

**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA  
CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS  
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS  
CURSO DE DOUTORADO**

**DINÂMICA DA INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA: EFEITO DA  
SAZONALIDADE NAS REDES ECOLÓGICAS**

**EMANUELLA LOPES FRANCO**

**CRUZ DAS ALMAS - BAHIA  
MAIO - 2015**

# **DINÂMICA DA INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA: EFEITO DA SAZONALIDADE NAS REDES ECOLÓGICAS**

**EMANUELLA LOPES FRANCO**

Bióloga

Universidade Estadual de Feira de Santana, 2006

Tese submetida ao Colegiado de Curso do Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias da Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, como requisito parcial para obtenção do Grau de Doutor em Ciências Agrárias, Área de Concentração: Fitotecnia.

**Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho**

**Coorientador: Prof. Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos**

## FICHA CATALOGRÁFICA

F825 FRANCO,Emanuella Lopes.

Dinâmica da Interação Abelha- Planta:Efeito da Sazonalidade  
Nas Redes Ecológicas/Emanuella Lopes Franco.--- Cruz das Almas-  
Ba,2015.

91f.,il.,figs.,tabs.

Orientador:Prof.Dr.Carlos Alfredo Lopes de Carvalho.

Coorientador:Prof.Dr.Gilberto Marcos de Mendonça Santos.

Tese(Doutorado)-Universidade Federal do Recôncavo da  
Bahia(UFRB).

Centro de Ciências Agrárias,Ambientais e Biológicas,2015.

1.Abelha-planta 2.Sazonalidades 3.Redes Ecológicas

I.CARVALHO,Carlos Alfredo Lopes de. II.UFRB. III.Título.

CDD:638.1

Bibliotecária:Selma Pires Queiroz –CRB-5/1342.



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL DO RECÔNCAVO DA BAHIA**  
**CENTRO DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS, AMBIENTAIS E BIOLÓGICAS**  
**Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias**

**COMISSÃO EXAMINADORA DA DEFESA DE TESE DE**  
**EMANUELLA LOPES FRANCO**

---

Membro Presidente: Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho

Instituição: UFRB

---

Membro Externo à Instituição: Prof. Dr. Celso Feitosa Martins

Instituição: UFPB

---

Membro Externo à Instituição: Prof. Dr. William Moura de Aguiar

Instituição: UEFS

---

Membro Externo à Instituição: Prof. Dr. Edilson Divino de Araújo

Instituição: UFS

---

Membro Externo à Instituição: Profa. Dra. Ana Maria Waldschmidt

Instituição: UESB

**Homologada em     /     /     .**

À minha amada sobrinha, Lua  
Que com a sua luz, ofusca a lua cheia!

## AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Programa de Pós-graduação em Ciências Agrárias e à Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, por oportunizar a realização do curso de Doutorado. Agradeço a paciência, orientação e confiança dos orientadores, Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho (UFRB) e Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos (UEFS).

Ao Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho, pela disponibilização do banco de dados do projeto “Inventário da Fauna e Flora Apícolas da região do Bico-do-Papagaio, Estado do Tocantins” (MMA/PPG7/PGAI/RURALTINS/ABIPA), assim como à Diretoria e aos técnicos do RURALTINS e a toda equipe envolvida no referido Projeto.

Ao Dr. Grênivel M. da Costa, pela atualização dos nomes das plantas visitadas pelas abelhas, cujas exsicatas estão depositadas no Herbário da UEFS.

Aos amigos da Família Insecta, pelo apoio, companheirismo e cooperação. Aos colegas e amigos da PRPPG e do CCAAB, pelo apoio nas dificuldades para conciliar o trabalho e os estudos.

Agradeço a minha família (especialmente Marinalva, Ilana, Izael, Rosimary e Mariângela) pelo apoio incondicional e auxílio na superação das dificuldades, mesmo quando “o bicho pegava”. A Lua, por trazer a leveza e a alegria da infância para o meu dia a dia. Agradeço ao meu pai Jacó (*in memoriam*), que me ensinou o amor pela natureza. Ao meu querido companheiro, Luiz Paulo, pelas trocas e pela paciência.

Agradeço ao pai Olorum e a todos os irmãos de Luz que me acompanham. Que o caminho em busca da harmonia sempre traga reflexões valiosas, como as vividas neste período de doutorado.

Obrigada a todos que contribuíram de alguma forma para a realização deste trabalho.

# SUMÁRIO

Página

RESUMO

ABSTRACT

INTRODUÇÃO ..... 10

## **CAPÍTULO 1**

EFEITO DA SAZONALIDADE NA TOPOLOGIA DAS REDES DE INTERAÇÃO  
ABELHA-PLANTA ..... 24

## **CAPÍTULO 2**

VARIAÇÃO SAZONAL NA CENTRALIDADE E ESPECIALIZAÇÃO DAS  
ABELHAS NAS REDES ECOLÓGICAS ..... 45

## **CAPÍTULO 3**

DIFERENÇAS SAZONAIS NO COMPARTILHAMENTO DE RECURSOS  
FLORAIS POR ABELHAS (HYMENOPTERA: APOIDEA) ..... 66

CONSIDERAÇÕES FINAIS ..... 86

APÊNDICE ..... 88

# DINÂMICA DA INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA: EFEITO DA SAZONALIDADE NAS REDES ECOLÓGICAS

Autora: Emanuella Lopes Franco

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho

**RESUMO:** Estudos das interações entre abelhas e plantas sob a perspectiva das redes ecológicas tem trazido novas conclusões sobre padrões das interações, tanto no âmbito das redes como um todo quanto das espécies que as compõe. Porém, pouco se conhece sobre a dinâmica temporal deste tipo de interação. No presente estudo, o objetivo foi verificar se a variação sazonal influencia diretamente a topologia das redes de interação abelha-planta, gerando diferenças significativas nos valores das métricas calculadas. Para análise, foi utilizado um banco de dados de abelhas e plantas coletadas em uma região de transição cerrado-amazônia no estado do Tocantins, Brasil, nas estações chuvosa (fevereiro/2000 e março/2000) e seca (julho/2000 e agosto/2000). No primeiro capítulo, foi analisado o efeito da sazonalidade nas métricas no âmbito da rede, a saber, especialização em nível da rede ( $H_2'$ ), conectância (C) e grau de aninhamento ponderado (WNODF). No segundo capítulo, este efeito foi analisado em nível das populações, através da força de interação, especialização ( $d'$ ) e centralidade ( $G_c$ ). No último capítulo, selecionamos as espécies mais abundantes para análise de amplitude ( $H'$ ), uniformidade ( $J'$ ) e sobreposição dos nichos tróficos. Apesar de serem evidenciadas diferenças na composição das interações e da comunidade de plantas entre as estações seca e chuvosa, os valores das métricas calculadas não apresentaram diferenças significativas entre as estações. Com esses resultados, concluiu-se que a comunidade possui um padrão geral de interações que não se modifica entre as estações seca e chuvosa. Provavelmente há uma substituição do papel funcional das espécies ao longo dessas escalas, além de estar associado à alta presença de espécies sociais e generalistas na comunidade.

Palavras-chave: Especialização, aninhamento, conectância, força de interação, centralidade, nicho trófico.

# **DYNAMICS OF BEE-PLANT INTERACTION: EFFECT OF SEASONALITY ON ECOLOGICAL NETWORKS**

Author: Emanuella Lopes Franco

Adviser: Prof. Dr. Carlos Alfredo Lopes de Carvalho

**ABSTRACT:** Studies of interactions between bees and plants from the perspective of ecological networks has brought new findings about patterns of interactions, both within the networks as a whole and the species that compose it. However, little is known about the temporal dynamics of this type of interaction. In this study, the aim was to determine whether the seasonal variation directly influences the topology of bee-plant interaction networks, generating significant differences in the values of calculated metrics. For analysis, we used a bank bees and plants of data collected in a transition Savannah-Amazon region in the state of Tocantins, Brazil, in the wet season (February / 2000 and March / 2000) and dry (July / 2000 and August / 2000). In the first chapter, the effect of seasonality on metrics within the network was analyzed, namely specialization in the network level ( $H_2'$ ), connectance (C) and nestedness (WNODF). In the second chapter, this effect was analyzed at the level of populations, through the interaction of strength, specialization ( $d'$ ) and centrality ( $G_c$ ). In the last chapter, we selected the most abundant species for amplitude analysis ( $H'$ ), evenness ( $J'$ ) and overlap of trophic niches. Despite being evidenced differences in the composition of the interactions and plant community between the dry and rainy seasons, those of calculated metric values showed no significant differences between seasons. With these results, it was concluded that the community has a general pattern of interactions that does not change between the dry and rainy seasons. Probably there is a replacement of the functional role of the species along these scales, as well as being associated with high presence of social and generalist species in the community.

**Key-words:** Specialization, nestedness, connectance, interaction strenght, centrality, trophic niche.

## INTRODUÇÃO

Os serviços ambientais podem ser definidos como os benefícios para o bem estar e qualidade de vida humanos obtidos através da interação entre os organismos nos ecossistemas, a exemplo da polinização, da ciclagem de nutrientes, da dispersão de sementes, do controle de pragas, dentre outros (Dajoz, 2005). O manejo desses serviços na natureza requer um profundo conhecimento dos processos naturais que os sustentam. A maioria dos serviços ambientais é considerada insubstituível e essencial à vida, já que a tecnologia humana para obtê-los é inviável devido ao seu alto custo (Daily, 1999; Palmer et al., 2004). A polinização por animais é um desses serviços ambientais de fundamental importância para a manutenção da integridade do ecossistema e das suas interações. Segundo Costanza et al. (1997), os serviços de polinização, tanto de plantas nativas quanto de culturas agrícolas, equivalem em média a 112 bilhões de dólares por ano. A polinização por insetos é essencial para a agricultura mundial e segurança alimentar humana, direta ou indiretamente (Klein et al., 2007; Hein, 2009; Ferreira et al., 2013; Archer et al., 2014).

As abelhas (Hymenoptera, Apoidea) constituem o principal grupo de animais polinizadores devido à alta diversidade do grupo, alta frequência de visita às flores e à morfologia e comportamento especializados (Roubik, 1989; Bawa, 1990; Michener, 2000). Na última década tem ocorrido um amplo debate acerca da importância da conservação das abelhas, ressaltando-se seu papel fundamental na polinização de plantas nativas e culturas agrícolas. O declínio populacional desses animais pode ser causado por ações antrópicas, como a destruição de habitats, competição com espécies introduzidas, uso desordenado de pesticidas e avanço de patologias pouco estudadas (Biesmeijer et al., 2006; Cox-Foster et al., 2007; Viana et al., 2012). A partir destes debates, observou-se um esforço coletivo para aumentar o conhecimento biológico sobre os

polinizadores nativos visando o desenvolvimento de programas de criação destas espécies e utilização em agroecossistemas.

O conhecimento dos processos ecológicos responsáveis pela manutenção da estrutura e funcionamento das comunidades tem sido avaliado como aspecto fundamental para a conservação dos polinizadores, incluindo as abelhas. É necessário primeiro conhecer padrões das comunidades, descobrir o que mantém esses padrões, e, a partir daí, traçar estratégias e ações para a sua conservação e manejo. Diante do exposto, estudos que visam estudar os padrões ecológicos das comunidades de abelhas permitem compreender as causas do declínio destes importantes polinizadores, bem como fornecem subsídios para futuras ações de conservação das espécies.

## **Redes Ecológicas**

Durante muito tempo, os estudos sobre as comunidades de abelhas tinham o objetivo de descrever os padrões de estrutura das comunidades de visitantes e a sua flora associada, fornecendo duas listas de espécies, sem considerar as interações entre elas (Camillo e Garófalo, 1989; Martins, 1995; Carvalho, 1999). Apesar da importância desses estudos, principalmente porque permitem análises comparativas dos padrões espaço-temporais das comunidades, eles não analisam profundamente as interações entre as espécies como fator importante na organização destes padrões (Lewinsohn et al., 2006). Na natureza, as populações não ocorrem de maneira isolada e a dinâmica das mesmas depende diretamente do modo como as espécies interagem (Jordano et al., 2006).

A teoria de redes, que tem a sua origem na matemática (teoria de grafos - Euler, 1736), tem inúmeras aplicações em diferentes áreas de conhecimento, como física, redes de computadores, redes sociais, dentre outros campos (Newman, 2004; Guimerà et al., 2007; Opsahl e Panzarasa, 2009; Opsahl, 2013). Na Ecologia, esta ferramenta tem auxiliado cada vez mais nos estudos da estrutura das interações entre espécies nas comunidades, incluindo plantas e polinizadores, permitindo uma série de investigações antes limitadas pela ausência das ferramentas matemáticas e softwares adequados (Jordano et al., 2003; Bascompte e Jordano, 2007; Heleno et al., 2013; Bascompte e Jordano, 2014). Nos estudos de redes, o foco principal são as interações entre as

espécies, complementando os estudos clássicos de comunidades que possuem foco nos organismos. Desde 1970, os trabalhos e grupos de pesquisadores utilizando conceitos de rede em análises ecológicas cresceram significativamente, criando um novo campo de estudos ecológicos (Heleno et al., 2014).

O uso de métricas de redes na análise de relações ecológicas tem facilitado a discussão de uma série de conceitos ecológicos que eram difíceis de visualizar sem o uso dessas ferramentas. Porém, a aplicação da teoria de redes à Ecologia deve ser encarada com bastante cautela, pois as métricas escolhidas para as análises devem estar atreladas a conceitos biológicos bastante sedimentados. Além disso, os pesquisadores devem estar atentos para a relação entre a pergunta proposta no estudo e a métrica escolhida para tentar respondê-la (Blüthgen et al., 2008; Blüthgen, 2010).

Em geral, as redes de polinizadores são representadas como grafos bipartidos, onde os animais e as plantas são representados em grupos separados frente a frente, chamados de vértices, nodos ou nós, e a relação entre eles (visitas de polinizadores às plantas) são chamadas de arestas ou ligações. Nesta representação, todas as ligações ocorrem obrigatoriamente entre vértices (ou espécies) de classes diferentes (Lewinsohn et al., 2006). Outros tipos de representações também podem ser utilizadas a depender dos objetivos dos estudos. As projeções unipartidas, por exemplo, são grafos contendo apenas a representação dos animais ou plantas ligados através compartilhamento das espécies de plantas visitadas ou polinizadores em comum, respectivamente.

Na última década, muitos estudos foram realizados com guildas dos visitantes florais a partir da abordagem das redes (e.g. Bascompte e Jordano, 2007; Pigozzo e Viana, 2010; Santos et al., 2010). Essas metodologias têm revelado diferentes propriedades, além da detecção de padrões de organização das comunidades (Bascompte et al., 2003). Em geral, as redes mutualísticas se apresentam com padrão aninhado, no qual espécies especialistas interagem preferencialmente com espécies generalistas (Jordano, 1987; Vázquez e Aizen, 2004; Lewinsohn et al., 2006; Jordano et al., 2006). Neste tipo de organização, as espécies que realizam um maior número de conexões nas redes (generalistas), formam um núcleo central ou core com as quais espécies que realizam poucas interações (ou especialistas) tendem a se conectar. Em redes perfeitamente aninhadas, as espécies que realizam mais interações contêm todas as conexões

realizadas pelas espécies que realizam menos interações na comunidade. Os índices de aninhamento medem o quanto as redes estão próximas deste padrão de aninhamento perfeito. Uma das implicações deste tipo de organização é que o grupo core de espécies generalistas controla boa parte das interações na rede, podendo gerar “rotas alternativas” em caso de desaparecimento de algumas espécies (Bascompte e Jordano, 2014). A modularidade, outra importante propriedade das redes ecológicas, mede o quanto as interações estão organizadas em subgrupos que se conectam mais fortemente entre si que com o restante da rede (Guimerà et al., 2007). Em redes mutualísticas, tanto o aninhamento quanto a formação de módulos entre espécies filogeneticamente e funcionalmente relacionadas podem ser detectados (Lewinsohn et al., 2006; Olesen et al., 2007; Mello et al., 2013).

Além das propriedades citadas anteriormente, as redes ecológicas possuem outras propriedades mensuráveis que são estudadas tanto no âmbito das redes completas (métricas em nível das comunidades), quanto com relação às espécies que compõe as redes (métricas em nível das populações). A conectância, por exemplo, é uma propriedade das redes dada pela razão entre o número de interações interespecíficas existentes e o número total de interações possíveis, revelando a coesão desta unidade. Segundo Jordano (1987), quanto mais especializadas forem as interações, menor deverá ser a proporção de conexões realizadas, e menor será o valor da conectância da rede. A centralidade é uma propriedade das espécies que compõe rede, relacionada à posição ocupada por cada uma, e pode ser detectada com base em dados qualitativos ou quantitativos. Neste último caso, pode ser calculada através da força de interação, que é a soma das dependências das outras espécies que compõe a rede em relação à espécie em questão (Schleuning et al, 2011; Dáttilo et al., 2013; Lange et al., 2013; Vazquez et al., 2015). Algumas outras métricas utilizadas são baseadas no clássico índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ), como a especialização da população ( $d'$ ). Uma espécie é considerada especialista por este índice caso utilize determinados recursos mais intensamente do que o esperado em comparação com as outras espécies. Na especialização em nível da comunidade ( $H_2'$ ), se as espécies usam recursos diferentes ou com intensidades diferentes, então a comunidade é especializada (Blüthgen et al., 2006; 2008).

Estudos com redes de interações abelha-planta possuem muitas aplicações, tanto no uso para responder perguntas ecológicas quanto para o auxílio na conservação de espécies. Novas métricas vem sendo desenvolvidas a partir do avanço no conhecimento e discussão dos padrões encontrados. Alguns estudos têm sido realizados no Brasil visando analisar as interações entre flores e visitantes sob a perspectiva das redes tróficas (e.g. Kearns et al., 1998; Pigozzo e Viana, 2010; Santos et al., 2010; Santos et al., 2012; Moreira et al., 2015).

Quais os fatores que geram os padrões das redes em comunidades ecológicas? Características fenotípicas, fenologia das espécies, variação espacial e temporal e sinal filogenético são apontados como fatores responsáveis pela organização dos padrões das interações, mas ainda não se obteve uma resposta conclusiva a esta pergunta (Vázquez et. al., 2009). Intuitivamente, espera-se que a variação na composição das comunidades naturais ao longo do espaço e do tempo influencie diretamente a estrutura topológica das redes, principalmente por modificar quantitativamente e qualitativamente os recursos disponíveis (Trøjelsgaard e Olesen, 2013; Takemoto et al., 2014). Esta modificação pode ser compensada pela complementaridade funcional nas redes planta-polinizadores. Em outras palavras, diferentes espécies de planta possuem papéis complementares na nutrição das espécies de abelhas (eg.: devido a diferenças na fenologia de floração ou em fontes nutricionais de recursos florais), assim como a variação temporal ou espacial nas atividades das espécies de polinizadores podem contribuir para efeitos complementares na polinização das comunidades vegetais (Blüthgen e Klein, 2011). Esta complementariedade funcional pode levar à conservação dos padrões estruturais das redes, mesmo diante da mudança na composição das espécies.

### **Amplitude e Sobreposição dos nichos tróficos**

Em sua grande maioria, os estudos sobre redes de polinizadores e plantas utilizando as metodologias anteriormente citadas foram baseados em dados qualitativos, ignorando qualquer distinção entre interações fortes e fracas (Blüthgen et al., 2006). Por outro lado, os índices de amplitude e sobreposição dos nichos constituem uma alternativa de análise que inclui a frequência e a intensidade de uso dos recursos pelas espécies (Aguiar, 2003; Franco et al.,

2009). Estes índices são ferramentas importantes no estudo das comunidades e são dimensões relativamente simples de se mensurar (Giller, 1984). Vários índices de sobreposição estão disponíveis na literatura. De acordo com Ludwig e Reynolds (1988), estes índices podem ser classificados como medidas de distância (eg. Distância Euclidiana, Distância Média Absoluta), índices de associação (Sorensen e Jaccard), coeficientes de correlação (eg. correlação de Pearson e de Spearman), dentre outros.

Os níveis de sobreposição de nichos são determinantes na estrutura e diversidade das comunidades naturais. Segundo a Teoria da Partição de Recursos (Schoener, 1974), as espécies tendem a buscar mecanismos que visam à redução da competição por recursos e manutenção da coexistência. É esperado que espécies que usam recursos similares apresentem graus de sobreposição mais altos, enquanto que espécies que utilizam recursos diferentes apresentam baixa sobreposição (Ludwig e Reynolds, 1988). Estes índices vêm sendo utilizadas em todo o mundo como ferramentas para analisar o modo de utilização de recursos florais por abelhas (Camillo e Garófalo, 1989; Aguiar, 2003; Goulson e Darvill, 2004). Além disso, quando os indivíduos que coexistem competem por um conjunto de recursos disponíveis, a sua capacidade de explorar as diferentes fontes de alimento normalmente traduz em partilha de recursos e baixa sobreposição, ou partição temporal destes recursos (Carvalho et al., 2013; Santos et al., 2013). Em sistemas naturais abertos, é comum a coexistência de espécie que usam recursos de modo semelhantes devido ao compartilhamento dos mesmos. Este compartilhamento pode ser observado em escalas espaciais, temporais ou em modificações na amplitude de nicho das espécies (Odum, 2012; Blüthgen e Klein, 2011).

Apesar da importância destes estudos, no Brasil poucas investigações sobre os modos de utilização dos recursos florais em comunidades de abelhas têm sido realizadas por meio de índices de amplitude e sobreposição. Alguns estudos calcularam esses índices entre *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 e outras espécies de abelhas na Floresta Atlântica (Wilms et al., 1996; Wilms e Wiechers, 1997; Silva, 2005), na caatinga (Martins, 1990; Aguiar, 2003; Aguiar e Santos, 2007), no cerrado (Martins, 1995); entre espécies de *Melipona* em área de dunas interiores (Melo et al., 2002); entre *Apis mellifera* e *Bombus* sp. em uma área de campo rupestre (Franco et al., 2009); entre abelhas do gênero *Xylocopa* em uma

área agrícola (Carvalho et al., 2013). Além dos índices que analisam a sobreposição de nichos tróficos das espécies aos pares, a análise advinda da teoria de redes tem ajudado a verificar a sobreposição dos nichos na rede como um todo, abordando o compartilhamento de recursos em nível da comunidade (Bascompte e Jordano, 2007; Araújo et al., 2008; Santos et al., 2010; Santos et al., 2012).

