
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
(ZOOLOGIA)**

**ESTRATÉGIAS DE EXPLORAÇÃO DOS RECURSOS FLORAIS PELAS
ABELHAS (HYMENOPTERA: APIFORMES) EM UMA COMUNIDADE VEGETAL
EM REGENERAÇÃO**

LEANDRO PEREIRA POLATTO

Tese apresentada ao Instituto de Biociências do Câmpus de Rio Claro, Universidade Estadual Paulista, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutor em Ciências Biológicas (Área de Concentração: Zoologia).

**Estratégias de exploração dos recursos florais pelas abelhas
(Hymenoptera: Apiformes) em uma comunidade vegetal em
regeneração**

Leandro Pereira Polatto

Orientador: Prof. Dr. José Chaud Netto

Tese apresentada ao Instituto de Biociências
do Campus de Rio Claro, Universidade
Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”,
como parte dos requisitos para obtenção do
título de Doutor em Ciências Biológicas
(Zoologia).

Rio Claro
Estado de São Paulo - Brasil
2012

595.799 Polatto, Leandro Pereira
P762e Estratégias de exploração dos recursos florais pelas abelhas
(Hymenoptera: Apiformes) em uma comunidade vegetal em regeneração /
Leandro Pereira Polatto. - Rio Claro : [s.n.], 2012
165 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots., mapas + 01 CD-ROM

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro
Orientador: José Chaud Netto

1. Abelha. 2. Estratégias de forrageamento. 3. Visitantes florais. 4.
Apis mellifera. I. Título.

Ficha Catalográfica elaborada pela STATI - Biblioteca da UNESP
Campus de Rio Claro/SP

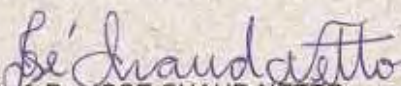
CERTIFICADO DE APROVAÇÃO

TÍTULO: ESTRATÉGIAS DE EXPLORAÇÃO DOS RECURSOS FLORAIS PELAS ABELHAS
(HYMENOPTERA: APIFORMES) EM UMA COMUNIDADE VEGETAL EM
REGENERAÇÃO

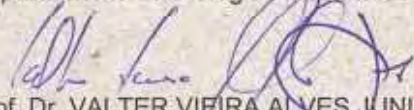
AUTOR: Leandro Pereira Polatto

ORIENTADOR: Prof. Dr. JOSE CHAUD NETTO

Aprovado como parte das exigências para obtenção do Título de DOUTOR EM CIÊNCIAS
BIOLÓGICAS (ZOOLOGIA) , pela Comissão Examinadora:


Prof. Dr. JOSE CHAUD NETTO

Departamento de Biologia / Instituto de Biociências de Rio Claro-Unesp


Prof. Dr. VALTER VIEIRA ALVES JUNIOR

Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais - Universidade Federal da Grande Dourados/MS


Profa. Dra. MARIA JOSÉ DE OLIVEIRA CAMPOS

Departamento de Ecologia / Instituto de Biociências de Rio Claro-Unesp


Prof. Dr. EDILSON DIVINO DE ARAUJO

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde-Universidade Federal de Sergipe/SE


Profa. Dra. SOLANGE CRISTINA AUGUSTO

Instituto de Biologia - Universidade Federal de Uberlândia-MG

Data da realização: 06 de julho de 2012.

Dedico este trabalho,

À minha esposa Cátia pelo amor e carinho.

Ao meu filho Leonardo pelas alegrias.

Aos meus pais, Antonio e Maria, pelo estímulo.

AGRADECIMENTOS

Tudo começou por acreditar no Deus do “Tudo é Possível”. Sem Ele a vida perde sua finalidade e nada tem sentido. Agradeço a Deus pelas forças fornecidas nos poucos momentos de crise e por estar presente nos longos períodos de alegria que surgiram durante o percurso...

Ao Prof. Dr. José Chaud Netto, o grandioso Chefe e Cacique, que me orientou nesse trabalho com muita dedicação, conselhos e transmissão de conhecimentos essenciais à elaboração da pesquisa. Dedico-lhe um agradecimento especial por trocar o período de descanso, após a aquisição da tão esperada aposentadoria, para continuar com afinco na orientação. Ele foi a pessoa que tornou realidade o sonho do doutorado!

Ao (ex-) orientador Prof. Dr. Valter Vieira Alves Júnior, da Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais da UFGD, pelas valiosas sugestões durante o desenvolvimento da pesquisa. Acredite: a ideia da pesquisa surgiu a partir de conversas com ele! Devo agradecê-lo, ainda, pelas diversas caronas entre Ivinhema e Rio Claro.

Ao também (ex-) orientador Prof. Dr. João Cloves Stanzani Dutra, da UEMS – Unidade Universitária de Ivinhema, pelo inestimável auxílio em minha carreira docente no ensino superior e algumas críticas construtivas ao projeto. A minha linha de pesquisa iniciou-se a partir do amor aos estudos desenvolvidos por ele, durante minha graduação!

À Dra. Silvia Regina de Menezes Pedro, técnica do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP, pela identificação das abelhas. À Gabriela de Almeida Locher, aluna de doutorado em Zoologia, e ao Prof. Dr. Edilberto Giannotti, do Departamento de Zoologia, ambos do Instituto de Biociências de Rio Claro, pela identificação das vespas. Ao Prof. Dr. Cláudio José Von Zuben, do Departamento de Zoologia do Instituto de Biociências de Rio Claro, pela identificação das moscas varejeiras. À Maria Isabel P. de Andrade Balbi, técnica do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP, pela identificação das demais moscas.

À técnica Daniela de Oliveira Dinato e ao Prof. Dr. Júlio Antonio Lombardi, ambos do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências de Rio Claro, pela identificação das espécies vegetais e preparação das exsicatas para deposição no Herbário Rioclarense.

Aos Profs. Drs. Maria José de Oliveira Campos (Departamento de Ecologia da UNESP - Rio Claro), Valter Vieira Alves Júnior (Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais da UFGD), Edilson Divino de Araújo (Departamento de Biologia da UFS) e

Solange Cristina Augusto (Instituto de Biologia da UFU), por aceitarem o convite para integrar a Comissão Julgadora desta tese e pelas valiosas sugestões e correções do texto.

Aos membros do Conselho de Curso de Pós-Graduação e demais professores, aos funcionários do Instituto e Biociências, do Departamento de Biologia e da Seção de Pós-Graduação da UNESP – Rio Claro, e diversas pessoas que contribuíram para a realização dessa pesquisa.

À galera da Pós-Graduação em Zoologia do Instituto de Biociências de Rio Claro, em especial atenção ao Vladson, Luzia, Igor, Anna Kátia, Adolfo e Kadu, pelo companheirismo durante o decorrer do curso.

Aos queridos vizinhos de Rio Claro, que precisamos deixar para trás quando retornamos a Ivinhema: meus agradecimentos especiais à Fátima e ao Zé Spati... vizinhos eternos!

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa de doutorado.

Não posso deixar de agradecer também aos meus pais, irmãos, primos, tios, avós, amigos e a todos aqueles que estiveram presente em minha vida, fornecendo-me força e estímulo para a produção da presente pesquisa. Agradecimento especial é dedicado à minha esposa Cátia e ao meu filhinho Leonardo que me apoiaram em todos os momentos, para que esta tese deixasse de ser um sonho e se tornasse realidade. Meus sinceros agradecimentos!

SUMÁRIO

	Página
1. INTRODUÇÃO	7
1.1 Referências Bibliográficas	13
2. CAPÍTULO 1 – RELAÇÃO ENTRE ATRIBUTOS FLORAIS E VISITANTES FLORAIS EM UMA COMUNIDADE VEGETAL EM REGENERAÇÃO	15
2.1 Resumo	15
2.2 Abstract.....	16
2.3 Introdução	17
2.4 Material e Métodos.....	20
2.5 Resultados e Discussão.....	26
2.6 Conclusão.....	59
2.7 Referências Bibliográficas	60
3. CAPÍTULO 2 – INSETOS E SEUS RECURSOS FLORAIS EM UMA COMUNIDADE VEGETAL: A INFLUÊNCIA DE <i>Apis mellifera</i>	66
3.1 Resumo	66
3.2 Abstract.....	67
3.3 Introdução	68
3.4 Material e Métodos.....	70
3.5 Resultados e Discussão.....	77
3.6 Conclusão.....	94
3.7 Referências Bibliográficas	95
4. CAPÍTULO 3 – INFLUÊNCIA DOS FATORES ABIÓTICOS E DA DISPONIBILIDADE DE RECURSOS FLORAIS NA ATIVIDADE FORRAGEADORA DIÁRIA DAS ABELHAS	102
4.1 Resumo	102
4.2 Abstract.....	103
4.3 Introdução	104
4.4 Material e Métodos.....	107
4.5 Resultados e Discussão.....	112
4.6 Conclusão.....	126
4.7 Referências Bibliográficas	127

5. CAPÍTULO 4 – A OCUPAÇÃO DO HÁBITAT POR <i>Apis mellifera</i> E ABELHAS NATIVAS: BIOINDICADORES DO ESTADO DE CONSERVAÇÃO DO AMBIENTE.	133
5.1 Resumo	133
5.2 Abstract.....	134
5.3 Introdução	135
5.4 Material e Métodos.....	138
5.5 Resultados e Discussão.....	143
5.6 Conclusão.....	156
5.7 Referências Bibliográficas	157
6. CONSIDERAÇÕES FINAIS	164

1. INTRODUÇÃO

Diversos animais, como beija-flores e morcegos, são visitantes florais frequentes, mas os visitantes e polinizadores mais importantes são os insetos (GRANT, 1963). Dentro desse vasto grupo, as abelhas se destacam entre os possíveis polinizadores das plantas, especialmente nas regiões tropicais, por sua dependência em visitar diariamente uma grande quantidade de flores para extraírem os recursos indispensáveis à sua alimentação individual e, no caso das abelhas eussociais, para a manutenção da colônia (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007). Por outro lado, na maioria dos casos, as flores não são as únicas fontes de alimento para os demais polinizadores potenciais, que as visitam apenas para satisfazerem suas necessidades imediatas. Essas características comportamentais e biológicas fazem das abelhas os principais agentes polinizadores das plantas (CORBET et al., 1991).

O fato de as abelhas serem consideradas grupos chaves na comunidade de visitantes florais motivou a realização de um grande número de pesquisas. Contudo, na maioria das vezes esses estudos se restringiram a levantamentos faunísticos e/ou à descrição comportamental dos visitantes florais, em determinadas espécies de plantas ou em regiões específicas. São poucos os estudos que tentaram elucidar a interação entre os visitantes durante o forrageio às flores, suas consequências na transferência do pólen e manutenção dos sistemas reprodutivos das espécies vegetais e, concomitantemente, na conservação das espécies animais dependentes desses recursos florais.

Segundo a Dra. Maria José de Oliveira Campos, do Departamento de Ecologia do Campus de Rio Claro - UNESP, também não há um método padrão para amostrar a composição das espécies de abelhas em nível global. No Brasil, segundo Almeida (2002), a estratégia de coleta de abelhas utilizada na maioria das pesquisas é o método de varredura, adotado por Sakagami et al. (1967). Porém, vários métodos alternativos de amostragem já foram empregados, principalmente em outros países (*e.g.* FRANKIE et al., 1997; VITALI-VEIGA et al., 1999; LIOW et al., 2001). Apenas para citar o número variável de estratégias de amostragem que têm sido utilizadas, no trabalho de Nielsen et al. (2011) avaliou-se a eficiência de seis métodos de coleta para quantificar a riqueza de abelhas em uma região do Mediterrâneo. Diversos métodos também foram aplicados para avaliar o papel das abelhas na polinização das espécies de plantas (*e.g.* KENDALL e SMITH, 1975; TEPEDINO, 1981; SPEARS, 1983; INOUE et al., 1994).

Neste trabalho, adotou-se o método de amostragem da composição de abelhas utilizado por Polatto e Alves Jr. (2008). Segundo Cane (2001), esta técnica não fornece resultados muito precisos quando se pretende determinar a riqueza de espécies, principalmente quando existem muitas espécies pertencentes a um mesmo gênero. Em pesquisas cujo objetivo principal é realizar um levantamento faunístico dos visitantes florais, o melhor método aparentemente ainda é o de Sakagami et al. (1967). Contudo, a técnica usada na presente pesquisa se mostrou muito eficiente porque seu foco principal era avaliar a abundância de forrageios realizados nas flores, as oscilações da atividade de forrageios no decorrer do dia e a importância de grupos funcionais de abelhas na polinização.

Outros motivos que desestimularam o uso do método de varredura dos visitantes nas flores, com rede entomológica, foram os seguintes: 1. Redução do número de forrageios no decorrer do dia, à medida que os visitantes vão sendo coletados (impossibilidade de constatar os forrageios subsequentes realizados por um mesmo indivíduo); 2. Subamostragem quantitativa de algumas espécies, especialmente daquelas mais ágeis que conseguem escapar do arremesso da rede entomológica; 3. Intimidação das espécies de visitantes em diferentes graus, devido à movimentação da rede entomológica; 4. Redução da atratividade floral no decorrer do dia, ocasionada pela queda de muitas flores durante o arremesso da rede; 5. Elevado tempo despendido na triagem dos espécimes coletados. Os três primeiros itens provocam um desvio na proporção relativa de forrageios realizados pelas espécies de visitantes, enquanto o último item limita o número de coletas que poderiam ser realizadas no campo para a triagem do material coletado.

O projeto foi desenvolvido no município de Ivinhema, MS, uma região cuja vegetação representa uma transição entre Mata Atlântica e Cerrado com formação florestal (Cerradão) (Figura 1). Depois da Floresta Amazônica, essas duas são as formações vegetais mais representativas do Brasil. O bioma Cerrado ocupava 23,92% da área total do Brasil, enquanto o bioma Mata Atlântica ocupava 13,04% (IBGE, 2004). Contudo, restam apenas cerca de 20% e exorbitantes 7,3% de cobertura vegetal em estado conservado para os biomas Cerrado (BRASIL, 2012 a) e Mata Atlântica (BRASIL, 2012 b), respectivamente, indicando extrema devastação em ambos os biomas.

Embora os impactos humanos sejam mais evidentes na Mata Atlântica (o bioma mais devastado do país), atualmente o Cerrado é o principal bioma a abrigar a expansão da agricultura brasileira (BRASIL, 2012 a, b). Esses mesmos estudos indicam ainda um elevado grau de endemismo presente em ambos os biomas, que os tornam relevantes no que se refere à preservação. A redução da cobertura vegetal e a fragmentação dos habitats do Cerrado

também são consideradas fatores críticos à conservação, porque provocam grandes erosões dos solos e assoreamento de mananciais, além de uma elevada perda de biodiversidade (IBGE, 2004).

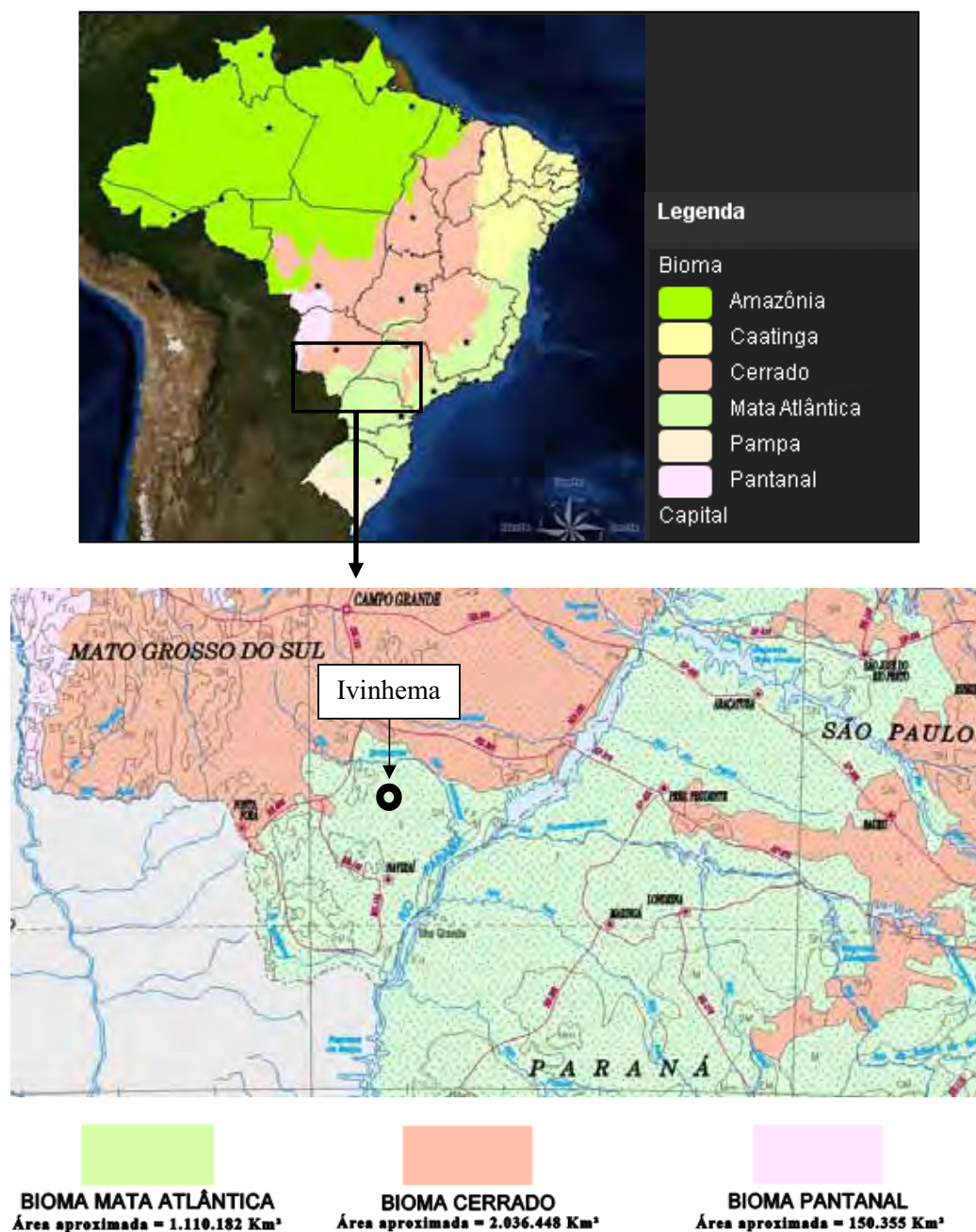


Figura 1. Ilustração da localização geográfica do município de Ivinhema dentro do bioma Mata Atlântica, mas com influência das formações fitofisionômicas de Cerrado (Mapas: IBGE, 2004).

No município de Ivinhema, o status de conservação da vegetação nativa é desolador. A vegetação original foi mantida apenas nas APPs (Áreas de Preservação Permanente), tais como no entorno do leito de córregos e rios, e Reservas Legais de alguns poucos latifúndios (Figura 2). A forte presença de propriedades rurais de pequeno tamanho alojadas no município é uma das causas da abundância limitada (relação área preservada/ área total) de APPs e Reservas Legais. As propriedades rurais localizadas no município possuem, em média, 132,8 hectares, enquanto o tamanho médio das propriedades de Mato Grosso do Sul corresponde a 463,4 hectares (IBGE, 2012).

De acordo com o Código Florestal Brasileiro (Lei Federal nº. 4.771, de 15/09/1965), qualquer propriedade rural localizada fora dos limites da Amazônia Legal, como é o caso do município de Ivinhema, deveria manter pelo menos 20% de sua área preservada como Reserva Legal, além de não degradar as faixas localizadas no entorno de cursos d'água, as APPs. Porém, sabe-se que quando os proprietários rurais preservam a vegetação nativa, ela dificilmente corresponde à proporção exigida pela Lei no município considerado.

Assim, o elevado grau de devastação que atinge ambos os biomas (Cerrado e Mata Atlântica) e a condição atual do município de Ivinhema foram alguns dos motivos que estimularam o desenvolvimento da presente pesquisa no fragmento florestal escolhido (Figura 2). O grau de devastação da flora nativa tem influência direta na composição das comunidades de abelhas, podendo causar graves desequilíbrios nas interações biológicas entre as espécies envolvidas. Portanto, os estudos de comunidades de abelhas em ambientes alterados pela ação humana são de fundamental importância, pois esses locais podem estar afetando a diversidade, a abundância e a atividade comportamental desses insetos.

Assim sendo, todos os capítulos desta tese foram desenvolvidos com o objetivo primordial de determinar os mecanismos bióticos e abióticos que moldam o comportamento e a intensidade de coleta desenvolvida pelas abelhas, durante a exploração dos recursos florais em um grupo de espécies vegetais abundantes e atrativas.

Os seguintes objetivos específicos foram propostos:

- Criar estratégias de classificação dos vegetais em diferentes níveis de especialização floral, com base no ajuste entre o formato floral e o comportamento de coleta dos visitantes;
- Investigar a taxa de coleta dos recursos florais pelos visitantes em espécies vegetais abundantes e atrativas às abelhas;
- Avaliar a interferência dos fatores ambientais na atividade de forrageamento das abelhas;

- Diagnosticar a influência do hábitat na manutenção das espécies de abelhas.

