Oecologia Australis 14(1): 100-114, Março 2010 doi:10.4257/oeco.2010.1401.04

# ESTRUTURA DA REDE DE INTERAÇÕES ENTRE FLORES E ABELHAS EM AMBIENTE DE CAATINGA

Camila Magalhães Pigozzo 1 & Blandina Felipe Viana 2,\*

- <sup>1</sup> Curso de Ciências Biológicas, Centro Universitário Jorge Amado. Av. Luís Viana Filho 6775, Paralela. Salvador, BA, Brasil. CEP: 41745-130.
- <sup>2</sup> Departamento de Zoologia, Universidade Federal da Bahia. Rua Barão de Geremoabo s/n, Campus Universitário de Ondina. Salvador, BA, Brasil. CEP: 40170-110.

E-mails: camilapigozzo@yahoo.com.br, blandefv@ufba.br

#### **RESUMO**

O presente trabalho teve como objetivo caracterizar a rede de interações entre plantas e apifauna visitante em um ambiente de caatinga, em Canudos, Bahia (9°56'34''S e 38°59'17''W). A rede compreende 70 espécies de abelhas e 40 espécies vegetais. Dentre as 296 interações realizadas, 28% foram estabelecidas por abelhas eussociais (*Apis mellifera*; *Trigona spinipes* e *Frieseomelitta doederleini*), revelando o caráter predominantemente generalista das interações nessa rede, uma vez que essas abelhas são tipicamente generalistas no uso de recursos e seleção do habitat. A rede de interações apresentou-se aninhada, com N = 0,945 e NODF = 17,81, ambos estatisticamente significativos (p<0,001). O aninhamento pode ser um resultado das diferenças na atratividade das espécies vegetais, e de aspectos da seleção das fontes de recursos por parte das abelhas com base em outras características além da abundância e a disponibilidade floral. Essa topologia é caracterizada por apresentar um núcleo coeso, onde as espécies generalistas interagem entre si, estabelecendo uma rede funcional e disponibilizando recursos para as espécies raras persistirem, conferindo maior estabilidade ao sistema. Investigações são necessárias para compreender os fatores que influenciam e determinam tal padrão de organização nessas comunidades, uma vez que a detecção dos padrões e o entendimento das causas pelas quais se estabelecem são imprescindíveis para nortear ações que visem à conservação desse bioma.

Palavras-chave: Sistema planta-visitante, rede aninhada, Caatinga.

### **ABSTRACT**

# STRUCTURE OF NETWORK OF BEE-FLOWER INTERACTIONS IN BRAZILIAN WHITE

**DRY FOREST.** This study aimed to characterize the network interactions between plants and their bees visitors in Brazilian white dry forest, in Canudos, Bahia (9°56'34"S e 38°59'17"W). The network comprises 70 species of bees and 40 plant species. Among the 296 interactions conducted, 28% were established by bees (Apis mellifera, Trigona spinipes and Frieseomelitta doederleini), revealing a prevailing generalist interactions in this network, since these bees are typically generalists in resource use and habitat selection. The network interactions presented in a nested way, with N = 0.945 and NODF = 17.81, both statistically significant (p<0.001). Nested may be a result of differences in attractiveness of plant species, and aspects of the selection of renewable resources by the bees, based on other characteristics besides the abundance and floral availability. This topology is characterized by a cohesive core, where generalist species interact with each other, establishing a functional network and providing resources for the persistence of rare species, giving greater system stability. Investigations are necessary to understand the factors that influence and determine such organization pattern in these communities, since the detection of patterns and understanding of the causes for which are established, are essential to guide actions for the conservation of this ecosystem.

**Key-words:** Plant-visitor system, nested network, Caatinga.

### **RESUMEN**

### ESTRUCTURA DE LA RED DE INTERACCIONES ENTRE FLORES Y ABEJAS EN AMBIENTES

**DE CAATINGA.** El presente trabajo tuvo como objetivo caracterizar la red de interacciones entre plantas y la apifauna visitante en un ambiente de caatinga, en Canudos, Bahía (9o56'34"S y 38o59'17"W). La red comprende 70 especies de abejas y 40 especies vegetales. Entre las 296 interacciones realizadas, 28% fueron establecidas por abejas eusociales (Apis mellifera, Trigona spinipes y Frieseomelitta doederleini), revelando el carácter predominantemente generalista de las interacciones en esta red, una vez que estas abejas son típicamente generalistas en el uso de recursos y selección del hábitat. La red de interacciones se presentó anidada, con N = 0,945 y NODF = 17,81, ambos estadísticamente significativos (p<0,001). El anidamiento puede ser un resultado de las diferencias en el atractivo de las especies vegetales, y de aspectos de la selección de las fuentes de recursos por parte de las abejas, con base en otras características además de la abundancia y la disponibilidad floral. Esta topología se caracteriza por presentar un núcleo coherente, donde las especies generalistas interactúan entre sí, estableciendo una red funcional y disponibilizando recursos para que las especies raras persistan, lo cual confiere una mayor estabilidad al sistema. Es necesario investigar para comprender los factores que influyen y determinan tal patrón de organización en estas comunidades, una vez que la detección de los patrones y el entendimiento de las causas por las cuales se establecen son imprescindibles para orientar acciones que busquen la conservación de este bioma.

Palabras clave: Sistema planta-visitante, red anidada, Caatinga.

# INTRODUÇÃO

Até bem recentemente, as relações mutualísticas entre flores e visitantes vinham sendo tratadas sob duas perspectivas distintas, A primeira, com foco em uma espécie vegetal e seus polinizadores, tem por objetivo explicar o valor adaptativo das características florais em relação aos agentes polinizadores, na busca de casos de coevolução, como o exemplo da figueira e seus polinizadores (Wiebes 1979). Já a segunda se atem à descrição dos padrões de estrutura das comunidades de visitantes e sua flora associada (por exemplo, Aguiar 2003, dentre outros). Ambas as visões apresentam limitações de ordem prática, na primeira, apoiada pelo Programa de Pesquisa Adaptacionista (Gould & Lewontin 1978), as interações entre flores e visitantes seriam em geral interdependentes, nela o contexto biocenótico em que as interações ocorrem é subtraído, e a segunda oferece duas listas de espécies, sem considerar as interações estabelecidas entre as mesmas.

O estudo dessas relações a partir da abordagem das comunidades interativas amplia o entendimento do contexto na qual se estabelecem e possibilita a geração de hipóteses mais consistentes sobre a funcionalidade das mesmas no ecossistema. Na última década estudos que analisaram as interações flor-visitante em nível biocenótico (Memmott 1999, Bascompte *et al.* 2003, Bascompte & Jordano 2006, Jordano *et al.* 2006) têm demonstrado que essas interações não ocorrem de maneira isolada, mas como parte de redes de interações que se manifestam na escala da comunidade.