Neste estudo, levantou-se a hipótese de que a variação sazonal interfere diretamente nos padrões da comunidade de abelhas e plantas visitadas, modificando significativamente a estrutura das redes em nível da comunidade e população, bem como modifica a amplitude e sobreposição dos nichos tróficos das abelhas. O objetivo foi verificar se as redes de interações de abelhas e plantas se modificam significativamente em função das dos períodos chuvoso e seco, para as métricas de conectância, aninhamento, especialização (em nível de rede e em nível de espécie); centralidade e força de interação das espécies, bem como para a amplitude e sobreposição dos nichos tróficos das espécies.

Uma análise da estrutura topológica das redes em nível da comunidade foi realizada no primeiro Capítulo. A seguir estudamos a importância de cada espécie de abelha na rede no segundo Capítulo, através da análise da especialização ( $d'$ ), centralidade ( $G_c$ ) e força de interação. Por fim, analisamos a amplitude e a sobreposição de nicho trófico das espécies mais abundantes no terceiro Capítulo. A fim de verificar o efeito da sazonalidade, cada análise foi feita separadamente para a estação chuvosa e seca para posterior comparação.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

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

AGUIAR, C. M. L.; SANTOS, G. M. M. Compartilhamento de Recursos Florais por Vespas Sociais (Hymenoptera:Vespidae) e Abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma Área de Caatinga. **Neotropical Entomology**, v. 36, n.6, p. 836-842, 2007.

ARAÚJO, M. et al. Network Analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on Individual Vs. Population Diets. **Ecology**, v. 89, n. 7, p.1981-1993, 2008.

ARCHER, C. R. et al. Economic and ecological implications of geographic bias in pollinator ecology in the light of pollinator declines. **Oikos**, v. 123, n. 4, p. 401-407, 2014.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. **Mutualistic Networks**. Princeton University Press, 225 p., 2014.

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

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J. & OLESEN, J.M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n.16, p. 9383-9387, 2003.

BAWA, K.S.. Plant-pollinator interactions in tropical forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, p. 399-422, 1990.

BIESMEIJER, J. C. et al. Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. **Science**, v. 313, n. 5785, p. 351-354, 2006.

BLÜTHGEN N, MENZEL F.; BLÜTHGEN N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, v. 6, n.1, p.9, 2006.

BLÜTHGEN, N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. **Basic and Applied Ecology**, v. 11, n. 3, p. 185-195, 2010.

BLÜTHGEN, N.; FRÜND, J.; VÁZQUEZ, D. P.; MENZEL, F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3387-3399, 2008.

BLÜTHGEN, N.; KLEIN, A. M. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, n. 12, v. 4, p. 282-291, 2011.

CAMILLO, E.; GARÓFALO, C.A. Análisis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, p. 81-92, 1989.

CARVALHO, C. A. L. Diversidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas visitadas no município de Castro Alves-BA. 104p. Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo. Piracicaba, 1999.

CARVALHO, D. M.; AGUIAR, C. M. L.; SANTOS, G. M. M. Food niche overlap among neotropical carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini) in an agricultural system. **Sociobiology**, v. 60, n. 3, p. 283-288, 2013.

COSTANZA, R.; et al. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, v. 387, n.6230, p. 1-13, 1997.

COX-FOSTER, D. L. et al. A metagenomic survey of microbes in honey bee colony collapse disorder. **Science**, v. 318, n. 5848, p. 283-287, 2007.

DAILY, G. C. Developing a scientific basis for managing Earth's life support systems. **Conservation Ecology**, v. 3, n. 2, art. 14, 1999.

DAJOZ. R. **Princípios de ecologia**. 7ª ed. Rio de Janeiro: Artmed. 520p. 2005.

DÁTTILO, W., GUIMARÃES, P. R.; IZZO, T. J. Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 12, p. 1643-1648, 2013.

FERREIRA, P., BOSCOLO, D., VIANA, B. What do we know about the effects of landscape changes on plant-pollinator interaction networks? **Ecological Indicators** v. 31, p. 35-40, 2013.

FRANCO, E. L.; AGUIAR, C. M. L.; FERREIRA, V. S.; REBOUÇAS, P. L. O; Plant Use and Niche Overlap Between the Introduced Honey Bee (*Apis mellifera*) and the Native Bumblebee (*Bombus atratus*) (Hymenoptera: Apidae) in an Area of

Tropical Mountain Vegetation in Northeastern Brazil. **Sociobiology**, v. 53, n. 1, 2009.

GILLER, P.S. **Community structure and the niche**. London, Chapman and Hall. 76p., 1984.

GOULSON, D.; DARVILL, B. Niche overlap and diet breadth in bumblebees; are rare species more specialized in their choice of flowers? **Apidologie**, v. 35, n.1, p. 55-63, 2004.

GUIMERÀ, R., SALES-PARDO, M., AMARAL, L. Module identification in bipartite and directed networks. **Physical review**, v. 76, n. 3, p. 036102, 2007.

HEIN, L. The Economic Value of the Pollination Service, a Review Across Scales. **The Open Ecology Journal**, v. 2, p. 74-82, 2009.

HELENO, R. et al. Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. **Biology letters**, v. 10, n. 1, p. 20131000, 2014.

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

JORDANO, P.; BASCOMPTE, J.; OLESEN, J.M. Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. **Ecology Letters**, v.6, n.1, p.69-81, 2003.

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

KEARNS, C.A., INOUE, D.W.; WASER, N.M. Endangered Mutualisms: The Conservation of Plant-Pollinator Interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, p. 83-112, 1998.

- KLEIN, A.M., et al. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society. B-Biological Sciences**, v. 274, p. 303-313, 2007.
- LIEBERMAN, D. Seasonality and phenology in a dry tropical forest in Ghana. *The Journal of Ecology*, p. 791-806, 1982.
- LANGE, D., DATTILO, W. E DEL-CLARO, K. Influence of extrafloral nectary phenology on ant–plant mutualistic networks in a neotropical savanna. **Ecological Entomology**, v. 38, n. 5, p.463–469, 2013.
- LEWINSOHN, T.W.; LOYOLA, R.D.; PRADO, P.I. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. **Oecologia Brasiliensis**, v. 10, n.1, p. 90-104, 2006.
- LUDWING, J.A.; REYNOLDS, J.F. **Statistical Ecology: a primer on methods and computing**. New York: John Wiley & Sons, 337p.,1988.
- MARTINS, C.F. Estrutura da comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) na caatinga (Casa Nova, BA) e na Chapada Diamantina (Lençóis, BA). Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, 138p., 1990.
- MARTINS, C.F. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym, Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis-BA, Brasil). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 10, n. 2, p.119-140, 1995.
- MELLO, M.; BEZERRA, E.; MACHADO, I. Functional Roles of Centridini Oil Bees and Malpighiaceae Oil Flowers in Biome-wide Pollination Networks. **Biotropica**, v. 45, n. 1, p. 45-53, 2013.
- MELO, A. M.C.; VIANA, B.F.; NEVES, E.L. Análise do padrão de uso de recursos florais por duas espécies de *Melipona* Illiger, 1806 (Hymenoptera, Apidae) nas dunas interiores do Médio Rio São Francisco. **Sitientibus**, série Ciências Bilógicas, v. 2, n.1/2., p. 17-22, 2002.
- MICHENER, C. D. **The bees of the world**. The Johns Hopkins University Press. 913p., 2000.

MOREIRA, E. F.; BOSCOLO, D.; VIANA, B.F. Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. **PLoS ONE**, v. 10, n. 4, 2015

NEWMAN M., Analysis of weighted networks. **Physical review**, v. 70, n. 5, p. 056131, 2004.

ODUM, E. P. **Ecologia**. Guanabara Koogan, Rio de Janeiro, 460p., 2012.

OLESEN, J. M. et al. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 104, n. 50, p. 19891-19896, 2007.

OPSAHL T. Triadic closure in two-mode networks: Redefining the global and local clustering coefficients. **Social Networks**, v. 35, n. 2, p. 159-167, 2013.

OPSAHL T.; PANZARASA P. Clustering in weighted networks. **Social Networks**, v. 31, n. 2, p. 155-163, 2009.

PALMER, M.A., et al. Ecology for a crowded planet. **Science**, v. 304, p. 1251-1252, 2004.

PIGOZZO, C. M.; VIANA, B. F. Estrutura da Rede de Interações entre Flores e Abelhas em Ambiente de Caatinga. **Oecologia Australis**, v. 14, n.1, p. 100-114, 2010.

ROUBIK, D.W. **Ecology and natural history of tropical bees**, Cambridge, Cambridge University Press, 514 p.,1989.

SANTOS, G. M. DE M.; AGUIAR, C. M. LIMA ; MELLO, M. A.R. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, v. 41, n.4, p. 466-475, 2010.

SANTOS, G. M. M. ; AGUIAR, C. M. L. ; GENINI, J. ; MARTINS, C. F. ; ZANELLA, F. C. V. ; MELLO, M. A. R. . Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. **Biological Invasions**, v. 14, n.11, p. 2369-2378, 2012.

SCHLEUNING, M. et al. Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. **Ecology**, v. 92, n.1, p. 26-36, 2011.

SCHOENER, T.W. Resource Partitioning in Ecological Communities. **Science**, v.185, p.27-39, 1974.

SILVA, M.O. Nicho trófico de *Melipona scutellaris* L. (Meliponini, Apidae) em ambientes de Mata Atlântica: eletividade de fontes florais. 85p. Dissertação (Mestrado). UFBA, Salvador, Bahia, 2005.

TAKEMOTO, K., KANAMARU, S., FENG, W. Climatic seasonality may affect ecological network structure: Food webs and mutualistic networks. **Biosystems**, v. 121, p. 29-37, 2014.

TRØJELSGAARD, K.; OLESEN, J. Macroecology of pollination networks. **Global Ecology and Biogeography**, v. 22, n.2, p. 149-162, 2013.

VÁSQUEZ, D.P.; AIZEN, M.A. Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant-pollinator interactions. **Ecology**, v. 8, n. 5, p. 1251-1257, 2004.

VÁZQUEZ, D. P. et al. A conceptual framework for studying the strength of plant–animal mutualistic interactions. **Ecology letters**, v. 18, n. 4, p. 385-400, 2015.

VÁZQUEZ, D. P., CHACOFF N., CAGNOLO L. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. **Ecology**, v. 90, n.8, p. 2039-2046, 2009.

VIANA, B. F. et al. How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services. **Journal of Pollination Ecology**, v. 7, n.5, p. 31-41, 2012.

VIANA, B.F. et al. How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? **Journal of Pollination Ecology**, v. 7, p. 31-41, 2012.

WILMS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V.L.; WOLF, E. Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee on native stingless bees in the brazilian rain forest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 31, n. 3-4, p.137-151,1996.

WILMS, W.; WIECHERS, B. Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain Forest. **Apidologie**, v. 28, n.6, p.339-355, 1997.

# CAPÍTULO 1

## EFEITO DA SAZONALIDADE NA TOPOLOGIA DAS REDES DE INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Artigo a ser ajustado para posterior submissão ao Comitê Editorial do periódico científico *Sociobiology*, em versão na língua inglesa.

## **EFEITO DA SAZONALIDADE NA TOPOLOGIA DAS REDES DE INTERAÇÃO ABELHA-PLANTA**

**RESUMO:** O uso das análises de redes ecológicas para o estudo das interações abelha-planta tem se tornado bastante populares e levaram ao entendimento de uma série de padrões emergentes destas interações. Estas análises devem também considerar as dinâmicas temporais das espécies, e deste modo, as redes não podem ser interpretadas como estruturas estáticas. O objetivo deste estudo foi avaliar se as diferenças nos valores pluviosidade acumuladas registradas no período chuvoso e seco de uma região de transição cerrado-amazônia são determinantes para a organização dos padrões topológicos das redes de interação abelha-planta. Realizou-se a coleta de abelhas nas plantas com o uso de redes entomológicas em quatro municípios da região do Bico-do-Papagaio, estado do Tocantins, Brasil. Foram analisadas duas redes de interação abelha-planta, uma no período chuvoso (fevereiro/2000 e março/2000) e outra no período seco (julho/2000 e agosto/2000). As comunidades de abelhas e plantas foram caracterizadas separadamente entre os períodos, bem como foi calculada a dissimilaridade das interações. Para as análises de rede, foram selecionadas três métricas: a conectância (C), a especialização em nível da comunidade ( $H_2'$ ), e grau de aninhamento ponderado (WNODF). Apesar de serem evidenciadas diferenças na composição da comunidade de plantas e interações entre as estações seca e chuvosa, os valores das métricas topológicas de rede foram similares. Provavelmente há uma substituição do papel funcional das espécies de plantas utilizadas pelas abelhas entre as redes.

**Palavras-Chave:** Redes ecológicas, especialização, conectância, aninhamento.

## SEASONAL EFFECT ON TOPOLOGY OF BEE-PLANT INTERACTION NETWORKS

**ABSTRACT:** The use of the analysis of ecological networks for the study of bee-plant interactions has become quite popular and led to the understanding of a number of emerging patterns of these interactions. These tests must also consider the time dynamics of the species, and thus, networks can not be interpreted as static structures. This study aim was to evaluate whether differences in accumulated rainfall values recorded in the rainy and dry season of a savannah-amazon transition region are crucial to the organization of topological patterns of bee-plant interaction networks. It was held to collect bees in plants using entomological nets in four cities of the Bico-do-Papagaio region, Tocantins state, Brazil. We analyzed two networks bee-plant interaction, one in the wet season (February / 2000 and March / 2000) and one in the dry season (July / 2000 and August / 2000). The communities of bees and plants were characterized separately between periods, and was calculated the dissimilarity of the interactions. For network analysis, three metrics were selected: the connectance (C), specialization in community level ( $H_2'$ ), and degree of nestedness (WNODF). Despite being evidenced differences in plant community composition and interactions between the dry and rainy seasons, the values of the network topological metrics were similar. Probably there is a substitution of the functional role of plant species used by the bees between networks.

**Key-words:** Ecological networks, specialization, connectance, nestedness.

## INTRODUÇÃO

Os estudos das relações entre abelhas e plantas sob a perspectiva das redes ecológicas se tornaram populares nas últimas décadas, e levaram a importantes entendimentos sobre os padrões não aleatórios das interações entre as espécies (Olesen e Jordano, 2002; Olesen, et al., 2008; Bascompte e Jordano, 2007; Vázquez et al., 2009). Esta ferramenta é extremamente útil para o entendimento das interações ecológicas, mas requer uma tradução cautelosa dos conceitos de rede para os conceitos ecológicos, evitando interpretações equivocadas dos resultados (Blüthgen, 2010).

Os estudos com redes mutualísticas apontam que, neste tipo de interação, as redes geralmente apresentam um padrão aninhado, no qual as espécies que fazem poucas interações (especialistas) interagem preferencialmente com espécies que fazem muitas interações (generalistas) (Bascompte et al., 2003; Hangen et al., 2012). Após os primeiros estudos sobre o aninhamento, diversos índices foram propostos para medir o quanto as redes se afastam do aninhamento perfeito, onde as espécies que realizam mais interações contêm todas as conexões realizadas pelas espécies que realizam menos interações na comunidade. O aninhamento ponderado (WNODF) é um destes índices, que leva em consideração não só a presença da interação, mas também o seu peso (Almeida-Neto e Ulrich, 2011). Outros índices usados nos estudos das redes refletem diferentes propriedades das comunidades ecológicas. A especialização em nível da comunidade ( $H_2'$ ), por exemplo, mede a diferença no uso de recursos pelas abelhas, levando em consideração quais as espécies de planta são utilizadas e a intensidade deste uso. Este índice varia de 0 (comunidade altamente generalizada) a 1 (comunidade altamente especializada) (Blüthgen et al., 2006). Já a conectância é dada pela razão entre o número de interações existentes e o número total de interações possíveis na rede, medindo o quanto as espécies estão ligadas na comunidade. Segundo Jordano (1987), quanto mais especializadas forem as interações, menor deve ser a proporção de conexões realizadas (menor valor de conectância).

Apesar da importância destes e outros índices, a descrição da topologia das redes ecológicas não devem ser interpretadas de modo estático, já que as espécies que as compõe estão sujeitas a uma dinâmica temporal. É importante

que sejam realizados estudos com dados em escala temporal, visando investigar a estabilidade e dinâmica temporal das propriedades das redes (Olesen et al., 2008; Petanidou et al., 2008; Pradal et al., 2009; Rasmussen et al., 2013).

Redes de polinizadores e plantas estudadas em escalas temporais e espaciais geralmente apresentam uma alta substituição de espécies e interações (*turnover*). Um ponto importante a ser observado é que a presença da interação não depende apenas da co-ocorrência das espécies, mas sofre influência de características fenológicas, abundância e competição interespecífica (Vázquez, 2005; Olesen et al., 2011). Poisot et al. (2012) observaram que a dissimilaridade nas interações das redes provém de diferenças na composição das espécies entre as redes e da plasticidade nas interações de espécies compartilhadas entre as redes comparadas. Estes autores propuseram um índice baseado na presença e ausência de interações para comparar a dissimilaridade de redes aos pares ou em maior número.

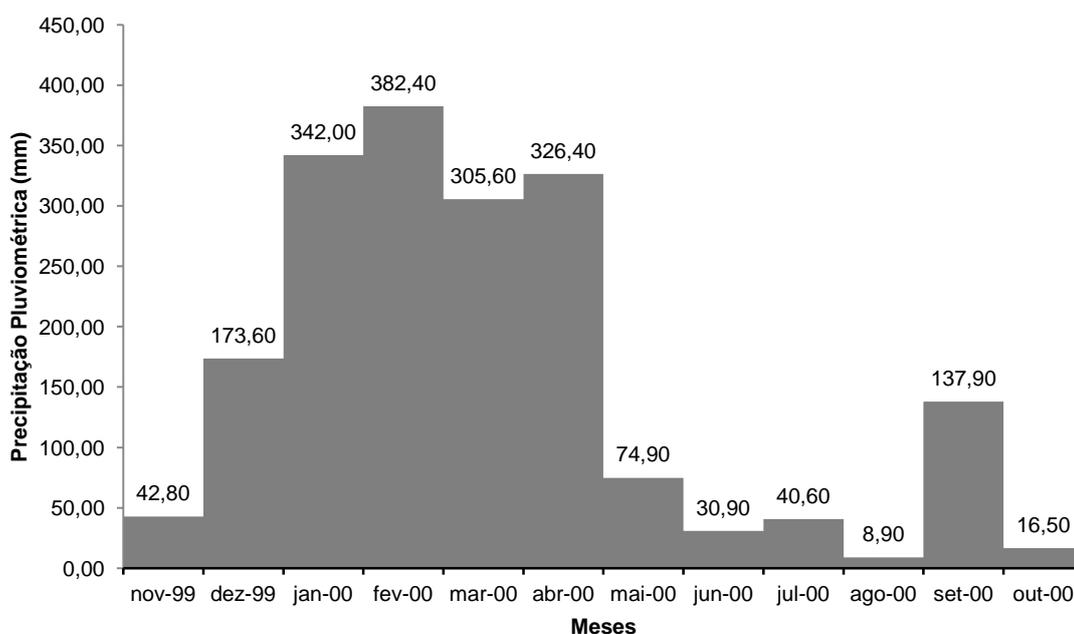
O objetivo deste estudo foi verificar se em uma região de transição cerrado-amazônia, a topologia das redes de interação abelha-planta se diferencia entre os períodos seco e chuvoso, em resposta à variação da precipitação registrada entre estes dois períodos, modificando os valores de especialização da rede ( $H_2'$ ), conectância (C) e aninhamento (WNODF).

## **MATERIAL E MÉTODOS**

O Bico-do-Papagaio é uma região de transição cerrado-amazônia, localizada no extremo norte do estado do Tocantins. A vegetação é composta por espécies arbustivas e herbáceas com elementos de vegetação ruderal, e foi alterada para a implantação de pastagens e outras atividades agrícolas, passando posteriormente por um processo de regeneração. O clima da região é Tropical, (Aw) segundo a classificação de Köppen (1948), caracterizado por duas estações distintas: verão úmido (outubro a abril) e inverno seco (maio a setembro). A temperatura média anual mínima e máxima situa-se respectivamente entre 14°C e 36°C. O índice pluviométrico médio anual é de 1.548mm a 1.795mm (SEPLAN, 2004). Os dados de precipitação acumulada durante o período de amostragem foram obtidos na estação do Serviço Geológico do Brasil (CPRM) em

Araguantins-TO, demonstrando a sazonalidade na distribuição das chuvas ao longo do ano (Figura 1).

Os dados analisados neste estudo são provenientes de um banco de dados do projeto Inventário da Fauna e Flora Apícolas da região do Bico do Papagaio, Estado do Tocantins, que realizou um levantamento de plantas e abelhas visitadas entre novembro de 1999 e outubro de 2000. Para a análise dos efeitos da sazonalidade nas redes de interação abelha-planta, foram selecionados os dados obtidos nos meses de fevereiro e março de 2000, considerada estação chuvosa, e em julho e agosto de 2000, considerada estação seca, em quatro municípios: Esperantina do Tocantins (5° 20' 16" S; 48° 35' 28" W); Buriti do Tocantins (5° 19' 59" S; 48° 13' 06" W); Sampaio (5° 22' 15" S; 47° 52' 11" W); Sítio Novo do Tocantins (5° 32' 56" S; 47° 41' 29" W).



**Figura 1.** Valores de precipitação mensal acumulada entre novembro de 1999 e outubro de 2000, obtidos na estação do Serviço Geológico do Brasil (CPRM) em Araguañtins - TO

Em cada um dos municípios, foi demarcado um transecto com aproximadamente 1000 metros de extensão, com exceção do município de Esperantina, onde foram amostrados dois transectos com as mesmas extensões. As coletas de abelhas foram realizadas quinzenalmente nestas transectos por uma dupla de coletores e uma dupla de auxiliares, totalizando 208h de esforço amostral (104h por coletor). A metodologia das coletas de abelhas baseou-se em

Sakagami et al. (1967). Os coletores percorreram o transecto de 5h00 às 18h00 partindo de pontos opostos, permanecendo entre cinco e dez minutos em cada espécime de planta florido, coletando todas as abelhas visitantes e identificando a espécie de planta e o horário da coleta. Os exemplares de abelhas foram depositados na Coleção de Abelhas do Instituto de Desenvolvimento Rural do Estado do Tocantins (RURALTINS) em Palmas-TO, e duplicatas foram doadas ao Museu da Escola de Agronomia da Universidade Federal da Bahia e aos especialistas que colaboraram com a identificação das espécies. As plantas visitadas também foram coletadas, e as exsiccatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana - BA (HUEFS) e na Coleção de Plantas Apícolas do RURALTINS. Estes dados são inéditos, com exceção dos dados coletados em Esperantina, que foram publicados anteriormente com outras abordagens (Santos et al., 2004; Carvalho et al., 2007).

