GEORGE MACHADO TABATINGA FILHO

REDE DE INTERAÇÕES ENTRE FLORES E ABELHAS EM CAATINGA: ATRIBUTOS FLORAIS E DINÂMICA DA OFERTA DE RECURSOS

RECIFE

2013

GEORGE MACHADO TABATINGA FILHO

REDE DE INTERAÇÕES ENTRE FLORES E ABELHAS EM CAATINGA: ATRIBUTOS FLORAIS E DINÂMICA DA OFERTA DE RECURSOS

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas da Universidade Federal de Pernambuco - UFPE, como parte dos requisitos à obtenção do título de Doutor em Biologia Vegetal.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado.
Co-orientadoras: Profa. Dra. Ariadna Valentina Lopes.

RECIFE

2013

GEORGE MACHADO TABATINGA FILHO

REDE DE INTERAÇÕES ENTRE FLORES E ABELHAS EM CAATINGA: ATRIBUTOS FLORAIS E DINÂMICA DA OFERTA DE RECURSOS

Banca examinadora:

_____
Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado (orientadora)

_____
Dra. Inara Roberta Leal

_____
Dra. Sandra Freitas de Vasconcelos

_____
Dra. Elisângela Lúcia de Santana Bezerra

_____
Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello

Membros Suplentes:

_____
Dra. Kátia Cavalcante Pôrto

_____
Dra. Ana Virgínia de Lima Leite

Recife-PE
2013

Catalogação na fonte
Elaine Barroso
CRB 1728

Tabatinga Filho, George Machado

Rede de interações entre flores e abelhas em Caatinga: atributos florais e dinâmica da oferta de recursos/ George Machado Tabatinga Filho– Recife: O Autor, 2013.

88 folhas : il., fig., tab.
Orientadora: Isabel Cristina Sobreira Machado
Coorientadora: Ariadna Valentina Lopes
Dissertação (mestrado) – Universidade Federal de Pernambuco, Centro de Ciências Biológicas, Biologia Vegetal, 2013.

Inclui bibliografia e anexos

1. Polinização por inseto 2. Fenologia 3. Caatinga I. Machado, Isabel Cristina Sobreira (orientadora) II. Lopes, Ariadna Valentina (coorientadora) III. Título

571.8642 CDD (22.ed.) UFPE/CCB- 2013- 329

AGRADECIMENTOS

Aos meus pais por confiarem em minhas escolhas e darem o máximo para minha felicidade.

Às professoras Profa. Dra. Isabel Cristina Sobreira Machado e Profa. Dra. Ariadna Valentina Lopes, por terem me recebido no Laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva (UFPE), assim como pela orientação e formação durante o curso.

Aos meus amigos cearenses em Recife, em especial para Sandra, Luciana, Mellissa, Helen, Jacira, e Laís pelo acolhimento, conversas, e sorrisos.

À Ileane Oliveira, minha amiga inseparável e sempre presente nos melhores e piores momentos da vida, pela ajuda e comentários de minha tese.

Ao meu irmão nem de pai, nem de mãe, Zezinho Seagal, pelas incontáveis experiências e "arrumações" aprontadas nessas terras.

À todos os integrantes do laboratório de Biologia Floral e Reprodutiva da UFPE pelos momentos de aprendizado e de descontração.

Aos professores Marco Mello e Nico Blüthgen, por me receberem em seus laboratórios durante estágio na Alemanha.

Ao professor Gabriel Melo e seu grupo de pesquisa do Laboratório de Biologia Comparada de Hymenoptera, na Universidade Federal do Paraná, pela identificação das espécies de abelhas encontradas no presente trabalho.

Aos colegas, Maria Teresa Buril, Polyhanna Gomes e Marcelo Sobral pela ajuda na identificação do material botânico.

À Associação Caatinga por aceitar que meu trabalho fosse realizado na Reserva Particular do Patrimônio Nacional (RPPN) Serra das Almas, sob sua gestão.

Ao CNPq ela concessão da bolsa de estudos.

LISTA DE TABELAS

Capítulo 1

Tabela 1 - Fenologia da floração de 98 espécies na comunidade vegetal nos anos de 2009 e 2010. Os números correspondem à quantidade de indivíduos das espécies em floração ao longo dos meses. 37

Tabela 2 - Lista de espécies da comunidade vegetal estudada distribuídas por espécie e hábito. 40

Tabela 3 - Atributos florais, recursos e possíveis síndromes das espécies estudadas na comunidade vegetal da RPPN Serra das Almas. 43

Capítulo 2

Tabela 1 - Módulos das três redes de interações formadas por abelhas e flores, contendo o número de espécies e código dos integrantes. 59

Tabela 2 - Riqueza de abelhas na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. Obs: quanto à ocorrência, foi colocada a localização mais próxima do estado do Ceará citada no Catálogo de Abelhas Neotropicais (Moure *et al.* 2012) 66

LISTA DE FIGURAS

Capítulo 1

Figura 1 - Riqueza de espécies em floração nos anos de 2009 e 2010 em relação ao índice de precipitação ocorrente na RPPN Serra das Almas no mesmo período. 46

Figura 2 - Abundância de espécies em floração durante os anos de 2009 e 2010 em relação à quantidade de precipitação na RPPN Serra das Almas no referido período. 46

Figura 3 - Representantes de espécies lenhosas comumente encontradas na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. 47

Figura 4 - Diversidade de atributos florais (cor, forma, tamanhos e simetria) das flores da RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. 48

Figura 5 - Flores de diferentes síndromes de polinização encontradas na área de estudo. 49

Figura 6 - Exemplos de flores e os diversos recursos utilizados por visitantes florais na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. 50

Capítulo 2

Figura 1 - Grafo bipartido mostrando a estrutura da rede de abelhas como visitantes florais. 68
Figura 2 - Grafos representando os dois componentes da rede de abelhas como visitantes florais:um formado por nove módulos e outro isolado dos demais (em vermelho). 69
Figura 3 - Grafos mostrando as redes separadas por recursos florais 70
Figura 4 - Abelhas utilizando recursos florais 71
Figura 5 - Grafos da rede de visitantes nos trimestres ao longo do ano de 2009 72
Figura 6 - Grafos da rede de interações entre as abelhas e espécies vegetais na RPPN Serra das Almas. 73
Figura 7 - Espécies vegetais, comuns na Caatinga, observadas na RPPN Serra das Almas que florescem no período seco. 74
Figura 8 - Grafos da rede de interações entre os visitantes e espécies vegetais 75
Figura 9 - Grafos mostrando as redes entre polinizadores e plantas 76
Figura 10 - **A**tividade de *Apis mellifera* nas flores observadas na RPPN Serra das Almas 77

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS..... ii
LISTA DE TABELAS..... iii
LISTA DE FIGURAS..... iii
APRESENTAÇÃO..... 1
FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA..... 2
Fenologia 2
Sistemas de polinização na Caatinga..... 4
Melitofilia da Caatinga..... 5
Redes de polinização..... 7
Modularidade..... 9
Referências bibliográficas 11

CAPÍTULO 1 –Fenologia da floração e recursos florais em uma área de Caatinga..... 18
Resumo..... 20
Introdução..... 21
Material e métodos..... 23
Resultados..... 25
Discussão..... 27
Referências..... 34
CAPÍTULO 2 – Dinâmica temporal e modularidade da rede melitófila em uma área de Caatinga..... 52
Introdução..... 54
Material e métodos..... 56
Resultados..... 58
Discussão..... 61
Considerações finais..... 63
Referências..... 63
RESUMO..... 78
ABSTRACT..... 79
ANEXOS..... 81
Instruções para publicação no periódico Flora..... 82
Instruções para publicação no periódico PNAS..... 85

APRESENTAÇÃO

Abelhas constituem um grupo bastante importante dentre os polinizadores, sendo consideradas como os principais animais vetores de pólen em todos os ecossistemas tropicais. Elas possuem íntima relação com as flores, devido a dependerem principalmente de recursos florais para suprirem suas dietas e cuidarem de sua prole. Plantas melitófilas, polinizadas por abelhas, apresentam, de modo geral, algumas características em comum como flores de antese diurna, coloração amarela ou púrpura, geralmente com formas abertas, com os mais diversos tipos de recursos, entre eles néctar, óleo, pólen e perfumes. Considerando a importância das interações entre flores e abelhas para o equilíbrio do processo de polinização na Caatinga, e utilizando o conhecimento da ecologia da polinização associado às métricas de redes de interações mutualísticas, estudamos algumas características dessa comunidade, buscando responder perguntas como: quais espécies são mais importantes para a estrutura dessa rede de interações? Sendo a Caatinga um ecossistema bastante sazonal, como variam os diversos recursos florais ao longo do ano e como as espécies se comportam durante o período seco? Qual é o papel de *Apis mellifera* L., abelha exótica e invasora, nesse ecossistema e dentro da rede de interações dos visitantes florais? Essas informações são de grande contribuição para o entendimento dos processos ecológicos e consequentemente para elaboração de políticas de manejo sustentável.

FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

Fenologia

A fenologia tem por finalidade analisar os eventos biológicos cíclicos (queda foliar, brotamento, floração, frutificação, etc) e suas correlações com os fatores bióticos e abióticos (Williams-Linera e Meave 2002). Ela consiste num método de estudo bastante utilizado para se conhecer os padrões de oferta de recursos em comunidades vegetais e consequentes associações destes com vetores de polinização e dispersão (Bosch *et al*. 1997, Batalha e Mantovani 2000, Ramirez 2004). Bosch *et al*. (1997) relacionaram o período de floração, as características morfológicas das flores (forma, tamanho e cor), os recursos florais (pólen e néctar) disponibilizados e o espectro de visitantes encontrados nas plantas de uma comunidade herbácea no Mediterrâneo. A exemplo disso, conhecendo os ciclos de florescimento das espécies vegetais de uma área, pode-se traçar o perfil de disponibilidade anual de recursos florais, como néctar e pólen para as abelhas (Pereira *et al.* 1979, Freitas e Silva 2006). O recurso é uma característica importante na atração dos polinizadores e, embora muitas espécies ofereçam néctar e/ou pólen, algumas têm outros tipos de recursos (tecidos florais, secreções do estigma) que atraem polinizadores peculiares (esquilos, alguns besouros, etc.) (Momose *et al.* 1998). Além disso, as flores podem oferecer abrigo, e serem locais de acasalamento como foi constatado por Medeiros e Schlindwein (2003) em flores de *Turnera subulata*, nas quais os machos da espécie *Protomeliturga turnerae* aguardam as fêmeas para a cópula.

Para muitas plantas, a sincronia de floração ocorre em função prioritariamente das condições climáticas (Frankie *et al*. 1974). Entretanto, fatores bióticos, tais como a presença de polinizadores efetivos e a competição ou facilitação na atração de polinizadores decorrente da sincronia de florescimento interespecífica, também podem influenciar os períodos ótimos de florescimento das espécies (Parrish e Bazzaz 1979).

Na Caatinga, assim como em outros ecossistemas sazonais, muitas espécies investem em crescimento e reprodução intensamente durante o período chuvoso (Monastério e Sarmiento 1976; Lieberman 1982; Sampaio 1995; Machado *et al.* 1997; Opler *et al* 1980; Oliveira 1998; Ramirez 2002; Araújo & Ferraz 2003). Estudos fenológicos em Caatinga são escassos (Barbosa *et al*. 1989, Pereira *et al*. 1989, Machado *et al.* 1997, Barbosa *et al.* 2003), sendo os padrões observados nestes estudos serem bastante relacionados com a disponibilidade hídrica, bem como às variações intra e inter-

anuais das chuvas, fator característico nesse ambiente. Segundo os autores acima, durante o ano todo existem espécies florescendo na Caatinga, embora este evento seja fortemente associado ao período chuvoso, existindo poucos representantes que florescem na estação seca. Pereira *et al.* (1979) salientaram ainda, que nesse ecossistema, a concentração de florescimento na época chuvosa deve-se à soma dos representantes da flora lenhosa florescendo em conjunto com a grande quantidade de herbáceas, que têm seu ciclo de vida e, consequentemente, a fase reprodutiva associados a esse período.

A umidade relativa parece desempenhar um papel fundamental no controle da floração de espécies tropicais (Ramirez 2002). Os poucos representantes que florescem durante a estação seca, têm grande importância como fonte de recursos para animais durante esse período de escassez (Freitas e Silva 2006). Ainda segundo os autores, três importantes espécies de árvores de Caatinga florescem na época seca: *Anadenanthera colubrina* (Vell.) Brenan., *Myracrodruon urundeuva* Fr. All. e *Ziziphus joazeiro* Mart.. Barbosa *et al.* (2003) observaram que o florescimento nessa época é maior entre as perenifólias, o que pode refletir o importante papel da disponibilidade hídrica e dos mecanismos das espécies vegetais em utilizar esse recurso.

Padrões distintos de florescimento entre o estrato arbóreo/arbustivo e o estrato herbáceo são apontados para ambientes estacionais, não só para a Caatinga (Pereira *et al*. 1989), como também para o Cerrado (Batalha e Mantovani 2000) e outros ecossistemas sazonais (Ramirez 2002). Embora a flora herbácea seja muitas vezes maior em número que a lenhosa, são poucos os trabalhos que incluem dados sobre sua composição e estrutura na Caatinga (Araújo *et al*. 2005). Entre eles, podem ser citados os de Seguieri *et al*. (1995), Bosch *et al*. (1997) e Batalha & Mantovani (2000). A maioria das herbáceas floresce no período chuvoso (Sarmiento e Monasterio 1983; Seghieri *et al.* 1995). O fato de muitas delas precisarem completar seu crescimento vegetativo antes de florescer, explica porque a maior parte delas, as anuais, florescem apenas um ou dois meses após o início das chuvas (Janzen 1967). Devido a esta curta existência, Seguieri *et al*. (1995) afirmaram também que estas espécies apresentam bastante sobreposição de florescimento interespecífico.

A diferença fenológica nos momentos de floração das espécies é um dos fatores que mantém a grande diversidade biológica em comunidades vegetais de ambientes tropicais (Gentry 1974). Em comunidades em que os diferentes períodos de floração entre as espécies estão distribuídos ao longo do ano, a fauna de polinizadores pode sempre

encontrar recursos florais disponíveis (Ramirez 2002; Freitas e Silva 2006). Somado a isso, as florações de espécies com os mesmo polinizadores podem ocorrer separadas temporalmente ou se sobrepor em determinados momentos (Ramirez 2005). Apresentando essa segregação temporal, as plantas que compartilham agentes polinizadores evitam competição, aumentando seu sucesso reprodutivo. Ao mesmo tempo, durante picos de floração, ocorre um aumento na quantidade de estratégias e tipos de recursos para minimizar essa competição (Ramirez 2002; 2005).

Sistemas de polinização da Caatinga

As diversas espécies de plantas encontradas na natureza apresentam atributos fisiológicos e morfológicos em suas flores (cor, tamanho, forma, odor, recursos e sistemas de reprodução) que as tornam mais adaptadas a atrair um determinado grupo de visitantes florais. A esse conjunto de características, associados a determinados agentes polinizadores, dá-se o nome de síndrome de polinização (Feagri e Pjil 1979). Exemplos de síndromes e seus respectivos agentes são: anemofilia (vento), entomofilia (insetos), cantarofilia (besouros), ornitofilia (aves), quiropterofilia (morcegos) e melitofilia (abelhas). Em função da eficiência da polinização, as adaptações evolutivas apresentadas pelas flores muitas vezes seguem o princípio básico de estimular visitas de algumas espécies de animais e excluir outras (Feagri e Pjil 1979). Em alguns casos, espécies com tipos florais similares podem florescer em sincronia, favorecendo o aumento das taxas de visita e polinização cruzada, elevando o sucesso reprodutivo destas plantas (Parrish & Bazzaz 1979).

Em paralelo a isso, Waser (1983) afirma serem os recursos florais os atrativos principais para os visitantes, enquanto caracteres morfológicos das flores seriam apenas indicativos para que os visitantes florais diferenciem as fontes de recurso disponíveis. O fato da evolução convergente de diversos conjuntos de atributos florais ser tão difundida entre distintas famílias de plantas é um dos argumentos mais convincentes do importante papel dos polinizadores nas adaptações dos moldes florais (Fenster *et al*. 2004).

Estudando os sistemas de polinização na Caatinga, Machado e Lopes (2004), encontraram predominio da entomófila (polinização por insetos) nas espécies estudadas, onde 61,7% destas melitófilas (polinizadas por abelhas). Reunindo os trabalhos envolvendo espécies melitófilas na Caatinga, as autoras observaram uma mescla de atributos florais associados a outras síndromes, como ornitofilia ou quiropterofilia, e suas

flores foram visitadas por abelhas, as quais, na maioria das vezes, atuaram apenas como pilhadores dos recursos sem efetuar polinização. As mesmas autoras observaram também que vários recursos florais foram apresentados por espécies de Caatinga (néctar, pólen, óleo, resina), sendo o néctar o mais frequente, ocorrendo em 71,5% das espécies estudadas. Por último, vale ressaltar que, apesar de Machado *et al*. (2006) terem encontrado índice de 83% para o hermafroditismo e apenas 2,7% serem dióicas, a maioria é auto-incompatível (61,5%), necessitando assim dos serviços de polinizadores para se reproduzirem.

Melitofauna da Caatinga

No mundo existem aproximadamente 20.000 espécies de abelhas (Michener 2000) e cerca de 3.000 delas são encontradas no Brasil (Silveira *et al*. 2002). Elas constituem um grupo bastante importante dentre os polinizadores, sendo consideradas como os principais animais vetores de pólen em todos os ecossistemas tropicais, chegando a polinizar cerca de 30 a 70% das Angiospermas (v. Machado & Lopes 2006 para revisão). Zanella (2000) compilou as informações existentes sobre a diversidade de abelhas na Caatinga e encontrou um total de 187 espécies, das quais 32% são endêmicas desta região. As abelhas constituem o grupo animal melhor adaptado à visita das flores (Feagri e Pjil 1979). Nessas visitas, elas podem utilizar-se de diversos recursos florais, entre eles néctar, pólen, resina e óleos (Roubik 1993). O pólen e o néctar constituem praticamente a dieta completa durante todas as fases de desenvolvimento das abelhas e, juntos, fornecem proteínas, carboidratos, vitaminas, sais minerais e gorduras, sendo assim a base da nutrição destes insetos (Freitas e Silva 2006).

Por ser um grupo que está evoluindo há muito tempo em ligação direta com as flores, as abelhas apresentam uma grande diversidade de tamanhos, formas, cores, estruturas acessórias e comportamentos ligados às espécies de plantas que visitam (Endress 1994; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002). Endress (1994) descreve exemplos dessa diversidade: abelhas grandes e robustas como a maioria do gênero *Xylocopa* podem forçar flores com estruturas rígidas para ter acesso aos recursos florais, enquanto que abelhas muito pequenas como muitas da família Halictidae, procuram flores de coloração clara e de mais fácil acesso; flores com tubos compridos podem exigir a visitação apenas de abelhas de língua bastante longa, enquanto que flores mais acessíveis podem ser visitadas por uma gama de abelhas de língua curta; algumas espécies são especializadas na

coleta de recursos específicos como as abelhas do gênero *Centris*, especialistas na coleta de óleo, e machos de espécies da tribo Euglossini, especialistas na coleta de odores florais.

Entre os trabalhos realizados em Caatinga relacionando a utilização de recursos florais para grupos de abelhas específicos podem ser citados os de Aguiar *et al*. (1995), Carvalho e Marchini (1999), Aguiar (2003) e Martins *et al.* (2003). Nestes trabalhos, os autores apresentam levantamentos de comunidades melitófilas e o tipo de recurso coletado por estas abelhas, assim como as relações de especificidade nas interações. Freitas e Silva (2006) compilaram ainda vários outros estudos relacionados à flora da Caatinga, principalmente associadas ao interesse apícola. Interações planta-abelha podem envolver especializações de ambas as partes, mostrando relações complexas entre estes grupos (Machado 1990; Vogel & Machado 1991; Machado *et al.* 2002). Essas abelhas especializadas desempenham um importante papel na manutenção da biodiversidade dos ecossistemas naturais e o conhecimento das interações delas com a flora é imprescindível para o plano de manejo destes ecossistemas (Schlindwein 2000; Bezerra e Machado 2009).

Apis mellifera é uma espécie de abelha exótica no Brasil, sendo um híbrido de variedades europeias e africanas, introduzidas aqui a partir de 1839 e 1956 respectivamente (Zanella e Martins 2003). Atualmente, ela se encontra bastante difundida na Caatinga e existem diversos trabalhos questionando suas possíveis interferências nas interações de polinização entre plantas e abelhas nativas, não havendo consenso entre os autores quanto à natureza dos seus impactos quando introduzida nos ecossistemas (Westerkamp 1991, Aizen e Feinsinger 1994, Huryn 1997, Freitas 1999, Freitas e Silva 2006). Enquanto por vezes é citada por alguns autores acima como polinizadora da flora nativa, alguns dos efeitos negativos ocasionados por *A. mellifera* em ambientes onde esta não é nativa incluem: competição com a fauna autóctone por pólen, néctar, e espaços para nidificação e polinização de baixa eficiência em espécies de plantas nativas, embora poucos destes efeitos tenham sido comprovadamente estudados (Huryn 1997).

Algumas das características que fazem de *A. mellifera* bastante independente quanto ao uso de recursos florais são: poder forragear durante longos períodos do ano, se manter em atividade durante a maior parte do dia, e utilizar uma grande gama de espécies como fonte de recursos florais (Feagri e Pjil 1979). A mesma já foi descrita tanto como polinizadora quanto pilhadora, coletando néctar ou pólen em plantas nativas da Caatinga (Carvalho e Marchini 1999). Em algumas áreas, esta abelha pode visitar até próximo de um terço da flora nativa, usando algumas poucas espécies vegetais de forma intensiva

(Huryn 1997). Porém os dados disponíveis são insuficientes para afirmar que *A. mellifera* é uma ameaça à conservação de comunidades naturais. O primeiro dos motivos é que o dano causado pelo forrageamento dessas abelhas é variável, dependendo de quais espécies de plantas estão sendo utilizadas por elas e da fauna local que compartilha esses recursos. Segundo, porque as comunidades podem ter resiliência suficiente para incorporar certos níveis de abundância desta espécie, que, entretanto, pode ter grande impacto em ecossistemas frágeis ou perturbados. Desta forma, existe grande necessidade de se conhecer a eficácia de *A. mellifera* como polinizadora da flora nativa (Corbet 1997).

No contexto das redes de interação, Krug *et al.* (2010), investigando a influência de *A. mellifera* como espécie exótica em uma rede de interações planta-abelha, encontraram que, mesmo ela sendo dominante e participando em 14% das interações, sua exclusão pouco afetou as propriedades da rede. Mesmo assim, segundo os autores, em teoria, a eliminação da mesma teria promovido a extinção de 10 das 95 espécies de plantas da área por falta de outros polinizadores.

Redes de polinização

As redes de interação formadas entre as plantas e seus polinizadores, mediadas pela oferta de recursos florais, constituem processos de base para qualquer ecossistema, sendo essenciais para a manutenção da biodiversidade e estabilidade destes (Bosch *et al*. 1997, Machado *et al.* 1997, Corbet 2000, Roubik 2000, Ramirez 2004, Jordano 1987, Bascompte e Jordano 2003, Jordano *et al*. 2003, Bascompte *et al.* 2006, Freitas e Silva 2006). Quando os polinizadores têm suas populações diminuídas ou desaparecem de determinado local, isso pode fazer com que as plantas que dependem destes para realizar polinização cruzada venham progressivamente a ser eliminadas localmente (Corbet 2000, Schlindwein 2000).

Além de compatibilidade de características morfo-fisiológicas, é necessário haver sincronia de ocorrência entre o período de floração e atividade dos polinizadores para que ocorra a interação (Feagri e Pjil 1979; Bosh *et al*. 1997). Dentro do contexto de redes de interação, especialização ecológica é definida como o número de interações em que uma espécie participa (Bluthguen *et al*. 2007), podendo ser medido o grau de especialização, também chamado de conectância, de uma rede inteira. Nessas análises, as interações são classificadas como presentes ou ausentes, não sendo consideradas suas frequências (Jordano 1987, Bluthguen *et al*. 2006).

Embora a maioria das relações inseto-planta seja generalista, Barret & Helenurm (1987), estudando comunidades de espécies herbáceas em florestas boreais, afirmaram que os insetos desempenham papel crucial para regular os níveis de polinização cruzada em relação à autopolinização, em espécies autocompatíveis. Ramirez (2005) afirmou que, entre as herbáceas, ocorre uma grande sobreposição de agentes polinizadores. De modo geral, a capacidade de uma espécie persistir em um ambiente pode depender da sua habilidade de desenvolver interações especializadas com polinizadores especialistas ou da partilha de seus serviços de polinização com visitantes florais generalistas (Memmott e Waser 2002).

Apesar das redes de interações serem relativamente tolerantes à extinção de espécies, a perda de espécies generalistas pode causar um grande desequilíbrio em suas estruturas (Dunne *et al*. 2002; Memmot *et al*. 2004). Isso ocorreria porque a conectividade da rede faz com que os organismos especialistas se associem a generalistas, fazendo com que as extinções sigam linearmente após o desaparecimento cumulativo das espécies (Memmott *et al.* 2004). Porém, nesse mesmo trabalho, os autores assumiram algumas limitações da análise: todos os visitantes florais foram considerados igualmente efetivos; não discriminaram quais recursos estavam sendo utilizados na interação; desconsideraram a possibilidade dos organismos ampliarem suas dietas após a perda de um determinado recurso. Além destas limitações, Blüthgen (2010) ressalta outras como: problemas com a uniformização da amostragem; inclusão de espécies pouco amostradas como sendo raras e extrapolações de análises com dados qualitativos onde seria necessário refinamento com dados quantitativos. Finalmente, Corbet (2000) menciona ser de extrema importância a identificação de espécies-chave para a sustentabilidade da rede de polinizadores locais.

Interações entre dois grupos de organismos como abelhas e plantas podem envolver poucas espécies, quando isso acontece e a ocorrência de uma destas é prejudicada de alguma forma, este sistema entra rapidamente em desequilíbrio (Schlindwein 2000). Isso acontece quando uma ou poucas espécies polinizam efetivamente as flores de uma determinada planta ou quando plantas de poucas espécies oferecem recursos necessários para a sobrevivência de uma determinada espécie de abelha. Se polinizadores diminuem suas populações ou desaparecem de um local, isso pode fazer com que organismos que dependam delas para realizar polinização cruzada venham progressivamente a ser eliminadas destes ambientes (Corbet 2000; Schlindwein 2000).

Recentemente, foi publicado um artigo tratando da estrutura da rede de interações entre plantas e abelhas em uma área de Caatinga, onde Pigozzo e Viana (2010) estudaram a relação entre 110 espécies, 70 de abelhas e 40 de plantas, onde a maioria das interações era generalista com rede de caráter aninhado, padrão já esperado segundo Bascompte *et al*. (2003). Uma outra questão relevante é a das espécies invasoras, as quais podem ser incorporadas às redes locais, a exemplo da abelhas *A. mellifera*. Pigozzo e Viana (2010) sugeriram que *A. mellifera* seria polinizadora potencial apenas em espécies nativas com flores que apresentem morfologia simplificada. Finalmente, o papel dessa espécie invasora e seu impacto nas comunidades permanecem ainda carentes de informações.