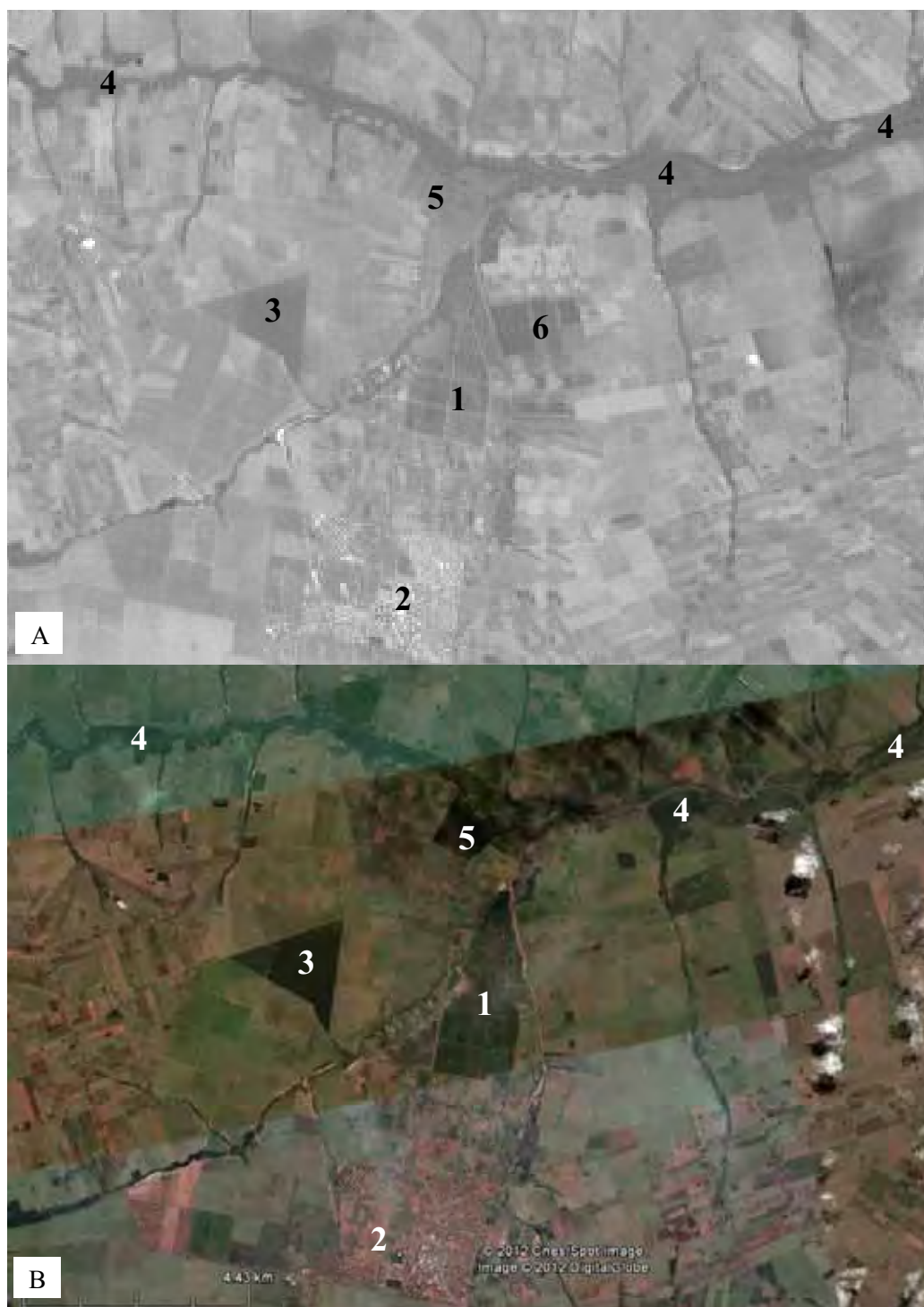


Figura 2. Localização da área onde o estudo foi realizado. 1 – Fragmento florestal estudado; 2 – cidade de Ivinhema; 3 – Reserva Legal de uma grande propriedade rural (floresta nativa); 4 – APPs no entorno do Rio Piravevê; 5 – Fragmento de floresta secundária preservada em 2004 (Imagem B) e devastada posteriormente para ocupação de pastagem (Imagem A); 6 – Plantação comercial de eucalipto. (Imagens: A – CBERS 2 B, 2010; B – Google Earth, 2011).

A presente tese foi organizada em quatro capítulos:

1. **Relação entre atributos florais e visitantes florais em uma comunidade vegetal em regeneração.** Esse capítulo teve como meta determinar as adaptações evolutivas entre abelhas e flores das espécies de plantas estudadas. Nele foram propostas algumas normas para estabelecer o grau de especialização dos sistemas de polinização em um segmento de uma comunidade vegetal.
2. **Insetos e seus recursos florais em uma comunidade vegetal: a influência de *Apis mellifera*.** Nesse capítulo foram utilizadas algumas equações para avaliar a taxa de exploração dos recursos florais pelos visitantes. Um dos objetivos desta fase da pesquisa era determinar se a atividade de forrageamento por *Apis mellifera* exerce alguma influência na fauna de abelhas nativas.
3. **Influência dos fatores abióticos e da disponibilidade de recursos florais na atividade forrageadora diária das abelhas.** Como o próprio título já indica, pretendeu-se verificar se as variáveis abióticas e a disponibilidade de recursos florais interferiam ou não na frequência de forrageios realizados pelas abelhas.
4. **A ocupação do hábitat por *Apis mellifera* e abelhas nativas: bioindicadores do estado de conservação do ambiente.** As abelhas foram usadas como organismos indicadores da qualidade do fragmento florestal estudado.

1.1 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALMEIDA, D. **Espécies de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e tipificação dos méis por elas produzidos em áreas de cerrado no município de Pirassununga, Estado de São Paulo**. 2002. 103 f. Dissertação (Mestrado em Ciências, Área de concentração: Entomologia) – Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiróz”, Universidade de São Paulo, Piracicaba, 2002.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Ecosistemas brasileiros: Cerrado**. Brasília, 2012 a. Apresenta texto sobre a situação atual do bioma Cerrado. Disponível em: <<http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/cerrado.htm>>. Acesso em: 20 fev. 2012.

BRASIL. Ministério do Meio Ambiente. **Ecosistemas brasileiros: Mata Atlântica**. Brasília, 2012 b. Apresenta texto sobre a situação atual do bioma Mata Atlântica. Disponível em: <http://www.ibama.gov.br/ecossistemas/mata_atlantica.htm>. Acesso em: 20 fev. 2012.

CANE, J. H. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? **Conservation Ecology**, Wolfville, v. 5, n. 1, art. 3, 2001. Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art3/>>. Acesso em: 23 jan. 2012.

CBERS 2 B: imagem de satélite. São José dos Campos: INPE, 2010. 1 fotografia aérea. Imagem obtida em 04 fev. 2010. Disponível em: <http://www.dgi.inpe.br/CDSR/manage.php?INDICE=CB2BHRC162_D125_220100204&DONTSHOW=0>. Acesso em: 22 jan. 2012.

CORBET, S. A.; WILLIAMS, I. H.; OSBORNE, J. L. Bees and the pollination of crops and wild flowers in the European community. **Bee World**, Bucks, v. 72, n. 2, p. 47-59, 1991.

FRANKIE, G. W.; VINSON, S. B.; RIZZARDI, M. A.; GRISWOLD, T. L.; O'KEEFE, S.; SNELLING, R. R. Diversity and abundance of bees visiting a mass flowering tree species in disturbed seasonal dry forest, Costa Rica. **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 70, n. 4, p. 281-296, 1997.

GOOGLE EARTH. Versão 6.1. Mountain View: Google Inc., 2011. Imagem obtida em: 30 abr. 2004.

GRANT, V. **The origin of adaptations**. New York: Columbia University Press, 1963. 606 p.

IBGE / INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. Diretoria de Geociências. **Mapa de biomas do Brasil: primeira aproximação**. Rio de Janeiro, 2004. 1 mapa, color. Escala 1:5.000.000. Acompanha uma legenda expandida. Disponível em: <ftp://ftp.ibge.gov.br/Cartas_e_Mapas/Mapas_Murais/>. Acesso em: 23 jan. 2012.

IBGE / INSTITUTO BRASILEIRO DE GEOGRAFIA E ESTATÍSTICA. **Censo agropecuário 2006**. Apresenta banco de dados sobre as condições das propriedades rurais de municípios e estados brasileiros. Disponível em: <http://www.ibge.gov.br/home/mapa_site/mapa_site.php#canais>. Acesso em: 24 jan. 2012.

INOUE, D. W.; GILL, D. E.; DUDASH, M. R.; FENSTER, C. B. A model and lexicon for pollen fate. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 81, n. 12, p. 1517-1530, 1994.

KENDALL, D. A.; SMITH, B. D. Pollination efficiency of honeybee and bumblebee visits to field bean flowers (*Vicia faba* L.). **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 12, n. 3, p. 709-717, 1975.

LIOW, L. H.; SODHI, N. S.; ELMQVIST, T. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v.38, n. 1, p. 180-192, 2001.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. 953 p.

NIELSEN, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; WESTPHAL, C.; MESSINGER, O.; POTTS, S. G.; ROBERTS, S. P. M.; SETTELE, J.; SZENTGYORGYI, H.; VAISSIERE, B. E.; VAITIS, M.; WOYCIECHOWSKI, M.; BAZOS, I.; BIESMEIJER, J. C.; BOMMARCO, R.; KUNIN, W. E.; TSCHULIN, T.; LAMBORN, E.; PETANIDOU, T. Assessing bee species richness in two Mediterranean communities: importance of habitat type and sampling techniques. **Ecological Research**, Tsukuba, v. 26, n. 5, p. 969-983, 2011.

POLATTO, L. P.; ALVES Jr., V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.

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

SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S.; MOURE, J. S. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brazil: preliminary report. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6. Zoology**, Sapporo, v. 16, n. 2, p. 253-291, 1967.

SPEARS, E. E. A direct measure of pollinator effectiveness. **Oecologia**, Berlin, v. 57, n. 1-2, p. 196-199, 1983.

TEPEDINO, V. J. The pollination efficiency of the squash bee (*Peponapis prumosa*) and the honey bee (*Apis mellifera*) on summer squash (*Cucurbita pepo*). **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 54, n. 2, p. 359-377, 1981.

VITALI-VEIGA, M. J.; DUTRA, J. C.; MACHADO, V. L. L. Visitantes florais de *Lagerstroemia speciosa* Pers. (Lythraceae). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 16, n. 2, p. 397-407, 1999.

2. CAPÍTULO 1

Relação entre atributos florais e visitantes florais em uma comunidade vegetal em regeneração

2.1 RESUMO

As características florais podem facilitar ou restringir a coleta de recursos alimentares por determinados animais. Assim sendo, o objetivo deste trabalho foi determinar os níveis de especialização dos sistemas de polinização em uma comunidade vegetal em regeneração, mantendo o foco principal na avaliação das interações envolvidas entre os atributos florais e a diversidade de visitantes. Para isso, foram selecionadas algumas espécies vegetais. As características florais de cada planta e o comportamento de forrageio de seus visitantes foram registrados. Com base nesses dois critérios, determinou-se o grau de especialização em relação ao sistema de polinização observado em cada espécie de planta. As espécies estudadas apresentaram oito tipos de formato floral (aberta, goela, capítulo, aberta com glândulas secretoras de óleo, aberta com anteras poricidas, pincel, tubular e transição entre aberta e polipétala profunda), e mostraram um contínuo de sistemas de polinização, desde os níveis mais especializados até os mais generalizados. As espécies mais especialistas foram visitadas predominantemente pelo grupo funcional de polinizadores eficientes, enquanto as espécies mais generalistas receberam visitantes florais de quatro ou cinco grupos funcionais, mas nenhum deles agiu como polinizador eficiente. Além disso, nas espécies mais generalistas não foi possível caracterizar os visitantes florais como vetores de pólen ou furtadores/pilhadores de recursos. Foram registrados cinco tipos de forrageio que não resultaram em polinização: furto de pólen, furto de néctar, furto de néctar extrafloral, furto de óleo e pilhagem de néctar.

Palavras chave: Especialização-generalização floral, Estratégia de forrageio, Polinização, Furto/pilhagem de recursos.

Relationship between floral traits and floral visitors in a regenerating plant community

2.2 ABSTRACT

Floral traits may either facilitate or constrain the gathering of food resources by certain animals. The objective of this study was to determine the degrees of specialization of the pollination systems in a regenerating plant community, having as main focus the analysis of interactions among floral traits and diversity of visitors. For this purpose, some plant species were selected. The floral traits of each plant and the foraging behavior of their visitors were recorded. Based on those two criteria the degree of specialization of each plant-pollinator system was determined. The species studied had eight types of flowers (open, gullet, capitulum, opened with oil-secreting glands, opened with poricidal anthers, brush, tubular, and transition between open and deep polypetalous), and showed a continuum of pollination systems, from the more specialized levels to the most generalized. The most specialized species were visited predominantly by functional group of efficient pollinators, whereas the most generalist species received visitors of four or five functional groups, but they did not act as efficient pollinators. Furthermore, in the more generalist species it was not possible to characterize the floral visitors as pollen vectors or thieves/pillagers of resources. Five types of foraging that did not result in pollination were recorded: pollen theft, nectar theft, theft of extra floral nectar, oil theft, and nectar pillage.

Keywords: Floral specialization-generalization, Foraging strategy, Pollination, Theft/pillage of resources.

2.3 INTRODUÇÃO

Nas pesquisas sobre biologia da polinização existe a ideia comumente difundida de que as interações entre plantas e seus polinizadores são resultantes da evolução convergente dos atributos florais, devido à pressão exercida pelos polinizadores (JOHNSON et al., 1998; FENSTER et al., 2004; GOLDBLATT et al., 2004; PÉREZ et al., 2006; ALCANTARA e LOHMANN, 2010; CURTI e ORTEGA-BAES, 2011). Curti e Ortega-Baes (2011) relataram que o conjunto de caracteres florais presentes em uma flor facilita ou restringe o forrageio por determinados animais. Segundo esses autores, as espécies de plantas com diferentes formatos florais seriam visitadas somente por uma parte da comunidade local de polinizadores potenciais, que são distintos entre as espécies vegetais. Resumidamente, uma síndrome de polinização é definida como o conjunto de atributos florais associados com a atração e utilização de um grupo específico de animais como polinizadores (FENSTER et al., 2004).

Quando inseridas em um quadro evolutivo, as especializações florais teriam levado cada tipo de fenótipo floral a se relacionar fortemente com um grupo funcional de polinizadores em particular (isto é, um conjunto de espécies de visitantes que utilizam o mesmo recurso floral de maneira similar), produzindo uma série de síndromes de polinização (FAEGRI e van der PIJL, 1979). Fenster et al. (2004) decidiram, arbitrariamente, caracterizar a existência de especialização floral em uma espécie de planta, quando ela for forrageada em 75% dos casos, ou mais vezes, por um único grupo funcional de visitantes florais.

Contudo, muitos vegetais não apresentam relações com tipos específicos de polinizadores (WASER et al., 1996; OLLERTON et al., 2009). Nesse caso, as interações tendem a apresentar algum grau de generalização quando as plantas são visitadas por organismos de vários grupos funcionais, para que ocorra a reprodução (ARMBRUSTER, 2006). Robertson (1928) classificou os visitantes florais em nove grupos funcionais (abelhas de língua longa, abelhas de língua curta, outros Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera, Hemiptera, Neuroptera e Aves), tendo incluído no grupo de espécies polinizadas por animais somente as plantas que foram efetivamente visitadas por polinizadores.

Mas, quais são os fatores que possivelmente teriam influenciado na evolução para a especialização floral? Johnson e Steiner (2000) enfatizaram os principais mecanismos, dentre eles, a história de vida do vegetal, sua ocorrência em relação ao grau de perturbação ambiental, sua abundância e seu sistema de reprodução. Plantas de longa duração, especialmente as perenes ou que apresentam reprodução vegetativa, são mais resistentes ao

risco que a especialização oferece, como por exemplo, a ausência do polinizador específico em um longo intervalo de tempo. Por outro lado, a generalização deve ser esperada em plantas de vida curta, como as anuais, além de outras plantas que, obrigatoriamente, dependem das sementes para a sua reprodução em curto prazo. Baker (1965) concluiu que a generalização também seria esperada em espécies invasoras, pois elas exigem um alto grau de segurança reprodutiva. Além disso, espécies de plantas com sistemas de polinização generalizada podem apresentar resistência elevada à perda de algumas espécies de polinizadores (BOND, 1994), o que é uma condição comum em ambientes degradados (RAMIREZ, 2004).

Flores com sistemas de polinização especializada tendem a ser polinizadas por poucos organismos eficientes quando comparadas às flores com sistemas de polinização generalizada, que geralmente recebem maior número de visitantes, representados principalmente por polinizadores não-eficientes. Fenster et al. (2004) fizeram uma ampla revisão para tentar caracterizar um polinizador eficiente, tendo concluído que o sucesso da polinização das flores envolve: 1. A proporção de espécies de visitantes vetores de pólen; 2. A frequência com que cada espécie de visitante entra em contato com anteras e estigmas; 3. A frequência de visitas que resultam em deposição do pólen nos estigmas de cada espécie vegetal; 4. O número de grãos de pólen depositados por visita na mesma flor e nas flores subsequentemente forrageadas, favorecendo ou não o fluxo gênico; 5. A quantidade de pólen removido das anteras e depositado nos estigmas; 6. A produção de frutos e de sementes, por visita, para cada espécie de visitante considerada; 7. Fatores intrínsecos da planta, como a viabilidade do pólen e a existência ou não de autocompatibilidade.

Há ainda uma preocupação crescente com o impacto das alterações humanas nos ecossistemas. Não se sabe se isso vai levar ao colapso generalizado dos sistemas de polinização (BOND, 1994; KEARNS et al., 1998). Mas, certamente são as plantas especialistas que se tornam as mais vulneráveis por possuírem poucas espécies como polinizadores, enquanto as plantas com sistema de polinização generalizada podem ser resistentes à perda de algumas espécies de polinizadores (BOND, 1994).

Percebe-se, portanto, o quanto é importante e meticuloso o trabalho para tentar classificar as plantas segundo os níveis de especialização de seus sistemas de polinização. Johnson e Steiner (2000) relacionaram os principais critérios que devem ser avaliados, como distinguir um mero visitante de um vetor de pólen (polinizador efetivo), quantificar a diversidade de espécies e de grupos funcionais de visitantes, utilizar estratégias corretas para reunir os visitantes nos grupos funcionais, e quantificar as diferentes taxas de visitação, avaliando a eficiência de polinização de cada organismo visitante.

Mesmo considerando as dificuldades relacionadas com as pesquisas sobre polinização aqui relatadas, este trabalho teve por objetivo determinar os níveis de especialização dos sistemas de polinização em algumas espécies vegetais. A pesquisa pretendeu validar ou refutar quatro teorias comumente aceitas sobre a interação planta-polinizador, discriminadas assim: 1. É possível inferir quais polinizadores visitam as flores de uma determinada espécie vegetal exclusivamente por meio de observações das características florais; 2. O formato das flores de cada espécie vegetal indica o grau de especialização de seu sistema de polinização; 3. As espécies vegetais são classificadas quanto ao sistema de polinização em dois níveis opostos: especialistas ou generalistas; 4. Um visitante floral atua como furtador/pilhador de recursos quando não há reciprocidade adaptativa com a flor. Para validar ou não as teorias, o trabalho manteve seu foco principal na avaliação das relações entre atributos florais e diversidade dos visitantes, bem como no comportamento de forrageio dos organismos pertencentes aos grupos funcionais distintos.

2.4 MATERIAL E MÉTODOS

2.4.1 Área de estudo

A pesquisa foi realizada em um fragmento de floresta secundária de aproximadamente 355 hectares, localizado às margens da rodovia MS-395, a aproximadamente três quilômetros do perímetro urbano do município de Ivinhema, Mato Grosso do Sul. O ponto central da área situa-se a 22°15'42'' de latitude sul e 53°48'10'' de longitude oeste (Figura 1).

Entre as décadas de 1970 e 1990 a referida área era constituída por vegetação nativa rarefeita, mesclada com plantação de eucaliptos, os quais foram extraídos comercialmente até o ano 2000, permanecendo ali apenas a vegetação nativa. Atualmente ela é composta por uma vegetação em diferentes estágios sucessionais (seriais), apresentando algumas manchas com fisionomia de Cerradão e outras de Mata Atlântica. De acordo com os critérios de classificação propostos por Budowski (1965, 1970), a vegetação local pode ser agrupada em três fases de desenvolvimento: predomínio de vegetação pioneira, correspondendo a cerca de 20% da cobertura total; predomínio de vegetação em estágio secundário inicial, com aproximadamente 35% de cobertura; e predomínio de vegetação em estágio secundário tardio, com os 45% restantes de cobertura vegetal (Figura 1).

Segundo a classificação de Zavattini (1992), o clima da região se enquadra no tipo úmido a subúmido.

2.4.2 Determinação das espécies vegetais estudadas

Para este estudo foram selecionadas algumas espécies vegetais, durante 12 meses consecutivos (julho de 2010 a junho de 2011), que apresentaram dois requisitos primordiais, descritos a seguir:

1. Espécies vegetais suscetíveis ao forrageio pela comunidade de abelhas, isto é, aquelas em que a pressão ecológica exercida pelas abelhas, na extração de recursos, foi visualmente registrada, independentemente de serem ou não polinizadas por abelhas.