Essas evidências tem dado suporte às idéias de muitos autores, como Herrera (1996), Waser et al. (1996), Johnson & Steiner (2000) e Olesen & Jordano (2002), segundo as quais as características florais não representam, necessariamente, adaptações aos seus polinizadores e que, na realidade, as interações entre visitantes e flores em nível biocenótico são em sua maioria generalista. Apesar disso, em níveis taxonômicos mais elevados (ordens, por exemplo), foram observadas formação de compartimentos, subgrupos dentro dos quais as interações seriam mais intensas (Dicks et al. 2002), onde as características florais convergem com a habilidade dos visitantes em explorarem mais eficientemente um dado recurso floral. Assim, para melhor entender o funcionamento dessas redes de interações entre flores e visitantes, as teias ditróficas, que consideram dois níveis tróficos,

um do recurso e outro do consumidor, vêm sendo empregadas ultimamente (Lewinsohn *et al.* 2006a), por evidenciar além da estrutura da interação, os possíveis processos subjacentes à mesma.

Estudos que tratam de redes ditróficas têm revelado diferentes propriedades, podendo compartimentalizadas, ser aninhadas, combinadas em gradiente (Lewinsohn et al. 2006a, 2006b). Redes mutualistas, dentre elas o sistema planta-polinizador, são geralmente aninhadas, enquanto as redes de interações antagonistas, usualmente não-aninhadas (Bascompte et al. 2003, Guimarães et al. 2007).

Além da detecção de padrões, estudos têm investigado propriedades funcionais dessas redes de interações, dentre elas o aninhamento e a conectância. Uma rede é considerada aninhada quando as interações de uma espécie especialista tendem a formar um subgrupo das interações de uma generalista, cujas interações são subgrupos de outra mais generalista ainda, e assim por diante (Jordano *et al.* 2006, Lewinsohn *et al.* 2006a, Bascompte & Jordano 2007, Guimarães *et al.* 2007, Bascompte 2009).

Biesmeijer et al. (2005) demonstraram que o grau de conectância das redes variou entre habitats brasileiros de cerrado, mata atlântica, ambientes urbanos, dunas e caatinga. A conectância, dada pela razão entre o número de interações interespecíficas existentes e o número total dessas interações possíveis, mede o percentual de interações que ocorrem em uma rede e revela a coesão desta unidade. Segundo Scarano & Dias (2004) tal propriedade, em conjunto com a diversidade de espécies e a força das interações compõem a complexidade de uma comunidade. Os resultados apresentados por Biesmeijer et al. (2005) sugerem que as propriedades das redes parecem ser mais relevantes do que a própria identidade das espécies, pois o sistema se mantém funcionando independente da sua composição, uma vez que os processos são mantidos mesmo diante de mudanças na composição das comunidades. Tais aspectos têm sido observados ainda em estudos sobre restauração de habitats (Forup & Memmott 2005, Forup et al. 2008).

Estudos de comunidades de abelhas realizados em biomas brasileiros (Pinheiro-Machado *et al.* 2002), em particular no Nordeste (Neves & Viana 2002, Aguiar 2003, Lorenzon *et al.* 2003, Rodarte *et al.* 

2008) têm revelado que as interações entre flores e abelhas são predominantemente generalistas, quando demonstram que as abelhas não utilizam apenas flores melitófilas, e que as espécies vegetais, por sua vez, são visitadas por muitas espécies de abelhas. Entretanto, poucos estudos têm se dedicado a analisar as interações entre flores e visitantes sob a perspectiva das redes tróficas (por exemplo, Bezerra *et al.* 2009, Santos *et al.* 2009).

Assim, tendo em vista a necessidade de maiores informações sobre os padrões estruturais das redes de interações para ambientes brasileiros, sobretudo no Nordeste e a relevância desses estudos para a compreensão dos mecanismos ecológicos e evolutivos das relações mutualísticas e das características funcionais dos ecossistemas, o presente estudo teve por objetivos: (i) caracterizar a rede de interações entre espécies de abelhas e de plantas em uma área restrita no semi-árido da Bahia; (ii) determinar o padrão estrutural da rede estabelecida a partir dessas interações e (iii) propor explicações para o padrão encontrado.

### MATERIAL E MÉTODOS

O estudo foi realizado na Estação Biológica de Canudos (9°56'34"S e 38°59'17"W), propriedade da Fundação Biodiversitas, localizada no município de Canudos, Bahia, Brasil. A região encontra-se sob o domínio do Bioma Caatinga, onde o clima é tropical semi-árido, com temperaturas médias anuais compreendidas entre 27°C e 29°C e médias pluviométricas inferiores aos 800mm, segundo dados do Instituto de Meteorologia da Bahia (4º Distrito). A rigidez climática das caatingas é conferida principalmente pela irregularidade na distribuição destas chuvas no tempo e no espaço. Na área de estudo, as chuvas se concentram entre os meses de março a junho, quando normalmente a temperatura sofre uma pequena queda, caracterizando o período mais frio e úmido do ano.

Dentro dos limites geográficos da Estação Biológica de Canudos foram selecionadas cinco unidades amostrais, cada uma com um hectare de área, totalizando cinco hectares. Foram realizadas três campanhas de coleta, cada uma com duração de cinco dias, nos meses de junho de 2002, maio de 2003 e abril de 2004. A cada dia, uma unidade amostral

foi percorrida por três coletores das 06h às 17h (11h/dia). Ao final das coletas, cada unidade amostral teve 99h de esforço de coleta, e toda a área teve o esforço amostral total de 495h.

As abelhas foram coletadas nas flores das espécies vegetais, utilizando-se rede entomológica, baseado no método descrito por Sakagami *et al.* (1967) em que para cada indivíduo de planta florida o tempo de permanência do coletor foi de 10 a 15 minutos. Os espécimes coletados encontram-se depositados no Museu de Zoologia do Instituto de Biologia da UFBA. E as espécies vegetais floridas foram marcadas e amostras foram coletadas para identificação. Os vouchers se encontram depositadas no Herbário Alexandre Leal Costa (ALCB) do Instituto de Biologia da Universidade Federal da Bahia (UFBA).

A partir da matriz de adjacência com dados de presença e ausência das espécies vegetais e as espécies de abelhas visitantes, confeccionou-se o grafo bipartido, utilizando o programa Pajek (*Program for Large Network Analysis* – Batagelj & Mrvar 1998).

Dentre as métricas disponíveis para a descrição de uma rede de interações qualitativa, foram utilizadas as métricas para calcular a conectância, o grau médio para plantas e animais, sendo também medida a distribuição dos graus e o índice de aninhamento.