Modularidade

Um dos atributos das redes mutualísticas que vem sendo recentemente estudado quanto às suas implicações biológicas é a modularidade (Olesen *et al* 2007; Bezerra *et al.* 2009; Santos *et al.* 2010; Thébault e Fontaine 2010; Mello *et al.* 2011). A mesma pode ser definida como a característica das redes onde as espécies tendem a se ligar mais fortemente apenas a algumas espécies, formando compartimentos, ou módulos, dentro de uma mesma rede (Olesen *et al*. 2007). Thébault e Fontaine (2010) estudaram o efeito de alguns atributos das redes, entre eles o aninhamento e a modularidade, para a estabilidade das mesmas, observando a existência de um balanço entre essas métricas, onde a primeira favorece a resiliência e a segunda a persistência dos sistemas. Ambos afirmam, ainda, que, redes antagônicas, como as formadas por plantas e herbívoros, tendem a ser menos conectadas que as mutualísticas de polinizadores com mesmos valores de diversidade, apresentando maiores valores para modularidade e menores para o aninhamento.

Com o aumento das especializações nas interações, aumenta-se a modularidade da rede (Corbet 2000, Thompson 2005, Lewinsohn *et al*. 2006, Guimarães *et al*. 2007). A mesma está relacionada também ao tamanho das redes, tendendo a ocorrer em redes grandes e com baixa conectância (Olesen *et al*. 2007). Mais recentemente Fortuna *et al*. (2010) observaram que essa propriedade é comumente observada em redes aninhadas e pouco conectadas.

Vários trabalhos descrevem a formação de compartimentos ou módulos em redes de polinização (Prado e Lewinsohn 2004, Bascompte e Jordano 2006, Lewinsohn *et al.* 2006, Olesen *et al*. 2007), sendo relacionados por Dicks *et al*. (2002) as síndromes de polinização. O conceito de síndromes, postulado por Faegri e Pijl (1979) sugere que

plantas podem ter conjuntos de características potencializando a visita de grupos específicos de polinizadores. Estes grupos podem ser entendidos como grupos funcionais que constituem módulos (Danieli-Silva *et al.* 2011).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguiar, C. M. L. 2003. Flower visits of *Centris*bees (Hymenoptera, Apidae) in an area of Caatinga (Bahia, Brazil). **Studies on Neotropical Fauna and Environment 38**: 41-45.

Aguiar, C. M. L.; Martins, C. F. & Moura, A. C. A. 1995. Recursos florais utilizados por abelhas (Hymenoptera, Apoideae) em áreas de Caatinga (São João do Cariri, Paraíba). **RevistaNordestina de Biologia 10**: 101-117.

Aizen, M. A. &Feisinger, P. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest. **Ecology 75**: 330-351.

Araújo, E.L.; Ferraz, E.M.N. 2003. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na caatinga: estado atual do conhecimento. Pp. 115-128. In: Sales, V. (Org.) **Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação**. Expressão Gráfica. Fortaleza.

Barbosa, D. C. A.; Alves, J. L. H.; Prazeres, S. M.& Paiva, A. M. A. 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de caatinga (Alagoinha – PE). **Acta BotanicaBrasilica3:**109-117.

Barbosa, D. C. A.; Barbosa, M. C. A. &Lima, L. C. M. 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. Pp. 657-693. In: I. R. LEAL; M. TABARELLI & J. M. C. SILVA (orgs.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE.

Bascompte, J. &Jordano, P. 2006. The structure of plant-animal mutualistic networks. – In: Pascual, M. and Dunne, J. (eds.), **Ecological networks**. Oxford Univ. Press., pp. 143-159.

Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C. J. &Olesen, J. M. 2003.The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – **Proceedings of National Academy of Science of United States of America 100**: 9383-9387.

Batalha, M. A. & Mantovani, W. 2000. Reproductive phonological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita doPassaQuatro), SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and wood floras. **Revista Brasileira de Biologia 60**: 129-145.

Bezerra, E. S.; Lopes, A. V. e Machado, I. C. 2009.Biologia reprodutiva de Byrsonimagardnerana A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas Centris (Centridini) no nordeste do Brasil. **Rev. bras. Bot**.. 2009, 32(1), 95-108.

Bezerra ELS, Machado ICS, Mello MAR (2009) Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **J AnimEcol 78**:1096–1101.

Blüthgen, N., Menzel, F., Hovestadt, T., Fiala, B., Blüthgen, N. 2007.Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks.**Current Biology 17**: 341-346.

Blüthgen, N., Menzel, F., Blüthgen, N. 2006.Measuring specialization in species interaction networks.**BMC Ecology 6**: 9.

Blüthgen, N. (2010). Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. (Invited View).**Basic and Applied Ecology** 11: 185-195.

Bosch, J.; Retana, J. &Cerdá, X. 1997.Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in an herbaceous Mediterranean plant community.**Oecologia 109**: 583-591.

Carvalho, C. A. L. & Marchini, L. C. 1999. Plantas visitadas por *Apismellifera* L. no vale do rio Paraguaçu, município de Castro Alves, Bahia. **Revistabrasileira de Botânica 22**: 333-338.

Corbet, S. A. 2000. Conserving compartments in pollination webs.**Conservation Biology 14**: 1229-1231.

Danieli-Silva, A.; Souza, A. M. T. , Donatti, A. J.; Campos, R. P.; Vicente-Silva, J.; Freitas, L.; Varassin, I. G. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? **Oikos 121**: 35–43.

Dunne, J. A., Williams, R. J., Martinez, N. D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters 5**: 558–567.

Endress, P. K., 1994. **Diversity and Evolution Biology of Tropical flowers**.Cambridge UniversityPress.

Feagri, K. &Pjil, L. van der 1979. **The Principles of Pollination Ecology**.PergamonPress. Thirdedition, 244p, London.

Fenster, C. B.; Armbruster, W. S.; Wilson, P.; Dudash, M. R.; Thompson, J. D. 2004. Pollination syndromes and floral specialization.**Annual Rewiew of Ecology and Systematics 35**, 375-403.

Fortuna, M. A.; Stouffer, D. B.; Olesen, J. M.; Jordano, P.; Mouillot, D.; Krasnov B. R.; Poulin, R.; Bascompte, J. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? **Journalof Animal Ecology, 79**, 811–817.

Fournier, L. A. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árbores. **Turrialba 24**: 422-423.

Frankie, G.W., Baker, H.G. &Opler, P.A. 1974.Comparative phenological studies of trees in tropical wet and dry forests in the lowlands of Costa Rica.**Journal of Ecology 62**:881-913

Frankie, G. W.; Haber, W. A.; Opler, P. A. &Bawa, K. S. 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in Costa Rican dry forest. In: JONES, C. E. & LITTLE, R. J. (eds.) **Handbook of Experimental Pollination Biology**, Pp 411-447.

Freitas, B. M. 1999. **A vida das abelhas**. Fortaleza: Universidade Federal do Ceará. CD-ROM.

Freitas, B. M. & Silva, E. M. S. 2006. Potencial apícola da vegetação do semi-árido brasileiro. Pp. 19-32. In: Giulietti, A. M. (Org.). **Apium Plantae**. IMSEAR, Recife.

Gentry, H. B. 1974.Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae.**Biotropica 6**: 64-68.

Huryn, V. M. B. 1997. Ecological Impacts of Introduced Honey Bees. **The Quarterly Review of Biology *72***, No. 3, pp. 275-297.

Imperatriz-Fonseca V. L.; De Jong, D. &Saraiva, A. M. (eds). 2006. **Bees as Pollinators in Brazil: assessing the status and suggesting the best practices**. Holos Ed., RibeirãoPreto, 114p.

Janzen, D. H. 1967. Synchronization of sexual reproduction of trees within the Dry Season in Central America.**Evolution 21**(3):620-637.

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

Jordano, P.; Bascompte, J. &Olesen, J. M. 2003.Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions.**Ecology Letters 6**: 69-81.

Kearns, C. A. & Inouye, D. W. 1993. **Techniques for Pollination Biologists**.University Press of Colorado, Colorado.

Krug, C.; Alves-dos-santos, I. 2010. Como a extinção de Apismellifera L. pode afetar a estrutura de uma rede de interação abelha-planta em Mata com Araucária?. In: IX Encontro de Abelhas, Ribeirão Preto. **Anais do IX Encontro de Abelhas, Ribeirão**

Lieberman, D. Seasonality and phenology in a dry tropicalforest in Ghana.1982. **The JournalofEcology 70:** 791 – 806.

1982. Talhada, PE, NortheasternBrazil. **Biotropica 29**(1): 57-68.

Machado, I. C. & Lopes, A. V. 2003. Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em Caatinga. Pp 515-563. In: I. R. Leal; M. Tabarelli& J. M. C. Silva (orgs.). **Ecologia e Conservação da Caatinga**. Recife: Editora Universitária da UFPE.

Machado, I. C. & Lopes, A. V. 2004. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest.**AnnalsofBotany 94**: 365-376.

Machado, I. C. & Lopes, A. V. 2006. Melitofilia em espécies de Caatinga em Pernambuco e estudos relacionados existentes no ecossistema. In: GIULIETTI, A. M. (Org.). **Apium Plantae**. IMSEAR, Recife, Pp. 33-60.

Machado, I. C.; Lopes, A. V. &Sazima, M. 2006. Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest.**Annals of Botany 97**: 277-287.

Martins, C. F.; Moura, A. C. A. & Barbosa, M. R. V. 2003. Bee plants and relative abundance of corbiculateApidae species in a Brazilian Caatinga area.**Revista Nordestina de Biologia 17**: 63-74.

Memmott, J.,Waser, N. M., Price, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society 271**: 2605-2611.

Michener, C.D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore, TheJonhs Hopkins University Press, 913p.

Monasterio, M. & Sarmiento, G. 1976.Phenological strategies of plants species in the tropical savanna Venezuelan Llanos.**Journal of Biogeography 3**:325-356.

Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Kato, M., Nagamasu, H., Sakai, S., Harrison, R.D., Itioka, T., Hamid, A.A., Inoue, T., 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. **American Journal of Botany85**: 1477-1501.

Newstrom L. E.; Frankie, G. W. & Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. **Biotropica 26**:141–159.

Olesen, J. M.; Bascompte, J.; Dupont, Y. L. & Jordano, P. 2007. The modularity of pollination networks.**PNAS 104**, 19891-19896.

Parrish,J. A. D&Bazzaz, F. A. 1979. Difference in Pollination Niche Relationships in Early and Late Successional Plant Communities. **Ecology** 60:597–610.

Pereira, R. M. A.; Araújo Filho, J. A.; Lima, R. V.; Paulino, F. D. G.; Lima, A. O. N. & Araújo, Z. B. 1989. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da Caatinga. **Ciência Agronômica 20**: 11-20.

Pigozzo, C. M., Viana, B. F. 2010. Estrutura da rede de interações entre flores e abelhas em ambiente de caatinga. **OecologiaAustralis 14**: 100-114.

Ramirez, N. 2002.Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain.**Am. J. Bot. 89**: 836–842.

Ramirez, N. 2004. Pollination specialization and time of pollination on tropical Venezuelan plain: variations in time and space. **Botanical Journal of the Linnean Society 145**: 1-16.

Ramírez, N. 2005. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: The importance of habitats and life forms. **Int. J. Bot. 1**: 27–33.

Roubik. D. W. 1993. Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and the efficiency of pollination modes.**Journal of Bioscience18**: 537-552.

Sampaio, E.V.S. 1995. Overview of the Brazilian caatinga.pp. 35 -58. In: BULLOCK, S; MOONEY, H.A.; MEDINA, E. (Eds.). **Seasonally dry Tropical Forests.**Cambridge University Pres.

Santos, M. J.; Machado, I. C.; Lopes, A. V. 2005. Biologia reprodutiva de duas espécies de Jatropha L. (Euphorbiaceae) em Caatinga, Nordeste do Brasil. **Rev. Brasil. Bot**., V.28 (2), 361-373.

Schlindwein, C. 2000. A importância de abelhas especializadas na polinização de plantas nativas e conservação do meio ambiente. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas,** Pp. 131-141. Ribeirão Preto-SP, Brasil.

Seguieri, J.; Floret, Ch. &Pontanier, R. 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and wood species in the savannas of northern Cameroon. **Journal of Tropical Ecology 11**: 237-254.

Silveira, F. A.; Melo, G. A. R.& Almeida, E. A. B. 2002. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação.** Belo Horizonte: Fernando A. Silveira, 253 p.

Thébault, E.; Fontaine, C. 2010.Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. **Science, 329,** Pp. 853-856.

Vogel, S. & Machado, I. C. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia*

(Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil.**Pl. Syst. Evol. 178**: 153-178.

Waser, N. M. 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: LEAL, L. (eds.) **Pollination Biology**. Academic Press, London, Pp. 277-293.

Williams-Linera, G.; Meave, J. 2002.Patrones Fenológicos. Manuel R. Guariquata& Gustavo H. Kattan. In: **Ecologia Y Conservacion De Bosques Neotropicales.**Universidad Nacional Autonoma. 407-428p.

Zanella, F.C.V. 2000. The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): A species list and comparative notes regarding their distribution. **Apidologie 31**: 579-592.

Zanella, F.C.V.; Martins, C.F. 2003. Abelhas da caatinga: biogeografia, ecologia e conservação. pp. 75-134. In: LEAL, I.N.; TABARELLI, M.; SILVA, J.M.C. (Eds). **Ecologia e conservação da caatinga**. Editora Universitária. Recife.

CAPÍTULO 1

Artigo a ser enviado ao periódico Flora

FENOLOGIA DA FLORAÇÃO E RECURSOS FLORAIS EM UMA ÁREA DE CAATINGA

GEORGE MACHADO TABATINGA FILHO[1], ISABEL CRISTINA MACHADO[2] & ARIADNA VALENTINA LOPES[3]

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Profº Moraes Rêgo, s/n° Cidade Universitária 50.670-901, Recife-PE, Brasil. gmtfilho@yahoo.com.br.

[2] Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 50.670-901, Recife, PE, Brasil. imachado@ufpe.br.

[3] Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 50.670-901, Recife, PE, Brasil. avflopes@ufpe.br.

RESUMO

Estudos acerca da fenologia, dos atributos e da dinâmica de recursos florais para visitantes florais podem esclarecer como essas relações de polinização se estruturam em uma comunidade. Baseados nisso, acompanhamos a dinâmica de florescimento de 98 espécies em uma área de Caatinga. Para acompanhamento das mesmas, entre janeiro de 2009 e dezembro de 2010, mensalmente, foram percorridas trilhas, totalizando aproximadamente cinco quilômetros, no interior da RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. Para cada uma dessas espécies foi contabilizado o número de indivíduos ou de quadrantes (herbáceas) florescendo em cada mês e analisados seus atributos florais e síndromes de polinização. Como esperado para Caatinga, houve predominância da família Fabaceae, com 19 espécies, bem como de espécies herbáceas. Embora encontradas espécies florescendo durante o ano todo, a maior parte delas ocorre no primeiro semestre, período que concentra a maior parte da precipitação do ano. Com relação aos atributos florais, houve predominância na comunidade de flores grandes (46,9%), actinomorfas (71,4%) e de cor branca (28,6%). O recurso néctar foi encontrado ao longo de todo ano e foi o mais comumente ofertado pelas espécies (78,6%), seguido de néctar/pólen (7,1%), pólen (6,1%) óleo (4,1%) e, por último, resina (1%). A melitofilia foi a síndrome de polinização predominante (64,3%). Esses resultados adicionam informações acerca da biologia floral de espécies de Caatinga, contribuindo, entre outros aspectos, pela inclusão de informações da flora herbácea e distribuição dos diferentes recursos ao longo do ano.

Palavras-chave: Dinâmica temporal, síndromes de polinização, herbáceas, Caatinga.

INTRODUÇÃO

Eventos cíclicos das espécies vegetais, tais como: queda foliar, brotamento, floração e frutificação podem ser correlacionados às variações sazonais dos ambientes nos quais tais organismos habitam (Williams-Linera e Meave, 2002). O acompanhamento dos ciclos de floração, especificamente, possibilita a observação de padrões anuais de oferta de recursos e as associações destes com vetores de polinização e dispersão em comunidades vegetais (Bosch *et al*., 1997; Batalha e Mantovani 2000, Ramirez, 2004). Tais padrões permitem afirmar que a interação entre as plantas e seus polinizadores depende da compatibilidade morfológica e fisiológica destes últimos com as flores, bem como da ocorrência de sincronicidade entre o período de floração e o de atividade dos mesmos (Feagri e Pjil, 1979; Bosh *et al*., 1997).

Em função da eficiência da polinização, adaptações evolutivas das flores comumente seguem o princípio básico de estimular a visita de algumas espécies de animais e excluir outras (Feagri e Pjil, 1979). Para isto, tanto os recursos florais disponibilizados (Waser, 1983), quanto os atributos florais como: odor, cor, formato e período de antese, atraem polinizadores específicos (Faegri e Pijl, 1979). Nas espécies com os mesmos polinizadores, e que compartilham o período de floração, comumente ocorre aumento na quantidade de estratégias e tipos de recursos para minimizar a competição por polinizadores (Ramirez, 2002, 2005). Em contrapartida, entre aquelas com florações temporalmente separadas ou parcialmente sobrepostas, a segregação temporal reduz a competição, aumentando o sucesso reprodutivo (Ramirez, 2005).

A sincronia de floração entre diferentes espécies depende prioritariamente das condições climáticas (Frankie *et al*., 1974), das quais destaca-se a umidade relativa, que parece desempenhar um papel fundamental no controle deste evento em espécies tropicais (Ramirez, 2002). Entretanto, a presença de polinizadores efetivos e a competição ou facilitação na atração destes, decorrente da sincronia de florescimento entre espécies, podem influenciar os períodos ótimos de ocorrência deste evento (Parrish e Bazzaz, 1979).

Em vegetações sazonais, o pico de floração ocorre na estação chuvosa (Monasterio e Sarmiento, 1976; Lieberman, 1982; Opler *et al.,* 1980; Ramirez, 2002), e coincide com as maiores frequências de plantas com sistemas de polinização generalistas. Por outro lado, espera-se que, nesse momento, haja tendência para aumentar as estratégias e tipos de vetores de pólen, de modo que a competição entre as espécies vegetais seja minimizada

(Ramirez, 2004). Na Caatinga, caracterizada pela sazonalidade, de maneira similar, a maioria das espécies concentra a reprodução durante o período chuvoso (Sampaio, 1995; Machado *et al.*, 1997; Oliveira, 1998; Araújo e Ferraz, 2003). Pereira *et al.* (1979) destacam a influência das herbáceas na concentração do florescimento, uma vez que estes representantes da flora, em sua maioria, completam todo o ciclo de vida na época chuvosa. Por outro lado, podem ser observadas espécies florescendo na Caatinga durante todo o ano. Este fato deve-se a distribuição temporal entre os escassos representantes, comumente lenhosos, que florescem na estação seca (Barbosa *et al*., 1989, Pereira *et al*., 1989, Machado *et al.*, 1997, Barbosa *et al.*, 2003).

Em comunidades em que os diferentes períodos de floração entre as espécies estão distribuídos ao longo do ano, há sempre recursos florais disponíveis para a fauna de polinizadores (Ramirez, 2002; Freitas e Silva, 2006). Entre tais recursos, os principais ofertados por plantas da Caatinga são: néctar, pólen, óleo e resina (Machado e Lopes, 2006). As poucas espécies que florescem na estação seca neste ambiente garantem recursos para animais visitantes durante o período de escassez (Freitas e Silva, 2006).

Diante da estreita relação entre as variações das condições climáticas e as florações das espécies vegetais, associadas a disponibilidade de recursos florais para a fauna de polinizadores, estudar esses padrões tem grande importância ecológica. Considerando a necessidade de informações sobre a temática em questão, estudamos a fenologia de floração, atributos e síndromes florais bem como suas dinâmicas de ocorrência ao longo do ano, considerando, entre outras, algumas hipóteses: existem espécies florescendo ao longo de todo o ano, porém, no período seco, a riqueza e abundância de recursos florais é bastante reduzida; a grande diversidade de atributos, recursos e síndromes está bastante associada ao estrato herbáceo; melitofilia é a síndrome mais frequente; e o néctar é o recurso mais frequente na comunidade, assim como em outros ecossistemas tropicais.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O trabalho foi realizado na Reserva Particular do Patrimônio Natural (RPPN) Serra das Almas, que possui 6.146 hectares, e está localizada próxima ao município de Crateús-CE, entre os estados do Ceará e Piauí. A área de estudo encontra-se na depressão interplanáltica, com altitude de 368 m, coordenadas UTM 0292508, 9434123 fuso 24 (Araújo *et al*., 2005).

De acordo com dados da Fundação Cearense de Meteorologia e Recursos Hídricos (FUNCEME, 2013), a precipitação anual média dos últimos dez anos foi cerca de 718 mm, irregularmente distribuídos, quase em totalidade, durante os cinco primeiros meses da estação chuvosa. O clima é semiárido segundo a classificação de Köppen (Bsh) (PEEL *et al*., 2007).

A vegetação local pode ser classificada como Caatinga arbustiva-arbórea. Na área, são observadas diversas espécies lenhosas típicas da Caatinga tais como: Aroeira (*Anadenanthera colubrina*), Cumaru (*Amburana cearensisi*), Juazeiro (*Ziziphus* joazeiro), Marmeleiro preto (*Croton blanchetianus*), Mufumbo (*Combretum leprosum*), Pau-mocó (*Luetzelburgia auriculata*), Sabiá (*Mimosa caesalpiniifolia*), entre outras. Segundo Veloso (1991), a Caatinga arbustiva-arbórea se aproxima da fitofisionomia Savana Estépica Florestada. A vegetação observada pode ser conceituada como uma floresta de porte baixo, com dossel geralmente descontínuo, folhagem decídua na estação seca e árvores muito ramificadas, comumente com espinhos ou acúleos (Queiroz, 2009). O estrato herbáceo, representado principalmente por espécies anuais, é conspícuo apenas no período chuvoso.

Coleta de dados

Excursões mensais, com duração média de três dias, foram realizadas ao longo dos anos de 2009 e 2010, totalizando 420 horas de observação em campo. Durante as mesmas, foram registradas as informações fenológicas e coletados materiais botânicos com o objetivo de facilitar a identificação das espécies vegetais através de comparação com material depositado em herbário e consulta a especialistas. As espécies vegetais

encontradas florescendo foram coletadas e identificadas seguindo o sistema de classificação Angiosperm Phylogeny Group III (2009).

Fenologia

Para as espécies lenhosas, foram contabilizados todos os indivíduos florescendo em uma trilha de aproximadamente cinco quilômetros. Com o auxílio de um GPS foram coletadas as coordenadas de um ponto médio da trilha, sendo ele S 05º08’387” e W 040º52’49,4”. Acompanhando a mesma trilha, sempre que encontradas espécies herbáceas florescendo, colocou-se um quadrante de um metro quadrado. Ao final, foram contabilizados quantos quadrantes de cada espécie observou-se com flor nos meses nos quais realizou-se o estudo.

Para a classificação dos padrões de floração, seguimos Newstron *et al*. (1994), excluindo apenas a categoria supra-anual, devido ao período de amostragem ter sido de dois anos. Assim, foram consideradas três categorias: a) contínua; b) sub-anual; c) anual. Quanto à duração do evento, seguimos o mesmo autor, o qual diferencia a floração em: a) curta (um mês); b) intermediária (2-5 meses); c) longa (>5 meses).

Hábito e Atributos Florais

Quanto ao hábito, as plantas foram ordenadas em árvores, arbustos, herbáceas e lianas. Atributos florais tais como: simetria, coloração e possível síndrome foram classificados de acordo com Machado e Lopes (2006), o tamanho foi categorizado segundo Machado e Lopes (2003, 2004). A simetria foi dividida em actinomorfa ou zigomorfa, enquanto a coloração foi distribuída nas seguintes categorias: branca; vermelha; esverdeada (incluindo bege e creme); amarela; lilás/violeta (incluindo azul) e rosa; adicionalmente, as flores foram consideradas pequenas, médias ou grandes. As síndromes, baseadas no sistema de Faegri e Pijl (1979), se dividiram em melitofilia, falenofilia, psicofilia, quiropterofilia e ornitofilia, acrescidas da categoria de diversos pequenos insetos (DPI) utilizada por Machado e Lopes (2004).

Quanto aos recursos florais, considerando o atrativo primário (*sensu* Faegri e Pijl, 1979), foram separadas cinco categorias: pólen, néctar, resina, óleo e pólen/néctar (Machado e Lopes, 2006).

RESULTADOS

Fenologia

Os períodos de floração das espécies durante os anos de 2009 e 2010 podem ser observados na tabela 1, bem como a quantidade de indivíduos, em cada espécie, que se apresentava nessa fenofase ao longo dos meses. A maior parte das plantas floresceu durante o primeiro semestre do ano, correspondendo à estação chuvosa. Adicionalmente, pode-se observar que, apesar da variação na duração, período e riqueza de espécies entre os meses chuvosos e secos, existem indivíduos florescendo ao longo do ano inteiro.

Quanto à floração, 38,8% das espécies foram classificadas com duração curta, 51,0% intermediária e 10,2% longa. O padrão de floração foi anual para 77,6% das espécies, 16,3% se enquadraram no tipo sub-anual e os 6,1% restantes tiveram floração contínua.

O gráfico da riqueza de espécies (figura 1) seguiu o de precipitação na área de estudo. Entretanto, não foi proporcional apenas ao valor, mas também à distribuição das chuvas, de maneira que, apesar de serem observados índices pluviométricos mais altos em 2009, a riqueza de espécies foi maior em 2010, quando a distribuição das chuvas foi menos abrupta, com dois picos de precipitação no período chuvoso.

A abundância das espécies (figura 2) foi proporcional à quantidade de chuvas, entretanto houve uma leve diferença entre os anos. Em 2009, a abundância máxima ocorreu um pouco depois do pico chuvoso em um gráfico levemente atrasado. Já em 2010, o aumento da abundância precedeu levemente o primeiro pico da época de chuvas e foi sincrônico com o segundo pico.

As herbáceas, de maneira geral, floresceram em sincronia com o período chuvoso, com algumas exceções como *Heliotropium indicum*, *Richardia grandiflora*, *Ruellia paniculata*, *Tridax procumbens* e *Turnera subulata*. Algumas espécies lenhosas floresceram durante o período seco, podendo ser observados três exemplos na figura 3: *Anadenanthera colubrina* Vell. (Brenan) (A); *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng (B); *Capparis flexuosa* L.) (C). Outras lenhosas, cuja floração se concentra na estação chuvosa, são visualizadas também na figura 3: *Piptadenia stipulacea* (Benth) Ducke (D), *Cordia oncocalyx* Allemão (E), e *Mimosa caesalpiniifolia* Benth (F). As florações das espécies no período chuvoso são mais sincrônicas, comumente se iniciando logo após o

início deste, já aquelas que florescem na época seca, distribuirem seus períodos reprodutivos ao longo dos meses que se seguem.

Hábito, Atributos e Recursos florais

Foram estudadas 98 espécies, incluindo 17 arbóreas, 12 arbustivas, 54 herbáceas e 15 lianas, distribuídas em 33 famílias. Houve predominância da família Fabaceae, com 19 representantes, seguida por Euphorbiaceae e Convolvulaceae, com 9 e 8 espécies, respectivamente. A lista de espécies, bem como as famílias e hábitos correspondentes, podem ser visualizadas na tabela 2.