2. Espécies vegetais com disposição floral por área elevada: a intensidade elevada de floração representa um papel importante na atração de visitantes florais (WADDINGTON e HOLDEN, 1979; WADDINGTON, 1980; WASER, 1983; HARDER e BARRETT, 1996; NAGAMITSU e INOUE, 1997; MUSTAJÄRVI et al., 2001; DEGEN e ROUBIK, 2004). Assim, em pouco tempo de observação, foi possível amostrar a comunidade de visitantes

predominantes nas flores das respectivas espécies vegetais, bem como delinear os possíveis modelos de exploração de recursos que eles utilizam.

Partes das estruturas das espécies vegetais selecionadas foram montadas em exsicatas e incorporadas ao acervo do Herbário do Campus Universitário de Rio Claro (HRCB), da Universidade Estadual Paulista – UNESP.

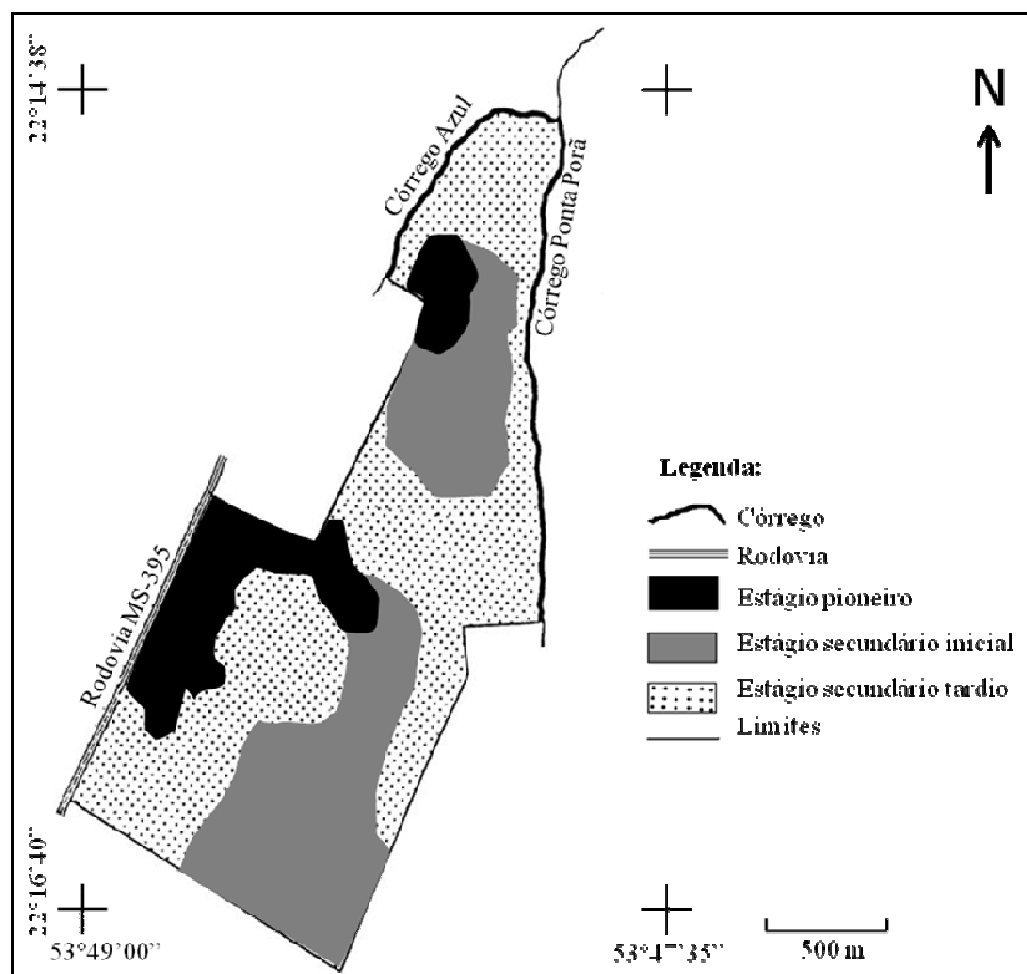


Figura 1. Localização e predomínio da vegetação em diferentes estágios sucessionais dentro da área de estudo.

2.4.3 Atributos florais

Foi utilizada a técnica proposta por Dafni (1992) para descrever as características florais das espécies vegetais estudadas, essenciais à atratividade dos visitantes. Foram avaliadas as peculiaridades das flores que moldam o comportamento de forrageio dos visitantes e pré-determinam a morfologia do agente polinizador das espécies vegetais

estudadas, a saber: formato floral; coloração geral e específica, como guias-de-néctar ou pólen; duração da atratividade floral, contabilizada em dias; exalação ou não de odor, ao manter algumas flores em frascos fechados durante 24h e logo em seguida cheirá-las; ocorrência ou não de diferença temporal e de separação espacial entre anteras e estigmas; recurso floral disponibilizado; e ocorrência ou não de reflexão de raios ultravioleta (UV), ao aplicar uma solução de 1% de sulfato de ferro III em éter sulfúrico nas flores, que impregnam de preto os locais refletores dos raios.

A receptividade do estigma foi constatada pela formação de bolhas em sua superfície, após gotejamento com água oxigenada (vol. 20); a deiscência das anteras foi visualizada pela liberação de pólen, ao serem efetuados toques em sua superfície. Nas espécies vegetais em que não foi possível constatar exalação de odor por olfação, foi aplicada uma solução de vermelho neutro a 0,01% em água destilada nas flores, que foram lavadas em água corrente após 8 horas. Os locais que ficaram impregnados de vermelho correspondem às regiões em que ocorrem osmóforos, ou seja, há exalação de odor, mas este é imperceptível ao olfato humano.

2.4.4 Estratégia de forrageio dos visitantes florais

Os visitantes florais foram observados em três plantas de cada espécie durante o período em que a sincronia de floração entre os indivíduos da população estava elevada (de 76% a 100% das plantas floridas), de acordo com Morellato et al. (1990). Em cada planta foi selecionada uma área de 1 m², próxima ao solo e com ramos floridos (área focal), registrando-se o comportamento de forrageio de cada espécie de visitante em um intervalo de 20 minutos, para cada hora, das 6 às 17h.

Para a observação dos visitantes foi respeitada uma distância de 0,5 a 3 m das áreas focais escolhidas, considerada adequada para a identificação morfoespecífica de cada indivíduo, com o observador se mantendo estático, evitando-se assim qualquer tipo de perturbação na atividade dos forrageadores. Em cada espécie vegetal foram capturados de um a quatro indivíduos de cada espécie de visitante, com o auxílio de uma rede entomológica. Os espécimes coletados eram sacrificados em câmara mortífera contendo acetato de etila e armazenados em frascos de 30 ml, providos de etiqueta com o código do visitante floral, o período da coleta, bem como, a planta visitada. Posteriormente eram acondicionados em caixas próprias para coleções entomológicas e enviados a especialistas para serem identificados. A presença das espécies forrageadoras foi documentada com registros fotográficos e filmes.

Para cada visitante foi registrado o tipo de visita na flor, de acordo com o método proposto por Inouye (1980). A visita ilegítima é caracterizada pela pilhagem de néctar por perfuração na face externa da corola da flor à altura do nectário, ou então pela coleta de néctar por introdução das peças bucais entre as pétalas adjacentes da flor. Esse tipo de forrageio não resulta em polinização e pode ocorrer somente em flores que possuem as pétalas fundidas em formato de tubo ou funil, como aquelas do tipo goela, estandarte, campanular e tubular, ou nas flores polipétalas profundas. Por outro lado, entende-se por visita legítima a entrada da abelha pela abertura natural das flores. Esse tipo de forrageio pode resultar em polinização ou não. Flores abertas ou inconspícuas são exploradas, predominantemente, por meio de visitas legítimas. Paralelamente, foi registrada a ocorrência ou não de contato do visitante com as anteras e o estigma da flor.

De acordo com a ocorrência ou não de contato com anteras e estigma, o número de flores procuradas por visita e a ocorrência ou não de forrageios entre plantas, pôde-se prever se o visitante foi considerado polinizador ou não e, ainda, o tipo mais provável de polinização (autopolinização ou polinização cruzada). Os fatores utilizados levaram em conta algumas das possíveis características que afetam a dispersão de pólen, baseando-se exclusivamente na atividade dos polinizadores, corroborando parcialmente outras pesquisas que relatam os mecanismos necessários para haver o fluxo de pólen em plantas de florestas tropicais (ROUBIK, 1989; HARDER e BARRETT, 1996; RICHARDS, 1997; DEGEN e ROUBIK, 2004).

2.4.5 Graus de especialização floral

O grau de especialização floral das espécies vegetais estudadas foi analisado com base em dois atributos:

1. Número de grupos funcionais de visitantes e de prováveis polinizadores que forragearam as flores. Neste trabalho foi utilizado o método proposto por Robertson (1928) para a classificação dos visitantes florais nos seguintes grupos funcionais: abelhas de língua longa, abelhas de língua curta, outros Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Lepidoptera e Aves. Além dos grupos indicados por Robertson (1928), houve a necessidade de criar um grupo adicional: abelhas coletoras de óleo (único grupo funcional coletor de óleo, além do néctar e pólen, em plantas cujas flores apresentam elaióforos).

2. Regiões em que ocorre deposição do pólen no corpo do polinizador e sua provável transferência ao estigma das flores. O comportamento apresentado pelo polinizador durante o forrageio floral está relacionado com as regiões corporais que possivelmente resultam na

transferência do pólen aos estigmas das flores, que podem ser agrupadas em: nototríbica (região dorsal do tórax), região ventral do tórax e do abdome, peças bucais e região frontal da cabeça, tibial e região dorsal do abdome.

O delineamento utilizado para avaliar se o visitante era um possível vetor de pólen (isto é, se a região corpórea do visitante em que havia pólen impregnado tocava nos estigmas das flores) baseou-se exclusivamente em observações visuais, registros fotográficos e filmes. Para que o visitante seja considerado um polinizador eficiente é necessário que alguma região de seu corpo entre em contato com as anteras de uma determinada flor e, posteriormente, o pólen nela contido seja transferido para o estigma da própria flor, ou de outra flor da mesma planta ou de outra planta da mesma espécie (FENSTER et al., 2004). É necessário que a soma das visitas às flores pelo polinizador eficiente resulte em deposição de pólen suficiente nos estigmas para a formação do fruto (FENSTER et al., 2004).

Por outro lado, um visitante foi classificado como polinizador não-eficiente quando a maioria das visitas possivelmente não resultou em deposição do pólen nos estigmas das flores, ou quando pôde ter ocorrido deposição de pólen nos estigmas durante a visita, mas provavelmente em quantidade insuficiente.

As espécies de plantas foram agrupadas em cinco classes, de acordo com o grau de especialização floral (Tabela 1):

1. Altamente especialista. Espécies vegetais cujas flores recebem forrageios de espécies representadas predominantemente por um grupo funcional de visitantes. Para um grupo funcional ser predominante, um número superior a 75% das espécies que forrageiam a espécie de planta considerada devem estar incluídos no referido grupo (FENSTER et al., 2004). Adicionalmente, o grupo funcional predominante deve ser considerado um polinizador eficiente e utilizar apenas uma estratégia comportamental para extrair recursos florais, ou seja, deve se adequar perfeitamente ao formato floral. Nesse caso, apenas uma região corporal do polinizador entra em contato com os estigmas das flores.

2. Especialista. Inclui as espécies de plantas que são forrageadas por dois ou mais grupos funcionais de visitantes. O principal critério que diferencia o agrupamento das plantas altamente especialistas das especialistas é a proporção de espécies alocadas no grupo dos polinizadores eficientes. Nas especialistas, o grupo funcional de polinizadores eficientes não é predominante, mas eles continuam a utilizar apenas uma estratégia comportamental para extrair os recursos florais.

3. Intermediária. Espécies vegetais que são visitadas por dois ou mais grupos funcionais de organismos e os polinizadores eficientes são representados por um ou mais

deles. Não há predominância de nenhum dos grupos de polinizadores eficientes. Além disso, os grupos funcionais de polinizadores utilizam duas ou mais estratégias comportamentais para a extração de recursos. Outra situação comum nesse nível de especialização floral é a ocorrência de dois ou mais grupos funcionais de polinizadores, mas, nesse caso, todos utilizam apenas uma estratégia comportamental para a extração de recursos.

4. Generalista. Conjunto de plantas cujas flores são polinizadas por visitantes de dois ou mais grupos funcionais. Não há predominância de nenhum dos grupos de polinizadores. Também não há qualquer grupo funcional constituído por polinizadores eficientes. Todos os visitantes são considerados polinizadores não-eficientes e/ou furtadores/pilhadores de recursos.

5. Altamente generalista. Plantas que possuem flores polinizadas por organismos de dois ou mais grupos funcionais. Nesse caso também não há predominância de nenhum dos grupos de visitantes. Não é possível determinar se os visitantes são polinizadores ou furtadores de recursos porque em algumas visitas eles agem como polinizadores e em outras se comportam como furtadores.

A definição dos graus de especialização dos sistemas de polinização baseou-se nos trabalhos de Faegri e van der Pijl (1979), Waser et al. (1996), Aigner (2001) e Fenster et al. (2004), sendo complementada por observações das características das flores e dos visitantes, em condições de campo.

Tabela 1. Relação entre especialização floral, grupos funcionais de visitantes e polinizadores.

Características	Altamente especialista	Especialista	Intermediária	Generalista	Altamente generalista
Polinizadores eficientes: grupo funcional predominante	sim	não	não	grupo ausente	grupo ausente
Nº de grupos funcionais de polinizadores eficientes	1	1	1 ou mais	grupo ausente	grupo ausente
Nº de estratégias de forrageio do grupo funcional de polinizadores eficientes	1	1	1 ou mais	grupo ausente	grupo ausente
Os visitantes são polinizadores não-eficientes ou furtadores/pilhadores de recurso	não	não	não	sim	sim
É possível caracterizar o polinizador	sim	sim	sim	sim	não

2.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

2.5.1 Caracterização das espécies vegetais estudadas

As populações vegetais estudadas no fragmento foram representadas pelas famílias Bignoniaceae, Malpighiaceae, Asteraceae, Fabaceae, Sapindaceae, Lamiaceae e Rhamnaceae (Tabela 2).

Entre as espécies vegetais estudadas, foram registradas apenas duas espécies arbóreas, enquanto outras duas eram herbáceas. As demais espécies apresentaram hábito de liana ou de arbusto, com dez e cinco representantes, respectivamente (Tabela 2). Por se tratar de um fragmento florestal com histórico de degradação, esperava-se que ocorresse ocupação do ambiente predominantemente por lianas (BUDOWSKI, 1965; TIBIRIÇÁ et al., 2006). Bignoniaceae e Malpighiaceae são constituídas principalmente por gêneros de lianas (GENTRY, 1991) e estiveram entre as famílias mais abundantes em outros levantamentos de lianas (MORELLATO e LEITÃO FILHO, 1996; UDULUTSCH et al., 2004; REZENDE e RANGA, 2005; TIBIRIÇÁ et al., 2006). Assim, as duas famílias com maiores números de espécies estudadas são privilegiadas porque a maioria de suas espécies possui características favoráveis à ocupação do ambiente em regeneração.

Quanto à biologia floral, no presente estudo as flores das espécies vegetais selecionadas apresentaram oito tipos de formato floral, ilustrados nas figuras 2 a 9. Descrições adicionais das características florais das 19 espécies vegetais foram incluídas na tabela 2. O foco da pesquisa foi o estudo do formato das flores de cada espécie porque esta característica é considerada pré-determinante no sucesso da polinização por visitantes de cada grupo funcional (CASTELLANOS et al., 2004; FENSTER et al., 2004; WILSON et al., 2004). A maioria dos demais traços florais geralmente exerce função atrativa sobre o polinizador (coloração, guia-de-recurso, osmóforos, duração da atratividade, reflexão de raios UV e recurso disponibilizado).

Tabela 2. Hábito e atributos florais das espécies vegetais estudadas.

Família	Espécies vegetais estudadas	Hábito	Formato	Corolação	Guia de recurso	Atratividade (dias)	Odor	Reflexão de raios UV	Recurso floral extraído	Anteras e estigma	
										Separação espacial	Diferença temporal
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	liana	goela	roxa	+	1	+	-	N-P	-	-
	<i>Arrabidaea florida</i>	liana	goela	branca	+	1	+	+	N-P	-	-
	<i>Cuspidaria convoluta</i>	liana	goela	rosa	+	1	+	+	N-P	-	-
	<i>Adenocalymma bracteatum</i>	liana	goela	amarela	+	1	+	+	N	-	-
	<i>Pyrostegia venusta</i>	liana	tubular	vermelha	-	1	+	+	N-P	+	-
Malpighiaceae	<i>Diplopterys pubipetala</i>	liana	aberto	amarela	+	3	+	+	O	-	-
	<i>Byrsonima intermedia</i>	arbusto	aberto	amarela	-	3	+	+	O-P	-	-
	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i>	liana	aberto	rosa	+	1	+	+	O-P	-	-
	<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	liana	aberto	amarela	-	2	+	+	O-P	-	-
	<i>Trixis antimenorrhoea</i>	erva	capítulo	branca	+	7	+	+	N-P	+ ¹	- ²
Asteraceae	<i>Eupatorium maximalianii</i>	erva	capítulo	roxa	-	7	+	+	N-P	+ ¹	- ²
	<i>Eupatorium cf. dimorpholepis</i>	arbusto	capítulo	branca	-	6	+	+	N-P	+ ¹	- ²
	<i>Senna obtusifolia</i>	arbusto	aberto	amarela	-	2	+	-	P	+	-
Fabaceae	<i>Senegalia</i> sp.	arbusto	pínel	branca	-	2	+	+	N-P	-	-
	<i>Senegalia polyphylla</i>	árvore	pínel	branca	-	2	+	+	N	-	-
Sapindaceae	<i>Serjania caracasana</i>	liana	aberto-polipétala	branca	+	2	+	+	N-P	+	-
	<i>Matayba guianensis</i>	árvore	aberto	verde	-	3	+	-	N-P	+	-
Lamiaceae	<i>Aegiphilla sellowiana</i>	arbusto	tubular	branca	-	1	+	-	N-P	+	-
Rhamnaceae	<i>Gouania cf. latifolia</i>	liana	aberto	branca	-	3	+	-	N-P	+	-

+ = presente; - = ausente; N = néctar; P = pólen; O = óleo

¹ = Há separação espacial entre as anteras e os estigmas no capítulo, mas não na mesma flor² = Não há diferença temporal entre a receptividade dos estigmas e a deiscência das anteras no capítulo, mas a diferença temporal persiste na flor

Pressupõe-se que a seleção natural frequentemente favorece a especialização da planta para ser polinizada por um determinado tipo de animal (geralmente ao nível de ordem ou de família) e a especialização pelo polinizador para a obtenção de recursos florais a partir de um determinado tipo de planta (família, gênero ou espécie) (AIGNER, 2001). Contudo, o referido autor argumentou que a especialização tende a ser univariada, ou seja, o fenótipo floral é que evoluiu para se ajustar ao formato e comportamento do polinizador. O mesmo autor salientou, ainda, que nem sempre a planta apresenta especialização floral para determinado tipo de polinizador. Existe maior possibilidade de a planta apresentar especialização floral quando há uma forte diferença na recompensa recebida por um polinizador em detrimento de outro.

Assim, foi inserida no texto uma breve descrição de cada formato floral observado, dando ênfase à sua adaptação ao tipo de polinizador considerado:

1. Capítulo (Figura 2). Formato floral exclusivo da família Asteraceae. Muitas pesquisas revelaram que essa família é constituída especialmente por espécies generalistas, que são polinizadas por vários grupos de insetos, tais como Coleoptera, Diptera e Hymenoptera (SAZIMA e MACHADO, 1983; HERRERA, 1990; TORRES e GALETTO, 2002; GROMBONE-GUARATINI et al., 2004; YAMAMOTO et al., 2007). Os capítulos são constituídos por um número variável de flores (*Trixis antimenorrhoea* = $11,3 \pm 0,1$; *Eupatorium maximalianii* = $24,2 \pm 2,6$; *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* = $12,6 \pm 1,0$), envoltos por um cálice (sépalas fundidas) e assentados em um receptáculo comum. As flores são protândricas (isto é, a maturidade das anteras ocorre antes da maturação do estigma) e ficam atrativas por 2 a 3 dias. No 1º dia de antese floral ocorre a deiscência da antera, secando e caindo até o início do próximo dia, enquanto no 2º e 3º dias o estigma emerge e torna-se receptivo, sobressaindo-se no mesmo espaço físico inicialmente ocupado pelas anteras. Entretanto, em cada capítulo são encontrados tanto anteras deiscidas como estigmas receptivos. Esta característica tornou cada capítulo atrativo às abelhas durante 6 ou 7 dias (Tabela 2). Isto é possível porque as anteses florais de um mesmo capítulo não ocorrem simultaneamente. Elas iniciam-se pelas extremidades em direção ao centro do capítulo (GROMBONE-GUARATINI et al., 2004). Em *Trixis antimenorrhoea* a presença de um cone amarelado em cada flor, alojando internamente a antera e o estigma, aparentemente funciona como guia-de-néctar e pólen.

