituição de espécies ao longo do gradiente de altura das plantas como já descrito em literatura que discute complexidade de habitat [39, 40, 41, 42, 43]. Esse padrão tem sido comumente repetido em experimentos para as mais diversas espécies de plantas e é preponderante para definir a possibilidade da presença da interação indireta entre predadores e plantas. Além disso, existe uma substituição de espécies que acompanha as mudanças fenológicas, independentemente da biomassa destas plantas, sendo observadas algumas famílias presentes durante todo o tempo, a exemplo de Salticidae, que podem produzir um efeito de predação ou mediado por traços sobre populações de herbívoros [25] e, durante a floração, famílias como Thomisidae que podem produzir um estes mesmos efeitos sobre polinizadores [117]. Estes dados indicam a ocorrência de algum efeito sobre o sucesso reprodutivo de *B. intermedia*, já que estas aranhas estão se alimentando e eliminando polinizadores e herbívoros durante o ciclo fenológico da planta.

As interações entre as espécies influenciam de modo variável a estrutura da comunidade, pois o índice V-ratio foi diferente do acaso para a comunidade de diferentes herbívoros, mas não para predadores. Isso sugere ocorrência de competição na comunidade de herbívoros, sendo a estruturação da comunidade associada à ausência ou baixa intensidade de predação por níveis tróficos superiores, já que a predação poderia manter as populações de herbívoros abaixo da capacidade suporte, evitando competição. Como os modelos nulos sugerem a presença de competição ou outro tipo de regulação populacional [56], a pressão de predação deve ser pelo menos baixa, o que colaboraria para a ausência ou efeito negativo sobre o sucesso reprodutivo de *B. intermedia* segundo o modelo de Higginson, Ruxton e Skelhorn [38].

A presença de aranhas não afeta o sucesso reprodutivo de *B. intermedia*,

pois não há relação significativa do risco de predação (presença de modelos de aranhas) sobre a produção de frutos. O modelo de Higginson, Ruxton e Skelhorn [38] prevê que efeitos positivos ou negativos (e não a ausência) sejam mais comumente observados conforme a maior dependência de polinizadores, que deve ser alta em *B. intermedia*, considerando a especialização desses polinizadores [58]. Além disso, o fato de os herbívoros competir sugere que estes estejam perto da capacidade suporte das suas populações, onde o efeito de competição é mais forte segundo o modelo de Lotka-Volterra [111], o que também diminui a possibilidade da ausência de algum tipo de efeito sobre a produção de frutos [38].

A gama de combinações de densidade de herbívoros e polinizadores na qual não há efeito, positivo ou negativo sobre a produção de frutos quando temos dependência de polinização é baixa. Ainda assim, ausência do efeito de predadores sobre a produção de frutos em *B. intermedia* pode ser tanto explicada pela ausência de comportamento de refugio pelos visitantes, quanto pela produtividade de frutos independente de polinização cruzada. Desde o trabalho de Louda [15], esse efeito vem sendo detectado e replicado muitas vezes [116], mas as publicações podem se resumir apenas aos casos em que a replicação do padrão foi possível, tanto observacionalmente como experimentalmente, com o uso de modelos de predadores, onde uma correlação entre a presença de predadores e sucesso reprodutivo de plantas foi observada. Isso gera um viés por não se publicar resultados experimentais quando os efeitos avaliados não são detectados[130].

Outro problema que pode estar relacionado aos resultados não publicados sobre a relação entre o sucesso reprodutivo de plantas e a interação com predadores [130] é estimar tamanhos amostrais de forma incorreta. Por exemplo, a intensidade do efeito descrito em trabalhos anteriores [15, 13] pode ser usada para calcular o número de amostras necessário para experimentos, tentando se obter o mesmo efeito. Contudo isto pode acabar por subestimar o número de amostras necessário para realmente avaliar se o

efeito existe, caso seja menor que os efeitos já reportados. Outro problema a ser considerado é que, se só temos em mãos relatos onde eles são detectados, podemos também superestimar a sua ocorrência.