Foram calculados índices separadamente para as estações chuvosa e seca, a fim de caracterizar a composição da taxocenose de abelhas e de plantas visitadas. Estes índices possuem significados biológicos diferentes, ou seja, composição da taxocenose de abelhas e padrão das visitas de abelhas às plantas. Foram calculados os índices de riqueza (S), diversidade  $\alpha$  de Simpson (1-D) e equitatividade de Pielou (J'). A riqueza refere-se ao número de espécies de abelhas coletadas ou plantas visitadas durante a amostragem. O índice de diversidade  $\alpha$  de Simpson, por sua vez, é baseado no índice de dominância, que mede a probabilidade de dois indivíduos coletados ao acaso pertencerem à mesma espécie. O índice de dominância é dado pela fórmula  $D = \sum p_i^2$ , onde "pi" é a proporção de indivíduos de abelhas coletados pertencentes à espécie "i", ou de indivíduos de abelhas visitantes registradas na espécie de planta "i". Neste estudo, o índice de Simpson foi expresso na forma 1-D. Esta é considerada uma das medidas de diversidade mais robustas (Magurran, 2004). A equitatividade das espécies de abelhas ou visitas das abelhas às plantas foi medida através do índice de Pielou (1969), que quantifica a uniformidade distribuição na abundância entre as espécies de abelhas ou visitas das abelhas às espécies de plantas. Este índice varia de 0 (distribuição concentrada) a 1 (distribuição igual), e é dado pela fórmula  $J' = H'/\ln S$ , onde "S" é o número total de espécies de abelhas/ visitas às plantas na amostra. Para o cálculo da similaridade na composição das espécies de abelhas e plantas visitadas, foi utilizado índice de Sorensen, dado pela fórmula

$S = 2a/(2a+b+c)$ , onde “a” representa o número de espécies compartilhadas entre as comunidades, e “b” e “c” representam o número de espécies exclusivas. Este índice varia de 0 (comunidades totalmente dissimilares) a 1 (comunidades com similaridade total) (Magurran, 2004). Estes índices foram calculados pelo pacote Vegan para R (R Development Core Team, 2010).

Foram montadas duas redes bipartidas, uma da estação chuvosa e outra da estação seca. Essas redes foram geradas a partir de matrizes de dados ponderados, contendo as abelhas representadas nas linhas, plantas visitadas nas colunas, e o número de abelhas coletadas em cada planta como elementos da matriz.

Para comparação da dissimilaridade das interações nas redes, foi utilizado o índice de beta diversidade de interações ( $\beta WN$ ) proposto por Poisot et al. (2012). Esta medida é definida pela fórmula  $\beta WN = \beta OS + \beta ST$ , onde  $\beta OS$  é a dissimilaridade originada das diferenças de interações entre espécies compartilhadas entre as estações e que interagem de modo diferente, e  $\beta ST$  a dissimilaridade originada da diferença na composição das espécies nas redes. Estes valores são calculados pela fórmula  $\beta W = a+b+c/(2a+b+c)$ , onde “a” é o número de interações compartilhadas entre as redes, e “b” e “c” o número de interações exclusivas de cada rede comparada (Koleff et al., 2003). O valor de  $\beta WN$  foi obtido usando as redes completas para cada estação, enquanto que o valor de  $\beta OS$  é obtido mantendo-se apenas as espécies presentes em ambas as redes.

Para a caracterização topológicas das redes, foram calculadas as seguintes métricas: a conectância (C), o grau de aninhamento ponderado (WNODF), e a especialização em nível da comunidade ( $H_2'$ ). A conectância é dada pela razão entre o número de interações existentes e o número total de interações possíveis na rede, medindo o quanto as espécies estão ligadas na comunidade. O aninhamento ponderado (WNODF) mede o quanto a rede é aninhada, ou seja, o quanto uma coluna de maior grau consegue prever todas as interações que ocorrem em uma coluna de menor grau, levando em consideração o peso dessas interações. A especialização em nível da comunidade ( $H_2'$ ) é um índice derivado do índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ), e mede o quanto a comunidade de abelhas difere em relação ao uso dos recursos florais, levando em consideração quais as espécies de planta são utilizadas e a intensidade deste

uso. As métricas foram calculadas pelo Pacote Bipartite 2.3-2 (Dormann et al., 2009) do R (R Development Core Team, 2010), através da função “*network level*”. Para testar a significância dos índices  $H_2'$  e WNODF, foi usada a função “*null.t.test*” com 1.000 aleatorizações, também disponível no pacote bipartite 2.3-2.

## RESULTADOS

Foram coletados 5.092 indivíduos de abelhas, pertencentes a 83 espécies e cinco famílias, que visitaram 47 espécies de plantas de 23 diferentes famílias. 40% do total das abelhas foi coletado na estação chuvosa, e 60% na estação seca (Tabela 1).

A espécie de abelha com maior número de indivíduos foi *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (aproximadamente 70% do total de visitas em cada estação). Na estação chuvosa, esta espécie foi seguida por *Trigona amazonensis* (Ducke, 1916) e *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793). Na seca, a segunda espécie com maior número de indivíduos foi *T. spinipes*, seguida por *Trigona* sp. grupo *fulviventris* Guérin, 1835. Na estação chuvosa, as plantas mais visitadas foram *Stachytarpheta* sp., *Borreria* sp. e *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz, respectivamente, que receberam 77% do total das visitas. Na estação seca, *Mabeae* sp., *Borreria* sp., *Stachytarpheta* sp. (52% das visitas). Para a lista de todas as espécies coletadas e número de indivíduos, consultar o Apêndice.

Dentre as espécies de abelhas, 36% ocorreram exclusivamente na estação chuvosa, 23% exclusivamente na estação seca, e 41% foram compartilhadas por ambas as estações. Um total de 36% das espécies de plantas foi visitada exclusivamente na estação chuvosa, 43% exclusivamente na estação seca e 21% das espécies foram visitadas em ambas as estações.

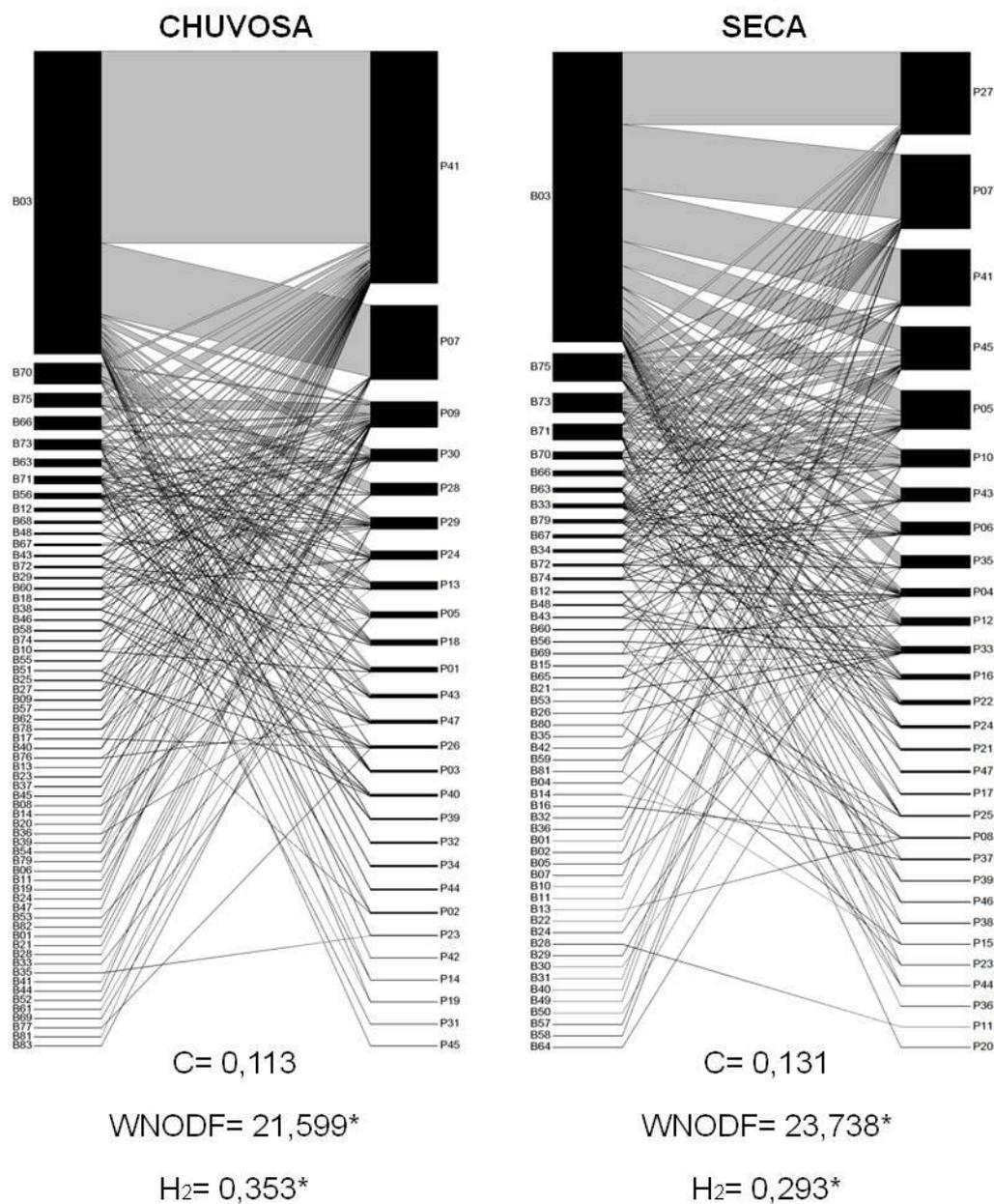
De acordo com a análise da taxocenose das abelhas, a riqueza, diversidade e equitatividade foram similares nas estações seca e chuvosa. O índice de similaridade de Soresen indicou uma similaridade moderada entre as estações. Para as plantas visitadas, a diversidade e equitatividade foram maiores na estação seca. O índice de similaridade de Soresen indicou similaridades baixa entre as estações (Tabela 1).

Foi registrado um total de 380 diferentes interações entre abelhas e plantas. Destas, 48% dos pares de espécies interagiram exclusivamente na estação seca, 45% dos pares exclusivamente na estação chuvosa, e apenas 6% em ambas. De acordo com o cálculo de dissimilaridade entre as interações das redes ( $\beta$ WN), as estações chuvosa e seca diferem em 88%. Porém, 63% dessa diferença é explicada pelas interações entre espécies que ocorrem em ambas as estações e interagem de modo diferente ( $\beta$ OS), e apenas 26% pela diferença na composição de espécies entre as estações ( $\beta$ ST), ou seja, pela ausência de um dos membros da interação ou do par de espécies nas redes (Tabela 1).

As redes geradas a partir das matrizes ponderadas de visitas de abelhas às plantas estão representadas na Figura 2, com as respectivas métricas para cada estação. A conectância (C) apresentou valores bastante parecidos para as estações chuvosa (C= 0,113) e seca (C= 0,131). O aninhamento ponderado (WNODF) e a especialização da comunidade ( $H_2'$ ) foram significativos ( $p < 0,01$ ) de acordo com o modelo nulo. Apesar de uma pequena diferença nos valores, a rede da estação chuvosa foi discretamente menos aninhada (WNODF= 21,599) e mais especializada ( $H_2'$ = 0,353) que a rede da estação seca (WNODF= 23,738;  $H_2'$ = 0,293) (Figura 2).

**Tabela 1.** Similaridade da comunidade de abelhas e plantas visitadas na região do Bico do Papagaio-TO, durante a estação chuvosa (fevereiro e março de 2000) e a estação seca (julho e agosto de 2000)

<b>Índices</b>	<b>Chuvosa</b>	<b>Seca</b>
<b>ABELHAS</b>		
Riqueza (S)	64	53
Espécies exclusivas	30	19
Espécies compartilhadas		34
Diversidade de Simpson (1-D)	0,50	0,48
Equitatividade de Pielou (J')	0,38	0,34
Similaridade Sorensen		0,58
<b>PLANTAS VISITADAS</b>		
Riqueza (S)	27	30
Espécies exclusivas	17	20
Espécies compartilhadas		10
Diversidade Simpson (1-D)	0,67	0,88
Equitatividade Pielou (J')	0,54	0,72
Similaridade Sorensen		0,35
<b>INTERAÇÕES</b>		
Nº de diferentes interações	208	196
Interações exclusivas	184	172
Interações comuns		24
Dissimilaridade Total ( $\beta$ WN)		0,88
Dissimilaridade entre espécies compartilhadas ( $\beta$ OS)		0,63
Dissimilaridade de espécies ( $\beta$ ST)		0,26



**Figura 2.** Redes abelha-planta na região do Bico do Papagaio-TO, durante as estações chuvosa (fevereiro e março de 2000) e seca (julho e agosto de 2000). Os retângulos pretos representam as espécies, com as abelhas representadas à esquerda e plantas à direita. As linhas na cor cinza representam as visitas das abelhas às plantas. A largura dos retângulos é proporcional ao número de visitas observadas em cada espécie, e a largura das linhas (visitas das abelhas às plantas) é proporcional ao número de visitas. Os códigos se referem às espécies listadas no Apêndice. Abaixo de cada rede, estão os valores de conectância (C), aninhamento ponderado (WNODF) e especialização da comunidade ( $H_2$ ). \*  $p < 0,01$

## DISCUSSÃO

Apesar da distribuição desigual das chuvas no período estudado, não foi observada diferença na riqueza, abundância e diversidade das abelhas entre as estações chuvosa e seca. Um expressivo número de espécies de abelhas (41% do total) foi registrado em ambas as estações, o que se refletiu em uma similaridade moderada calculada pelo índice de Sorensen. Porém, para as plantas visitadas, houve uma maior diferenciação na composição das espécies entre as estações, confirmada pelo menor número de espécies compartilhadas e baixa similaridade de Sorensen. Além disso, as abelhas distribuíram melhor as suas visitas na estação seca, o que pode ser observado na Figura 2 e confirmado pelo alto valor do índice de equitatividade ( $J'$ ) para as plantas.

Ao se analisarem as interações entre as espécies de plantas e abelhas, foi demonstrado que as estações chuvosa e seca diferem entre si, com apenas 6% dos diferentes tipos de interações ocorrendo em ambas. Esta mudança se deve principalmente às espécies que ocorrem nas estações chuvosa e seca, porém só interagem em uma delas. Carstensen et al. (2014), estudando a beta diversidade de interações em redes planta-polinizador, verificaram que a riqueza em espécies nas redes não está relacionada ao *turnover* das interações nas redes, e sim a abundância de flores entre as áreas. Nem sempre as espécies que coexistem temporalmente ou espacialmente interagem (Havens, 1992; Olesen et al., 2011). Outras condições, como a fenologia, disponibilidade de recursos e competição influenciam a “decisão” das espécies quanto à realização das interações (Vázquez, 2005).

Devido às diferenças na composição das redes que ocorrem em resposta às diferenças na distribuição das chuvas ao longo do ano, era esperado que os valores de conectância (C), aninhamento (WNODF) e especialização da comunidade ( $H_2'$ ) fossem bastante discrepantes. Porém estas métricas apresentaram valores próximos entre as estações, indicando uma relativa estabilidade da topologia das redes. Apesar da pequena diferença, na estação seca, onde a diversidade de plantas foi maior, a especialização da rede ( $H_2'$ ) foi menor, já que as abelhas distribuíram mais as suas visitas entre as espécies de plantas.

Estudos sobre redes de plantas e polinizadores em escalas temporais, alguns deles realizados em longos períodos, apontam que métricas topológicas das redes (e.g. aninhamento, modularidade, conectância) mantem-se estáveis a despeito de variações de composição de espécies e interações (Alarcón et al., 2008; Olesen et al., 2008; Petanidou et al., 2008; Dupont et al., 2009; Olesen et al., 2011). Diferente destes estudos anteriormente citados, Santos et al. (2014), estudando a dinâmica de redes de interação formigas e plantas com nectários extraflorais, verificaram uma diferença significativa nos padrões de rede entre as estações seca e chuvosa. Deve-se levar em consideração que estes autores coletaram em um ambiente semiárido, que devido à sazonalidade bastante marcada, possuem recursos quase que totalmente restritos à estação das chuvas.

Alguns autores encontraram pouca diferença na topologia das redes ecológicas em escalas espaciais. Dáttilo et al. (2013), estudando a estrutura espacial das redes de interação entre formigas e nectários extra-florais, observaram que a estrutura das redes se manteve inalterada na escala espacial estudada, apesar de mudanças na composição de espécies da rede. Zotarelli et al. (2014), comparando redes de abelhas sociais e plantas de diferentes áreas urbanas demonstraram que as propriedades de rede se mantêm similares apesar das diferenças na composição de espécies entre os locais.

Existe uma série de fatores que são levantados na literatura na tentativa de explicar os determinantes da estrutura das redes de interações mutualísticas entre animais e plantas, como a abundância, partição espacial e temporal, características fenotípicas que restringem as interações, sinal filogenético entre as espécies, dentre outros (Blühtgen et al., 2008; Vazquez et al., 2009). Estudos apontam que o padrão sazonal da fenologia de animais e plantas tem influência nas interações (Olesen et al., 2008; Rafferty et al., 2011). Basilio et al. (2006) demonstraram que a conectância das redes de interação de visitantes florais muda com a variação mensal no tamanho da rede.

Dentre as espécies de abelhas coletadas, *Apis mellifera* foi a mais abundante, enquanto que o gênero *Trigona* teve destaque em número de espécies (8 espécies) e em número de indivíduos. Estas espécies, além de outras presentes na taxocenose, são eussociais, possuindo colônias perenes e populosas, alta capacidade de armazenar alimento, tendência a um forrageamento mais generalista, e grande capacidade de comunicação, facilitando

a localização de fontes de alimento por outras operárias (Seeley, 1995; Winston, 2003; Kleinert et al., 2012). Segundo Seeley (1995), *A. mellifera* pode ser considerada um generalista extremo, já que as interações entre as operárias das colônias permitem a exploração dos recursos florais considerados mais produtivos no ambiente. Apesar do padrão de forrageamento generalista ser usado para classificar todas as espécies eussociais, alguns estudos registram a concentração de atividades de forrageio de *A. mellifera* e espécies de Meliponina em poucas fontes florais (Ramalho et al., 1990; Ramalho et al., 2007). As espécies solitárias tendem a apresentar uma maior susceptibilidade a padrões sazonais porque não armazenam alimento para a alimentação das larvas e dos adultos durante o período de escassez de recursos florais, além de possuírem populações com menor número de indivíduos. Por este motivo, espécies eussociais tendem a ser mais constantes e abundantes na amostra que espécies solitárias. Apesar disso, nas regiões tropicais é difícil estabelecer se há ou não um padrão sazonal para as abelhas solitárias, pois o inverno pouco rigoroso permite a fundação de ninhos e a produção de crias durante todo o ano (Sakagami et al., 1967; Roubik, 1989; Michener, 2007). Com a alta diversidade de flores presente nestes ambientes tropicais, as espécies que compõe as colônias perenes visitam vários tipos de flores, permitindo a manutenção da colônia mesmo frente à mudanças nos recursos florais (Kleinert et al., 2012). Carvalho et al. (2007) estudando a fenologia da comunidade de abelhas ao longo do ano em um município na mesma região, verificaram que as espécies eussociais foram dominantes na amostra, com destaque para as espécies *A. mellifera*, *T. amazonensis* e *Trigona pallens* (Fabricius, 1798). O mesmo padrão se repete para os quatro meses (fevereiro, março, julho e agosto) utilizados neste estudo, bem como para os outros três municípios de coleta. O destaque no número de indivíduos e de espécies eussociais na comunidade estudada provavelmente influenciou os padrões de especialização, conectância e aninhamento na rede, já que estas espécies tendem a ser mais constantes e abundantes na amostra ao longo do ano. As abelhas de comportamento mais generalista tendem a buscar as fontes de recursos disponíveis na área, fazendo com que, mesmo com diferenças na composição da taxocenose de plantas visitadas por abelhas, as características das redes se mantenham pela substituição de espécies de plantas utilizadas pelas abelhas. Espécies generalistas possuem preferências por flores mais

abundantes, e as redes de interação destas espécies tendem a apresentar uma maior conectância e menor modularidade quando comparadas com redes de espécies mais especialistas (Mendonça-Santos et al., 2010). Zotarelli et al. (2014) aponta que *A. mellifera* e *T. spinipes*, são espécies importantes na estruturação das redes. As generalizações e relações oportunistas nas redes plantas-polinizador parecem ter maior frequência na natureza que o esperado a partir de observações empíricas, além de apresentarem modificações temporais (Petanidou et al., 2008; Carstensen et al., 2014).

Os visitantes florais geralmente substituem as espécies de plantas visitadas ao longo do tempo, principalmente quando os episódios de florescimento não são completamente sincronizados com as atividades dos visitantes. A disponibilidade de plantas com períodos de florescimento complementares são importantes para a manutenção da comunidade de visitantes florais e polinizadores. Do mesmo modo, complementaridade temporal de polinizadores é essencial para a manutenção da comunidade de plantas (Blüthgen e Klein, 2011).

Neste estudo, foi evidenciado que os padrões de especialização em nível da rede, conectância e aninhamento não são determinados pela sazonalidade. Isto significa que, apesar das diferenças na composição da taxocenose de plantas visitadas por abelhas, a topologia das redes não se modifica entre as estações seca e chuvosa, indicando que há uma substituição de papéis funcionais entre as espécies.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALARCÓN, R.; WASER, N.M.; OLLERTON, J. Year-to-year variation in the topology of a plant–pollinator interaction network. **Oikos**, v. 117, n. 12, p. 1796-1807, 2008.

ALMEIDA-NETO, M.; ULRICH, W. A straightforward computational approach for quantifying nestedness using abundance data. **Environmental Modelling & Software**, v. 26, n. 2, p. 173-178, 2011.

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

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C.J.; OLESEN, J.M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, v. 100, n.16, p. 9383-9387, 2003.

BASILIO, A. M.; MEDAN, D.; TORRETTA, J. P.; BARTOLINI, N. J. A year-long plant–pollinator network. **Austral Ecology**, v. 31, n. 8, p. 975–983, 2006.

BLÜTHGEN N, MENZEL F.; BLÜTHGEN N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, v. 6, n. 8, p. 1-12, 2006.