2. Goela (Figura 3). Todas as espécies vegetais estudadas cujas flores se enquadraram nesse formato pertencem à família Bignoniaceae. É um formato floral típico dessa família (GENTRY, 1974). Segundo o mencionado autor, as referidas espécies apresentam flores do tipo *Anemopaegma*, que se caracterizam por possuírem uma corola membranosa fina, com

abertura floral livre e anteras internas à corola. As diferenças comumente encontradas nas flores limitam-se às mudanças de coloração e de tamanho. Elas duraram apenas 1 dia (a partir do início da manhã até o final da tarde), não havendo separação espacial nem diferença temporal na deiscência das anteras e receptividade do estigma (Tabela 2). Há predominância da polinização nototríbica (GENTRY, 1974), que representa uma especialização à polinização por abelhas de língua longa de porte corpóreo médio ou grande. Nesse tipo de polinização há fixação do pólen no dorso da abelha durante a sucção do néctar e sua possível deposição no estigma das flores forrageadas seguidamente, o que pode favorecer o fluxo polínico entre as plantas.

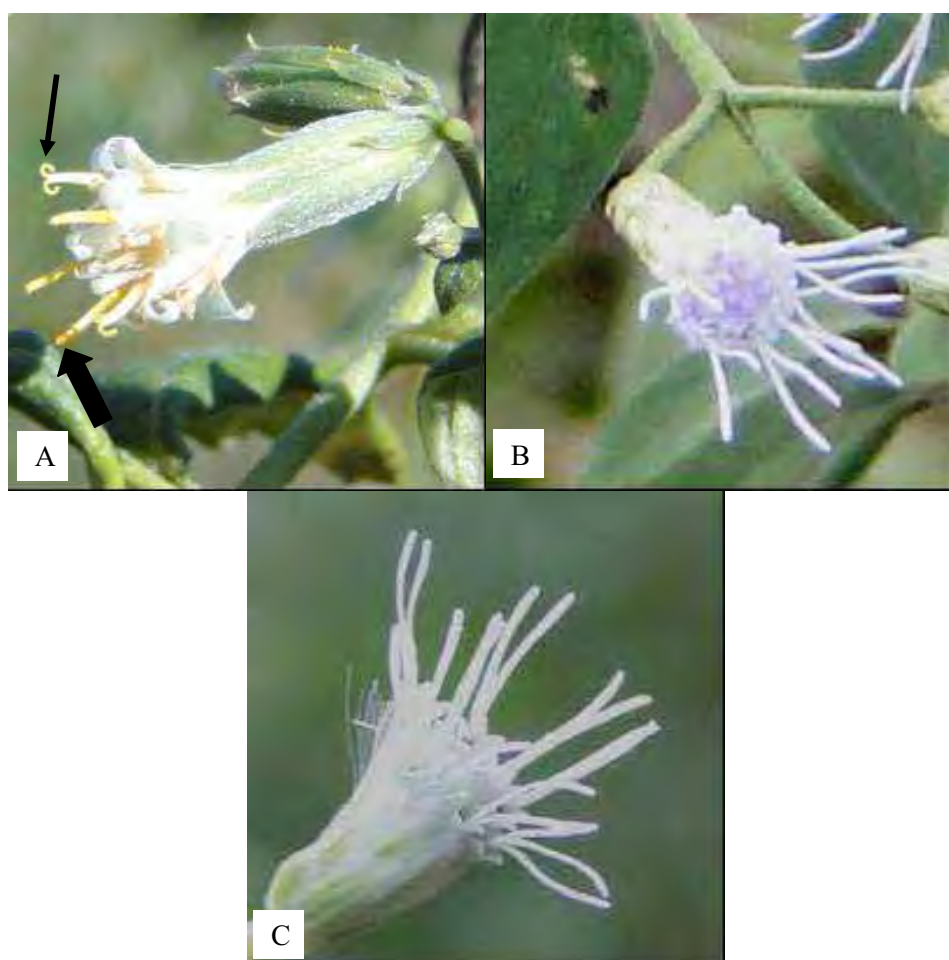


Figura 2. Espécies vegetais da família Asteraceae, com diversas flores dispostas em um capítulo. No capítulo da ilustração A observa-se uma flor em sua fase masculina, cujas anteras estão fundidas e formam um tubo ao redor do estilete (seta larga). Também pode ser visto um estigma bilobado (seta estreita). A – *Trixis antimenorrhoea*; B – *Eupatorium maximalianii*; C – *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*.

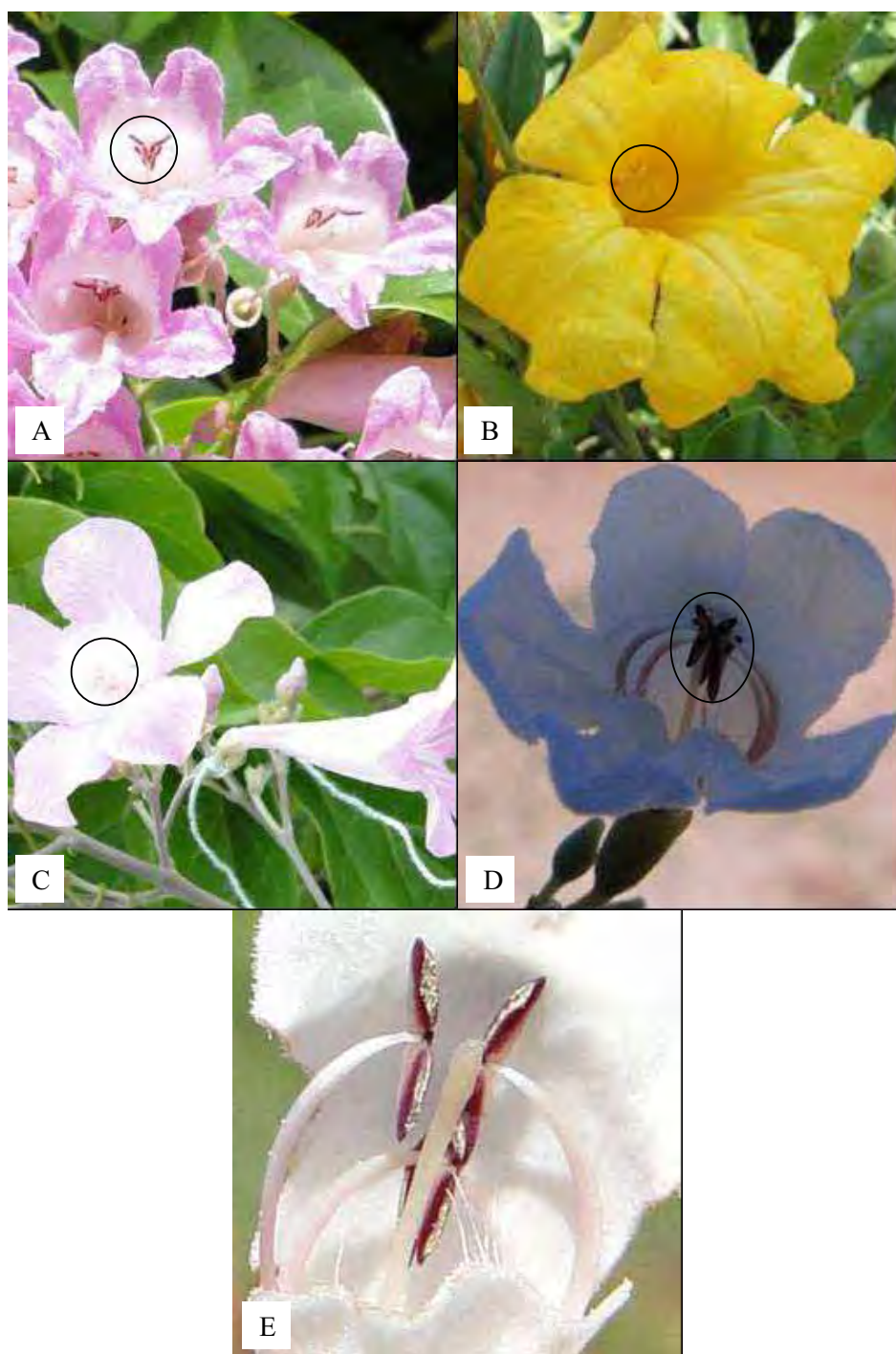


Figura 3. Espécies vegetais com flores de formato do tipo goela. Os órgãos reprodutivos (4 anteras funcionais e 1 estigma) localizam-se na porção interna superior da corola, próximo aos lobos e sem separação espacial e diferença temporal entre ambos (região interna do círculo). Na ilustração E visualizam-se as anteras deiscidas e o estigma receptivo, ambos no mesmo nível espacial. Todas as flores observadas são de plantas pertencentes à família Bignoniaceae: A – *Arrabidaea chica*; B – *Adenocalymma bracteatum*; C – *Cuspidaria convoluta*; D e E – *Arrabidaea florida*.

3. Aberta com glândulas secretoras de óleo (Figura 4). Como os grupos de visitantes que forrageiam as flores de Malpighiaceae buscam recursos adicionais em relação aos procurados por organismos que forrageiam as flores abertas de outras famílias, houve necessidade de incluir as Malpighiaceae em um grupo floral que oferece recompensa incomum. Assim, as espécies de Malpighiaceae estudadas, além de apresentarem flores com formato aberto, possuem um cálice com glândulas secretoras de óleo. Elas apresentaram sistemas de polinização especializada, pois os forrageios e polinizações são realizados predominantemente por abelhas coletoras de óleo (ROUBIK, 1989; SIMPSON, 1989). A pétala superior possui maior resistência estrutural, servindo de apoio para a fixação das mandíbulas das abelhas durante a extração do óleo. Por este motivo, ela é denominada pétala guia (CAPPELLARI et al., 2011). Em cada flor não há separação espaço-temporal entre a deiscência das anteras e a receptividade dos estigmas. Houve predominância da coloração amarela, considerada, segundo Faegri e van der Pijl (1979), a cor típica das flores melitófilas. As espécies com esse formato floral apresentaram ou não guia-de-recurso e apresentaram diferenças na duração da atratividade (Tabela 2).

4. Aberta com anteras poricidas (Figura 5). *Senna obtusifolia* possui flores com anteras poricidas. As espécies cujas flores apresentam anteras com esse formato liberam o pólen exclusivamente por meio da vibração, necessitando obrigatoriamente de visitantes com capacidade de realizar o movimento vibratório para polinizá-las (ARCEO-GOMEZ et al., 2011). A flor dura dois dias e não há nectário; o pólen é o único recurso explorado pelas abelhas. Os atributos florais dessa planta a enquadram no grupo das plantas com sistema de polinização especializada.

5. Aberta (Figura 6). As flores das espécies *Matayba guianensis* e *Gouania* cf. *latifolia* são tipicamente abertas e têm coloração verde-amarelada. O tamanho das flores em ambas as espécies é muito pequeno, tornando-as quase inconspícua. Porém, há inúmeras inflorescências por planta, com densidade elevada de flores por inflorescência. Isso produz uma atração visual ao polinizador, mesmo que ele esteja a uma longa distância (HARDER et al., 2004). O pequeno tamanho floral e a ocorrência de separação espacial entre os órgãos reprodutivos masculino e feminino (Tabela 2) enquadram essas flores no grupo das plantas com dependência de polinizadores e com sistemas de polinização generalizada, porque aparentemente a maioria dos visitantes entra em contato com as anteras e os estigmas. As flores permanecem atrativas por três dias, ocorrendo a queda floral geralmente no início do 4º dia.

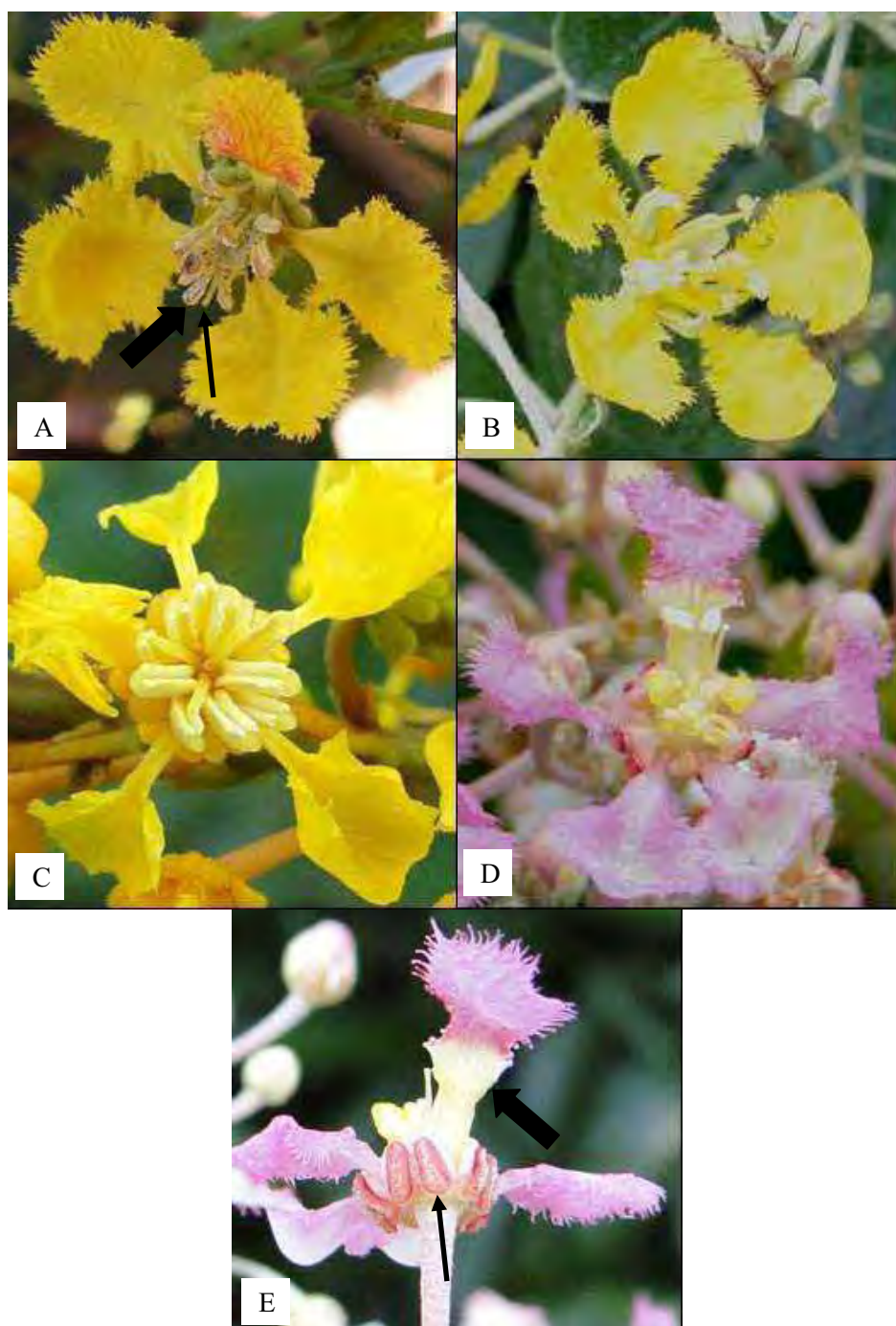


Figura 4. Espécies vegetais com flores abertas e glândulas secretoras de óleo no cálice (elaióforos). Na ilustração A, uma antera (seta larga) e um estigma (seta estreita) estão indicados, sendo que ambos se localizam na mesma altura. O número de anteras e estigmas é variável entre as espécies. Na ilustração E são visualizados vários elaióforos (a seta estreita indica um deles) e a pétala guia (seta larga; pétala mais resistente que as demais, localizada na região dorsal da flor). Todas as plantas fotografadas pertencem à família Malpighiaceae: A – *Diplopterys pubipetala*; B – *Banisteriopsis laevifolia*; C – *Byrsonima intermedia*; D e E – *Banisteriopsis* cf. *campestris*.

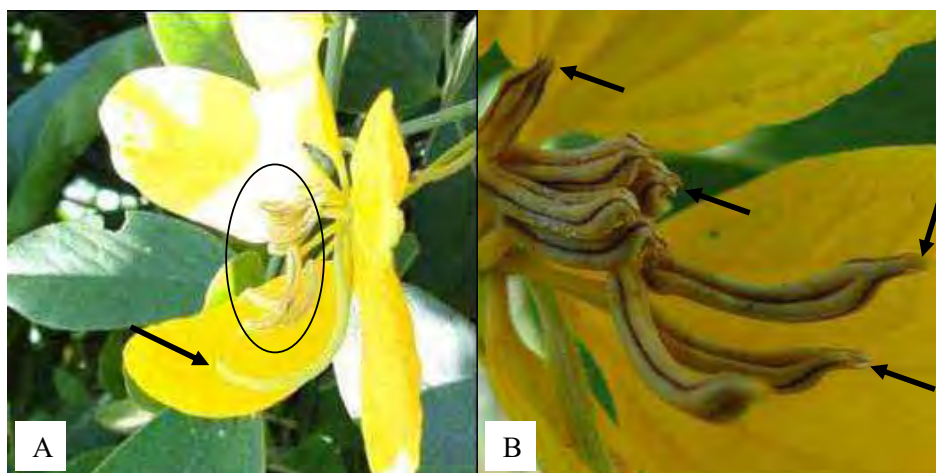


Figura 5. Espécie vegetal com flores abertas e anteras poricidas. Na ilustração A, o estigma (seta estreita) fica em posição ventral às anteras poricidas (região interna do círculo). Em B, as setas indicam o poro por onde o pólen é extraído das anteras por meio da vibração. A planta pertence à família Fabaceae: *Senna obtusifolia*.

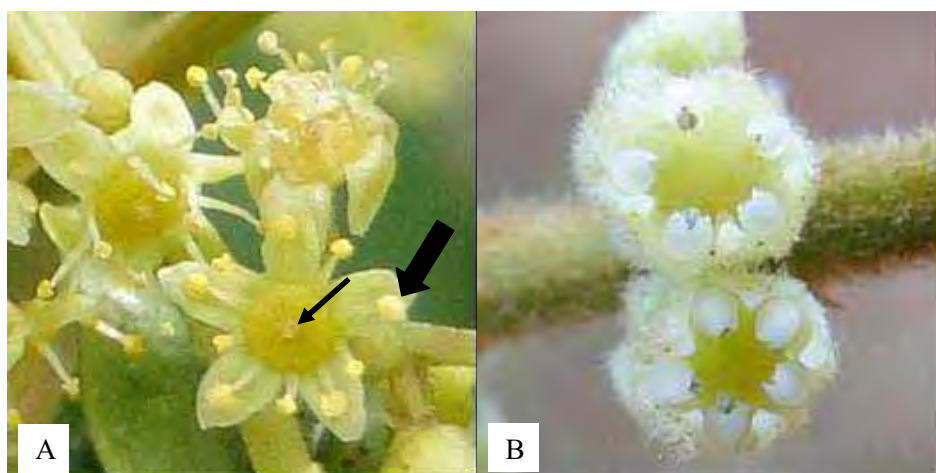


Figura 6. Espécies vegetais com flores abertas. Na ilustração A, as anteras (a seta larga indica uma delas) ficam dispostas ao redor do estigma (seta estreita) e em posição superior. As plantas pertencem a famílias distintas: A – *Matayba guianensis* (Sapindaceae); B – *Gouania* cf. *latifolia* (Rhamnaceae).

6. Tubular (Figura 7). O aumento da profundidade do tubo corolar é acompanhado pela redução da diversidade de polinizadores e aumento da especificidade do pólen transportado no corpo dos polinizadores (FENSTER, 1991). De acordo com Gentry (1974), as características florais de *Pyrostegia venusta* se enquadram no tipo *Martinella* (corola tubular vermelha e longa, com nectário basal e estruturas reprodutivas projetadas para o exterior). As

estruturas florais são adaptadas à polinização por pássaros, ou seja, sua biologia floral indica que esta é uma espécie com sistema de polinização especializada.

Por seu turno, as flores da espécie *Aegiphilla sellowiana*, apresentam corolas tubulares rasas (pouco profundas), favorecendo a polinização por qualquer tipo de abelha e, inclusive, por insetos de outros grupos funcionais, como vespas, moscas, dentre outros. A ausência de adaptações florais à polinização por um determinado grupo funcional de insetos faz de *Aegiphilla sellowiana* uma espécie com sistema de polinização generalizada. As duas espécies vegetais estudadas possuem flores que permanecem atrativas por um dia e necessitam de polinizadores devido à ocorrência de separação espacial entre os órgãos reprodutivos masculinos e feminino (Tabela 2).