Em um momento onde grandes questões são levantadas sobre a constante extinção de espécies e conservação [131], a compreensão da estruturação de comunidades, sua complexidade e dinâmica se torna imprescindível para elaboração de eficientes planos de manejo e conservação da natureza que evitem falhas, devidas a incorreta predição de efeitos em cascata [132]. Modelos teóricos específicos, como o de Higinson, Ruxton e Skelhorn [38], que permitem predições mais específicas, corroboram com o delineamento mais preciso de experimentos para melhor descrever esse tipo de relação. Dados como os aqui produzidos podem ajudar a melhor prever a intensidade dos efeitos esperados na natureza, assim como o quão comum estes são, e facilitar a interpretação de resultados similares, proporcionando respostas se efeitos realmente não existem quando os testes de hipóteses não são significativos, ou apenas temos um caso atípico nas coletas [133]. Mas como observamos no experimento com *B. intermedia*, provavelmente o efeito de cascata de predadores sobre o sucesso reprodutivo de plantas deve ser menos comum que o descrito hoje na literatura, mesmo com as aranhas presentes nas flores. Talvez este efeito possa ser mais bem estimado se adicionarmos ao modelo de Higinson, Ruxton e Skelhorn [38] uma variação temporal nos parâmetros que dizem respeito ao efeito dos predadores, ao invés de mantê-lo constante, o que não condiz com a forma em que a estrutura da comunidade de aranhas se apresenta nas plantas.

Referências

- [1] L. R. Belyea, J. Lancaster, Assembly rules within a contingent ecology, *Oikos* 86 (1999) 402–416.
- [2] C. d. C. Siqueira, C. F. D. Rocha, Gradientes altitudinais: conceitos e implicações sobre a biologia, a distribuição e a conservação dos anfíbios anuros, *Oecologia Australis* 17 (2) (2013) 92–112.
- [3] A. A. Berryman, The Origins and Evolution of Predator-Prey Theory, *Ecology* 73 (5) (1992) 1530–1535.
- [4] J. Berger, P. B. Stacey, L. Bellis, M. P. Johnson, A mammalian predator-prey imbalance: grizzly bear and wolf extinction affect avian neotropical migrants, *Ecological Applications* 11 (2001) 947–960.
- [5] J. A. Estes, J. Terborgh, J. S. Brashares, M. E. Power, J. Berger, W. J. Bond, S. R. Carpenter, T. E. Essington, R. D. Holt, J. B. C. Jackson, R. J. Marquis, L. Oksanen, T. Oksanen, R. T. Paine, E. K. Pikitch, W. J. Ripple, S. A. Sandin, M. Scheffer, T. W. Schoener, J. B. Shurin, A. R. E. Sinclair, M. E. Soulé, R. Virtanen, D. A. Wardle, Trophic Downgrading of Planet Earth, *Science* 333 (6040) (2011) 301–306.
- [6] R. Stoks, M. A. McPeck, J. L. Mitchell, Evolution of prey behavior in response to changes in predation regime:damsel flies in fish and dragonfly lakes, *Evolution* 57 (2003) 574–585.
- [7] T. M. Knight, M. W. McCoy, J. M. Chase, K. A. McCoy, R. D. Holt, Trophic cascades across ecosystems, *Nature* 437 (2005) 880–883.
- [8] O. J. Schmitz, P. A. Hamback, A. P. Beckerman, Trophic cascades in terrestrial ecosystems: a review of the effects of carnivore removals on plants, *American Naturalist* 155 (2000) 141–153.

- [9] A. D. Higginson, C. J. Barnard, A. Tofilski, L. Medina, F. Ratnieks, Experimental Wing Damage Affects Foraging Effort and Foraging Distance in Honeybees *Apis mellifera*, *Psyche* 419793 (2011) 1–7.
- [10] D. H. Morse, *Predator upon a flower: life history and fitness in a crab spider*, Harvard University Press, 2007.
- [11] T. M. Lewinsohn, T. Roslin, Four ways towards tropical herbivore megadiversity, *Ecology Letters* 11 (2008) 398–416.
- [12] J. Halaj, D. H. Wise, Terrestrial trophic cascades: how much do they trickle?, *American Naturalist* 157 (2001) 262–281.
- [13] T. Goncalves-Souza, P. M. Omena, G. Romero, Trait-Mediated Effects on flowers: Artificial Spiders deceive pollinators and decrease plant fitness, *Ecology* 89 (9) (2008) 2407–2413.
- [14] S. F. Railsback, B. C. Harvey, Trait-mediated trophic interactions: is foraging theory keeping up?, *Trends in Ecology & Evolution* 28 (2) (2013) 119–125.
- [15] S. M. Louda, Inflorescence spiders: a cost/benefit analysis for the host plant, *Haplopappus venetus* Blake (Asteraceae), *Oecologia* 55 (1982) 185–191.
- [16] G. Q. Romero, J. Vasconcellos-Neto, Beneficial effects of flower-dwelling predators on their host plant, *Ecology* 85 (2004) 446–457.
- [17] K. B. Suttle, Pollinators as mediators of top-down effects on plants, *Ecology Letters* 6 (2003) 688–694.
- [18] A. A. Munoz, A. T. K. Arroyo, Negative impacts of a vertebrate predator on insects pollinator visitation and seed output in *Chuquiraga oppositifolia*, a high Andean shrub, *Oecologia* 138 (2004) 66–73.
- [19] R. Dukas, Bumble bee predators reduce pollinator density and plant fitness, *Ecology* 86 (2005) 1401–1406.