Com relação aos atributos florais, organizados na tabela 3, houve predominância de flores grandes (46,9%) e um número similar de médias e pequenas, com 24,5% e 28,6%, respectivamente. A maioria das espécies foi actinomorfa (71,4%) e a simetria zigomorfa foi representada por apenas 28,6% das espécies. A cor mais frequente foi a branca, abrangendo 28,6%, seguida por amarelo e esv/beg/creme, ambas com 20,4% das espécies, e por lilás/viol/azul, com 16,3%. As cores rosa, com 10,2% e vermelha, com 4,1%, foram as menos observadas.

A diversidade de atributos florais associada aos recursos disponibilizados pode ser parcialmente observada na figura 4, tendo *Neomarica* sp. e *Centrosema brasilianum* (L.) Benth (figura 4A e 4B, respectivamente), flores de coloração conspícua e simetria zigomorfa. Em 4C, *Manihot* sp. possui flores actinomorfas de cor pálida. A flor tubular de *Ipomoea nil* (L.) Roth, uma liana visitada por diversos insetos para coleta de néctar, com longo período de floração no decorrer do ano, pode ser vista em 4D. Uma herbácea bastante comum no período chuvoso e visitada por diversas espécies de abelha, *Talinum triangulare* (Jacq) Willd (figura 4E), apresenta flores actinomorfas e róseas. Na figura 4F, as flores de *Combretum leprosum* Mart. podem estão agrupadas em inflorescências e disponibilizam néctar para insetos visitantes.

Quando o aspecto observado foi a síndrome floral, houve predominância da melitofilia, que incluiu 64,3% das espécies, DPI foi o segundo maior valor, abrangendo 18,4% das flores observadas, em seguida, 7,1% apresentaram psicofilia, 4,1% ornitofilia, 3,1% quiropterofilia, 2% miofilia e finalmente, apenas uma espécie, representando 1% do total, encaixou-se na falenofilia. Na figura 5 são observadas flores com características associadas a algumas síndromes florais, tais como: 5A e 5B – Melitofilia em *Poincianella*

bracteosa e *Angelonia cornigera*, respectivamente; 5C – Psicofilia (*Lantana camara*); 5D – Ornitofilia (*Ruellia asperula*); 5E – Esfingofilia (*Aspidosperma pyrifolium*) e 5F– DPI – Diversos pequenos insetos em *Richardia grandiflora*.

Entre os recursos disponibilizados pelas flores, o mais abundante foi o néctar (78,6%), seguido de néctar/pólen (7,1%), pólen (6,1%) óleo (4,1%) e, por último, resina (1%), com apenas uma espécie como representante. Exemplares de flores que apresentam tais recursos são encontrados na figura 6: em 6A e 6B, flores de *Ipomoea hederifolia L.* e *Jacquemontia gracilima* (Choisy), respectivamente, ofertando néctar; em 6C, *Dalechampia scandens* L., a única espécie encontrada na área de estudo que disponibiliza resina; em 6D, a flor de *Angelonia grandiflora* C. Morr. ofertando óleo; em 6E, *Solanum americanum* Mill., com suas anteras poricidas, disponibiliza pólen, e *Comellina erecta* L. em 6F apresenta tanto néctar quanto pólen como recursos.

DISCUSSÃO

Fenologia

Em regiões semi-áridas, pulsos chuvosos, seguidos por períodos secos variáveis (frequentemente longos), influenciam consideravelmente a diferenciação dos organismos nos padrões de uso dos recursos e contribuem para respostas distintas em eventos tais como crescimento, reprodução e estabelecimento de espécies (Chesson *et al.*, 2004). A fenologia da floração é afetada não só pela periodicidade das chuvas, como também pela disponibilidade de água no solo (Singh e Kushwaha, 2005), de modo que, sob regimes pluviométricos idênticos, a aridez do solo pode causar redução na proporção de florescimento ou inibir totalmente esse processo (Seghieri *et al.*, 1995).

O tempo de novas folhas, flores e frutos também controla as atividades de muitos animais herbívoros, polinizadores e frugívoros (Justiniano e Fredericksen, 2000), de forma que a identificação dos ciclos de florescimento ao longo do ano, especificamente, permite traçar o perfil da disponibilidade de néctar e pólen para as abelhas (Pereira *et al.*, 1989).

O tempo de floração também é importante para atrair certos polinizadores, mas excluir outros visitantes (Momose *et al.*, 1998). Em decorrência da floração da maioria das espécies vegetais na área de estudo ter se concentrado na época chuvosa, houve consequentemente maior oferta de alimento para as abelhas na mesma época. Esse dado é corroborado por Zanella e Martins (2003), ao observarem que, no período chuvoso ocorre

também uma maior abundância e diversidade de abelhas, em especial das espécies solitárias. A diferença nos tempos de floração entre herbáceas e arbóreas na Caatinga pode também facilitar a coexistência entre elas e a partilha de visitantes florais. Dessa maneira, a heterogeneidade fenológica entre formas de vida em uma comunidade pode revelar, por exemplo, a segregação temporal de nicho entre as mesmas (Golluscio *et al.*, 2005).

Houve floração massiva entre as arbóreas no período chuvoso, mas, ao longo de todo o ano, houve o florescimento, comumente não sobreposto, de diversas espécies. Tal padrão já havia sido anteriormente apontado por alguns autores em trabalhos de fenologia na Caatinga (Barbosa *et al.*, 1989; Pereira *et al.*, 1989; Machado *et al.*, 1997) e outras formações vegetacionais secas (Justiniano e Fredericksen, 2000). Barbosa *et al.*, (1989) observaram que, apesar da maioria das lenhosas florescem na estação chuvosa, é possível observar uma segregação entre elas, uma vez que as decíduas concentram a floração no período chuvoso, enquanto as perenifólias o fazem no período seco. Machado *et al.* (1997) apontaram que o florescimento distribuído ao longo do ano permite que os polinizadores tenham um suprimento contínuo, embora reduzido, durante a época seca, de recursos na Caatinga.

Ocorreu muita diferença no período de floração entre as espécies vegetais quando comparados os anos de 2009 e 2010, de modo que foi difícil classificar e estabelecer um parâmetro fixo para as espécies. Tal dificuldade já havia sido apontada por Machado *et al.* (1997). Entretanto, foi possível observar que tanto a riqueza quanto a abundância foram proporcionais aos índices pluviométricos. A riqueza foi mais alta não quando a quantidade de chuva foi maior, como observado em 2009, mas sim quando o pulso chuvoso foi melhor distribuído, como em 2010. Esse resultado demonstra que a quantidade e distribuição das chuvas estão associados como fatores que acionam as respostas fenológicas, tais como a floração, nos organismos vegetais. Possivelmente em anos muito irregulares, mesmo que haja grande disponibilidade hídrica momentânea esta pode não ser suficiente para iniciar o período de floração.

É conhecido que sob condições semiáridas epécies que floram continuamente não são comuns (Machado *et al.*, 1997). Portanto, a baixa representatividade de espécies com floração contínua, como constatado no presente estudo, já era esperada. Este fato é associado com a disponibilidade de recursos, principalmente a água, em pulsos (Chesson *et al.*, 2004) que comumente ocasionam um período de escassez no qual a maioria das espécies não consegue sustentar os custos hídricos da floração. O padrão predominante,

anual, comumente se concentrou nos períodos chuvosos. Entretanto, houve distribuição das espécies no decorrer do ano, incluindo, ao contrário do esperado, algumas herbáceas com floração contínua. De maneira geral, tais herbáceas podem ser consideradas ruderais e apresentam baixa requisição de recursos, o que pode ter favorecido o comportamente de floração longo. Embora a sincronia intraespecífica seja alta na Caatinga (Machado *et al.*, 1997), como foi observado no período das chuvas, na época seca houve heterogeneidade com relação às espécies com flores. Comumente existem dois fatores contrários atuando nesse contexto, a disponibilidade hídrica, restrita a pulsos, que tende a concentrar e sincronizar as florações entre as espécies, e a competição por polinizadores e dispersores, que pode estimular exatamente o oposto, que é a segregação e distribuição dos períodos florais. A junção das duas forças na comunidade estudada promove floração massiva quando a água está disponível e um gradiente na estação seca, o que ocasiona grande disponibilidade de recursos florais sustentando números elevados de polinizadores e uma posterior produção restrita, porém contínua de tais recursos.

Justiniano e Fredericksen (2000) observaram em florestas secas da Bolívia que, embora existam dois picos de floração associados ao período chuvoso, um durante e outro no fim da estação chuvosa, o florescimento, especialmente das espécies arbóreas, foi disperso ao longo do ano, de modo que sempre havia espécies com flores.

Comumente a floração tem início após a formação das folhas, pois os vários órgãos competem por água, nutrientes e metabólitos em uma árvore, resultando em uma partilha temporal entre as produções foliar e floral (Singh e Kushwaha, 2005). Tal separação temporal, mais evidente em decíduas, é uma adaptação importante a climas sazonais secos, onde a otimização do crescimento vegetativo durante a curta estação de chuvas é crucial para a reprodução e sobrevivência dos indivíduos (Singh e Kushwaha, 2005). Machado *et al.* (1997) apontaram que em duas das espécies de Caatinga por eles estudadas, o florescimento começou antes da época chuvosa precedeu a produção de novas folhas requerendo, desta maneira, o uso de energia e água de reserva acumuladas na estação chuvosa anterior. Embora restrito a algumas espécies, tal comportamento foi observado em *Cochlospermum vitifolium* e *Commiphora leptopholeos* no presente trabalho.

Tanto espécies arbóreas quanto herbáceas tiveram suas florações concentradas durante o período chuvoso, que se relaciona ao uso do principal recurso limitante na Caatinga, a água, quando esta apresenta maior disponibilidade. Entretanto, foi evidente

uma diferenciação nos tempos de floração, especialmente entre as arbóreas. Seghieri *et al.* (1995) observaram que arbóreas e herbáceas apresentam comumente um deslocamento de fase reprodutiva. Muito provavelmente para reduzir a competição por água, dessa maneira promovendo uma segregação de nicho entre as espécies e hábitos.

Herbáceas anuais comumente são fenologicamente mais homogêneas que os demais hábitos (Golluscio *et al.*, 2005) uma vez que concentram a reprodução na época chuvosa (Golluscio et al., 2005; Munhoz e Felfili, 2007; Pereira *et al.*, 1989; Seghieri *et al.*, 1995), especialmente em ambientes com marcada sazonalidade e curta disponibilidade hídrica, como é o caso da Caatinga. Embora de fato as herbáceas tenham apresentado tal característica neste estudo, houve predominância de algumas delas em determinados períodos e floração sequencial entre as espécies, de maneira que foi evidente a segregação temporal de nicho entre elas.

Seghieri *et al.* (1995) apontam a competição por água, entre plantas co-ocorrentes, como um importante fator estruturador da comunidade vegetal. Tal competição poderia levar a diferenciação de nichos com relação ao uso deste recurso. Desta maneira, espécies co-ocorrentes que mostram ritmos fenológicos similares na fase vegetativa, frequentemente diferem no tempo de sua fase reprodutiva (Seghieri *et al.*, 1995). Assim, esta provavelmente é a estratégia observada entre as espécies anuais da Caatinga, que aproveitam, desta maneira, o curto período de disponibilidade hídrica (geralmente entre três a cinco meses durante o ano) para completar seu ciclo de vida deixando, ao final, um banco de sementes no solo na estação seca (Pereira *et al.*, 1989).

A alta heterogeneidade dentro de uma mesma forma de vida, como observado para arbustos e herbáceas perenes por Golluscio *et al.* (2005), pode ser explicada pelo fato de que, embora de similares morfologicamente, tais organismos são especialistas em utilizar os recursos em diferentes períodos. Apesar dos tempos de florescimento se sobreporem nas e entre as espécies estudadas por Seghieri *et al.* (1995) em uma savana, um gradiente de comportamento de espécies emergiu quando o florescimento foi analisado por todo o período de estudo. Ainda segundo os autores, consistindo principalmente de espécies anuais, as herbáceas iniciaram a floração após o crescimento vegetativo, que, por sua vez, teve início perto da estação chuvosa. Adicionalmente, os mesmos autores observaram que as espécies que floram precocemente apresentam a fase de crescimento vegetativo muito curta, enquanto as que florescem mais tarde na estação chuvosa apresentam período reprodutivo condensado.

Com relação às herbáceas perenes, a escassez de água inibe o crescimento precoce ou um período de crescimento prolongado e mesmo sob regimes idênticos de chuva, a aridez do solo causa a redução na proporção de florescimento ou inibe totalmente esse processo (Seghieri *et al.*, 1995). Considerando que o solo da Caatinga é um mosaico (Prado, 2003), as variações encontradas na resposta às chuvas, por parte das herbáceas, podem estar relacionadas não só ao índice de pluviosidade, comum a todas, mas localmente a microrregiões com maior ou menor disponibilidade edáfica de água. Além destas variáveis, deve-se considerar também a irregularidade na distribuição das chuvas, com presença de veranicos, os quais podem ser fatores que acionam diferentes mecanismos fisiológicos de resposta entre as diversas espécies e, consequentemente, contribuem para o gradiente de floração observado neste trabalho.

Hábito, Atributos e Recursos florais

A predominância de espécies herbáceas demonstra a grande importância desse estrato na época chuvosa na Caatinga, houve também uma quantidade significativa de lianas. Comumente trabalhos realizados na Caatinga focam apenas nas espécies arbustivas e arbóreas, e tanto lianas (Araújo e Martins, 1999) quanto herbáceas não recebem destaque. Entretanto, como observado, os dois hábitos constituem componentes significativos da comunidade vegetal na área estudada.

A família Fabaceae apresentou a maior diversidade de espécies, seguida, respectivamente, por Euphorbiaceae e Convolvulaceae. Machado e Lopes (2006) observaram que, entre as espécies melitófilas, foram mais frequentes representantes de Fabacea, Euphorbiaceae e Malpighiaceae. As duas primeiras famílias citadas são as mais numerosas para a Caatinga (Sampaio, 1995), portanto, essa grande representatividade já era esperada.

Segundo Momose *et al.* (1998) características florais como tempo de florescimento, recurso e forma determinam os principais polinizadores. Flores com composição semelhante de recursos atraem grupos também similares de visitantes, sendo a distribuição destes mais relacionada ao recurso disponibilizado do que à morfologia floral (Bosch *et al.*, 1997). Apesar da maioria das espécies vegetais observadas disponibilizarem néctar e/ou pólen, algumas têm outros tipos de recursos. Como foi constatado na comunidade estudada e já anteriormente apontado por Machado e Lopes (2006) para

outras áreas de Caatinga, flores que oferecem óleo e aquelas que disponibilizam resina foram restritas a poucos representantes do gênero *Angelonia* e família Malpighiaceae no primeiro caso, e ao gênero *Dalechampia*, no segundo.

Além dos recursos já apontados, os polinizadores podem visitar as flores em busca de alimento, abrigo e local de cópula (Endress, 1994). O uso para cópula foi observado em campo na espécie *Turnera subulata*, fato já reportado por Medeiros e Schlindwein (2003), que descreveram o comportamento dos machos da espécie de abelha *Protomeliturga turnerae* ao esperarem na flor pela chegada da fêmea.

A predominância de flores brancas, aqui observada, diverge de Machado e Lopes (2006), que constataram uma maior frequência de espécies com flores amarelas. Entretanto, houve coincidência entre as cores menos comuns, rosa e vermelha, que foram inconspícuas tanto no trabalho das autoras quanto na área de estudo. Apesar de uma determinada cor não ser fortemente associada a uma síndrome de polinização, não se pode negar que alguns polinizadores visitem preferencialmente flores com determinadas cores (Machado e Lopes, 2006). A cor vermelha é comumente associada à ornitofilia (Faegri e Pijl, 1979) e o fato de apenas 4 das 98 espécies estudadas serem classificadas nessa síndrome pode mostrar a relação entre as baixas frequências tanto de flores vermelhas, quanto de flores ornitófilas observadas.

Cores vistosas ou amarelas são comuns em flores melitófilas (Machado e Lopes, 2006), embora essa tenha sido a síndrome predominante nas espécies estudadas, a maioria das flores apresentou cor branca, cabendo às flores amarela o segundo lugar. Entretanto, quando se considera apenas um atributo floral, e se compara às frequências dos sistemas de polinização, não se leva em consideração a influência que outros atributos podem estar causando (Machado e Lopes, 2006).

A preponderância de espécies actinomorfas, encontradas no presente trabalho, também foi constatada por Machado e Lopes (2006). Comumente espécies actinomorfas não são muito restritivas com relação à disponibilização de recursos. Por outro lado, a zigomorfia é conhecida como um atrativo visual para alguns grupos específicos de polinizadores como abelhas e beija-flores (Faegri e Pijl, 1979). Machado e Lopes (2004) encontraram beija-flores e abelhas médias e grandes polinizando espécies com flores zigomorfas em uma área de Caatinga. Em flores zigomorfas, o uso de estames, estiletes ou pétalas menores como locais de pouso, tornou as flores esternotríbicas ou nototríbicas, o que levou a uma maior economia de pólen (Endress, 1999). Em alguns grupos, os órgãos

de polinização se tornaram inclusos em pétalas inferiores (flores de quilha) ou superiores (flores com quilha invertida) o que aumenta a proteção e, consequentemente, reduz o gasto de pólen (Westerkamp e Claßen-Bockhoff, 2007). Na área de estudo a flor zigomorfa com quilha invertida da espécie *Canavalia brasiliensis* se encaixa nesse padrão, uma vez que a restrição de acesso ao pólen reduziu os polinizadores apenas a abelhas grandes que foram observadas visitando a flor. Flores zigomorfas foram comuns na família Fabaceae e em algumas outras famílias que, caracteristicamente apresentam este tipo de simetria como Plantaginacea e Lamiaceae, por exemplo.

Bosch *et al.*(1997) observaram que a maioria das espécies vegetais foi visitada por diversos insetos, de maneira que não houve uma associação muito estreita entre insetos e flores. Os autores, associaram ainda, o amplo espectro de visitantes observados, em uma comunidade do Mediterrâneo, à ausência de flores com morfologia complicada, que podem dificultar a visitação por certos grupos de insetos, e ao fato de que flores com corolas consideradas restritivas receberam visitas de um amplo espectro de insetos antófilos. Similarmente, entre as espécies vegetais da área de estudo, foi observada também, na maioria das espécies, visitação por diversos insetos. Entretanto, com relação ao conjunto de atributos e recursos florais, foi possível estabelecer dois grupos diferentes. Um, com características consideradas generalistas, que foi visitado por vários tipos de polinizadores e o outro, com menos representantes, com características específicas e restritivas, no qual foi possível observar certa fidelidade de alguns grupos de polinizadores. Portanto, flores com atributos generalistas apresentam eficiência na polinização geralmente relacionada com o grande número de visitantes que possuem, enquanto as com atributos restritivos têm seu sucesso reprodutivo mais associado à fidelidade dos visitantes (Galloni *et al.*, 2008). Essa constatação está de acordo com o que afirma Ramirez (2002, 2005) ao apontar que entre plantas que compartilham polinizadores, frequentemente há um aumento nas estratégias e tipos de recursos para minimizar a competição.

REFERÊNCIAS

APG III, 2009. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG. Botanical Journal of the Linnean Society 161, 105-121.

Araújo, F. S., Costa, R. C., Figueiredo, M. A., Nunes, E. P. 2005. Vegetação e flora fanerogâmica da área Reserva Serra das Almas, Ceará. In: Araújo, F. S., Rodal, M. J. N., Barbosa, M. R. V. (Eds.), Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação. Brasília, DF, Ministério do Meio Ambiente, pp. 92-119.

Araújo, E.L., Ferraz, E.M.N., 2003. Processos ecológicos mantenedores da diversidade vegetal na Caatinga: estado atual do conhecimento. In: Sales, V. (Org.), Ecossistemas brasileiros: manejo e conservação. Expressão Gráfica, Fortaleza, pp. 115-128.

Araújo, F.S., Martins, F.R., 1999. Fisionomia e organização de vegetação do Carrasco no Planalto da Ibiapaba, Estado do Ceará. Acta Botanica Brasilica 13, 1-13.

Barbosa, D.C.A., Alves, J.L.H., Prazeres, S.M., Paiva, A.M.A., 1989. Dados fenológicos de 10 espécies arbóreas de uma área de Caatinga (Alagoinha – PE). Acta Botanica Brasílica 3, 109-117.

Barbosa, D. C. A., Barbosa, M. C. A., Lima, L. C. M., 2003. Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. In: Leal, I. R., M. Tabarelli, Silva, J. M. C. (Orgs.), Ecologia e Conservação da Caatinga. Recife: Editora Universitária da UFPE, pp. 657-693.

Batalha, M. A., Aragaki, S., Mantovani, W., 1997. Variações fenológicas das espécies do cerrado em Emas (Pirassununga, SP). Acta Botanica Brasilica 11, 61-78 .

Batalha, M. A., Mantovani, W., 2000. Reproductive phonological patterns of Cerrado plant species at the Pé-de-Gigante Reserve (Santa Rita do Passa Quatro), SP, Brazil): a comparison between the herbaceous and wood floras. Revista Brasileira de Biologia 60, 129-145.

Bosch, J., Retana, J., Cerdá, X., 1997. Flowering phenology, floral traits and pollinator composition in an herbaceous Mediterranean plant community. Oecologia 109, 583-591.

Chesson, P., Gebauer, R. L. E., Schwinning, S., Huntly, N., Wiegand, K., Ernest, M. S. K., Sher, A., Novoplansky, A., Weltzin, J. F., 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. Oecologia 141, 236-253.

Endress, P. K., 1994. Diversity and Evolution Biology of Tropical flowers. Cambridge University Press.

Endress, P. K., 1999. Symmetry in flowers: diversity and evolution. International Journal of Plant Sciences 160, 3-23.

Feagri, K., Pjil, L. Van Der, 1979. The Principles of Pollination Ecology. Pergamon Press, Third edition, London, 244p.

Frankie, G. W., Haber, W. A., Opler, P. A., Bawa, K. S., 1983. Characteristics and organization of the large bee pollination system in Costa Rican dry forest. In: Jones, C. E., Little, R. J. (Eds.), Handbook of Experimental Pollination Biology, pp. 411-447.

Freitas, B. M., Silva, E. M. S., 2006. Potencial apícola da vegetação do semi-árido brasileiro. In: Giulietti, A. M. (Org.), Apium Plantae. IMSEAR, Recife, pp. 19-32.

FUNCEME, 2013. Calendário das chuvas. Disponível em:<http://www.funceme.br/index.php/areas/tempo/calendariodaschuvas> Acesso em: 29 de janeiro de 2013.

Galloni, M., Podda, L., Vivarelli, D., Quaranta, M., Cristofolini, G., 2008. Visitor diversity and pollinator specialization in Mediterranean legumes. Flora 203, 94–102.

Golluscio R. A., Oesterheld M., Aguiar M. R., 2005. Relationship between phenology and life form: a test with 25 Patagonian species. Ecography 28, 273-282.

Justiniano, M. J., Fredericksen, T. S., 2000. Phenology of tree species in Bolivian dry forests. Biotropica 32, 276-281.

Machado, I. C. S., Barros, L. M., Sampaio, E. V. S. B., 1997. Phenology of Caatinga species at Serra Talhada, PE, Northeastern Brazil. Biotropica 29, 57-68.

Machado, I. C., Lopes, A. V., 2006. Melitofilia em espécies de Caatinga em Pernambuco e estudos relacionados existentes no ecossistema. In: Giulietti, A. M. (Org.). Apium Plantae. IMSEAR, Recife, pp. 33-60.

Machado, I. C., Lopes, A. V., Sazima, M., 2006. Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. Annals of Botany 97, 277-287.

Medeiros, P. C. R. de, Schlindwein, C., 2003. Territórios de machos, acasalamento, distribuição e relação com plantas em *Protomeliturga turnerae* (Ducke, 1907) (Hymenoptera, Andrenidae). Revista Brasileira de Entomologia 47, 589-596.

Momose, K., Yumoto, T., Nagamitsu, T., Kato, M., Nagamasu, H., Sakai, S., Harrison, R.D., Itioka, T., Hamid, A.A., Inoue, T., 1998. Pollination biology in a lowland dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristics of the plant-pollinator community in a lowland dipterocarp forest. American Journal of Botany 85, 1477-1501.

Munhoz, C. B. R., Felfili, J. M., 2007. Reproductive phenology of an herbaceous-subshrub layer of a Savannah (Campo Sujo) in the Cerrado Biosphere Reserve I, Brazil. Brazilian Journal of Biology 67, 299-307.

Newstrom, L. E., Frankie, G. W., Baker, H. G., 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland Tropical Rain Forest trees at La Selva, Costa Rica. Biotropica 26, 141-159.

Oliveira, J. G. B., H. L. C. Quesado, E. P Nunes, F. A. Viana, 1998. Observações preliminares da fenologia de plantas da Caatinga na estação ecológica de Aiuaba, Ceará. ESAM, Mossoró. Coleção Mossoroense, n. 538, série B, Mossoró.

Peel, M. C., Finlayson, B. L., Mcmahon, T. A., 2007. Updated world map of the Köppen-Geiger climate classification. Hydrology and Earth System Sciences 11, 1633-1644.

Pereira, R. M. A., Araújo Filho, J. A., Lima, R. V., Paulino, F. D. G., Lima, A. O. N., Araújo, Z. B., 1989. Estudos fenológicos de algumas espécies lenhosas e herbáceas da Caatinga. Ciência Agronômica 20, 11-20.

Prado, D. E., 2003. As Caatingas da América do Sul. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. da (Eds.). Ecologia e Conservação da Caatinga. Recife, Ed. Universitária da UFPE, pp. 3-74.

Queiroz, L.P., 2009. Leguminosas da Caatinga. Feira de Santana, Universidade Estadual de Feira de Santana, Royal Botanic Gardens, Kew, Associação Plantas do Nordeste.

Ramirez, N., 2002. Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. American Journal of Botany 89, 836–842.

Ramirez, N., 2004. Pollination specialization and time of pollination on tropical Venezuelan plain: variations in time and space. Botanical Journal of the Linnean Society 145, 1-16.

Ramirez, N., 2005. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: The importance of habitats and life forms. International Journal of Botany 1, 27–33.

Sampaio, E.V.S., 1995. Overview of the Brazilian Caatinga. pp. 35 -58. In: Bullock, S, Mooney, H.A., Medina, E. (Eds.). Seasonally dry Tropical Forests. Cambridge University Press.

Seghieri, J., Floret, Ch., Pontanier, R., 1995. Plant phenology in relation to water availability: herbaceous and woody species in the savannas of northern Cameroon. Journal of Tropical Ecology 11, 237-254.

Singh, K. P., Kushwaha, C. P., 2005. Emerging paradigms of tree phenology in dry tropics. Current Science 89, 964-975.

Waser, N. M., 1983. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: Leal, L. (Eds.) Pollination Biology. Academic Press, London, pp. 277-293.

Westerkamp, C., Claßen-Bockhoff, R., 2007. Bilabiate Flowers: The Ultimate Response to Bees? Annals of Botany 100, 361–374.

Williams-Linera, G., Meave, J., 2002. Patrones Fenológicos. In: Guariguata, M. R., Kattan G. H. (Eds.), Ecología y Conservación de Bosques Neotropicales. México, Ediciones Lur, pp. 407-428.

Zanella, F. C. V., Martins, C. F., 2003. Abelhas da Caatinga: Biogeografia, ecologia e conservação, p. 75-134. In: Leal, I. R., Tabarelli, M., Silva, J. M. C. (eds.), Ecologia e conservação da Caatinga. Editora Universitária UFPE, Recife, pp. 75-134.