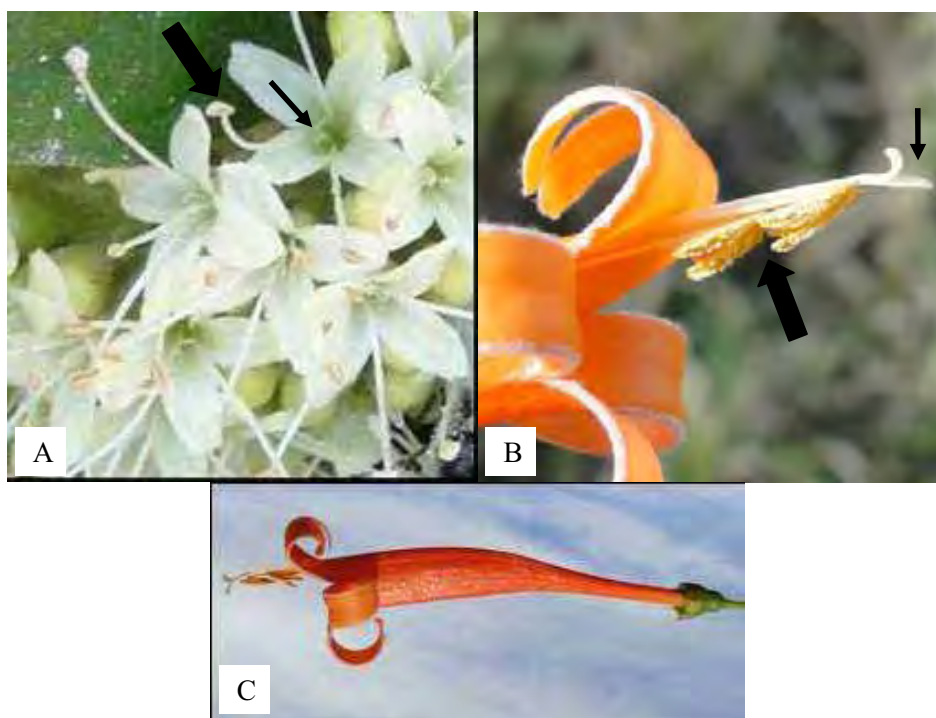


Figura 7. Espécies vegetais com flores de formato tubular. As quatro anteras (seta larga) e o único estigma (setas estreita) localizam-se na porção externa do tubo corolar, com separação espacial entre as estruturas, mas ausência de diferença temporal. As plantas pertencem a famílias distintas: A – *Aegiphilla sellowiana* (Lamiaceae); B e C – *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae).

7. Pincel (Figura 8). As flores das espécies *Senegalia* sp. e *Senegalia polyphylla* possuem formato de pincel, sendo que as anteras e os filetes exercem função atrativa. Elas permanecem atrativas por dois dias (Tabela 2). Nesse tipo de flor não há adaptação para um determinado grupo funcional de polinizadores. A maioria dos visitantes florais exerce alguma

pressão positiva na transferência de pólen para o estigma das flores (KOPTUR, 1983). A transferência de pólen para o estigma é realizada especialmente por meio do contato entre a região ventral do corpo desses visitantes e as estruturas reprodutivas das flores. Assim, ambas as espécies apresentam sistemas de polinização generalizada.

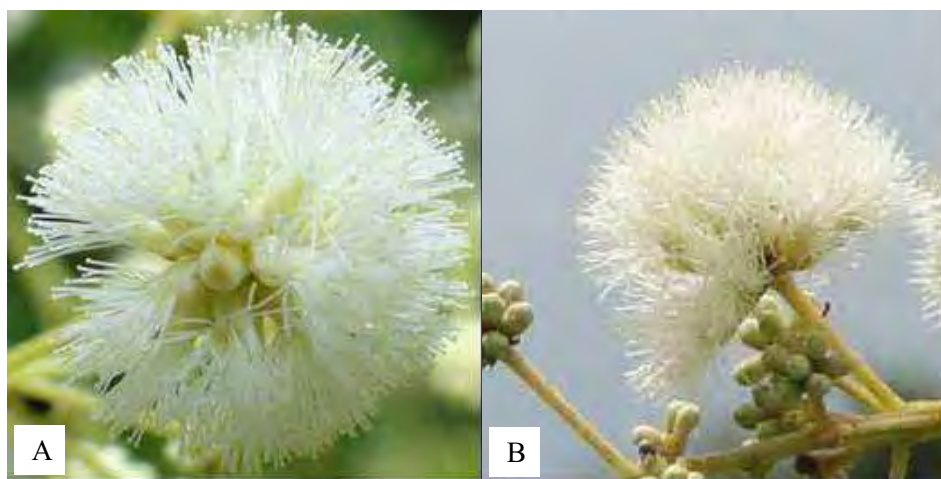


Figura 8. Espécies vegetais com flores em formato de pincel, dispostas em inflorescência. As inúmeras anteras e o único estigma emergem simultaneamente e se projetam para o exterior, situando-se na mesma posição espacial; essas estruturas representam os principais atrativos visuais aos polinizadores. Ambas as flores são de plantas pertencentes à família Fabaceae: A – *Senegalia* sp.; B – *Senegalia polyphylla*.

8. Transição entre flor aberta e polipétala profunda (Figura 9). As flores de *Serjania caracasana* apresentam uma transição entre o formato aberto e o de polipétalas profundas. O nectário, parcialmente protegido pelas pétalas modificadas, que também funcionam como guia-de-néctar, e pelos filetes das anteras que o circundam, é característico de flores polipétalas profundas (INOUE, 1981). Por outro lado, a ocorrência de pétalas livres ao redor do receptáculo floral e a presença dos órgãos reprodutivos no centro da flor são comuns em flores com formato aberto (ENDRESS, 1994). O estigma está localizado na região basal, próximo ao nectário. Ao final do 2º dia de duração as pétalas modificadas perdem a coloração e o estigma deixa de ser receptivo. Essas alterações caracterizam uma flor de dois dias, que ainda permanece aderida ao pedúnculo floral por vários dias. Durante a sucção do néctar, qualquer inseto de tamanho moderado ou grande frequentemente toca nas anteras, quando sua cabeça se aproxima do nectário. Logo em seguida, as regiões da cabeça impregnadas de pólen podem tocar no estigma, auxiliando na transferência do pólen. Portanto, a referida espécie possui sistema de polinização generalizada.



Figura 9. Espécie vegetal com flores de formato indistinto, mas apresentando leves traços de polipétala profunda, enquanto as pétalas externas dão o formato aberto. As anteras (região interna do círculo) ficam dispostas externamente e o estigma se localiza na base, entre o círculo constituído pelas anteras e pétalas modificadas. Esta planta pertence à família Sapindaceae: *Serjania caracasana*.

2.5.2 Estratégia de forrageio dos visitantes

Os métodos de transferência do pólen aderido ao corpo dos polinizadores para os estigmas das flores foram agrupados em cinco tipos, resumidos na figura 10 e discriminados a seguir:

1. Região dorsal do tórax - nototribica (Figura 11). Exceto em *Pyrostegia venusta*, as flores das demais espécies de Bignoniaceae foram polinizadas por meio dessa estratégia (Figura 10). Portanto, esse método de polinização foi registrado somente em flores que possuíam formato de goela. Para que a polinização ocorra é indispensável que o visitante floral esteja coletando o néctar por meio de visita legítima (entrada pela abertura corolar para a sucção do néctar), e possua tamanho corporal que possibilite o contato entre o dorso de seu tórax e os órgãos reprodutivos da planta. Deve-se levar em consideração principalmente a largura corporal e não apenas o comprimento do visitante. Na sucção do néctar, o visitante penetra na flor, tocando simultaneamente a região dorsal do tórax nas anteras e no estigma. Percebe-se, após o forrageio em várias flores, a impregnação dessa região com pólen (Figura 11D). Visitantes que possuem largura corporal menor que a abertura corolar sugam o néctar sem tocar nas estruturas reprodutivas da flor. Em agrupamentos de plantas da mesma espécie, que apresentavam esse formato floral, os frutos produzidos possivelmente possuíam uma proporção elevada de sementes originárias de polinização cruzada.

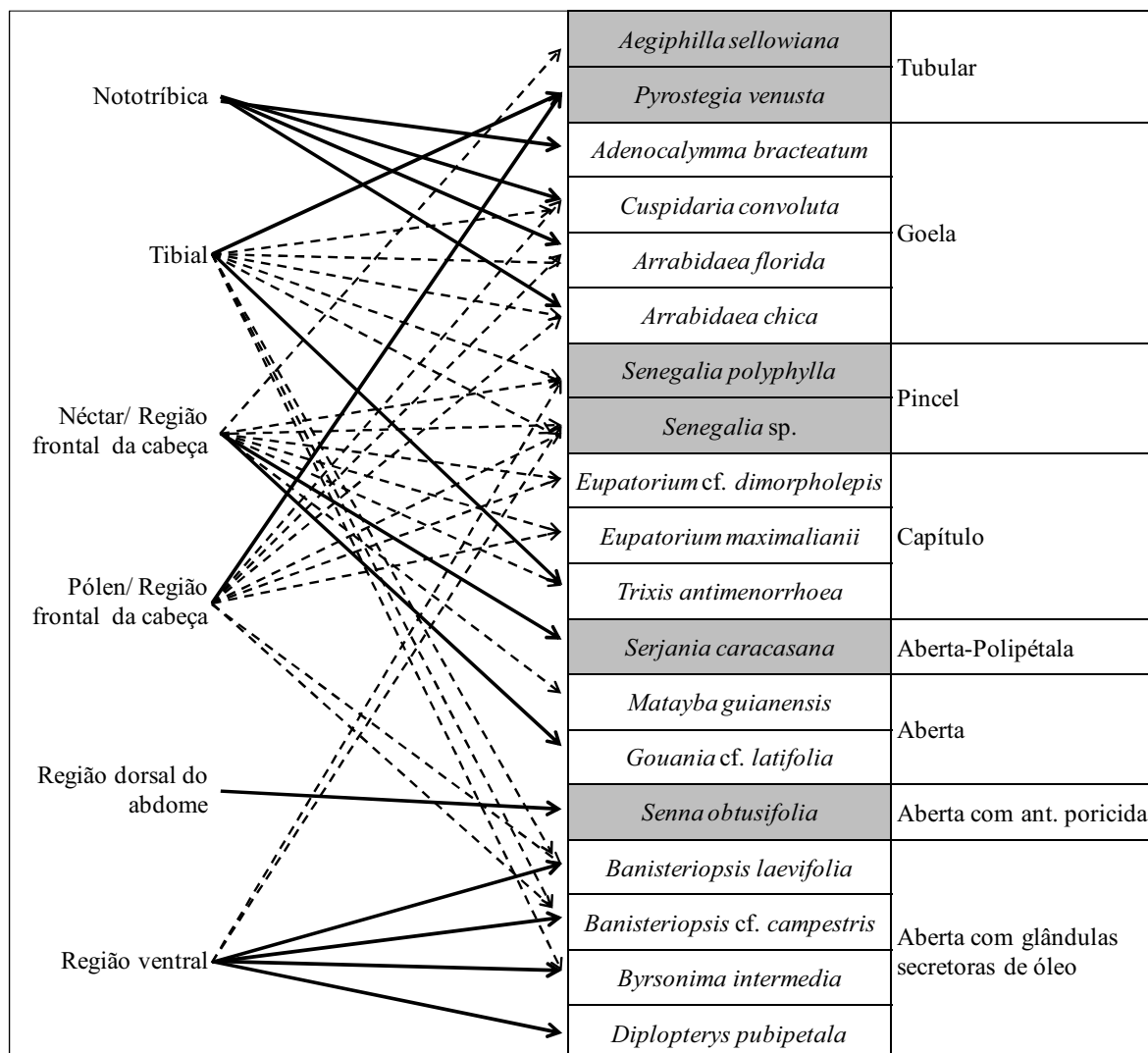


Figura 10. Indicação da região corpórea do visitante impregnado de pólen que toca no estigma das flores, de acordo com o formato floral apresentado pelas espécies vegetais estudadas. As setas tracejadas representam os métodos de transferência de pólen para os estigmas que aparentemente são pouco eficientes, enquanto as setas contínuas indicam os métodos de transferência que possivelmente são eficientes.

2. Região ventral do tórax e do abdome (Figura 12). Tipo de polinização ocorrido especialmente nas espécies de Malpighiaceae, por apresentarem formato floral tipicamente aberto, e nas espécies que possuem flores com formato de pincel (Figura 10). Nas Malpighiaceae, a superfície ventral do tórax e do abdome das abelhas é fortemente pressionada sobre as anteras e os estigmas para que elas consigam extrair o óleo com as pernas anteriores e medianas. Como os estigmas ficam posicionados próximo às anteras, é provável que frequentemente ocorra deposição de pólen naqueles órgãos durante o forrageio.

Parece ser comum a ocorrência de polinização cruzada, pois os polinizadores foram avistados visitando várias plantas até completarem suas cargas de óleo, antes de retornarem ao ninho.

Nas plantas que possuem flores com formato de pincel, representadas neste trabalho por duas espécies de Fabaceae, a parte ventral do tórax e do abdome dos visitantes florais é apenas esbarrada sobre as anteras e os estigmas, podendo promover a polinização. A produção de flores em grande quantidade por essas duas espécies vegetais parece estimular a polinização endogâmica.

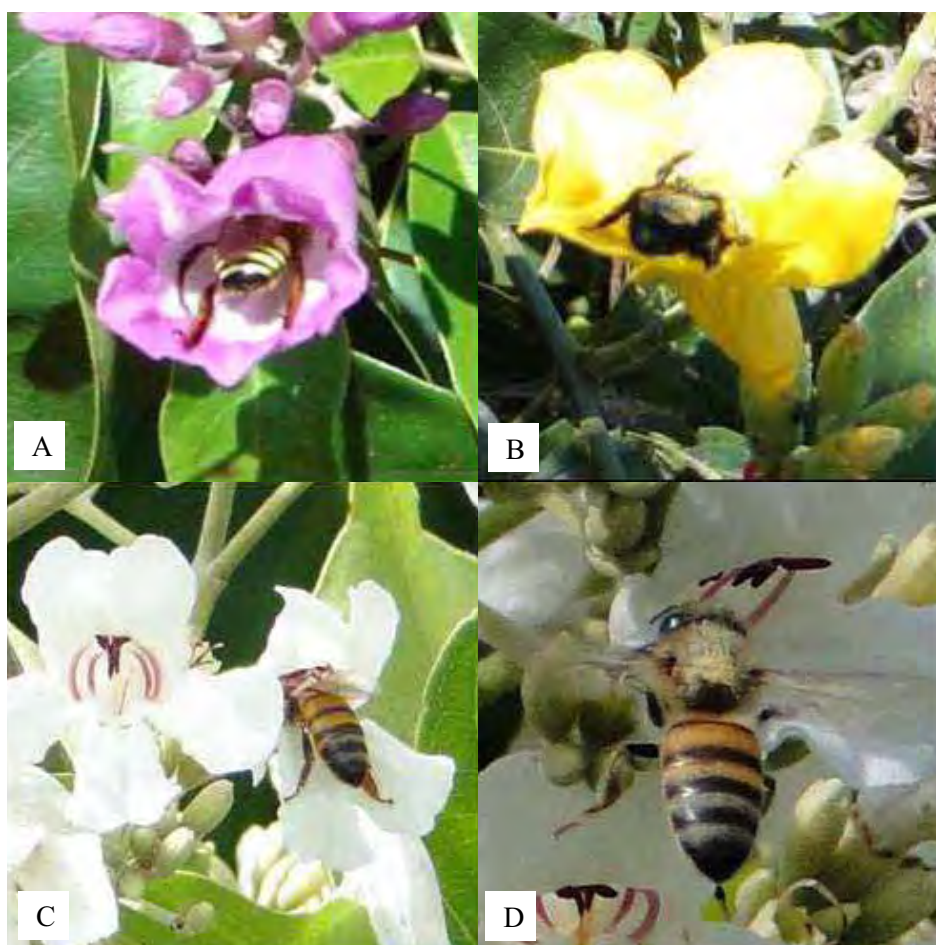


Figura 11. Exemplos de algumas espécies vegetais estudadas cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pela "região dorsal do tórax" dos polinizadores, durante a extração do néctar. Na ilustração D, é nitidamente visível a carga de pólen aderido ao tórax da operária de *Apis mellifera*. Todas as plantas fotografadas pertencem à família Bignoniaceae: A – *Arrabidaea chica*; B – *Adenocalymma bracteatum*; C e D – *Arrabidaea florida*.

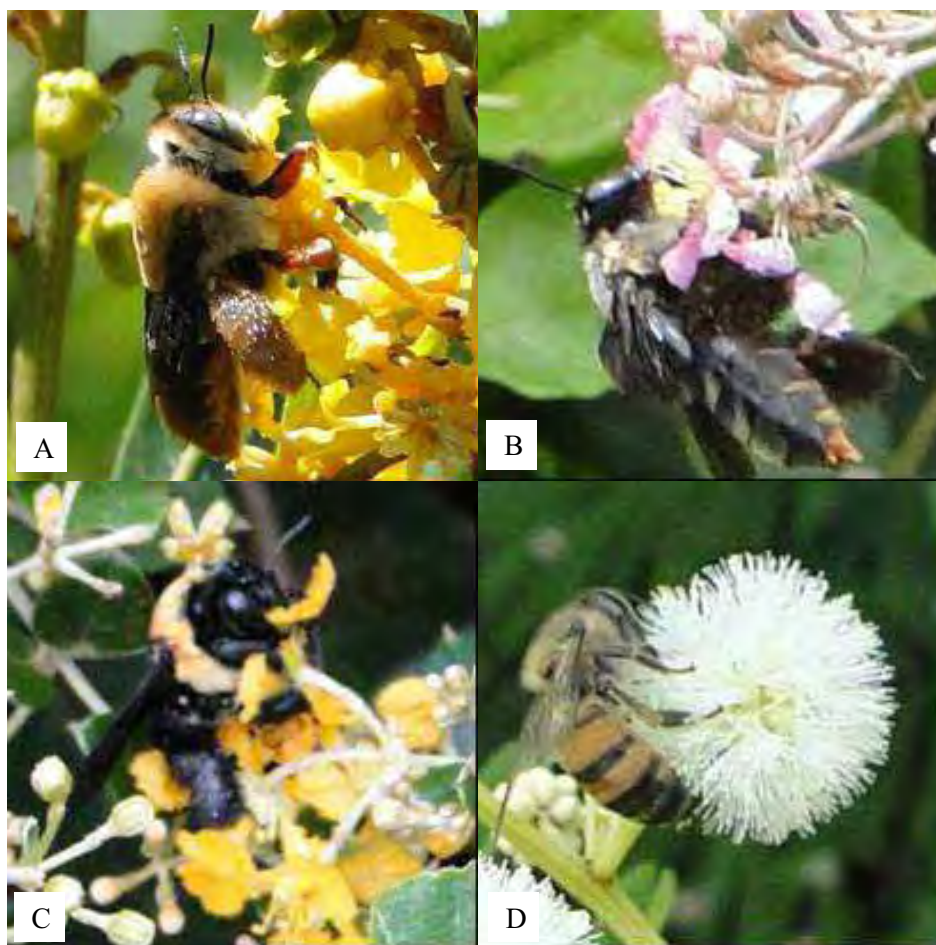


Figura 12. Exemplos de algumas espécies vegetais estudadas cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pela "região ventral do tórax e do abdome" dos polinizadores, durante a extração de óleo, pólen ou néctar. Com exceção à flor mostrada na figura D, as demais flores pertencem a plantas da família Malpighiaceae: A – *Byrsonima intermedia*; B – *Banisteriopsis* cf. *campestris*; C – *Banisteriopsis laevifolia*; D – *Senegalia* sp. (Fabaceae).

3. Peças bucais e região frontal da cabeça (Figuras 13 e 14). Não houve um padrão básico de formato floral associado à polinização realizada por visitantes que utilizam as peças bucais para extrair os recursos florais. Esse método de polinização pode ser subdividido em duas estratégias distintas, de acordo com o recurso coletado.

A primeira estratégia ocorreu frequentemente nas flores de muitas espécies vegetais para a sucção do néctar pelos polinizadores (Figura 13). Ao sugarem o néctar das flores de determinadas espécies vegetais (Figura 10), os polinizadores constantemente esbarram a parte frontal da cabeça e das peças bucais nas anteras, fazendo com que um pouco de pólen quase sempre fique aderido à referida região. Durante o forrageio entre as flores, as estruturas corporais do polinizador impregnadas de pólen também esbarram no estigma e isto

possivelmente resulta em deposição de parte do pólen nesse órgão reprodutivo, promovendo a polinização.