- [20] T. M. Knight, J. M. Chase, H. Hillebrand, R. D. Holt, Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades, *Ecology Letters* 9 (2006) 1173–1178.
- [21] K. D. Whitney, Experimental evidence that both parties benefit in a facultative plant-spider mutualism, *Ecology* 85 (2004) 1642–1650.
- [22] F. G. Gonzalvez, L. Santamaria, R. T. Corlett, M. A. Rodriguez-Girones, Flowers attract weaver ants that deter less effective pollinators, *Journal of Ecology* 101 (1) (2013) 78–85.
- [23] D. H. Morse, R. S. Fritz, Experimental and observational studies of patch choice at different scales by the crab spider *Misumena vatia*, *Ecology* 63 (1982) 172–182.
- [24] R. Dukas, Effects of perceived danger on flower choice by bees, *Ecology Letters* 4 (2001) 327–333.
- [25] S. Ruhren, S. N. Handel, Jumping spiders (Salticidae) enhance the seed production of a plant with extrafloral nectaries, *Oecologia* 119 (1999) 227–230.
- [26] W. E. Snyder, D. H. Wise, Contrast trophic cascades generated by a community of generalist predators, *Ecology* 82 (2001) 1571–1583.
- [27] S. E. Riechert, L. Bishop, Prey control by an assemblage of generalist predators: spiders in garden test systems, *Ecology* 71 (1990) 1441–1450.
- [28] P. E. Carter, A. L. Rypstra, Top-down effects in soybean agroecosystems: spider density affects herbivore damage, *Oikos* 72 (1995) 433–439.
- [29] R. F. Denno, C. Gratton, M. A. Peterson, G. A. Langellotto, D. L. Finke, A. F. Huberty, Bottom-up forces mediate natural-enemy impact in a phytophagous insect community, *Ecology* 83 (2002) 1443–1458.

- [30] M. D. Moran, A. R. Scheidler, Effects of nutrients and predators on an old-field food chain: interactions of top-down and bottom-up processes, *Oikos* 98 (2002) 116–124.
- [31] J. T. Wootton, Indirect effects in complex ecosystems: recent progress and future challenge, *Journal of Sea Research* 48 (2002) 157– 172.
- [32] J. M. Chase, P. A. Abrans, J. P. Grover, S. Diehl, P. Chesson, R. D. Holt, S. A. Richards, R. M. Nisbet, T. J. Case, The interaction between predation and competition: a review and synthesis, *Ecology Letters* 5 (2002) 302–315.
- [33] O. Diekmann, J. A. Metz, M. W. Sabelis, Mathematical Models of Predator/Prey/Plant. Interactions in a Patch Environment, *Experimental & Applied Acarology* 5 (1988) 319–342.
- [34] S. F. Railsback, R. H. Lamberson, B. C. Harvey, W. E. Duffy, Movement rules for spatially explicit individual-based models of stream fish, *Ecological Modelling* 123 (1999) 73–89.
- [35] S. F. Railsback, B. C. Harvey, Analysis of habitat selection rules using an individual-based model, *Ecology* 83 (2002) 1817–1830.
- [36] B. Luttbeg, O. J. Schmitz, Predator and prey models with flexible individual behavior and imperfect information, *American Naturalist* 155 (2000) 669–683.
- [37] B. Bolker, M. Holyoak, V. Krivan, L. Rowe, O. Schmitz, Connecting theoretical and empirical studies of trait-mediated interactions, *Ecology* 84 (2002) 1101–1114.
- [38] A. D. Higginson, G. D. Ruxton, J. Skelhorn, The impact of flower-dwelling predators on host plant reproductive success, *Oecologia* 164 (2010) 411–421.