Tabela 1 – Fenologia da floração de 98 espécies na comunidade vegetal nos anos de 2009 e 2010. Os números correspondem à quantidade de indivíduos das espécies em floração ao longo dos meses.

Espécies	Ano	J	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
Alstroemeria sp. 1	2009					2							
Alstroemeria sp. 1	2010												
Alternanthera brasiliana	2009					11	5	13	9				
Alternanthera brasiliana	2010		11		2								
Alternanthera sp.1	2009					14		11					
Alternanthera sp.1	2010			14	22								
Alternanthera tenella	2009					5							
Alternanthera tenella	2010												
Amaranthus spinosus	2009	7	4	6									
Amaranthus spinosus	2010			7	3		2						4
Amburana cearensis	2009												
Amburana cearensis	2010												
Anadenanthera colubrina	2009												
Anadenanthera colubrina	2010											12	
Angelonia cornigera	2009						2	1	2				
Angelonia cornigera	2010				4								
Angelonia pubescens	2009						4	6	4				
Angelonia pubescens	2010	3			8								2
Aspidosperma pyrifolium	2009												
Aspidosperma pyrifolium	2010										3		
Bauhinia cheilantha	2009			16									
Bauhinia cheilantha	2010				10								
Bidens sp.1	2009				4								
Bidens sp.1	2010				5								
Boerhavia diffusa	2009					6							14
Boerhavia diffusa	2010	4		5									5
Calotropis procera	2009	4	6	2		2	7		5	2	3		
Calotropis procera	2010			8		4	7	9	11	3	8	4	
Canavalia brasiliensis	2009	5	8		5	20	18						
Canavalia brasiliensis	2010		4	12	11	9	9		9		4	15	5
Capparis flexuosa	2009	4										3	4
Capparis flexuosa	2010				3				3	3	2	3	
Cardiospermum corindum	2009					4			2	1	2	4	6
Cardiospermum corindum	2010		3		2	3							
Centrosema brasilianum	2009	2	5		8	10	6	7	4	4			3
Centrosema brasilianum	2010			3	5	6							
Centrosema sagittatum	2009					5							
Centrosema sagittatum	2010												
Centrosema sp. 1	2009					3	2						
Centrosema sp. 1	2010				3								
Chamaecrista diphylla	2009			4									
Chamaecrista diphylla	2010												
Chamaesyce hirta	2009		6	2			3	2					
Chamaesyce hirta	2010			11									
Cipura paludosa	2009				4								
Cipura paludosa	2010												
Cissus gongylodes	2009				3								
Cissus gongylodes	2010												

Cleome spinosa	2009							5	3				
Cleome spinosa	2010			6									3
Cnidoscolus urens	2009		2	2		4							3
Cnidoscolus urens	2010	1											2
Cochlospermum vitifolium	2009						13	16					
Cochlospermum vitifolium	2010					12							
Combretum leprosum	2009			6	9	14							
Combretum leprosum	2010				8	12							
Combretum sp. 1	2009												2
Combretum sp. 1	2010	2											
Commelina obliqua	2009			12	20	21	10	18	12				
Commelina obliqua	2010	11		7	7								6
Commelina sp. 1	2009			8	22	16	4						
Commelina sp. 1	2010			2	6								6
Commiphora leptopholeos	2009							3					
Commiphora leptopholeos	2010												
Cordia oncocalyx	2009			4									
Cordia oncocalyx	2010				6								
Croton adenocalix	2009			21									
Croton adenocalix	2010												
Croton blanchetianus	2009			12									
Croton blanchetianus	2010												
Croton heliotropiifolius	2009												
Croton heliotropiifolius	2010			1	2								
Croton sp. 1	2009	12		3									
Croton sp. 1	2010			12			5					9	4
Cuphea campestris	2009				16	3							
Cuphea campestris	2010												
Dalechampia sp. 1	2009												
Dalechampia sp. 1	2010	5		4	3				7				3
Diodella teres	2009					12	3						
Diodella teres	2010												
Echinodorus subalatus	2009						8						
Echinodorus subalatus	2010												
Evolvulus sp. 1	2009												
Evolvulus sp. 1	2010				2								
Froelichia sp. 1	2009					2	3						
Froelichia sp. 1	2010				4								
Heliotropium indicum	2009	4	5						7		2	8	5
Heliotropium indicum	2010				1		2		4	4	4	2	2
Heliotropium procumbens	2009												
Heliotropium procumbens	2010	5			3								4
Hybanthus calceolaria	2009												
Hybanthus calceolaria	2010				5								
Hydrolea spinosa	2009												
Hydrolea spinosa	2010						2	4					
Hyptis suaveolens	2009			15	6	22	13	6					
Hyptis suaveolens	2010				5								
Ipomoea bahiensis	2009				9	11	9	5		9			
Ipomoea bahiensis	2010				7	8	4	10					
Ipomoea hederifolia	2009					3							
Ipomoea hederifolia	2010												
Ipomoea nil	2009				14	20	5	7					5

Ipomoea nil	2010			13	6	7							
Jacquemontia gracillima	2009				2	4							
Jacquemontia gracillima	2010				1								
Jacquemontia multiflora	2009				4	6	5						
Jacquemontia multiflora	2010				2								
Jatropha mollissima	2009			4	2								
Jatropha mollissima	2010		1										2
Justicia sp. 1	2009						12	9					
Justicia sp. 1	2010				6								
Lantana camara	2009			2	3	1							
Lantana camara	2010				3								
Libidibia ferrea	2009				2	4			1	5			
Libidibia ferrea	2010			3	5	5	4						
Ludwigia sp. 1	2009							3					
Ludwigia sp. 1	2010					2							
Luetzelburgia auriculata	2009												
Luetzelburgia auriculata	2010							1					
Malpighiaceae sp. 1	2009					2							
Malpighiaceae sp. 1	2010				5								
Malvaceae sp. 1	2009				11								
Malvaceae sp. 1	2010		14	5	8								16
Manihot glaziovii	2009					4							
Manihot glaziovii	2010			2									2
Melochia pyramidata	2009			2	2		2	1	1			1	
Melochia pyramidata	2010			1	3								
Merremia aegyptia	2009					7	13	8					
Merremia aegyptia	2010			11	2	6	13	5		14			
Mimosa caesalpiniifolia	2009			16	12	16							
Mimosa caesalpiniifolia	2010												
Mimosa misera	2009	3		8	4	4	3	2	2				2
Mimosa misera	2010			5	3								
Mimosa tenuiflora	2009										3	4	
Mimosa tenuiflora	2010							2					
Mitracarpus sp. 1	2009							12					
Mitracarpus sp. 1	2010			6	2								
Momordica charantia	2009	10	16					9	16	10			19
Momordica charantia	2010		16		7						14		
Myracrodruon urundeuva	2009												
Myracrodruon urundeuva	2010						4						
Neomarica sp. 1	2009			3									
Neomarica sp. 1	2010												
Operculina alata	2009				1								
Operculina alata	2010												
Passiflora foetida	2009	8	15	12	21	12	5	13	8			9	8
Passiflora foetida	2010		8		11	11					8	9	7
Pavonia cancellata	2009					7	6	9					
Pavonia cancellata	2010				5								
Piptadenia stipulaceae	2009			5	5								
Piptadenia stipulaceae	2010				5								
Piriqueta guianensis	2009				3	5							
Piriqueta guianensis	2010	2	1	2	4								
Plumbago scandens	2009							2		2			
Plumbago scandens	2010				1								

Poikilacanthus sp. 1	2009						12	31	10	6			
Poikilacanthus sp. 1	2010			7		17							
Poincianella bracteosa	2009				2	4		1	2	6			
Poincianella bracteosa	2010					5							1
Polygala sp. 1	2009			10	4								
Polygala sp. 1	2010				4								
Portulaca oleraceae	2009					3							
Portulaca oleraceae	2010	12		10	7	10							18
Richardia grandiflora	2009					22	25		6	10			
Richardia grandiflora	2010			24	12								
Ruellia asperula	2009	9	7					11	6	12		5	16
Ruellia asperula	2010			19		18	11		14	16	12		
Ruellia paniculata	2009		4					2	1	5			
Ruellia paniculata	2010				7	7	5	17		3	3		
Senna obtusifolia	2009					5	2						
Senna obtusifolia	2010			12	6								
Senna uniflora	2009					3	4						
Senna uniflora	2010			6	1								
Sida ciliaris	2009						7						
Sida ciliaris	2010				2								
Solanum americanum	2009		4										
Solanum americanum	2010			5			3			3	6	7	
Spermacoce verticillata	2009												
Spermacoce verticillata	2010												
Stachytarpheta sanguinea	2009				12	6							
Stachytarpheta sanguinea	2010				7								
Stachytarpheta sp. 1	2009			15	23	8							
Stachytarpheta sp. 1	2010				4								
Tabebuia impetiginosa	2009												4
Tabebuia impetiginosa	2010										5		
Talinum triangulare	2009				15	24							3
Talinum triangulare	2010			14	21								11
Tridax procumbens	2009			4		12	3		4	7	10		
Tridax procumbens	2010	16	12		13		16		9	11	14	7	9
Turnera subulata	2009	3		13	23	15	10	8	3	5	3	12	11
Turnera subulata	2010	7	3	16	22						5	10	7
Waltheria indica	2009						2						
Waltheria indica	2010			3	3								
Waltheria sp. 1	2009								4	2	2	2	4
Waltheria sp. 1	2010		2		2	4							
Ziziphus joazeiro	2009	1											
Ziziphus joazeiro	2010										2		

Tabela 2 - Lista de espécies da comunidade vegetal estudada, distribuídas por famílias e hábito.

FAMÍLIA	ESPÉCIE	HÁBITO
Acanthaceae	*Justicia* sp. 1	Arbustivo
Acanthaceae	*Poikilacanthus* sp. 1	Herbáceo
Acanthaceae	*Ruellia asperula* Lindau.	Herbáceo
Acanthaceae	*Ruellia paniculata* L.	Herbáceo
Alismataceae	*Echinodorus subalatus* (Mart.) Griseb.	Herbáceo

Alstroemeriaceae	*Alstroemeria* sp. 1	Herbáceo
Amaranthaceae	*Alternanthera brasiliana* (L.) O. Kunt.	Herbáceo
Amaranthaceae	*Alternanthera* sp. 1	Herbáceo
Amaranthaceae	*Alternanthera tenella* Colla	Herbáceo
Amaranthaceae	*Amaranthus spinosus*	Herbáceo
Amaranthaceae	*Froelichia* sp. 1	Herbáceo
Anacardiaceae	*Myracrodruon urundeuva* (Allemão) Engl.	Arbóreo
Apocynaceae	*Aspidosperma pyrifolium* Mart.	Arbóreo
Apocynaceae	*Calotropis procera* R. Br	Arbustivo
Asteraceae	*Bidens* sp.1	Herbáceo
Asteraceae	*Tridax procumbens* L.	Herbáceo
Boraginaceae	*Cordia oncocalyx* Allemão	Arbóreo
Boraginaceae	*Heliotropium indicum* L.	Herbáceo
Boraginaceae	*Heliotropium procumbens* Mill.	Herbáceo
Burseraceae	*Commiphora leptopholeos* (Mart.) J. B. Gillett	Arbóreo
Capparaceae	*Cleome spinosa* Jacq.	Herbáceo
Cochlospermaceae	*Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng.	Arbóreo
Combretaceae	*Combretum leprosum* Mart.	Arbustivo
Combretaceae	*Combretum* sp. 1	Arbustivo
Commelinaceae	*Commelina obliqua* Vahl.	Herbáceo
Commelinaceae	*Commelina* sp. 1	Herbáceo
Convolvulaceae	*Evolvulus* sp1.	Herbáceo
Convolvulaceae	*Ipomoea bahiensis* Willd.	Liana
Convolvulaceae	*Ipomoea hederifolia* L.	Liana
Convolvulaceae	*Ipomoea nil* (L.) Roth.	Liana
Convolvulaceae	*Jacquemontia gracillima* (Choisy) Hall. F.	Herbáceo
Convolvulaceae	*Jacquemontia multiflora* (Choisy) Hallier F.	Liana
Convolvulaceae	*Merremia aegyptia* (L.) Urb.	Liana
Convolvulaceae	*Operculina alata* (Ham.) Urb.	Liana
Cucurbitaceae	*Momordica charantia* L.	Liana
Euphorbiaceae	*Chamaesyce hirta* (L.) Millsp.	Herbáceo
Euphorbiaceae	*Cnidoscolus urens* (L.) Arthur	Arbustivo
Euphorbiaceae	*Croton adenocalix* Baill.	Arbustivo
Euphorbiaceae	*Croton blanchetianus* Baill.	Arbustivo
Euphorbiaceae	*Croton heliotropiifolius* Kunth.	Herbáceo
Euphorbiaceae	*Croton* sp. 1	Herbáceo
Euphorbiaceae	*Dalechampia* sp. 1	Liana
Euphorbiaceae	*Jatropha mollissima* (Pohl) Bail.	Arbustivo
Euphorbiaceae	*Manihot glaziovii* Müll.Arg.	Arbóreo
Fabaceae	*Amburana cearensis*	Arbóreo
Fabaceae	*Anadenanthera colubrina*	Arbóreo
Fabaceae	*Bauhinia cheilantha* (Bong.) Steud.	Arbóreo
Fabaceae	*Canavalia brasiliensis* Mart.	Liana
Fabaceae	*Capparis flexuosa* L.	Arbustivo
Fabaceae	*Centrosema brasilianum* (L.) Benth.	Liana

Fabaceae	*Centrosema sagittatum* (Bonpl. Ex willd) Brandegee	Liana
Fabaceae	*Centrosema* sp. 1	Liana
Fabaceae	*Chamaecrista diphylla* (L.) Greene	Herbáceo
Fabaceae	*Libidibia ferrea* (Mart. Ex Tul.) L. P. Queiroz	Arbóreo
Fabaceae	*Luetzelburgia auriculata* (Allemão) Ducke	Arbóreo
Fabaceae	*Mimosa caesalpiniifolia* Benth.	Arbóreo
Fabaceae	*Mimosa misera* Benth.	Herbáceo
Fabaceae	*Mimosa tenuiflora* (Willd.) Poir.	Arbóreo
Fabaceae	*Piptadenia stipulaceae* (Benth.) Ducke.	Arbóreo
Fabaceae	*Poincianella bracteosa* (Tull.) L. P. Queiroz	Arbóreo
Fabaceae	*Senna obtusifolia* (L.) H. S. Irwin & Barneby	Herbáceo
Fabaceae	*Senna uniflora* (Mill.) Irwin & Barneby	Herbáceo
Fabaceae	*Tabebuia impetiginosa* (Mart. ex)	Arbóreo
Hydrophyllaceae	*Hydrolea spinosa* L.	Herbáceo
Iridaceae	*Cipura paludosa* Aublet.	Herbáceo
Iridaceae	*Neomarica* sp.1	Herbáceo
Lamiaceae	*Hyptis suaveolens* (L.) Poit.	Herbáceo
Lythraceae	*Cuphea campestris* Mart.	Herbáceo
Malpiguiaceae	Malpiguiaceae sp.1	Arbustivo
Malvaceae	Malvaceae sp. 1	Herbáceo
Malvaceae	*Pavonia cancellata* (L..) Cav.	Herbáceo
Malvaceae	*Sida ciliaris* Willd. Ex Nees	Herbáceo
Nyctaginaceae	*Boerhavia diffusa* L.	Herbáceo
Onagraceae	*Ludwigia* sp.	Herbáceo
Passifloraceae	*Passiflora foetida* L.	Liana
Plantaginaceae	*Angelonia cornigera* Hook.	Herbáceo
Plantaginaceae	*Angelonia pubescens* Benth.	Herbáceo
Plumbaginaceae	*Plumbago scandens* L.	Herbáceo
Polygalaceae	*Polygala* sp. 1	Herbáceo
Portulacaceae	*Portulaca oleraceae* L.	Herbáceo
Portulacaceae	*Talinum triangulare* (Jacq.) Willd.	Herbáceo
Rhamnaceae	*Ziziphus joazeiro* Mart.	Arbóreo
Rubiaceae	*Diodella teres* (Walt.) Small	Herbáceo
Rubiaceae	*Mitracarpus* sp. 1	Herbáceo
Rubiaceae	*Richardia grandiflora* (Cham. & Schltdl.) Steud.	Herbáceo
Rubiaceae	*Spermacoce verticillata* L.	Herbáceo
Sapindaceae	*Cardiospermum corindum* L.	Liana
Solanaceae	*Solanum americanum* Mill.	Herbáceo
Sterculiaceae	*Melochia pyramidata* L.	Arbustivo
Sterculiaceae	*Waltheria indica* L.	Herbáceo
Sterculiaceae	*Waltheria* sp. 1	Herbáceo
Turneraceae	*Piriqueta guianensis* N.E.Br.	Herbáceo
Turneraceae	*Turnera subulata* Sm.	Herbáceo
Verbenaceae	*Lantana camara* L.	Arbustivo
Verbenaceae	*Stachytarpheta sanguinea* Mart.	Herbáceo

Verbenaceae	*Stachytarpheta* sp.1	Herbáceo
Violaceae	*Hybanthus calceolaria* (L.) Schulze-Menz	Herbáceo
Vitaceae	*Cissus gongylodes* (Baker) Buch.	Liana

Tabela 3- Atributos florais, recursos e possíveis síndromes das espécies estudadas na comunidade vegetal da RPPN Serra das Almas.

Espécie	Coloração	Tamanho	Simetria	Recurso	Síndrome
Alstroemeria sp. 1	Vermelha	Grande	actinomorfa	Néctar	Ornitofilia
Alternanthera brasiliana	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Alternanthera sp.1	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Alternanthera tenella	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Amaranthus spinosus	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Pólen	DPI
Amburana cearensis	Branca	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Anadenanthera colubrina	Branca	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Angelonia cornigera	lilás/violeta/azul	Média	Zigomorfa	Óleo	Melitofilia
Angelonia pubescens	lilás/violeta/azul	Grande	Zigomorfa	Óleo	Melitofilia
Aspidosperma pyrifolium	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Falenofilia
Bauhinia cheilantha	Branca	Grande	Zigomorfa	Néctar	Quiropterofilia
Bidens sp.1	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Boerhavia diffusa	lilás/violeta/azul	Pequena	Actinomorfa	Néctar/pólen	DPI
Calotropis procera	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Canavalia brasiliensis	Rosa	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Capparis flexuosa	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Quiropterofilia
Cardiospermum corindum	Branca	Média	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Centrosema brasilianum	lilás/violeta/azul	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Centrosema sagittatum	esv/beg/creme	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Centrosema sp. 1	lilás/violeta/azul	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Chamaecrista diphylla	Amarela	Grande	Zigomorfa	Pólen	Melitofilia
Chamaesyce hirta	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Cipura paludosa	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Cissus gongylodes	esv/beg/creme	Média	Actinomorfa	Néctar	DPI
Cleome spinosa	Branca	Grande	Actinomorfa	Pólen/Néctar	Quiropterofilia
Cnidoscolus urens	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Cochlospermum vitifolium	Amarela	Grande	Actinomorfa	Pólen	Melitofilia
Combretum leprosum	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Miofilia
Combretum sp. 1	esv/beg/creme	Média	Actinomorfa	Néctar	Miofilia
Commelina obliqua	lilás/violeta/azul	Grande	Zigomorfa	Pólen/Néctar	Melitofilia
Commelina sp. 1	lilás/violeta/azul	Média	Zigomorfa	Pólen/Néctar	Melitofilia
Commiphora leptopholeos	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Cordia oncocalyx	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Croton adenocalix	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Croton blanchetianus	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Croton heliotropiifolius	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI

Croton sp. 1	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Cuphea campestris	Rosa	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Dalechampia sp. 1	esv/beg/creme	Grande	Zigomorfa	Resina	Melitofilia
Diodella teres	Branca	Média	actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Echinodorus subalatus	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Evolvulus sp. 1	lilás/violeta/azul	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Froelichia sp. 1	esv/beg/creme	Pequena	actinomorfa	Néctar	DPI
Heliotropium indicum	Branca	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Heliotropium procumbens	Branca	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Hybanthus calceolaria	Branca	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Hydrolea spinosa	lilás/violeta/azul	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Hyptis suaveolens	lilás/violeta/azul	Pequena	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Ipomoea bahiensis	lilás/violeta/azul	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Ipomoea hederifolia	Vermelha	Grande	Actinomorfa	Néctar	Ornitofilia
Ipomoea nil	lilás/violeta/azul	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Jacquemontia gracillima	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Jacquemontia multiflora	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Jatropha mollissima	esv/beg/creme	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Justicia sp. 1	esv/beg/creme	Grande	Zigomorfa	Néctar	Ornitofilia
Lantana camara	Amarela	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Libidibia ferrea	Amarela	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Ludwigia sp. 1	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	DPI
Luetzelburgia auriculata	Rosa	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Malpiguiaceae sp. 1	Amarela	Grande	Zigomorfa	Óleo	Melitofilia
Malvaceae sp. 1	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Manihot glaziovii	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Melochia pyramidata	Rosa	Pequena	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Merremia aegyptia	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Mimosa caesalpiniifolia	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Mimosa misera	Rosa	Pequena	Actinomorfa	Néctar/pólen	Melitofilia
Mimosa tenuiflora	Branca	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Momordica charantia	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar/pólen	Melitofilia
Mitracarpus sp. 1	Branca	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Myracrodruon urundeuva	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Neomarica sp. 1	Rosa	Grande	Zigomorfa	Óleo	Melitofilia
Operculina alata	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Passiflora foetida	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Pavonia cancellata	Amarela	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Piptadenia stipulaceae	Amarela	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Piriqueta guianensis	Rosa	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Plumbago scandens	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Poikilacanthus sp. 1	lilás/violeta/azul	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Poincianella bracteosa	Amarela	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Polygala sp. 1	lilás/violeta/azul	Média	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Portulaca oleraceae	Amarela	Média	Actinomorfa	Néctar/pólen	DPI

Richardia grandiflora	Branca	Média	Actinomorfa	Néctar/pólen	DPI
Ruellia asperula	Vermelha	Grande	Zigomorfa	Néctar	Ornitofilia
Ruellia paniculata	lilás/violeta/azul	Grande	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Senna obtusifolia	Amarela	Média	Zigomorfa	Pólen	Melitofilia
Senna uniflora	Amarela	Média	Zigomorfa	Pólen	Melitofilia
Sida ciliaris	Rosa	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Solanum americanum	Branca	Média	Actinomorfa	Pólen	Melitofilia
Spermacoce verticillata	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI
Stachytarpheta sanguinea	Vermelha	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Stachytarpheta sp. 1	lilás/violeta/azul	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Tabebuia impetiginosa	Rosa	Grande	Zigomorfa	Néctar	Melitofilia
Talinum triangulare	Rosa	Grande	Actinomorfa	Néctar/pólen	Melitofilia
Tridax procumbens	Amarela	Média	Actinomorfa	Néctar	Psicofilia
Turnera subulata	Branca	Grande	Actinomorfa	Néctar/pólen	Melitofilia
Waltheria indica L.	Amarela	Pequena	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Waltheria sp. 1	Amarela	Média	Actinomorfa	Néctar	Melitofilia
Ziziphus joazeiro	esv/beg/creme	Pequena	Actinomorfa	Néctar	DPI

Figura 1 – Riqueza de espécies em floração nos anos de 2009 e 2010 em relação ao índice de precipitação ocorrente na RPPN Serra das Almas no mesmo período.

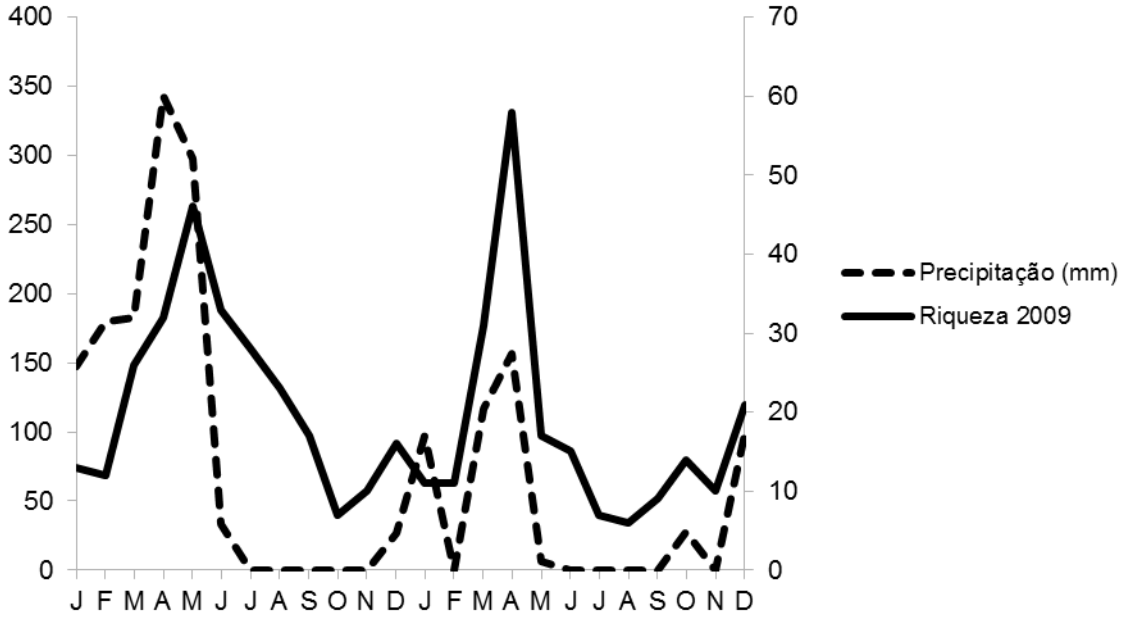
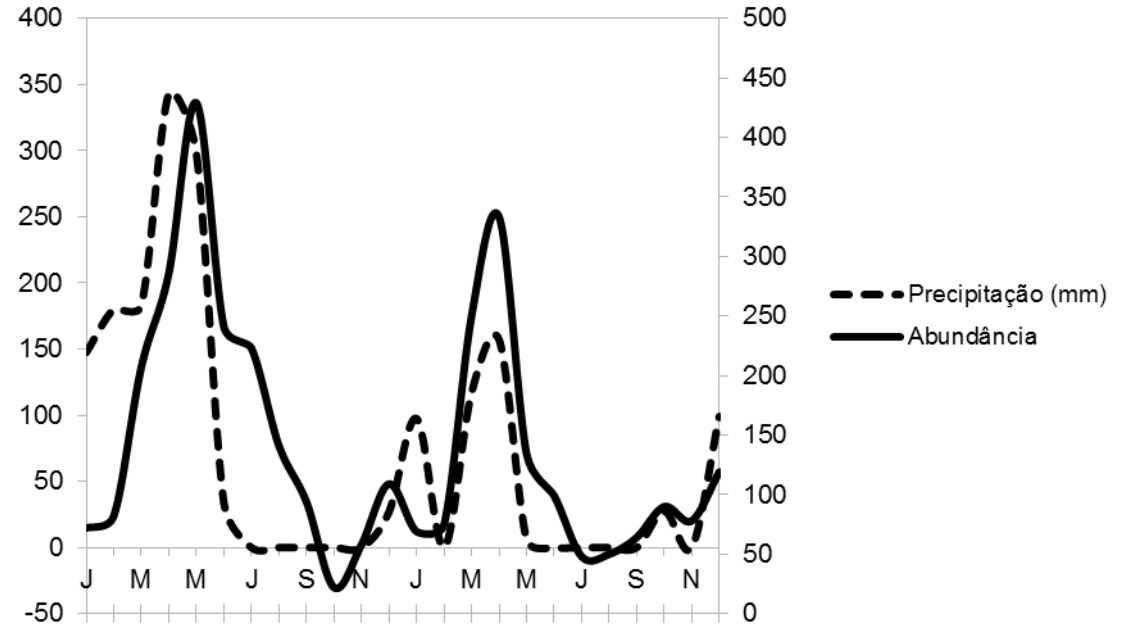


Figura 2 – Abundância de espécies em floração durante os anos de 2009 e 2010 em relação à quantidade de precipitação na RPPN Serra das Almas no referido período.