BLÜTHGEN, N. Why network analysis is often disconnected from community ecology: a critique and an ecologist's guide. **Basic and Applied Ecology**, v. 11, n. 3, p. 185 -195, 2010.

BLÜTHGEN, N.; FRÜND, J.; VÁZQUEZ, D. P.; MENZEL, F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3387-3399, 2008.

BLÜTHGEN, N.; KLEIN, A. M. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, n. 12, v. 4, p. 282-291, 2011.

CARSTENSEN, D.; SABATINO, M.; TRØJELSGAARD, K.; MORELLATO, L. Beta Diversity of Plant-Pollinator Networks and the Spatial Turnover of Pairwise Interactions. **PLoS ONE**, v.9, n. 11, 2014.

CARVALHO, C. A. L.; SANTOS, F. M.; SILVA, R. F.; SOUZA, B. A. Phenology of Bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Transition Area Between the Cerrado and the Amazon Region in Brazil. **Sociobiology**, v. 50, n. 3, p. 1177-1190. 2007.

DÁTTILO, W., GUIMARÃES, P. R.; IZZO, T. J. Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 11, p. 1643–1648, 2013.

DORMANN, C.F. et al. Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. **The Open Ecology Journal**, v.2, p.7-24, 2009.

DUPONT, Y. L.; PADRÓN, B.; OLESEN, J. M.; PETANIDOU, T. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. **Oikos**, v.118, n. 8, p.1261-1269, 2009.

HAGEN, M., et al. Biodiversity, species interactions and ecological networks in a fragmented world. **Advances in Ecological Research**, v. 46, p. 89-210, 2012.

HAVENS, K. Scale and structure in natural food webs. **Science**, v. 257, n. 5703, p. 1107-1109, 1992.

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

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

KLEINERT, A.M. P. et al. Chapter 11: Social bees (Bombini, Apini, Meliponini. In: PANIZZU, A. R.; PARRA, José R. P. (Ed.). **Insect bioecology and nutrition for integrated pest management**. CRC press, p. 237-271, 2012.

KOLEFF, P.; GASTON, K.J.; LENNON, J.J. Measuring beta diversity for presence absence data. **Journal of Animal Ecology**, v. 72, n.3, p. 367-382, 2003.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Ilustr Mexico, Fondo de Cultura Economico, 478p., 1948.

MAGURRAN, A.E. **Measuring biological diversity**. Oxford, Blackwell Science, 256p., 2004.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**, 2a. edição. Baltimore, 913 p., 2007

OLESEN, J. M.; BASCOMPTE, J.; ELBERLING, H.; JORDANO, P. Temporal dynamics in a pollination network. **Ecology**, v. 89, n.6, p. 1573-1582, 2008.

OLESEN, J.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y.; ELBERLING, H.; RASMUSSEN, C.; JORDANO, P. Missing and forbidden links in mutualistic networks. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 278, n.1706, p.725-732, 2011.

OLESEN, J.; JORDANO, P. Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. **Ecology**, v. 83, n. 9, p. 2416-2424, 2002.

PETANIDOU, T.; KALLIMANIS, A.S.; TZANOPOULOS, J.; SGARDELIS, S.P.; PANTIS, J.D. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, v.11, n.6, p. 564-575, 2008.

PIELOU, E.C. **An introduction to mathematical ecology**. Wiley, New York, 286 p., 1969.

POISOT, T.; CANARD, E.; MOUILLOT, D.; MOUQUET, N.; GRAVEL, D.; JORDAN, F. The dissimilarity of species interaction networks. **Ecology Letters**, v. 15, n. 12, p. 1353-1361, 2012.

PRADAL, C.; OLESEN, J.; WIUF, C. Temporal development and collapse of an arctic plant–pollinator network. **BMC ecology**, v. 9, n. 1, p. 24, 2009.

R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010.

RAFFERTY, N.E.; IVES, A.R. Effects of experimental shifts in flowering phenology on plant–pollinator interactions. **Ecology Letters**, v. 14, n. 1, p. 69-74, 2011.

RAMALHO, M.; KLEINERT-GIOVANNINI, A.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. **Apidologie**, v. 21, n. 5, p. 469-488, 1990.

RAMALHO, M.; SILVA, M. D.; CARVALHO, C. A. L. Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise

comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. **Neotropical entomology**, v. 36, n. 1, p. 38-45, 2007.

RASMUSSEN, C.; DUPONT, Y.L.; MOSBACHER, J.B.; TRØJELSGAARD, K.; OLESEN, J.M. Strong impact of temporal resolution on the structure of an ecological network. **PloS One**, v. 8, n. 12, p. e81694, 2013.

ROUBIK, D. W. **Ecology and Natural History of Tropical Bees**. Cambridge Univ. Press, New York, 514p.,1989.

SAKAGAMI, S.F., S. LAROCCA; J.S. MOURE. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR) south Brazil. Preliminary report. **Journal of the Faculty of Science of Hokkaido University**, Serie VI, Zoology, Sapporo, v. 16, n. 2, p.253-291, 1967.

SANTOS, F. M.; CARVALHO, C. A. L.; SILVA, R. F. Diversidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de transição Cerrado-Amazônia. **Acta Amazonica**, v. 34, n. 2, p. 325-334, 2004.

SANTOS, G. M. M.; AGUIAR, C. M. L.; MELLO, M. A. R. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, v. 41, n.4, p. 466-475, 2010.

SANTOS, G.; DÁTTILO, W.; PRESLEY, S. The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. **Ecological Entomology**, v.39, n.6, p.674-683, 2014.

SEELEY, T. D. **The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies**. Harvard University Press, 295p., 2009.

SEPLAN. **Projeto de Gestão Ambiental Integrada: Bico do Papagaio. Zoneamento Ecológico-Econômico**. Palmas, TO. 326 p., 2004.

TRØJELSGAARD, K.; JORDANO, P.; CARSTENSEN, D.; OLESEN, J.. Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1802, p. 2014-2925, 2015.

VÁZQUEZ, D. P., CHACOFF N., CAGNOLO L. Evaluating multiple determinants of the structure of mutualistic networks. **Ecology**, v. 90, n.8, p. 2039-2046, 2009.

VÁZQUEZ, D.P. Degree distribution in plant-animal mutualistic networks: forbidden links or random interactions? **Oikos**, v. 108, n. 2, p. 421-426, 2005.

WINSTON, M. L. A. **Biologia da Abelha**. Magister, Porto Alegre, 276p., 2003.

ZOTARELLI, H.; EVANS, D.; BEGO, L.; SOFIA, S. A Comparison of social bee–plant networks between two urban areas. **Neotropical Entomology**, v. 43, n. 5, p. 399-408, 2014.

## CAPÍTULO 2

### VARIAÇÃO SAZONAL NA CENTRALIDADE E ESPECIALIZAÇÃO DAS ABELHAS NAS REDES ECOLÓGICAS<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Artigo a ser ajustado para posterior submissão ao Comitê Editorial do periódico científico *Neotropical Entomology*, em versão na língua inglesa

## VARIAÇÃO SAZONAL NA CENTRALIDADE E ESPECIALIZAÇÃO DAS ABELHAS NAS REDES ECOLÓGICAS

**RESUMO:** Na literatura está disponível uma série de índices qualitativos e quantitativos que visam acessar a importância das espécies nas redes ecológicas. Esta informação tem impacto sobre a estrutura e dinâmica das redes, permitindo distinguir as principais espécies responsáveis pela manutenção da estrutura nas redes. O objetivo deste estudo foi analisar se a variação sazonal correlaciona-se com a importância relativa das espécies de abelhas nas redes de interação ecológica abelha-planta. Os dados analisados neste estudo foram obtidos de um levantamento de abelhas e plantas em uma região de transição cerrado-amazônia no Tocantins, entre os meses de fevereiro e março de 2000 (estação chuvosa) e julho e agosto de 2000 (estação seca). As espécies de abelhas foram analisadas quanto à abundância, grau, força de interação, a especialização em nível das espécies ( $d'$ ) e centralidade (índice  $G_c$ ). Para analisar o efeito da sazonalidade foi realizado o teste  $t$  de Student. Para verificar se há correlação entre a abundância e o grau e as métricas calculadas utilizou-se o teste de correlação de Spearman. Segundo o teste  $t$ , os valores de força de interação e especialização não diferem entre as estações, porém, os valores destas métricas variaram bastante para as espécies comuns às estações. O core central de espécies generalistas apresentou pouca modificação em composição de espécies entre as estações. A força de interação correlacionou-se positivamente com o grau e a força, contudo a especialização não se correlacionou com estas variáveis. São discutidos os possíveis processos relacionados a este padrão, associados a uma alta frequência de espécies sociais na amostra. A sazonalidade parece não apresentar influência direta para a centralidade e força de interação das espécies de abelhas quando analisadas em conjunto, no entanto, a resposta à sazonalidade varia entre as espécies.

**Palavras-Chave:** Cerrado-Amazônia, redes ecológicas, mutualismo, força de interação.

## SEASONAL VARIATION IN THE CENTRALITY AND SPECIALIZATION OF BEES IN ECOLOGICAL INTERACTION NETWORKS

**ABSTRACT:** In the literature is available a number of qualitative and quantitative indices that seek to access the importance of species in ecological networks. This information has an impact on the structure and dynamics of networks, allowing to distinguish the main species responsible for maintaining the structure in networks. The objective of this study was to analyze the seasonal variation correlates with the relative importance of species of bees in the bee-plant interaction networks. The data analyzed in this study were obtained from a survey of bees and plants in a Savannah-Amazon transition region of Tocantins, between the months of February and March 2000 (rainy season) and July and August 2000 (dry season). The bee species were analyzed for the species degree, interaction strength, the specialization of the species ( $d'$ ) and centrality ( $G_c$  index). To analyze the effect of seasonality was performed Student  $t$  test. To check for correlation between the abundance and grade and calculated metrics we used the Spearman correlation test. According to the  $t$  test, strength values of interaction and specialization not differ between seasons, however, the values of these metrics varied widely for common species to the seasons. The central core of generalist species showed little change in species composition between stations. The interaction strength was positively correlated with the degree and strength, but the specialization was not correlated with these variables. The possible processes related to this pattern, associated with a high frequency of social species in the sample are discussed. Seasonality does not seem to present a direct influence to the centrality and strength of interaction of bee species when taken together, however, the answer to the seasonality varies among species.

**Key-words:** Savannah-Amazon, ecological networks, mutualism, interaction strength.

## INTRODUÇÃO

A discussão sobre o grau de generalização e especialização das interações entre plantas e polinizadores tem ganhado novas perspectivas com o desenvolvimento dos estudos de redes ecológicas (Waser e Ollerton, 2006; Johnson e Stainer, 2000; Bluthgen et al., 2006). A visão dicotômica de especialização obrigatória *versus* extrema generalização tem cada vez mais dado espaço a uma escala que varia no uso de recursos pelas espécies de polinizadores com diferentes amplitudes de nicho, associadas a características biológicas e ecológicas das espécies, variações espaço-temporais, dentre outros (Waser et al., 2006). Apesar de não haver um consenso em relação a esta discussão, o comportamento extremamente especializado parece menos comum em estudos de interação planta-polinizador em escala comunitária (Waser e Ollerton, 2006).

Existem diversas formas de se medir a importância das espécies nas redes, desta forma, discutir a especialização ou generalização no uso dos recursos. O grau é a medida do número de interações que uma espécie realiza. Este informa a importância qualitativa de uma espécie, considerando que aquelas que possuem maior grau em relação às demais ocupam uma posição central de importância na rede (Dáttilo et al., 2013). Apesar de conterem informações biológicas relevantes, índices qualitativos, como o grau, não permitem acessar o efeito por indivíduo de uma espécie sobre a outra, além de considerar que os polinizadores usam todas as espécies de planta na mesma proporção (Blütghen et al., 2006; Bascompte e Jordano, 2014). Deste modo, índices que usam dados ponderados complementam o entendimento das propriedades emergentes de redes ecológicas.

A centralidade é uma propriedade das espécies nas redes relacionada à posição ocupada por cada uma. Pocock et al. (2011) avaliou 14 diferentes índices para acessar a importância topológica de espécies em redes, discutindo a importância de escolher índices adequados ao objetivo do estudo. A centralidade pode ser calculada a partir do número de conexões binárias das espécies (grau) ou considerando dados ponderados. Neste último caso, pode ser calculada através da força de interação, que é a soma das dependências das outras espécies da rede em relação a ela (Berlow et al., 2004; Vázquez et al. 2005;

Vázquez et al. 2007; Vázquez et al., 2015). Outras métricas baseadas no clássico índice de diversidade de Shannon ( $H'$ ) têm sido utilizadas nos estudos das redes ecológicas, incluindo a especialização no nível da população ( $d'$ ). Este índice calcula o grau de especialização de uma espécie analisando a proporção de uso dos recursos por uma espécie em comparação ao restante da comunidade. Uma espécie de abelha é considerada especialista por este índice se ela usa espécies de planta mais do que esperado com base na sua abundância e na comparação com uso das plantas por outras abelhas (Blüthgen et al., 2006; 2008).

Intuitivamente, espera-se que a variação na composição das comunidades ao longo do tempo, como ocorre em comunidades naturais, influencie diretamente o padrão das interações principalmente por modificar de modo quantitativo e qualitativo os recursos florais disponíveis para as abelhas, além de modificar as populações de abelhas. Estas mudanças provavelmente se refletem nos papéis das espécies nas redes, que podem ser medidos pelo grau e força de interação. Além disso, a especialização das espécies também pode sofrer mudanças com a disponibilidade de recursos e competidores.

O objetivo deste estudo foi analisar se a variação na precipitação observada ao longo do ano correlaciona-se com a importância relativa das espécies na rede, medidas através do grau, da força de interação, e da especialização em nível das espécies ( $d'$ ).

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os dados analisados neste estudo fazem parte de um banco de dados obtidos a partir de um levantamento de plantas e abelhas visitadas entre novembro de 1999 e outubro de 2000, em diferentes municípios em uma região de transição cerrado-amazônia, localizada no extremo norte do Estado do Tocantins. A vegetação da região é composta por espécies arbustivas e herbáceas com elementos de vegetação ruderal, e foi alterada para a implantação de pastagens e outras atividades agrícolas, passando posteriormente por um processo de regeneração. O clima da região é Tropical, Aw segundo a classificação de Köppen (1948), caracterizado por duas estações distintas: verão úmido (outubro a abril) e inverno seco (maio a setembro). A temperatura média

anual mínima e máxima situa-se respectivamente entre 14°C e 36°C. O índice pluviométrico médio anual é de 1.548mm a 1.795mm (SEPLAN, 2004).

As amostragens das abelhas foram realizadas em um transecto com aproximadamente 1000 metros de extensão em cada um dos municípios, com exceção do município de Esperantina, onde foram amostradas dois transectos com as mesmas dimensões. As coletas de abelhas foram realizadas quinzenalmente nestes transectos por uma dupla de coletores e uma dupla de auxiliares segundo a metodologia de Sakagami et al. (1967), totalizando 208h de esforço amostral (104h por coletor). Os coletores percorreram o transecto de 5h00 às 18h00 partindo de pontos opostos, permanecendo entre cinco e dez minutos em cada espécime de planta florido, coletando todas as abelhas visitantes.

Os exemplares foram depositados na Coleção de Abelhas do Instituto de Desenvolvimento Rural do Estado do Tocantins (RURALTINS) em Palmas-TO, e duplicatas foram doadas ao Museu da Escola de Agronomia da Universidade Federal da Bahia e aos especialistas que colaboraram com a identificação das espécies. As plantas visitadas também foram coletadas, e as exsicatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana - BA (HUEFS) e na Coleção de Plantas Apícolas do RURALTINS.

Com base nos dados de precipitação acumulada na região, que demonstrou sazonalidade marcada, foram selecionados os meses de fevereiro e março de 2000 (estação chuvosa) e julho e agosto de 2000 (estação seca), em quatro diferentes municípios: Esperantina do Tocantins (5° 20' 16" S; 48° 35' 28" W); Buriti do Tocantins (5° 19' 59" S; 48° 13' 06" W); Sampaio (5° 22' 15" S; 47° 52' 11" W); Sítio Novo do Tocantins (5° 32' 56" S; 47° 41' 29" W).

Foram montadas duas redes bipartidas, separadas entre as estações chuvosa e seca. Estas redes foram geradas a partir de matrizes de dados ponderados, contendo as espécies de abelhas representadas nas linhas, as espécies de plantas visitadas nas colunas, e o número de abelhas coletadas como elementos da matriz.

As espécies de abelhas foram analisadas quanto à abundância (número de indivíduos coletados) e grau (número de interações com plantas, ou seja, número de espécies de plantas visitadas).

Foram calculadas a força de interação e a especialização em nível das espécies (d') para cada uma das espécies de abelhas que compõe as redes. A

força de interação de uma determinada espécie é a soma das dependências das espécies do outro nível em relação a ela. A dependência de uma espécie  $i$  em relação à espécie  $j$  é calculada a partir da proporção das interações realizadas entre  $i$  e  $j$  diante do total de interações realizadas por  $i$ , ou seja, é a razão entre o número de indivíduos no par  $i$  e  $j$  e o total de indivíduos da espécie  $i$ . A especialização em nível da espécie ( $d'$ ) (Blüthgen et al., 2006) é calculada a partir de uma fórmula derivada do índice de Shannon ( $H'$ ), quando usado para análises de amplitude de nicho trófico. Porém, além de utilizar a proporção de uso dos recursos em seu cálculo, compara esta proporção com o restante da comunidade, acessando a disponibilidade do mesmo, e o quão oportunista uma espécie é em relação às outras. Este índice varia de 0 (generalização máxima) a 1 (especialização máxima). Estas métricas foram calculadas pelo pacote bipartite 2.3-2 (Dormann et al., 2009) do R (R Development Core Team, 2010), através da função “*species level*”. Para definir a composição do core de espécies de abelhas, foi usada a fórmula  $G_c = (k_i - k_{\text{médio}}) / \sigma k$  (Dáttillo et al., 2013), onde  $k_i$  é o número de espécies de plantas visitadas pela espécie de abelha,  $k_{\text{médio}}$  é o número médio de espécies de plantas visitadas pelas abelhas e  $\sigma k$  o desvio padrão deste valor. Valores de  $G_c > 1$  significam que a espécie de abelha faz mais interações que as outras, sendo considerada como parte do core de generalistas. Estes índices foram calculados separadamente para a estação chuvosa (fevereiro e março de 2000) e para a estação seca (julho e agosto de 2000).

Para analisar o efeito temporal para o conjunto dos dados, foi realizado o teste  $t$  de Student para amostras independentes, conduzido no R (R Development Core Team, 2010), entre os valores de força de interação e especialização para todas as espécies de cada estação. Para verificar se há correlação entre a abundância e o grau (número de espécies de plantas visitadas) e as métricas calculadas foi feito o teste de correlação de Spearman entre estas variáveis utilizando o programa Bioestat 5.3 (Ayres et al., 2007).

## RESULTADOS

Foram coletados 5092 indivíduos de abelhas pertencentes a 83 (oitenta e três) espécies, visitando 47 (quarenta e sete) espécies de plantas. Na estação chuvosa, foi coletado 40% do total de indivíduos pertencentes a 64 espécies de

abelhas, e na estação seca, 60% dos indivíduos pertencentes a 53 espécies. 26 espécies de abelhas ocorreram exclusivamente na estação chuvosa, 20 exclusivamente na estação seca e 34 em ambas. Com relação às plantas, 20 espécies foram visitadas exclusivamente na estação seca, 17 espécies visitadas exclusivamente na estação chuvosa, e apenas 10 espécies foram visitadas em ambas as estações. Para a lista das plantas visitadas, consultar o Apêndice. Foram registradas 196 interações na estação seca e 208 na estação chuvosa. Destas, 184 diferentes interações ocorreram exclusivamente na estação seca, 172 exclusivamente na estação chuvosa, e apenas 24 interações ocorreram em ambas.

A espécie de abelha mais abundante e com maior número de espécies de plantas visitadas, ou seja, com maior grau, foi *Apis mellifera* Linnaeus, 1758. Esta espécie apresentou cerca de 10 vezes mais indivíduos que a segunda mais abundante e teve o grau aproximadamente duas vezes maior em ambas as estações. *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) e outras espécies do gênero *Trigona* também apresentaram altos valores de abundância e grau em ambas as estações (Tabela 1). Na Figura 1, estão representados o número de indivíduos de abelhas e a distribuição do grau em cada estação. Os valores de abundância e número de espécies de plantas visitadas (grau) apresentaram uma alta correlação (Coeficiente de Spearman ( $r_s$ )= 0,8930;  $t = 21,2826$ ; ( $p$ )= < 0.0001), evidenciada principalmente para espécies mais abundantes na amostra (Figura 1).

Em média, a força de interação e a especialização ( $d'$ ) apresentaram maiores valores na estação seca que na chuvosa, entretanto com grande variação entre os valores. Segundo o teste  $t$ , os valores de força de interação não diferem entre as estações ( $t = -0,43$ ,  $df = 99,1$ ,  $p\text{-value} = 0,67$ ). Os valores de especialização também não apresentaram diferenças estatisticamente significativas entre as estações ( $t = -0,88$ ,  $df = 103,06$ ,  $p\text{-value} = 0,38$ ).

*Apis mellifera* apresentou a maior força de interação em ambas as estações e foi seguida por diferentes espécies do gênero *Trigona*, que também apresentaram alta força de interação, porém com valores muito menores que *A. mellifera*. Para as espécies que foram comuns às estações, os valores de força de interação diferiram 2,02 a 0,01, sendo a maior diferença registrada para *Trigona amazonensis* (Ducke, 1916) (2,68 na estação chuvosa e 0,66 na seca) (Tabela 1).

**Tabela 1.** Número de indivíduos, Grau (número de espécies de plantas visitadas), Força de interação, especialização ( $d'$ ) e índice de Gc de espécies core e periféricas (Dáttilo et al., 2013) de abelhas em redes de interação abelha-planta da região do Bico do Papagaio-TO. O símbolo “-” significa que a espécie não foi coletada na estação. Os valores destacados em cinza para o índice Gc representam as espécies que pertencem ao core de generalistas em cada estação. “Cód” se refere ao código das espécies listadas no Apêndice.