- [39] J. H. Lawton, Plant architecture and the diversity of phytophagous insects, *Annual Review of Entomology* 28 (1983) 23–39.
- [40] M. H. Greenstone, Determinants of web spider species diversity: vegetation structural diversity vs. prey availability, *Oecologia* 62 (1984) 299–304.
- [41] P. Kareiva, Finding and losing host plants by Phyllotreta: patch size and surrounding habitat, *Ecology* 66 (1985) 1809–1816.
- [42] J. Halaj, D. W. Ross, A. R. Moldenke, Habitat structure and prey availability as predictors of the abundance and community organization of spiders in western Oregon forest canopies, *The Journal of Arachnology* 26 (1998) 203–220.
- [43] T. A. Evans, Distribution of social crab spiders in eucalypt forests, *Australian Journal of Ecology* 22 (1997) 107–111.
- [44] C. L. Hatley, J. A. MacMahon, Spider community organization: seasonal variation and the role of vegetation architecture, *Environmental Entomology* 9 (5) (1980) 632–639.
- [45] M. Scheidler, Influence of habitat structure and vegetation architecture on spiders., *Zoologischer Anzeiger* 225 (1990) 333–340.
- [46] J. Henschel, Y. Lubin, A test of habitat selection at two spatial scales in a sit-and-wait predator: a web spider in the Namib Desert dunes, *Journal of Animal Ecology* 66 (1997) 401–413.
- [47] J. Halaj, D. Ross, A. Moldenke, Importance of habitat structure to the arthropod food-web in Douglas-fir canopies, *Oikos* 90 (2000) 139–152.
- [48] N. J. Gotelli, G. R. Graves, C. Rahbek, Macroecological signals of species interactions in the Danish avifauna, *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107 (2010) 5030–5035.

- [49] J. Bell, R. King, D. Bohan, W. O. C. Symondson, Spatial co-occurrence networks predict the feeding histories of polyphagous arthropod predators at field scales, *Ecography* 33 (2010) 64–72.
- [50] S. M. Philpott, Trait-mediated effects of parasitic phorid flies (Diptera: Phoridae) on ant (Hymenoptera: Formicidae) competition and resource access in coffee agro-ecosystems, *Environmental Entomology* 34 (2005) 1089–1094.
- [51] M. E. Frederickson, M. J. Greene, D. M. Gordon, ‘Devil’s gardens’ bedevilled by ants, *Nature* 437 (2005) 495–496.
- [52] M. D. F. Ellwood, A. Manica, W. A. Foster, Stochastic and deterministic processes jointly structure tropical arthropod communities, *Ecology Letters* 12 (2009) 277–284.
- [53] R. J. Holdaway, A. D. Sparrow, Assembly rules operating along a primary riverbed-grassland successional sequence, *Journal of Ecology* 94 (2006) 1092–1102.
- [54] N. J. Gotelli, Null model analysis of species co-occurrence patterns, *Ecology* 81 (2000) 2606–2621.
- [55] W. Ulrich, Species co-occurrences and neutral models: reassessing J.M. Diamond’s assembly rules, *Oikos* 10 (2004) 603–609.
- [56] W. Ulrich, N. J. Gotelli, Disentangling community patterns of nestedness and species co-occurrence, *Oikos* 116 (2007) 2053–2061.
- [57] D. J. Mabberley, *The Plant-Book. A portable dictionary of the higher plants*, 4th Edition, Cambridge University Press, 1993.
- [58] M. R. Sigrist, M. Sazima, Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system, *Annals of Botany* 94 (2004) 33–41.