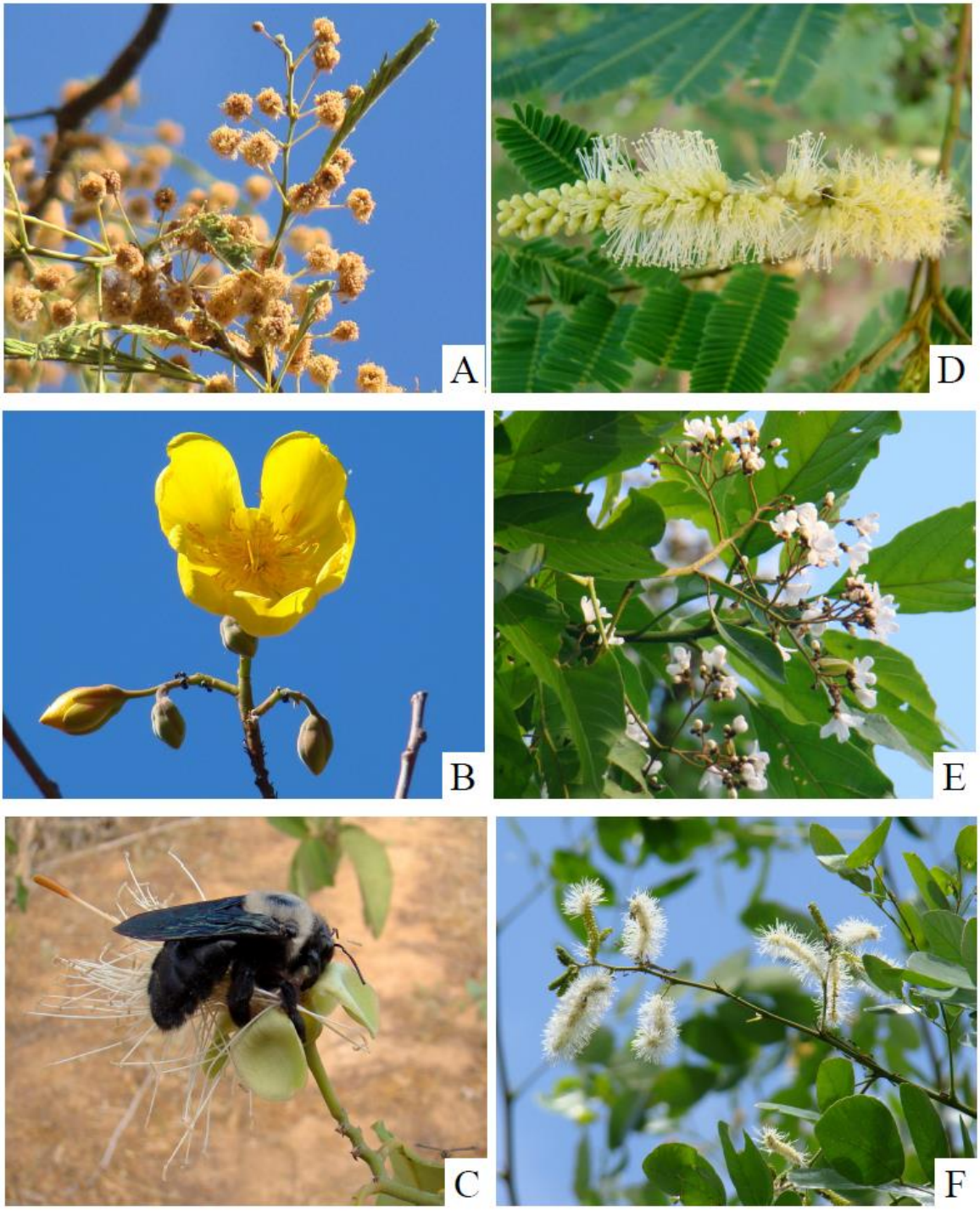


Figura 3 - Representantes de espécies lenhosas comumente encontradas na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. Algumas florescem no período seco, sendo fonte importante de recursos para as abelhas tais como: A - *Anadenanthera colubrina* Vell. (Brenan); B - *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng e C – *Capparis flexuosa* L. fornecendo néctar, um recurso escasso na época seca, para *Xylocopa grisescens*; Outras concentram florações abundantes no período chuvoso tais como: D – *Piptadenia stipulacea* (Benth) Ducke *;* E – *Cordia oncocalyx* Allemão. F – *Mimosa caesalpiniifolia* Benth.

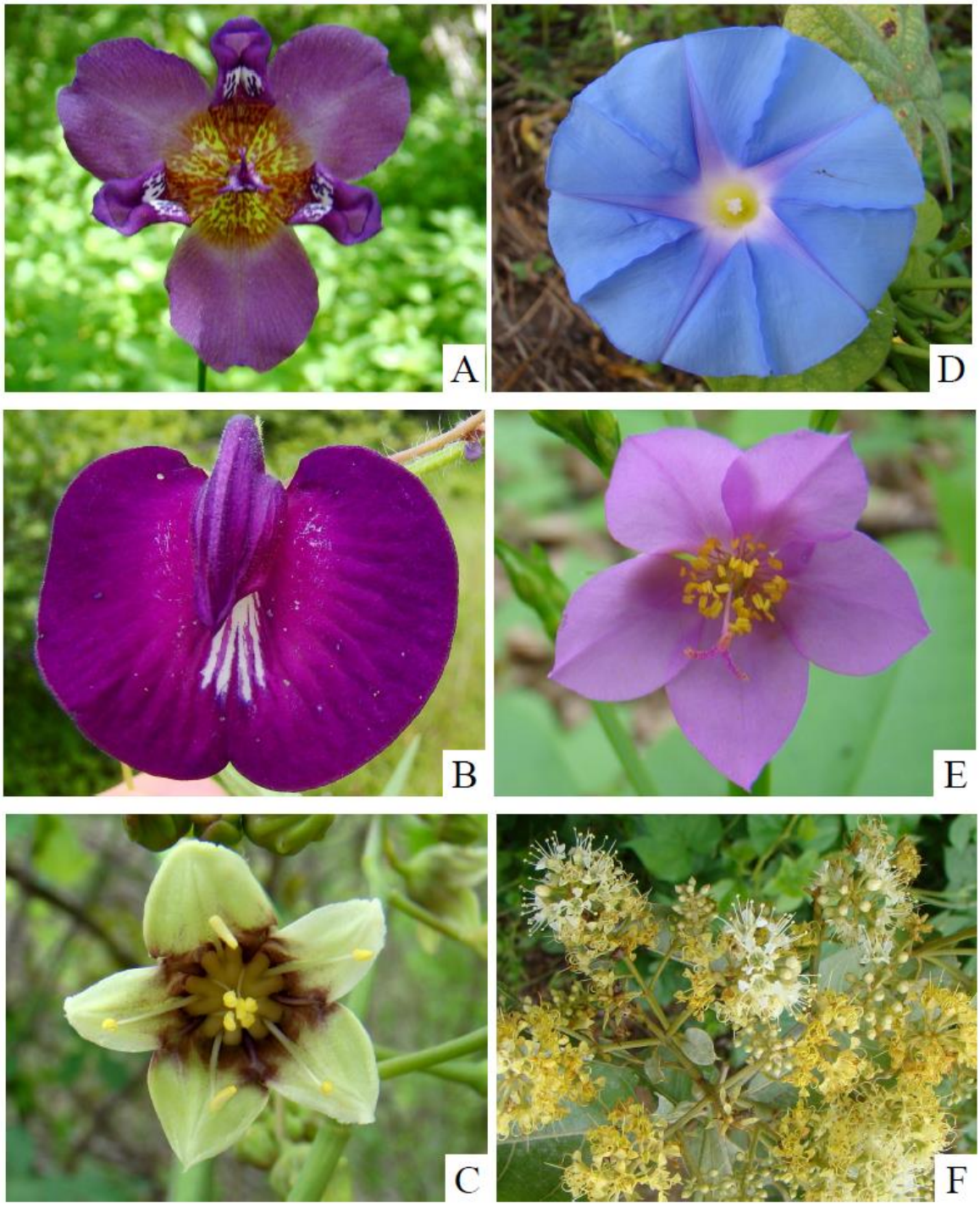


Figura 4. Diversidade de atributos florais (cor, forma, tamanhos e simetria) das flores da RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. A – *Neomarica* sp.; B – *Centrosema* sp.; C – *Manihot glaziovii* Müll. Arg.; D – *Ipomoea nil* (L.) Roth.*.;* E – *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. ; F – *Combretum leprosum* Mart.

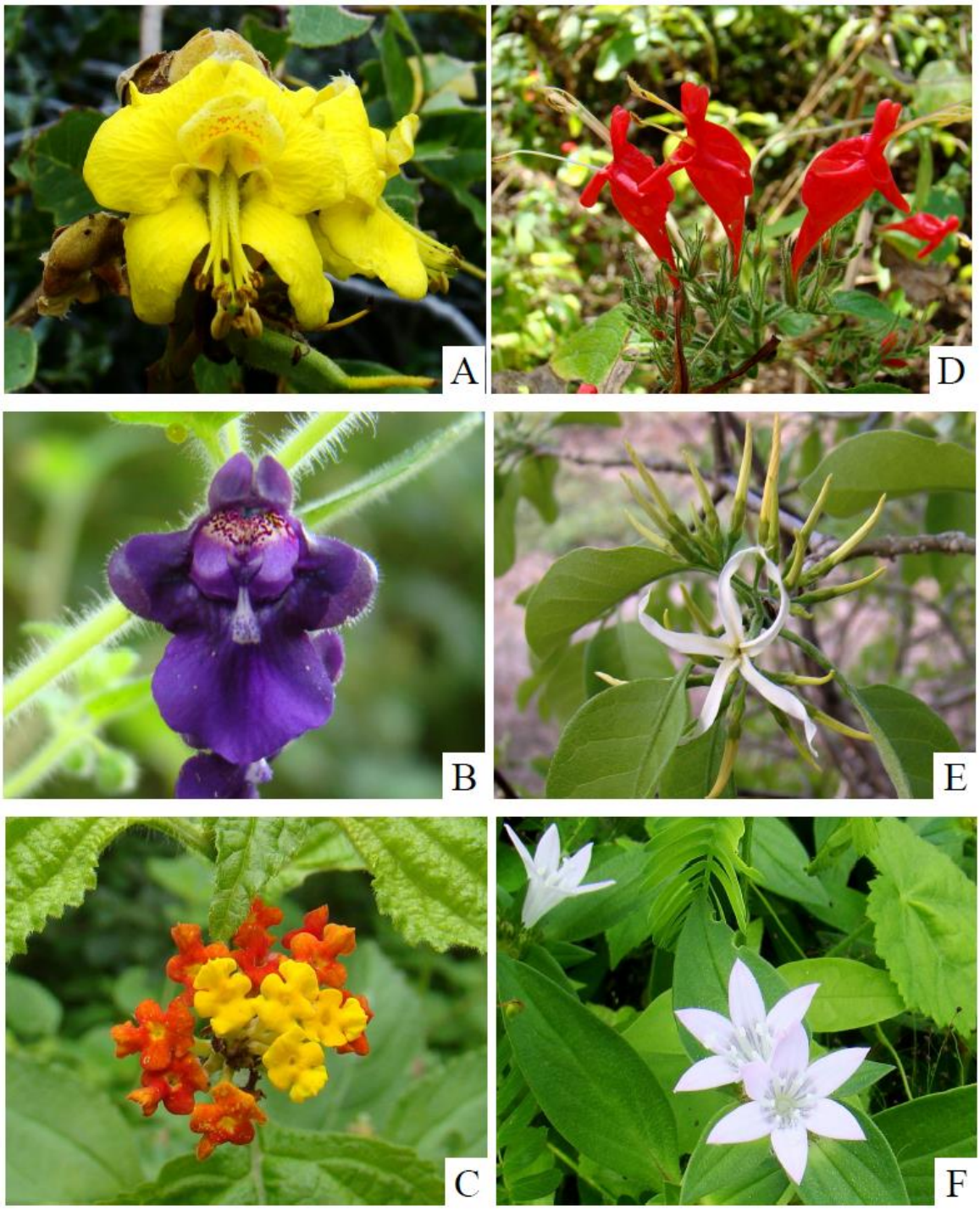


Figura 5. Flores de diferentes síndromes de polinização encontradas na área de estudo: A – Melitofilia em *Poincianella bracteosa* (Tul.) L.P. Queiroz; B – Melitofilia em *Angelonia cornigera* Hook.; C – Psicofilia em *Lantana camara* L.; D – Ornitofilia em *Ruellia asperula* (Mart. & Nees) Lindau; E – Esfingofilia em *Aspidosperma pyrifolium* Mart.; F – DPI – Diversos pequenos insetos em *Richardia grandiflora* (Cham. & Schltdl.) Steud.

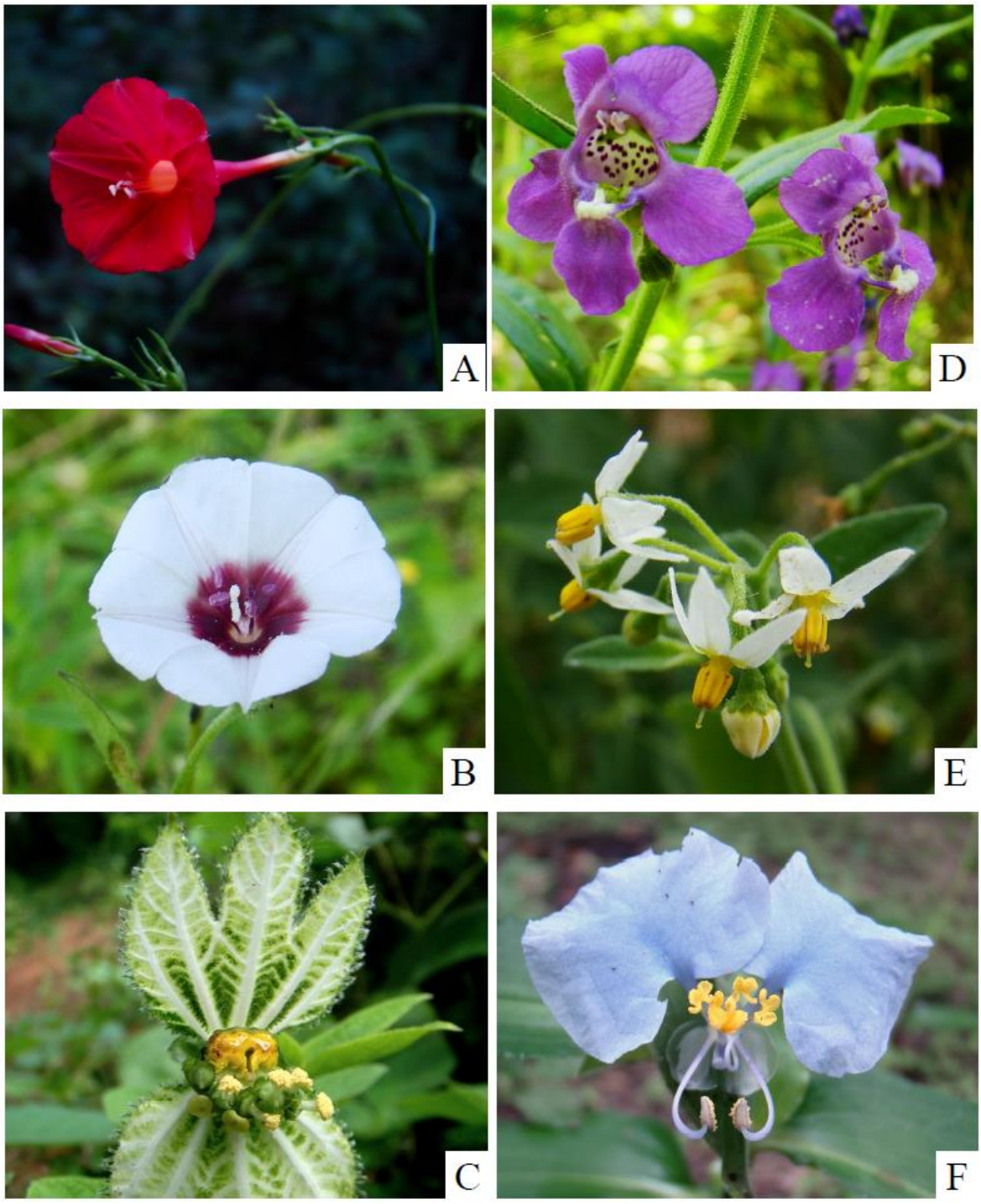


Figura 6. Exemplos de flores e os diversos recursos utilizados por visitantes florais na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE: A – Néctar em *Ipomoea hederifolia L.*; B – Néctar em *Jacquemontia gracilima* (Choisy) Hallier F.; C – Resina em *Dalechampia scandens* L.; D – Óleo em *Angelonia grandiflora* C. Morr.; E – Pólen em *Solanum americanum* Mill.; F – Pólen em *Comellina erecta* L.

MANUSCRITO 2

Artigo a ser enviado ao periódico Annals of Botany

DINÂMICA TEMPORAL E MODULARIDADE DA REDE MELITÓFILA EM UMA ÁREA DE CAATINGA

GEORGE MACHADO TABATINGA FILHO[1], ISABEL CRISTINA MACHADO[2] & ARIADNA VALENTINA LOPES[3]

Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Universidade Federal de Pernambuco, Av. Profº Moraes Rêgo, s/n° Cidade Universitária 50.670-901, Recife-PE, Brasil. gmtfilho@yahoo.com.br.

[2] Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 50.670-901, Recife, PE, Brasil. imachado@ufpe.br.

[3] Departamento de Botânica, Centro de Ciências Biológicas, Universidade Federal de Pernambuco, 50.670-901, Recife, PE, Brasil. avflopes@ufpe.br.

INTRODUÇÃO

As características das redes mutualísticas de polinização vêm sendo estudadas com frequência atualmente, dentre elas o aninhamento, caracterizado pela organização de espécies com menor número de interações (especialistas) ligadas a um subconjunto de outras que interagem com aquelas com maior número de interações (generalistas) (Bascompte *et al.* 2003). Outro atributo também de interessante abordagem é a modularidade (Olesen *et al* 2007; Bezerra *et al.* 2009; Santos *et al.* 2010; Thébault e Fontaine 2010; Mello *et al.* 2011), a qual pode ser definida como a característica das redes onde as espécies tendem a se ligar mais fortemente apenas a algumas outras, formando compartimentos, ou módulos, dentro de uma mesma rede (Olesen *et al.* 2007).

Thébault e Fontaine (2010) estudaram o efeito de alguns atributos das redes, como aninhamento e modularidade para a estabilidade das mesmas, encontrando que existe um balanço entre estes, no qual o primeiro favorece a resiliência e o segundo a persistência dos sistemas. Os autores afirmaram ainda, que as redes de herbívoros tendem tanto a ser menos conectadas que as de polinizadores, quando ambas apresentam os mesmos valores de diversidade, quanto a serem mais modulares e menos aninhadas que as últimas.

Para organizar as espécies seguindo suas preferências nas redes, podemos utilizar também o conceito de especialização, associado às métricas anteriormente citadas. Com o aumento das especializações aumenta a modularidade (Corbet 2000, Thompson 2005, Lewinsonh *et al.* 2006, Guimarães *et al.* 2007) que, por sua vez, se relaciona também ao tamanho das redes, tendendo a ocorrer em redes grandes e com baixa conectância (Olesen *et al.* 2007). Esta relação foi corroborada por Fortuna *et al.* (2010), ao afirmar que a modularidade é facilmente observada em redes pouco conectadas e aninhadas.

A ideia de que, nos mutualismos, espécies filogeneticamente próximas tendem a ter funções ecológicas similares, formando subgrupos, conferindo assim, uma característica compartimentalizada para essas redes de interações foi elabora por Jordano *et al.* 1987. Esse padrão foi constatado posteriormente por Olesen *et al.* (2007), que encontraram que a modularidade é uma forte característica estrutural ao analisar 51 redes de polinização de diversas partes do mundo. Alguns trabalhos tem observado a

formação de compartimentos ou módulos em redes de polinização (Prado e Lewinsohn 2004, Bascompte e Jordano 2006, Lewinsohn *et al*. 2006, Olesen *et al.* 2007) sendo relacionada por Dicks *et al.* (2002) às síndromes florais. Esse conceito de síndromes, postulado por Faegri e Pijl (1979), sugere que plantas podem ter conjuntos de características potencializadoras de visitas por grupos específicos de polinizadores. Os quais podem ser entendidos como grupos funcionais que constituem módulos (Danieli-Silva *et al.* 2011). Quanto às abelhas, Pigozzo e Viana (2010) afirmaram que essas são predominantemente generalistas na utilização dos recursos florais, e nessas redes a forte dependência das flores pode aumentar a competição interespecífica e promover a segregação de nicho, ocorrendo a formação de subgrupos (Santos *et al.* 2010).

A competição entre os polinizadores pode aumentar em períodos com restrição de recursos. Isso ocorre na Caatinga, que é um ecossistema sazonal, caracterizado por ocorrência de chuvas irregulares ao longo do ano, altas temperaturas, vegetação decídua e evidente distinção entre estação seca e chuvosa (Sampaio 1995; MMA 2012). Devido a essa sazonalidade, existe uma clara diferença na oferta de recursos florais disponíveis para as abelhas dependendo do período do ano e as poucas espécies que florescem durante a estação seca têm grande importância como fonte de recursos nesse ambiente (Freitas e Silva 2006).

Na Caatinga, a maioria das espécies vegetais é hermafrodita, entretanto, são também auto-incompatíveis, necessitando de polinizadores para realizarem fecundação cruzada (Machado *et al*. 2006). Embora ocorra uma concentração de floração no período chuvoso, existem espécies florescendo o ano todo nesse ecossistema (Barbosa *et al.* 2003). Essa segregação temporal permite às plantas que compartilham agentes polinizadores reduzir a competição, aumentando seu sucesso reprodutivo. Adicionalmente, durante picos de floração, ocorre um aumento na quantidade de estratégias e tipos de recursos para minimizar essa competição (Ramirez 2002; 2005).

As abelhas polinizam cerca de 30 a 70% das Angiospermas (v. Machado & Lopes 2006 para revisão). Por serem animais que estão evoluindo há muito tempo em ligação direta com as flores, elas apresentam uma grande diversidade de tamanhos, formas, cores, estruturas acessórias e comportamentos (Endress 1994; Michener 2000; Silveira *et al.* 2002). Diferentes características dos grupos de abelhas e suas relações específficas com as plantas foram tratadas por Endress (1994), citando, entre outras, a diversidade de tamanhos, adaptações morfológicas, comportamento de forrageio. As

abelhas constituem o grupo animal melhor adaptado à visita das flores das angiospermas (Feagri e Pjil 1979). Nessas visitas elas podem utilizar diversos recursos florais, entre eles néctar, pólen, resina e óleos (Roubik 1993). Zanella (2000) compilou as informações existentes sobre a diversidade de espécies de abelhas na Caatinga e encontrou um total de 187 espécies, das quais 32% destas são endêmicas desse ecossistema. Entre os trabalhos realizados na Caatinga relacionando a utilização de recursos florais para grupos de abelhas podem ser citados os de Aguiar *et al.* (1995), Carvalho e Marchini (1999), Aguiar (2003) e Martins *et al.* (2003). Nestes trabalhos, os autores focaram as plantas com flores em uma região e o tipo de recursos coletados por estas abelhas, assim como as relações de especificidade nas interações. Várias dessas interações planta-abelhas podem envolver abelhas especializadas, mostrado interações complexas entre estes grupos (Machado 1990; Vogel e Machado 1991; Machado *et al.* 2002). Essas abelhas especializadas desempenham um importante papel na manutenção da biodiversidade dos ecossistemas naturais e o conhecimento das interações delas com a flora é imprescindível para o plano de manejo destes ecossistemas (Schlindwein 2000).

As características tanto dos polinizadores, quanto das espécies vegetais, bem como suas variações ao longo do ano, em decorrência da sazonalidade do ambiente, influenciam as relações entre elas. Estas relações, por sua vez, podem ser esclarecidas com a construção de redes e a interpretação dos parâmetros nelas contidos. Procurando entender como as diferentes espécies de abelhas divergem na utilização dos diversos recursos florais ao longo do ano, o presente trabalho teve como objetivo estudar a presença de módulos em uma rede formada por flores e abelhas na Caatinga, bem como discutir a formação desses subgrupos e o papel funcional das espécies na estrutura dessa rede.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

O experimento foi realizado na Estação Ecológica Samuel Johnson, na Reserva Particular do Patrimônio Nacional (RPPN) Serra das Almas, localizada próxima ao município de Crateús- CE. A área em questão apresentam uma Caatinga Arbustiva-

Arbórea, com altitude entorno de 300m e precipitação anual por volta de 1.000 mm, distribuídos quase em totalidade durante os cinco primeiros meses da estação chuvosa.

Coleta de dados e material biológico

Mensalmente foram realizadas viagens a campo para coleta de dados no período compreendido entre janeiro de 2009 e dezembro de 2010. Foram percorridas duas trilhas em todas as viagens a campo, totalizando aproximadamente cinco quilômetros.

Para a identificação do material botânico foram feitas comparações com material anteriormente coletado na área e depositado no Herbário da Universidade Federal do Ceará, por vezes sendo consultados especialistas. Para a coleta das abelhas foi seguida a metodologia usual modificada de Sakagami (1967), onde exemplares eram coletados utilizando puça, durante suas visitas a flores, utilizando para isso rede entomológica. As coletas eram feitas durante o dia, entre as 06:00 e 18:00h, em dias de condições ideais para o voo das abelhas. Após isso, os espécimes foram montados a seco, identificados e depositados na coleção entomológica do Laboratório de Biologia Comparada de Hymenoptera da Universidade Federal do Paraná. Todas as espécies encontradas tiveram suas distribuições consultadas no Catálogo de Abelhas Neotropicais (Moure *et al*. 2012).

Análises de redes

A partir da rede geral, constituída pelas plantas com flores visitadas pelas abelhas, foram obtidas outras duas menores, uma com as abelhas consideradas polinizadores potenciais e outra constituída de abelhas que apenas pilhavam o recurso floral. Para obtermos essas duas subredes nos baseamos em sugestões de Ramirez (2004), observando o contato desses animais com estruturas reprodutivas das flores, sua frequência e comportamento de forrageamento durante as visitas. Estes dados foram utilizados para classificar todas as abelhas visitantes em polinizadores em potencial, ou apenas pilhadores, fazendo assim as devidas inferências para cada rede. Para observar as redes formadas apenas por um recurso floral foi utilizado o software *R* junto ao pacote *Bipartite*.