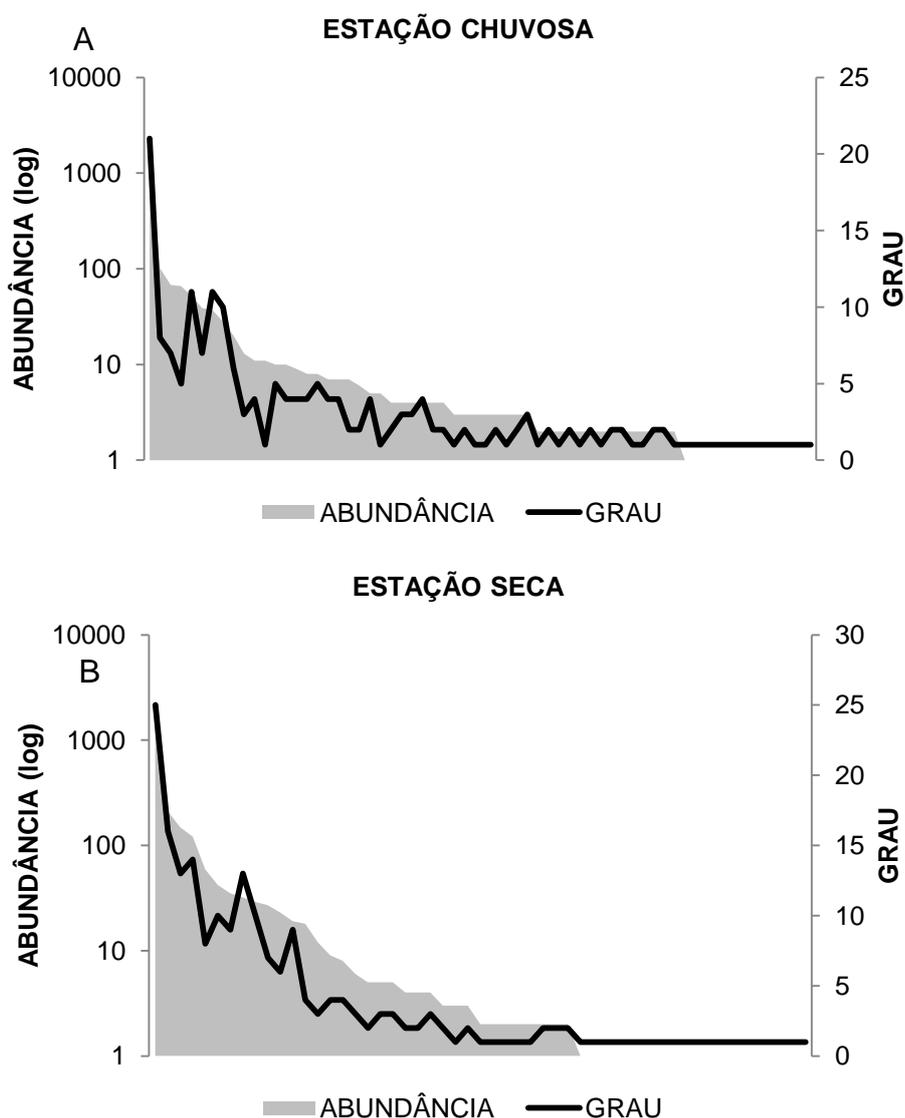
ESPÉCIE	CÓD.	Nº DE IND.		GRAU		FORÇA		$d'$		Gc	
		CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA
<i>Acanthopus cf. palmatus</i> (Olivier, 1789)	B01	1	1	1	1	0.01	0.00	0.31	0.00	-0.62	-0.59
<i>Ancyloscelis</i> sp.	B02	-	1	-	1	-	0.00	-	0.06	-	-0.59
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	B03	1439	2166	21	25	12.03	14.00	0.36	0.25	5.36	4.28
<i>Augochlora</i> sp.1	B04	-	2	-	1	-	0.02	-	0.38	-	-0.59
<i>Augochlora</i> sp.2	B05	-	1	-	1	-	0.02	-	0.35	-	-0.59
<i>Augochlora</i> sp.3	B06	2	-	1	-	0.00	-	0.02	-	-0.62	-
<i>Augochlorella (Pereirapis)</i> sp.	B07	-	1	-	1	-	0.00	-	0.02	-	-0.59
<i>Augochloropsis</i> sp.1	B08	2	-	2	-	0.03	-	0.17	-	-0.32	-
<i>Augochloropsis</i> sp.2	B09	4	-	2	-	0.01	-	0.04	-	-0.32	-
<i>Augochloropsis</i> sp.3	B10	5	1	4	1	0.08	0.01	0.15	0.24	0.28	-0.59
<i>Augochloropsis</i> sp.4	B11	2	1	1	1	0.02	0.00	0.36	0.02	-0.62	-0.59
<i>Bombus (Fervidobombus) brevivillus</i> Franklin, 1913	B12	20	12	6	3	0.54	1.03	0.30	0.78	0.88	-0.19
<i>Centris (Hemisiella) vittata</i> Lepeletier, 1841	B13	3	1	1	1	0.00	0.10	0.04	0.64	-0.62	-0.59
<i>Centris (Ptilotopus) denudans</i> (Lepeletier, 1841)	B14	2	2	2	1	0.02	0.20	0.17	0.75	-0.32	-0.59
<i>Centris (Trachina) fuscata</i> (Lepeletier, 1841)	B15	-	5	-	2	-	0.34	-	0.66	-	-0.39
<i>Centris (Trachina)</i> sp.	B16	-	2	-	1	-	0.20	-	0.75	-	-0.59
<i>Centris(Centris) aenea</i> Lepeletier, 1841	B17	3	-	2	-	0.07	-	0.17	-	-0.32	-
<i>Ceratina maculifrons</i> Smith, 1854	B18	8	-	4	-	0.15	-	0.17	-	0.28	-
<i>Ceratina</i> sp.5	B19	2	-	1	-	0.01	-	0.20	-	-0.62	-
<i>Coelioxys</i> sp.1	B20	2	-	2	-	0.00	-	0.00	-	-0.32	-
<i>Coelioxys</i> sp.2	B21	1	4	1	2	0.01	0.20	0.31	0.58	-0.62	-0.39
<i>Coelioxys</i> sp.3	B22	-	1	-	1	-	0.00	-	0.10	-	-0.59
<i>Coelioxys</i> sp.4	B23	3	-	1	-	0.00	-	0.04	-	-0.62	-
<i>Coelioxys</i> sp.5	B24	2	1	1	1	0.00	0.01	0.02	0.29	-0.62	-0.59
<i>Coelioxys</i> sp.6	B25	4	-	3	-	0.08	-	0.10	-	-0.02	-
<i>Diadasina</i> sp.	B26	-	3	-	2	-	0.04	-	0.31	-	-0.39

Tabela 1. Continuação.

ESPÉCIE	CÓD.	Nº DE IND.		GRAU		FORÇA		d'		Gc	
		CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA
<i>Eufriesea surinamensis</i> (Linnaeus, 1758)	B27	4	-	3	-	0.03	-	0.09	-	-0.02	-
<i>Eulaema (Eulaema) niveofasciata</i> (Friese, 1899)	B28	1	1	1	1	0.01	1.00	0.31	1.00	-0.62	-0.59
<i>Exomalopsis (Exomalopsis) auropilosa</i> Spinola, 1853	B29	9	1	4	1	0.13	0.01	0.09	0.24	0.28	-0.59
<i>Exomalopsis (Exomalopsis) sp.1</i>	B30	-	1	-	1	-	0.01	-	0.29	-	-0.59
<i>Frieseomelitta sp. 2</i>	B31	-	1	-	1	-	0.00	-	0.02	-	-0.59
<i>Frieseomelitta sp.1</i>	B32	-	2	-	1	-	0.00	-	0.16	-	-0.59
<i>Frieseomelitta varia varia</i> (Lepelletier, 1836)	B33	1	32	1	13	0.03	0.28	0.51	0.08	-0.62	1.84
<i>Gaesischia (Gaesischia) araguaiana</i> Urban, 1968	B34	-	23	-	6	-	0.10	-	0.18	-	0.42
<i>Hylaeus sp.</i>	B35	1	3	1	1	0.25	0.01	0.80	0.17	-0.62	-0.59
<i>Megachile (Acentron) sp.</i>	B36	2	2	2	1	0.05	0.01	0.38	0.20	-0.32	-0.59
<i>Megachile (Austromegachile) habilis</i> Mitchell, 1930	B37	3	-	1	-	0.01	-	0.23	-	-0.62	-
<i>Megachile (Leptorachis) paulistana</i> Schrotthy, 1902	B38	7	-	4	-	0.16	-	0.33	-	0.28	-
<i>Megachile (Neochelynia) paulista</i> (Schrottky, 1920)	B39	2	-	2	-	0.00	-	0.00	-	-0.32	-
<i>Megachile (Ptilosarus) sp.1</i>	B40	3	1	2	1	0.00	0.00	0.00	0.02	-0.32	-0.59
<i>Megachile (Ptilosarus) sp.2</i>	B41	1	-	1	-	0.01	-	0.31	-	-0.62	-
<i>Megachile sp. 2</i>	B42	-	2	-	2	-	0.03	-	0.36	-	-0.39
<i>Megachile sp.1</i>	B43	10	8	5	4	0.17	0.09	0.23	0.33	0.58	0.02
<i>Megachilie (Acentron) sp.</i>	B44	1	-	1	-	0.00	-	0.16	-	-0.62	-
<i>Megalopta sp.</i>	B45	3	-	1	-	0.00	-	0.04	-	-0.62	-
<i>Melipona (Melikerria) fasciculata</i> Smith, 1854	B46	7	-	4	-	0.40	-	0.41	-	0.28	-
<i>Melipona (Michmelia) rufiventris</i> Lepelletier, 1836	B47	2	-	1	-	0.00	-	0.02	-	-0.62	-
<i>Melipona (Michmelia) seminigra pernigra</i> Moure & Kerr, 1950	B48	11	9	4	4	0.11	0.48	0.11	0.54	0.28	0.02
<i>Melitoma segmentaria</i> (Fabricius, 1804)	B49	-	1	-	1	-	0.00	-	0.02	-	-0.59
<i>Nannotrigona testaceicornis</i> Lepelletier, 1836	B50	-	1	-	1	-	0.01	-	0.29	-	-0.59
<i>Oxaea flavescens</i> Klug, 1807	B51	4	-	4	-	0.27	-	0.48	-	0.28	-
<i>Oxaea sp.</i>	B52	1	-	1	-	0.02	-	0.42	-	-0.62	-
<i>Oxytrigona tataira</i> (Smith, 1863)	B53	2	4	1	2	0.06	0.01	0.57	0.18	-0.62	-0.39
<i>Paratetrapedia lugubris</i> (Cresson, 1878)	B54	2	-	2	-	0.02	-	0.14	-	-0.32	-

Tabela 1. Continuação.

ESPÉCIE	CÓD.	Nº DE IND.		GRAU		FORÇA		d'		Gc	
		CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA	CHUVOSA	SECA
<i>Paratetrapedia connexa</i> (Vachal, 1909)	B55	5	-	1	-	0.00	-	0.05	-	-0.62	-
<i>Paratetrapedia lineata</i> (Spinola, 1853)	B56	28	5	10	3	0.59	0.62	0.12	0.65	2.07	-0.19
<i>Paratetrapedia testacea</i> (Smith, 1854)	B57	4	1	2	1	0.01	0.00	0.04	0.06	-0.32	-0.59
<i>Paratetrapedia fervida</i> (Smith, 1879)	B58	7	1	2	1	0.01	0.00	0.04	0.06	-0.32	-0.59
<i>Partamona ailyae</i> Camargo, 1980	B59	-	2	-	2	-	0.01	-	0.08	-	-0.39
<i>Partamona</i> sp.	B60	8	6	5	3	0.27	0.05	0.34	0.28	0.58	-0.19
<i>Plebeia</i> sp.	B61	1	-	1	-	0.02	-	0.42	-	-0.62	-
<i>Ptiloglossa</i> sp.	B62	4	-	2	-	0.01	-	0.04	-	-0.32	-
<i>Scaptotrigona</i> sp.1	B63	39	35	7	9	1.03	1.20	0.65	0.47	1.18	1.03
<i>Scaptotrigona</i> sp.2	B64	-	1	-	1	-	0.02	-	0.35	-	-0.59
<i>Scaptotrigona</i> sp.3	B65	-	4	-	3	-	0.02	-	0.12	-	-0.19
<i>Tetragona quadrangula</i> (Lepelletier, 1836)	B66	66	42	5	10	0.59	0.34	0.14	0.15	0.58	1.23
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)	B67	11	27	1	7	0.19	0.32	0.67	0.29	-0.62	0.62
<i>Tetrapedia</i> sp.	B68	13	-	3	-	0.07	-	0.07	-	-0.02	-
<i>Trigona (Trigona)</i> sp.	B69	1	5	1	3	0.02	0.07	0.47	0.36	-0.62	-0.19
<i>Trigona amazonensis</i> (Ducke, 1916)	B70	101	59	8	8	2.68	0.66	0.60	0.27	1.48	0.83
<i>Trigona pallens</i> (Fabricius, 1798)	B71	37	121	11	14	2.62	3.54	0.46	0.42	2.37	2.05
<i>Trigona recursa</i> Smith, 1863	B72	10	19	4	9	0.18	1.06	0.23	0.30	0.28	1.03
<i>Trigona</i> sp. grupo <i>fulviventris</i> Guérin, 1835	B73	52	148	11	13	2.90	1.00	0.33	0.14	2.37	1.84
<i>Trigona</i> sp.1	B74	6	18	2	4	0.05	0.15	0.20	0.32	-0.32	0.02
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	B75	68	211	7	16	0.65	2.01	0.37	0.19	1.18	2.45
<i>Trigona truculenta</i> Almeida, 1984	B76	3	-	2	-	0.10	-	0.51	-	-0.32	-
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis</i> (Olivier, 1789)	B77	1	-	1	-	0.07	-	0.62	-	-0.62	-
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) cf. aurulenta</i> (Fabricius, 1804)	B78	3	-	3	-	0.05	-	0.32	-	-0.02	-
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens</i> Lepelletier, 1841	B79	2	29	2	10	0.03	0.20	0.31	0.11	-0.32	1.23
<i>Xylocopa cf. nigrocincta</i> Smith, 1854	B80	-	3	-	2	-	0.26	-	0.38	-	-0.39
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) cf. suspecta</i> Moure & Camargo, 1988	B81	1	2	1	2	0.01	0.25	0.31	0.39	-0.62	-0.39
<i>Xylocopa (Schonnherria) cf. viridis</i> Smith, 1854	B82	2	-	1	-	0.02	-	0.36	-	-0.62	-
<i>Xylocopa</i> sp.	B83	1	-	1	-	0.02	-	0.42	-	-0.62	-



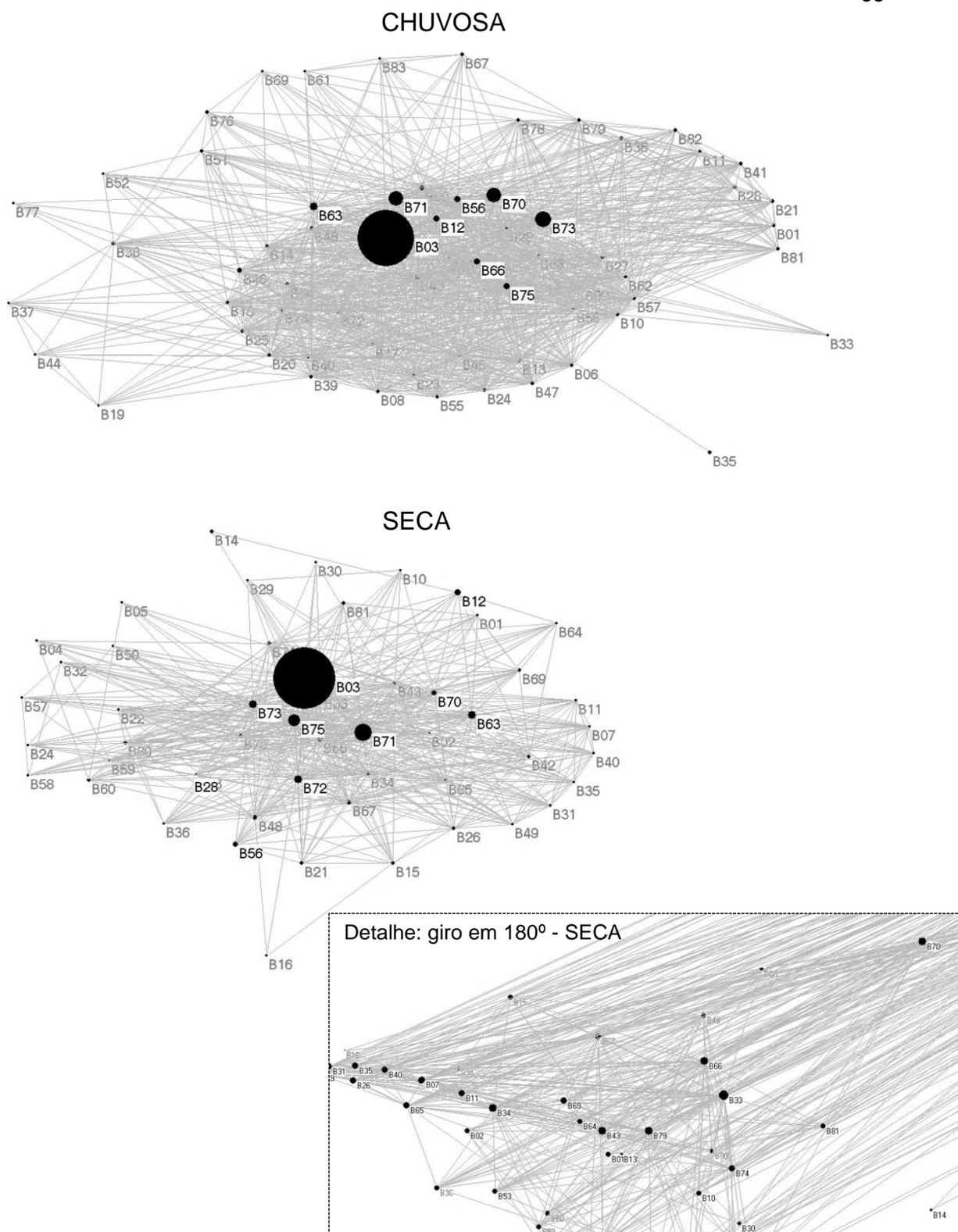
**Figura 1.** Valores de abundância (em escala logarítmica) e distribuição do grau (número de espécies de plantas visitadas) de abelhas na região do Bico do Papagaio-TO, durante a estação chuvosa (A) e a estação seca (B).

A especialização ( $d'$ ) variou bastante entre as estações, apresentando valores de 0,80 a 0,00 na estação chuvosa e 1,00 a 0,00 na seca. A espécie considerada mais especialista na estação chuvosa foi *Hylaeus* sp. Esta espécie também foi registrada na estação seca, apresentando um valor de especialização maior que na estação chuvosa (0,17). A segunda e terceira espécies mais especialistas na estação chuvosa foram *Tetragonisca angustula* (Latreille, 1811) e *Scaptotrigona* sp.1. Estas também foram registradas na estação seca com valores

de especialização menores. Na estação seca, a maior especialização máxima ocorreu para *Eulaema (Eulaema) niveofasciata* (Friese, 1899). *Bombus (Fervidobombus) brevivillus* Franklin, 1913 e *Centris (Trachina)* sp. também apresentaram altos valores de especialização na estação seca. *E. niveofasciata* e *B. brevivillus* foram consideradas expressivamente menos especializadas quando analisadas na estação chuvosa. Além das espécies anteriormente citadas, *Frieseomelitta varia varia* (Lepelletier, 1836) também apresentou valores de especialização notoriamente diferentes quando comparadas as estações (0,51 na estação chuvosa e 0,08 na seca) (Tabela 1).

Foi evidenciada uma correlação positiva entre abundância e força de interação ( $r_s = 0,73$ ;  $t = 11,5$ ;  $p = < 0.0001$ ), bem como entre o número de interações (grau) e força de interação ( $r_s = 0,77$ ;  $t = 13,1$ ;  $p = < 0.0001$ ). Porém, não foi evidenciada nenhuma correlação entre a especialização e estas variáveis ( $p > 0.05$  para ambas as correlações).

Os grafos representados na Figura 3 foram construídos a partir de projeções unipartidas das redes abelha-planta nas estações chuvosa e seca, com o tamanho das espécies (vértices) proporcionais à força de interação. Na Figura 2, está representado papel central de *A. mellifera* (B03) em ambas as estações, confirmado pelo índice qualitativo de centralidade  $G_c$  (Tabela 1). Na estação chuvosa, participam também do core central de generalistas *Trigona pallens* (Fabricius, 1798) (B71), *Trigona* sp. grupo *fulviventris* Guérin, 1835 (B73), *Paratetrapedia lineata* (Spinola, 1851) (B56), *T. amazonensis* (B70), *Scaptotrigona* sp.1 (B63) e *T. spinipes* (B75). Com exceção de B56 e B70, as demais se mantêm no core de generalistas na estação seca, que também recebe a participação de *Frieseomelitta varia varia* (Lepelletier, 1836) (B33), *Tetragona quadrangula* (Lepelletier, 1836) (B66), *Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens* Lepelletier, 1841 (B79) e *Trigona recursa* Smith, 1863 (B72). Os maiores valores de força de interação coincidiram em grande parte com a indicação das espécies que compõe o core central de espécies generalistas (Figura 1).



**Figura 2.** Grafos construídos a partir de projeções unipartidas das redes de interação abelha-planta na estação chuvosa (A) e seca (B) na região do Bico do Papagaio-TO, evidenciando o core central de espécies generalistas indicadas no texto. O tamanho dos vértices é proporcional à força de interação de cada espécie de abelha. Em linhas pontilhadas abaixo, o detalhe do giro em 180° da estação seca, evidenciando as outras espécies que compõe o core.

## DISCUSSÃO

De acordo com os dados apresentados neste estudo, foi observado que a especialização e a força de interação não apresentaram diferenças significativas entre as estações quando analisadas em conjunto. Dáttilo et al. (2013), estudando a estrutura espacial de redes de interação formiga-planta, verificaram que apesar de haver uma mudança na composição de plantas e formigas com as distâncias entre os pontos de coleta, a estrutura das redes e o core de espécies generalistas se manteve inalterado. Diferentemente, outros estudos encontraram diferenças temporais no padrão de interações entre plantas e polinizadores, relacionando esta diferença à fenologia e clima (Encinas-Viso et al., 2012; Takemoto et al., 2014). Neste estudo, a alta prevalência de espécies sociais nas redes (e.g., *A. mellifera* e espécies do gênero *Trigona*) pode explicar em grande parte o padrão observado, já que as populações destas espécies são menos afetadas por distúrbios no ambiente que as espécies solitárias e com o comportamento mais especializado (Weiner et al., 2014).

