



UNIVERSIDADE ESTADUAL DE FEIRA DE SANTANA
DEPARTAMENTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ZOOLOGIA

INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA EM SISTEMAS AGRÍCOLAS: FORÇAS DE
INTERAÇÃO E NICHOS TRÓFICOS

DANIELLE MENDES CARVALHO

Feira de Santana – Ba
2013

DANIELLE MENDES CARVALHO

INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA EM SISTEMAS AGRÍCOLAS: FORÇAS DE
INTERAÇÃO E NICHOS TRÓFICOS

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zoologia, Universidade Estadual de Feira de Santana, como partes das exigências para obtenção do título de Mestre em Zoologia.

Orientador – Dr. Gilberto M. de M. Santos
Coorientador – Dr. Marco A. R. Mello

Feira de Santana – Ba
2013

Ficha Catalográfica – Biblioteca Central Julieta Carteado - UEFS

C322i Carvalho, Danielle Mendes
Interação abelha-planta em sistemas agrícolas: forças de interação e nicho tróficos / Danielle Mendes. – Feira de Santana - Ba, 2013.
53 f. : il.

Orientador: Gilberto M. de M. Santos
Coorientador: Marco A. R. Mello

Dissertação (Mestrado em Zoologia)– Universidade Estadual de Feira de Santana, Departamento de Ciências Biológicas, Programa de Pós-Graduação em Zoologia, 2013.

1. Abelhas – Interação – Sistemas agrícolas. 2. Nicho. 3. Abelhas – Recursos florais. I. Santos, Gilberto M. de M. II. Mello, Marco A. R. III. Universidade Estadual de Feira de Santana. IV. Departamento de Ciências Biológicas. V. Título.

CDU: 638.14

DANIELLE MENDES CARVALHO

INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA EM SISTEMAS AGRÍCOLAS: FORÇAS DE
INTERAÇÃO E NICHOS TRÓFICOS

Feira de Santana, 04 de Fevereiro de 2013

Prof. Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos
Presidente da Banca e Orientador
Departamento de Ciências Biológicas
UEFS – Feira de Santana

Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho
Membro da Banca
Centro de Ciências Agrárias, Ambientais e Biológicas
UFRB – Cruz das Almas

Prof. Dr. Celso Feitosa Martins
Membro da Banca
Centro de Ciências Exatas e da Natureza
UFPB- Paraíba

AGRADECIMENTOS

Ao meu orientador Dr. Gilberto M. de M. Santos, pelo exemplo de profissionalismo e pelos ensinamentos. Obrigada pelo incentivo ao meu crescimento profissional, educacional e pela confiança.

Ao meu coorientador Dr. Marco A. R. Mello, pelo empenho, paciência e pela disponibilidade sempre que precisei.

À Professora Dr. Efigênia Melo, pela identificação do material botânico, e pela paciência, sugestões e atenção dispensadas sempre que precisei de auxílio.

À Maise S. S. dos Santos pelo auxílio na montagem e identificação de algumas espécies de abelhas.

Ao proprietário da Chacára Bocaiúvas Orgânicos por permitir que este trabalho fosse realizado e também a todos os funcionários pelo apoio, disponibilidade e atenção.

À Universidade Estadual de Feira de Santana (UEFS), pela oportunidade e infraestrutura para o desenvolvimento deste trabalho.

À Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado da Bahia (FAPESB) pela concessão da bolsa de estudo.

A todos os amigos e colegas que fazem parte atualmente ou que passaram pelo Laboratório de Entomologia (LENT), em especial a Janete, Augusto, Leonardo, Cláudia, Silvia, Wagner, Edinei, Shantala e Laila, pelo companheirismo, auxílio nas coletas de dados, incentivo e, sobretudo, pela amizade.

Aos meus amigos do mestrado que também participaram de algumas expedições de 12h consecutivas nas coletas de dados, em especial a Mônica, Masinho, Clézia e André pela troca de conhecimento.

Aos Professores do Programa de Pós-Graduação em Zoologia pelos conhecimentos compartilhados.

Ao professor Dr. Paulo Enrique pela troca de ideias e auxílio nas análises estatísticas. Obrigada pela paciência.

Aos amigos, Augustinho, Gil, Mônica, Luiz, Silvia, Claudia, Janete, Nati e Masinhopela companhia e amizade em Feira de Santana e por tornarem essa fase do mestrado mais divertida.

À minha família, especialmente minha mãe Girlene e irmã Daiane, pelo eterno apoio e companheirismo, compreensão e carinho durante esta trajetória de dois anos na pós-graduação, apoiando-me de todas as maneiras possíveis.

Ao meu noivo José Edson, pelo companheirismo, pela paciência, dedicação, compreensão nos momentos de ausência durante estes dois anos de mestrado e, sobretudo, ajuda irrestrita em todos os momentos, até mesmo nas coletas de dados. Muito Obrigada!

E finalmente, a todos aqueles que de modo direto ou indireto contribuíram para minha formação e para o desenvolvimento profissional e pessoal durante o mestrado. **MUITO OBRIGADA!**

*Dedico este trabalho
à minha mãe Girlene e a
toda minha família.*

SUMÁRIO

ÍNDICES DE FIGURAS-CAPÍTULO 1.....	8
ÍNDICE DE TABELAS-CAPÍTULO 1.....	8
ÍNDICE DE FIGURAS-CAPÍTULO 2.....	9
ÍNDICE DE TABELAS-CAPÍTULO 2.....	9
REVISÃO DE LITERATURA.....	10
SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS.....	10
REDE DE INTERAÇÃO.....	12
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	14
CAPÍTULO 1: SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS EM UMA GUILDA DE ABELHAS (HYMENOPTERA: APOIDEA) VISITANTES DE FLORES EM SISTEMA AGRÍCOLA.....	17
RESUMO.....	17
ABSTRACT.....	18
INTRODUÇÃO.....	19
MATERIAL E MÉTODOS.....	20
RESULTADOS.....	23
DISCUSSÃO/CONCLUSÃO.....	30
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	32
CAPÍTULO 2: PLANTAS INVASORAS CONTRIBUEM PARA A ESTRUTURA E MANUTENÇÃO DA REDE DE VISITANTES FLORAIS DE PLANTAS CULTIVADAS.....	35
RESUMO.....	35
ABSTRACT.....	36
INTRODUÇÃO.....	37
MATERIAL E MÉTODOS.....	38
ÁREA DE ESTUDO.....	38
DELINEAMENTO AMOSTRAL.....	39
ANÁLISES DE REDES.....	39
ANÁLISE ESTATÍSTICA.....	41
RESULTADOS.....	41
DISCUSSÃO/CONCLUSÃO.....	44
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	51

Lista de Figuras – Capítulo 1

Figura 1: Imagem aérea da Chácara Bocaiúvas no município de Feira de Santana, Bahia, Nordeste do Brasil.....	21
Figura 2: Número de espécies abelhas e espécies de plantas visitadas em um sistema agrícola no município de Feira de Santana, Brasil.....	23
Figura 3: Rede de flores visitadas por abelhas em um sistema agrícola em Feira de Santana-Ba. As abelhas são representadas por retângulos do lado esquerdo e as plantas são representadas por retângulos do lado direito. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de visitas observadas para cada abelha ou planta. A espessura de cada linha (interação) é proporcional ao número de abelhas observadas visitando as espécies de plantas.....	28
Figura 4: Rede temporal de forrageamento de abelhas em um sistema agrícola em Feira de Santana-Ba. As abelhas são representadas por retângulos do lado esquerdo e os horários são representadas por retângulos do lado direito. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de visitas observadas para cada abelha ou horário. A espessura de cada linha (interação) é proporcional ao número de abelhas observadas visitando as espécies de plantas.....	29

Lista de Tabelas – Capítulo 1

Tabela 1: Espécies de abelhas e plantas visitadas em um sistema agrícola no município de Feira de Santana, Brasil, agosto de 2011 a julho de 2012.....	25
Tabela 2: Sobreposição na dimensão dieta (proporção de itens utilizados) do nicho trófico (No_{ih}) de abelhas visitantes florais em um sistema agrícola em Feira de Santana, Brasil, no período de agosto de 2011 a julho de 2012.....	27
Tabela 3: Sobreposição na dimensão temporal (horário de visitação) do nicho temporal (No_{ih}) de abelhas visitantes florais em um sistema agrícola em Feira de Santana, Brasil, no período de agosto de 2011 a julho de 2012.....	27

Lista de Figuras – Capítulo 2

Figura 1: Diferenças entre as redes completas com as plantas invasoras e a cultivadas e a versões sem as plantas invasoras foram testados com o teste T pareado para conectância ($t_{\text{pareado}} = 5.70$, $p < 0,001$), aninhamento ($t_{\text{pareado}} = 2.58$, $p = 0,01$), modularidade ($t_{\text{pareado}} = -6.16$, $p < 0,001$), a robustez a extinção das abelhas ($t_{\text{pareado}} = -0.94$, $p = 0,18$), e robustez para a extinção de plantas ($t_{\text{pareado}} = -2.57$, $p = 0,01$).....46

Figura 2: Redes de interação entre as abelhas e as plantas que constituem os vértices e os links representam visita à flor em um sistema agrícola em Feira de Santana- Ba. Foram construídas duas redes cada mês de agosto de 2011 a julho de 2012. Rede completa, com as plantas invasoras e cultivadas e redes sem as plantas invasoras. As abelhas estão representadas por círculos e as plantas invasoras por triângulos e as plantas cultivadas são representadas por quadrado.....48

Lista de Tabelas – Capítulo 2

Tabela 1: Espécies de abelhas e plantas visitadas em um sistema agrícola no município de Feira de Santana, Brasil, agosto de 2011 a julho de 2012.....42

REVISÃO DE LITERATURA

Sobreposição de nicho

O conceito original de Guildas (Root 1967) exprime um conjunto de populações que compartilham os mesmos recursos e de forma semelhante. Posteriormente, Pianka (1980) introduziu ao conceito a noção de competição, e as guildas passaram então a serem entendidas como arena de competição, onde populações utilizam um recurso necessariamente escasso. As guildas têm uma importância fundamental como ferramenta para estudos de comunidades, permitindo comparações na composição e nas funções exercidas por diferentes populações, não somente levando em consideração a riqueza de espécies por habitat, mas também confrontando os modelos estruturais das guildas determinadas para cada comunidade (Silvestre & Silva 2001). O conceito de nicho é de suma importância para a compreensão das guildas de abelhas visitantes florais (Pianka 1980; Wilms & Wiechers 1997; Aguiar 2003; Aguiar & Santos 2007; Nogueira-Ferreira & Augusto 2007).

O conceito de nicho permanece como um dos menos compreendidos e, mesmo assim, um dos mais importantes temas na Ecologia (Begon et al. 2006). Tradicionalmente, o conceito refere-se ao papel ecológico no ecossistema, em especial nas interações tróficas, de uma espécie dentro de uma comunidade (Elton 1927). Segundo Hutchinson (1957) o nicho ecológico é um conjunto de condições e estados ambientais nos quais as espécies se adaptam. Hutchinson (1957) interpretou o nicho como hiperdimensional e por meio deste conceito de hipervolume May e MacArthur (1972) postularam que o volume de competição entre as espécies indicam quanto às mesmas toleram sobreposição de seus nichos e, conseqüentemente até que ponto pode haver semelhança entre as espécies competidoras levando em conta uma dimensão ecológica.

A sobreposição de nicho refere-se à utilização dos mesmos tipos de recursos ou condições por duas ou mais espécies, sendo que, quanto maior o número de recursos compartilhados pelas espécies, maior é a sobreposição (Abrams 1980). De acordo com a teoria da sobreposição de nicho as espécies competidoras podem compartilhar recursos se os indivíduos são capazes de se especializar em dimensões ecológicas diferentes (Schoener 1974). Assim os elevados índices de sobreposição de nicho ocorrem na ausência de

competição que pode acontecer quando os recursos compartilhados são abundantes (Colwell & Futuyma 1971).

O principal propósito dos estudos de compartilhamento de recursos é analisar os limites que a competição interespecífica impõe ao número de espécies que podem coexistir em ambientes com restrições de recursos (Schoener 1974). Portanto, a competição pode ser evitada por partição de recursos na escala espacial ou temporal. Essas espécies apresentam complementaridade de nicho, exercendo funções diferentes, por conseguinte apresentando diferentes nichos realizáveis (Begon et al. 2006). A complementaridade exige certo grau de especialização de cada espécie, enquanto generalização está associada à alta sobreposição de nicho e redundância funcional (Blüthgen & Klein 2010).

O aumento da abundância e riqueza dos polinizadores está relacionado com o aumento da diversidade de flores disponíveis, produzindo altas taxas de especializações das abelhas (Weiner et al. 2011). As abelhas coletam fontes diferenciadas de recursos florais, além de coletarem pólen também coletam óleo, néctar e essências. As abelhas podem explorar flores com ampla gama de profundidades de corola, por apresentarem variações no comprimento das peças bucais (Michener 2007). As diferenças morfológicas e comportamentais entre as abelhas permitem que elas selecionem fontes diferenciadas de recursos florais. A flexibilidade no comportamento de forrageio faz da sobreposição do nicho trófico uma variável dinâmica nos ecossistemas (Aguiar 2003).

A estrutura de comunidade pode ser compreendida com auxílio da abordagem de sobreposição de nicho. Atualmente, as ferramentas da teoria de rede têm sido utilizadas para essa tarefa (Santos et al. 2012). Um método que é utilizado para representar a sobreposição de nicho é o índice H_2' , que representa a especialização (Blüthgen et al. 2006). Quando o valor do índice é igual a um significa que existe alta complementaridade, conseqüentemente, baixa sobreposição de nicho. Já quando este índice tende a zero existe uma redundância e alta sobreposição de nicho. É importante ressaltar que na teoria de rede algumas vezes, um especialista do ponto de vista ecológico pode ser um generalista na rede (Mello et al. 2011a). Pois, no nível de rede o conceito operacional de especialização complementar não leva em conta a preferência na dieta ou associações coevolutiva, como é de praxe em outras abordagens em ecologia. Apenas considera o número de interações estabelecidas por uma espécie dentro de uma rede (Blüthgen & Klein 2010).

Visitantes florais apresentam altas taxas de especialização, complementaridade funcional devido à diversidade de plantas visitadas. Vários mecanismos podem ser responsáveis pela partição de recursos das espécies como: morfologia da flor, qualidade e quantidade do recurso ofertado, variação temporal ou espacial (Blüthgen & Klein 2010) que são estratégias para evitar a competição. Essas estratégias são consistentes com o princípio da exclusão competitiva de Gause (1934) que para as espécies ecologicamente semelhantes coexistirem em uma determinada área deve diferir fortemente em pelo menos uma dimensão do seu nicho, de modo que não se excluam mutuamente.

Redes de Interação

Vários estudos têm sido desenvolvidos em ecologia com uma espécie e suas interações. No entanto, as espécies são membros de comunidades de espécies que interagem, formando redes de interação. Atualmente uma nova geração de estudos vem crescendo em nível de redes (Olesen et al. 2012). A teoria de redes complexas é uma ferramenta útil, visto que fornece um arcabouço teórico e um método analítico adequado para avaliar padrões de interações (Lewinsohn et al. 2006, Bascompte & Jordano 2007).