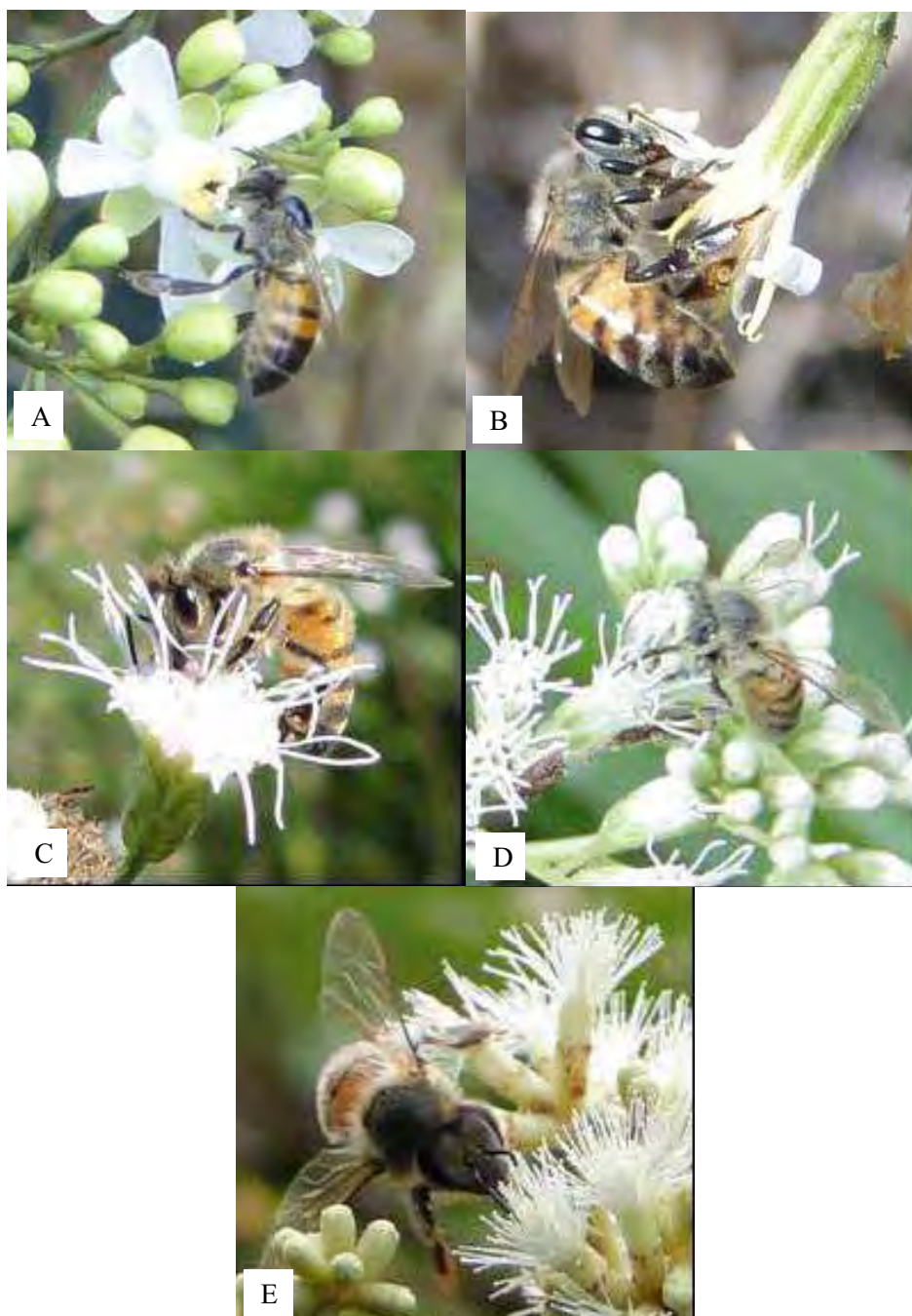


Figura 13. Exemplos de algumas espécies vegetais estudadas cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pelas "peças bucais e região frontal da cabeça" dos polinizadores, durante a extração do néctar. As flores pertencem a plantas de três famílias: A – *Serjania caracasana* (Sapindaceae); B – *Trixis antimenorrhoea* (Asteraceae); C – *Eupatorium maximalianii* (Asteraceae); D – *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* (Asteraceae); *Senegalia polyphylla* (Fabaceae).

A segunda estratégia observada nesta pesquisa ocorreu quando os polinizadores coletavam pólen das flores (Figura 14). Esse tipo de polinização só é possível porque muitas abelhas geralmente utilizam as peças bucais para a coleta do pólen, depositando-o posteriormente em estruturas morfológicas de transporte, tais como as tíbias das pernas posteriores. Durante a coleta do pólen, é comum a abelha esfregar regiões da cabeça impregnadas de pólen nos estigmas das flores. Muitas vezes os organismos que efetuam a polinização utilizando essa estratégia causam mais efeito negativo à flor do que benefício, por causa da limitação da quantidade de pólen transferido para o estigma (SCHUSTER et al., 1993; ASHMAN et al., 2004). As flores polinizadas por esse método frequentemente possuem anteras e estigmas próximos entre si (Figura 10). *Pyrostegia venusta* foi a única espécie vegetal que apresentou isolamento espacial entre os órgãos reprodutivos masculino e feminino, tendo sido privilegiada por esse tipo de polinização. Isso foi possível porque em várias ocasiões as abelhas pousavam diretamente nos órgãos reprodutivos e caminhavam sobre eles, resultando em contatos mais frequentes entre essas estruturas da flor e muitas regiões corporais dos insetos impregnadas de pólen, especialmente a cabeça.

4. Tibial (Figura 15). Esse método de polinização também não está associado a um formato floral específico (Figura 10). É um tipo de polinização desenvolvido exclusivamente por abelhas, porque durante a coleta do pólen elas o depositam na tíbia, que é uma estrutura especializada para o transporte de pólen pela abelha, na forma de corbícula ou escopa. Esse método provavelmente resulta em maior deposição de pólen nos estigmas em relação ao tipo anterior, devido à elevada carga polínica aderida à tíbia. Não há necessidade de as anteras e os estigmas estarem próximos entre si, pois pode ocorrer deposição de grande quantidade de pólen nos estigmas pelo fato de a abelha que transporta a carga polínica caminhar sobre os órgãos reprodutivos.

5. Região dorsal do abdome (Figura 16). Método de extração observado exclusivamente nas flores da espécie *Senna obtusifolia*, dentre as espécies vegetais estudadas nessa pesquisa. Abelhas capazes de realizar a vibração nas anteras ficam com o corpo todo impregnado de pólen, à medida que os grãos são liberados das anteras. A abelha geralmente toca a região superior do abdome no estigma da flor. Pela produção de poucas flores por planta e tendo como polinizadoras abelhas com dimensões corporais grandes, especialmente dos gêneros *Bombus* e *Xylocopa* [comprimento total do corpo maior que 14 mm e largura do tórax maior que 6 mm (ROUBIK, 1989)], é provável a ocorrência de polinização cruzada, em frequência maior do que em qualquer outra espécie vegetal utilizada neste estudo.

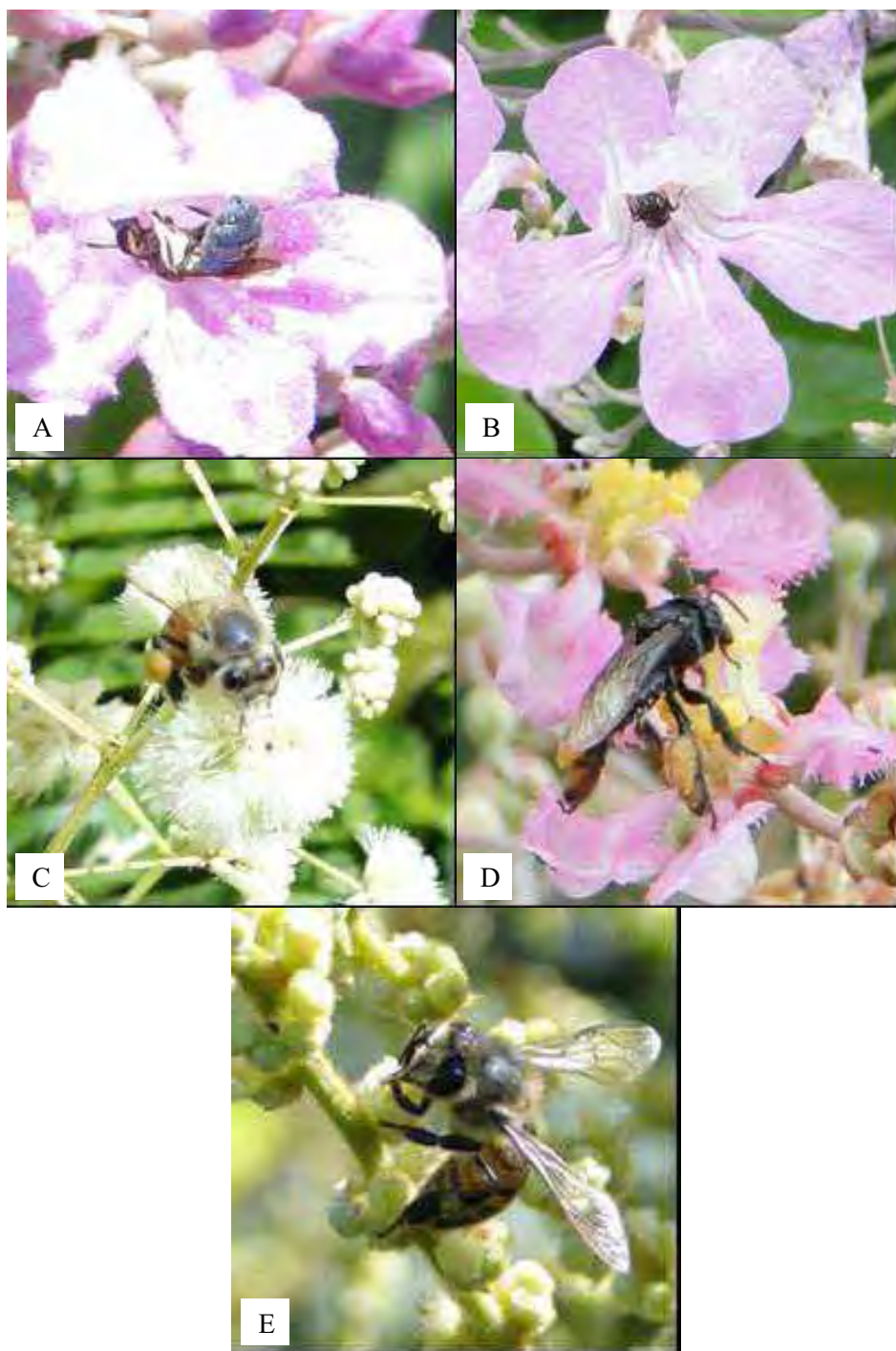


Figura 14. Exemplos de algumas espécies vegetais estudadas cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pelas "peças bucais e região frontal da cabeça" dos polinizadores, durante a extração do pólen. As flores pertencem a plantas de quatro famílias: A – *Arrabidaea chica* (Bignoniaceae); B – *Cuspidaria convoluta* (Bignoniaceae); C – *Senegalia* sp. (Fabaceae); D – *Banisteriopsis* cf. *campestris* (Malpighiaceae); E – *Gouania* cf. *latifolia* (Rhamnaceae).

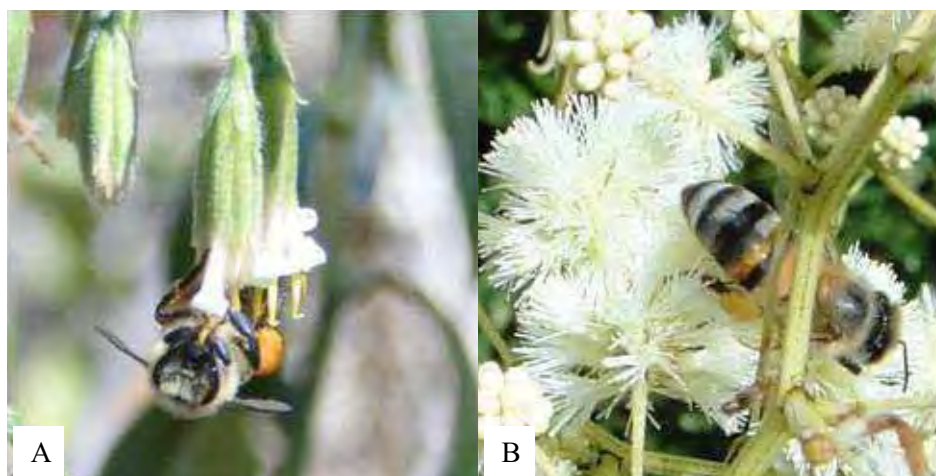


Figura 15. Exemplos de duas espécies vegetais estudadas cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pelas "tíbias" dos polinizadores, durante a extração do pólen. As flores pertencem a plantas de duas famílias: A – *Trixis antimenorrhoea* (Asteraceae); B – *Senegalia* sp. (Fabaceae).



Figura 16. Exemplo da única espécie vegetal estudada cuja deposição de pólen no estigma das flores é promovida pelos polinizadores por meio da "região dorsal do abdome", durante a extração do pólen nas anteras poricidas. Esta espécie pertence à família Fabaceae: *Senna obtusifolia*.

Embora vários trabalhos tenham evidenciado que as características florais de muitas espécies evoluíram para elas serem polinizadas por determinado tipo de visitante (AIGNER, 2001; FENSTER et al., 2004), ainda é imprescindível o estudo da diversidade dos grupos funcionais de visitantes e o comportamento desenvolvido por eles. As síndromes de polinização foram destinadas a serem utilizadas como uma tentativa formal de estabelecer padrões de evolução convergente entre as plantas independentes, mas não como um substituto

para observações de campo (JOHNSON e STEINER, 2000), porque não são indicadores precisos e infalíveis na determinação do polinizador (MACHADO e LOPES, 2004). O estudo torna-se ainda mais importante quando se trata de um ambiente com histórico de degradação. Nessas condições, a diversidade dos visitantes florais e o tamanho de suas populações podem sofrer alterações, como consequência da destruição de seus nichos tróficos e de nidificação, dentre outros fatores (KEARNS et al., 1998).

A especialização floral geralmente envolve a ocorrência de um comportamento estereotipado predominante, que o polinizador utiliza para a obtenção do recurso floral (WADDINGTON, 1983).

Já nas flores generalistas é frequente a visita de polinizadores de vários grupos funcionais, cada qual apresentando, ou não, um comportamento particular de forrageio durante a deposição do pólen no estigma das flores (observação pessoal).

Mesmo considerando que a ampla diversidade de formatos florais seja explicada pela tradicional hipótese de relações coevolutivas entre angiospermas e seus polinizadores, desde a época de Darwin (1862) até os dias atuais (CREPET, 1983; MÜLLER, 1996; GRIMALDI, 1999), é nítida a gama de visitantes florais adicionais que não polinizam muitas angiospermas (LYON e CHADEK, 1971; COLWELL et al., 1974; McDADE e KINSMAN, 1980; ARIZMENDI et al., 1996; IRWIN e BRODY, 1998; NAVARRO, 1999; IRWIN, 2000; MALOOF e INOUE, 2000; LARA e ORNELAS, 2001; DEDEJ e DELAPLANE, 2004; POLATTO e ALVES Jr., 2008). São diversos os mecanismos utilizados pelos furtadores/pilhadores na extração de recursos, sem beneficiar a flor com a polinização (ver INOUE, 1980) (Tabela 3).

Um visitante furtador de recurso frequentemente usa a mesma abertura utilizada pelo polinizador (visita legítima), mas uma incompatibilidade entre as estruturas morfológicas do visitante e da flor impossibilita a polinização (Figura 17). Contudo, o furtador pode polinizar a flor acidentalmente caso ocorra contato de partes de seu corpo, impregnadas de grãos de pólen, com o estigma da flor. Em todos os tipos de furtos, nenhuma perfuração é feita na flor.

Já a pilhagem de néctar ocorre comumente em flores profundas (Figura 18). Nesse caso, para obter néctar, o visitante pilhador realiza uma perfuração na face externa da corola, na altura do nectário, ignorando a abertura floral usada pelos polinizadores (visita ilegítima). É um tipo de comportamento que jamais resulta em polinização.

Tabela 3. Número de espécies de abelhas e demais assembleias de visitantes polinizadores (polin.) ou furtadores/pilhadores de recursos (f/p) e estratégias comportamentais de forrageio desenvolvidas pelos furtadores/pilhadores nas flores das espécies vegetais estudadas.

Família	Espécies estudadas	Abelhas (nº de espécies)		Demais visitantes (nº de espécies)		Comportamento dos f/p
		polin.	f/p	polin.	f/p	
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	9	5	-	3	Fn/Ppn
	<i>Arrabidaea florida</i>	4	9	-	4	Fn
	<i>Cuspidaria convoluta</i>	4	-	-	1	Fn
	<i>Adenocalymma bracteatum</i>	1	6	-	9	Fn/Fne/ Ppn
	<i>Pyrostegia venusta</i>	1	5	~*	3	Fn/Fpn
Malpighiaceae	<i>Diplopterys pubipetala</i>	6	-	-	-	-
	<i>Byrsonima intermedia</i>	6	-	-	-	-
	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i>	4	-	-	-	Fo
	<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	4	-	-	-	-
Asteraceae	<i>Trixis antimenorrhoea</i>	2	-	-	1	Fn
	<i>Eupatorium maximalianii</i>	2	-	18	-	-
	<i>Eupatorium cf. dimorpholepis</i>	4	-	15	-	-
Fabaceae	<i>Senna obtusifolia</i>	3	1	-	-	Fp
	<i>Senegalia</i> sp.	5**	**	12**	**	Fp/Fn
	<i>Senegalia polyphylla</i>	4**	**	24**	**	Fp/Fn
Sapindaceae	<i>Serjania caracasana</i>	2	3	1	3	Fn/Fp
	<i>Matayba guianensis</i>	7**	**	21**	**	Fp/Fn
Lamiaceae	<i>Aegiphilla sellowiana</i>	2**	**	6**	**	Fp/Fn
Rhamnaceae	<i>Gouania cf. latifolia</i>	2	-	15	-	-

Fn = furtador de néctar; Fne = furtador de néctar extrafloral; Fp = furtador de pólen; Fo = furtador de óleo; Ppn = pilhador primário de néctar

* = espécies de beija-flores não quantificadas

** = em algumas situações todos os visitantes agiram como polinizadores e, em outras, como furtadores de recursos

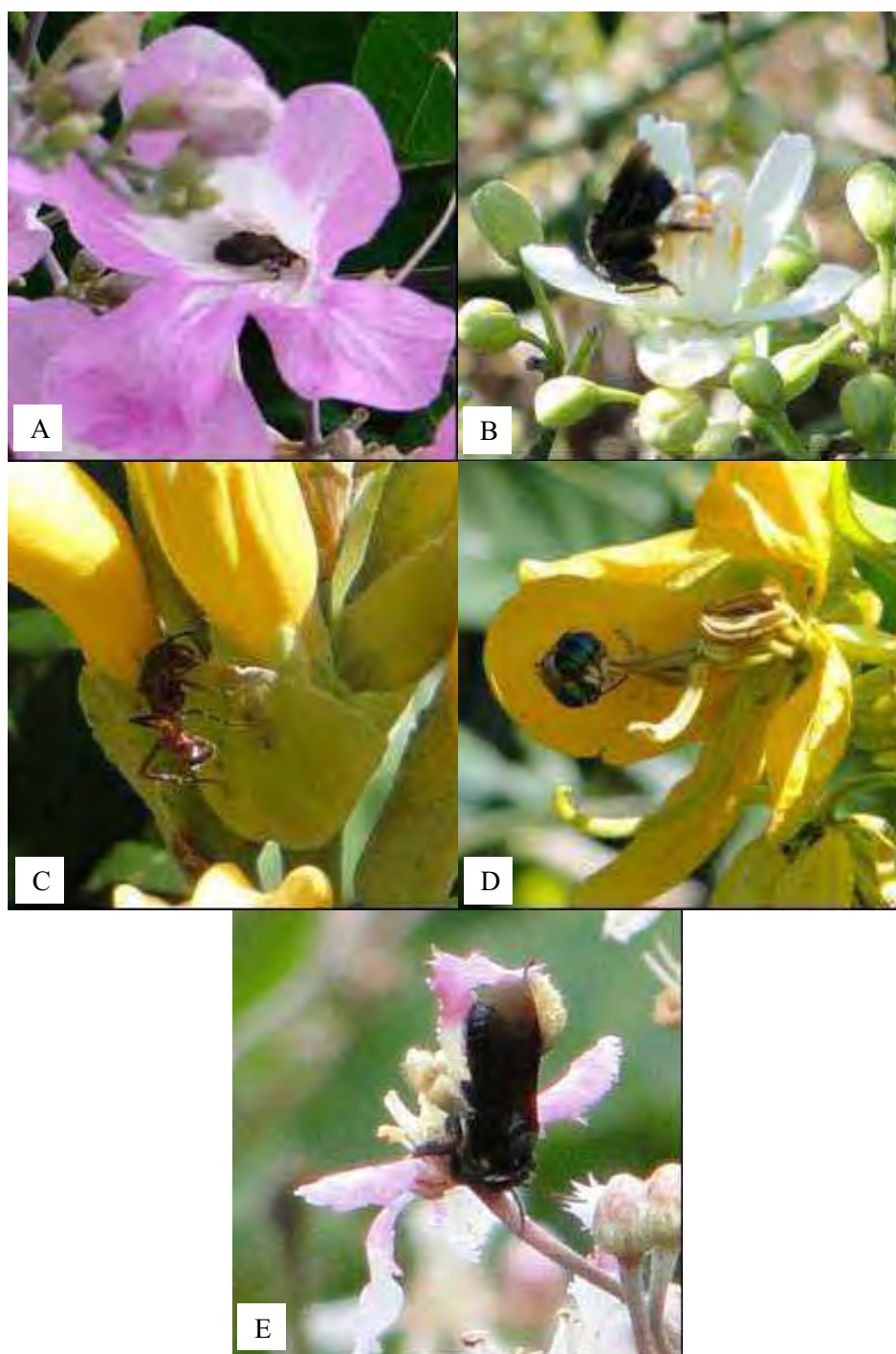


Figura 17. Exemplos de comportamentos de forrageio em algumas espécies vegetais estudadas que não resultam em deposição de pólen nos estigmas florais, mas nenhum dano estrutural é causado à flor. A – furto de néctar em flor de *Cuspidaria convoluta*. B – furto de néctar em *Serjania caracasana*. C – furto de néctar extrafloral em *Adenocalymma bracteatum*. D – furto de pólen em *Senna obtusifolia*. E – furto de óleo em *Banisteriopsis* cf. *campestris*.