A conectância (C), que mede a proporção das conexões que de fato são observadas, é a razão entre o número de interações observadas (E) e o número de interações possíveis, que por sua vez é dado pelo produto do número plantas (P) e animais (A) da rede: C = E/A.P. Para valores percentuais, o valor de C foi multiplicado por 100.

O grau médio das plantas foi obtido a partir da média aritmética dos graus de todas as espécies vegetais, sendo o grau, o número de interações em que cada espécie esteve envolvida. O mesmo foi feito para os animais. A distribuição do grau foi feita graficamente, em uma representação de barras verticais, onde no eixo x está representado o número de interações estabelecidas (grau) e no eixo y, o número de espécies que apresentaram determinado grau, seja de plantas ou animais.

Para avaliar o grau de aninhamento da rede de interações foram selecionados dois índices de aninhamento, dentre os existentes: o T e o NODF (*Nestedness metric based on Overlap and Decerasing Fill*). O índice T foi selecionado por ser amplamente

utilizado em estudos anteriores, sendo útil quando se deseja comparar os dados obtidos no estudo com dados já publicados. Enquanto que o índice NODF foi selecionado por ser um índice com propriedades estatísticas mais consistentes.

Ambos os índices foram calculados no programa ANINHADO (Guimarães & Guimarães 2006), a escolha do programa deve-se à possibilidade de seleção do modelo de randomização para testar a significância da métrica de aninhamento. Um dos modelos oferecidos assume que cada célula na matriz de interações tem a mesma probabilidade de ser ocupada, sendo puramente aleatório, no qual a chance de ocorrência de interação é a mesma para todas as células da matriz. Enquanto que em outro modelo, a chance de ocorrência de interação é proporcional aos graus de generalidade da planta e do animal associados à célula na matriz. Esse modelo é mais conservador e há uma menor chance de ocorrer erro estatístico tipo I, ou seja, de rejeitar a hipótese nula quando ela é verdadeira, de maneira que se apresenta biologicamente mais plausível, pois respeita as diferenças de generalidade muito provavelmente intrínsecas às espécies, sendo o selecionado para o presente estudo.

O índice T foi originalmente proposto e desenvolvido por Atmar & Patterson (1993) para análise de padrões de distribuição de espécies em ilhas ou hábitats fragmentados. Como o índice T é inversamente proporcional ao grau de aninhamento, tem sido utilizado o índice N (métrica proposta por Bascompte *et al.* 2003) através do índice T: N = (100-T)/100.

### RESULTADOS

A rede de interações estabelecidas na área de estudo foi composta por 70 espécies de abelhas (A) (Tabela 1) e 40 espécies de plantas (P) (Tabela 2), sendo, teoricamente, possíveis 2.800 interações (E) entre a flora melitófila e a apifauna associada. No entanto, dentre essas interações apenas 296 (C = 0,106 = 10,6%) foram observadas.

Das interações observadas, 131 (44,2%) se concentraram em apenas seis espécies de abelhas, que por sua vez representam apenas 8,5% da fauna apícola: *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (34: 11,5%), *Trigona spinipes* Fabricius, 1793 (30: 10,1%),

Frieseomelitta doederleini (Friese, 1900) (19: 6,4%), Pseudaugochlora pandora (Smith, 1853) (17: 5,7%), Xylocopa grisescens Lepeletier, 1841 (16: 5,4%) e Bicolletes sp (15: 5,1%).

Do ponto de vista da comunidade vegetal, 140 (47,3%) interações foram concentradas em 10 espécies vegetais: *Chamaecrista nictitans* (L.) Moench. (27: 9,1%), *Senna macranthera* (Collad.) H. S. Irwin & Barneby (24: 8,1%), *Sida galheirensis* Ulb. (21: 7,1%), *Rhaphiodon echinus* (Nees&Mart.) Schauer (18: 6,1%), *Eriope salzmannii* (16: 5,4%), *Caesalpinia microphylla* Mart. Ex Tul. (15: 5,1%), *Vernonia mucronifolia* DC. (14: 4,7%), *Dioclea lasiophylla* Benth. (13: 4,4%) e *Ipomoea brasiliana* (Choisy) Meisn. (12: 4,1%) e *Herrissantia crispa* (L.) Brizcky (11: 3,7%).

O grau das abelhas variou de 1 a 34 espécies de plantas, sendo o grau médio para a comunidade de abelhas igual a 4,22. Vale destacar que 17 (24,3%) das espécies de abelhas utilizaram mais do que a média e 29 (41%) visitaram apenas uma espécie vegetal (Figura 1A).

Por outro lado, o grau das plantas variou de 1 a 27, sendo o grau médio para a comunidade vegetal de 7,4. Doze das 40 espécies (30%) receberam número de espécies visitantes acima da média. Enquanto que apenas seis (15%) receberam apenas uma espécie de abelha visitante (Figura 1B).

Dessa forma, as interações estabelecidas entre as abelhas e as flores, em Canudos, revelam-se heterogêneas, indicando um sistema assimétrico, onde poucas espécies concentram grande parte das interações e espécies com poucas interações estão conectadas a espécies com muitas interações (Figura 1).

O grafo bipartido (Figura 02) e os índices N=0,945 e NODF = 17,81 (p<0,001), apontam o aninhamento da rede de interações entre abelhas e plantas em Canudos. Nota-se que as interações concentram-se em poucas espécies e que nesse conjunto de ligações, as densidades diminuem progressivamente em cada lado.

### **DISCUSSÃO**

As interações estabelecidas entre as abelhas e as flores, em Canudos, foram marcadas pela heterogeneidade no número de interações, onde um pequeno número de espécies de abelhas estabelece relações com um grande número de espécies vegetais enquanto que a maioria delas estabelece interações com apenas uma espécie vegetal, e vice-versa. Isso não significa que as últimas sejam especialistas, estas espécies podem ser raras nesse ambiente, com apenas um indivíduo de sua população amostrado nas coletas (Biesmeijer & Slaa 2006) ou terem sido pouco amostradas. Tais características sugerem um sistema assimétrico de interações, como o encontrado por Vazquez & Aizen (2004) para 18 redes de interações planta-polinizador.

Padrão similar foi detectado em diversos estudos, dentre os quais se destacam alguns realizados na região Nordeste, como por exemplo, Madeira-da-Silva & Martins (1999), na restinga da Paraíba, que encontraram dentre 29 espécies vegetais apenas cinco predominantemente visitadas (55% das visitas); Viana & Kleinert (2006), na restinga da Bahia, que observaram que apenas doze das 66 espécies de plantas, concentraram 77,43% das visitas; Aguiar (2003), na caatinga de Itatim (BA) que também observou que das 50 plantas visitadas, apenas treze, receberam 79% das visitas; e Rodarte et al. (2008). na caatinga das dunas interiores do Médio Rio São Francisco, que constataram que das 42 espécies vegetais visitadas, 10 foram as que mais receberam visitas de abelhas.