A interação entre as espécies de plantas com flores e os seus polinizadores é de dependência, pois a planta precisa se reproduzir, enquanto visitantes florais se beneficiam destas interações, obtendo alimentos sob a forma de pólen ou néctar (Eardley et al. 2006). Tais relações simbióticas raramente são mutuamente exclusivas. Plantas com flores, muitas vezes interagem com uma gama de polinizadores, o que sugere que a generalização é a característica dominante da maioria dos sistemas de polinização ou visitantes florais (Blüthgen et al. 2007).

O padrão da estrutura de comunidade mais comumente observado em redes de interações mutualistas é o aninhado, esse tipo de topologia da rede é construído quando espécies com menos conexões estão ligadas a um subconjunto dos parceiros das espécies com mais conexões (Bascompte et al. 2003). Segundo Bascompte, Jordano & Olesen (2006) aninhamento é uma estratégia evolutivamente estável no mutualismo facultativo, uma vez que as espécies mais vulneráveis, aquelas que apresentam poucas interações, tendem a se associar, preferencialmente a um grupo de espécies com muitas interações.

Em relação às interações Jordano (1987) usou pela primeira vez a métrica de conectância. Essa métrica calcula a proporção das conexões possíveis que de fato são observadas. Jordano (1987) mostrou que a conectância diminuiu com o aumento do tamanho da rede em interações mutualistas, porém há certos padrões relacionados à filogenia. Quanto mais especializadas forem as interações, menor deve ser a proporção de conexões realizadas. Se os animais visitam plantas diferentes ou com intensidades diferentes, então a comunidade como um todo é especializada (Blüthgen et al. 2008).

No mutualismo entre plantas e animais tem sido descrito algumas propriedades importantes por auxílio da teoria de rede (Bascompte & Jordano 2007). Tem sido demonstrada, por exemplo, uma frequência de estrutura modular em redes de polinização (Olesen et al. 2007). Este padrão de modularidade ocorre quando as interações entre as espécies estão organizadas em módulos. Os módulos representam subgrupos nos quais as espécies estão mais conectadas entre si do que com outras espécies de fora do subgrupo (Guimerà & Amaral 2005). Muitas vezes esses subgrupos ou módulos são formados por espécies filogeneticamente próximas ou funcionalmente similares. Então a modularidade é uma medida de quanto à rede está estruturada em subgrupos coesos (Olesen et al. 2007; Mello et al. 2011b).

Outra descrição pode ser analisada na rede como a robustez que pode ser avaliada por meio de extinções acumulativas de espécies na rede que podem eliminar espécies ligadas às espécies removidas (Memmott et al. 2004). Esse teste matemático pode ajudar a avaliar as consequências das extinções na comunidade e posteriormente ajudar nos estudos de manutenção e conservação das espécies. Por conseguinte, os estudos das redes de interações podem contribuir para entender a origem, evolução e manutenção dessas interações.

Assim, é fundamental para qualquer análise em ecologia e evolução das plantas e seus polinizadores o conhecimento de sua rede e sua variação espaço-temporal. Portanto, conhecer os recursos florais utilizados pelas abelhas em um ecossistema pode ajudar no desenvolvimento de programas de conservação e manejo de polinizadores nativos (Aguiar 2003), como algumas espécies de abelhas que são importantes para a polinização de diversas plantas em ecossistemas naturais, urbanos e agrícolas.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Abrams, P. (1980) Some comments on measuring niche overlap. *Ecology*, **61** (1), 44-49
- Aguiar, C.M.L. 2003. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Rev. Bras. Zool.* **20**, 457-467.
- Aguiar C.M.L., Santos, G.M. de M.(2007) Compartilhamento de Recursos Florais por Vespas Sociais (Hymenoptera: Vespidae) e Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma Área de Caatinga. *Neotropical Entomology* **36** (6), 836-842
- Bascompte J., Jordano, P., C.J., Melian, C.J., Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant– animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci USA* **100**, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* **312**, 431–433.
- Bascompte, J., Jordano, P. (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* **38**, 567–593.
- Begon, Michel Colin R. Townsend, John L. Harper. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Oxford, Blackwell Publishing. 768 p
- Blüthgen, N., Menzel, F. and Blüthgen N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC (BioMed Central) Ecology* **6**(9), 1-12
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B. & Blüthgen, N. (2007) Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* **17**, 341–346.
- Blüthgen, N., Fründ, J., Vázquez, D.P. & Menzel, F. (2008) What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology*, **89**, 3387–3399.
- Blüthgen, N., A.M. Klein. (2010) Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*.doi:10.1016/j.baae.2010.11.001
- Colwell R.K., Futuyma D.J. (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* **52**(4), 567-576.
- Eardley, C.; Roth, D.; Clarke, J.; Buchmann, S.; Gemmill, B. 2006. (Eds.) *Pollinators and pollination: a resource book for policy and practice*. Pretoria: African Pollinators Initiative, 77p.
- Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. Sidgwick & Jackson, London Fath BD, Scharler UM, Ulanowicz RE, Hannon B (2007) Ecological network analysis: network construction. *Ecol Model* **208**, 49–55
- Gause, G.F. (1934) *The struggle for existence*. Williams & Wilkins, Baltimore

- Guimerà, R. & Amaral, L.A.N (2005) Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*, **433**, 895 – 900
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. *Cold Spring Harbour Symposium on Quantitative Biology*, **22**, 415–427
- Jordano P. (1987) Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal—connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Nat* **129**, 657–677
- Lewinsohn, T.W., Prado, P.I., Jordano, P. Bascompte, J. & Olesen. J.M. (2006) Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, **113(1)**, 174-184
- May, R.N. & MacArthur, R. H. (1972) Niche overlaps a function on environmental variability. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **69**, 1009-1113
- Michener, C.D. (2007) *The bees of the world* 2nd ed. The Johns Hopkins University Press North Charles Street Baltimore, Maryland. 972p.
- Mello, M.A.R., Santos, G.M.M., Mechi, M.R., Hermes, M.G. (2011a). High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologica* **37**, 37-42
- Mello, M.A.R, Marquitti, F.M. D., Guimarães Jr., P.R. Kalko, E.K.V., Jordano, P., Aguiar, M.A.M. (2011b) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat- and bird-fruit networks. *Oecologia*, **161(1)**, 131-140
- Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. (2004) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc. R. Soc. B*. **271**, 2605–2611
- Nogueira-Ferreira, F.H. & Augusto S.C. (2007) Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. *Bioscience Journal Uberlândia* **23 (1)**, 45-51
- Olesen, J.M, Bascompte, J., Dupont, Y.L. Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci USA* **104**, 19891–1989
- Olesen, J. M., Dupont, Y. L., Rasmussen, M. H.C. and Trøjelsgaard, K. (2012) Structure and dynamics of pollination networks: the past, present, and future. *Evolution of Plant–Pollinator Relationships*, ed S. Patiny. Published by Cambridge University Press. The Systematics Association **81**, 374-391.
- Pianka, E. R. (1980) Guild structure in desert lizards. *Oikos* **35**, 194-201
- Root, R. B. (1967) The niche exploitation pattern of the Bluegray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* **37**, 317-350
- Santos, G. M. de M.; Carvalho, C. A. L. de; Aguiar, C. M. L. Macêdo, L. S. S. R, Melo, M. A. R, (2012) Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. *Apidologie*. **44**, 64-74

- Schoener T.W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* **185**, 27-39
- Silvestre, R. & Silva. R. R.(2001) Guildas de formigas da Estação Ecológica Jataí, Luiz Antônio – SP – sugestões para aplicação do modelo de guildas como bioindicadores ambientais. *Biotemas*, **14 (1)**, 37-69
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E. & Blüthgen, N. (2011) Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower-visitor networks. *Basic and Applied Ecology*
- Wilms, W. & Wiechers, B. (1997) Floral resource partitioning between native Meliponabees and the introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. *Apidologie* **28**, 339-355

**SOBREPOSIÇÃO DE NICHOS EM UMA GUILDA DE ABELHAS
(HYMENOPTERA: APOIDEA) VISITANTES DE FLORES EM SISTEMA
AGRÍCOLA***

RESUMO

Diferentes estratégias de exploração dos recursos podem levar a divergências no nicho realizado das espécies. Diferenciações de nicho podem envolver diversas dimensões do nicho, podendo diferir, sobretudo na dieta, no espaço e no tempo. Neste estudo mensuramos o nível de redundância ou complementaridade na rede de interação em uma comunidade de abelhas associada a um sistema agrícola. Nossa hipótese de trabalho é que o nível de sobreposição trófica no eixo da dieta na comunidade seja baixo, com alta complementaridade, visto que há diferença na oferta de recurso ao longo das safras e, que a sobreposição no eixo temporal seja alta com alta redundância nos horários de uso dos recursos florais. A sobreposição de nicho no eixo da dieta foi baixa ($NO_{ih} = 0,18$), e 88% dos pares apresentaram valores de sobreposição abaixo de 30%. A sobreposição de nicho no eixo temporal foi intermediária ($NO_{ih} = 0,49$), e 65% dos pares apresentaram valores de sobreposição entre 30 e 60%. A análise de rede mostrou que as abelhas separam seu nicho no eixo da dieta e apresentaram especialização complementar intermediária ($H2' = 0,46$). E no eixo temporal ($H2' = 0,12$) as abelhas foram consideradas generalistas, com alta redundância temporal. Ao testarmos se requerimentos ambientais determinaram a alta redundância nos horários de uso dos recursos florais verificamos que a temperatura não foi um fator norteador para estruturar a sobreposição de nicho em relação ao horário. Os nossos resultados indicam que a baixa sobreposição do nicho no eixo da dieta e a intermediária sobreposição no eixo temporal devem ser reflexo da pluralidade das escolhas de recursos florais por diferentes espécies de abelhas, que utilizaram amplo espectro de recursos.

Palavras-chave: especialização, complementaridade no eixo da dieta e redundância temporal.

*Formatado como artigo a ser submetido à revista Apidologie - Qualis A2

**NICHE OVERLAP IN A GUILD OF FLOWER-VISITING BEES
(HYMENOPTERA: APOIDEA) IN AGRICULTURAL SYSTEM***

ABSTRACT

Different strategies of resource exploitation can lead to divergences in species niche realized. Niche differentiation may involve several niche dimensions, which can differ, especially in the diet, in space, and time. In this study, we measured the redundancy level or complementarity in the interaction network in a bee community associated with an agricultural system. The hypothesis is that the degree of trophic overlap on the diet axis in the community is low, with high complementarity, since there is difference in the resource supply over the vintages and, that the overlap on time axis is high with high redundancy at the time of the use of floral resources. The overlap niche on diet axis was low ($NO_{ih} = 0.18$) and 88% of pairs showed overlap values below 30%. Niche overlap on time axis was intermediate ($NO_{ih} = 0.49$), and 65% of pairs showed overlap values between 30 and 60%. The network analysis showed that the bees separate its niche on diet axis and presented additional intermediate specialization ($H2' = 0.46$). And on the time axis ($H2' = 0.12$) bees were considered generalists, with high temporal redundancy. When we tested whether environmental requirements determined the high redundancy at the time of use of floral resources, we verified that the temperature was not a guiding factor to structure the niche overlap in relation to the time of use. The results indicate that the low niche overlap on the diet axis and the intermediate overlap on the time axis should be reflecting the plurality of floral resources choices by different bee species, which used broad resource spectrum.

KEYWORDS: specialization, complementarity on diet axis, temporal redundancy.

1. INTRODUÇÃO

A teoria ecológica de comunidades prediz que ambientes naturais mais complexos devem apresentar um maior número de recursos (Giller 1984), porém a ação antrópica pode aumentar a oferta de recursos (água e alimento) em ambientes estruturalmente simples, como os cultivos agrícolas (Santos et al. 2009). Segundo Pianka (1994), ambientes estruturalmente mais complexos tendem a apresentar maior riqueza e maior diversidade de espécies, pois neles a oferta de micro-habitats para as espécies é maior. Esses ambientes oferecem maior proteção contra predadores, e têm maior disponibilidade e diversidade de recursos alimentares, mais substratos de nidificação e, portanto, mais nichos (Santos et al. 2007).

O conhecimento dos recursos florais necessários à manutenção e conservação das comunidades de abelhas é fundamental (Aguiar et al. 2012), sobretudo em ambientes cultivados (Aizen et al. 2009), nos quais o déficit de polinização (Biesmeijer et al. 2006) gera danos econômicos (Imperatriz-Fonseca et al. 2012). Aspectos ecológicos, como diferenças na fenologia do florescimento podem contribuir para as variações no grau de especialização alimentar, influenciar a abundância e as estratégias de exploração dos recursos pelos visitantes, através da substituição das fontes com base na densidade floral (Heithaus 1979). Consequentemente, influenciando fortemente a estrutura da comunidade de visitantes, que em função de como ocupam o nicho pode ser complementar ou redundante (Blüthgen & Klein 2010).

As diferentes estratégias de exploração dos recursos podem levar a divergências no nicho realizado das espécies que compõe uma guilda (Begon et al. 2006). Especialistas apresentam nichos divergentes o suficiente para permitir a coexistência e reduzir os efeitos negativos da competição (Levine & HilleRisLambers 2009). As espécies podem diferir o nicho no eixo da dieta (Aguiar 2003, Aguiar & Santos 2007), no espaço (Hoehn et al. 2008) no tempo (Stone et al. 1999) ou em múltiplas dimensões do nicho (Begon et al. 2006). A diferenciação no uso dos recursos pode conduzir a complementaridade funcional que por sua vez, pode ser acessada com estudos de nicho, e reflete o grau de especialização e/ou generalização do uso dos recursos pelas populações, além do grau de redundância ou complementaridade apresentado pelas comunidades (Blüthgen & Klein 2010).

Alta complementaridade em comunidades de visitantes florais sugere que a diversidade vegetal é fundamental para a manutenção da diversidade de polinizadores (Blüthgen & Klein 2010), corroborando a teoria clássica da ecologia de comunidades, que a riqueza da fauna reflete o número de nichos realizados de uma área e está intimamente relacionada com a complexidade da vegetação (Santos et al. 2007). Weiner et al. (2011), demonstraram que a riqueza de polinizadores está fortemente relacionada com a riqueza da vegetação da paisagem. Portanto, identificar os recursos florais utilizados pelas abelhas é uma ferramenta importante para definir estratégias de conservação (Aguilar et al. 2012).

No presente estudo, avaliamos o nível de redundância ou complementaridade em uma comunidade de abelhas associada a um sistema agrícola. Nossa primeira hipótese de trabalho é que o nível de sobreposição trófica no eixo da dieta da comunidade seja baixo com alta complementaridade, visto que há diferença na oferta de recurso ao longo das safras. Nossa segunda hipótese é que a sobreposição no eixo temporal seja alta, visto que as abelhas têm requerimentos ambientais semelhantes, determinando alta redundância nos horários de uso dos recursos florais.

2. MATERIAL E MÉTODOS

As coletas de abelhas visitantes florais foram realizadas no município de Feira de Santana, Bahia, Nordeste do Brasil (12°15'25''S, 38°57'54''W). O clima da região é semiárido com temperatura média anual de 23,5°C. O período chuvoso é de abril a junho, com pluviosidade anual média de 867 mm com risco de seca (MMA 2009). O local de coleta, Chácara Bocaúva (Figura 1) ocupa uma área de 23,4 hectares, com destaque de frutas e verduras como: *Citrus sinensis* L (laranja), *Citrus limonum* L. (limão), *Mangifera indica*. L. (manga), *Psidium guajava* L. (goiaba), *Passiflora edulis* Sims (maracujá), *Capsicum annuum* L. (pimentão), *Curcubira* sp. (abobora) e *Cucumis anguria* L. (maxixe). O cultivo é no sistema sem qualquer aditivo químico.