Apoiados na revisão dos algoritmos utilizados para calcular os índices de modularidade, encontrada em Olesen *et al*. (2007, suplemento), que por fim sugerem e justificam a utilização do algoritmo de Guimerá e Amaral (2005) decidimos por utilizar esse algoritmo. O mesmo também foi utilizado recentemente para outros artigos de

redes de polinização, ao exemplo de Danieli-Silva *et al*. (2011). Utilizamos o software *Netcarto* para calcular o índice de modularidade *M* e o número de módulos das redes. O software *Matlab* foi utilizado para gerar 3000 matrizes randomizadas, 1000 para cada rede (visitantes, polinizadores e pilhadores) para, posteriormente, analisarmos a significância dos valores de M. Associado a isso, utilizamos outro software, o *Combo* (cedido por Flávia Marquiti), para calcular os valores de *M* para as redes randomizadas. A significância dos valores de *M* encontrados para as três redes reais foram obtidos e no software *R*, foi calculada a significância dos valores encontrados. Foi utilizada metodologia de Guimerá e Amaral (2005) para encontrar os papeis funcionais das espécies na rede, na qual, para cada espécie, se considera o número de ligações dentro e fora dos módulos.

RESULTADOS

Durante todo o período acompanhado foram encontradas espécies florescendo e abelhas visitando flores das mesmas. Do total de 98 espécies de plantas, de 56 espécies de abelhas, listadas na tabela 2 encontradas na área, foram consideradas apenas as que apresentaram alguma visita de abelhas às flores. A rede geral (abelhas como visitantes) e as duas derivadas da primeira (polinizadores e pilhadores) variaram bastante em tamanho, contendo 117, 111 e 28 espécies, respectivamente.

As espécies observadas com maior frequência foram *Xylocopa grisescens*, *X. frontalis*, *Trigona spinipes* e *Apis mellifera*, encontradas ao longo de todo o ano em voo ou visitando a flora da área. As mesmas apresentaram ainda, um comportamento generalista, visitando flores de atributos florais mais distintos e algumas vezes atuando como polinizadoras, e outras vezes como pilhadoras. Em relação aos recursos florais coletados, foram eles em sua ordem de importância (frequência): néctar, pólen, óleo e resina. *A. mellifera* foi encontrada coletando mais de um recurso na mesma espécie, ora polinizando, ora pilhando esses. O mesmo foi observado também para *T. spinipes*. Muitas espécies de plantas foram exploradas diferentemente pelas abelhas, seja pela coleta de diversos recursos, seja pelo contato ou não com as estruturas reprodutivas das flores, caracterizando uma potencial polinização ou pilhagem, respectivamente. Na figura 1, pode ser observada a estrutura da rede geral de abelhas como visitantes florais, evidenciando a característica aninhada e bipartida da mesma. Podemos observar, ainda, grande quantidade de espécies com diversas interações e poucas espécies com ligações

reduzidas. A concentração de ligações na região superior indica um grande número de relações destas espécies e podemos considerá-las como generalistas. Portanto, na região inferior do grafo, temos as especialistas. Estas comumente interagem com generalistas do outro grupo, ou seja, abelhas especialistas comumente estabelecem relações com flores generalistas e abelhas generalistas visitam tanto flores especialistas, quanto generalistas, como indicam as linhas oblíquas do grafo.

Na figura 2, observamos os diversos módulos encontrados na rede geral, mais uma importante característica das redes de polinização. Os valores de modularidade do índice M, testados para as três redes (visitantes, polinizadores e pilhadores) foram significativos, mostrando que esses módulos não são formados ao acaso.

Detalhes sobre os módulos das três redes avaliadas podem ser encontrados na tabela 1. Para a rede de visitantes, M foi igual a 0,55 e foram encontrados 10 módulos, nove deles formando um componente principal, e outro, um componente separado dos demais (figura 2-A). Para a rede de polinizadores, M foi igual a 0,60 e houve agrupamento em nove módulos. Para a rede de pilhadores, M foi igual a 0,56 e foram encontrados cinco módulos. O tamanho dos módulos nas redes variou bastante: entre 2 e 17 para a rede de visitantes, entre 2 e 19 na de polinizadores e entre 2 e 7 para a de pilhadores.

Levando em consideração os recursos utilizados pelas abelhas, obtivemos três redes, sendo a de néctar (Figura 3A) a maior, com 87 espécies, entre abelhas e plantas, seguida da rede de pólen (Figura 3B), com 44 espécies, e de óleo (Figura 3C), com apenas seis espécies. A rede de néctar apresentou um grande número de interações, representadas pelas linhas, com poucas relacionando apenas duas espécies, uma de plantas e outra de visitantes, como é o caso da abelha B12 com a flor de *Senna ob*. *Apis mellifera* (B3) é a abelha que possui maior número de interações com diferentes flores, como é evidenciado pela largura da barra. Na rede de pólen se destacam duas abelhas com maior número de interações, *Apis mellifera* (B3) e a B17 e as relações são mais específicas entre abelhas e flores do que a de néctar como pode ser observado pela largura maior das linhas que unem as abelhas às espécies vegetais. Na rede de óleo apenas uma das abelhas (B18) coleta nas duas espécies de flores que oferecem esse tipo de recurso *Angelonia grandiflora* e *A. cornigera*. As outras três abelhas interagiram apenas com uma das duas espécies de flores.

Tabela 1. Módulos das três redes de interações formadas por abelhas e flores, contendo o número de espécies e código dos integrantes. A - abelhas como visitantes florais; B - abelhas como polinizadores; C - pilhadores.

A

Módulos	Número de espécies	Código das espécies
1	17	111,12,66,80,24,25,26,73,19,27,1,34,50,55,41,22,23
2	15	48,105,102,18,106,74,99,11,76,75,10,91,6,100,44
3	2	14,77
4	14	83,93,63,33,96,54,15,64,36,97,5,69,95,4
5	14	104,31,116,29,37,32,38,82,9,46,8,3,17,40
6	10	16,109,60,110,58,92,7,115,43,117
7	12	87,39,85,65,13,86,52,57,98,101,84,53
8	13	35,30,103,67,90,49,89,88,56,114,81,70,94
9	10	107,51,45,20,21,68,59,108,72,79
10	10	78,71,42,47,62,61,28,112,2,113

B

Módulos	Número de espécies	Código das espécies
1	14	100,30,66,111,37,69,91,55,35,85,86,109,87,49
2	19	43,65,56,106,12,112,1,22,72,27,23,26,25,34,50,54,41,24,19
3	2	76,14
4	13	79,17,38,31,3,9,8,70,29,101,40,32,46
5	14	80,63,62,33,90,93,15,53,68,94,36,5,4,92
6	13	10,75,74,88,73,48,99,97,44,11,96,6,18
7	9	52,95,81,83,82,39,64,84,13
8	9	107,28,108,2,42,77,61,60,47
9	19	58,102,21,98,78,103,67,71,45,20,7,57,110,105,104,59,51,16,89

C

Módulos	Número de espécies	Código das espécies
1	7	22,1,23,10,21,16,11
2	8	18,9,13,12,7,24,20,17
3	7	19,2,14,26,25,5,27
4	2	28,6
5	4	3,4,15,8

Os comportamentos, bem como as funções desempenhadas pelos visitantes, variam desde pilhadores, como é o caso de uma *Xylocopa grisescens* pilhando o néctar de *Ruellia asperula* (Mart. & Nees) Lindau (Figura 4A), a polinizadores acessando o néctar como a abelha em *Melochia pyramidata* L. (Figura 4B). A maneira de coletar um mesmo recurso também é diversa. Na figura 4C uma abelha Halictidae coleta pólen em *Solanum americanum* Mill. através de vibração, já *Trigona* sp., raspa as anteras de *Capparis* sp. para obter o pólen (Figura 4D). Uma mesma espécie vegetal pode oferecer

mais de um recurso como é o caso da espécie invasora *Calotropis procera* (Aiton) W.T. Aiton, na qual uma *Trigona* sp. coleta néctar (4E) e resina (4F).

A quantidade de espécies envolvidas em interações e a especificidade das mesmas variou ao longo do ano. No segundo semestre, ápice do período chuvoso, ocorreu ma maior diversidade de interações e número de espécies envolvidas, o primeiro e terceiro trimestres apresentaram valores intermediários de especialização e no quarto, final do período seco, ocorreu o inverso do primeiro trimestre, com pouca diversidade de interações. Para comparação das informações acima podemos observar a figura 5. Apesar dessas diferenças, observamos sempre a presença de *Apis mellifera* (B3), predominando nas redes, sejam elas mensais, trimestrais ou anuais.

A variação ao longo do ano na disponibilidade de chuvas modifica as interações entre as plantas e as abelhas. Isso fica claro na figura 6, que traz os grafos comparativos das redes de interações no período chuvoso e seco. Exemplos de representantes das espécies de ambos os períodos do ano podem ser observados na figura 7.

Grafos da rede de interações entre os visitantes florais e as espécies de plantas por eles visitadas estão na figura 8, e se dividem em com (8A) e sem (8B) *Apis mellifera*. Já os grafos da rede de interações de polinizadores estão evidenciados na figura 9A, com a presença de *A. mellifera*, e 9B, com a exclusão da mesma.

O comportamento de *A. mellifera* foi bastante diversificado durante as visitas as flores. Na figura 10 a espécie introduzida *Apis mellifera* é observada pilhando o néctar de *Ruellia paniculata* L. (Figura 10A), coletando pólen em *Mimosa misera* Benth (Figura 10B), coletando néctar em *Melochia pyramidata* L. (Figura 10C), coletando pólen em *Richardia grandiflora* (Cham. & Schltdl.) Steud. (Figura 10D), suja de pólen e como possível polinizadora de *Ipomoea* sp. (Figura 10E), visitando e possivelmente polinizando *Myracrodruon urundeuva* Allemão (Figura 10F).

DISCUSSÃO

Como esperado para as abelhas nos trópicos, onde são consideradas as principais polinizadoras da flora dos diversos ecossistemas, a maioria das abelhas visitantes teve o

comportamento de polinizadoras potenciais e apenas uma pequena parcela sendo de pilhadora.

Os valores de modularidade, obtidos para as três redes, foram todos maiores que a média encontrada por Olesen *et al.* (2007) numa revisão de redes de polinização (M=0,52), que o encontrado por Bezerra *et al.* (2009) para uma rede de abelhas e flores de óleo, bem como aos encontrados por Mello *et al.* (2011) para redes de dispersores (todas menores que 0,45). Em relação ao trabalho de Danielli-silva *et al.* (2011), para uma rede de polinização, porém composta por vários grupos de visitantes, apenas a rede de polinização. Santos *et al.* (2010) estudando as redes de polinização em uma área de Caatinga, encontraram que a modularidade da rede formada por abelhas foi sete vezes maior que a modularidade da rede formada por vespas. Os autores explicam o fato pela maior dependência e especializações que as abelhas desenvolveram com as flores. Os mesmos autores encontraram que o M da rede formada por abelhas foi de 0,14, bem menor do que o encontrado no presente estudo, porém os mesmos amostraram apenas abelhas sociais, compondo uma pequena parcela da diversidade dos diferentes grupos de abelhas, as mais generalistas. Outro fato curioso é que, embora todas as redes analisadas tenham tamanho inferior à 150 espécies, todas foram significativamente modulares, contrariando o pressuposto de Olesen *et al.* (2007). Vale salientar ainda que os mesmos autores analisaram 51 redes, das quais apenas quatro eram oriundas da América Latina e nenhuma delas no Brasil e que a modularidade pode estar relacionada à especialização trófica (Lewinson e Prado 2004).

A diminuição das interações durante o período seco ocorreu em consequência da sazonalidade climática, a qual faz com que o florescimento das espécies e ocorrência de animais se reduza nesse período. Santos *et al.* (2012) também encontrou que em redes de abelhas como visitantes florais, *A.* m*ellifera*, *T. spinipes* e *X. grisescens* foram as espécies mais frequentemente observadas. Colocaram, também, que *Poincianella bracteosa* e *Portulaca oleraceae* foram as espécies mais visitadas. Os mesmo autores já haviam também encontrado que a diversidade de abelhas e flores variaram bastante ao longo do ano.

Quanto ao tipo de recurso floral coletado, observando as subredes separadamente (néctar, pólen e óleo), e considerando todos os recursos igualmente necessários para as abelhas, vemos que as espécies são mais suscetíveis à extinção do que o previsto considerando que os recursos são iguais e um substituiria o outro em caso

da extinção de uma determinada planta. Considerando que uma mesma planta pode ser visitada para coleta de diferentes recursos (Kiill 2000), justifica-se o exemplo de *Merremia aegyptia* L., onde *A. mellifera* coletou néctar, enquanto *T. spinipes*, pólen.

Quando removemos as espécies pilhadoras da rede, observamos que o valor do índice M cresce, mostrando que naturalmente a rede mutualística verdadeira, de polinização apresenta a modularidade como um fator estruturante, subestimada na maioria dos trabalhos, os quais levam em consideração os visitantes florais como se fossem polinizadores.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

As abelhas constituem um grupo fortemente dependente das flores e por isso se especializaram bastante para utilizarem os recursos florais, com modificações morfologicas, segregando-se temporalmente para reduzir a competição pelos mesmos. A distribuição dessas interações ao longo do ano mostra que temos que considerar as subredes, sejam elas mensais, trimestrais ou anuais, para fazer inferencias sobre as interações, pois as redes anuais mascaram a estrutura distribuida durante o ano. Essas informações fornecem subsídios para escolha e manejo de espécies importantes para a manutenção do processo de polinização e, consequentemente, para conservação da biodiversidade.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aguiar CML (2003) Flower visits of *Centris* bees (Hymenoptera, Apidae) in an area of Caatinga (Bahia, Brazil). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38: 41-45.

Aguiar AJC, Melo GAR (2009) Notes on oil sources for the bee genus *Caenonomada* (Hymenoptera, Apidae, Tapinotaspidini). *Revista Brasileira de Entomologia* 53(1): 154-156.

Barbosa DCA, Barbosa MCA, Lima, LCM (2003) Fenologia de espécies lenhosas da Caatinga. Pp. 657-693. In: I. R. LEAL; M. TABARELLI & J. M. C. SILVA (orgs.). *Ecologia e Conservação da Caatinga*. Recife: Editora Universitária da UFPE.

Bascompte J, Jordano P (2006) The structure of plant-animal mutualistic networks. – In: Pascual, M. and Dunne, J. (eds.), *Ecological networks.* Oxford Univ. Press., pp. 143-159.

Bascompte J, Jordano P, Melián CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – *Proceedings of National Academy of Science of United States of America 100*: 9383-9387.

Bezerra ELS, Machado ICS, Mello MAR (2009) Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *J Anim Ecol 78:*1096–1101.

Carvalho CAL, Marchini LC (1999) Plantas visitadas por *Apis mellifera* L. no vale do rio Paraguaçu, município de Castro Alves, Bahia. *Revista Brasileira de Botânica* 22: 333-338.

Corbet, S. A. 2000. Conserving compartments in pollination webs. *Conservation Biology* 14: 1229-1231.

Danieli-Silva A, Souza AMT, Donatti AJ, Campos RP, Vicente-Silva J, Freitas L, Varassin IG (2012) Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* 121: 35–43.

Feagri K, Pjil L, van der (1979) *The Principles of Pollination Ecology*. Pergamon Press. Third edition, 244p, London.

Fortuna MA, Stouffer DB, Olesen JM, Jordano P, Mouillot D, Krasnov BR, Poulin R, Bascompte J (2010) Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology*, 79, 811–817.

Freitas, BM, Silva, EMS (2006) in *Apium Plantae,* org. Giulietti, AM (IMSEAR), pp. 19-32.

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

Kiill, LHP, Haji, FNP, Lima, PCF (2000) Visitantes florais de plantas invasoras de áreas com fruteiras irrigadas. *Scientia Agricola*, Piracicaba, 57(3):575-580.

Machado, IC, Lopes, AV (2006) in *Apium Plantae*, org. Giulietti, AM (IMSEAR), pp. 33-60.

Machado IC, Lopes AV, Sazima M (2006) Plant sexual systems and review of the breeding system studies in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany* 97: 277-287.

Machado ICS, Vogel S, Lopes AV (2002). Pollination of *Angelonia cornigera* Hook. (Scrophulariaceae) by long-legged, oil-collecting bees in NE Brazil. *Plant Biology* 4: 352–359.

Martins, CF, Moura, ACA, Barbosa, MRV (2003) Bee plants and relative abundance of corbiculate Apidae species in a Brazilian Caatinga area. *Revista Nordestina de Biologia* 17: 63-74.

Michener, CD (2000) *The bees of the world*. Baltimore, The Jonhs Hopkins University Press, 913p.

MMA (2012) Ministério do Meio Ambiente. Disponível em: http://www.mma.gov.br/biomas/ Caatinga e acessado em 18/10/12.

Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *PNAS* 104, 19891-19896.

Prado PI, Lewinsohn TM (2004) Journal of Animal Ecology 63: 521-540.

Pigozzo CM, Viana BF (2010) Estrutura da rede de interações entre flores e abelhas em ambiente de Caatinga. *Oecologia Australis* 14: 100-114.

Ramirez N (2002) Reproductive phenology, life-forms, and habitats of the Venezuelan Central Plain. *Am. J. Bot.* 89: 836–842.

Ramirez N (2004) Pollination specialization and time of pollination on tropical Venezuelan plain: variations in time and space. *Botanical Journal of the Linnean Society* 145: 1-16.

Ramírez N (2005) Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: The importance of habitats and life forms. *Int. J. Bot.* 1: 27–33.

Roubik, DW (1993) Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and the efficiency of pollination modes. *Journal of Bioscience* 18:537-552.

Sampaio EVSB (1995) *in: Seasonally dry tropical forests.* Bullock SH, Mooney HA, Medina E, eds. Cambridge: Cambridge University Press, 35–63.

Schlindwein, C (2000) A importância de abelhas especializadas na polinização de plantas nativas e conservação do meio ambiente. *Anais do IV Encontro sobre Abelhas*, Ribeirão Preto-SP, Brasil, pp.131-141.

Thébault E, Fontaine C (2010) Stability of Ecological Communities and the Architecture of Mutualistic and Trophic Networks. *Science* 329:853-856.

Vogel S, Machado IC (1991) Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 178: 153–178.

Zanella, FCV (2000) The bees of the Caatinga (Hymenoptera, Apoidea, Apiformes): A species list and comparative notes regarding their distribution. *Apidologie* 31: 579-592.

Tabela 2. Riqueza de abelhas na RPPN Serra das Almas, Crateús-CE. Obs: quanto à ocorrência, foi colocada a localização mais próxima do estado do Ceará citada no Catálogo de Abelhas Neotropicais (Moure *et al.* 2012)

Espécie	Ocorrência	Sub-família	Tribo	Autor
Acanthopus excellens	Nordeste	Apinae	Ericrocidini	Schrottky, 1902
Arhysoceble huberi	Ceará	Apinae	Tapinotaspidini	Ducke, 1908
Augochlora sp.	x	Halictinae	Augochlorini	x
Augochlorella sp.	x	Halictinae	Augochlorini	x
Augochloropsis sp.1	x	Halictinae	Augochlorini	x
Augochloropsis sp.1	x	Halictinae	Augochlorini	x
Augochloropsis sp.2	x	Halictinae	Augochlorini	x
Bombus brevivillus	Ceará	Apinae	Bombini	Franklin, 1913
Caenonomada unicalcarata	Ceará	Apinae	Tapinotaspidini	Ducke, 1908
Centris aenea	Brasil	Apinae	Centridini	Lepeletier, 1841
Centris aff. fuscata	x	Apinae	Centridini	x
Centris hyptidis	Ceará	Apinae	Centridini	Ducke, 1908
Centris sponsa	Ceará	Apinae	Centridini	Smith, 1854
Centris vittata	Brasil	Apinae	Centridini	Lepeletier, 1841
Ceratina (Crewella) sp.1	x	Apinae	Xylocopini	x
Ceratina (Crewella) sp.2	x	Apinae	Xylocopini	x
Dicranthidium arenarium	Nordeste	Megachilinae	Anthidiini	Ducke, 1907
Eufriesea nordestina	Nordeste	Apinae	Euglossini	Moure, 1999
Euglossa cordata	Brasil	Apinae	Euglossini	Linnaeus, 1758
Euglossa fimbriata	Brasil	Apinae	Euglossini	Moure, 1968
Euglossa nanomelanotricha	Nordeste	Apinae	Euglossini	Nemésio, 2009
Eulaema nigrita	Ceará	Apinae	Euglossini	Lepeletier, 1841
Exaerete dentata	Nordeste	Apinae	Euglossini	Linnaeus, 1758
Exomalopsis analis	Nordeste	Apinae	Exomalopsini	Spinola, 1853
Florilegus similis	Ceará	Apinae	Eucerini	Urban, 1970
Frieseomelitta cfr. varia	x	Apinae	Meliponini	x
Gaesischia compositarum	x	Apinae	Eucerini	x
Gaesischia similis	x	Apinae	Eucerini	x
Hypanthidium cacerense	Nordeste	Megachilinae	Anthidiini	Urban, 1998
Lithurgus huberi	Ceará	Megachilinae	Lithurgini	Ducke, 1907
Megachile (Acentron) sp.1	x	Megachilinae	Megachilini	x
Megachile (Chrysosarus) sp.1	x	Megachilinae	Megachilini	x
Megachile (Pseudocentron) sp.1	x	Megachilinae	Megachilini	x
Megachile habilis	Brasil	Megachilinae	Megachilini	Mitchell, 1930
Megachile inquirenda	Nordeste	Megachilinae	Megachilini	Schrottky, 1913
Melipona aff. quinquefasciata	x	Apinae	Meliponini	x
Melipona asilvai	Ceará	Apinae	Meliponini	Moure 1971
Melipona subnitida	Ceará	Apinae	Meliponini	Ducke, 1910
Melissodes nigroaenea	x	Apinae	Eucerini	x
Melitoma osmioides	Ceará	Apinae	Emphorini	Ducke, 1908
Melitoma segmentaria	Ceará	Apinae	Emphorini	Fabricius, 1804
Melitomella grisescens	Ceará	Apinae	Emphorini	Ducke, 1907
Plebeia sp.1	x	Apinae	Meliponini	x
Plebeia sp.2	x	Apinae	Meliponini	x
Protodiscelis alismatis	Ceará	Colletinae	Paracolletini	Ducke, 1908
Protomeliturga turnerae	Ceará	Andreninae	Protomeliturgini	Ducke, 1907
Pseudaugochlora pandora	Brasil	Halictinae	Augochlorini	Smith, 1853
Ptiloglossa sp.1	x	Colletinae	Diphaglossini	x
Ptiloglossa sp.2	x	Colletinae	Diphaglossini	x
Tapinotaspoides rufescens	Ceará	Apinae	Tapinotaspidini	x
Tetrapedia sp.	x	Apinae	Tetrapediini	x
Trigona aff. fuscipennis	x	Apinae	Meliponini	Friese, 1899
Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis	Ceará	Apinae	Xylocopini	Ducke, 1910
Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis	Ceará	Apinae	Xylocopini	Olivier, 1789
Xylocopa (Neoxylocopa) grisescens	Ceará	Apinae	Xylocopini	Lepeletier, 1841
Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta	Ceará	Apinae	Xylocopini	Moure & Camargo, 1988

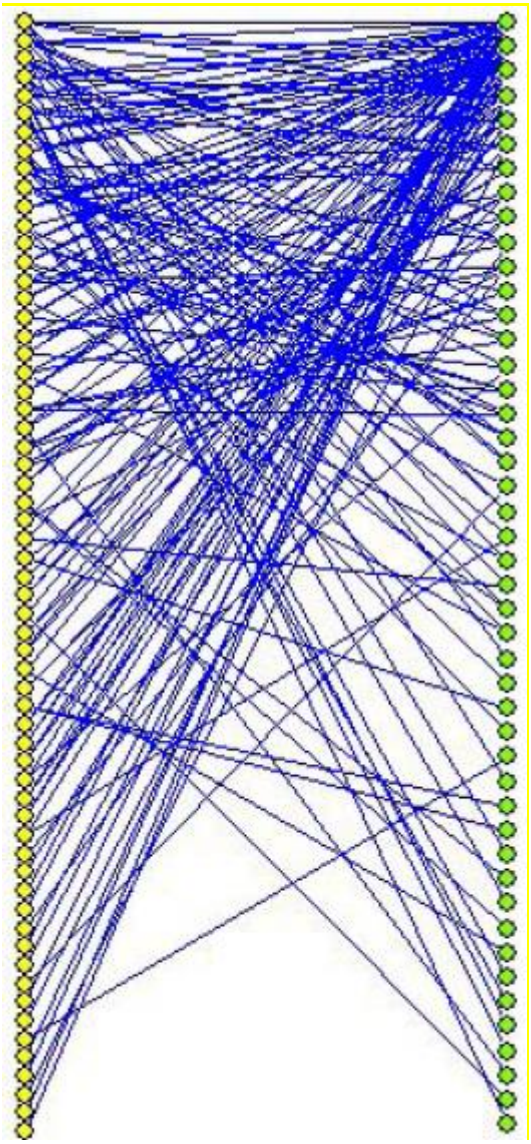


Figura 1. Grafo bipartido mostrando a estrutura da rede de abelhas como visitantes florais. Na esquerda, em amarelo, as espécies de abelhas e à direita, em verde, plantas. Cada linha azul corresponde a uma interação entre os dois grupos.