A assimetria das interações é uma das propriedades de uma rede de interações aninhadas, esperado para as redes ditróficas de interações mutualistas. Em Canudos, para a rede estabelecida entre plantas e abelhas, foram evidenciadas as três características básicas, de uma rede aninhada, conforme Guimarães et al. (2007): (i) um núcleo coeso de generalistas interagindo entre si, (ii) especialistas interagindo com generalistas e (iii) ausência de interações entre especialistas.

Bascompte *et al.* (2003) ao analisarem redes de interações mutualistas, notaram que das 25 redes de polinização analisadas, cinco não apresentaram aninhamento significativo estatisticamente (p > 0.05); das 20 restantes, 18 apresentaram-se aninhadas com p < 0.001, e duas com p < 0.05. Das 18 com aninhamento extremamente significante, 11 apresentaram N > 0.90, e dessas cinco tiveram N > 0.95. Ao compararmos esses valores N com aquele valor obtido para a rede de interações de Canudos (N=0.945, p < 0.001), vê-

**Tabela 1.** Espécies de abelhas integrantes da rede de interações, coletadas na Estação Biológica de Canudos - BA. **Table 1.** Bees members of the network interactions, collected at the Biological Station of Canudos (Bahia, Brazil).

Família	Espécies de abelhas	Abreviatur
	Callonychium sp	Cal
Andrenidae	Protomeliturga sp	Prot
	Apis mellifera Linnaeus, 1758	Am
	Bombus (Fervidobombus) morio Swederus, 1787	Bm
	Centris (Centris) aenea Lepeletier, 1841	Cae
	Centris (Centris) caixiensis Ducke, 1907	Cc
	Centris (Centris) flavifrons (Fabricius, 1775)	Cfl
	Centris (Centris) pulchra Moure, Oliveira & Viana, 2003	Ср
	Centris (Hemisiella) tarsata Smith, 1874	Cta
	Centris (Hemisiella) trigonoides Lepeletier, 1841	Ctr
	Centris (Heterocentris) analis Fabricius, 1804	Can
	Centris (Melanocentris) obsoleta Lepeletier, 1841	Co
	Centris (Paracentris) xanthomelaena Moure & Castro, 2001	Cx
	Centris (Ptilocentris) hyptidis Ducke, 1908	Ch
	Centris (Ptilotopus) maranhensis Ducke, 1910	Cm
	Centris (Ptilotopus) sponsa Smith, 1854	Cs
	Centris (Trachina) fuscata Lepeletier, 1841	Cfu
	Centris sp1	Csp1
	Centris sp2	Csp2
	Ceratina (Crewella) madeirae (Moure, in litteris)	Ccm
	Ceratina sp1	Crsp1
Apidae	Ceratina sp2	Crsp2
	Ceratina sp3	Crsp3
	Ceratinula sp	Cer
	Euglossa sp	Eu
	Eulaema (Apeulaema) nigrita Lepeletier, 1841	Eni
	Florilegus sp	Fsp
	Frieseomelitta doederleini (Friese, 1900)	Fd
	Frieseomelitta silvestrii languida Moure, 1989	Fsl
	Frieseomelitta sp	Frsp
	Gaesischia labiatarum Ducke, 1911	Gl
	Melissoptila unicorns Ducke, 1911	Mun
	Melitomella sp. n. Roig-Alsina (comm. pess.)	Msp
	Mesoplia sp1	Msp1
	Mesoplia sp2	Msp2
	Mesoplia sp3	Msp3
	Plebeia (Plebeia) aff. droryana (Friese, 1900)	Pd
	Plebeia sp1	Plsp1
	Plebeia sp2	Plsp2
	Tapinotaspis sp	Тар
	<i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793	Ts

# Continuação da Tabela 1. Continuation of Table I.

	Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis Ducke, 1910	Xc
	Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis Oliver, 1789	Xf
	Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens Lepeletier, 1841	Xg
	Xylocopa (Schonnherria) subcyanea Pérez, 1901	Xs
	Bicolletes sp	В
	Hylaeus sp1	Hysp1
	Hylaeus sp2	Hysp2
Colletidae	Hylaeus sp3	Hysp3
	Perditomorpha laenea Vachal, 1909	Pl
	Perditomorpha sp1	Persp1
	Perditomorpha sp2	Persp2
	Augochlora sp	A
	Dialictus sp	D
	Halictidae sp	Hal
Halictidae	Halictus sp	Н
	Pseudaugochlora pandora (Smith, 1853)	Pp
	Pseudoaugochlora sp1	Psd1
	Pseudoaugochlora sp2	Psd2
	Anthidium sp	Ant
	Coelioxys sp	Coe
	Larocanthidium sp	Lar
	Megachile sp1	Meg1
	Megachile sp2	Meg2
Megachilidae	Megachile sp3	Meg3
	Megachile sp4	Meg4
	Megachile sp5	Meg5
	Megachile sp6	Meg6
	Megachile sp7	Meg7
	Megachile sp8	Meg8

**Tabela 2.** Espécies vegetais integrantes da rede de interações, coletadas na Estação Biológica de Canudos - BA. *Table 2.* Plant species members of the network interactions, collected at the Biological Station of Canudos (Bahia, Brazil).

Família	Espécies de plantas	Abreviatura
Acanthaceae	Harpochilus neesianus Mart.	Hn
	Aspilia bonplandiana (Gardner) Blake	Ab
Asteraceae	Conocliniopsis prasiifolia (DC.) R. M. King & H. Rob.	Cp
	Vernonia mucronifolia DC.	Vm
Cactaceae	Opuntia inamoena (Britton & Rose) Luetzelb.	Oi
	Caesalpinia microphylla Mart. Ex Tul.	Cm
Cassalainiassas	Chamaecrista desvauxii (Collad) Kelep	Cd
Caesalpiniaceae	Chamaecrista nictitans (L.) Moench.	Cn
	Senna macranthera (Collad.) H. S. Irwin & Barneby	Sm
Capparaceae	Capparis yco Mart. Ex. Eichler	Су

Continuação da Tabela 2. Continuation of Table 2.