Em cada amostragem, dois coletores capturaram as abelhas visitantes de flores com redes entomológicas ao longo de um transecto de 1000m de comprimento por 10m de largura. O transecto foi inspecionado por 12 horas consecutivas (06:00 às 18:00 horas). As coletas ocorreram mensalmente durante doze meses, de agosto de 2011 a julho de 2012. As plantas foram vistoriadas durante 5 minutos, conforme procedimentos descritos por Sakagami et al. (1967). A cada hora foram mensuradas as características microclimáticas:

temperatura e umidade relativa. Todas as abelhas e plantas coletadas foram depositadas respectivamente na Coleção Entomológica Professor Johan Becker do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZFS) e no Herbário (HUEFS).



Figura 1: Imagem aérea da Chácara Bocaiúvas no município de Feira de Santana, Bahia, Nordeste do Brasil.

As análises de sobreposição de nicho trófico e de nicho temporal foram efetuadas com os dados de abundância de abelhas em cada item floral e faixa de horário. Para essas análises as espécies com o total de abundância menor que dez indivíduos foram retiradas das análises. O nível de sobreposição do nicho trófico e temporal entre pares de espécies de abelhas foi calculado pelo índice de Schoener (1982), $NO_{ih} = 1 - \frac{1}{2} |p_{ik} - p_{hk}|$, onde: “i” e “h” são o número total de indivíduo coletados em cada espécie de planta ou faixa de horário, e p_{ik} e p_{hk} são proporções de indivíduos que pertencem as espécies de abelhas.

Analisamos o grau de sobreposição geral entre todas as espécies usando os índices de sobreposição de Pianka (1973) (Feinsinger et al. 1981). Para testar se os valores médios de

sobreposição encontrados foram diferentes do esperado em função do acaso, usamos a abordagem de modelos nulos algoritmo Rosario (Presley et al. 2009). Nós utilizamos o software Timeoverlap e o algoritmo de Rosario com 10.000 aleatorizações. Esse algoritmo cria aleatorizações da matriz original, calcula o grau de sobreposição de nicho para cada matriz aleatorizada. Os níveis de sobreposição observados serão considerados significativos ($p < 0,05$) quando diferirem em 95% das simulações.

Para testar se a influência dos requerimentos ambientais interferiu no grau de redundância nos horários de uso dos recursos florais usamos o modelo linear generalizado de efeito misto com distribuição de erros binomial (GLM) por espécie. Consideramos a visita como variável resposta, temperatura como variável preditora e as variáveis aleatórias: dia, hora e abundância das espécies. Os dados microclimáticos muitas vezes estão correlacionados. Por esse motivo, testamos a correlação ente temperatura e umidade para evitar a repetição dos dados.

Adicionalmente, calculamos a especialização no nível de redes utilizando o pacote bipartido do programa R (Dormann et al. 2009). Os dados foram organizados em matrizes de adjacência e representados com grafos bipartidos. O grau de especialização na dieta e no tempo foi calculado utilizando o programa DIETA, através do índice H_2' (Blüthgen et al. 2006), que varia de 0 (as espécies são generalistas) a 1 (as espécie são especialistas). Esse índice considera apenas o número de interações estabelecidas por uma espécie dentro de uma rede e como essas interações diferem entre as espécies (Blüthgen et al. 2006). O significado do índice H_2' foi estimado com um procedimento de Monte Carlo. Primeiramente, foram geradas 10.000 matrizes aleatórias usando o modelo nulo (Blüthgen et al. 2006), em que a frequência de interação entre as duas espécies é proporcional a soma total de interações. Posteriormente, estimamos a significância estatística do índice utilizando o test t.

3. RESULTADOS

Foram coletadas 54 espécies de abelhas visitando flores de 70 espécies de plantas (Tabela 1). O número de espécies de abelhas e plantas variou mensalmente (Figura 2). O número de abelhas coletadas mensalmente variou de 7 a 29 espécies entre os meses e, o número de espécies de plantas variou de 12 a 22. Entre as abelhas, 18 espécies foram representadas por terem mais de dez indivíduos e, assim foram incluídos nas análises.

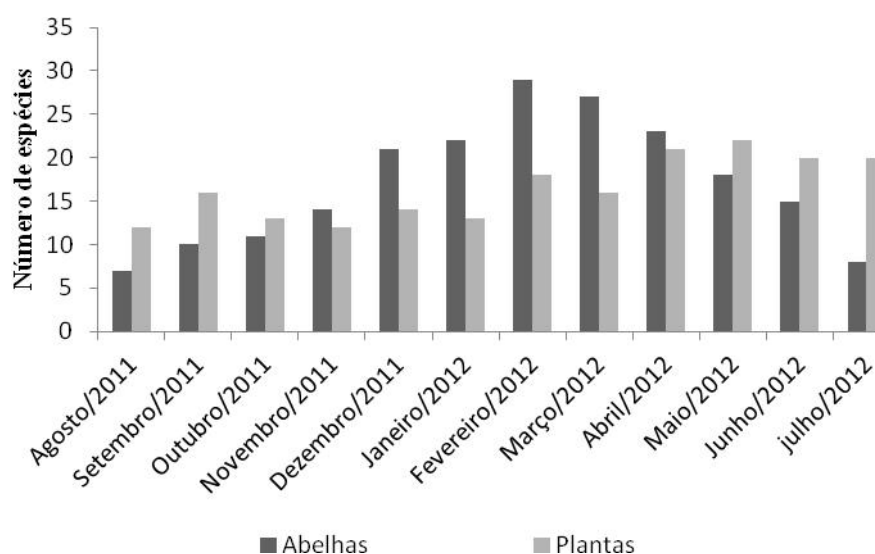


Figura 2: Número de espécies de abelhas e espécies de plantas visitadas em um sistema agrícola, no município de Feira de Santana, Brasil.

Analizamos 153 combinações de pares possíveis, formados pelas 18 espécies de abelhas analisadas (Tabela 1). As abelhas *Apis mellifera* Linnaeus (n=833), *Trigona spinipes* Fabricius (n=722) e *Tetragonisca angustula* Latreille (n=116) foram as espécies mais abundantes. Entre as espécies de plantas, *Citrus limonum* L. (n=228), *Portulaca oleracea* L. (n=205) e *Richardia grandiflora* Cham. & Schldl. Steud (n=194) foram as mais visitadas, representando 27% de todas as visitas.

A sobreposição de nicho trófico entre pares de espécies de abelhas (índice NOih) variou de 0,01 a 0,67, sendo mais alta entre as espécies *Megachile (Dactylomegachile)* sp. e *Exomalopsis (Phamonalopsis)* sp. Michener & Moure (Noih= 0,67), *Pseudaugochlora* sp. Michener e *Ceratina* sp1. Latreille (Noih= 0,67) e *Augochlora* sp5. Smith e *Augochlora* sp6. (Noih= 0,66). No geral a sobreposição de nicho no eixo da dieta foi baixa, com 88%

dos pares com valores de sobreposição abaixo de 30% (Tabela 2). A sobreposição de nicho no eixo temporal entre os pares de abelhas em relação ao tempo de captura durante a visita às flores variou de 0,06 a 0,79, sendo mais alta entre as espécies *Apis mellifera* e *Tetragonisca angustula* (Noih= 0,79), *Augochlora* sp6. e *Partamona* sp1. (Noih= 0,76) e *Apis mellifera* e *Ceratina* sp1. (Noih= 0,71). No geral, a sobreposição de nicho no eixo temporal variou de média a alta, com 65% dos pares entre 30 e 60% (Tabela 3).

Os horários com maior frequência de visita foram 06:00 e 07:00, 08:00 horas e representaram 41% de todas as visitas. Esses horários de visitas apresentaram em média temperaturas mais amenas 22°C, 23°C e 25°C respectivamente. Porém, quando analisamos se a temperatura influenciou o horário de visita, a maioria das espécies não respondeu ao fator temperatura para estruturar sua visita em relação ao horário. Apenas as espécies *Augochlora* sp5. ($\chi^2=86,69$, gl=3, n=96, p=0,003), *Exomalopsis (Phamonalopsis)* sp. ($\chi^2=81,74$, gl=3, n=48, p=0,004) e *Xylocopa suspecta* ($\chi^2=91,90$, gl=3, n=48, p=0,002) apresentaram uma correlação negativa com a temperatura, diminuindo a visita com aumento da temperatura. No geral, considerando que apenas três das 18 espécies obtiveram uma correlação com a temperatura, podemos considerar que a temperatura não foi um fator estruturador para a sobreposição de nicho no eixo temporal das espécies.

O valor de sobreposição de nicho no eixo da dieta estimado pelo índice de Pianka foi 0,18, com significância de $p > 0,05$. O valor estimado pelo índice de Pianka para sobreposição no eixo temporal foi 0,49 com significância de $p < 0,001$. A sobreposição de nicho no eixo temporal no nível de comunidade foi maior que o esperado ao acaso. A análise de rede mostrou um resultado similar com nossas observações de que as abelhas separam seu nicho no eixo da dieta e apresentaram intermediária especialização complementar na dieta ($H2'=0,46$, $p < 0,001$). E no eixo temporal ($H2'=0,12$, $p < 0,001$) as abelhas foram consideradas generalistas, com alta redundância temporal (Figuras 2 e 3).

Tabela 1: Espécies de abelhas e plantas visitadas em um sistema agrícola no município de Feira de Santana, Brasil, agosto de 2011 a julho de 2012.

Abelhas	Código	N	Plantas	Código
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	B1	833	<i>Citrus limonum</i> L.	Pc1
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius)	B2	722	<i>Portulaca oleracea</i> L.	Pi2
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille)	B3	116	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. &Schltdl) Steud	Pi3
<i>Exomalopsis</i> (<i>Phamonalopsis</i>)	B4	87	<i>Moringa oleifera</i> Lam.	Pc4
<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier)	B5	83	<i>Sechium edule</i> SW.	Pc5
<i>Partamona</i> sp1.	B6	66	<i>Bixa orellana</i> L.	Pc6
<i>Ceratina</i> sp1.	B7	53	<i>Passiflora edulis</i> Sims	Pc7
<i>Pseudaugochlora</i> sp.	B8	36	<i>Citrus sinensis</i> L.	Pc8
<i>Trigona</i> sp3.	B9	34	<i>Stemedia foliosa</i> Benth.	Pi9
<i>Exomalopsis analis</i> Spinola	B10	19	<i>Commelina benghalensis</i> L.	Pi10
<i>Melipona scutellaris</i> Latreille	B11	21	Rubiaceae (Não identificada)	Pi11
<i>Augochlora</i> sp6.	B12	16	<i>Curcubita</i> sp.	Pc12
<i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo	B13	13	(Não identificada)	Pc13
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>)	B14	14	<i>Lippia alba</i> Mill.	Pc14
<i>Augochlora</i> sp5	B15	13	<i>Solanum stipulaceum</i> Willd. ExRoem. & Schult)	Pi15
<i>Trigona</i> sp1.	B16	14	<i>Borreria verticillata</i> L. G. Mey.	Pi16
<i>Centris aenea</i> Lepeletier	B17	10	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Pc17
<i>Paratrigona subnuda</i> Moure	B18	10	<i>Merremia aegyptia</i> L.	Pi18
<i>Augochlora</i> sp3.*	B19	9	<i>Persea americana</i> Mill.	Pc19
<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug*	B20	8	<i>Zea mays</i> L.	Pc20
<i>Ceratina</i> sp6.*	B21	7	<i>Citrus</i> sp.	Pc21
<i>Xylocopa nigrocincta</i> Smith*	B22	7	<i>Varonia</i> sp.	Pi22
<i>Paratetrapedia</i> (<i>Xanthopedia</i>)*	B23	5	<i>Scoparia dulcis</i> L.	Pi23
<i>Augochlora</i> sp2.*	B24	5	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Pc24
<i>Ceratina</i> sp5.*	B25	5	<i>Nicandra physaloides</i> L. Pers	Pi25
<i>Xylocopa griseescens</i> Lepeletier*	B26	6	<i>Urochloa</i> sp.	Pi26
<i>Megachile</i> (<i>Sayapis</i>)*	B27	4	<i>Momordica charantia</i> L.	Pi27
<i>Ancyloscelis apiformis</i> *	B28	4	<i>Ocinum</i> sp.	Pc28
<i>Augochlora</i> sp4.*	B29	4	<i>Cosmos sulphureus</i> Cav.	Pi29
<i>Augochloropsis</i> sp2.*	B30	3	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	Pi30
<i>Xylocopa ordinaria</i> Smith*	B31	3	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.)	Pi31
<i>Centris tarsata</i> Smith*	B32	3	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	Pi32
<i>Epicharis flava</i> Friese*	B33	3	<i>Rhaphanus raphanistrum</i> L.	Pi33
Apidae (<i>Emphorini</i>)Cf.*	B34	3	<i>Physalis angulata</i> L.	Pi34
<i>Trigona</i> sp2.*	B35	3	<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal.	Pi35
<i>Centris fuscata</i> Lepeletier*	B36	2	(Não identificada)	Pi36
<i>Megachile</i> (<i>Tylomegachile</i>)*	B37	2	<i>Centratherum punctatum</i> Cass.	Pi37
<i>Megachile</i> (<i>Acentron</i>)*	B38	2	<i>Mimosa</i> sp.	Pi38
<i>Centris sponsa</i> Smith	B39	8	<i>Mangifera indica</i> L.	Pc39
<i>Frieseomelitta</i> sp.*	B40	3	<i>Psidium guajava</i> L.	Pc40

<i>Ceratina</i> sp2.*	B41	2	<i>Byrsonima sericae</i> DC.	Pi41
<i>Ceratina</i> sp3.*	B42	3	<i>Ipomea</i> sp.	Pi42
<i>Ceratina</i> sp4.*	B43	2	<i>Hyptis</i> sp1.	Pi43
<i>Xylocopa</i> sp1.*	B44	1	<i>Amaranthus</i> sp.	Pi44
<i>Bombus</i> sp.*	B45	2	<i>Alternanthera</i> sp.	Pi45
<i>Centris analis</i> Fabricius*	B46	1	<i>Malpighia glabra</i> L.	Pc46
<i>Oxaea</i> sp1.*	B47	1	<i>Zygia latifolia</i> L.	Pi47
<i>Megachile (Pseudocentron)</i> *	B48	1	<i>Ipomea batata</i> L.	Pc48
<i>Epicharis nigrita</i> Friese *	B49	1	<i>Ipomea bahiensis</i> Willd.	Pi49
<i>Melipona</i> sp.*	B50	1	<i>Phaseolus</i> sp.	Pc50
<i>Partamona</i> sp2.*	B51	1	<i>Capsicum annuum</i> L.	Pc51
<i>Augochlora</i> sp1.*	B52	1	<i>Cucumis anguria</i> L.	Pc52
<i>Augochloropsis</i> sp1.*	B53	1	<i>Merremia cissoides</i> (Lam.) Hall.f	Pi53**
<i>Ceratina</i> sp7.*	B54	1	<i>Abelmoschus</i> sp.	Pc54
			<i>Spondias purpurea</i> L.	Pc55
			<i>Passiflora</i> sp.	Pc56
			<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roen. & Schult	Pi57
			<i>Waltheria indica</i> L.	Pi58
			<i>Luffa</i> sp.	Pc59
			<i>Ipomea</i> sp.	Pi60
			<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	Pi61
			<i>Duranta vestita</i> Cham.	Pi62
			<i>Heliotropium</i> sp.	Pi63
			<i>Corchorus hirtus</i> L.	Pi64
			<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	Pi65
			<i>Hyptis</i> sp2.	Pi66
			<i>Callistemon citrinus</i>	Pi67
			<i>Piriqueta racemosa</i> (Jacq.) Sweet.	Pi68
			<i>Solanum</i> sp.	Pi69
			<i>Senna</i> sp.	Pi70

* Abelhas representadas por menos de dez indivíduos e que foram excluídas das análises.