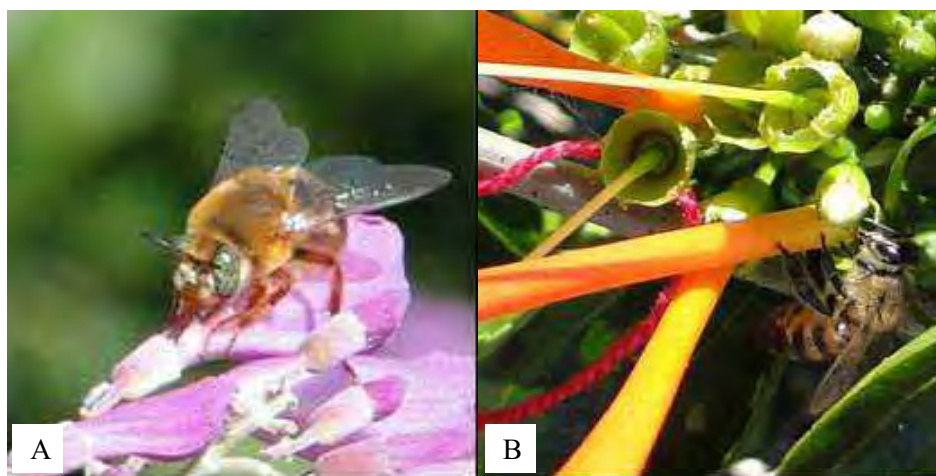


Figura 18. Exemplos de comportamentos de forrageio em duas espécies vegetais estudadas que não resultam em deposição de pólen nos estigmas florais e causaram danos nos tecidos florais. Pilhagem de néctar em *Arrabidaea chica* (A) e em *Pyrostegia venusta* (B).

2.5.3 Graus de especialização floral

Wilson et al. (2004) diferenciaram as adaptações fenotípicas das flores de espécies de *Penstemon* (um gênero da família Scrophulariaceae, comum na América do Norte) em dois grupos: flores polinizadas por himenópteros e flores polinizadas por pássaros. De acordo com esses autores, as flores polinizadas por himenópteros apresentaram coloração amarela ou violeta, com guias de recurso presentes e plataforma de pouso, enquanto as flores polinizadas por pássaros se caracterizaram especialmente pela coloração vermelha.

Contudo, os fenótipos florais das espécies estudadas que foram polinizadas por insetos ou himenópteros possuem diversos caracteres particulares que determinam os grupos funcionais de polinizadores em níveis inferiores, especialmente daqueles vegetais com sistemas de polinização não generalizados.

Na área de estudo utilizada na presente pesquisa foram constatados os cinco graus de especialização, dentre as espécies vegetais estudadas. Houve maior ocorrência de sistemas de polinização altamente especializados, com cinco espécies, enquanto o sistema generalista foi observado em apenas duas espécies (Figura 19).

As flores das espécies vegetais generalistas e altamente generalistas tendem a ser polinizadas por mais de um método de transferência do pólen e geralmente envolvem vários grupos funcionais de polinizadores (GOMEZ, 2002). Essa foi a condição encontrada na área de estudo (Figura 19). Entretanto, a proporção de pólen depositado nos estigmas parece ser baixa devido à falta de ajuste entre flor e polinizador. O evento possivelmente resulta na necessidade de ocorrer maior número de visitas por flor para promover a formação do fruto.

As espécies de plantas que apresentaram o sistema de polinização altamente generalista foram polinizadas por quatro ou cinco grupos funcionais de polinizadores ocasionais (Tabela 4). No limite extremo encontra-se a espécie *Matayba guianensis*, que recebeu forrageios de 28 espécies de visitantes florais, sendo que todas elas foram classificadas como vetores ocasionais de pólen. Uma quantidade ínfima de pólen é aderida ao corpo do visitante e, quando há o contato com o estigma das flores, possivelmente pouco pólen pode ser depositado. Por isso sugere-se que os vetores ocasionais de pólen sejam colocados em um nível incerto, pois eles podem agir como polinizadores ou furtadores de recursos, dependendo da sua posição em relação à flor durante a extração do recurso. Não haveria equívoco se todos os visitantes fossem considerados furtadores de recursos, considerando os argumentos de Hargreaves et al. (2009) e Polatto et al. (2012). Segundo os referidos autores, os furtadores de recursos representariam os animais menos eficientes com capacidade de realizar a polinização cruzada, considerando-se que eles pudessem, ocasionalmente, deixar uma carga ínfima de pólen no estigma das flores de outras plantas da mesma espécie e, conseqüentemente, efetuar a polinização. A mesma situação foi encontrada nas demais espécies de plantas altamente generalistas.

Tanto as flores generalistas como as altamente generalistas recebem visitas de polinizadores que aparentemente são pouco eficientes na deposição do pólen nos estigmas. Contudo, percebeu-se maior frequência de visitas que podem resultar em deposição de pólen nos estigmas nas flores generalistas. Aqui, já é possível caracterizar um polinizador, mesmo que ele não seja eficiente na transferência do pólen para os estigmas (Figura 19).

Por outro lado, aquelas espécies especialistas e altamente especialistas tendem a ser polinizadas predominantemente por meio de um único método. Também há ocorrência de poucos polinizadores, sendo que eles, em sua maioria, possuem formatos corporais muito similares entre si (Tabela 4). A deposição eficiente de grãos de pólen nos estigmas de flores das espécies de Malpighiaceae e em *Senna obtusifolia* envolveu apenas um tipo de polinizador e foi realizada por meio de uma única estratégia comportamental, apesar de elas terem sido visitadas por organismos de mais de um grupo funcional. No entanto, o número de espécies dentro do grupo funcional de polinizadores foi muito restrito (Tabela 4). Por exemplo, as flores de *Banisteriopsis laevifolia*, pertencente à família Malpighiaceae, foram polinizadas por apenas quatro espécies de abelhas das tribos Centridini e Tapinotaspidini. Nas demais espécies de Malpighiaceae, os visitantes que predominaram nas fontes alimentares eram abelhas das tribos Centridini, Tapinotaspidini e Tetrapediini, também representadas por pequeno número de espécies (Tabela 4). É um grupo de abelhas que, além de coletarem pólen

e néctar, têm preferência em explorar flores que disponibilizam óleos (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007).

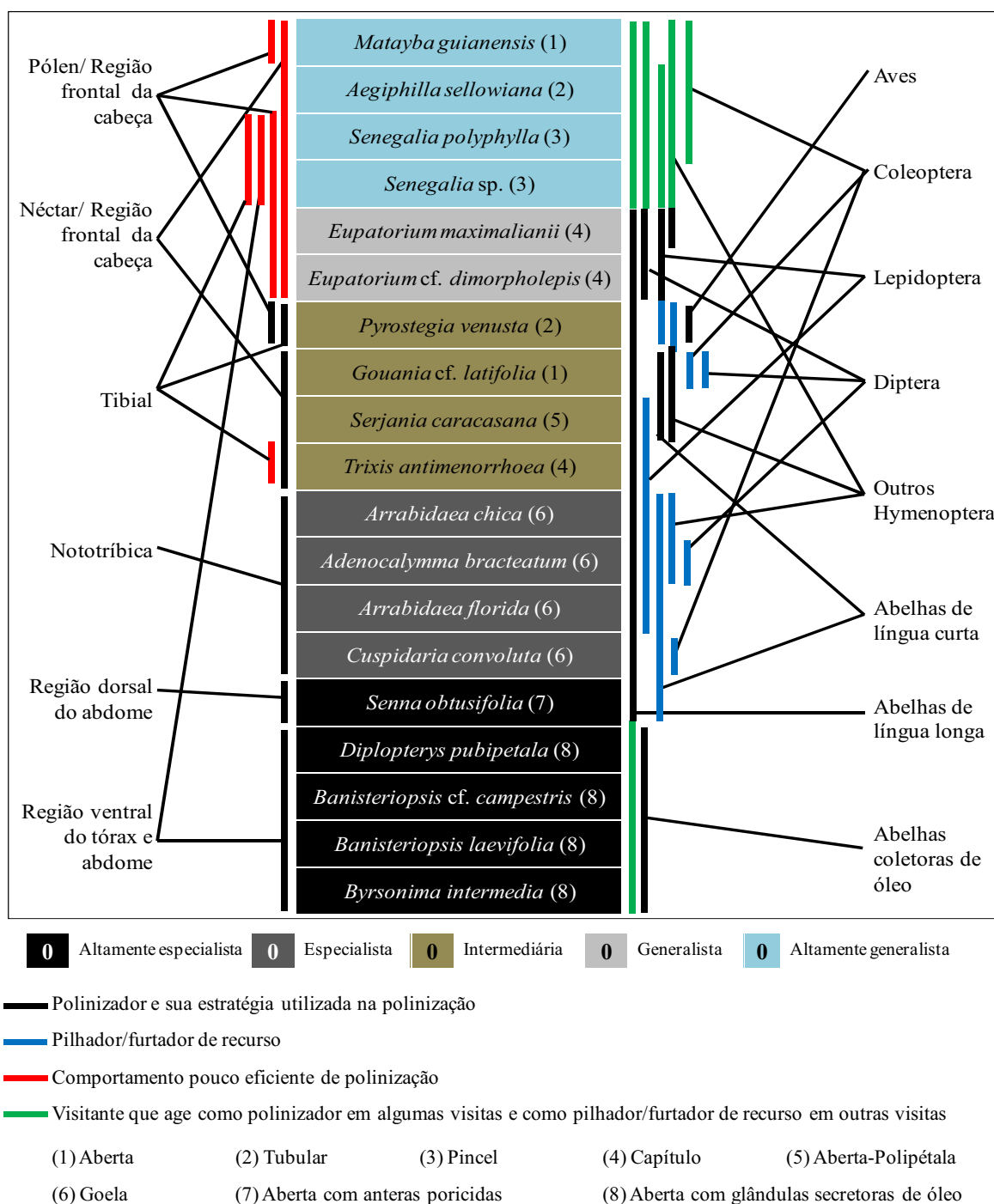


Figura 19. Adaptação floral das espécies vegetais estudadas quanto ao grau de especialização ao polinizador. Nas espécies vegetais com sistemas de polinização intermediários, especializados e altamente especializados o comportamento desenvolvido pelos polinizadores não-eficientes foi omitido (veja Figura 10).

Embora haja pouca evidência de como cada tipo de polinizador interfere na capacidade reprodutiva da planta, muitas vezes espera-se que algumas das interações produzam efeito negativo (THOMSON e THOMSON, 1992). Os forrageios intensos dos polinizadores não-eficientes (os que extraem muito pólen, mas depositam apenas uma pequena quantidade dele nos estigmas) reduzem o desempenho dos polinizadores eficientes (aqueles que extraem e depositam grande quantidade de pólen xenogâmico nos estigmas) porque o pólen é um recurso finito (AIGNER, 2001; HARGREAVES et al., 2009).

Assim sendo, pode ser aventada a hipótese de que as espécies vegetais com flores especializadas, cujos polinizadores eficientes estejam presentes em seus habitats, possivelmente sofrem mais prejuízos com os forrageios dos polinizadores não-eficientes. As espécies vegetais que apresentaram flores com formato de goela, exceto *Cuspidaria convoluta*, representariam um exemplo típico de interações negativas com os polinizadores não-eficientes.

Quando os polinizadores eficientes (abelhas de tamanho corporal médio ou grande) forrageassem as flores já visitadas anteriormente pelos polinizadores não-eficientes, sua eficiência de polinização seria drasticamente reduzida devido à limitação da carga polínica aderida ao seu tórax. Por outro lado, parece que a espécie *Cuspidaria convoluta* depende dos polinizadores não-eficientes para a polinização de suas flores, pois houve pouca preferência dos polinizadores eficientes em forrageá-las. Este fato talvez seja o motivo da baixa taxa de frutificação natural de *Cuspidaria convoluta*, em comparação com as demais plantas com flores em formato goela (ver Tabela 3 no capítulo 2).

Tabela 4. Continuação.

Visitantes florais	Espécies vegetais, alocadas em graus de especialização floral																			To- tal
	Altamente especialista					Especialista				Intermediária				Gene- ralista			Altamente generalista			
	Bi	Bl	Bc	Dp	So	Cc	Af	Ab	Ac	Ta	Sc	Gl	Pv	Ed	Em	Ss	Sp	As	Mg	
Tipo 3															1		4			5
Tipo 4																	3			3
<u>Sphecidae</u>																				
Tipo 1																		7		7
Tipo 2																	2			2
<u>Crabronidae</u>																				
Tipo 1																3				3
Tipo 2																1				1
Tipo 3																5	1			6
<u>Pompilidae</u>																				
Tipo 1										5										5
Tipo 2																		8		8
Tipo 3																		3		3
Tipo 4																1				1
Tipo 5																	8			8
<u>Chrysididae</u>																				
Tipo 1										1										1
<u>Mutillidae</u>																				
Tipo 1									1									1		2
<u>Tiphidae</u>																				
Tipo 1																6				6
<u>Leucospidae</u>																				
Tipo 1							3												3	3
Tipo 2																	1			1
Subtotal (Outros Hymenoptera)	0	0	0	0	0	0	4	24	1	0	9	12	2	0	2	16	42	5	60	177

Tabela 4. Continuação.

Visitantes florais	Espécies vegetais, alocadas em graus de especialização floral																	To- tal			
	Altamente especialista					Especialista			Intermediária			Gene- ralista			Altamente generalista						
	Bi	Bl	Bc	Dp	So	Cc	Af	Ab	Ac	Ta	Sc	Gl	Pv	Ed	Em	Ss	Sp		As	Mg	
DIPTERA																					
<u>Tabanidae</u>																					
Stonemyia sp. 1																				4	4
Stonemyia sp. 2																				2	
<u>Syrphidae</u>																					
Ornidia obesa										29		13	1	28	108	4			183		
Eritalis sp. 1										27		10	1	41	12		5		96		
Eritalis sp. 2										7				42					49		
Eritalis sp. 3										2		9	5		5				21		
Eritalis sp. 4														1					1		
Eritalis sp. 5										77		48			16				141		
Eritalis sp. 6													9						9		
Eritalis sp. 7												1							1		
Baccha sp.											5		4	1	7	2			19		
<u>Sarcophagidae</u>																					
Fletcherimyia sp.					92					102							4		198		
Microcerella sp.					23														23		
<u>Calliphoridae</u>																					
Lucilia eximia																	11		11		
Chrysomya albiceps											3			3					6		
Chrysomya megacephala					5					65									70		
Subtotal (Diptera)					0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	81	22	116	148	6	24	834

Tabela 4. Continuação.

Visitantes florais	Espécies vegetais, alocadas em graus de especialização floral																			To- tal	
	Altamente especialista					Especialista				Intermediária				Gene- ralista		Altamente generalista					
	Bi	Bl	Bc	Dp	So	Cc	Af	Ab	Ac	Ta	Sc	Gl	Pv	Ed	Em	Ss	Sp	As	Mg		
LEPIDOPTERA																					
Tipo 1											9									9	
Tipo 2										2										2	
Tipo 3																		1		1	
Tipo 4							1										1			2	
Tipo 5																	2			2	
Tipo 6																	1			1	
Tipo 7																	1			1	
Tipo 8							1								3					4	
Tipo 9															1					1	
<u>Hesperiidae</u>																					
Urbanus sp. 1							1								9					10	
Urbanus sp. 2															2					2	
Tipo 1									2											2	
Tipo 2							1													1	
Tipo 3								1						1	32					34	
Tipo 4														2	2					4	
Tipo 5															12					12	
Tipo 6															34					34	
Tipo 7															4					4	
Tipo 8														8						8	
Tipo 9														2						2	
Tipo 10														1	1					1	
Tipo 11							32							22						54	
Tipo 12														6						6	

Tabela 4. Continuação.

Visitantes florais	Espécies vegetais, alocadas em graus de especialização floral																			To- tal
	Altamente especialista					Especialista				Intermediária				Gene- ralista			Altamente generalista			
	Bi	Bl	Bc	Dp	So	Cc	Af	Ab	Ac	Ta	Sc	Gl	Pv	Ed	Em	Ss	Sp	As	Mg	
<u><i>Sphingidae</i></u> <i>Erinnyis</i> sp.									4											4
<u><i>Arctiidae</i></u> <i>Uretheisa</i> sp.															13					13
<u><i>Ctenuchidae</i></u> Tipo 1																	2	301		303
Tipo 2														2			7			9
Tipo 3														2			1			3
Tipo 4														1						1
Tipo 5													1							1
Subtotal (Lepidoptera)	0	0	0	0	0	0	2	35	6	2	9	0	1	47	112	2	314	1	0	531
<u>COLEOPTERA</u>																				
Tipo 1																		1		1
Tipo 2						1											7	1		9
Tipo 3												2								2
<u><i>Cerambycidae</i></u> Tipo 1																			2	2
Tipo 2																		1		1
Tipo 3																	1			1
Tipo 4																	1			1
<u><i>Curculionidae</i></u> Tipo 1																			1	1
Subtotal (Coleoptera)	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	9	1	5	18
TOTAL	140	32	252	91	36	36	210	222	227	167	415	1067	182	292	380	521	1140	94	224	5728

Sapind. = Sapindaceae, *La.* = Lamiaceae, *Rh.* = Rhamnaceae

Ac = *Arrabidaea chica*, *Af* = *Arrabidaea florida*, *Cc* = *Cuspidaria convoluta*, *Ab* = *Adenocalymma bracteatum*, *Pv* = *Pyrostegia venusta*, *Dp* = *Diplopterys pubipetala*, *Bi* = *Byrsonima intermedia*, *Bc* = *Banisteriopsis cf. campestris*, *Bl* = *Banisteriopsis laevifolia*, *Ta* = *Trixis antimenorrhoea*, *Em* = *Eupatorium maximalianii*, *Ed* = *Eupatorium cf. dimorpholepis*, *So* = *Senna obtusifolia*, *Ss* = *Senegalia sp.*, *Sp* = *Senegalia polyphylla*, *Sc* = *Senegalia caracasana*, *Mg* = *Matayba guianensis*, *As* = *Aegiphilla sellowiana*, *Gl* = *Gouania cf. latifolia*

2.6 CONCLUSÃO

Em um local que apresenta formação florestal secundária em diferentes estágios sucessionais, mas ainda em um nível intermediário de desenvolvimento, é esperado que o ambiente seja ocupado predominantemente por lianas. Essa foi a condição ambiental observada no fragmento florestal, com histórico de degradação, utilizado nesta pesquisa. Foi observado maior número de espécies pertencente às famílias Bignoniaceae e Malpighiaceae.

O formato floral mostrou-se uma boa ferramenta para avaliar o grau de especialização das espécies estudadas. Contudo, somente por meio do estudo complementar das espécies de visitantes florais e do comportamento utilizado por eles na coleta dos recursos florais foi possível estabelecer o nível de especialização de cada espécie vegetal.

A comunidade vegetal constituída pelas espécies estudadas apresentou um contínuo de sistemas de polinização, desde os níveis mais especializados até os mais generalizados. As espécies vegetais consideradas mais especialistas foram forrageadas predominantemente pelo grupo funcional de polinizadores eficientes, enquanto as espécies mais generalistas foram visitadas por organismos de quatro ou cinco grupos funcionais, mas nenhum dos visitantes observados agiu como polinizador eficiente. Além disso, não foi possível caracterizar se o visitante era um vetor de pólen ou um simples furtador/pilhador de recursos florais nas espécies mais generalistas.

Além da atividade dos visitantes que agiram como polinizadores efetivos foram observadas cinco estratégias de extração dos recursos florais que, frequentemente, não resultam em polinização, a saber: furto de pólen, furto de néctar, furto de néctar extrafloral, furto de óleo e pilhagem primária de néctar.

2.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIGNER, P. A. Optimality modeling and fitness trade-offs: when should plants become pollinator specialists? **Oikos**, Copenhagen, v. 95, n. 1, p. 177-184, 2001.

ALCANTARA, S.; LOHMANN, L. G. Evolution of floral morphology and pollination system in Bignoniaceae (Bignoniaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 97, n. 5, p. 782-796, 2010.

ARCEO-GOMEZ, G.; MARTINEZ, M. L.; PARRA-TABLA, V.; GARCIA-FRANCO, J. G. Anther and stigma morphology in mirror-image flowers of *Chamaecrista chamaecristoides* (Fabaceae): implications for buzz pollination. **Plant Biology**, Stuttgart, v. 13, n. 1, p. 19-24, 2011.

ARIZMENDI, M. C.; DOMINGUEZ, C. A.; DIRZO, R. The role of an avian nectar robber and of hummingbird pollinators in the reproduction of two plant species. **Functional Ecology**, Oxford, v. 10, n. 1, p. 119-127, 1996.