Convolvulaceae	Evolvulus glomeratus Nees & Mart.	Eg
	Ipomoea brasiliana (Choisy) Meisn.	Ib
	Ipomoea rosea Choisy	Ir
	Merremia cissoides (Lam.) Hallier	Mc
	Cnidoscolus laefgrenii Pax. & Hoffm.	Cl
Euphorbiaceae	Croton campetris St. Hil.	Cc
	Jatropha molissima (Pohl.) Baill.	Jm
	Jatropha mutabilis (Pohl.) Bail.	Jmu
	Jatropha ribifolia Baill.	Jr
	Canavalia dictyota Piper	Cd
Fahaaaaa	Dioclea lasiophylla Benth.	D1
Fabaceae	Galactia remansoana Aans.	Gr
	Zornia brasiliensis Vog.	Zb
Lamiaceae	Eriope salszmannii	Es
Lamiaceae	Rhaphiodon echinus (Nees & Mart.) Schauer	Re
Malpighiaceae	Byrsonimia gardneriana Adr. Juss.	Bg
Malvaceae	Herrissanthia crispa (L.) Brizcky	Нс
Maivaceae	Sida galherirensis Ulb.	Sg
	Mimosa lewisii Barneby	Ml
Mimosaceae	Mimosa misera Benth.	Mm
Milliosaceae	Piptadenia moniliformis Benth.	Pm
	Piptadenia stipulacea (Benth.) Ducke	Pst
	Diodia radula Cham. & Schltdl.	Dr
Rubiaceae	Mitracarpus frigidus K. Schum.	Mf
	Pavonia cancellata (L.F.) Cav.	Pc
Sapindaceae	Urvillea cf. ulmacea Kunth.	Uu
Scrophulariaceae	Angelonia cornigera Hook. F.	Ac
Solanaceae	Solanum paniculatum L.	Sp
Sterculiaceae	Waltheria ferruginea ST. Hil.	Wf
Verbenaceae	Lyppia pohliana Scham.	Lp

se que essa rede apresenta um alto e significativo aninhamento.

Uma das explicações possíveis para a organização das redes aninhadas, segundo Lewinsohn *et al.* (2006b), estaria relacionada a abundância das espécies, onde as mais abundantes seriam mais generalistas e as menos abundantes teriam seu espectro reduzido. Assim, teríamos espécies de abelhas mais abundantes visitando grande parte da comunidade vegetal, e as plantas com maior quantidade de flores, atraindo maior parte da assembléia de visitantes. Associado a essa hipótese, outra explicação complementar estaria

relacionada à habilidade das espécies em utilizarem os recursos de maneira ampla ou restrita.

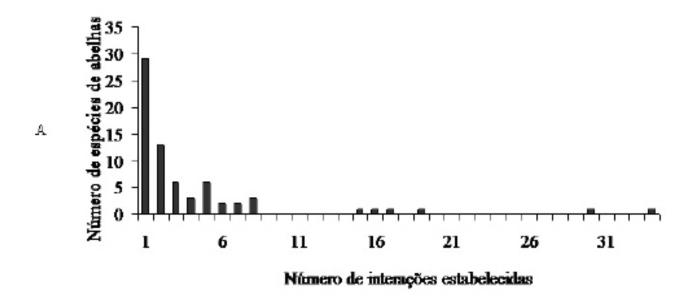
As espécies de abelhas mais abundantes foram as eussociais (*A. mellifera* e *T. spinipes*, representando 61,9% e 28,9% dos indivíduos coletados, respectivamente), com colônias populosas e eficientes na coleta de recursos oferecidos por diferentes espécies vegetais, mesmo naquelas espécies com morfologias florais restritivas, como as flores com anteras poricidas, por exemplo, que requerem abelhas especializadas em vibração para retirar o pólen. Nessas espécies vegetais, *A. mellifera* coleta os

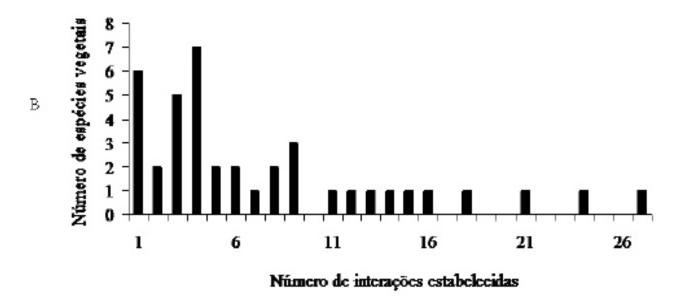
grãos de pólen remanescentes sobre as pétalas, como observado em Canudos, e *T. spinipes* corta as anteras com sua robusta mandíbula para acessar o recurso, como relatado por diversos autores (Laroca 1970, Renner 1983, Agostini & Sazima 2003).

Padrão similar ao acima mencionado para as abelhas, também é comum para as plantas, demonstrando que o *display* floral de algumas espécies vegetais é bastante generalista, como o do tipo prato (Faegri & Van der Pijl 1979), atraindo um amplo espectro de visitantes. Olesen *et al.* (2007)

demonstraram que flores com "morfologias mais abertas" são mais generalistas, recebendo maior riqueza e abundância de visitantes, de maneira que a morfologia floral pode ser uma das explicações para o estabelecimento de interações assimétricas nessas redes por parte da comunidade vegetal.

Rodarte et al. (2008), em uma área restrita de caatinga, em Ibiraba, Bahia, documentaram que os visitantes florais mais abundantes foram as abelhas sociais *Trigona spinipes* (27 espécimes), *Apis mellifera* (20 espécimes) e *Frieseomellita silvetrii* 





**Figura 1.** Número de interações estabelecidas e de espécies de abelhas (A) e espécies vegetais (B) envolvidas nas interações da Estação Biológica de Canudos - BA.

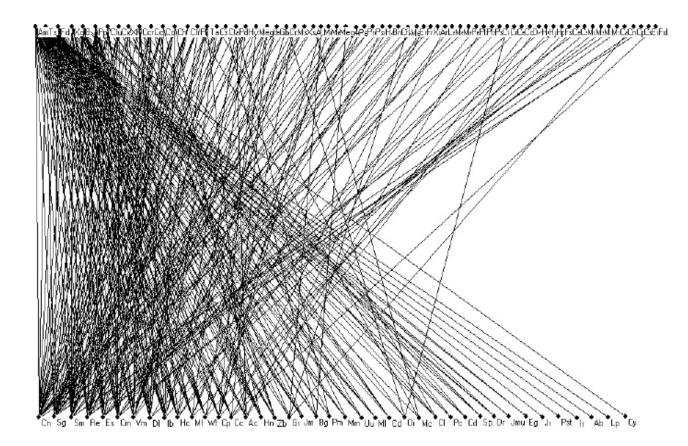
Figure 1. Established interactions and bee species numbers (A) and plant species (B) involved in the interactions at the Biological Station Canudos (Bahia, Brazil).

languida (17 espécimes) e que estas apresentaram maior riqueza de plantas visitadas. Do mesmo modo, notaram que as espécies vegetais que apresentavam maior quantidade de flores, dentre elas, *Copaifera coriacea* (Caesalpiniaceae) e *Byrsonima blanchetiana* (Malpighiaceae), que representaram 94% do total de flores, foram visitadas por 74% dos indivíduos visitantes. Esses dados reforçam a hipótese de Lewinsohn *et al.* (2006b) sobre a abundância como fator explicativo para o aninhamento.