As plantas estão separadas em plantas cultivadas (Pc) e plantas invasoras (Pi)

** Planta visitada por abelhas com menos de dez indivíduos e que foi excluída da análise.

Tabela 2: Sobreposição na dimensão da dieta (proporção de itens utilizados) do nicho trófico (No_{ih}) de abelhas visitantes florais em um sistema agrícola em Feira de Santana, Brasil, no período de agosto de 2011 a julho de 2012.

	B1	B2	B3	B4	B5	B7	B6	B8	B9	B11	B10	B12	B14	B16	B13	B15	B17
B2	0,24																
B3	0,27	0,24															
B4	0,13	0,17	0,18														
B5	0,08	0,17	0,07	0,07													
B7	0,44	0,08	0,19	0,12	0,04												
B6	0,24	0,40	0,18	0,15	0,33	0,10											
B8	0,32	0,01	0,03	0,01	0,01	0,67	0,02										
B9	0,33	0,15	0,08	0,03	0,07	0,22	0,19	0,15									
B11	0,08	0,12	0,10	0,06	0,34	0,03	0,36	0,00	0,06								
B10	0,22	0,31	0,20	0,58	0,17	0,18	0,21	0,11	0,14	0,16							
B12	0,33	0,08	0,03	0,03	0,08	0,28	0,10	0,25	0,27	0,06	0,22						
B14	0,06	0,01	0,15	0,67	0,00	0,11	0,02	0,00	0,00	0,00	0,32	0,06					
B16	0,35	0,17	0,18	0,34	0,08	0,25	0,20	0,14	0,27	0,07	0,34	0,21	0,07				
B13	0,07	0,10	0,01	0,01	0,62	0,03	0,30	0,00	0,06	0,33	0,11	0,06	0,00	0,07			
B15	0,28	0,04	0,05	0,10	0,05	0,18	0,02	0,15	0,21	0,00	0,18	0,66	0,15	0,14	0,08		
B17	0,00	0,03	0,06	0,10	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	0,10	0,00	0,00	
B18	0,12	0,29	0,07	0,07	0,28	0,05	0,36	0,00	0,06	0,30	0,26	0,06	0,00	0,14	0,30	0,00	0,00

Tabela 3: Sobreposição na dimensão temporal (horário de visitação) (No_{ih}) de abelhas visitantes florais em um sistema agrícola em Feira de Santana, Brasil, no período de agosto de 2011 a julho de 2012.

	B1	B2	B3	B4	B5	B7	B6	B8	B9	B11	B10	B12	B14	B16	B13	B15	B17
B2	0,72																
B3	0,79	0,62															
B4	0,61	0,67	0,61														
B5	0,57	0,56	0,59	0,51													
B7	0,71	0,68	0,65	0,65	0,56												
B6	0,49	0,53	0,41	0,43	0,36	0,38											
B8	0,35	0,29	0,34	0,27	0,14	0,50	0,16										
B9	0,61	0,56	0,44	0,39	0,31	0,66	0,31	0,61									
B11	0,63	0,60	0,44	0,36	0,35	0,49	0,60	0,32	0,60								
B10	0,58	0,56	0,55	0,60	0,46	0,65	0,30	0,42	0,50	0,32							
B12	0,39	0,46	0,42	0,35	0,23	0,39	0,76	0,24	0,32	0,58	0,31						
B14	0,51	0,58	0,45	0,57	0,42	0,63	0,33	0,34	0,43	0,37	0,55	0,31					
B15	0,53	0,50	0,41	0,30	0,33	0,43	0,64	0,34	0,46	0,70	0,36	0,54	0,37				
B13	0,58	0,60	0,54	0,44	0,56	0,48	0,45	0,11	0,29	0,46	0,37	0,34	0,29	0,43			
B16	0,50	0,56	0,31	0,36	0,34	0,38	0,51	0,20	0,51	0,63	0,30	0,27	0,38	0,59	0,45		
B17	0,33	0,26	0,40	0,16	0,29	0,13	0,51	0,06	0,21	0,42	0,21	0,46	0,00	0,48	0,46	0,37	
B18	0,32	0,25	0,33	0,40	0,34	0,32	0,13	0,44	0,29	0,16	0,11	0,06	0,21	0,23	0,24	0,18	0,10

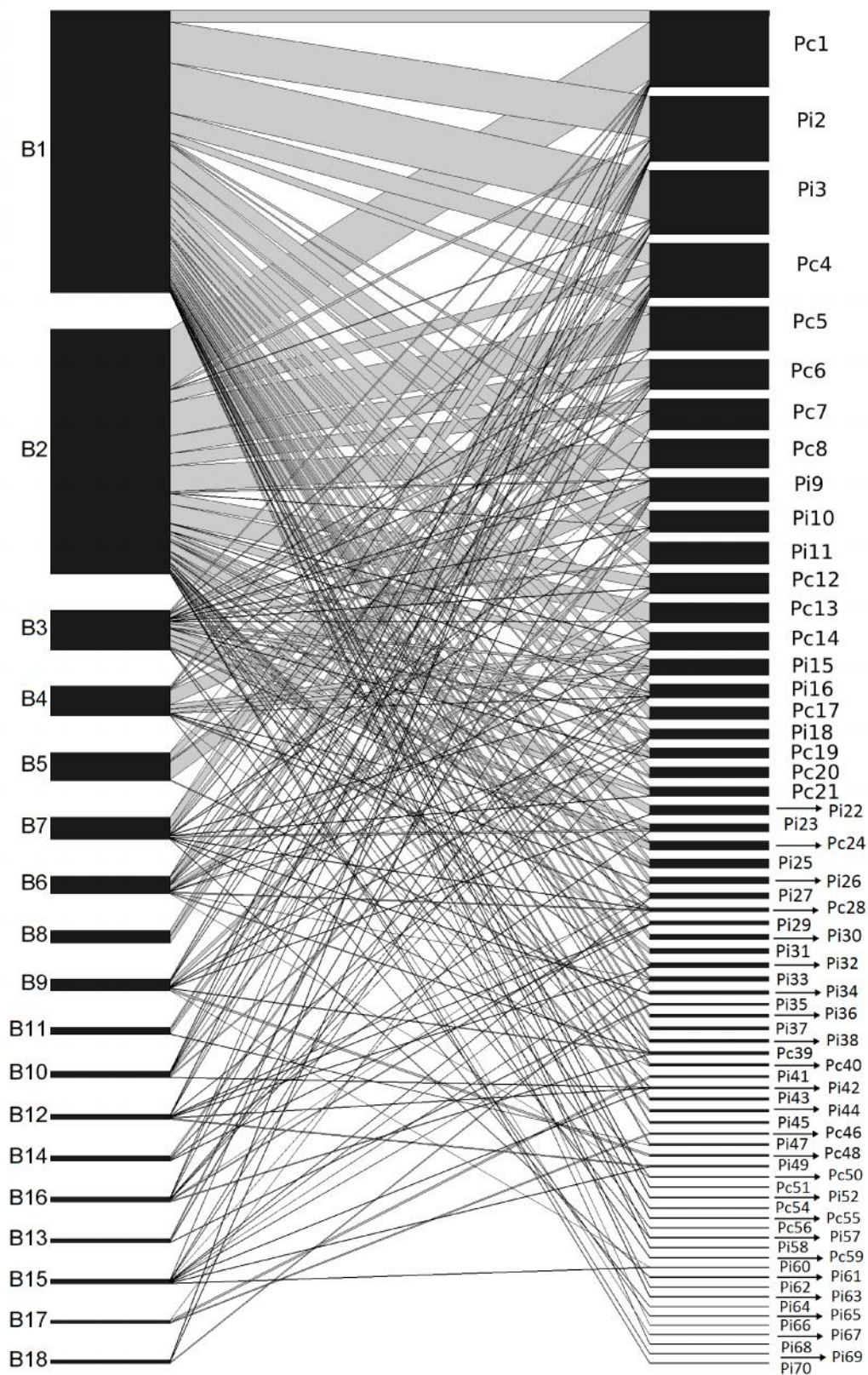


Figura 3: Rede de flores visitadas por abelhas em um sistema agrícola em Feira de Santana-Ba. As abelhas são representadas por retângulos do lado esquerdo e as plantas são representadas por retângulos do lado direito. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de visitas observadas para cada abelha ou planta. A espessura de cada linha (interação) é proporcional ao número de abelhas observadas visitando as espécies de plantas.

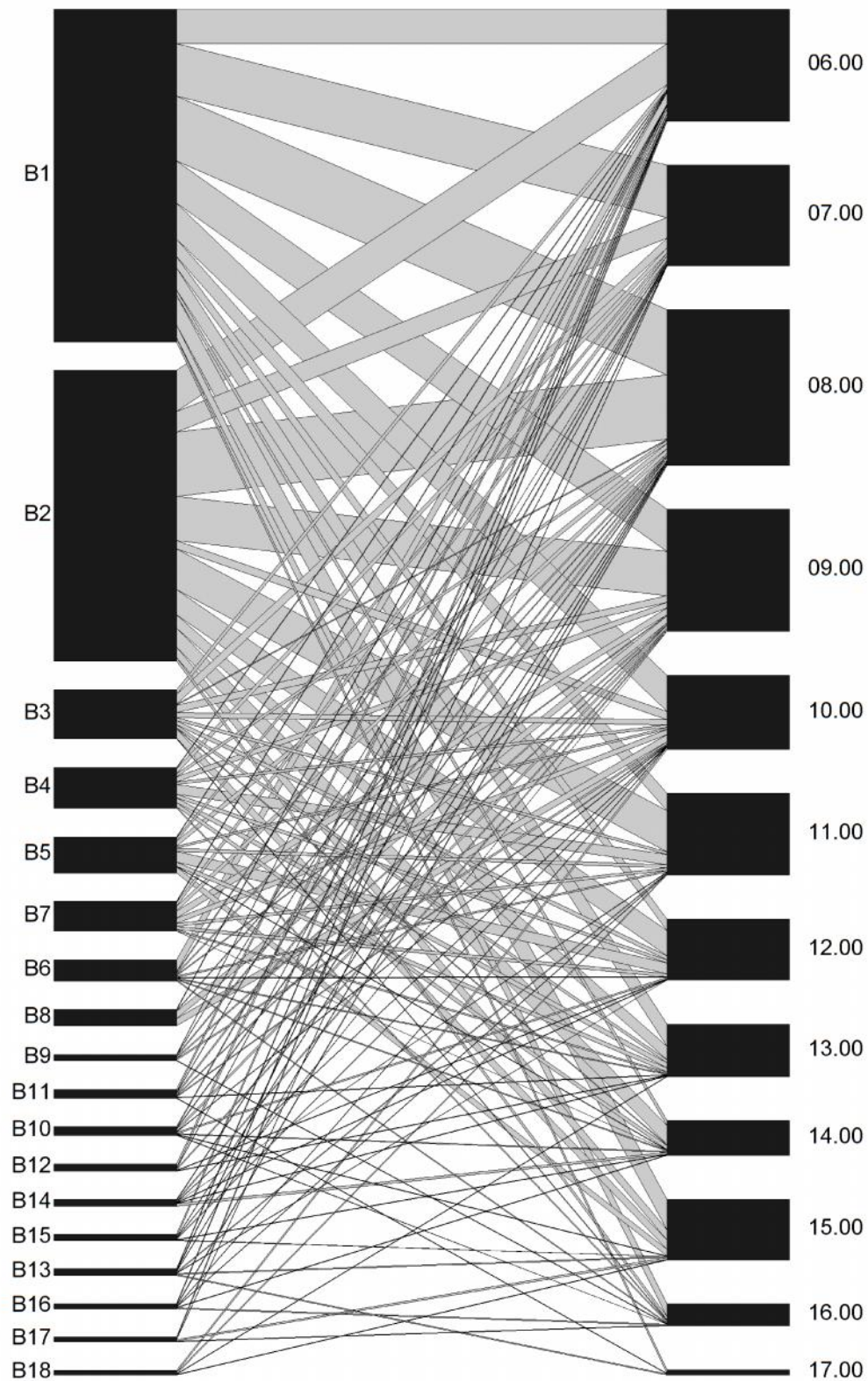


Figura 4: Rede temporal de forrageamento de abelhas em um sistema agrícola em Feira de Santana-Ba. As abelhas são representadas por retângulos do lado esquerdo e os horários são representados por retângulos do lado direito. O tamanho de cada retângulo é proporcional ao número de visitas observadas para cada abelha ou horário. A espessura de cada linha (interação) é proporcional ao número de abelhas observadas visitando as espécies de plantas. Os códigos das espécies foram listados na tabela 1.

4. DISCUSSÃO/CONCLUSÃO

Nossos resultados confirmam as hipóteses de trabalho: as abelhas que visitaram as flores no sistema agrícola estudado separaram mais fortemente a dimensão dieta (itens florais utilizados) que a dimensão temporal (horário de utilização) de seus nichos tróficos. Essa estratégia de diferir em um dos eixos do nicho indica que espécies que coexistem em um dado local devem apresentar similares requerimentos ambientais, respondendo ao balanço entre os recursos e os requerimentos ambientais (Leibold 1998).

As espécies *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* foram as espécies mais abundantes e interagiram com a varias espécies de plantas, porém a maioria das espécies de abelhas apresentaram especialização na rede de interação (Figura 1). *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* são abelhas generalistas (Kleinert & Giannini 2012), apesar de ser invasora a *Apis mellifera* exerce papel importante nas redes de interações (Santos et al. 2012). Já *Trigona spinipes* apesar de ser considerada prejudicial a certas culturas (Silva et al. 1997), observamos que essa espécie visitou e transportou pólen de varias espécies de plantas, podendo ser um polinizador eficiente.

Os pares das espécies que apresentaram alta sobreposição no eixo da dieta, primeiramente foram *Megachile (Dactylomegachile)* e *Exomalopsis (Phamonalopsis)*, estas possuem morfologia similar, são bem peludas, fêmeas com escopa peluda e, as famílias que estas espécies pertencem, Megachidae e Apidae respectivamente, normalmente possuem glossa comprida (Michener 2007, Silveira et al. 2002). O tamanho da glossa é um fator importante na visita, pois determina a escolha das flores que as abelhas irão coletar os recursos florais. Porém, é importante ressaltar que dentro das famílias existe variação no comprimento da glossa (Michener 2007). O segundo par de espécies com maior sobreposição foram as espécies pertencentes ao gênero *Pseudaugochlora* e *Ceratina*. Estes gêneros contêm abelhas pequenas e esguias, com pouca pilosidade. Por conseguinte, estes resultados de alta sobreposição entre essas abelhas sugerem que as características morfológicas, como por exemplo, variação no comprimento das peças bucais são fatores que podem ter determinado a escolha dos recursos utilizados (Michener 2000, Silveira et al. 2002).