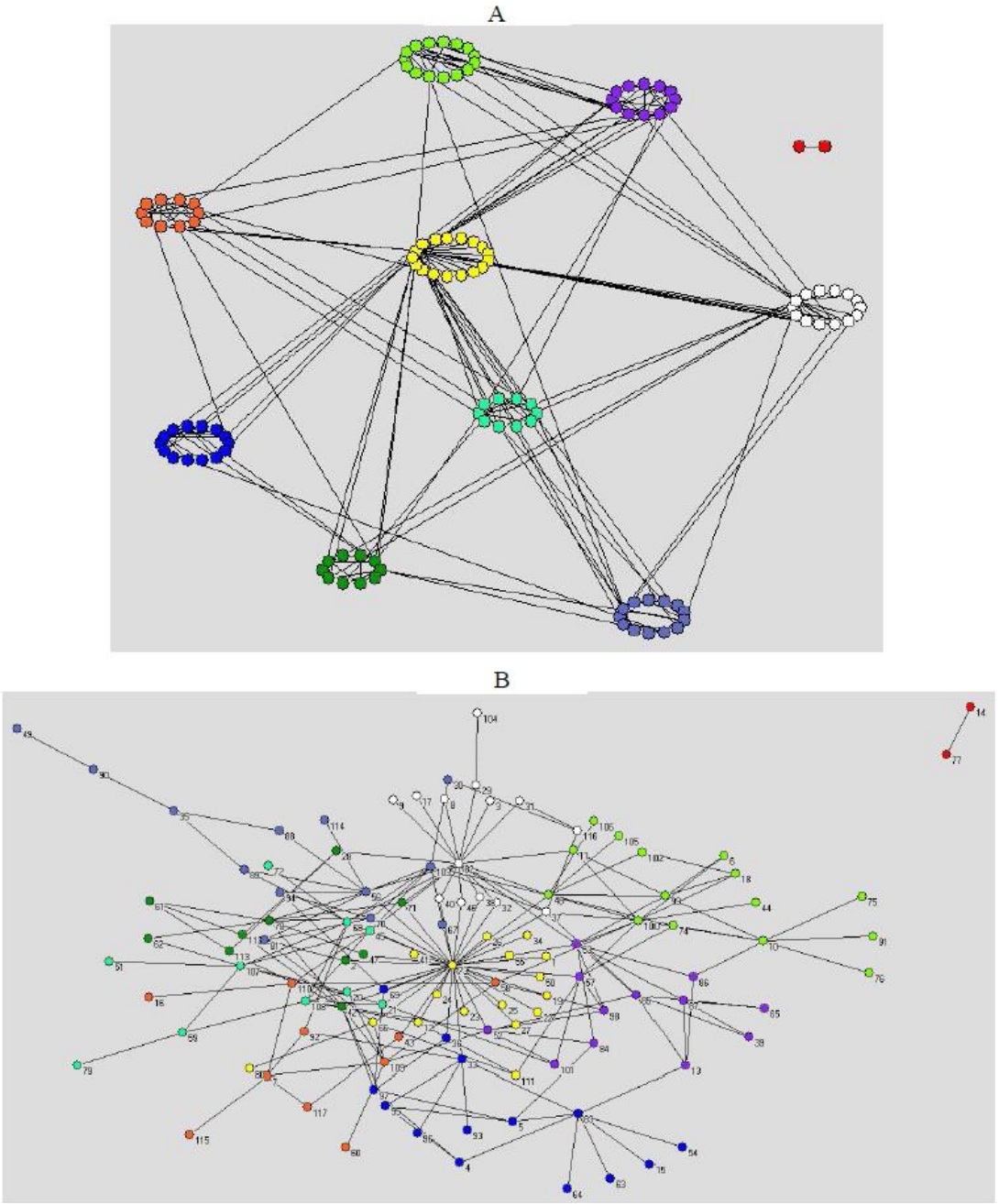


Figura 2. Grafos representando os dois componentes da rede de abelhas como visitantes florais:um formado por nove módulos e outro isolado dos demais (em vermelho). Cada cor é relacionada a um grupo de espécies que interage mais fortemente (módulo). Os círculos correspondem às espécies e as linhas às interações entre elas. **A** - Módulos e as relações entre eles. **B** – Espécies dos módulos posicionadas de acordo com seus valores de centralidade para a rede, quanto mais próximas do centro maiores são os valores deste parâmetro. Os números associados representam os códigos das espécies utilizados pelo programa.

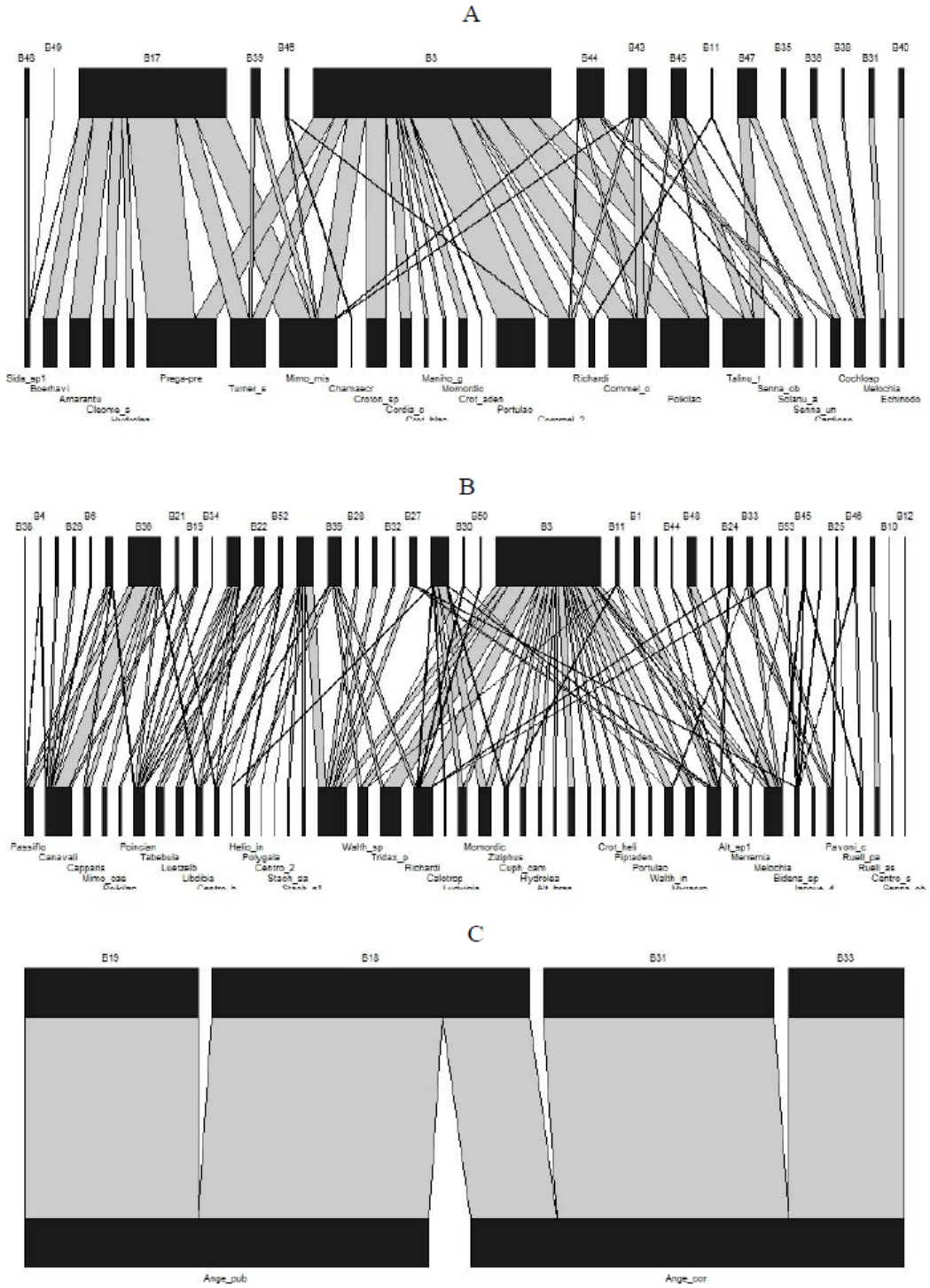


Figura 3. Grafos mostrando as redes separadas por recursos florais: **A** - Néctar; **B** - Pólen; **C** - Óleo. As legendas acima (abelhas) e abaixo (plantas) das figuras correspondem aos códigos gerados pelo programa R. Quanto maior a largura das barras e linhas relativas a cada espécie, maior o número de espécies interagindo e o número de ligações entre as espécies, respectivamente.

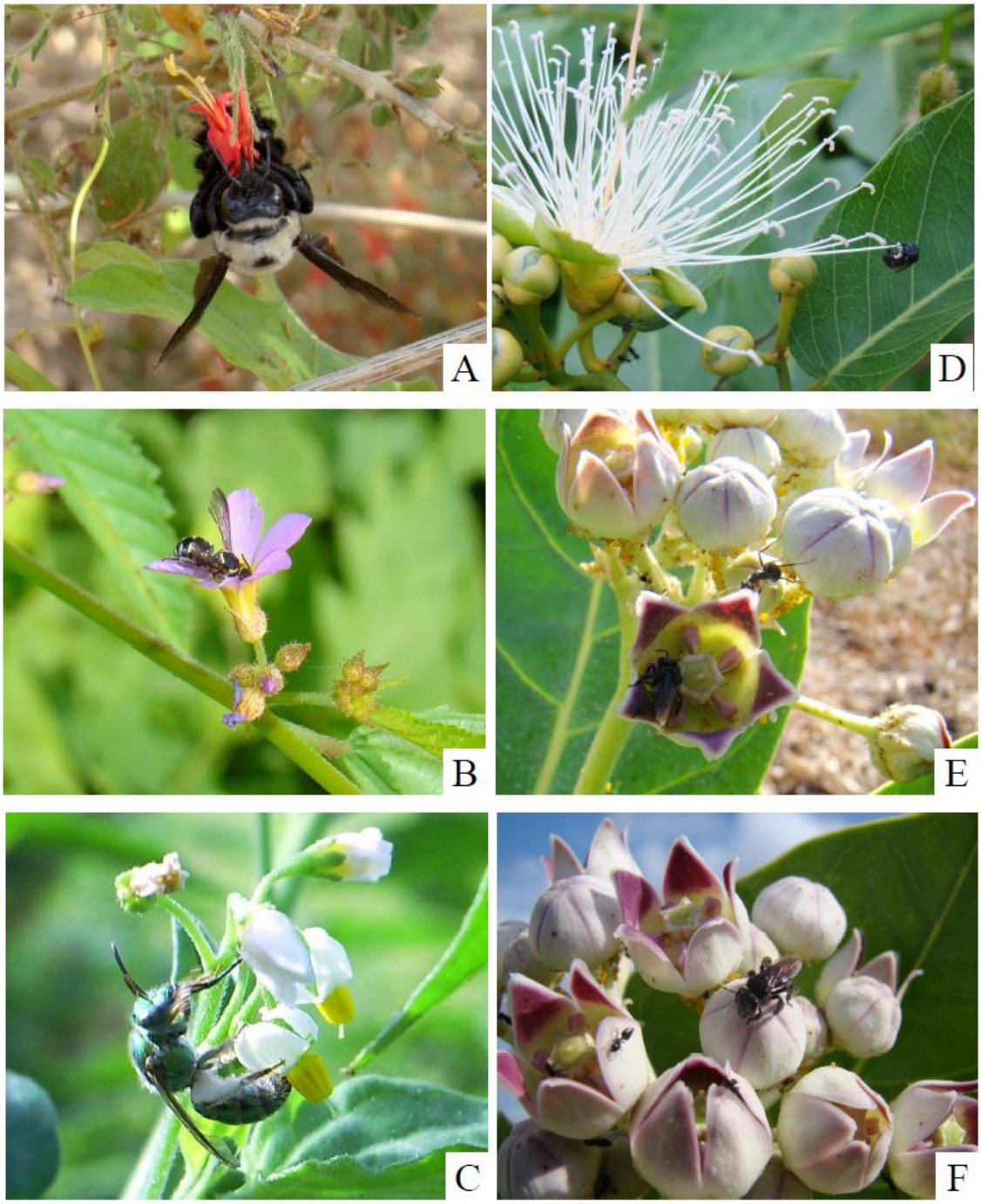


Figura 4. Abelhas utilizando recursos florais: **A** – *Xylocopa grisescens* pilhando o néctar de *Ruellia asperula* (Mart. & Nees) Lindau; **B** – Abelha acessando o néctar em *Melochia pyramidata* L.; **C** – Abelha da família Halictidae coletando pólen em *Solanum americanum* Mill.; **D** – *Trigona* sp. coletando pólen em *Capparis* sp.*;* **E** e **F**– *Trigona* sp., respectivamente, acessando o néctar e raspando resina em *Calotropis procera* (Aiton) W.T. Aiton.

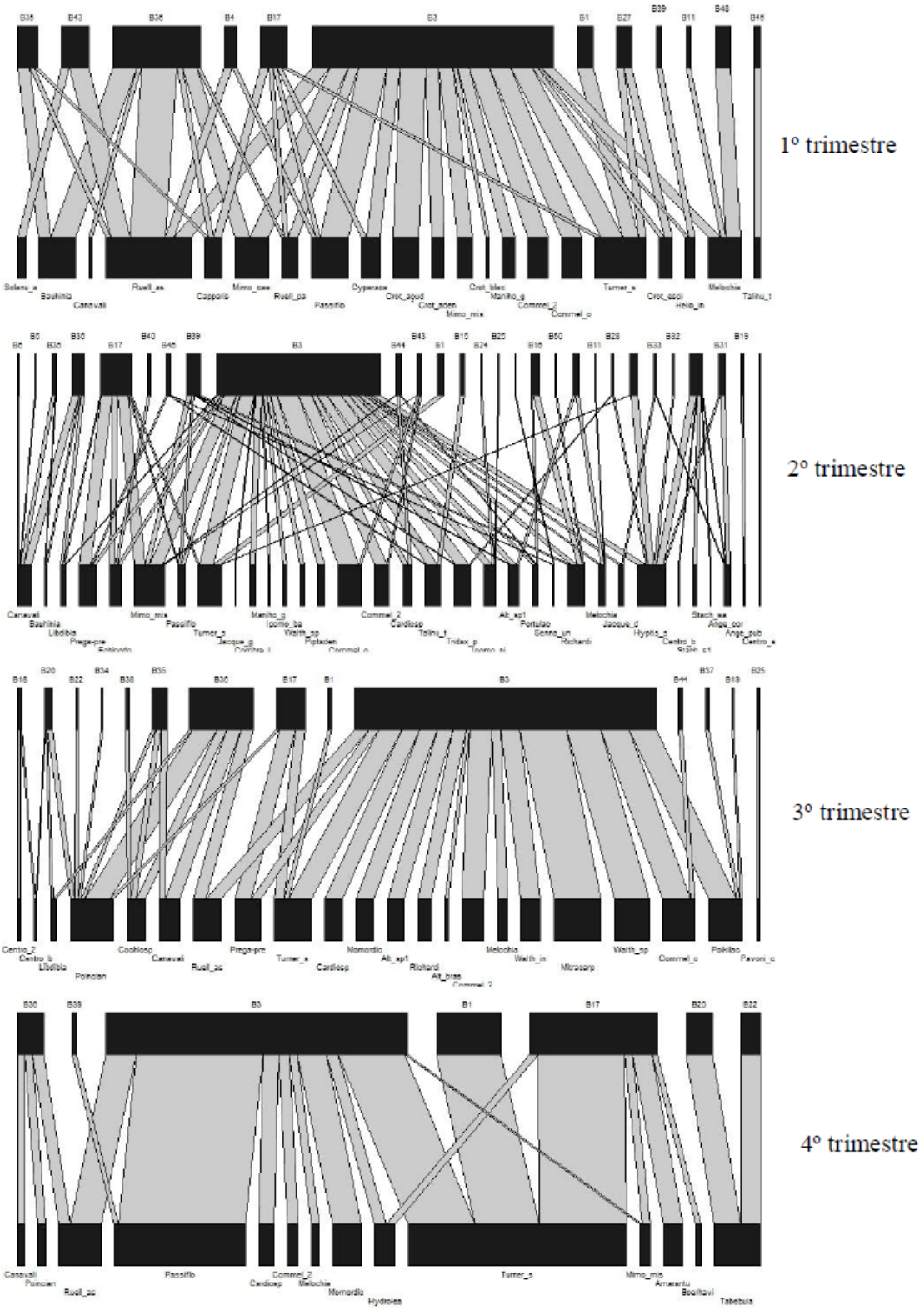


Figura 5. Grafos da rede de visitantes nos trimestres ao longo do ano de 2009. As legendas acima (abelhas) e abaixo (plantas) das figuras correspondem aos códigos gerados pelo programa R. Quanto maior a largura das barras e linhas relativas a cada espécie, maior o número de espécies interagindo e o número de ligações entre as espécies, respectivamente.

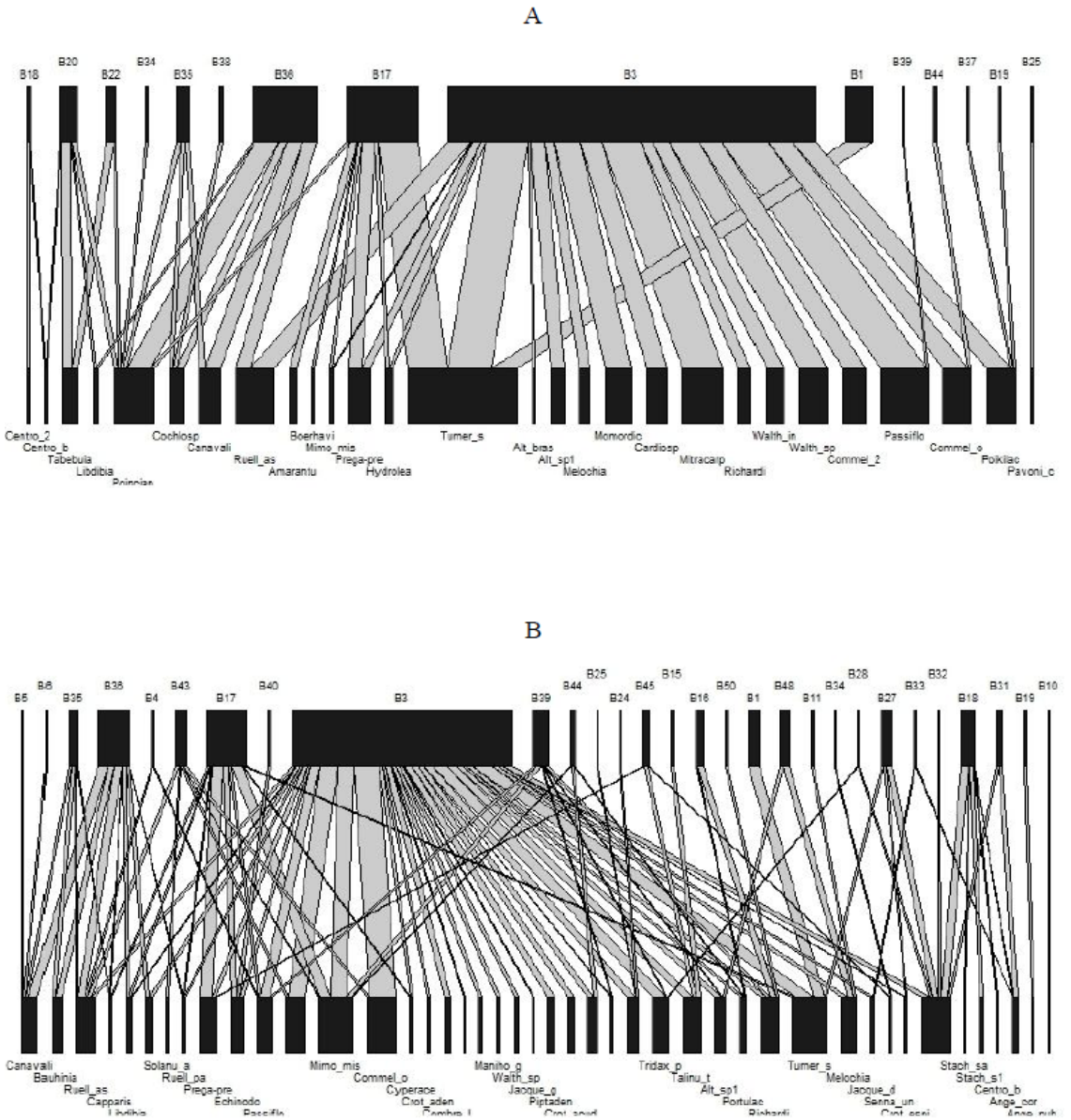


Figura 6. Grafos da rede de interações entre as abelhas e espécies vegetais na RPPN Serra das Almas. As legendas acima (abelhas) e abaixo (plantas) das figuras correspondem aos códigos gerados pelo programa R. Quanto maior a largura das barras e linhas relativas a cada espécie, maiores os números de espécies interagindo e de ligações entre as espécies, respectivamente. **A** - No período seco; **B** - No período chuvoso.

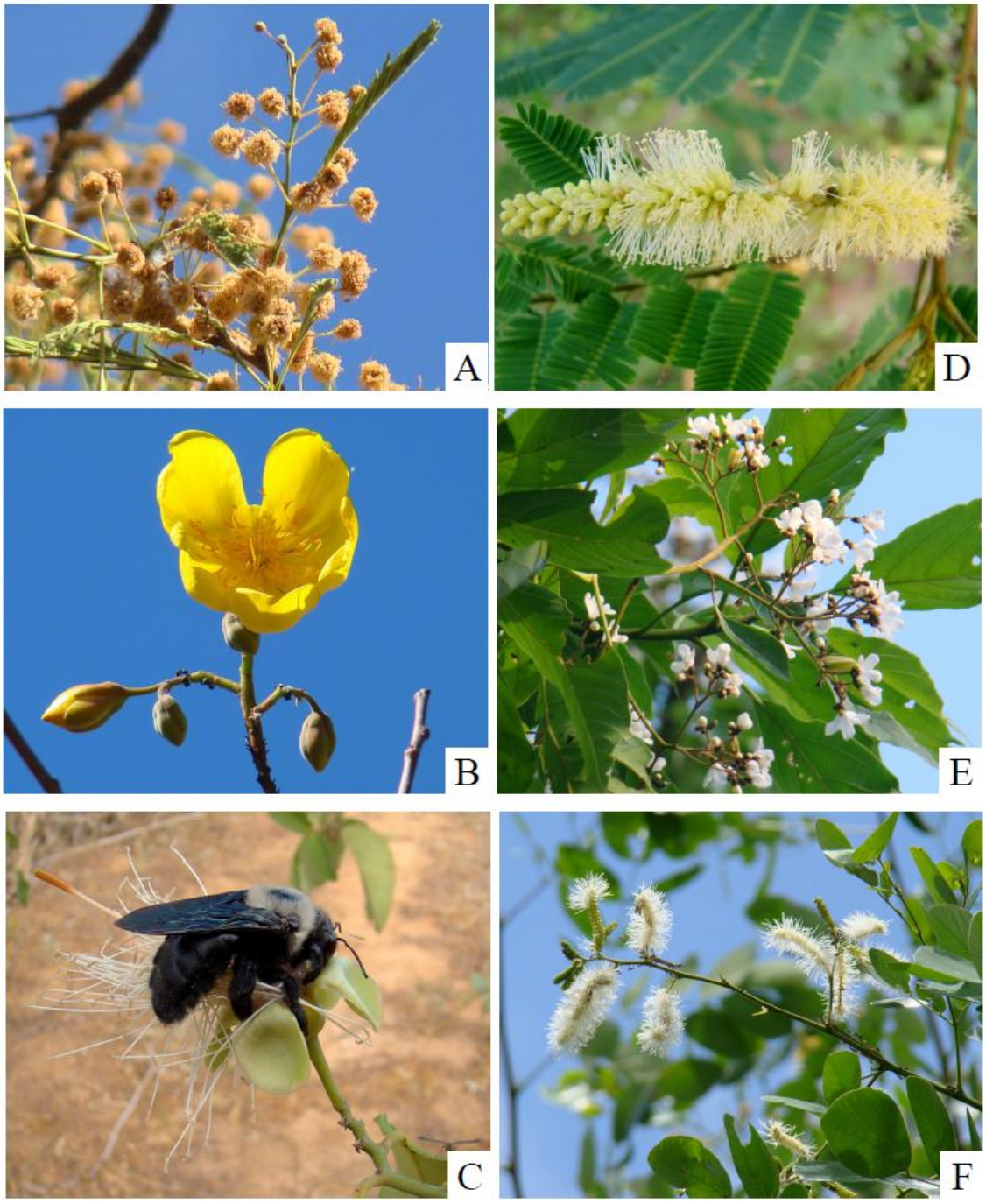


Figura 7. Espécies vegetais, comuns na Caatinga, observadas na RPPN Serra das Almas que florescem no período seco, sendo fonte importante de recursos para as abelhas tais como: **A** - *Anadenanthera colubrina* Vell. (Brenan); **B** - *Cochlospermum vitifolium* (Willd.) Spreng; **C** - *Capparis* sp. fornecendo néctar, um recurso escasso na época seca, para uma *Xylocopa grisescens.* Espécies vegetais, comuns na Caatinga, observadas na RPPN Serra das Almas que apresentam florações em massa no período chuvoso: **D** – *Piptadenia stipulacea* (Benth.) Ducke; **E** – *Cordia oncocalyx* Allemão; **F** - *Mimosa caesalpiniifolia* Benth.

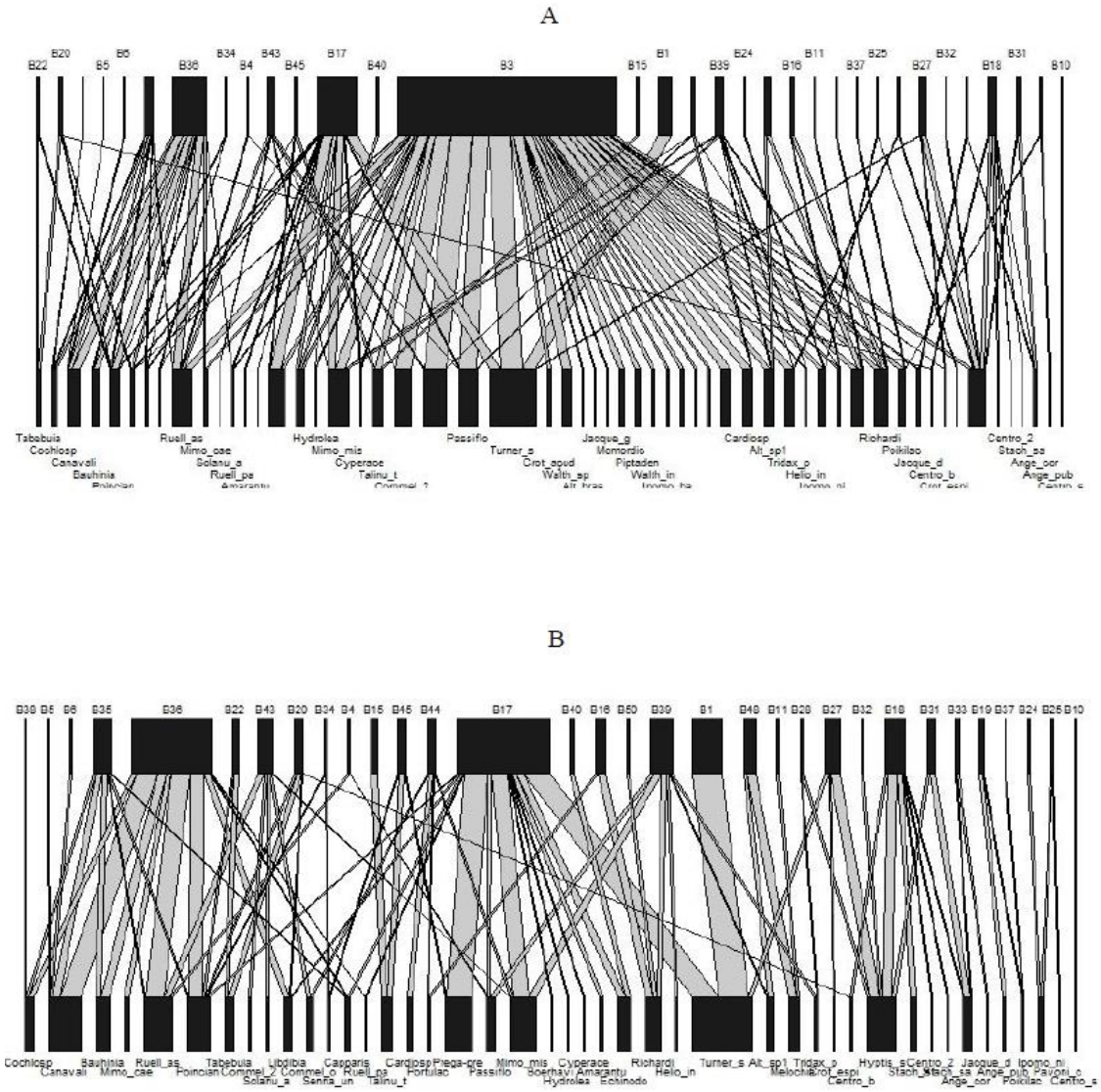


Figura 8. Grafos da rede de interações entre os visitantes e espécies vegetais. As legendas acima (abelhas) e abaixo (plantas) das figuras correspondem aos códigos gerados pelo programa R. Quanto maior a largura das barras e linhas relativas a cada espécie, maior o número de espécies interagindo e o número de ligações entre as espécies, respectivamente. **A** - Rede gerada com a inclusão de *Apis mellifera*. **B** - Rede gerada com a exclusão de *A. mellifera*.