Waser et al. (1996) ao avaliarem a natureza dos sistemas de polinização já haviam relatado que as espécies de plantas normalmente recebem a visita de mais de uma espécie animal e, por sua vez, as espécies animais visitam mais de uma única espécie vegetal, concluindo que a generalização seria uma regra ao invés de uma exceção como concebido tradicionalmente para os sistemas de polinização (Faegri & Van der Pijl 1979, Proctor et al. 1996).

A especialização das plantas em um determinado visitante é vantajosa apenas se a espécie visitante desempenhar o papel do polinizador, sendo abundante e/ou eficiente. Enquanto que para o visitante ser especializado é interessante se a recompensa energética do recurso for maior do que a quantidade de energia desprendida para a coleta do mesmo. Porém se os recursos são similares e/ou a viagem é custosa, a melhor estratégia é forragear em fontes próximas, mesmo de diferentes tipos florais (Waser et al. 1996).

Para que especialização entre planta e polinizador ocorra é necessária a sincronia da atividade de forrageio do polinizador e a floração das espécies vegetais. O padrão observado para as plantas da caatinga é o florescimento mais intenso nas épocas de chuva. Como o regime de chuvas é irregular, os recursos tornam-se imprevisíveis nos ambientes, desfavorecendo, evolutivamente, o estabelecimento de



**Figura 2**. Teia ditrófica: interações entre abelhas e plantas da Estação Biológica de Canudos – BA: na parte superior estão as espécies de abelhas e na parte inferior, as espécies de plantas; os vetores representam as interações entre estas espécies. (Nomes das espécies representados por abreviaturas, que foram apresentadas nas Tabelas 1 e 2).

Figure 2. Ditrofic web: interactions between bees and plants of the Biological Station Canudos (Bahia, Brazil): at the top are the bees species and at the bottom, the plants species, the vectors represent the interactions between these species.

(Names of species represented by abbreviations, which were presented in Tables 1 and 2).

interações especializadas e favorecendo as interações mais generalistas. Evidências empíricas sugerem que essas interações mutualísticas são diversificadas e oportunistas (Jordano 1987, Waser *et al.* 1996).

Em Canudos, um aspecto relevante da rede a ser considerado é a presença da abelha africanizada (*Apis mellifera scutellata*) no núcleo do sistema, assumindo posição central nas interações. Essa abelha foi introduzida no Continente Americano a cerca de 60 anos (Gonçalves & Stort 1994, Stort & Gonçalves 1994). Os estudos biocenóticos realizados na caatinga nas últimas décadas têm destacado a grande abundância dessa espécie nesses ambientes, assim como em outras áreas de savana no País (Neves & Viana 2002).

Traveset & Richardson (2006) apontam que um polinizador exótico pode causar impactos positivos e negativos em uma comunidade vegetal. O impacto negativo tem como conseqüência possível a competição por interferência com os polinizadores nativos, diminuindo o número de visitas às flores pelos polinizadores efetivos.

Em Canudos, observamos que algumas espécies vegetais como *Lyppia pohliana*, *Ipomoea rosea*, *Aspilia bonplandiana* e *Piptadenia stipulacea*, apresentaram interações exclusivas com a *A. mellifera*. Entretanto, antes de qualquer consideração seria importante indagarmos sobre quais espécies de abelhas interagiam com estas espécies vegetais antes da introdução da *A. mellifera*? Será que a espécie exótica deslocou as espécies nativas de abelhas, competitivamente? Ou será que a amostragem não foi suficiente para revelar outros visitantes dessas espécies vegetais? As respostas para esses questionamentos permanecem desconhecidas, revelando a necessidade de estudos que investiguem o papel da *A. mellifera* no sucesso reprodutivo de espécies vegetais nativas.

Alguns autores (ex. Westerkamp 1991, Klein *et al.* 2003, Celebrezze & Paton 2004) sugerem que *A. mellifera* não é uma polinizadora eficiente. E alguns estudos realizados sobre o efeito de *A. mellifera* na polinização de plantas nativas apontamo papel negativo dessa espécie, diminuindo seus sucessos reprodutivos (ex. Carmo & Franceschinelli 2002, Carmo *et al.* 2004, Jacobi & Del Sarto 2007). No entanto, quando a morfologia floral é simplificada, *A. mellifera* pode desempenhar papel importante na polinização, como nas espécies de *Jatropha* em Canudos (Neves 2008).

A morfologia simplificada parece ser o caso das espécies vegetais que apresentaram interações apenas com *A. mellifera*.

Matematicamente, espera-se que quanto maior a riqueza de espécies envolvida nas redes de interações, maior o número de interações possíveis de serem estabelecidas. No entanto, dados apresentados por Olesen *et al.* (2006) demonstram uma tendência inversa, com pequena parte das interações possíveis se realizando, o que também foi constado por Jordano *et al.* (2006). Os nossos resultados reiteraram essa tendência, pois no universo de 2.800 interações possíveis apenas 296 foram estabelecidas (conectância de 10,6%).

A conectância encontrada para a rede de interações de Canudos foi similar às conectâncias calculadas para outras redes estabelecidas entre abelhas e flores em áreas abertas, como os ambientes de Restinga (Viana & Kleinert 2006 – das 1.044 interações possíveis, 13,9% foram encontradas) e para Caatinga (Rodarte et al. 2008 – 1.722 interações possíveis, 13,90% aconteceram). Porém, é menor do que os valores obtidos por Biesmeijer et al. (2005), para diversos biomas brasileiros, exceto para a localidade Cujuru, Nordeste do Estado de São Paulo, ambiente de Cerrado, contudo, vale ressaltar que esses autores avaliaram redes estabelecidas entre uma parcela menor da comunidade de visitantes, as abelhas sociais, que por definição são generalistas e tendem a visitar grande riqueza de espécies vegetais.

Entretanto, quando o valor de conectância (C) da nossa rede é comparado aos valores de redes mais abrangentes, em termos de táxons, como aquelas apresentadas por Olesen et al. (2006), nota-se que o valor de C da rede de Canudos é superior à maioria dos valores apresentados por esses autores, das 30 redes estudadas, 21 delas teve C < 10,6%. Um aspecto interessante das redes avaliadas por Olesen et al. (2006) é que as menores redes apresentaram maiores conectâncias, sugerindo então, que uma pequena parte das interações se realiza, provavelmente porque (1) as flores apresentam restrições ao seu uso, sendo poucas espécies vegetais com padrão floral acessível a um amplo espectro de visitantes e (2) da mesma forma, os visitantes apresentam restrições ao uso de certas fontes alimentares, poucas espécies de visitantes são capazes, através de estratégias alternativas de ampliar seu espectro alimentar.