No geral, a sobreposição de nicho no eixo da dieta foi baixa, com 88% dos pares com valores de sobreposição abaixo de 30%. O valor de sobreposição no eixo da dieta

estimado pelo índice de Pianka também foi baixo. Sugerindo que as dissimilaridades morfológicas, como por exemplo, variação no comprimento das peças bucais (Michener 2000, Silveira et al. 2002), e comportamentais (sincronização com eventos florais e memória temporal) entre as abelhas permitem que elas selecionem fontes diferenciadas de recursos florais (Aguiar & Santos 2007).

A sobreposição de nicho temporal variou de média a alta, com 65% dos pares entre 30 e 60%. Assim como o valor estimado pelo índice de Pianka 0,49. Os horários com maior frequência de visita foram de 08:00, 06:00 e 07:00. Esses horários apresentaram temperaturas mais amenas. Porém, não houve uma correlação entre a temperatura e o forrageamento das abelhas. A temperatura de modo geral, não foi um fator norteador para estruturar a sobreposição de nicho em relação ao horário. Outros fatores podem influenciar a estrutura da comunidade como: quantidade de recursos (pólen e néctar) produzidos pelas plantas durante o dia (Stone et al. 1999) assim como a disponibilidade de recursos alimentares em escala espaço-temporal e a fenologia do florescimento (Heithaus 1979, Gottlieb et al. 2005).

Os resultados da análise de redes reforçam os resultados obtidos com a análise de nicho. As abelhas apresentaram especialização na dieta ($H2'=0,46$) indicando que o nicho foi separado no eixo da dieta e apresentaram complementaridade do nicho. Essa alta complementaridade pode ocorrer devido à biodiversidade de plantas que pode sustentar a diversidade de visitantes florais (Blüthgen & Klein 2010). Em relação ao horário de forrageamento, ocorreu uma redundância no período de forrageamento ($H2'=0,12$), que deve estar associada a liberação de néctar e pólen pelas flores que podem limitar o tempo de forrageamento (Stone et al. 1999).

Os nossos resultados indicam que a baixa sobreposição de nicho no eixo da dieta e o grau intermediário de sobreposição no eixo temporal indicam pluralidade nas escolhas de recursos florais por diferentes espécies de abelhas, que utilizaram amplo espectro de recursos (Aguiar et al. 2007). Mas, que independente do tipo de flor visitada, as visitas são executadas nas mesmas faixas de horário. Essas características devem ser uma estratégia desenvolvida pelas abelhas para atenuar a competição por alimento, permitindo assim a sua convivência. Sugerimos que trabalhos futuros sejam realizados aliando a morfologia das abelhas, como comprimento da glossa, à morfologia

das flores como um fator estruturado para determinar a sobreposição de nicho nas comunidades de abelhas.

5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar, C.M.L. (2003) Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). *Revista Brasileira de Zoologia* **20**(3), 457-467
- Aguiar, C.M.L., Santos, G.M. de M.(2007) Compartilhamento de Recursos Florais por Vespas Sociais (Hymenoptera: Vespidae) e Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma Área de Caatinga. *Neotropical Entomology* **36** (6), 836-842
- Aguiar, C.M.L., Santos, G.M. de M., Martins, C. F. e Presley, S. J. (2012) Trophic niche breadth and niche overlap in a guild of flower-visiting bees in a Brazilian dry forest. *Apidologie* **43**, doi: 10.1007/s13592-012-0167-4.
- Aizen, M.A., Garibaldi, L.A., Cunningham, S.A. & Klein, A.M. (2009) How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long term trends in crop production. *Annals of Botany* **103**, 1579-1588.
- Araújo, M.S., Guimarães Jr., P.R., Svanbäck, R., Pinheiro, A., Guimarães, P., Reis, S.F., Bolnick, D.I. (2008) Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* **89**, 1981–1993
- Begon, Michel Colin R. Townsend, John L. Harper. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Oxford, Blackwell Publishing. 768 p
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. Kunin, W. E. (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* **313**, 351-354
- Blüthgen, N., Menzel, F. and Blüthgen N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC (BioMed Central) Ecology* **6**(9), 1-12
- Blüthgen, N. & Klein, A.M. (2010) Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*. doi:10.1016/j.baae.2010.11.001
- Dormann, C.F., Fründ, J., Blüthgen, N., Gruber, B. (2009) Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *The Open Ecology Journal* **2**, 7–24
- Feinsinger, P., Spears, E.E., Poole, R.W. (1981) A simple measure of niche breadth. *Ecology* **62**, 27–32

- Giller, P.S. (1984) Community structure and the niche. Chapman and Hall, London, New York, 176 p.
- Gottlieb, D., Keasar, T., Shmida, A., Motro, U. (2005) Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxycopaolivieri* (Lepeletier) (Hymenoptera: Anthophoridae). *Environ. Entomol.* **34**, 417–424
- Heithaus, E.R. (1979) Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal Neotropical habitats. *Oecologia* **42**, 179-194
- Hoehn, P., Tschardt, T., Tylianakis, J.M., & Steffan-Dewenter, I. (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of The Royal Society B-Biological Sciences* **275**, 2283–2291.
- Imperatriz- Fonseca, V. L., Canhos, D. A. L, Alves, D de A., Saraiva A .N. (2012) Polinizadores e Polinização – Um tema global. In: Imperatriz- Fonseca, V. L., Canhos, D. A. L, Alves, D de A., Saraiva A.N. (Orgs.) *Polinizadores no Brasil*. Edusp, São Paulo, 25-45.
- Kleinert, A. de M. P. and Giannini, T. C. (2012) Generalist Bee Species on Brazilian Bee-Plant Interaction Networks. *Hindawi Publishing Corporation. Psyche*. DOI:10.1155/2012/291519
- Liebold, M.A. (1998) Similarity and local co-existence of species in regional biotas. *Evolutionary Ecology* **12**, 95–110
- Levine, J.M., & HilleRisLambers, J. (2009) The importance of niches for the maintenance of species diversity. *Nature* **461**, 254–257.
- Michener, C.D. (2007) *The bees of the world* 2nd ed. The Johns Hopkins University Press North Charles Street Baltimore, Maryland. 972p.
- Ministério do Meio Ambiente - MMA (2009) Secretaria Estadual de Meio Ambiente Programa Nacional de capacitação de gestores ambientais – PNC. Gestão Ambiental Compartilhada – GAC. Plano Municipal de Meio Ambiente de Feira de Santana. Brasil.
- Pianka, E.R. (1973) The structure of lizard communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* **4**, 53–74
- Pianka, E. (1994) *Evolutionary ecology*. New York, Harper Collins College Publishers, 5th ed, 484p.
- Presley, S.J., Willig, M.R., Castro-Arellano, I., Weaver, S.C. (2009) Effects of habitat conversion on temporal activity patterns of phyllostomid bats in lowland Amazonian rainforest. *Journal of Mammalogy* **90**, 210–221
- Sakagami, S. F., Laroca, S. F. & Moure J. S. M. (1967) Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brasil. Preliminary report. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. VI, Zool.* **16**, 253 – 291

- Santos, G. M. M., Bichara Filho, C.C. Resende, J. J. Cruz, J. D., Maques, O. M. (2007) Diversity and Community Structure of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in Three Ecosystems in Itaparica Island, Bahia State, Brazil. *Neotropical Entomology* **36**(2), 180-185
- Santos, G.M.M., Cruz, J.D. da Maques, O.M. Gobbi, N. (2009) Diversidade de Vespas Sociais (Hymenoptera: Vespidae) em Áreas de Cerrado na Bahia. *Neotropical Entomology* **38**(3), 317-320
- Santos, G.M.M., Aguiar, C.M.L., Genini. J., Martins, F. C., Zanella, F.C. V. Mello, M.A.R. (2012) Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* **14**(11), 2369-2378
- Silva, M.M., Buckner, C.H. Picanço M. & Cruz, C.D. (1997) Influência de *Trigona spinipes* Fabr. (Hymenoptera: Apidae) na polinização do maracujazeiro amarelo. *An. Soc Entomol. Brasil* **26**, 217-221
- Silveira F.A, Melo G.A.R, Almeida E.A.B (2002) Abelhas brasileiras: sistemática e identificação. Belo Horizonte, Ministério do Meio Ambiente Saunders DS (1982) *Insect Clocks*. Oxford, Pergamon Press
- Schoener, T. W. (1982) The controversy over interspecific competition. *American Naturalist* **70**, 586-595
- Stone, G.N., Gilbert, F., Willmer, P., Potts, S., Semida, F., & Zalut, S. (1999) Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. *Ecological Entomology*, **24**, 208–221.
- Weiner, C.N., Werner, M., Linsenmair, K.E., & Blüthgen, N. (2011) Land use intensity in grasslands: Changes in biodiversity, species composition and specialisation in flower-visitor networks. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 292-299

PLANTAS INVASORAS CONTRIBUEM PARA A ESTRUTURA E
MANUTENÇÃO DA REDE DE VISTANTES FLORAIS DE PLANTAS
CULTIVADAS*

Resumo

As plantas invasoras em sistemas agrícolas afetam as populações de abelhas e as comunidades contribuindo positivamente na produção de recursos florais ou negativamente para a redução da abundância ou da diversidade dos recursos florais disponíveis. Por conseguinte, nossa hipótese de trabalho é que em um sistema agrícola altamente dependente de polinizadores e fortemente sazonal, com períodos sem flores cultivadas, as plantas invasoras possam garantir a manutenção dos polinizadores, fornecendo recursos necessários para a sobrevivência de um número adequado de polinizadores ao longo do ano. Utilizamos a abordagem de redes complexas para avaliar o efeito das plantas invasoras na estrutura da comunidade de abelha-planta. Foram analisadas redes de interação construídas mensalmente, doze com as plantas invasoras e cultivadas (rede completa) e doze nas quais as plantas invasoras foram removidas das análises, totalizando vinte e quatro redes. A remoção das espécies invasoras resultou em um aumento significativo na conectância, aninhamento, diminuição da modularidade e a robustez às extinções simuladas das plantas. Na rede completa a robustez foi $0,49 \pm 0,04$ e nas redes sem as espécies invasoras houve uma diminuição significativa da robustez às extinções ($0,43 \pm 0,07$, $p = 0,026$). As plantas cultivadas e as invasoras compartilharam visitantes ao longo do ano. Espécies invasoras ao atrair visitantes florais colaboram para visitação das abelhas às plantas cultivadas. Havendo, portanto, interação de facilitação planta-planta, apoiando o nosso pressuposto de que as espécies de plantas cultivadas altamente sazonais são beneficiadas pelas plantas invasoras ao longo do ano.

Palavras-chave: Redes complexas, sistemas agrícolas, visitantes florais, aninhamento, modularidade e robustez.

INVASIVE PLANTS CONTRIBUTING TO THE NETWORK STRUCTURE AND MAINTENANCE OF THE FLOWER-VISITING BEES OF CROPS*

ABSTRACT

Invasive plants in agricultural systems affect bee populations and communities contributing positively to the floral resources production or negatively to reduce the abundance or floral resources diversity available. Therefore, this study hypothesis is that in an agricultural system highly dependent on pollinators and highly seasonal with periods without blooming, invasive plants can ensure the maintenance of pollinators by providing resources necessary for the survival of an adequate number of pollinators throughout the year. We used the approach of complex networks to evaluate the invasive plant effect on community structure of bee-plant. We analyzed interaction networks constructed monthly, twelve with invasive plants and crops (complete network) and twelve in which invasive plants were removed from the analysis, totaling twenty-four networks. The removal of invasive species resulted in a significant increase in connectance, nesting, decreased modularity and robustness to simulated extinctions of plant. In complete network the robustness was 0.49 ± 0.04 and in networks without invasive species there was a significant decrease in robustness to extinctions (0.43 ± 0.07 , $p = 0.026$). Crop and invasive plant shared visitors throughout the year. Invasive species collaborate to bee visitation to the crops by attracting floral visitors. Therefore, there is interaction of plant-plant facilitation supporting our assumption that the crops species highly seasonal are benefited by invasive plants throughout the year.

KEYWORDS: Complex networks, agricultural systems, floral visitors, nesting, modularity and robustness.

1. Introdução

As interações entre plantas e seu polinizadores são de interdependência, visto que as primeiras necessitam dos polinizadores para transferirem o pólen das anteras aos estigmas, assegurando a polinização, fertilização e produção de sementes que garantirão a reprodução da espécie (Eardley et al. 2006). Os polinizadores, por sua vez, dependem de recursos florais como néctar, pólen e óleos, para se alimentarem e criarem sua prole (Begon, 2006). Sendo assim, os recursos disponíveis pelas plantas podem ser entendidos como recompensas oferecidas aos polinizadores.

A falta de polinizadores apropriados pode limitar o cultivo e disseminação de algumas plantas (Biesmeijer et al. 2006). Plantas invasoras também podem afetar as populações de abelhas e as comunidades, contribuindo positivamente através da produção de recursos florais ou negativamente, através da redução da abundância ou da diversidade dos recursos florais disponíveis (Goodell, 2008). Neste artigo as plantas invasoras são consideradas como toda e qualquer planta que germine espontaneamente em áreas de interesse humano e que, de alguma forma, prejudique as atividades agropecuárias (Blanco, 1972). Por conseguinte, nos ecossistemas agrícolas, são chamadas de plantas invasoras ou daninhas as plantas que competem no sistema com plantas cultivadas, independente de serem nativas ou exóticas.

Os ecossistemas agrícolas podem sofrer com baixa produtividade, se no momento do florescimento do cultivo não houver na área polinizadores eficientes e em número suficiente para assegurarem os níveis de polinização desejados para maximizar a produção (Freitas e Nunes-Silva 2012). Consequentemente, métodos que descrevam a estrutura interconectada do mutualismo podem contribuir para entender a origem, evolução e manutenção das interações (Olesen et al. 2012), possibilitando o manejo adequado das espécies.

A teoria de redes é um método adequado para estudar as espécies e suas interações que formam redes ecológicas (Olesen et al. 2012). Visto que, a análise de redes é uma ferramenta extremamente útil para a compreensão do nível de interação entre os diferentes subsistemas existentes nos sistemas ecológicos (Benedek et al. 2007), bem como simulações de extinções ou perda de interações (Bascompte & Jordano 2007). Essa ferramenta possibilita uma avaliação conjunta de um número

grande de variáveis, permitindo extrapolar propriedades da rede a sistemas ecológicos. A grande vantagem da abordagem de redes complexas sobre outras abordagens tradicionais em estudos de comunidades de visitantes florais, como as abelhas, é a possibilidade de permitir representação e modelagem simplificadas do sistema, além de permitir inferências sobre a robustez que pode ser avaliada por meio de extinções acumulativas de espécies na rede podendo eliminar espécies ligadas às espécies removidas (Memmott et al. 2004). Conseqüentemente gerando informações sobre os mecanismos evolutivos que moldam essas interações (Jordano et al. 2003, Guimarães et al. 2005, Bascompte et al. 2006).