- [59] K. Del-Claro, Multitrophic relationships, conditional mutualisms, and the study of interaction biodiversity in tropical savannas, *Neotropical Entomology* 33 (2004) 665–672.
- [60] K. Del-Claro, H. M. Torezan-Silingard, Insect-Plant Interactions: New Pathways to a Better Comprehension of Ecological Communities in Neotropical Savannas, *Neotropical Entomology* 38 (2009) 159–164.
- [61] G. W. Fernandes, M. Fagundes, M. K. B. Greco, M. S. Barbeitos, J. C. Santos, Ants and their effects on an insect herbivore community associated with the inflorescences of *Byrsonima crassifolia* (Linnaeus) H.B.K. (Malpighiaceae), *Revista Brasileira de Entomologia* 49 (2005) 264–269.
- [62] A. L. T. Souza, Foliage Density of Branches and Distribution of Plant-Dwelling Spiders, *Biotropica* 37 (2005) 416–420.
- [63] A. L. T. Souza, E. S. Modena, Distribution of spiders on different types of inflorescences in the Brazilian pantanal, *The Journal of Arachnology* 32 (2004) 345–348.
- [64] A. L. T. Souza, R. P. Martins, Distribution of plant-dwelling spiders: Inflorescences versus vegetative branches, *Austral Ecology* 29 (2004) 342–349.
- [65] S. R. Johnson, Observations of habitat use by *Sarinda hentzi* (Araneae, Salticidae) in Northeastern Kansas, *Journal Arachnology* 23 (1995) 71–74.
- [66] P. Kolesik, R. J. Adair, G. Eick, Nine new species of *Dasineura* (Diptera: Cecidomyiidae) from flowers of Australian *Acacia* (Mimosaceae), *Systematic Entomology* 30 (2005) 454–479.

- [67] A. Burkhardt, L. Delph, G. Bernasconi, Benefits and costs to pollinating, seed-eating insects: the effect of flower size and fruit abortion on larval performance, *Oecologia* 161 (2009) 87–98.
- [68] D. Finke, R. Denno, Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades, *Oecologia* 149 (2006) 265–275.
- [69] J. M. Schmidt, A. Rypstra, Opportunistic predator prefers habitat complexity that exposes prey while reducing cannibalism and intraguild encounters, *Oecologia* 164 (2010) 899–910.
- [70] M. I. B. Oliveira, C. A. Polido, L. C. Costa, W. S. Fava, Sistema reprodutivo e polinização de *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em Mato Grosso do Sul Brasil, *Revista Brasileira de Biociências* 5 (1) (2007) 756–758.
- [71] L. C. R. Filho, C. Lomônaco, Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St.-Hil. (Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda, *Acta botânica brasílica* 20 (2006) 719–725.
- [72] R Core Team, R: A Language and Environment for Statistical Computing, R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria (2014).
URL <http://www.R-project.org>
- [73] J. Oksanen, F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, H. Wagner, *vegan*: Community Ecology Package. R package version, R package version 1.17-4.
- [74] R. R. Faria, T. N. Lima, Spiders associated with *Psychotria carthagenensis* Jacquin. (Rubiaceae): vegetative branches versus inflorescences, and the influence of *Crematogaster* sp. (Hymenoptera, Formicidae), in South-Pantanal, Brazil, *Brazilian Journal of Biology* 68 (2) (2008) 229–232.

- [75] G. Q. Romero, J. Vasconcellos-Neto, The effects of plant structure on the spatial and microspatial distribution of a bromeliad-living jumping spider (Salticidae), *Journal of Animal Ecology* 74 (2005) 12–21.
- [76] J. Raizer, M. E. C. Amaral, Does the structural complexity of aquatic macrophytes explain the diversity of associated spider assemblages?, *Journal of Arachnology* 29 (2001) 227–237.
- [77] G. Q. Romero, J. C. Souza, J. Vasconcellos-Neto, Anti-Herbivore protection by mutualistic spiders and the role of plant glandular trichomes, *Ecology* 89 (2008) 3105–3115.
- [78] G. A. Polis, Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory, *American Naturalist* 138 (1991) 123–155.
- [79] J. A. Dunne, R. J. Williams, N. D. Martinez, R. A. Wood, D. E. Erwin, Compilation of network analyses of Cambrian food webs, *PLoS Biology* 6 (4) (2008) 693–708.
- [80] G. A. Polis, D. R. Strong Jr, Food web complexity and community dynamics, *American Naturalist* 147 (1996) 813–865.
- [81] C. R. Carroll, J. D. H., Ecology of foraging by ants, *Annual Review of Ecology and Systematics* 4 (1973) 231–257.
- [82] D. L. Altshuler, Novel interactions of non-pollinating ants with pollinators and fruit consumers in a tropical forest, *Oecologia* 119 (1999) 600–606.
- [83] K. Mody, K. E. Linsenmair, Plant-attracted ants affect arthropod community structure but not necessarily herbivory, *Ecological Entomology* 29 (2004) 217–225.
- [84] T. J. Izzo, H. L. Vasconcelos, Ants and plant size shape the structure of the arthropod community of *Hirtella myrmecophila*, an Amazonian ant-plant, *Ecological Entomology* 30 (2005) 650–656.