Em linhas gerais isso significa que nem todo recurso está disponível ao consumo em um determinado tempo. Vários fatores ambientais, do próprio recurso e dos demais consumidores, determinam a disponibilidade dos recursos (Wiens 1984). No caso dos visitantes florais, o uso se realiza quando a espécie visitante possui caracteres morfológicos que lhe permitam o acesso ao recurso como, por exemplo, uma língua longa ou um tamanho reduzido para alcançar o néctar em uma corola profunda. Assim, o fato do recurso estar presente no ambiente não significa que está disponível e pode constituir uma possível explicação para o pequeno percentual de interações que se estabelecem em ambientes cuja flora e fauna são ricas.

Finalmente, o presente estudo revelou que para uma área de Caatinga, no interior da Bahia, a rede comportou-se conforme o esperado para as redes mutualistas já conhecidas: um sistema com predominantes relações generalistas. Tal padrão tem importantes implicações para a conservação, como apontam Bascompte et al. (2003) e Jordano et al. (2006): (1) tais redes de interações são altamente coesas, ou seja, a maioria das plantas e animais generalistas interage entre si, gerando uma densa massa de interações que atinge toda a comunidade, aliado à distribuição heterogênea do número de interações por espécie, tal padrão oferece rotas alternativas de respostas às perturbações ambientais, conferindo maior estabilidade ao sistema; (2) a comunidade é organizada de maneira assimétrica, com espécies especialistas interagindo com espécies generalistas, oferecendo recursos alternativos para as espécies raras.

AGRADECIMENTOS: As autoras agradecem à Fundação Biodiversitas, especialmente à bióloga Tânia Alves da Silva e ao técnico Eurivaldo Macedo Alves, responsáveis pela Reserva Ecológica de Canudos, pelo apoio logístico. Ao CNPq e à FAPESB pelo apoio financeiro. Aos professores Edinaldo Luz das Neves (UNIJORGE) e Favízia Freitas Oliveira (UEFS) pela identificação das espécies de Apoidea. Aos professores Maria Lenise Guedes, Nádia Roque (UFBA), Luciano Paganucci Queiroz (UEFS) e à bióloga Ângelis F. Silva Nascimento (UFBA) pela identificação das espécies vegetais. Aos professores Márcio Zikán (UFRN) e Marina Siqueira de Castro (UEFS) pelos comentários e sugestões no manuscrito e a toda equipe do Laboratório de Biologia e Ecologia de Abelhas (LABEA - UFBA) e do Laboratório de Abelhas (LABE - EBDA) pela ajuda nos trabalhos de campo.

## REFERÊNCIAS

AGOSTINI, K. & SAZIMA, M. 2003. Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no Campus da Universidade Estadual de Campinas, Estado de São Paulo, Brasil. *Bragantia*, 62 (3): 335-343.

AGUIAR, C.M. 2003. Utilização de recursos florais pos abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de Caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia*, 20 (3): 457-467.

ALMEIDA-NETO, M.; GUIMARÃES, P.; GUIMARÃES, P.R.; LOYOLA, R.D. & URLICH, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, 117: 1227-1239.

ATMAR, W. & PATTERSON, B.D.1993. The measure of order and disorder in the distribuition of species in fragmented habitat. *Oecologia*, 96: 373-382.

BATAGELJ, V. & MRVAR, A. 1998. Pajek - Program for Large Network Analysis. *Connections*, 21(2): 47-57.

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 38: 567-593

BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2006. The structure of plantanimal mutualistic networks. Pp. 143-159. *In:* M. Pascual & J. Dunne (eds.). Ecological networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs. Oxford, Oxford University Press. 386p.

BASCOMPTE, J. 2009. Mutualistic networks. Frontiers in *Ecology and the Environment*, 7(8): 429-436.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J. & OLESEN, J.M. 2003. The nested assembly of plan-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(16): 9383-9387.

BEZERRA E.L.S.; MACHADO I.C. & MELLO M.A.R. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, 78: 1096-1101.

BIESMEIJER, C.; SLAA, E.J.; CASTRO, M.S.; VIANA, B.F.; KLEINERT, A. & IMPERATRIZ-FONSECA, V.L. 2005. Connectance of Brazilian Social bee-food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. *Biota Neotropica*, 5: 1-10.

BIESMEIJER, J.C. & SLAA, E.J. 2006. The structure of eusocial bee assemblages in Brazil. *Apidologie*, 37: 1-19.

CARMO, R.M. & FRANCESCHINELLI, E.V. 2002. Polinização e biologia floral de *Clusia arrudae* Planchon & Triana (Clusiaceae) na Serra da Calçada, município de Brumadinho, MG. *Revista Brasileira de Botânica*, 25(3): 351-360.

CARMO, R.M.; FRANCESCHINELLI, E.V. & SILVEIRA, F.A. 2004. Introduced honeybees (*A. mellifera*) reduce pollination success without affecting the floral resource taken by native pollinators. *Biotropica*, 36(3): 371-376.

CELEBREZZE, T. & PATON, D.C. 2004. Do introduced honeybees (*Apis mellifera*, Hymenoptera) provide full pollination service to bird-adapted Australian plants with small flowers? An experimental study of *Brachyloma ericoides* (Epacridaceae). *Austral Ecology*, 29(2): 129-136.

CRONQUIST, A. 1981. An integrated system classification of flowering plants. Columbia University Press, New York. 1262p.

DARWIN, C. 1862. On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and on the good effects of intercrossing. First Edition. Jon Murray, London. 300p.

DICKS, L.V.; CORBET, S.A. & PYWELL, R.F. 2002. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. *Journal of Animal Ecology*, 71: 32-43.

FAEGRI, K & VAN DER PIJL, L. 1979. *The principles of pollination ecology*, Third Edition. Pergamon Press, London. 244p.

FORUP M.L & MEMMOTT, J. 2005. The Restoration of Plant–Pollinator Interactions in Hay Meadows. *Restoration Ecology*, 13: 265-274.

FORUP M.L; HENSON, K.S.E.; CRAZE, P.G. & MEMMOTT, J. 2008. The restoration of ecological interactions: plant–pollinator networks on ancient and restored heathlands. *Journal of Applied Ecology*, 45: 742-752.

GONÇALVES, L.S. & STORT, A.C. 1994. A africanização das abelhas *Apis mellifera* nas Américas II. Pp. 49-63. *In*: B. Barraviera (ed.). Venenos Animais: uma visão integrada. Editora de Publicações Científicas, Rio de Janeiro, RJ. 411p.