No presente estudo, avaliamos a importância das plantas invasoras na manutenção das abelhas associadas a um sistema agrícola. A hipótese deste trabalho é que em um sistema agrícola altamente dependente de polinizadores para produção de frutos e fortemente sazonal, com períodos sem flores cultivadas, as plantas invasoras possam garantir a manutenção dos polinizadores, fornecendo recursos necessários para sobrevivência de um número adequado de polinizadores ao longo do ano em um sistema cultivado.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

Nosso estudo foi realizado no município de Feira de Santana, Bahia, Nordeste do Brasil (12°15'25''S, 38°57'54''W). O local de coleta, Chácara Bocaiúva ocupa uma área de 23,4 hectares de cultivos com destaque frutas e verduras como: *Citrus sinensis* L. (laranja), *Citrus limonum* L. (limão), *Mangifera indica* L. (manga), *Psidium guajava* L. (goiaba), *Passiflora edulis* Sims (maracujá), *Capsicum annuum* L. (pimentão), *Curcubira* sp. (abobora) e *Cucumis anguria* L. (maxixe). Na Chácara não há uso de agrotóxicos e de qualquer aditivo químico, e tudo que se planta e se cultiva recebe um tratamento direcionado à preservação ambiental.

A região apresenta clima seco a subúmido e semiárido com temperatura média anual de 23,5°C. O período chuvoso é de abril a junho, com pluviosidade anual média de 867 mm com risco de seca média e alta (MMA 2009).

2.2 Delineamento amostral

As coletas ocorreram durante doze meses consecutivos, de agosto de 2011 à julho de 2012. A cada amostragem uma transecção de 1.000m de comprimento por 10m de largura foi inspecionada por 12 horas consecutivas, das 06:00 às 18:00. Totalizando um esforço amostral de 144 horas por coletor. As abelhas visitantes florais foram coletadas com auxílio de redes entomológicas e posteriormente identificadas. As plantas com flores foram vistoriadas, simultaneamente por dois coletores, durante 5 minutos, conforme procedimentos descritos por Sakagami et al. (1967).

Todas as plantas e abelhas coletadas foram depositadas respectivamente no Herbário (HUEFS) e na Coleção Entomológica Professor Johan Becker do Museu de Zoologia da Universidade Estadual de Feira de Santana (MZFS).

2.3 Análises de Redes

Utilizamos a abordagem de redes complexas para avaliar o efeito das plantas invasoras na estrutura da comunidade de abelha-planta. Analisamos as métricas de redes usadas em estudos sobre comunidade (Bascompte & Jordano 2007). Foram analisadas redes de interação construídas mensalmente, doze com as plantas invasoras e cultivadas (rede completa) e doze nas quais as plantas invasoras foram removidas das análises, totalizando vinte e quatro redes. Seguindo Lewinshon et al. (2006), foram organizadas matrizes de adjacência de abelhas e plantas ($A \times P$), com espécies de abelhas como A nas colunas e espécies de plantas como P nas linhas. A partir da matriz de adjacência binária com dados de presença e ausência das espécies vegetais e as espécies de abelhas visitantes, não necessariamente eficientes polinizadores, confeccionou-se o grafo bipartido, utilizando o programa Pajek. Dentre as métricas disponíveis para a descrição de uma rede de interações, utilizamos as métricas para calcular a conectância, aninhamento, modularidade, robustez para extinção das abelhas, robustez para extinção das plantas nas redes com as plantas invasoras (rede completa) e sem as plantas invasoras.

Primeiro calculamos a conectância (C), que mede a proporção das conexões que de fato são observadas, ou seja, 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: $C = E/A.P$. Esse índice foi calculado no software R.

Segundo Jordano (1987) conectância é considerado com interações generalistas em relação à rede. Sendo assim, alta conectância sugere uma alta generalização das interações nas redes.

Medimos o grau de aninhamento de cada rede usando o índice NODF “nestedness metric based on overlap and decreasing fill” (Almeida-Neto et al. 2008). Este índice varia de 0 a 1, e valores próximos de 1 indicam uma estrutura altamente aninhada. Aninhamento é um tipo específico de interação assimétrica formada por espécies mais conectadas formando um núcleo e por espécies com poucas interações, que comumente estão conectadas a um subconjunto dos parceiros do grupo com mais interações (Bascompte et al. 2003). A importância da métrica NODF foi estimada com o procedimento de Monte Carlo (1000 aleatorizações) no software Aninhado (Guimarães & Guimarães, 2006). Usamos o modelo nulo 2 de Bascompte et al. 2003, no qual a probabilidade das interações entre as espécies é proporcional ao seu número total de interações.

Para calcular a modularidade dos tipos de rede nós usamos o índice M (Guimerà & Amaral, 2005) que considera o número de subgrupos na rede e na densidade de ligação dentro cada subgrupo e entre os subgrupos. Modularidade pode variar de 0 (ausência de módulos) a 1 (totalmente modular). Nós calculamos este índice com software Netcarto (Guimerà & Amaral, 2005). A importância do índice M foi calculada com Monte Carlo um procedimento (1 000 aleatorizações), utilizando o NETCARTO COMBO (Marquitti, F. M. D). Este Combo é uma modificação do Netcarto para calcular o valor do índice M (Guimerà & Amaral, 2005) para várias matrizes ao mesmo tempo. Pois no Netcarto original não é possível estimar a significância de M para matrizes bipartidas. Assim foram geradas 1000 matrizes aleatorizadas com o MatLab script (escrito por Paulo R. Guimarães Jr.) usando programa R e posteriormente o índice M foi calculado para cada matriz no Combo. E finalmente estimamos o valor de p das matrizes com teste t para uma amostra.

Adicionalmente simulamos extinções acumulativas de abelhas e plantas nas redes completas e nas redes sem as plantas invasoras. Usamos o método proposto por Burgos et al. (2007), que consiste na remoção cumulativamente aleatória de espécies a partir de um dos lados da rede (abelhas ou plantas). Com este procedimento, uma curva de extinção foi gerada através da representação gráfica do número de espécies restantes em

um lado da rede, por exemplo, as abelhas contra o número cumulativo de espécies removido do outro lado, por exemplo, as plantas. Finalmente, obteve-se uma curva de extinção de plantas e abelhas para cada rede. A área abaixo de cada curva (R) foi utilizada como uma medida da robustez do sistema de perdas aleatórias, isto é, a rapidez com que a rede cai após extinções cumulativas. Sendo assim, $R = 1$ corresponde a um retardo na diminuição da curva e, assim, representa um sistema em que a maioria das plantas permanece após a remoção da maioria das abelhas, e vice-versa, $R = 0$ corresponde a uma rápida diminuição da curva e, assim, representa um sistema que já colapsa após as primeiras poucas espécies serem removidas. Esta análise foi realizada no pacote bipartido para R (Dormann et al. 2008).

2.4 Análise estatística

Para testar se a remoção das plantas invasoras mudou os valores dos parâmetros de rede, isto é, conectância, NODF, Modularidade e Robustez, foram utilizados testes t pareado.

3. Resultados

As redes de abelhas e plantas foram construídas com 124 espécies e quando as redes foram construídas mensalmente a média nas 12 redes completas foi $17,84 \pm 7,38$ (média \pm SD) espécies de abelhas e $16,5 \pm 3,38$ espécies de plantas e nas redes sem as plantas daninhas foi $10,83 \pm 4,85$ espécies de abelhas e $6,66 \pm 3,08$ espécies de plantas (Tabela 1 e Figura 2).

A remoção das plantas invasoras a partir das redes resultou em média 6,75 perdas secundárias, ou seja, coremoção de espécies que foram ligadas apenas às espécies invasoras. Os efeitos da remoção das plantas invasoras modificaram a estrutura da rede. A conectância foi baixa em todas as redes completas (cultivada e invasora), considerando a gama possível de variação ($C = 0,16 \pm 0,04$). A remoção das espécies invasoras resultou em um aumento significativo na conectância ($C=0,34 \pm 0,14$, $N= 24$, $t_{\text{pareado}}= 5.70$, $p < 0,001$) (Figura 1a).

O aninhamento variou de baixo a intermediário (NODF = $0,30 \pm 0,07$). Nas doze redes completas, dez foram significativamente diferentes, ou seja, os valores de NODF foram menores que o observado. Quando as espécies invasoras foram removidas das análises houve um aumento no aninhamento (NODF = $0,43 \pm 0,21$, $N= 24$, $t_{\text{pareado}}=$

2.58, $p = 0,01$) (Figura 1b). A maioria das redes sem as plantas invasoras apresentaram valor esperado pelo modelo nulo maiores que o observado, $p > 0,05$.

Tabela 1: Espécies de abelhas e plantas visitadas em um sistema agrícola no município de Feira de Santana, Brasil, agosto de 2011 a julho de 2012.

Abelhas	Código	N	Plantas	Código
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	B1	833	<i>Citrus limonum</i> L.	Pc1
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius)	B2	722	<i>Portulaca oleracea</i> L.	Pi2
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille)	B3	116	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. &Schltdl.) Steud	Pi3
<i>Exomalopsis</i> (<i>Phamonalopsis</i>)	B4	87	<i>Moringa oleifera</i> Lam.	Pc4
<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier)	B5	83	<i>Sechium edule</i> SW.	Pc5
<i>Partamona</i> sp1.	B6	66	<i>Bixa orellana</i> L.	Pc6
<i>Ceratina</i> sp1.	B7	53	<i>Passiflora edulis</i> Sims	Pc7
<i>Pseudaugochlora</i> sp.	B8	36	<i>Citrus sinensis</i> L.	Pc8
<i>Trigona</i> sp3.	B9	34	<i>Stemedia foliosa</i> Benth.	Pi9
<i>Exomalopsis analis</i> Spinola	B10	19	<i>Commelina benghalensis</i> L.	Pi10
<i>Melipona scutellaris</i> Latreille	B11	21	Rubiaceae (Não identificada)	Pi11
<i>Augochlora</i> sp6.	B12	16	<i>Curcubitasp.</i>	Pc12
<i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo	B13	13	(Não identificada)	Pc13
<i>Megachile</i> (<i>Dactylomegachile</i>)	B14	14	<i>Lippia alba</i> Mill.	Pc14
<i>Augochlora</i> sp5	B15	13	<i>Solanum stipulaceum</i> Willd. ExRoem. & Schult)	Pi15
<i>Trigona</i> sp1.	B16	14	<i>Borreria verticillata</i> L. G. Mey.	Pi16
<i>Centris aenea</i> Lepeletier	B17	10	<i>Anacardium occidentale</i> L.	Pc17
<i>Paratrigona subnuda</i> Moure	B18	10	<i>Merremia egyptia</i> L.	Pi18
<i>Augochlora</i> sp3.*	B19	9	<i>Persea americana</i> Mill.	Pc19
<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug*	B20	8	<i>Zea mays</i> L.	Pc20
<i>Ceratina</i> sp6.*	B21	7	<i>Citrus</i> sp.	Pc21
<i>Xylocopa nigrocincta</i> Smith*	B22	7	<i>Varonia</i> sp.	Pi22
<i>Paratetrapedia</i> (<i>Xanthopedia</i>)*	B23	5	<i>Scoparia dulcis</i> L.	Pi23
<i>Augochlora</i> sp2.*	B24	5	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Pc24
<i>Ceratina</i> sp5.*	B25	5	<i>Nicandra physaloides</i> L. Pers	Pi25
<i>Xylocopa griseescens</i> Lepeletier*	B26	6	<i>Urochloa</i> sp.	Pi26
<i>Megachile</i> (<i>Sayapis</i>)*	B27	4	<i>Momordica charantia</i> L.	Pi27
<i>Ancyloscelis apiformis</i> *	B28	4	<i>Ocinum</i> sp.	Pc28
<i>Augochlora</i> sp4.*	B29	4	<i>Cosmos sulphureus</i> Cav.	Pi29
<i>Augochloropsis</i> sp2.*	B30	3	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	Pi30
<i>Xylocopa ordinaria</i> Smith*	B31	3	<i>Leucaena leucocephala</i> (Lam.)	Pi31
<i>Centris tarsata</i> Smith*	B32	3	<i>Melanthera latifolia</i> (Gardner) Cabrera	Pi32
<i>Epicharis flava</i> Friese*	B33	3	<i>Rhaphanus raphanistrum</i> L.	Pi33
Apidae (<i>Emphorini</i>)Cf.*	B34	3	<i>Physalis angulata</i> L.	Pi34
<i>Trigona</i> sp2.*	B35	3	<i>Solanum palinacanthum</i> Dunal.	Pi35
<i>Centris fuscata</i> Lepeletier*	B36	2	(Não identificada)	Pi36
<i>Megachile</i> (<i>Tylomegachile</i>)*	B37	2	<i>Centratherum punctatum</i> Cass.	Pi37
<i>Megachile</i> (<i>Acentron</i>)*	B38	2	<i>Mimosa</i> sp.	Pi38

<i>Centris sponsa</i> Smith	B39	8 <i>Mangifera indica</i> L..	Pc39
<i>Frieseomelittasp.*</i>	B40	3 <i>Psidium guajava</i> L.	Pc40
<i>Ceratina</i> sp2.*	B41	2 <i>Byrsonima sericae</i> DC.	Pi41
<i>Ceratina</i> sp3.*	B42	3 <i>Ipomeasp.</i>	Pi42
<i>Ceratina</i> sp4.*	B43	2 <i>Hyptis</i> sp1.	Pi43
<i>Xylocopa</i> sp1.*	B44	1 <i>Amaranthus</i> sp.	Pi44
<i>Bombus</i> sp.*	B45	2 <i>Alternanthera</i> sp.	Pi45
<i>Centris analis</i> Fabricius*	B46	1 <i>Malpighia glabra</i> L.	Pc46
<i>Oxaea</i> sp1.*	B47	1 <i>Zygia latifolia</i> L.	Pi47
<i>Megachile (Pseudocentron)*</i>	B48	1 <i>Ipomea batata</i> L.	Pc48
<i>Epicharis nigrita</i> Friese *	B49	1 <i>Ipomea bahiensis</i> Willd.	Pi49
<i>Melipona</i> sp.*	B50	1 <i>Phaseolus</i> sp.	Pc50
<i>Partamona</i> sp2.*	B51	1 <i>Capsicum annuum</i> L.	Pc51
<i>Augochlora</i> sp1.*	B52	1 <i>Cucumis anguria</i> L.	Pc52
<i>Augochloropsis</i> sp1.*	B53	1 <i>Merremia cissoides</i> (Lam.) Hall.f	Pi53**
<i>Ceratina</i> sp7.*	B54	1 <i>Abelmoschus</i> sp.	Pc54
		<i>Spondias purpurea</i> L.	Pc55
		<i>Passiflora</i> sp.	Pc56
		<i>Cordia curassavica</i> (Jacq.) Roen. & Schult	Pi57
		<i>Waltheria indica</i> L.	Pi58
		<i>Luffa</i> sp.	Pc59
		<i>Ipomea</i> sp.	Pi60
		<i>Talinum triangulare</i> (Jacq.) Willd.	Pi61
		<i>Duranta vestita</i> Cham.	Pi62
		<i>Heliotropium</i> sp.	Pi63
		<i>Corchorus hirtus</i> L.	Pi64
		<i>Foeniculum vulgare</i> Mill.	Pi65
		<i>Hyptis</i> sp2.	Pi66
		<i>Callistemon citrinus</i>	Pi67
		<i>Piriqueta racemosa</i> (Jacq.) Sweet.	Pi68
		<i>Solanum</i> sp.	Pi69
		<i>Senna</i> sp.	Pi70

* Abelhas representadas por menos de dez indivíduos e que foram excluídas das análises.