Para algumas espécies que são comuns às estações (e.g. *F. varia*), os valores de força de interação e especialização diferiram entre as estações. Isso significa que a variação sazonal pode alterar o forrageamento e a importância de algumas espécies na comunidade. Modificações temporais no padrão das interações abelha-planta foram registradas anteriormente, em resposta à fenologia das espécies (Petanidou et al., 2008; Encinas-Viso et al., 2012). Heithaus (1979) aponta que plantas com florescimento massivo podem favorecer a concentração da exploração de recursos em determinado período, podendo modificar a exploração de recursos florais principalmente de espécies generalistas. Apesar de algumas propriedades emergentes das redes serem pouco afetadas pelo esforço de coleta (Nielsen e Bascompte, 2007; Rivera-Hutinel et al., 2012), principalmente as métricas em nível da espécie devem ser analisadas com cautela para espécies raras na amostra. Além disso, as métricas de rede, apesar de apresentarem diferentes cálculos e significados biológicos, partem do mesmo banco de dados (matrizes de interação binárias ou ponderadas), sofrendo influência da conectância da rede, que tende a diminuir em redes maiores (Fonseca e John, 1996; Poisot e Gravel, 2014).

Houve uma correlação positiva entre o número de indivíduos, grau e força de interação. Estas observações demonstram que, as espécies com maior número de indivíduos são aquelas que se conectam com um número maior de espécies de plantas, além de causar o maior impacto em termos de visitas (maior força de interação), sendo classificadas em redes como generalistas. Vázquez et al. (2005) demonstrou matematicamente que a frequência de interação é um bom indicador dos efeitos de uma espécie sobre outra. Neste estudo, a associação entre abundância, grau e força de interação ocorre principalmente para as espécies mais abundantes e sociais, que possuem um comportamento de forrageamento generalista e longo período de atividade. Para as espécies com o número menor de indivíduos, esta associação é difícil de ser acessada estatisticamente porque a abundância é muito discrepante entre as espécies (*A. mellifera* possui cerca de dez vezes mais indivíduos que a segunda espécie mais abundante em cada estação). Na literatura, há uma discussão sobre o papel de processos estocásticos na formação das redes de interação abelha-planta, que levantam a ideia de que o padrão observado pode ser fruto de associações ao acaso de espécies coexistentes (Ollerton, 1996; Krishna et al., 2008; Kallimanis et al., 2009). Segundo Kallimanis et al. (2009), o paradigma comum nos estudos de ecologia da polinização, de estreita relação coevolutiva entre plantas e seus respectivos polinizadores, não explicam os padrões de rede em escala comunitária. Aparentemente, a abundância desempenha um importante papel para a manutenção do padrão aninhado em comunidades reais (Krishna et al., 2008), porém não é capaz de sozinha explicar a assimetria de força de interação em redes mutualísticas quantitativas (Vázquez et al., 2007).

O core central de espécies generalistas, medido pelo índice  $G_c$ , se manteve praticamente o mesmo em composição de espécies nas estações chuvosa e seca. Com poucas exceções, estas espécies também apresentaram os maiores valores de força de interação em cada estação. Das espécies que compuseram o core central de espécies generalistas, apenas *P. lineata* e *X. grisescens* não são eussociais. Espécies sociais tendem a ter maiores populações e possuir períodos mais longos de atividade (Kallimanis et al., 2009; Carvalho et al., 2007). A alta relação entre grau normalizado das espécies e a centralidade ocorre em muitas redes polinizador-planta (Gonzalez et al., 2010). Segundo Dáttilo et al. (2014), o core central em redes mutualísticas formiga-

planta é formado por espécies com maior capacidade competitiva, medida pela dominância numérica e alta capacidade de recrutamento.

*Apis mellifera*, uma espécie exótica e bem adaptada a diferentes condições climáticas, é a espécie mais abundante e visita uma ampla gama de plantas, aparecendo como a espécie central em redes abelha-planta (Santos et al., 2012; Carvalho et al., 2014). A alta abundância desta espécie influencia os cálculos de métrica de rede, principalmente da força de interação. Santos et al. (2012) verificaram que a supressão desta espécie das redes gera mudanças nos valores de aninhamento e modularidade. Porém, o impacto da presença desta espécie na comunidade é difícil de prever pela impossibilidade de verificar o que ocorreria com as outras espécies na ausência de *A. mellifera* em condições naturais.

A força de interação é uma métrica de rede diretamente relacionada à abundância das espécies (Vázquez et al., 2015). Todavia, o papel funcional das espécies pode levar em consideração outras características biológicas envolvidas nas interações mutualísticas a fim de mensurar com mais fidelidade o efeito de uma espécie sobre a outra. Ollerton (1996) discute que, apesar das plantas em geral receberem visitas de diferentes espécies, poucas são capazes de realizarem a polinização de modo eficiente. Estas plantas, aparentemente generalistas, na verdade podem ser especialistas em termos de interação mutualística. A morfologia floral também desempenha um importante papel no grau de especialização de polinizadores e visitantes florais (Stang et al., 2006). Acessar estes dados em escala de comunidade apresenta uma grande dificuldade metodológica. A compilação de dados obtidos de estudos focais de polinização e morfologia das espécies podem refinar os dados de força de interação e centralidade, elucidando dúvidas geradas a partir destes trabalhos.

Neste estudo, foi evidenciado que a sazonalidade parece não apresentar influência direta para a centralidade e força de interação das espécies de abelhas quando analisadas em conjunto. Apesar disto, a resposta à sazonalidade não é a mesma para todas as espécies, já que algumas apresentaram diferentes valores para estas métricas nas estações chuvosa e seca. Aparentemente a abundância tem influência na centralidade das espécies, provavelmente associada a uma alta frequência de espécies sociais altamente abundantes na amostra. Outros fatores, como eficiência de polinização, associados à força de interação e especialização

além da abundância devem ser investigados para compreensão dos principais responsáveis pela importância das espécies nas redes.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AYRES, Manuel et al. BioEstat 5.0. **Sociedade Civil Mamiarauá**. Pará, 2007.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. **Mutualistic Networks**. Princeton University Press, 225 p., 2014.

BERLOW, E.; NEUTEL, A.; COHEN, J. et al. Interaction strengths in food webs: issues and opportunities. **Journal of Animal Ecology**, v.73, n.3, p.585-598, 2004.

BLÜTHGEN N, MENZEL F.; BLÜTHGEN N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, v. 6, n. 1, p. 9, 2006.

BLÜTHGEN, N.; FRÜND, J.; VÁZQUEZ, D. P.; MENZEL, F. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? **Ecology**, v. 89, n. 12, p. 3387-3399, 2008.

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F. e BLÜTHGEN, N. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, v.6, n.1, p.9, 2006.

CARVALHO, C. A. L.; SANTOS, F. M.; SILVA, R. F.; SOUZA, B. A. Phenology of Bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Transition Area Between the Cerrado and the Amazon Region in Brazil. **Sociobiology**, v. 50, n. 3, p. 1177-1190, 2007.

CARVALHO, D. M.; PRESLEY, S. J.; SANTOS, G. M. M. Niche overlap and network specialization of flower-visiting bees in an agricultural system. **Neotropical Entomology**, v. 43, n. 6, p. 489-499, 2014.

DÁTTILO, W., GUIMARÃES, P. R.; IZZO, T. J. Spatial structure of ant-plant mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 11, p. 1643–1648, 2013.

DÁTTILO, W.; DÍAZ-CASTELAZO, C.; RICO-GRAY, V. Ant dominance hierarchy determines the nested pattern in ant-plant networks. **Biological Journal of the Linnean Society**, v.113, n. 2, p. 405 -414, 2014.

DÁTTILO, W.; GUIMARÃES, P.; IZZO, T. Spatial structure of ant–plant mutualistic networks. **Oikos**, v. 122, n. 11, p. 1643-1648, 2013.

DORMANN, C. F.; GRUBER, B.; FRÜND, J.. Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. **R News**, v. 1, p. 0.2413793, 2008.

ENCINAS-VISO, F.; REVILLA, T.; ETIENNE, R. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. **Ecology Letters**, v.15, n.3, p.198-208, 2012.

FONSECA, C. R.; JOHN, J. L. Connectance: a role for community allometry. **Oikos**, v. 77, n. 2, p. 353-358, 1996.

GONZÁLEZ, A.; DALSGAARD, B.; OLESEN, J. Centrality measures and the importance of generalist species in pollination networks. **Ecological Complexity**, v.7, n.1, p. 36-43, 2010.

HEITHAUS, E. Raymond. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. **Ecology**, v. 60, p. 190-202, 1979a.

HEITHAUS, E. Raymond. Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. **Oecologia**, v. 42, n. 2, p. 179-194, 1979b.

JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 4, p. 140-143, 2000.

KALLIMANIS, A.S.; PETANIDOU, T.; TZANOPOULOS, J.; et al. Do plant-pollinator interaction networks result from stochastic processes? **Ecological modelling**, v. 220, n. 5, p. 684 -693, 2009.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Ilustr Mexico, Fondo de Cultura Economico, 478p., 1948.

KRISHNA, A. et al. A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. **Oikos**, v. 117, n. 11, p. 1609-1618, 2008.

NIELSEN, A.; BASCOMPTE, J. Ecological networks, nestedness and sampling effort. **Journal of Ecology**, v. 95, n. 5, p. 1134-1141, 2007.

OLLERTON, J. Reconciling Ecological Processes with Phylogenetic Patterns: The apparent Paradox of Plant--Pollinator Systems. **Journal of Ecology**, v. 84, n. 5, p. 767-769, 1996.

PETANIDOU, T.; KALLIMANIS, A.S.; TZANOPOULOS, J.; SGARDELIS, S.P.; PANTIS, J.D. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, v.11, n.6, p. 564-575, 2008.

POCOCK, M., JOHNSON, O. e WASIUK, D. Succinctly assessing the topological importance of species in flower–pollinator networks. **Ecological Complexity**, v.8, n.3, p.265-272, 2011.

POISOT, T.; GRAVEL, D. When is an ecological network complex? Connectance drives degree distribution and emerging network properties. **PeerJ**, v. 2, p. e251, 2014.

R Development Core Team. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2010.

RIVERA-HUTINEL, A.; BUSTAMANTE, R. O.; MARÍN, V. H.; MEDEL, R. Effects of sampling completeness on the structure of plant–pollinator networks. **Ecology**, v.93, n.7, p.1593-1603, 2012.

SAKAGAMI, S.F., S. LAROCA; J.S. MOURE. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR) south Brazil. Preliminary report. **Journal of the Faculty of Science of Hokkaido University**, Serie VI, Zoology, Sapporo, v. 16, n. 2, p.253-291, 1967.

SANTOS, G. M. M. ; AGUIAR, C. M. L. ; GENINI, J. ; MARTINS, C. F. ; ZANELLA, F. C. V. ; MELLO, M. A. R. Invasive Africanized honeybees change the structure

of native pollination networks in Brazil. **Biological Invasions**, v. 14, n.11, p. 2369-2378, 2012.

SCHLEUNING, M., BLÜTHGEN, N., FLÖRCHINGER, M., et al. Specialization and interaction strength in a tropical plant–frugivore network differ among forest strata. **Ecology**, v.92, n.1, 2011.

SEPLAN. Projeto de Gestão Ambiental Integrada: Bico do Papagaio. Zoneamento Ecológico-Econômico. Palmas, TO. 326 p., 2004.

STANG, M., KLINKHAMER, P.; MEIJDEN, E. Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant–flower visitor web. **Oikos**, v.112, n.1, p.111-121. 2006.

TAKEMOTO, Kazuhiro; KANAMARU, Saori; FENG, Wenfeng. Climatic seasonality may affect ecological network structure: Food webs and mutualistic networks. **Biosystems**, v. 121, p. 29-37, 2014.

VÁZQUEZ, D. P. et al. A conceptual framework for studying the strength of plant–animal mutualistic interactions. **Ecology Letters**, v. 18, n. 4, p. 385-400, 2015.

VÁZQUEZ, D.; MORRIS, W.; JORDANO, P. Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. **Ecology Letters**, v.8, n.10, p.1088-1094, 2005.

VÁZQUEZ, D.P et al. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. **Oikos**, v. 116, p. 1120-1127, 2007.

WASER, N. M. et al. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1043-1060, 1996.

WASER, N.M.; OLLERTON, J. **Specialization and generalization in plant-pollinator interactions**. University of Chicago Press, Chicago, 445p., 2006.

WEINER, C.; WERNER, M.; LINSENMAIR, K.; BLÜTHGEN, N. Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. **Ecology**, v.95, n.2, 2014.

## CAPÍTULO 3

### DIFERENÇAS SAZONAIS NO COMPARTILHAMENTO DE RECURSOS FLORAIS POR ABELHAS (HYMENOPTERA: APOIDEA)<sup>1</sup>

---

<sup>1</sup> Artigo a ser ajustado para posterior submissão ao Comitê Editorial do periódico científico *Apidologie*, em versão na língua inglesa.

## DIFERENÇAS SAZONAIS NO COMPARTILHAMENTO DE RECURSOS FLORAIS POR ABELHAS (HYMENOPTERA: APOIDEA)

**RESUMO:** Os estudos da amplitude, equitatividade e sobreposição dos nichos tróficos são ferramentas importantes para o entendimento das interações entre abelhas, e estes padrões podem estar relacionados com a competição por recursos florais. Porém estas análises devem considerar as variações temporais, pois são diretamente influenciadas pela a fenologia das espécies e intensidade do uso dos recursos. O objetivo desta investigação foi elucidar se a sazonalidade é um fator importante para a diferenciação do padrão de uso de recursos florais pelas abelhas em uma região de transição Cerrado-Amazônia no Tocantins. A coleta de abelhas em plantas foi realizada com o uso de redes entomológicas em quatro municípios. Os dados foram separados em estação chuvosa (fevereiro/2000 e março/2000) e seca (julho/2000 e agosto/2000), de acordo com os dados de precipitação acumulada obtidos. O uso de recursos florais pelas abelhas com mais de dez indivíduos coletados foram caracterizados para amplitude ( $H'$ ), equitatividade ( $J'$ ) e sobreposição para os pares de espécies ( $NO_{ih}$ ). Apesar de serem evidenciadas diferenças na composição da comunidade de plantas entre as estações seca e chuvosa, a amplitude, equitatividade e sobreposição dos nichos não foram estatisticamente diferentes quando comparadas entre as estações. As espécies de abelhas que ocorrem em ambas as estações apresentaram diferenças nos índices, reforçando a necessidade de análises temporais na caracterização dos nichos tróficos. De acordo com o observado, as espécies de plantas apresentam uma alta complementaridade fenológica para o uso das abelhas visitantes. Aparentemente a flexibilidade no uso de recursos florais é mais característica desta comunidade que a fidelidade a determinadas espécies, o que pode estar associado a alta presença de espécies sociais na comunidade. Neste estudo, discutimos aspectos ecológicos relacionados a fatores que influenciam as relações tróficas entre as abelhas.

**Palavras-Chave:** Nicho trófico, amplitude de nicho, sobreposição de nicho, Cerrado-Amazônia.

## SEASONAL DIFFERENCES IN FLORAL RESOURCE PARTITIONING BY BEES (HYMENOPTERA: APOIDEA)

**ABSTRACT:** Studies of amplitude, equitability and overlap of trophic niches are important tools for understanding the interactions between bees, and these standards may be related to the competition for floral resources. But these analyzes should consider the temporal variations as they are directly influenced by the phenology of species and intensity of use of resources. The objective of this investigation was to elucidate if seasonality is an important factor for the standard differentiation of use of floral resources by bees in a Savannah-Amazon transition region in Tocantins, Brazil. The collection of bees in plants was carried out using entomological nets in four cities. Data were separated into wet season (February / 2000 and March / 2000) and dry (July / 2000 and August / 2000), according to the accumulated precipitation data. The use of floral resources by bees more than ten individuals collected were characterized for niche breadth ( $H'$ ), evenness ( $J'$ ) and niche overlap to the species pairs ( $NO_{ih}$ ). Despite being evidenced differences in plant community composition between the dry and rainy seasons, the niche breadth, equitability and niche overlap were not statistically different compared between stations. The species of bees that occur in both seasons showed differences in rates, reinforcing the need for temporal analysis in the characterization of trophic niches. According to the observed, the plant species have a high complementarity phenological for the use of bees. Apparently flexibility in the use of floral resources is more characteristic of this community that fidelity to certain species, which may be associated with high presence of social species in the community. In this study, we discuss environmental aspects related to factors that influence the trophic relationships between bees.

**Key-words:** Trophic niche, niche breadth, niche overlap, Savannah-Amazon.

## INTRODUÇÃO

Dados sobre as preferências alimentares das abelhas são extremamente importantes, pois fornecem subsídios para traçar estratégias de conservação das espécies em ecossistemas naturais, bem como auxiliam em programas de criação e manejo de polinizadores. Diversos estudos foram realizados no Brasil visando investigar a flora usada por abelhas (e.g. Zanella, 1991; Aguiar et al., 1995; Viana, 1999; Gimenes e Almeida, 2002). Contudo, muitos estudos analisam qualitativamente as plantas utilizadas, sem discutir o grau de compartilhamento dos recursos entre as espécies usando dados quantitativos.

Os cálculos da amplitude e equitatividade dos nichos tróficos são ferramentas importantes na avaliação do padrão de uso de recursos alimentares pelas abelhas, pois a análise qualitativa dos recursos utilizados por uma espécie não leva em consideração a importância relativa de cada fonte. Os níveis de sobreposição de nichos são determinantes na estrutura e diversidade das comunidades naturais, e podem estar relacionados com a coexistência entre espécies e competição por recursos florais entre as abelhas. Alguns estudos de caracterização dos nichos tróficos das espécies de abelhas foram realizados no Brasil em área com influência antrópica (Carvalho et al., 2013), na Floresta Atlântica (Wilms e Weichers, 1997), na caatinga (Aguiar, 2003; Aguiar e Santos, 2007), no cerrado (Martins, 1995; Nogueira-Ferreira e Augusto, 2007) e campo rupestre (Franco et al., 2009).

As análises dos nichos tróficos não podem ser consideradas de modo estático em escala temporal, pois são diretamente influenciadas pela fenologia das espécies e intensidade do uso dos recursos florais (Cortopassi-Laurino e Ramalho, 1988; Camillo e Garófalo, 1989; Wilms e Wiechers, 1997). Deste modo, estas devem ser consideradas como variáveis flexíveis na comunidade. Deve-se considerar também que o grau de compartilhamento dos recursos observado pode na verdade ser reflexo de pressões competitivas ocorridas no passado, e que geraram diferenças na utilização dos recursos (Lawlor, 1980). É esperado, por exemplo, que em condições de escassez de recursos florais, a pressão competitiva entre as espécies aumente, gerando diferenças no grau de compartilhamento (Heithaus, 1979a; Aguiar, 2003; Aguiar e Santos, 2007). Valores altos de compartilhamento de recursos florais podem indicar uma alta

redundância da comunidade vegetal, enquanto que a diferenciação dos nichos indica uma complementaridade funcional das espécies de plantas para as abelhas. Diferentes épocas de florescimento das plantas podem gerar uma complementaridade temporal das espécies disponíveis, permitindo uma substituição das fontes alimentares ao longo do tempo (Blüthgen e Klein, 2011).

Neste estudo, foram analisadas a amplitude, equitatividade e o grau de sobreposição dos nichos tróficos das espécies de abelhas mais abundantes coletadas em uma região de transição Cerrado-Amazônia no norte do estado do Tocantins, comparando as estações seca e chuvosa. O objetivo desta investigação foi elucidar se as diferentes taxas pluviométricas entre as estações influenciam diretamente na diferenciação do padrão de uso de recursos florais pelas abelhas.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

Os dados analisados neste estudo foram retirados de um banco de dados de um projeto que realizou um levantamento de plantas visitadas e abelhas entre novembro de 1999 e outubro de 2000, na região do Bico do Papagaio, extremo norte do estado do Tocantins. A vegetação da área de estudo é classificada como transição cerrado-amazônia, composta principalmente por espécies arbustivas e herbáceas. O clima da é Tropical, Aw (Köppen, 1948), caracterizado verão chuvoso (outubro a abril) e inverno seco (maio a setembro). A temperatura média situa-se entre 14°C e 36°C. O índice pluviométrico médio anual é de 1.548mm a 1.795mm (SEPLAN, 2004). Durante o período de estudo, a precipitação acumulada mensal variou de 8,9mm (agosto/ 2000) e 382,4mm (fevereiro/2000). Para este estudo, foram selecionados os dados obtidos nos os meses de fevereiro e março de 2000 (688mm de precipitação acumulada em ambos os meses), considerada estação chuvosa, e em julho e agosto de 2000 (49,5mm de precipitação acumulada), considerada estação seca, em quatro diferentes municípios: Esperantina do Tocantins (5° 20' 16" S; 48° 35' 28" W); Buriti do Tocantins (5° 19' 59" S; 48° 13' 06" W); Sampaio (5° 22' 15" S; 47° 52' 11" W); Sítio Novo do Tocantins (5° 32' 56" S; 47° 41' 29" W).

Em cada um dos municípios, foi amostrado um transecto com aproximadamente 1000 metros de extensão (com exceção do município de Esperantina, onde foram amostrados dois transectos com as mesmas dimensões). As coletas de abelhas seguindo a metodologia de Sakagami et al. (1967). Cada transecto foi amostrado por dois coletores, em intervalos de duas semanas nos meses selecionados, totalizando 208h de esforço amostral (104h por coletor). Os exemplares foram depositados na Coleção de Abelhas do Instituto de Desenvolvimento Rural do Estado do Tocantins (RURALTINS) em Palmas-TO, e duplicatas foram doadas ao Museu da Escola de Agronomia da Universidade Federal da Bahia e aos especialistas que colaboraram com a identificação das espécies. As plantas visitadas também foram coletadas, e as exsicatas encontram-se depositadas no Herbário da Universidade Estadual de Feira de Santana - BA (HUEFS) e na Coleção de Plantas Apícolas do RURALTINS.