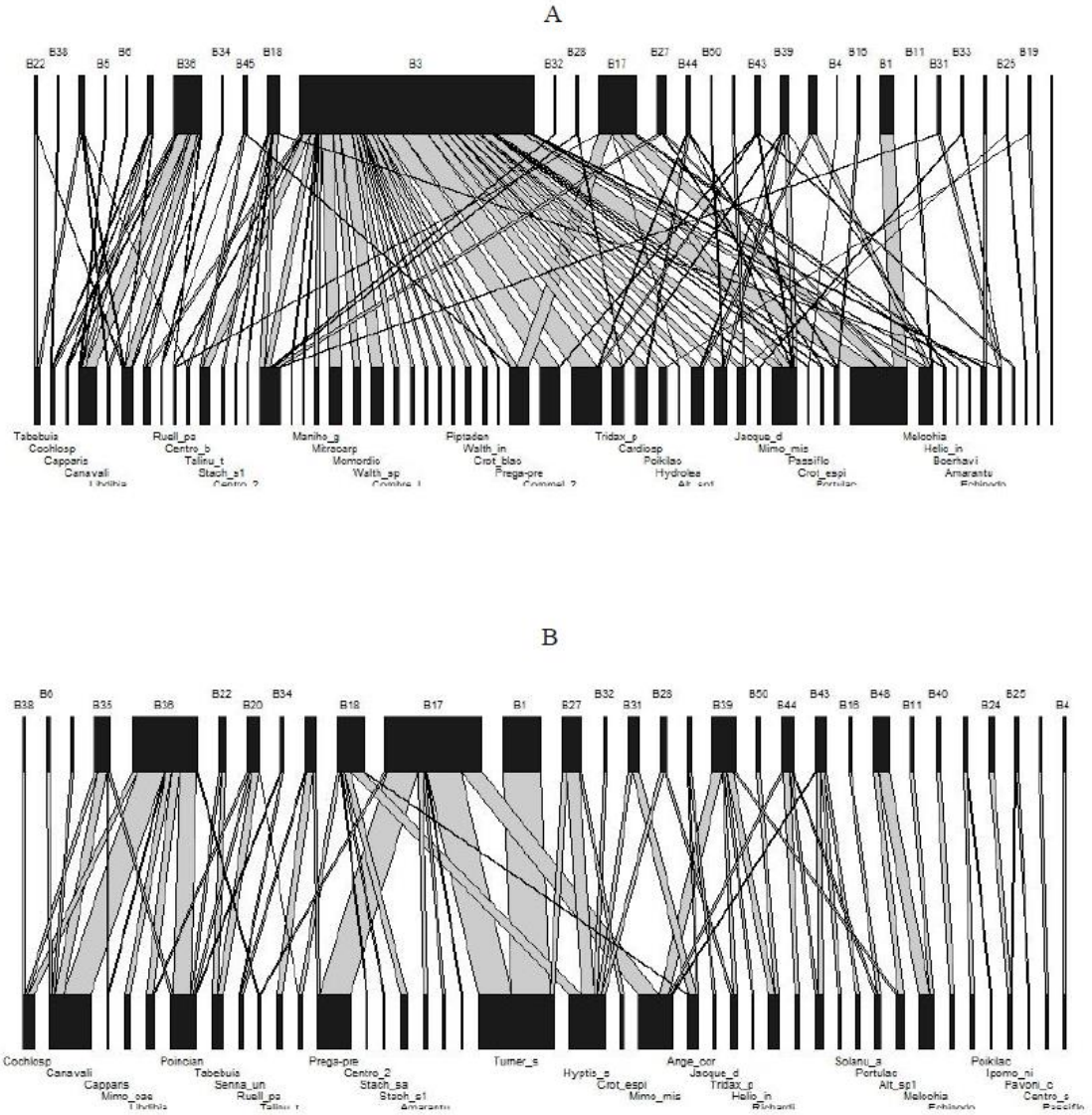


Figura 9. Grafos mostrando as redes entre polinizadores e plantas. A- Incluindo A*pis mellifera*; B - Excluindo *Apis mellifera*. As legendas acima (abelhas) e abaixo (plantas) das figuras correspondem aos códigos gerados pelo programa R. Quanto maior a largura das barras e linhas relativas a cada espécie, maior o número de espécies interagindo e o número de ligações entre as espécies.

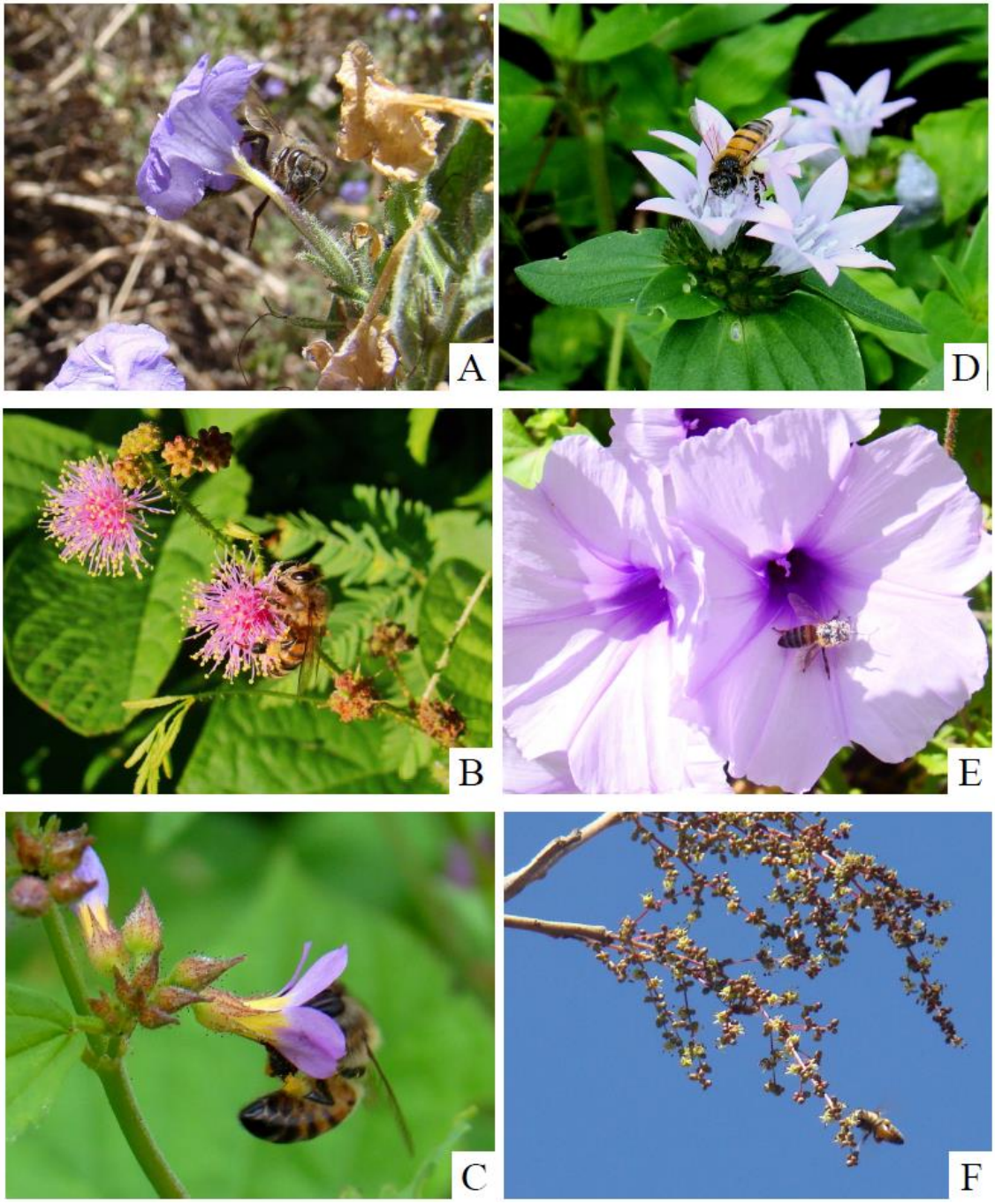


Figura 10. Atividade de *Apis mellifera* nas flores observadas na RPPN Serra das Almas: **A** - Pilhando o néctar de *Ruellia paniculata* L.; **B** - Coletando pólen em *Mimosa misera* Benth; **C** - Bebendo néctar em *Melochia pyramidata* L.; **D** – Coletando pólen em *Richardia grandiflora* (Cham. & Schltdl.) Steud.*;* **E** – Suja de pólen e possível polinizadora de *Ipomoea* sp.; **F** – Visitando e possivelmente polinizando *Myracrodruon urundeuva* Allemão.

RESUMO

A polinização é um processo de grande importância para a reprodução das Angiospermas e estudar como ocorrem as interações entre os agentes polinizadores e as flores é fundamental para o desenvolvimento de políticas de conservação. As abelhas são o principal grupo de polinizadores nos ecossistemas tropicais e estudar as características de suas interaçõs com as flores é essencial para conhecer os processos ecologicos e os serviços. Neste estudo, acompanhamos as relações de polinização em uma comunidade formada por flores e abelhas no semiárido brasileiro. O local escolhido foi a RPPN Serra das Almas, Crateús-Ceará. Durante os dois anos, no total, foram estudados os atributos e síndromes de polinização de 98 espécies vegetais, dos diversos hábitos, sendo na maioria herbáceas, bem como suas dinâmicas de florescimento ao longo do ano. Dentre essas espécies, estudamos a relação entre todas em que foram encontradas abelhas visitando as flores, discriminando os visitantes como polinizadores ou pilhadores. A fenologia de reprodução das espécies mostrou que tanto a riqueza quanto a abundância foi associada à distribuição das chuvas, existindo sempre espécies florescendo ao longo do ano. Com relação aos atributos florais, houve predominância na comunidade de flores grandes (46,9%), actinomorfas (71,4%) e de cor branca (28,6%). Observando a rede de interações entre a flora e parte das 56 espécies de abelhas encontradas no local, dividimos a rede maior, formada por visitantes florais (117 espécies) em duas menores, uma de polinizadores (11 espécies) e outra de pilhadores (28 espécies), mas apenas parte foi encontrada visitando flores. As redes de visitantes florais, polinizadores e pilhadores foram formadas por 117, 111 e 28 espécies respectivamente, parte das espécies sendo encontra em mais de uma delas. Quanto à estrutura, a rede mostrou-se aninhada e modular, característica comumente encontrada em mutualismos, e o maior valor de modularidade foi observado quando removemos os pilhadores. As abelhas mais generalistas na comunidade foram *Trigona spinipes* (nativa) e *Apis mellifera* (invasora), contribuindo mais fortemente para a arquitetura observada na rede. Os resultados mostraram que, apesar da Caatinga ser um ecossistema bastante sazonal, existem recursos ao longo de todo o ano, de forma mais concentrada na estação chuvosa e que mesmo dentro de um grupo específico de polinizadores, como as abelhas, as espécies possuem estratégias diferentes para obterem seus recursos. Quanto a *A. mellifera*, embora ainda controverso seu papel como polinizadora na

Caatinga, podemos afirmar que embora seja central seu efeito na rede, esta espécie visita flores normalmente também visitadas por outros polinizadores, desta maneira, apresentando certa sobreposição com a fauna nativa.

Palavras-chave: Fenologia, Caatinga, polinização, recursos florais, melitofilia, rede de interações.

ABSTRACT

Pollination is a significant process for Angiosperm reproduction and to study how interactions between pollinators and flowers is of great importance for biodiversity conservation. Bees are the main pollinators group in tropical ecosystems and to know characteristics of their interactions with flowers is essential to understand the processes ecological services. Here, we studied the pollination network in a community formed by flowers and bees in the semi-arid region. The area is in the RPPN Serra das Almas, Ceará. During two years, in total, were studied attributes and pollination syndromes of 98 plant species, being mostly herbaceous, as well as its dynamic flowering throughout the year. Among these species, we studied the relationship among all that were found in bees visiting the flowers, discriminating visitors as pollinators or robbers. The reproductive phenology of species showed that both richness and abundance was associated with rainfall distribution, there is always blooming species throughout the year. With regard to floral attributes, predominated in the community of large flowers (46.9%), actinomorphic (71.4%) and white (28.6%). Looking at the network of interactions between plants and part of the 56 bee species found at the site, divide the larger network, formed by floral visitors (117 species) into two smaller, one pollinator (11 species) and one of pillagers (28 species) but only part found visiting flowers. Networks of floral visitors, pollinators and robbers were formed by 117, 111 and 28 species respectively, of the species being found in more than one. The network structure was nested and modular, feature commonly found in mutualisms, and the highest value of modularity found when we removed the robbers. The most generalist bees in the community were *Trigona spinipes* (native) and *Apis mellifera* (invasive), contributing more strongly to the observed network architecture. The results showed that despite the Caatinga ecosystem be a very seasonal, there are resources throughout the year, more

concentrated in the rainy season and that even within a specific group of pollinators, such as bees, species have different strategies to obtain their resources. As for *A. mellifera*, though still controversial role as a pollinator in Caatinga, we can say that although central role in the network, usually flowers visited by pollinators and others displaying a degree of overlap with the native bees.

Keywords: Phenology, Caatinga, pollination, floral resources, melittophily, network interactions.

ANEXOS

Anexo – Normas da Revista

Flora

Flora – Instructions to Authors

1. FLORA publishes regular articles and reviews, the latter solicitated by the editors. Only contributions will be accepted which have not been published previously. **Manuscripts should be submitted** either as .doc files by email attachment or as printout in triplicate to the Editor-in-Chief: Prof. i.R. Dr. Rainer Lösch, Nebensteingasse 1, D-63739 Aschaffenburg, Germany, e-mail: Loesch.Rainer@t-online.de. Correspondence between authors and editor occurs by preference via e-mail.
2. **Copyright.** Once a paper is accepted, authors will be asked to transfer copyright (for more information on copyright, see http://www.elsevier.com/authorsrights). A form facilitating transfer of copyright will be provided after acceptance. If material from other copyrighted works is included, the author(s) must obtain written permission from the copyright owners and credit the source(s) in the article.
3. The manuscript will be **reviewed** by two referees, at least one of them being a FLORA Editorial Board member. Decision about acceptance of a manuscript is based upon these reviews.
4. Manuscripts should be written in **English** or **German;** publication in English is recommended. Publication in French or Spanish is possible in exceptional cases by appointment of the editor-in-chief. Authors not using their mother tongue are strongly advised to have the text reviewed by a native speaker before submission. Manuscripts should be **submitted in final form** and prepared in accordance with the journal's accepted practice, form and content. Manuscripts should be checked carefully to exclude the need for corrections in proof. They should be typed double spaced throughout, on one side of the paper only and with wide margins.
5. The first page (**title page**) should contain the full title of the paper, the full name(s) and surname(s) of the author(s), name of laboratory where the study was carried out, and the address (incl. e-mail) of the author(s).
6. Each manuscript must be preceded by an **English title** and an **English abstract** which presents briefly the major results and conclusions of the paper. In case of not-English-written papers this summary must be more extensive as normal and may be as long as maximally 1½ printed pages. Immediately following the abstract, up to six English **key words** should be supplied indicating the scope of the paper. **Legends of figures and tables** must be given also **in English** in the case of non-English papers.
7. Papers should be written as concise as possible; as a rule, the total length of an article must not exceed 10 printed pages; exceptions are possible only upon explicite consent of the editors. The main portion of the paper should preferably be divided into four sections:
Introduction, Materials and methods, Results, and **Discussion,** followed by **Acknowledgements** (if necessary) and **References**. Each section and sub-section must bear a heading.
8. **Text marking:** Names of Authors should not be written in capitals. Scientific names up to the genus are to be written in italics (*Viola alba* subsp. *alba*); plant community names are not to be printed in italics (Seslerietum, but *Sesleria*-slope). The SI-System of units must be used wherever possible.

9. The beginning of a paragraph should be indented. The section “References”, captions for illustrations and tables will be printed in small print (petit).
10. Each **table** should be typed on a separate sheet of paper resp. on a separate page of a file. Tables should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Table 1, Table 2”, etc., and attached to the end of the text. Tables should be supplied with headings, kept as simple as possible.
11. **Figures** (including photographic prints, line drawings and maps) should be numbered consecutively in Arabic numerals, e.g. “Fig. 1, Fig. 2”, etc. and attached to the text after the tables. Legends for figures should be listed consecutively on a separate page. Plan all figures to suit a column width of 8.8 cm or a page width of 18.2 cm. Figures, in particular photographs, may be combined to a maximum plate size of 18.2 cm x 24.3 cm. Submit illustration **files** separately from text files. Files for full color images must be in a RGB color space for online publication (e.g. at Science Direct). Usally, the RGB files will be converted to the CMYK color space for the print process. Elsevier recommends that only TIFF, EPS or PDF formats are used for electronic artwork. MS Office files (Word, Excel and Powerpoint) are also accepted. Journal quality reproduction will require grey scale and color files at resolutions yielding approximately 300 dpi. Bitmapped line art should be submitted at resolutions yielding 600-1200 dpi.
12. **Photographs** should be black-and-white, high-contrast, sharp glossy prints of the original negative and in a square or rectangular format. **Free colour reproduction.** If, together with your accepted article, you submit usable colour figures then Elsevier will ensure, at no additional charge, that these figures will appear in colour on the web (e.g., Science Direct and other sites) regardless of whether or not these illustrations are reproduced in colour in the printed version. Colour figures can be printed only if the costs are covered by the author (€ 250.00 for first colour figure, € 200.00 for every following colour figure). For further information on the preparation of electronic artwork, please see www.elsevier.com/locate/authorartwork. Magnification of microphotographs should be indicated by a scale bar. Inscriptions, marks, and scale bars should preferably be drawn neatly in black ink in an appropriate size on the face of the illustrations, or appropriate fonts should be used when preparing the electronic fi le. When several pictures are used to
produce a single plate, please ensure that they fi t each other in size, are of equal contrast, and that they correspond to the caption in number and description.
13. **Line drawings** (incl. maps) should be large enough in all their details to permit a suitable reduction. Important points to note are thickness of lines, size of inscriptions, size of symbols, adequate spacing of shaded and dotted areas.
14. Figures and tables should always be mentioned in the text in numerical order. The author should mark in the margin of the manuscript where fi gures and tables are to be inserted.
15. When quoting **references** in the text, the following format should be used: Meyer (1999) resp. (Meyer, 1999), Meyer and Smith (1995) resp. (Meyer and Smith, 1995) or Meyer et al. (1990) resp. (Meyer et al., 1990). Several papers by the same author(s) published in the same year should be differentiated in the text, and in the list of references, by a, b, c following the year of publication. “et al.” should be used in the text in the case of more than two authors. Quotations of references from different authors within one pair of brackets must be separated by semicolons, commata are to be put between the years of publication of papers of the same author: (Meyer, 1992, 1999; Meyer and Smith, 1995; Jones et al., 1998a, b). **References** should be listed

alphabetically. Listings of several works by the same author should be grouped in chronological order. Then, papers of this author each with another one will follow according to the alphabetical order of the second
author names, papers with three and more authors ("et al." in the text) will then be arranged again in the chronological order. The style to be used is shown in the following examples:
a. Papers published in periodicals:
Akhalkatsi, M., Wagner, J., 1996. Reproductive phenology and seed development of *Gentianella caucasea* in different habitats in the Central Caucasus. Flora 191, 161-168.
Zotz, G., Patiño, S., Tyree, M.T., 1997. CO2 gas exchange and the occurrence of CAM in tropical woody hemiepiphytes. J. Exp. Biol. 192, 143-150.
b. Books:
Takhtajan, A., 1959. Die Evolution der Angiospermen. G. Fischer, Jena.
c. Papers published in multiauthor books:
Mathes, U., Feige, G.B., 1983. Ecophysiology of lichen symbiosis. In: Lange, 0.L., Nobel, P.S., Osmond, C.B., Ziegler, H. (Eds.), Physiological plant ecology. II. Responses to the chemical and biological environment. Encyclopedia of plant physiology. New Series, vol. 12C, Springer, Berlin-Heidelberg-New York, pp. 423-467.
The titles of books and papers in periodicals should always be quoted completely and exactly. Titles of periodicals should be abbreviated according to the usual rules listed e.g. in the World List of Scientific Periodicals or in Biological Abstracts. The number of the volume should be given in Arabic numerals.
16. When papers are cited which were originally published in languages which use alphabets other than Latin (e.g. Russian Cyrillic etc.), then the author, title of the paper and the periodical name itself must be **transliterated** using standards like ISO 1 or ISO 2 (cf. Taxon **30:** 168-183).
17. FLORA is produced directly in **page set**. Consequently the author only receives the final page proofs for checking and approval. *Extended corrections are not more possible at this stage*.
18. Publication of an article of normal size and without color photographs in FLORA is **free of charge** to the author(s). In exchange, the **Copyright** of the article is transferred to the publisher. However, the author(s) will be free to use single figures or tables of the article in subsequent own work. The corresponding author, at no cost, will be provided with a PDF fi le of the article via e-mail. The PDF file is watermarked version of the published article and includes a cover sheet with the journal cover image and a disclaimer outlining the terms and conditions of use. Additional offprints may be ordered when proofs are returned. Until publication of the print edition, corrected proofs will be available at online fi rst (www.sciencedirect.com).
19. **Funding body agreements and policies.** Elsevier has established agreements and developed policies to allow authors who publish in Elsevier journals to comply with potential manuscript archiving requirements as specified as conditions of their grant awards. To learn more about existing agreements and policies please visit http://www.elsevier.com/fundingbodies.

Anexo – Normas da Revista

PNAS

Procedures for Submitting Manuscripts

Contact Information

PNAS, 500 Fifth Street, NW, NAS 340, Washington, DC 20001 USA. Phone **202-334-2679** , fax 202-334-2739, e-mail pnas@nas.edu

Manuscript Format

Manuscript Order

Many authors find it useful to organize their manuscripts with the following order of sections; title page, abstract, introduction, results, discussion, materials and methods, acknowledgments, references, and figure legends. Provided that authors present information clearly and concisely, other variations to this format are allowed. Number all manuscript pages starting with the title page as page 1.**A single PDF file is permitted for initial submissions, but figures and tables are uploaded separately for revisions and resubmissions.**

Title Page. Please note that information entered in the online submission form will be used for publication purposes (e.g., author contact information and affiliations). Please also include the following information on the title page:

- *Classification:* Select a major (Physical, Social, or Biological Sciences) and a minor category from the following. Dual classifications are permitted between major categories and in exceptional cases, subject to Editorial Board approval, within a major category.
- PHYSICAL SCIENCES: Applied Mathematics; Applied Physical Sciences; Astronomy; Chemistry; Computer Sciences; Earth, Atmospheric, and Planetary Sciences; Engineering; Environmental Sciences; Mathematics; Physics; Statistics; and Sustainability Science.
- SOCIAL SCIENCES: Anthropology; Economic Sciences; Environmental Sciences; Political Sciences; Psychological and Cognitive Sciences; Social Sciences; and Sustainability Science.
- BIOLOGICAL SCIENCES: Agricultural Sciences; Anthropology; Applied Biological Sciences; Biochemistry; Biophysics and Computational Biology; Cell Biology; Developmental Biology; Ecology; Environmental Sciences; Evolution; Genetics; Immunology; Medical Sciences; Microbiology; Neuroscience; Pharmacology; Physiology; Plant Biology; Population Biology; Psychological and Cognitive Sciences; Sustainability Science; and Systems Biology.

- *Title:* Titles should be no more than three typeset lines (generally 135 characters including spaces) and should be comprehensible to a broad scientific audience. Statements of priority and the use of colons are discouraged. Please provide a short title of fewer than 50 characters for mobile devices and RSS feeds.
- *Author affiliation:* Include department, institution, and complete address, with the ZIP/postal code, for each author. Use superscripts to match authors with institutions.
- *Corresponding author:* The name, complete address, telephone number, and e-mail address of the author to whom correspondence and proofs should be sent. Mailing and e-mail addresses will appear in print and online.
- *Keywords:* Keywords are required during the manuscript submission process. Keywords are listed below the abstract of the published article. At least three keywords are required at submission.

Abstract. Provide an abstract of no more than 250 words on page 2 of the manuscript. Abstracts should explain to the general reader the major contributions of the article. References in the abstract must be cited in full within the abstract itself and cited in the text.

Text. Describe procedures in sufficient detail so that the work can be repeated. Methods must be presented after Results and Discussion. Follow the spelling and usage given in *Webster's Third New International Dictionary* or the *Random House Dictionary of the English Language*. Avoid laboratory jargon. Correct chemical names should be given, and strains of organisms should be specified. Trade names should be identified by an initial capital letter with the remainder of the name lowercase. Names of suppliers of uncommon reagents or instruments should be provided. Use Système International units and symbols whenever possible. Statements of novelty and priority are not permitted in the text.

Footnotes. PNAS distinguishes author affiliations and footnotes from in-text footnotes by assigning a different set of footnote symbols to each type. Superscript lowercase letters separated by commas (no spaces) are used for author affiliations. Superscript numerals separated by commas (no spaces) are used for author footnotes. In-text footnotes should be preceded by a footnote symbol, used in the order *, †, ‡, §, ¶, ‖, **, † †, ‡‡, §§, ¶¶.

Acknowledgments. List acknowledgments and funding sources. Dedications are rarely allowed.

References. References must be in PNAS style. Only published or in-press papers and books may be cited in the reference list. Unpublished abstracts of papers presented at meetings or references to "data not shown" are not permitted. References should be cited in numerical order as they appear in text. Because tables and figures will be inserted in the text where first cited, references in these sections should be numbered accordingly. **Include the full title for each cited article.** All authors (unless there are more than five) should be named in the citation. If there are more than five, list the first author's name followed by et al. Provide inclusive page ranges for journal articles and book chapters. Cite databases in the text or as footnotes.

Journal articles are cited as follows:

10. Neuhaus J-M, Sitcher L, Meins F, Jr, Boller T (1991) A short C-terminal sequence is necessary and sufficient for the targeting of chitinases to the plant vacuole. *Proc Natl Acad Sci USA* 88(22):10362-10366.

Use MEDLINE/PubMed abbreviations of journal titles or use the full journal title for any journals not indexed in MEDLINE.

Articles or chapters in books are cited as follows:

14. Hill AVS (1991) in *Molecular Evolution of the Major Histocompatibility Complex*, eds Klein J, Klein D(Springer, Heidelberg), pp 403-420.

Figure Legends. Provide these separately from figures, after the references in the manuscript. For figures with multiple panels, the first sentence of the legend should be a brief overview of the entire figure. Graphs should include clearly labeled error bars described in the figure legend. Authors must state whether a number that follows the ± sign is a standard error (SEM) or a standard deviation (SD). The number of independent data points (N) represented in a graph must be indicated in the legend. Numerical axes on graphs should go to 0, except for log axes. Statistical analyses should be done on all available data and not just on data from a "representative experiment." Statistics and error bars should only be shown for independent experiments and not for replicates within a single experiment.

Nomenclature and Style. Use international standards on nomenclature. PNAS uses *Scientific Style and Format: The CSE Manual for Authors, Editors, and Publishers* (7th edition, 2006) as the primary style guide.