As plantas estão separadas em plantas cultivadas (Pc) e plantas invasoras (Pi)

** Planta visitada por abelhas com menos de dez indivíduos e que foi excluída da análise.

A modularidade foi intermediária na rede completa ($M = 0,51 \pm 0,06$), e houve em média $5,42 \pm 1,16$ módulos nas doze redes. Todas as redes apresentaram $p < 0,001$, portanto, todas as redes apresentaram valores de M menores que o observado. Com a remoção das invasoras ocorreu diminuição da modularidade ($M = 0,39 \pm 0,10$, $N = 24$, $t_{\text{pareado}} = -6,16$, $p < 0,001$) e em média formou-se $3,58 \pm 1,24$ módulos (Figura 1c e Figura 2). Com relação a robustez as extinções das abelhas não foram encontrados efeitos sobre

as remoções. Nas redes completas a robustez foi $0,61 \pm 0,07$ e na rede com remoção das invasoras ($0,59 \pm 0,12$, $N= 24$, $t_{\text{pareado}}= -0,94$, $p = 0,18$). Com relação a robustez a extinções das plantas houve uma mudança. Na rede completa a robustez foi $0,49 \pm 0,04$ e nas redes sem as espécies invasoras houve uma diminuição significativa da robustez ($0,43 \pm 0,07$, $N= 24$, $t_{\text{pareado}}= -2,57$, $p = 0,01$) (Figura 1d e 1e).

4. Discussão/Conclusão

Nossos resultados sugerem que as plantas invasoras influenciaram fortemente a estrutura das redes. As espécies invasoras interagiram com uma grande proporção de espécies abelhas podendo ser conectores de diferentes subgrupos de espécies dentro de cada rede. A remoção das espécies invasoras alterou significativamente a conectância, aninhamento, modularidade e a robustez à extinção das plantas (Figura 2). No entanto, robustez à extinção das abelhas não apresentou diferença significativa.

A maior conectância nas redes com a remoção das plantas invasoras sugere que as abelhas que visitaram as plantas cultivadas foram mais generalistas do que nas redes completas. Os nossos resultados sugerem que a conectância diminuiu com o número total de espécies nas redes completas, corroborando os resultados encontrados em estudos anteriores (Jordano 1987, Aizen et al. 2008). Este padrão parece ser bem suportado por diversas análises (Petchey et al. 2010).

A conectância foi menor nas redes com as plantas invasoras, pois estas apresentaram mais interações especialistas. Mas em ambientes sazonais em que todo mês apresenta espécies floridas diferentes, pode ocorrer que naquele período uma espécie que só visitou uma planta invasora no mês seguinte tornar-se um potencial polinizador de uma espécie cultivada que apresenta período de florescimento diferente. Como por exemplo, a espécie *Centris sponsa* Smith (B39) que só foi encontrada visitando a *Bixa orellana* L. (Pc6), uma espécie cultivada, porém após o término do florescimento de *Bixa orellana*, no mês de janeiro, a *Centris sponsa* foi encontrada visitando *Solanum palinacanthum* Dunal. (Pi35) uma planta considerada invasora neste sistema, e que pode ajudar na manutenção da *Centris sponsa* no agrossistema quando a planta cultivada não estiver em período de florescimento (Figura 2).

O aninhamento é uma configuração comum em mutualismo facultativo, uma vez que as espécies têm uma flexibilidade relativamente elevada para mudar parceiros (Bascompte & Jordano, 2007). O aumento do aninhamento pode ser explicado por processos ecológicos que restringem o número de interações entre as espécies, utilizando a diferença na abundância das espécies especialistas e generalistas, além dos aspectos da biologia das abelhas e das plantas que impossibilitam a interação entre as espécies (Guimarães & Guimarães, 2006). Por conseguinte, nossos resultados indicam que o padrão de organização foi menor nas redes completas, o que sugere que não necessariamente as espécies especialistas interagiram com as generalistas. Contrastando com a forma que o grupo de generalistas mais abundantes representa um recurso estável para a evolução de espécies mais especialistas (Bascompte & Jordano, 2007).

A análise da modularidade na rede completa indicou uma separação de nichos entre as abelhas, evidenciando indiretamente que a sua maior dependência de flores pode levar a segregação de nichos e formação de subgrupos (Santos & Presley, 2010). Por outro lado, na rede sem as plantas invasoras a sobreposição nicho entre as espécies de abelhas pode ser maior e a modularidade é menor. Nas redes completas os módulos são complementares entre si, e com espécies em cada módulo sendo responsáveis por uma parte específica na visita de uma planta que pode ser polinizada por estas abelhas. Essa especialização é característica de rede de visitantes florais e polinização que são significativamente mais especializadas que outros sistemas, como por exemplo, dispersão de sementes (Bluthgen et al. 2007). Mesmo as redes completas sendo mais modulares a presença das plantas invasoras melhorou a resistência a simulações de extinções de abelhas e de plantas neste sistema agrícola. Em relação às extinções das plantas houve uma diferença significativa entre as redes completas e as redes sem as plantas invasoras, comprovando que a presença das plantas invasoras aumentou a coesão e a resistência da rede.

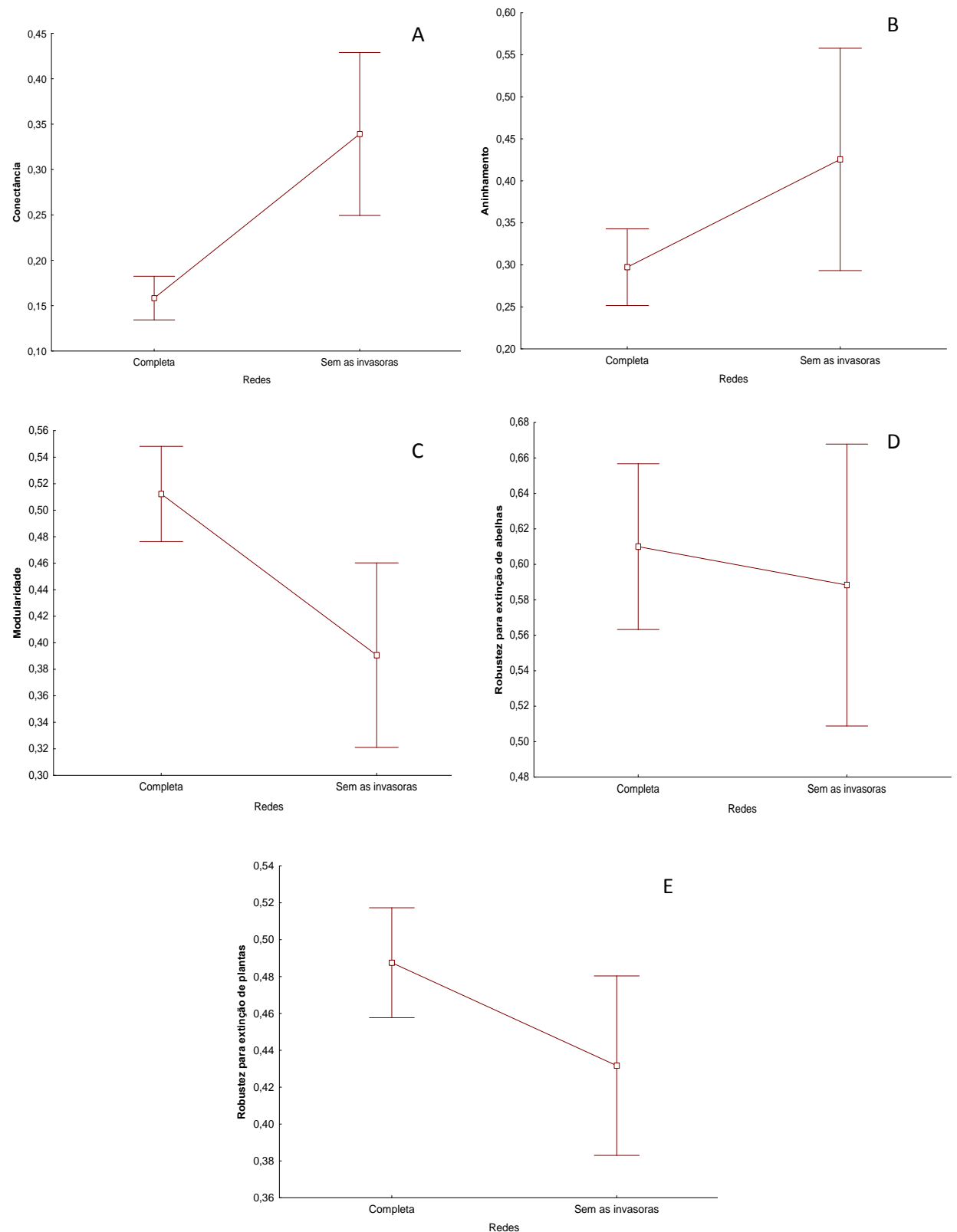


Figura 01: Diferenças entre as redes completas com as plantas invasoras e as cultivadas e as versões sem as plantas invasoras foram testadas com o teste t pareado. (A) conectância ($t_{\text{pareado}} = 5.70$, $p < 0,001$), (B) aninhamento ($t_{\text{pareado}} = 2.58$, $p = 0,01$), (C) modularidade ($t_{\text{pareado}} = -6.16$, $p < 0,001$), (D) a robustez a extinção das abelhas ($t_{\text{pareado}} = -0.94$, $p = 0,18$), e (E) robustez para a extinção de plantas ($t_{\text{pareado}} = -2.57$, $p = 0,01$).

Analisando essas redes mensalmente durante um ano, podemos observar que as espécies de plantas cultivadas e as invasoras compartilharam visitantes durante o ano. Portanto, a sobrevivência em longo prazo das populações de plantas cultivadas depende destas outras espécies de plantas. Gibson et al. 2006, observaram que plantas raras e invasoras compartilhavam polinizadores, sugerindo que as plantas invasoras são principais fontes de recursos para a manutenção de potenciais polinizadores de plantas raras. Por conseguinte, há evidências de que as espécies invasoras de sistemas agrícolas que competem por polinizadores podem, simultaneamente, facilitar a polinização da outra, fornecendo os recursos necessários para a sobrevivência de um número adequado de polinizadores ao longo do ano (Waser & Real, 1979).

As espécies invasoras podem sustentar a alta diversidade e até mesmo de alguns polinizadores raros que podem aumentar devido a abundância de recursos oferecidos pelas massas florais das plantas invasoras (Aizen et al. 2008). As espécies invasoras ao atrair visitantes florais colaboram para visitação das abelhas às plantas cultivadas. Havendo, portanto interação de facilitação planta-planta, apoiando o nosso pressuposto de que as espécies de plantas cultivadas altamente sazonais são beneficiadas pelas plantas invasoras.

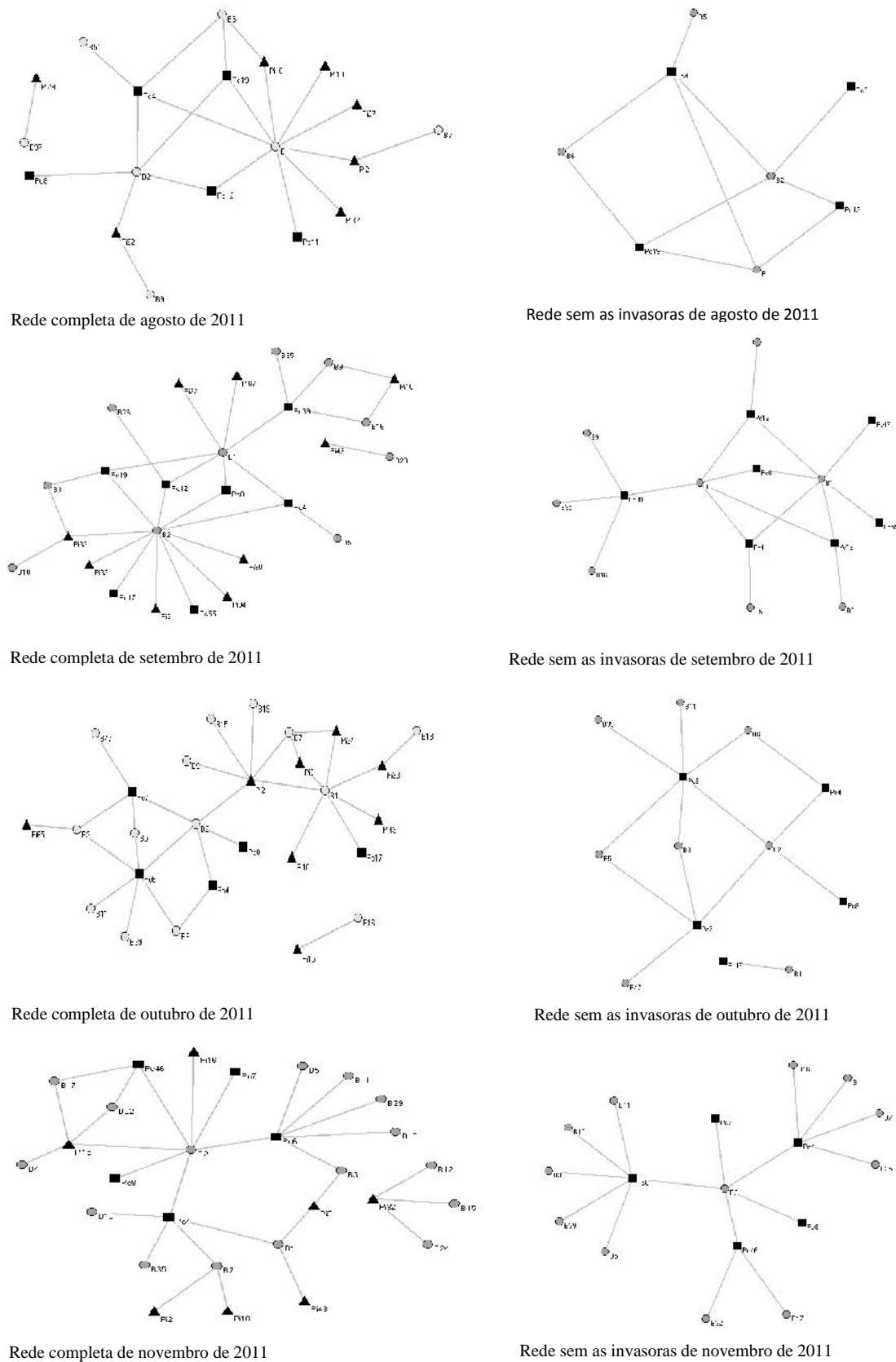
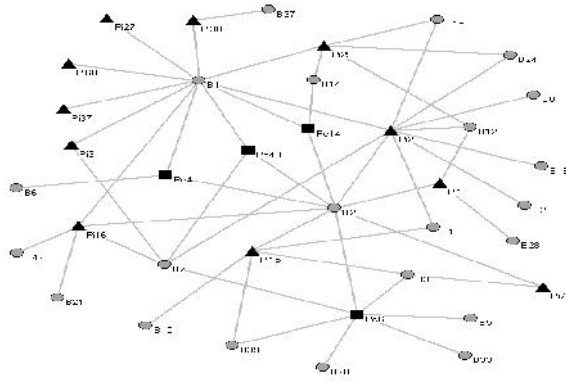
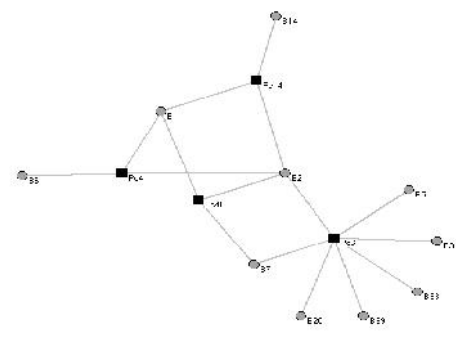


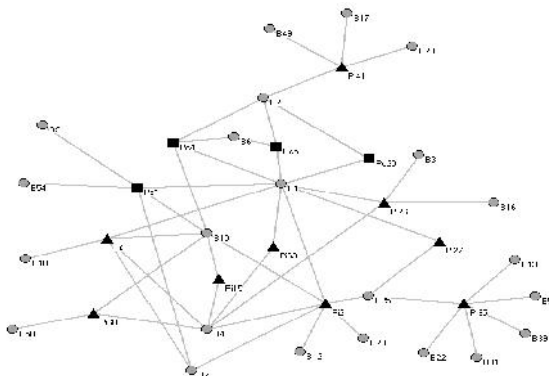
Figura 2: Redes de interação entre as abelhas e as plantas que constituem os vértices e os links representam visita à flor em um sistema agrícola em Feira de Santana- Ba. Foram construídas duas redes por mês de agosto de 2011 a julho de 2012. Rede completa, com as plantas invasoras e cultivadas e redes sem as plantas invasoras. As abelhas estão representadas por círculos e as plantas invasoras por triângulos e as plantas cultivadas são representadas por quadrados.