Para minimizar o efeito da baixa amostragem na estimativa dos nichos tróficos das abelhas, as espécies com menos de dez indivíduos em cada estação foram removidas do banco de dados. Todos os índices foram calculados separadamente para a estação chuvosa e seca, para posterior comparação. A amplitude dos nichos tróficos das abelhas foi calculada através do índice de Shannon (1948) usando a fórmula  $H' = - \sum p_k \times \ln p_k$ , onde “ $p_k$ ” é a proporção dos indivíduos da espécie de abelha estuda na planta “ $k$ ”. A equitabilidade dos nichos foi calculada pelo índice de Pielou (1969) através da fórmula  $J' = H'/H'_{\max}$ , onde “ $H'_{\max}$ ” é o logaritmo neperiano do número total de espécies de plantas visitadas pela abelha. A sobreposição dos nichos tróficos entre pares de espécies foi calculada pelo índice de Schoener (1968), através da fórmula  $NO_{ih} = 1 - \frac{1}{2} \sum_k |p_{ik} - p_{hk}|$ , onde “ $p_{ik}$ ” é a proporção de indivíduos da espécie de abelha “ $i$ ” na planta “ $k$ ”, e  $p_{hk}$  é a proporção de indivíduos da espécie de abelha  $h$  na planta “ $k$ ”. Este índice varia de 0 (nichos tróficos completamente dissimilares) a 1 (nichos tróficos completamente sobrepostos). Para analisar o efeito da sazonalidade para o conjunto dos dados, foi realizado o teste  $t$  de Student para amostras independentes.

O grau de especialização da dieta para todas as espécies em conjunto foi calculado pelo índice  $E$  (Araújo et al., 2008) que varia de 0 (a dieta de todas as espécies são iguais) e 1 (cada espécie tem uma dieta diferente). Este índice foi

calculado no programa Dieta (Araújo et al., 2008) e sua significância medida pelo teste de Monte Carlo com 1000 aleatorizações.

## RESULTADOS

Foram coletadas dezoito diferentes espécies de abelhas com dez ou mais registros em cada estação, somando um total de 4847 indivíduos coletados. Todas as espécies pertencem à Família Apidae, com exceção de *Megachile* sp.1, que pertence à família Megachilidae (Tabela 1). Estas visitaram 46 espécies de plantas de 20 diferentes famílias (Apêndice).

Com relação às abelhas, 39,3% do total de indivíduos foi coletado na estação chuvosa, e 60,7% na estação seca (Tabela 1). A riqueza em espécies de abelhas em cada estação foi a mesma (14 espécies), com a maioria das espécies (dez) ocorrendo em ambas as estações, e oito espécies ocorrendo exclusivamente em uma das estações (quatro na estação chuvosa e quatro na seca). Para as plantas visitadas, a riqueza da estação chuvosa foi de 27 espécies (18 espécies visitadas exclusivamente nesta estação), e da estação seca de 28 espécies (19 exclusivas). Apenas nove espécies de plantas foram visitadas em ambas as estações (Apêndice).

A espécie de abelha mais abundante em ambas as estações foi *Apis mellifera* Linnaeus, 1758. Na estação chuvosa, *Trigona amazonensis* (Ducke, 1916) e *Trigona spinipes* (Fabricius, 1793) foram a segunda e terceira espécies mais abundantes, respectivamente. Na seca, a segunda espécie com maior número de indivíduos foi *T. spinipes*, seguida por *Trigona* sp. grupo *fulviventris* Guérin, 1835 (Tabela 1). *Apis mellifera* também apresentou o maior número de espécies de plantas visitadas nas estações chuvosa e seca (21 e 25 espécies, respectivamente) (Tabela 1). Na estação chuvosa, esta espécie foi seguida por *Trigona pallens* (Fabricius, 1798) e *Trigona* sp. grupo *fulviventris* (cada uma com onze plantas visitadas), enquanto que na seca foi seguida por *T. spinipes* (16 espécies) e *T. pallens* (14 espécies) (Tabela 1).

**Tabela 1.** Abundância (*Nind*), riqueza de plantas visitadas (*Spl*) e amplitude dos nichos tróficos (*H'*) das abelhas na região do Bico do Papagaio-TO, durante a estação chuvosa (fevereiro e março de 2000) e a estação seca (julho e agosto de 2000). "Cód." se refere ao código das espécies listadas no Apêndice.

Abelhas (espécies)	Cód.	Estação chuvosa				Estação seca			
		<i>Nind</i>	<i>Spl</i>	<i>H'</i>	<i>J'</i>	<i>Nind</i>	<i>Spl</i>	<i>H'</i>	<i>J'</i>
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	B03	1439	21	1,24	0,40	2166	25	1,80	0,56
<i>Bombus (Fervidobombus) brevivillus</i> Franklin, 1913	B12	20	6	1,60	0,82	12	3	0,96	0,87
<i>Frieseomelitta varia varia</i> (Lepeletier, 1836)	B33	-	-	-	-	32	13	2,17	0,85
<i>Gaesischia (Gaesischia) araguaiana</i> Urban, 1968	B34	-	-	-	-	23	6	1,07	0,60
<i>Megachile</i> sp.1	B43	10	5	1,47	0,82	-	-	-	-
<i>Melipona (Michmelia) seminigra pernigra</i> Moure & Kerr, 1950	B48	11	4	1,03	0,64	-	-	-	-
<i>Paratetrapedia lineata</i> (Spinola, 1851)	B56	28	10	1,83	0,76	-	-	-	-
<i>Scaptotrigona</i> sp.1	B63	39	7	1,31	0,63	35	9	1,42	0,65
<i>Tetragona quadrangula</i> (Lepeletier, 1836)	B66	66	5	0,99	0,55	42	10	1,66	0,72
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)	B67	11	1	0,00	0,00	27	7	1,71	0,88
<i>Tetrapedia</i> sp.	B68	13	3	0,54	0,39	-	-	-	-
<i>Trigona amazonensis</i> (Ducke, 1916)	B70	101	8	1,66	0,75	59	8	1,14	0,55
<i>Trigona pallens</i> (Fabricius, 1798)	B71	37	11	2,12	0,85	121	14	1,69	0,64
<i>Trigona recursa</i> Smith, 1863	B72	10	4	1,28	0,80	19	9	2,04	0,93
<i>Trigona</i> sp. grupo <i>fulviventris</i> Guérin, 1835	B73	52	11	2,07	0,83	148	13	1,76	0,69
<i>Trigona</i> sp.1	B74	-	-	-	-	18	4	1,08	0,78
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	B75	68	7	1,08	0,52	211	16	2,16	0,78
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens</i> Lepeletier, 1841	B79	-	-	-	-	29	10	2,09	0,91
<b>Média ± Desvio Padrão</b>				<b>1,30±0,57</b>	<b>0,63±0,24</b>			<b>1,63±0,43</b>	<b>0,74±0,13</b>

O maior valor de equitatividade foi registrado para *T. pallens* ( $J'=0,85$ ) na estação chuvosa e para *Trigona recursa* Smith, 1863 ( $J'=0,93$ ) na estação seca. Já a máxima concentração das visitas foi registrada para *T. angustula* na estação chuvosa, com apenas uma espécie de planta visitada ( $J'=0,00$ ). Na estação seca, a menor equitatividade foi registrada para *T. amazonensis* (B70), porém ainda com um valor relativamente alto ( $J'=0,55$ ) (Tabela 1).

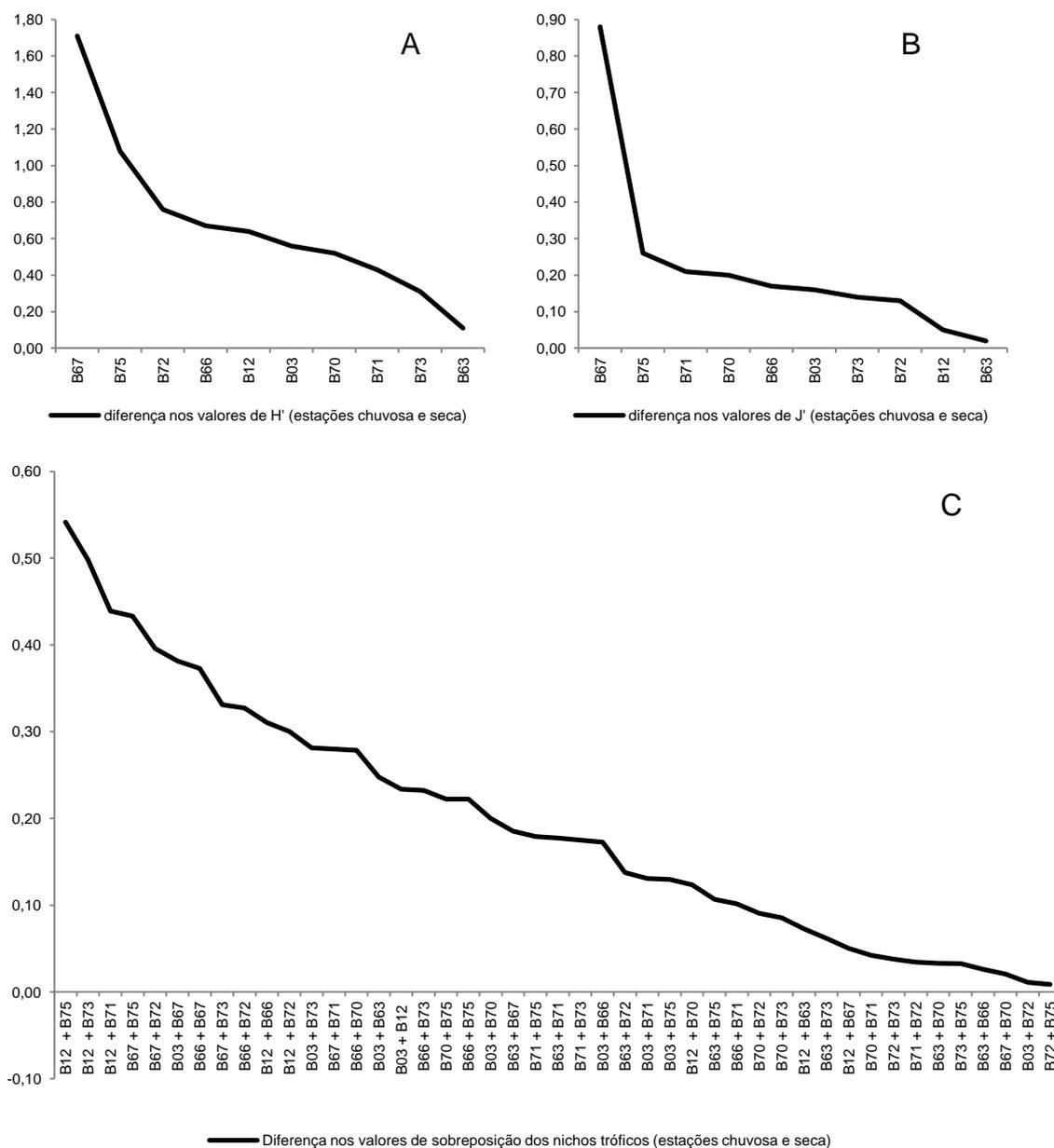
Em média, a amplitude e equitatividade dos nichos tróficos foram maiores na estação seca que na chuvosa. De acordo com o teste *t* de Student, as estações não diferem significativamente para a equitatividade ( $t = -1,61$ ;  $p\text{-value} = 0,12$ ) nem para a amplitude ( $t = -1,7$ ;  $p\text{-value} = 0,1$ ) dos nichos tróficos.

Para as dez espécies comuns ambas as estações, as diferenças nos valores de  $H'$  foram em sua maioria superiores a 0,50. Estas diferenças foram mais expressivas para *T. angustula* (B67), *T. spinipes* (B75) e *T. recursa* (B72). As diferenças nos valores de equitatividade entre as estações foram expressivas para *T. angustula* (B67) (Figura 1).

Um total de 52% dos valores de sobreposição dos nichos tróficos foram inferiores a 30% nas duas estações. Analisando as estações em separado, verificou-se que os valores de sobreposição dos nichos tróficos foram maiores na estação seca que na chuvosa (Tabela 2). O índice  $E$ , calculado unindo-se todas as espécies de plantas e abelhas em cada estação, também demonstrou que os nichos tróficos da estação chuvosa ( $E= 0,67$ ;  $P<0.01$ ) se diferenciam mais que os da estação seca ( $E= 0,58$ ;  $P<0.01$ ).

A sobreposição foi nula (0%) para cinco pares de espécies na estação chuvosa e para quatro na seca. Na estação chuvosa, a maior sobreposição dos nichos foi de 79%, e ocorreu entre *Tetragona quadrangula* (Lepeletier, 1836) (B66) e *Tetrapedia* sp. (B68), seguida por *T. quadrangula* (B68) e *A. mellifera* (B03) (67%); e *Melipona (Michmelia) seminigra pernigra* Moure & Kerr, 1950 (B48) e *A. mellifera* (B03) (66%). Na estação seca, a maior sobreposição ocorreu entre *T. spinipes* (B75) e *F. varia* (B33) (71%). Os pares formados por e por *Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens* Lepeletier, 1841 (B79) e *A. mellifera* (B03) e por *T. spinipes* (B75) e *T. quadrangula* (B66) também apresentaram alta sobreposição na estação seca (62% cada). Este último par de espécies (B75 e B66), quando analisados na estação chuvosa, teve uma sobreposição menor (40%) (Tabela 2). De acordo com o teste  $t$  de Student, comparando-se os valores das estações chuvosa e seca entre todos os pares de espécies, a sobreposição dos nichos tróficos não diferiu entre as estações ( $t = -0.65$ ,  $p\text{-value} = 0,51$ ). Observando-se apenas os pares de espécies comuns às estações, foi verificado as maiores diferenças de sobreposição entre as estações foram observadas entre *Bombus (Fervidobombus) brevivillus* Franklin, 1913 (B12) e três espécies do gênero *Trigona* (*T. spinipes* – B75, *Trigona* sp. grupo *fulviventris* – B73 e *T. pallens* – B71), que tiveram uma sobreposição de nicho consideravelmente maior na estação chuvosa, indicando um maior compartilhamento de recursos florais nesta estação quando comparada com a seca (Figura 1).





**Figura 1.** Diferenças nos valores dos nichos tróficos de espécies de abelhas coletadas em ambas as estações (chuvosa e seca) região do Bico do Papagaio-TO: (A) diferença em módulo dos valores de amplitude dos nichos tróficos ( $H'$ ) para cada espécie comum às estações; (B) diferença em módulo dos valores de equitatividade dos nichos tróficos ( $J'$ ) para cada espécie comum às estações; (C) diferença em módulo dos valores de sobreposição dos nichos tróficos para cada par de espécies comuns às estações. As espécies correspondentes aos códigos encontram-se listadas na Tabela 1 e Apêndice.

## DISCUSSÃO

No presente estudo, verificou-se que a riqueza e composição de espécies da amostra da comunidade de abelhas não apresentaram diferenças entre as estações seca e chuvosa. Assim como outros organismos, os insetos tendem a apresentar diferentes padrões abundância e riqueza em espécies em resposta à variação de pluviosidade ao longo do ano em regiões tropicais, que provavelmente foram favorecidos ao longo da evolução por permitirem um melhor aproveitamento de condições ambientais favoráveis (Wolda, 1988; Sakagami et al., 1967; Carvalho et al., 2007; Vasconcellos et al., 2010; Silva et al., 2011; Barreto et al., 2011). Porém, as diferentes espécies respondem de maneiras distintas a estas variações. A maior parte das espécies de abelhas que compõe o banco de dados utilizado neste estudo é social (pertencentes às tribos Bombini e Apini). Apesar de possuírem uma grande variação no grau de organização das colônias, as abelhas sociais de um modo geral são formadas por colônias populosas e perenes que possuem a capacidade de armazenar alimentos utilizados nos períodos de escassez de recursos e para anutrição de imaturos (Heithaus, 1979b; Michener, 2004; Kleinert et al., 2012). Para as plantas visitadas, poucas espécies foram comuns às estações, demonstrando um “*turnover*” de espécies em resposta à sazonalidade. Alguns autores discutem que períodos de florescimento divergentes podem favorecer a partição de polinizadores na comunidade em escala temporal (Camillo e Garófalo, 1989; Stone, 1998).

De acordo com os dados observados, a sazonalidade não gerou diferenças estatisticamente significativas para as amplitudes, equitatividade e para a sobreposição dos nichos tróficos para os pares de espécies de abelhas. Este resultado demonstra que a mudança na composição de espécies de plantas pode não gerar um impacto quantitativo na diversidade de espécies visitadas pelas abelhas, nem modifica distribuição das visitas e a concentração em determinadas espécies. Estas mudanças podem estar relacionadas à qualidade do recurso ofertado e competição com outras espécies de visitantes florais. Porém a ausência de dados quantitativos para os recursos florais limita as inferências sobre este fenômeno.

Ao analisarmos as espécies que ocorrem em ambas as estações, verificamos diferenças nos valores de amplitude em magnitudes variadas.

*Tetragonisca angustula*, por exemplo, foi uma espécie que apresentou comportamento especializado na estação seca, com todos os onze indivíduos coletados em uma espécie de planta ( $H'=0,00$ ). Porém, esta mesma espécie na estação chuvosa visitou sete diferentes espécies de plantas, apresentando uma amplitude de nicho maior ( $H'=1,71$ ). Este dado reforça a necessidade de estudos em escalas temporais amplas para a determinação do grau de especialização trófica das espécies. Petanidou et al. (2008), estudando as interações entre plantas e polinizadores na Grécia por quatro anos consecutivos, verificaram que as espécies modificam o padrão de uso das plantas através dos anos, podendo se comportar como especialistas em um ano e generalistas em outros. A fenologia do florescimento pode influenciar estas modificações, visto que plantas com florescimento massivo favorecem a concentração da exploração de recursos em determinado período (Heithaus, 1979a). Deste modo, estudos executados a longo prazo são importantes para determinar com mais confiabilidade o grau de especialização trófica das abelhas.

Deve-se considerar também que a amostragem de insetos diretamente nas flores é uma importante ferramenta para o estudo das relações tróficas, porém apresenta limitações metodológicas que podem levar a inferências incompletas. Vianna et al. (2014), comparando dados obtidos a partir de coletas de abelhas em flores e de análises do pólen carregado por fêmeas, encontrou diferenças significativas no padrão de interação. Deste modo, é importante associar diferentes métodos de amostragem a fim de ampliar o conhecimento sobre os recursos florais utilizados pelas abelhas.

*Apis mellifera*, considerada uma espécie de abelha considerada generalista, foi a mais abundante e com maior número de espécies de plantas visitadas em ambas as estações. Apesar disso, esta espécie não apresentou valores de amplitude de nicho trófico elevado em nenhuma das estações quanto comparada às demais (foi a 9ª maior amplitude na estação chuvosa e a 5ª na estação seca). Outros autores também encontraram padrões parecidos em outras localidades (Nogueira-Ferreira e Augusto, 2007; Aguiar et al., 2013). Isto ocorreu porque, apesar de visitar muitas espécies vegetais, *A. mellifera* tende a concentrar as suas visitas em poucas espécies, o que foi corroborado pelos baixos valores de equitatividade (Aguiar e Santos, 2007; Ramalho et al., 2007). Estas observações confirmam a importância do uso de índices quantitativos para

a descrição do nicho trófico das espécies, pois além de simplificar as análises, estes permitem o resumo de informações a respeito da intensidade e equabilidade do uso de recursos.

Para a maioria dos pares de espécies estudados (58%), a sobreposição foi baixa (menor que 30%). Outros autores encontraram uma maior taxa dos pares de espécies com sobreposição baixa em regiões de Caatinga (Aguiar, 2003; Santos et al., 2013; Aguiar et al., 2013), Floresta Atlântica (Wilms et al., 1996), Cerrado (Nogueira-Ferreira e Augusto, 2007). Porém, estes autores analisaram dados provenientes de períodos mais longos de coleta, enquanto que neste estudo foram analisados quatro meses, sendo dois para a estação chuvosa e dois para a seca. Além disso, a grande preponderância de espécies eussociais na amostra pode levar a altas taxas de similaridade no uso dos recursos quando comparadas com espécies solitárias (Heithaus, 1979a; Schlindwein, 1998).

Provavelmente a maior especialização das dietas na estação chuvosa, e conseqüente menor amplitude e sobreposição dos nichos tróficos, ocorreram em resposta a uma maior disponibilidade de partições de nicho disponíveis (i.e. recursos florais), criando maiores condições para a coexistência das espécies (Carvalho et al., 2014). Esta diferença não apresentou o mesmo padrão para todas as espécies, não gerando diferenças estatisticamente significativas entre as estações. Apesar de espécies sociais serem consideradas generalistas de um modo geral, existem diferentes graus de polilectilia/ oligolectilia dentro dos grupos, geralmente detectados pelo grau de relação filogenética entre as plantas utilizadas (Schlindwein, 1998).

A depender do ambiente de estudo, escala estudada e metodologia de coleta de dados utilizada, os estudos sobre preferências florais das abelhas podem chegar a diferentes conclusões. Eltz et al. (2001), estudando o pólen de colônias de *Trigona*, encontrou que quanto maior a disponibilidade de recursos florais disponíveis, maior a similaridade de uso pelas abelhas (maior sobreposição). Estes autores hipotetizam que, em momentos de escassez de recursos, as operárias precisam que voar a maiores distâncias para forragear, diferenciando seus nichos. Estudos com diferentes espécies, em escala de comunidades, utilizando coletas diferentes metodologias de coleta, ou em regiões sujeitas a uma restrição hídrica mais severa, podem encontrar uma maior

similaridade dos nichos tróficos na escassez de recursos florais (Aguiar, 2003; Santos et al., 2013; Santos et al., 2014).

Características morfológicas, como tamanho corporal das abelhas e tamanho da probóscide, são apontadas na literatura como importantes preditores da partição de recursos florais (Michener, 2000; Arbulo et al., 2011; Rabelo et al., 2014). Apesar de não analisado quantitativamente, aparentemente não há uma associação do porte das abelhas com a dissimilaridade dos nichos neste estudo, pois espécies de porte médio a grande (gêneros *Xylocopa* e *Bombus*) apresentaram altas sobreposições com espécies de porte menor (gêneros *Apis* e *Trigona*).

De acordo com o observado, as espécies de plantas apresentam uma alta complementaridade fenológica para o uso das abelhas visitantes. As abelhas presentes neste estudo provavelmente estão ativas durante períodos mais longos, ultrapassando a fenofase de florescimento das plantas, e estas utilizam outras espécies de acordo com a disponibilidade (Bluthgen e Klein, 2011). A flexibilidade no uso de recursos florais pelas abelhas parece ser mais comum do que o previsto em estudos clássicos de interação, onde o comportamento especializado e a fidelidade eram considerados os padrões mais comuns (Faegri & van der Pijil, 1979). Na natureza, as espécies se comportam de modo extremamente variável, sujeitos à influência de interações competitivas, disponibilidade temporal e espacial de recursos florais, fatores ambientais, dentre outros. Conforme demonstrado neste estudo, apenas a partir de estudos aprofundados de dados temporalmente amplos é possível reconhecer os requerimentos tróficos das espécies de abelhas nas comunidades.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AGUIAR, C. M. L.; MARTINS, C. F.; MOURA, A. C. de A. Recursos florais utilizados por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de Caatinga (São João do Cariri, Paraíba). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 10, n. 1, p. 101-117, 1995.