GOULD, S.J. & LEWONTIN, R.C. 1978. The spandrels of San Marco and the panglossian paradigm: a critique of the adaptacionist programme. *Proceedings of the Royal Society of London*, 205: 581-598

GOULSON, D. 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*, 34 (1): 1-26.

GUIMARÃES, P.R. & GUIMARÃES, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21: 1512-1513.

GUIMARÃES, P.R.; SAZIMA, C.; REIS, S.F. & SAZIMA, I. 2007. The nested structure of marine cleaning symbiosis: is it like flowers and bees? *Biology Letters*, 3:51-54

HERRERA, C.M. 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. Pp. 65-87. *In:* D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.). Floral Biology: Studies on floral evolution. Chapman & Hall, New York. 410p.

JACOBI, C.M. & DEL SARTO, M.C.L. 2007. Pollination of two species of *Vellozia* (Velloziaceae) from high-altitude quartzitic grassland, Brazil. *Acta Botanica Brasilica*, 21 (2): 325-333.

JOHNSON, S.D. & STEINER, K.E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. *Tree*, 15: 140-143.

JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal-connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist*, 129: 657-677.

JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pp.173-199. *In:* N.M. Waser & J. Ollerton (eds.). *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions.* University of Chicago Press, Chicago. 441p.

KLEIN, A.M.; STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTAKE, T. 2003. Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. *Journal of Applied Ecology*, 40(5): 837-845.

LAROCA, S. 1970. Contribuição para o conhecimento das relações entre abelhas e flores: coleta de pólen das anteras tubulares de certas Melastomataceae. *Revista Floresta*, 2: 69-74.

LEWINSOHN, T.W.; LOYOLA, R.D. & PRADO, P.I. 2006a. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensis*, 10(1): 90-104.

LEWINSOHN, T.W.; PRADO, P.I.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2006b. Structure in plantanimal interaction assemblages. *Oikos*, 113: 174-184.

LORENZON, M.C.A.; MATRANGOLO, C.A.R. & SCHOEREDER, J.H. 2003. Flora visitada pelas abelhas eussociais (Hymenoptera, Apidae) na Serra da Capivara, em Caatinga do Sul do Piauí. *Neotropical Entomology*, 1(32): 27-36.

MADEIRA-DA-SILVA, M.C. & MARTINS, C.F. 1999. Flora apícola e relações tróficas de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de restinga (Praia de Intermares, Cabedelo - PB, Brasil). *Principia*, 7: 40-51

MEMMOTT, J. 1999. The structure of plant-pollinator food web. *Ecology Letters*, 2: 276-280.

NEVES, E.L. 2008. Avaliação da eficiência da abelha exótica *Apis mellifera* L. na polinização de táxons de Jatropha (Euphorbiaceae) na Caatinga, Canudos, Bahia. *Tese de Doutorado*. Universidade Estadual de Feira de Santana. Feira de Santana, BA, Brasil. 155p.

NEVES, E.L. & VIANA, B.F. 2002. As abelhas eusssociais (Hymenoptera, Apidae) visitantes florais em um ecossistema de dunas continentais no médio Rio São Francisco, Bahia, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46(4): 571-578.

OLESEN, J.M. & JORDANO, P. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. *The American Naturalist*, 159(6): 2416-2424.

OLESEN, J.M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2006. The smallest of all worlds: pollination networks. *Journal of Theoretical Biology*, 240: 270-276.

OLESEN, J.M.; DUPONT, Y.L.; EHLERS, B.K. & HANSEN, D.M. 2007. The openness of a flower and its number of flower-visitor species. *Taxon*, 56(3): 729-736.

PAINI, D.R. 2004. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral Ecology*, 29(4): 399-407.

PINHEIRO-MACHADO, C.; ALVES-DOS-SANTOS, I.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; KLEINERT, A.M.P. & SILVEIRA, F.A. 2002. Brazilian Bee Surveys: State of Knowledge, Conservation and Sustainable use. Pp. 135-153. *In:* P.G. Kevan & V.L. Imperatiz-Fonseca (eds.). Pollinating bees: the conservation link between agriculture and nature. Brazilian Ministry of Environment, Brasilia. 313p.

PROCTOR, M.; YEO, P. & LACK, A. 1996. *The Natural History of pollination*. Collins, London. 479p.

RENNER, S. 1983. The widespread occurrence of anther destruction by *Trigona* bees in Melastomataceae. *Biotropica*, 15: 251-256.

RODARTE, A.T.A.; SILVA, F.O. & VIANA, B.F. 2008. A flora melitófila de uma área de dunas com vegetação de caatinga, Estado da Bahia, Nordeste do Brasil. *Acta Botanica Brasílica*, 22(2): 301-312.

SANTOS, G.M.M.; AGUIAR, C.M.L. & MELLO, M.A.R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*: doi: 10.1051/apido/2009081

SAKAGAMI, S.F., LAROCA, S. & MOURE, J.S. 1967. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), south Brazil preliminary report. *Journal of Faculty Science Hokkaido University*, 18: 57-127.

SCARANO, F.R. & DIAS, A.T.C. 2004. A importância de espécies no funcionamento de comunidades e ecossistemas. Pp. 43-60. *In:* A.S. Coelho, R.D. Loyola & M.B.G Souza (eds.). Ecologia teórica: desafios para o aperfeiçoamento da Ecologia no Brasil. O Lutador, Belo Horizonte. 122p.

STORT, A.C. & GONÇALVES, L.S. 1994. A Africanização das Abelhas *Apis mellifera* nas Américas I. Pp. 33-47. *In*: B. Barraviera (ed.). Venenos Animais: uma visão integrada. Editora de Publicações Científicas, Rio de Janeiro. 411p.

TRAVESET, A & RICHARDSON, D.M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4): 208-216.

VÁSQUEZ, D.P.; AIZEN, M.A. 2004. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology*, 85(5): 1251-1257.

VIANA, B.F. & KLEINERT, A.M.P. 2006. Structure of beeflower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. *Revista de Entomologia*, 50(1): 53-63.

WASER, N.M.; CHITTKA, L.; PRICE, M.V.; WILLIANS, N.M. & OLLERTON, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecological Society of America*, 77: 1043-1060.

WESTERKAMP, C.H. 1991. Honey bees are poor pollinators – Why? *Plant Systematic and Evolution*, 177(1): 71-75.

WIEBES, J.T. 1979. Co-Evolution of Figs and their Insect Pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 1-12.

WIENS, J.A. 1984. Resource Systems, Populations, and Communities. Pp. 397-436. *In:* W.P. Price, C.N. Slobodchikoff & W.S. Gaud (eds.). A new ecology: novel approaches to interactive systems. Willey-Interscience, New York. 515p.

Submetido em 16/07/2009

Aceito em 09/02/2010