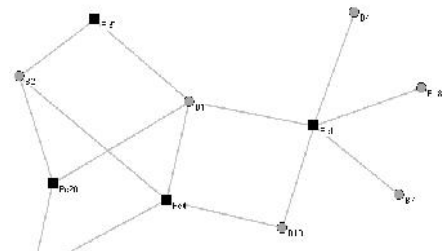
Rede completa de dezembro de 2011



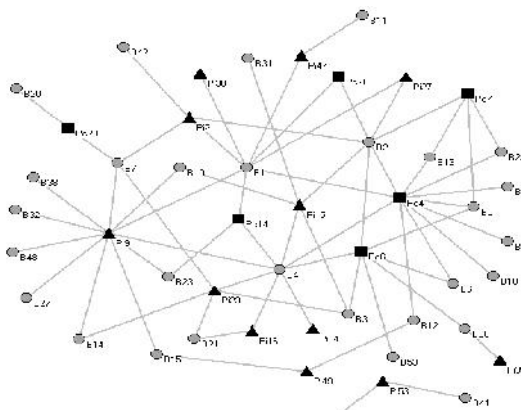
Rede sem as invasoras de dezembro de 2011



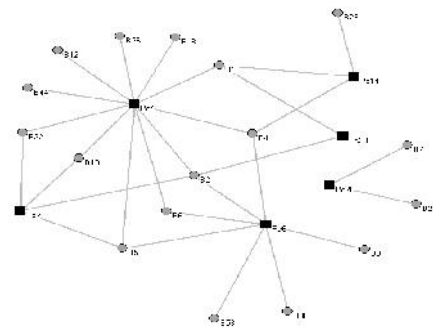
Rede completa de janeiro de 2012



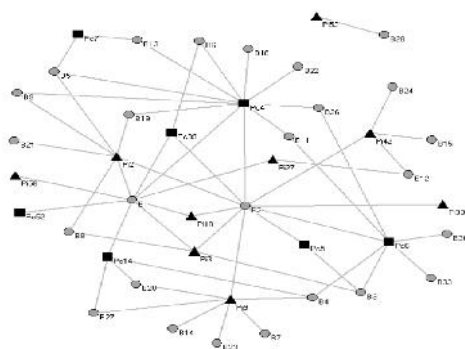
Rede sem as invasoras de janeiro de 2012



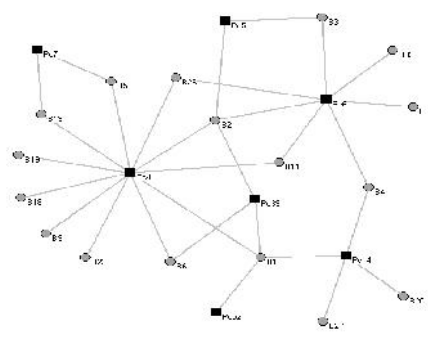
Rede completa de fevereiro de 2012



Rede sem as invasoras de fevereiro de 2012

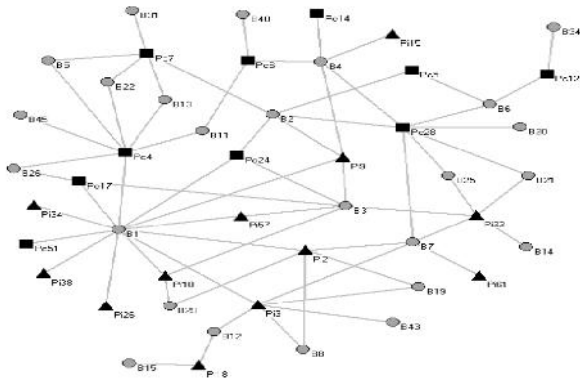


Rede completa de março de 2012

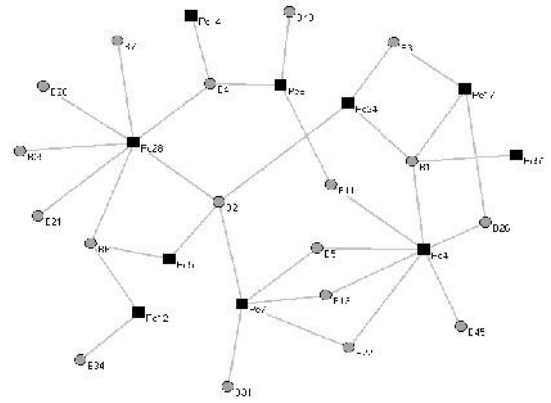


Rede sem as invasoras de março de 2012

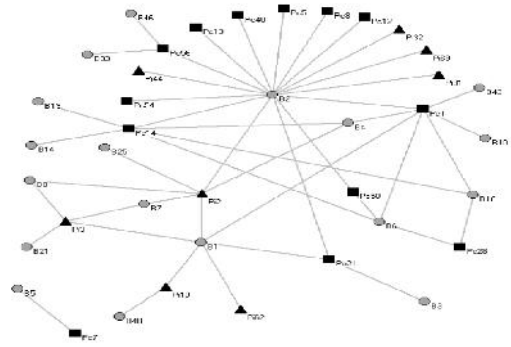
Figura 2 continuação: Redes de interação entre as abelhas e as plantas que constituem os vértices e os links representam visita à flor em um sistema agrícola em Feira de Santana- Ba. Foram construídas duas redes por mês de agosto de 2011 a julho de 2012. Rede completa, com as plantas invasoras e cultivadas e redes sem as plantas invasoras. As abelhas estão representadas por círculos e as plantas invasoras por triângulos e as plantas cultivadas são representadas por quadrados.



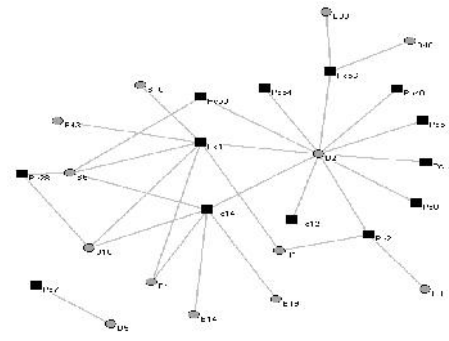
Rede completa de abril de 2012



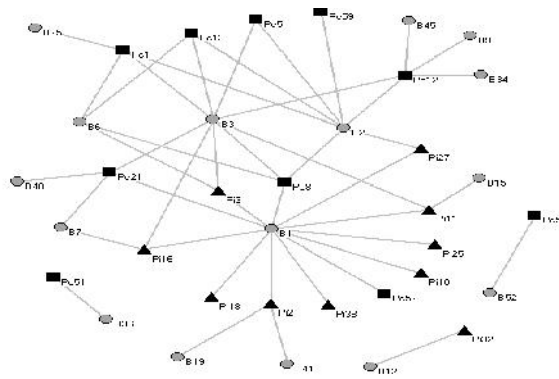
Rede sem as invasoras de abril de 2012



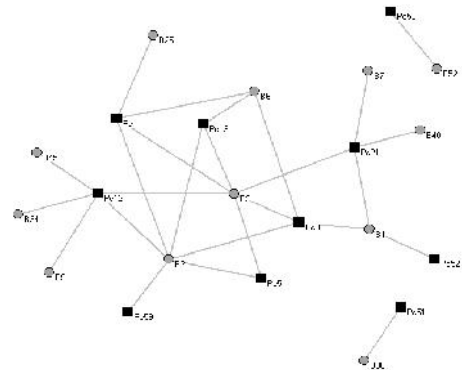
Rede completa de maio de 2012



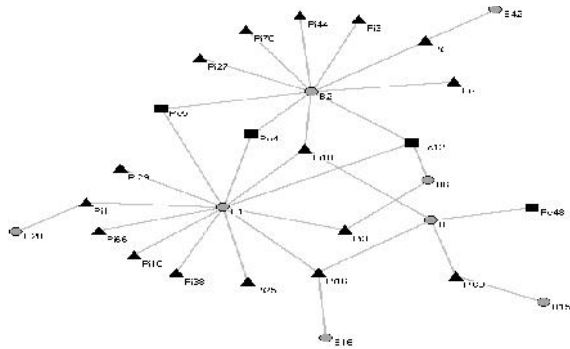
Rede sem as invasoras de maio de 2012



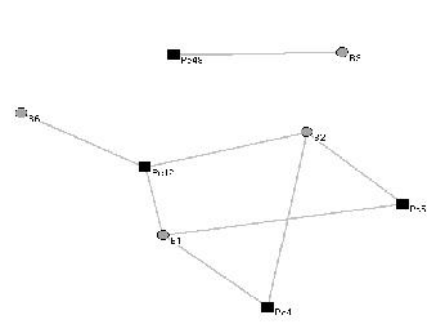
Rede completa de junho de 2012



Rede sem as invasoras de junho de 2012



Rede completa de julho de 2012



Rede sem as invasoras de julho de 2012

Figura 2 continuação: Redes de interação entre as abelhas e as plantas que constituem os vértices e os links representam visita à flor em um sistema agrícola em Feira de Santana- Ba. Foram construídas duas redes por mês de agosto de 2011 a julho de 2012. Rede completa, com as plantas invasoras e cultivadas e redes sem as plantas invasoras. As abelhas estão representadas por círculos e as plantas invasoras por triângulos e as plantas cultivadas são representadas por quadrados.

5 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aizen MA, Morales CL, Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* 6(2), 31.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR, Guimarães PR Jr, Loyola RD, Ulrich W 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117(8):1227–1239
- Bascompte J., Jordano, P., C.J., Melian, C.J., Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant– animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci USA* 100, 9383–9387.
- Bascompte, J., Jordano, P., Olesen J.M. (2006) Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312, 431–433.
- Bascompte J, P. Jordano, 2007. Plant–animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 38,567–593.
- Begon, Michel Colin R. Townsend, John L. Harper. (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Oxford, Blackwell Publishing. 768 p
- Benedek, Z., Jordán, F. & Báldi, A. 2007. Topological keystone species complexes in ecological interaction networks. *Community Ecology.* 8(1), 1-7
- Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P. M., Reemer, M., Ohlemüller, R., Edwards, M., Peeters, T., Schaffers, A. P., Potts, S. G., Kleukers, R., Thomas, C.D., Settele, J. Kunin, W. E. (2006) Parallel Declines in Pollinators and Insect-Pollinated Plants in Britain and the Netherlands. *Science* 313, 351-354
- Blanco, H.G. 1972. A importância dos estudos ecológicos nos programas de controle das plantas daninhas. *O Biológico, São Paulo*, 38(10), 343-50.
- Burgos, E., Ceva, H., Perazzo, R.P.J., Devoto, M. Medan, D. Zimmermann, M. Delbue, A. M. 2007. Why nestedness in mutualistic networks? *Journal of Theoretical Biology.* 249 249 (2), 07-313
- Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., Blüthgen, N., 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology.* 17, 341-346.
- Dormann CF, Gruber B, Frund J. 2008. Introducing the bipartite package: analyzing ecological networks. *R News* 8(2), 8–11.
- Eardley, C.; Roth, D.; Clarke, J.; Buchmann, S.; Gemmill, B. 2006. (Eds.) *Pollinators and pollination: a resource book for policy and practice*. Pretoria: African Pollinators Initiative, 77p.

- Freitas, B.M., Nunes-Silva P. 2012. Polinização agrícola e sua importância no Brasil. In: Imperatriz- Fonseca, V. L., Canhos, D. A. L, Alves, D de A., Saraiva A .N.(Orgs.) Polinizadores no Brasil, pp 25-45. Edusp, São Paulo
- Gibson, R. H., I. L. Nelson, G. W. Hopkins, B. J. Hamlett and J. Memmott 2006. Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. *Journal of Applied Ecology*. 43, 246-257.
- Goodell, K. 2008. Invasive exotic plant–bee interactions. In: Rosalind R. James and Theresa L. Pitts-Singer *Bee Pollination in Agricultural ecosystems*. Oxford, New York.
- Guimarães, P.R., M.A.M. Aguiar, J. Bascompte, P. Jordano, and S. F. dos Reis. 2005. Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. *Physical Review E*. 71, 037-101.
- Guimarães, P. R. and Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software*, 21, 15112–13.
- Guimerà, R. & L.A. N. Amaral. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature*. 433, 895 – 900.
- Jordano P., 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal—connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *Am Nat* 129, 657–677
- Jordano, P., J. Bascompte, e JM. Olesen, 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*. 6, 69–81.
- Lewinsohn, T.W.; R.D. Loyola, & P.I. Prado, 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensi*. 10(1), 90-104.
- (MMA) Ministério do Meio Ambiente, 2009. Secretaria Estadual de Meio Ambiente Programa Nacional de capacitação de gestores ambientais – PNC. Gestão Ambiental Compartilhada – GAC. Plano Municipal de Meio Ambiente de Feira de Santana, Brasil.
- Memmott J, NM. Waser, MV. Price. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society London B*. 271, 2605–2611.
- Olesen, J. M., Dupont, Y. L., Rasmussen, M. H.C. and Trøjelsgaard, K. 2012. Structure and dynamics of pollination networks: the past, present, and future. *Evolution of Plant–Pollinator Relationships*, ed S. Patiny. Published by Cambridge University Press. *The Systematics Association* 81, 374-391.
- Petchey, O. L., Morin, P. J. and Olf, H. 2010. The topology of ecological interaction networks: the state of the art . In: *Community Ecology Processes, Models, and Applications*
- Sakagami, SF., SF. Laroca, e J SM. Moure. 1967. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brasil. Preliminary report. *Journal of the Faculty of Science. Hokkaido University. Ser. VI, zoology*. 16, 253 – 291.

Santos, G. M. M. & Presley, S. J. 2010. Niche Overlap and Temporal Activity Patterns of Social Wasps (Hymenoptera: Vespidae) in a Brazilian Cashew Orchard. *Sociobiology*. 56(1), 121-131

Waser, N.M., & Real, L.A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Science*. 281, 670-672.