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

AGUIAR, C.; SANTOS, G. Compartilhamento de recursos florais por vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) e abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de caatinga. **Neotropical Entomology**, v.36, n.6, p.836-842, 2007.

AGUIAR, C.M.L., SANTOS, G.M.M.; MARTINS, C.F.; PRESLEY, S.J. Trophic niche breadth and niche overlap in a guild of flower-visiting bees in a Brazilian dry forest. **Apidologie**, v. 44, n. 2, p. 153-162, 2013.

ARAÚJO, M. P., SVANBÄCK R., et al., Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. **Ecology**, n.89, v.7, 2008.

ARBULO, N.; SANTOS, E.; SALVARREY, S.; INVERNIZZI, C. Proboscis Length and Resource Utilization in Two Uruguayan Bumblebees: *Bombus atratus* Franklin and *Bombus bellicosus* Smith (Hymenoptera: Apidae). **Neotropical Entomology**, v.40, n.1, p.72-77, 2011.

BARRETO, A. Q.; CARVALHO, C. A. L.; SILVA LÊDO, C. A.; DA SILVA SODRÉ, G. Phenology of Bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Fragment of Seasonal Semideciduous Forest in Bahia, Brazil. **Sociobiology**, v. 58, n. 2, p.393-402, 2011.

BLÜTHGEN, N.; KLEIN, A-M. Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. **Basic and Applied Ecology**, v. 12, n. 4, p. 282-291, 2011.

CAMILLO, E.; GARÓFALO, C. A.. Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. **Journal of Tropical Ecology**, v. 5, n. 01, p. 81-92, 1989.

CARVALHO, C.A.L.; SANTOS, F.M.; R.F. SILVA; SOUZA, B.A. Phenology of Bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Transition Area Between the Cerrado and the Amazon Region in Brazil. **Sociobiology**, v.50, n.3, p.1177-1190, 2007.

CARVALHO, D.; PRESLEY, S.; SANTOS, G. Niche Overlap and Network Specialization of Flower-Visiting Bees in an Agricultural System. **Neotropical Entomology**, v.43, n.6, p.489-499, 2014.

CORTOPASSI-LAURINO, M.; RAMALHO, M. Pollen harvest by africanized *Apis mellifera* and *Trigona spinipes* in São Paulo botanical and ecological views. **Apidologie**, v. 19, n. 1, p. 1-24, 1988.

ELTZ, T.; BRÜHL, C.; KAARS, S.; CHEY, V.; LINSENMAIR, K. Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. **Insects Sociaux**, v.48, n.3, p.273-279. 2001.

FAEGRI, K; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. Third revised edition. Oxford etc.: Pergamon Press xi, 244p., 1979.

FRANCO, E. L.; AGUIAR, C.M.L.; FERREIRA, V.S.; OLIVEIRA-REBOUÇAS, P.L. Plant Use and Niche Overlap Between the Introduced Honey Bee (*Apis mellifera*) and the Native Bumblebee (*Bombus atropurpureus*). **Sociobiology**, v. 53, n. 1, p. 141-150, 2009.

GIMENES, M. ; ALMEIDA, G. F. Abelhas e Plantas Visitadas em Áreas Restritas de Campo Rupestre na Chapada Diamantina-BA. **Sitientibus. Série Ciências Biológicas**, v. 2, n.1/2, p. 11-16, 2002.

HEITHAUS, E. R. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. **Ecology**, p. 190-202, 1979a.

HEITHAUS, E. R. Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. **Oecologia**, v. 42, n. 2, p. 179-194, 1979b.

KÖPPEN, W. **Climatologia: con un estudio de los climas de la tierra**. Ilustr Mexico, Fondo de Cultura Economico, 478p., 1948.

LAWLOR, L. R. Overlap, similarity, and competition coefficients. **Ecology**, p. 245-251, 1980.

MARTINS, C. F. Flora apícola e nichos tróficos de abelhas (Hym., Apoidea) na Chapada Diamantina (Lençóis-BA, Brasil). **Revista Nordestina de Biologia**, v. 10, n. 1, p. 119-140, 1995.

MARTINS, C.F. Estrutura da comunidade de abelhas (Hym., Apoidea) na caatinga (Casa Nova, BA) e na Chapada Diamantina (Lençóis, BA). Tese (Doutorado). Universidade de São Paulo, 138p., 1990.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. The Johns Hopkins University Press. 913p., 2000.

NOGUEIRA-FERREIRA, F.H.; AUGUSTO, S. C. Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. **Bioscience Journal**, v. 23, 2007.

PETANIDOU, T. et al. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, v. 11, n. 6, p. 564-57, 2008.

RABELO, L.; VILHENA, A.; BASTOS, E., AGUIAR, C.; AUGUSTO, S. Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? **Apidologie**, 2014.

RAMALHO, M.; SILVA, M. D.; CARVALHO, C. A. L. Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. **Neotropical entomology**, v. 36, n. 1, p. 38-45, 2007.

SAKAGAMI, S.F., S. LAROCCA; J.S. MOURE. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR) south Brazil. Preliminary report. **Journal of the Faculty of Science of Hokkaido University**, Serie VI, Zoology, Sapporo, v. 16, n. 2, p.253-291, 1967.

SANTOS, G.; AGUIAR, C.; MELLO, M. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, v.41, n.4, p.466-475, 2010.

SANTOS, G.; DÁTILLO, W.; PRESLEY, S. The seasonal dynamic of ant-flower networks in a semi-arid tropical environment. **Ecological Entomology**, v,39, n.6, p.674-683, 2014.

SANTOS, G.M.M.; CARVALHO, C.A.L.; AGUIAR, C.M.L.; et al. Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. **Apidologie**, v. 44, n. 1, p. 64-74, 2013.

SCHLINDWEIN, C. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee–plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 33, n. 1, p. 46-59, 1998.

SCHOENER, T.W. Resource Partitioning in Ecological Communities. **Science**, v.185, p. 27-39, 1974.

SCHOENER, Thomas W. The Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. **Ecology**, v. 49, n. 4, p. 704-726, 1968.

SEPLAN. **Projeto de Gestão Ambiental Integrada: Bico do Papagaio. Zoneamento Ecológico-Econômico**. Palmas, TO. 326 p., 2004.

SILVA, N.; FRIZZAS, M.; OLIVEIRA, C. Seasonality in insect abundance in the “Cerrado” of Goiás State, Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.55, n.1, p. 79-87, 2011.

STONE, G.N.; WILLMER, P.; ROWE, A. Partitioning of pollinators during flowering in an African Acacia community. **Ecology**, v. 79, n.8, p. 2808 -2827,1998.

VASCONCELLOS, A., ANDREAZZE, R., ALMEIDA, A.; et al. Seasonality of insects in the semi-arid Caatinga of northeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, v.54, n.3, p. 471-476, 2010.

VIANA, B. F. A comunidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) das dunas interiores do Rio São Francisco, Bahia, Brasil. **An. Soc. Entomol. Bras**, v. 28, p. 635-645, 1999.

VIANNA, M.R.; DA LUZ, C.F.P.; KLEINERT, A.M.P. Interaction networks in a Brazilian cerrado: what changes when you add palynological information to floral visitor data? **Apidologie**, v. 45, n. 4, p. 418-430, 2014. 5, 2014.

WILMS, W.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; ENGELS, W. Resource partitioning between highly eusocial bees and possible impact of the introduced Africanized honey bee on native stingless bees in the Brazilian Atlantic rainforest. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, v. 31, n. 3-4, p. 137-151, 1996.

WILMS, W.; WIECHERS, B. Floral resource partitioning between native *Melipona* bees and the introduced Africanized honey bee in the Brazilian Atlantic rain forest. **Apidologie**, v. 28, n. 6, p. 339-355, 1997.

WOLDA, H. Insect seasonality: why? **Annual review of Ecology and Systematics**, v. 19, p. 1-18. 1988.

## CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste estudo hipotetizamos que a sazonalidade, marcada na área de estudo, levaria a diferenças significativas nas métricas de rede em diferentes tipos de abordagem. Contudo, apesar de haverem diferenças na composição da comunidade de plantas visitadas e das interações, as métricas topológicas não seguiram um padrão de mudança entre as estações seca e chuvosa. Quando analisadas separadamente, foi possível perceber que algumas espécies comportam de modo diferente na exploração de recursos entre as estações (especialistas ou generalistas). Esta observação enfatiza a necessidade de estudos temporalmente amplos para a avaliação mais precisa das relações tróficas das abelhas, evitando que os pesquisadores tirem conclusões precipitadas através da análise de dados coletados em períodos curtos. Ao longo do estudo, foi possível evidenciar a importância do uso de dados e índices quantitativos na análise das relações tróficas das abelhas. Analisar as preferências florais das abelhas apenas com base em dados qualitativos leva a um empobrecimento do conhecimento a respeito da proporção do uso de cada recurso, bem como dificulta a comparação em escala espaço-temporal.

Apesar das coletas de abelhas em flores fornecerem informações importantes sobre o nicho trófico, é importante se considerar que nem sempre é possível acessar a gama de espécies de plantas utilizadas pelas abelhas apenas com esta metodologia, podendo subestimar a informação simplesmente por dificuldades de amostragem. Deste modo, é necessário complementar as informações com análises palinológicas e outras metodologias complementares.

Em estudos com redes ecológicas, tem se desenvolvido rapidamente uma série de métricas que geram várias interpretações ecológicas. Estas devem ser encaradas com extrema cautela, pois podem levar a conclusões incorretas. Além disto, todas estas métricas são direta ou indiretamente afetadas pela abundância

ou grau das espécies nas matrizes, bem como pela conectância. A análise a partir de modelos matemáticos que possam controlar o efeito da conectância das redes, associados a estudos que analisam redes naturais, são de fundamental importância para permitir a comparação das mesmas com mais exatidão.

## APÊNDICE

**Tabela 1.** Número de indivíduos de abelhas coletadas visitando as flores na região do Bico do Papagaio-TO, durante a estação chuvosa (fevereiro e março de 2000) e a estação seca (julho e agosto de 2000). As famílias estão acima das espécies nas linhas com a cor cinza. Nomes científicos conforme classificação do catálogo Moure (Melo et al., 2007).

Abelhas (Famílias e espécies)	Cód.	Nº de indivíduos		
		Chuvosa	Seca	Total
<b>Andrenidae</b>				
<i>Oxaea flavescens</i> Klug, 1807	B51	4	0	4
<i>Oxaea</i> sp.	B52	1	0	1
<b>Apidae</b>				
<i>Acanthopus</i> cf. <i>palmatum</i> (Olivier, 1789)	B01	1	1	2
<i>Ancyloscelis</i> sp.	B02	0	1	1
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	B03	1439	2166	3605
<i>Bombus</i> ( <i>Fervidobombus</i> ) <i>brevivillus</i> Franklin, 1913	B12	20	12	32
<i>Centris</i> ( <i>Hemisiella</i> ) <i>vittata</i> Lepeletier, 1841	B13	3	1	4
<i>Centris</i> ( <i>Pitilotopus</i> ) <i>denudans</i> (Lepeletier, 1841)	B14	2	2	4
<i>Centris</i> ( <i>Trachina</i> ) <i>fuscata</i> (Lepeletier, 1841)	B15	0	5	5
<i>Centris</i> ( <i>Trachina</i> ) sp.	B16	0	2	2
<i>Centris</i> ( <i>Centris</i> ) <i>aenea</i> Lepeletier, 1841	B17	3	0	3
<i>Ceratina</i> ( <i>Crewella</i> ) <i>maculifrons</i> Smith, 1854	B18	8	0	8
<i>Ceratina</i> sp.	B19	2	0	2
<i>Diadasina</i> sp.	B26	0	3	3
<i>Eufriesea surinamensis</i> (Linnaeus, 1758)	B27	4	0	4
<i>Eulaema</i> ( <i>Eulaema</i> ) <i>niveofasciata</i> (Friese, 1899)	B28	1	1	2
<i>Exomalopsis</i> ( <i>Exomalopsis</i> ) <i>auropilosa</i> Spinola, 1853	B29	9	1	10
<i>Exomalopsis</i> ( <i>Exomalopsis</i> ) sp.1	B30	0	1	1
<i>Frieseomelitta</i> sp.1	B32	0	2	2
<i>Frieseomelitta</i> sp. 2	B31	0	1	1
<i>Frieseomelitta varia varia</i> (Lepeletier, 1836)	B33	1	32	33
<i>Gaesischia</i> ( <i>Gaesischia</i> ) <i>araguaiana</i> Urban, 1968	B34	0	23	23
<i>Melipona</i> ( <i>Melikerria</i> ) <i>fasciculata</i> Smith, 1854	B46	7	0	7
<i>Melipona</i> ( <i>Michmelia</i> ) <i>rufiventris</i> Lepeletier, 1836	B47	2	0	2
<i>Melipona</i> ( <i>Michmelia</i> ) <i>seminigra pernigra</i> Moure & Kerr, 1950	B48	11	9	20
<i>Melitoma segmentaria</i> (Fabricius, 1804)	B49	0	1	1
<i>Nannotrigona testaceicornis</i> Lepeletier, 1836	B50	0	1	1
<i>Oxytrigona tataira</i> (Smith, 1863)	B53	2	4	6
<i>Paratetrapedia lugubris</i> (Cresson, 1878)	B54	2	0	2
<i>Paratetrapedia connexa</i> (Vachal, 1909)	B55	5	0	5
<i>Paratetrapedia lineata</i> (Spinola, 1853)	B56	28	5	33
<i>Paratetrapedia testacea</i> (Smith, 1854)	B57	4	1	5
<i>Paratetrapedia fervida</i> (Smith, 1879)	B58	7	1	8
<i>Partamona ailyae</i> Camargo, 1980	B59	0	2	2
<i>Partamona</i> sp.	B60	8	6	14
<i>Plebeia</i> sp.	B61	1	0	1
<i>Scaptotrigona</i> sp.1	B63	39	35	74
<i>Scaptotrigona</i> sp.2	B64	0	1	1
<i>Scaptotrigona</i> sp.3	B65	0	4	4
<i>Tetragona quadrangula</i> (Lepeletier, 1836)	B66	66	42	108

Tabela 1. Continuação.

Espécie	Abelhas	Nº de indivíduos			
		Cód.	Chuvosa	Seca	Total
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)		B67	11	27	38
<i>Tetrapedia</i> sp.		B68	13	0	13
<i>Trigona</i> ( <i>Trigona</i> ) sp.		B69	1	5	6
<i>Trigona amazonensis</i> (Ducke, 1916)		B70	101	59	160
<i>Trigona pallens</i> (Fabricius, 1798)		B71	37	121	158
<i>Trigona recursa</i> Smith, 1863		B72	10	19	29
<i>Trigona</i> sp. grupo <i>fulviventris</i> Guérin, 1835		B73	52	148	200
<i>Trigona</i> sp.1		B74	6	18	24
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)		B75	68	211	279
<i>Trigona truculenta</i> Almeida, 1984		B76	3	0	3
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>frontalis</i> (Olivier, 1789)		B77	1	0	1
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) cf. <i>aurulenta</i> (Fabricius, 1804)		B78	3	0	3
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) <i>griseescens</i> Lepeletier, 1841		B79	2	29	31
<i>Xylocopa</i> cf. <i>nigrocincta</i> Smith, 1854		B80	0	3	3
<i>Xylocopa</i> ( <i>Neoxylocopa</i> ) cf. <i>suspecta</i> Moure & Camargo, 1988		B81	1	2	3
<i>Xylocopa</i> ( <i>Schonnherria</i> ) cf. <i>viridis</i> Smith, 1854		B82	2	0	2
<i>Xylocopa</i> sp.		B83	1	0	1
<b>Coletidae</b>					
<i>Hylaeus</i> sp.		B35	1	3	4
<i>Ptiloglossa</i> sp.		B62	4	0	4
<b>Halictidae</b>					
<i>Augochlora</i> sp.1		B04	0	2	2
<i>Augochlora</i> sp.2		B05	0	1	1
<i>Augochlora</i> sp.3		B06	2	0	2
<i>Augochlorella</i> ( <i>Pereirapis</i> ) sp.		B07	0	1	1
<i>Augochloropsis</i> sp.1		B08	2	0	2
<i>Augochloropsis</i> sp.2		B09	4	0	4
<i>Augochloropsis</i> sp.3		B10	5	1	6
<i>Augochloropsis</i> sp.4		B11	2	1	3
<i>Megalopta</i> sp.		B45	3	0	3
<b>Megachilidae</b>					
<i>Coelioxys</i> sp.1		B20	2	0	2
<i>Coelioxys</i> sp.2		B21	1	4	5
<i>Coelioxys</i> sp.3		B22	0	1	1
<i>Coelioxys</i> sp.4		B23	3	0	3
<i>Coelioxys</i> sp.5		B24	2	1	3
<i>Coelioxys</i> sp.6		B25	4	0	4
<i>Megachile</i> ( <i>Acentron</i> ) sp.		B36	2	2	4
<i>Megachile</i> ( <i>Austromegachile</i> ) <i>habilis</i> Mitchell, 1930		B37	3	0	3
<i>Megachile</i> ( <i>Leptorachis</i> ) <i>paulistana</i> Schrotthy, 1902		B38	7	0	7
<i>Megachile</i> ( <i>Neochelynia</i> ) <i>paulista</i> (Schrottky, 1920)		B39	2	0	2
<i>Megachile</i> ( <i>Ptilosarus</i> ) sp.1		B40	3	1	4
<i>Megachile</i> ( <i>Ptilosarus</i> ) sp.2		B41	1	0	1
<i>Megachile</i> sp.1		B43	10	8	18
<i>Megachile</i> sp. 2		B42	0	2	2
<i>Megachilie</i> ( <i>Acentron</i> ) sp.		B44	1	0	1
<b>Total</b>			<b>2056</b>	<b>3036</b>	<b>5092</b>

**Tabela 2.** Plantas visitadas pelas abelhas na região do Bico do Papagaio-TO, durante a estação das chuvas (fevereiro e março de 2000) e a estação seca (julho e agosto de 2000). As famílias estão acima das espécies nas linhas com a cor cinza. Nomes científicos e classificação conforme Forzza et al., 2015.

PLANTAS VISITADAS (famílias e espécies)	CÓD.	Nº de visitas		
		Chuvosa	Seca	Total
<b>Acanthaceae</b>				
Acanthaceae sp.	P02	7		7
<b>Apocynaceae</b>				
<i>Mandevilla scabra</i> (Hoffmanns. ex Roem. & Schult.) K.Schum.	P28	59		59
<b>Asteraceae</b>				
<i>Chromolaena</i> sp.	P11		1	1
<i>Vernonia</i> sp.	P45	1	327	328
<i>Wulffia</i> sp.	P47	19	15	34
<b>Bignoniaceae</b>				
<i>Arrabidaea</i> sp.	P03	12		12
<b>Boraginaceae</b>				
<i>Cordia</i> sp.	P14	2		2
<b>Cannabaceae</b>				
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume	P42	3		3
<b>Capparaceae</b>				
<i>Cleome</i> sp.	P12		64	64
<b>Combretaceae</b>				
<i>Combretum</i> sp.	P13	40		40
<b>Euphorbiaceae</b>				
Euphorbiaceae sp.	P19	2		2
<i>Mabeae</i> sp.	P27		615	615
<i>Manihot</i> sp.	P29	58		58
<b>Fabaceae</b>				
<i>Bauhinia</i> sp.1	P04		64	64
<i>Bauhinia</i> sp.2	P05	32	290	322
<i>Bauhinia</i> sp.3	P06		98	98
<i>Cajanus cajan</i> (L.) Huth	P10		133	133
<i>Cratylia argentea</i> (Desv.) Kuntze	P15		4	4
<i>Dalbergia frutescens</i> (Vell.) Britton	P17		13	13
<i>Dimorphandra mollis</i> Benth.	P18	27		27
Fabaceae sp.	P20		1	1
<i>Inga ingoides</i> (Rich.) Willd.	P25		12	12
<i>Poincianella bracteosa</i> (Tul.) L.P.Queiroz	P09	123		123
<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	P01	25		25
<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby	P36		2	2
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & Barneby	P37		10	10
<i>Senna</i> sp.	P38		5	5

Tabela 2. Continuação.

PLANTAS VISITADAS (famílias e espécies)	Nº de visitas			
	CÓD.	Chuvosa	Seca	Total
<b>Lamiaceae</b>				
<i>Hyptis atrorubens</i> Poit.	P23	4	4	<b>8</b>
<i>Mesosphaerum suaveolens</i> (L.) Kuntze	P24	42	22	<b>64</b>
<b>Malpighiaceae</b>				
<i>Byrsonima</i> sp.	P08		10	<b>10</b>
<b>Malvaceae</b>				
<i>Melochia</i> sp.	P30	59		<b>59</b>
<i>Pavonia</i> sp.	P33		56	<b>56</b>
<i>Sida</i> sp.	P39	9	7	<b>16</b>
<i>Triumfetta</i> sp.	P43	20	105	<b>125</b>
<i>Urena lobata</i> L.	P44	8	3	<b>11</b>
<i>Waltheria indica</i> L.	P46		7	<b>7</b>
<b>Poaceae</b>				
<i>Olyra ciliatifolia</i> Raddi	P31	2		<b>2</b>
<i>Paspalum</i> sp.	P32	9		<b>9</b>
<b>Rhamnaceae</b>				
<i>Gouania</i> sp.1	P21		15	<b>15</b>
<i>Gouania</i> sp.2	P22		36	<b>36</b>
<b>Rubiaceae</b>				
<i>Borreria</i> sp.	P07	355	554	<b>909</b>
<i>Rubiaceae</i> sp.	P35		95	<b>95</b>
<b>Sapindaceae</b>				
<i>Cupania</i> sp.	P16		43	<b>43</b>
<b>Solanaceae</b>				
<i>Physalis</i> sp.	P34	9		<b>9</b>
<i>Solanum</i> sp.	P40	11		<b>11</b>
<b>Verbenaceae</b>				
<i>Lantana</i> sp.	P26	14		<b>14</b>
<i>Stachytarpheta</i> sp.	P41	1104	425	<b>1529</b>
<b>Total</b>		<b>2056</b>	<b>3036</b>	<b>5092</b>