- [85] N. Blüthgen, A. M. Klein, Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions, *Basic and Applied Ecology* 12 (2001) 282–291.
- [86] B. Fiala, Extrafloral nectaries versus ant-Homoptera mutualisms: a comment on Becerra and Venable, *Oikos* 59 (1990) 281–282.
- [87] K. Del-Claro, P. S. Oliveira, Ant-homoptera interaction: Do alternative sugar sources distract tending ants?, *Oikos* 68 (1993) 202–206.
- [88] E. F. Nicklen, D. Wagner, Conflict resolution in an ant-plant interaction: *Acacia constricta* traits reduce ant costs to reproduction, *Oecologia* 148 (2006) 81–87.
- [89] J. Byk, K. Del-Claro, Nectar- and pollen-gathering *Cephalotes* ants provide no protection against herbivory: a new manipulative experiment to test ant protective capabilities, *Acta Ethologica* 1 (2010) 33–38.
- [90] L. A. Mcdade, S. Kinsman, The Impact of Floral Parasitism in Two Neotropical Hummingbird-Pollinated Plant Species, *Evolution* 34 (1980) 944–958.
- [91] C. Galen, Flowers and Enemies: Predation by Nectar-Thieving Ants in Relation to Variation in Floral Form of an Alpine Wildflower, *Polemonium viscosum*, *Oikos* 85 (1990) 426–434.
- [92] H. Höfer, A. D. Brescovit, Species and guild structure of a Neotropical spider assemblage (Araneae) (Reserva Florestal Adolpho Ducke, Manaus, Amazonas, Brazil), *Andrias* 15 (2001) 99–120.
- [93] E. E. Rupert, R. S. Fox, R. D. Barnes, *Zoologia dos invertebrados: uma abordagem funcional-evolutiva*, 7th Edition, Roca, 2005.

- [94] K. P. Burnham, D. R. Anderson, *Model Selection and Multimodel Inference. A Practical Information-Theoretic Approach*, 2nd Edition, Springer Publishing Company, Inc, 2002.
- [95] J. B. Johnson, K. S. Omland, Model selection in ecology and evolution, *Trends in Ecology and Evolution* 19 (2004) 101–108.
- [96] D. Borcard, F. Gillet, P. Legendre, *Numerical Ecology with R*, Springer Publishing Company, Inc, 2011.
- [97] D. Simberloff, Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both?, *Ecology Letters* 9 (2006) 912–919.
- [98] L. W. Clement, S. C. W. Koppen, W. A. Brand, M. Heil, Strategies of a parasite of the ant–Acacia mutualism, *Behavioral Ecology Sociobiology* 62 (2008) 953–962.
- [99] R. I. Campos, J. P. Soares, R. P. Martins, S. P. Ribeiro, Effects of habitat structure on ant assemblages (Hymenoptera; Formicidae) associated to two pioneer tree species, *Sociobiology* 47 (2006) 21–737.
- [100] J. Byk, K. Del-Claro, Ant–plant interaction in the Neotropical savanna: direct beneficial effects of extrafloral nectar on ant colony fitness, *Population Ecology* 53 (2011) 327–332.
- [101] T. M. Lewinsohn, P. I. Prado, Structure in plant/animal interaction assemblages, *Oikos* 113 (2006) 174–184.
- [102] A. C. A. Ribas, A. D. Brescovit, J. Raizer, The composition of spider assemblages varies along reproductive and architectural gradients in shrubs *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae), *The Journal of Arachnology* 39 (3) (2011) 537–540.
- [103] A. L. T. Souza, R. P. Martins, Foliage density of branches and distribution of plant-dwelling spiders, *Biotropica* 37 (2005) 416–420.

- [104] K. Del-Claro, P. S. Oliveira, Ant-Homoptera Interactions in a neotropical savanna: the honeydew-producing treehopper, *Guayaquila xiphias* (Membracidae), and its associated ant fauna on *Didymopanax vinosum* (Araliaceae), *Biotropica* 31 (1999) 135–144.
- [105] E. F. Connor, D. Simberloff, The assembly of species communities: chance or competition?, *Ecology* 60 (1979) 1132–1140.
- [106] L. Stone, A. Roberts, Competitive exclusion, or species aggregation? An aid in deciding, *Oecologia* 91 (1992) 419–424.
- [107] M. H. H. Stevens, *A Primer of Ecology with R*, Springer Publishing Company, Inc, 2009.
- [108] D. Schuluter, A variance test for detecting species associations, with some example applications, *Ecology* 65 (1984) 998–1005.
- [109] T. M. Fayle, A. Manica, Reducing over-reporting of deterministic co-occurrence patterns in biotic communities, *Ecological Modelling* 221 (2010) 2237–2242.
- [110] S. L. Pimm, J. H. Lawton, Number of trophic levels in ecological communities, *Nature* 268 (1977) 329–331.
- [111] M. Begon, C. R. Townsend, J. L. Harper, *Ecology: From Individuals to Ecosystems*, Wiley-Blackwell, 2005.
- [112] N. Rooney, K. Mccann, G. Gellner, J. C. Moore, Structural asymmetry and the stability of diverse food webs, *Nature* 442 (2006) 265–269.
- [113] T. Reitalu, H. C. Prentice, M. T. Sykes, M. Lonn, L. . Johansson, K. Hall, Plant species segregation on different spatial scales in semi-natural grasslands, *Journal of Vegetation Science* 19 (2008) 407–416.
- [114] S. L. Pimm, J. H. Lawton, On feeding on more than one trophic level, *Nature* 275 (1978) 542–544.

- [115] O. J. Schmitz, Direct and indirect effects of predation and predation risk in old-field interaction webs, *American Naturalist* 151 (1997) 327–342.
- [116] G. Q. Romero, J. Koricheva, Contrasting cascade effects of carnivores on plant fitness: a meta-analysis, *Journal of Animal Ecology* 80 (2011) 696–704.
- [117] R. Dukas, D. H. Morse, Crab spiders affect flower visitation by bees, *Oikos* 101 (2003) 157–163.
- [118] L. Chittka, Camouflage of predatory crab spiders on flowers and the colour perception of bees, *Entomologia Generalis* 25 (2001) 181–187.
- [119] M. Théry, J. Casas, Predator and prey views of spider camouflage, *Nature* 415 (2002) 133–133.
- [120] A. V. L. Freitas, O. P. S., Ants as selective agents on herbivore biology: effects on the behaviour of a non-myrmecophilous butterfly, *Journal of Animal Ecology* 65 (1996) 205–210.
- [121] J. H. Ness, A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators, *Oikos* 113 (2006) 506–514.
- [122] M. Dicke, P. Grostal, Chemical detection of natural enemies by arthropods: an ecological perspective, *Annual Review of Ecology and Systematics* 32 (2001) 1–23.
- [123] R. R. Sokal, F. J. Rohlf, *Biometry: the principles and practice of statistics in biological research*, 3rd Edition, W. H. Freeman and Co., 1995.
- [124] *The R book*, John Wiley & Sons.
- [125] J. R. Ott, J. A. Nelson, T. Caillouet, The effect of spider-mediated flower alteration on seed production in golden-eye phlox, *South West Naturalist* 43 (1998) 430–436.

- [126] L. C. R. Rocha-Filho, C. Lomônaco, Variações fenotípicas em subpopulações de *Davilla elliptica* A. St.-Hil. (Dilleniaceae) e *Byrsonima intermedia* A. Juss. (Malpighiaceae) em uma área de transição cerrado-vereda, *Acta Botanica Brasilica* 20 (2006) 719–725.
- [127] M. J. Wise, J. J. Cummins, Strategies of *Solanum carolinense* for regulating maternal investment in response to foliar and floral herbivory, *Evolutionary Ecology* 22 (2008) 19–37.
- [128] S. L. Bunchmann, The ecology of oil flowers and their bees, *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 (1987) 343–369.
- [129] R. Gomulkiewicz, S. L. Nuismer, J. N. Thompson, Coevolution in variables mutualism, *The American naturalist* 168 (2003) 80–94.
- [130] R. Nuzzo, Statistical error, p values, the gold standard of statistical validity are not as reliable as many scientists assume, *Nature* 506 (2014) 150–152.
- [131] S. Vignieri, Vanishing fauna, *Science* 345 (2014) 391–395.
- [132] C. A. Hallmann, R. P. B. Foppen, C. A. M. van Turnhout, H. de Kroon, E. Jongejans, Declines in insectivorous birds are associated with high neonicotinoid concentrations, *Nature* 511 (2014) 341–343.
- [133] C. Lambdin, Significance tests as sorcery. Science is empirical - significance tests are not, *Theory and Psychology* 22 (1) (2012) 67–90.