ARMBRUSTER, W. S. Evolutionary and ecological aspects of specialized pollination: views from the Arctic to the Tropics. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. (Ed.). **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 260-282.

ASHMAN, T. L.; KNIGHT, T. M.; STEETS, J. A.; AMARASEKARE, P.; BURD, M.; CAMPBELL, D. R.; DUDASH, M. R.; JOHNSTON, M. O.; MAZER, S. J.; MITCHELL, R. J.; MORGAN, M. T.; WILSON, W. G. Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. **Ecology**, Tempe, v. 85, n. 9, p. 2408-2421, 2004.

BAKER, H. G. Characteristics and modes of origin of weeds. In: BAKER, H. G.; STEBBINS, G. L. (Ed.). **The genetics of colonizing species**. New York: Academic Press, 1965. p. 147-168.

BOND, W. J. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 344, n. 1307, 83-90, 1994.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, San José, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.

BUDOWSKI, G. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland rainforests. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 11, n. 1, p. 44-48, 1970.

CAPPELLARI, S. C.; HALEEM, M. A.; MARSAIOLI A. J.; TIDON, R.; SIMPSON, B. B. *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift within Neotropical Malpighiaceae. **Annals of Botany**, London, v. 107, n. 8, p. 1323-1334, 2011.

CASTELLANOS, M. C.; WILSON, P.; THOMSON, J. D. Anti-bee and pro-bird changes during the evolution of hummingbird pollination in *Penstemon* flowers. **Journal of Evolutionary Biology**, Basel, v. 17, n. 4, p. 876-885, 2004.

COLWELL, R. K.; BETTS, B. J.; BUNNEL, P.; CARPENTER, F. L.; FEINSINGER, P. Competition for the nectar of *Centropogon valerii* by the hummingbird *Colibri thalassinus* and the flower-piercer *Diglossa plumbea* and its evolutionary implications. **Condor**, Los Angeles, v. 76, n. 4, 447-484, 1974.

CREPET, W. L. The role of insect pollination in the evolution of angiosperms. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 29-50.

CURTI, R.N.; ORTEGA-BAES, P. Relationship between floral traits and floral visitors in two coexisting *Tecoma* species (Bignoniaceae). **Plant Systematics and Evolution**, New York, v. 293, n. 1-4, p. 207-211, 2011.

DAFNI, A. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: IRL, 1992. 250 p.

DARWIN, C. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilized by insects**. London: John Murray, 1862. 365 p.

DEDEJ, S.; DELAPLANE K. S. Nectar-robbing carpenter bees reduce seed-setting capability of honey bees (Hymenoptera: Apidae) in rabbiteye blueberry, *Vaccinium ashei*, 'climax'. **Environmental Entomology**, College Park, v. 33, n. 1, p. 100-106, 2004.

DEGEN, B.; ROUBIK, D. W. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, Washington, v. 36, n. 2, p. 165-179, 2004.

ENDRESS, P. K. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 1994. 511 p.

FAEGRI, K.; van der PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 3. ed. London: Pergamon Press, 1979. 244 p.

FENSTER, C. B. Selection on floral morphology by hummingbirds. **Biotropica**, Washington, v. 23, n. 1, p. 98-101, 1991.

FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 35, p. 375-403, 2004.

GENTRY, A. H. Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 61, n. 3, p. 728-759, 1974.

GENTRY, A. H. The distribution and evolution of climbing plants. In: PUTZ, F. E.; MOONEY, H. A. (Ed.). **The biology of vines**. Cambridge: Cambridge University Press, 1991. p. 3-53.

- GOLDBLATT, P.; NÄNNI, I.; BERHARDT, P.; MANNING, J. C. Floral biology of *Hesperantha* (Iridiaceae: Crocoideae): how minor shifts in floral presentation change the pollination system. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 91, n. 1, p. 186-206, 2004.
- GOMEZ, J. M. Generalizations in the interactions between plants and pollinators. **Revista Chilena de Historia Natural**, Santiago de Chile, v. 75, n. 1, p. 105-116, 2002.
- GRIMALDI, D. The co-radiations of pollinating insects and angiosperms in the Cretaceous. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 86, n. 2, p. 373-406, 1999.
- GROMBONE-GUARATINI, M. T.; SOLFERINI, V. N.; SEMIR, J. Reproductive biology in species of *Bidens* (Asteraceae). **Scientia Agricola**, Piracicaba, v. 61, n. 2, p. 185-189, 2004.
- HARDER, L. D.; BARRETT, S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. (Ed.). **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York: Chapman and Hall, 1996. p. 140-190.
- HARDER, L. D.; JORDAN, C. Y.; GROSS, W. E.; ROUTLEY, M. B. Beyond floricestrism: the pollination function of inflorescences. **Plant Species Biology**, Kyoto, v. 19, n. 3, p. 137-148, 2004.
- HARGREAVES, A. L.; HARDER, L. D.; JOHNSON, S. D. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. **Biological Reviews**, Cambridge, v. 84, n. 2, p. 259-276, 2009.
- HERRERA, C. M. Daily patterns of pollinator activity, differential pollinating effectiveness, and floral resource availability, in a summer-flowering Mediterranean shrub. **Oikos**, Copenhagen, v. 58, n. 3, p. 277-288, 1990.
- INOUE, D. W. The terminology of floral larceny. **Ecology**, Tempe, v. 61, n. 5, p. 1251-1253, 1980.
- INOUE, D. W. The ecology of nectar robbing. In: BENTLEY, B. L.; ELIAS, T. S. (Ed.). **The biology of nectarines**. New York: Columbia University Press, 1981. p. 153-174.
- IRWIN, R. E. Hummingbird avoidance of nectar-robbed plants: spatial location or visual cues. **Oikos**, Copenhagen, v. 91, n. 3, p. 499-506, 2000.
- IRWIN, R. E.; BRODY, A. K. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. **Oecologia**, Berlin, v. 116, n. 4, p. 519-527, 1998.
- JOHNSON, S. D.; LINDER, P. H.; STEINER, K. E. Phylogeny and radiation of pollination systems in *Disa* (Orchidaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 85, n. 3, p. 402-411, 1998.
- JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, West Sussex, v. 15, n. 4, p. 140-143, 2000.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W.; WASER, N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 29, p. 83-112, 1998.

KOPTUR, S. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae: Mimosoideae). **Systematic Botany**, Kent, v. 8, n. 4, p. 354-368, 1983.

LARA, C.; ORNELAS J. F. Preferential nectar robbing of flowers with long corollas: experimental studies of two hummingbird species visiting three plant species. **Oecologia**, Berlin, v. 128, n. 2, p. 263-273, 2001.

LYON, D. L.; CHADEK, C. Exploitation of nectar resources by hummingbirds, bees (*Bombus*) and *Diglossa baritula* and its role in the evolution of *Penstemon kunthii*. **Condor**, Los Angeles, v. 73, n. 2, p. 246-248, 1971.

MACHADO, I. C.; LOPES, A. V. Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical Dry forest. **Annals of Botany**, London, v. 94, n. 3, p. 365-376, 2004.

MALOOF, J. E.; INOUE, D. W. Are nectar robbers cheaters or mutualists? **Ecology**, Tempe, v. 81, n. 10, p. 2651-2661, 2000.

McDADE, L. A.; KINSMAN, S. The impact of floral parasitism in two neotropical hummingbird-pollinated plant species. **Evolution**, Lancaster, v. 34, n. 5, p. 944-958, 1980.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. 953 p.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R.; JOLY, C. A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 149-162, 1990.

MORELLATO, P. C.; LEITÃO FILHO, H. F. Reproductive phenology of climbers in a Southeastern Brazilian forest. **Biotropica**, Washington, v. 28, n. 2, p. 180-191, 1996.

MÜLLER, A. Host-plant specialization in western palearctic anthidiine bees (Hymenoptera, Apoidea, Megachilidae). **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 66, n. 2, p. 235-257, 1996.

MUSTAJÄRVI, K.; SIIKAMÄKI, P.; RYTKÖNEN, S.; LAMMI, A. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 80-87, 2001.

NAGAMITSU, T.; INOUE, T. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 3, p. 432-439, 1997.

NAVARRO, L. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullatu* (Ericaceae). **Biotropica**, Washington, v. 31, n. 4, p. 618-625, 1999.

OLLERTON, J.; ALARCÓN, R.; WASER, N. M.; PRICE, M. V.; WATTS, S.; CRANMER, L.; HINGSTON, A.; PETER, C. I.; ROTENBERRY, J. A global test of the

pollination syndrome hypothesis. **Annals of Botany**, London, v. 103, n. 9, p. 1471-1480, 2009.

PÉREZ, P.; ARROYO, M. T. K.; MEDEL, R.; HERSHKOVITZ, M. A. Ancestral reconstruction of flower morphology and pollination systems in *Schizanthus* (Solanaceae). **American Journal of Botany**, Columbus, v. 93, n. 7, p. 1029-1038, 2006.

POLATTO, L. P.; ALVES Jr., V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.

POLATTO, L. P.; CHAUD-NETTO, J.; DUTRA, J. C. S.; ALVES JUNIOR, V. V. Exploitation of floral resources on *Sparattosperma leucanthum* (Bignoniaceae): foraging activity of the pollinators and the nectar and pollen thieves. **Acta Ethologica**, Lisboa, v. 15, n. 1, p. 119-126, 2012.

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

REZENDE, A. A.; RANGA, N. T. Lianas da Estação Ecológica do Noroeste Paulista, São José do Rio Preto/ Mirassol, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 19, n. 2, p. 273-279, 2005.

RICHARDS, A. J. **Plant breeding systems**. 2. ed. London: Chapman & Hall, 1997. 529 p.

ROBERTSON, C. **Flowers and insects**: lists of visitors of four hundred and fifty-three flowers. Carlinville: Charles Robertson, 1928. 221 p.

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

SAZIMA, M.; MACHADO, I. C. S. Biologia floral de *Mutisia coccinea* St. Hil. (Asteraceae). **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 6, n. 2, p. 103-108, 1983.

SCHUSTER, A.; NOY-MEIR, I.; HEYN, C. C.; DAFNI, A. Pollination-dependent female reproductive success in a self-compatible outcrosser, *Asphodelus aestivus* Brot. **New Phytologist**, Cambridge, v. 123, n. 1, p. 165-174, 1993.

SIMPSON, B. B. Pollination biology and taxonomy of *Dinemandra* and *Dinemagonum* (Malpighiaceae). **Systematic Botany**, Kent, v. 14, n. 3, p. 408-426, 1989.

THOMSON, J. D.; THOMSON, B. A. Pollen presentation and viability schedules in animal-pollinated plants: consequences for reproductive success. In: WYATT, R. (Ed.). **Ecology and evolution of plant reproduction**. New York: Chapman & Hall, 1992. p. 1-24.

TIBIRIÇÁ, Y. J. A.; COELHO, L. F. M.; MOURA, L. C. Florística de lianas em um fragmento de floresta estacional semidecidual, Parque Estadual de Vassununga, Santa Rita do Passa Quatro, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 20, n. 2, p. 339-346, 2006.

TORRES, C.; GALETTO, L. Are nectar sugar composition and corolla tube length related to the diversity of insects that visit Asteraceae flowers? **Plant Biology**, Stuttgart, v. 4, n. 3, p. 360-366, 2002.

UDULUTSCH, R. G.; ASSIS, M. A.; PICCHI, D. Florística de trepadeiras numa floresta estacional semidecídua, Rio Claro-Araras, Estado de São Paulo, Brasil. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 27, n. 1, p. 125-134, 2004.

YAMAMOTO, L. F.; KINOSHITA, L. S.; MARTINS, F. R. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, Porto Alegre, v. 21, n. 3, p. 553-573, 2007.

WADDINGTON, K. D. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. **Oecologia**, Berlin, v. 44, n. 2, p. 199-204, 1980.

WADDINGTON, K. D. Foraging behavior of pollinators. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 213-239.

WADDINGTON, K. D.; HOLDEN, L. R. Optimal foraging: on flower selection by bees. **American Naturalist**, Chicago, v. 114, n. 2, p. 179-197, 1979.

WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 241-285.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, Tempe, v. 77, n. 4, p. 1043-1060, 1996.

WILSON, P.; CASTELLANOS, M. C.; HOUGE, J. N.; THOMSON J. D.; ARMBRUSTER, S. W. A multivariate search for pollination syndromes among penstemons. **Oikos**, Copenhagen, v. 104, n. 2, p. 345-361, 2004.

ZAVATTINI, J. A. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, Rio Claro, v. 17, n. 2, p. 65-91, 1992.

3. CAPÍTULO 2

Insetos e seus recursos florais em uma comunidade vegetal: a influência de *Apis mellifera*

3.1 RESUMO

Alguns fatores influenciam a distribuição da abundância dos visitantes florais, especialmente a quantidade e qualidade dos recursos florais disponíveis, o tamanho da área ocupada pelo visitante, a heterogeneidade do hábitat e o impacto causado pelos inimigos naturais e por espécies introduzidas, especialmente a *Apis mellifera*. O objetivo deste estudo foi avaliar a distribuição da abundância de forrageio dos visitantes florais e de *Apis mellifera* nas fontes alimentares mais abundantes de uma comunidade vegetal. Algumas espécies vegetais foram selecionadas e a frequência de forrageios realizados pelos visitantes florais foi registrada. Também foi avaliada a quantidade de recursos florais produzidos pelas principais espécies de plantas, sua coleta pelos visitantes ao longo do ano e a taxa de formação de frutos na presença e ausência dos polinizadores. Uma elevada abundância e um grande número de espécies de abelhas de língua longa foram registrados, enquanto que um número menor de espécies pouco abundantes foi representado por abelhas de língua curta ou pelos demais visitantes florais. A abelha exótica *Apis mellifera* foi o visitante mais frequente. Dentre 19 espécies vegetais estudadas, os visitantes forragearam em maior frequência apenas três delas, que receberam 70,7% de todas as visitas. O estudo sobre a coleta dos recursos florais no decorrer de um ano revelou uma acentuada sazonalidade. Onze das espécies vegetais estudadas foram visitadas predominantemente por organismos polinizadores. Em quatro espécies de plantas com sistema de polinização altamente generalizado não foi possível determinar se as visitas realizadas por insetos resultaram ou não em polinização. As visitas realizadas por furtadores de recursos foram predominantes em quatro espécies de plantas. Assim, a presença de polinizadores é essencial para a manutenção da diversidade e abundância da flora presente na área estudada.

Palavras chave: Recursos florais, Visitantes florais, Polinizadores, *Apis mellifera*.

Insects and their floral resources in a plant community: the influence of *Apis mellifera*

3.2 ABSTRACT

Some factors influence the abundance of floral visitors, especially the amount and quality of the available floral resources, the dimension of the area occupied by the visitor, habitat heterogeneity, and the impact caused by natural enemies and introduced species, especially *Apis mellifera*. The objective of this research was to evaluate the distribution of abundance in the foraging activity of floral visitors and *Apis mellifera* in the most abundant food sources of a plant community. Some plant species were selected and the frequency of foraging made by floral visitors was recorded. The amount of floral resources produced by the main plant species, their collection by visitors throughout the year, and the rate of fruit production in the presence and absence of pollinators were also evaluated. A high abundance and a large number of long-tongued bee species were found, while less abundant species was short-tongued bees or other flower visitors. The exotic bee *Apis mellifera* was the most frequent visitor. Among 19 plant species studied, visitors foraged in a higher frequency only three species of plants, who received 70.7% of all visits. The study on the collection of floral resources along the year revealed an outstanding seasonality. Eleven plant species studied were predominantly visited by pollinating organisms. In four plant species with highly generalized pollination system it was not possible to determine if visits made by insects resulted or not in pollination. Visits performed by resource thieves were predominant in four plant species. Thus, the presence of pollinators is essential for maintaining of diversity and abundance of flora present in the studied area.

Keywords: Floral resources, Floral visitors, Pollinators, *Apis mellifera*.

3.3 INTRODUÇÃO

Além de serem fundamentais na regeneração de comunidades naturais, a polinização e a dispersão de sementes são cruciais para a manutenção da estrutura e diversidade de muitos ecossistemas (BOND, 1994; KEARNS et al., 1998). Para Kearns e Inouye (1997), quando ocorre diminuição da eficiência de polinização em uma comunidade vegetal, ocasionada principalmente pela redução populacional dos polinizadores, o dano causado ao ecossistema natural é tão destrutivo como as mudanças na estrutura física que nele ocorreram. Todavia, a maioria das pesquisas sobre a eficiência de polinização em nível de comunidade vegetal restringe-se ao estudo sobre a diversidade e o comportamento desenvolvido pelos visitantes florais (e.g. WEISS e LAMONT, 1997; MUSTAJÄRVI et al., 2001; FIGUEROA-CASTRO e CANO-SANTANA, 2004; SANTOS et al., 2004; ANACLETO e MARCHINI, 2005; ANDENA et al., 2005; SILVA-PEREIRA e SANTOS, 2006; VIANA e KLEINERT, 2006). Embora esse tipo de pesquisa seja fundamental para o entendimento das interações entre visitantes florais e plantas, geralmente não fornece subsídios adequados para avaliar a distribuição da abundância de visitantes em escala de paisagens.

Potts et al. (2003) enfatizaram que há pesquisas para tentar explicar a influência de alguns fatores sobre a distribuição da abundância dos visitantes florais. Dentre os principais fatores, destacam-se a quantidade e qualidade dos recursos florais (PRICE, 1984), o tamanho da área ocupada pelo visitante floral (LAWTON e SCHRÖDER, 1977; AIZEN e FEINSINGER, 1994), a heterogeneidade do hábitat (PATRICIO e GOMIG, 2008), e o impacto causado pelos inimigos naturais (ROOT, 1973) e por espécies introduzidas, especialmente pela abelha *Apis mellifera* (CARBONARI et al., 2009). Nas comunidades tropicais os obstáculos para estudar e entender a distribuição da abundância dos visitantes florais são maiores em função do aumento da biodiversidade, tanto de visitantes como de angiospermas. Concomitantemente, também aumenta a dificuldade para compreender os mecanismos envolvidos na reprodução das plantas em nível de comunidade devido à elevada diversidade de plantas (RAMÍREZ, 2004). Além disso, os visitantes florais variam em abundância absoluta e relativa entre os anos e locais (SCHEMSKE e HORVITZ, 1984; HORVITZ e SCHEMSKE, 1990), o que torna difícil fazer comparações no tempo e no espaço.

Mas, sem sombra de dúvida, a abundância de recursos florais, em nível de paisagem, é o fator que mais atrai a atenção quando se estuda a diversidade e abundância dos visitantes

florais. Correlações positivas entre ambas as variáveis foram comprovadas em um grande número de pesquisas (*e.g.* STEFFAN-DEWENTER e TSCHARNTKE, 1999; STEFFAN-DEWENTER et al., 2002; POTTS et al., 2003, 2004; WESTPHAL et al., 2003; HEGLAND e BOEKE, 2006) e estão apoiadas na teoria da competição, que estabelece um equilíbrio entre os recursos disponibilizados e seus consumidores (MacARTHUR, 1972; BEGON et al., 1996; SCHOWALTER, 2006).

Outro argumento que está atraindo a atenção da comunidade científica, especialmente nos últimos anos, refere-se à ocupação e rápida expansão da abelha *Apis mellifera* africanizada no continente americano (SCHNEIDER et al., 2004; HARRISON et al., 2006). Quando relativamente intactos, os habitats contêm uma flora diversificada interagindo com uma fauna abundante de visitantes florais (GHAZOUL, 2005). Mas, a elevada plasticidade ecológica de *Apis mellifera* africanizada, reforçada pelo mosaico de habitats produzido pela fragmentação antropogênica na natureza, tem permitido a sua propagação ao longo de florestas sazonalmente secas, na região neotropical (ROUBIK, 1989, 1991). Ao mesmo tempo, essas paisagens neotropicais fragmentadas podem facilitar os declínios regionais na densidade de insetos polinizadores nativos (ROUBIK 1989, 1991). As mudanças na composição e atividade de forrageio dos visitantes florais são evidentes nos locais em que realmente houve fragmentação (AIZEN e FEINSIGER, 1994).

Para o desenvolvimento do presente estudo acredita-se na existência de uma íntima associação entre a quantidade e qualidade dos recursos florais e a distribuição da abundância e diversidade dos visitantes, que parece corroborar as pesquisas já explicitadas. Além disso, entende-se que existe uma interferência negativa de *Apis mellifera* na comunidade de visitantes florais nativos. O objetivo da presente pesquisa foi avaliar a distribuição da abundância de forrageio dos visitantes florais nativos e de *Apis mellifera* nas fontes alimentares mais abundantes de uma comunidade vegetal. Quatro questionamentos estão implícitos no objetivo delineado: 1. Determinadas espécies vegetais apresentam maior atratividade aos visitantes florais? 2. A abelha *Apis mellifera* é o visitante floral mais frequente em espécies de plantas atrativas às abelhas? 3. Se a resposta à questão anterior for afirmativa, que argumentos poderiam ser apresentados para explicar predominância de *Apis mellifera* no ambiente? 4. A quantidade de recursos florais coletada pelos visitantes mantém-se constante no decorrer do ano?

3.4 MATERIAL E MÉTODOS

3.4.1 Área de estudo

A pesquisa foi realizada em um fragmento de floresta secundária de 355 hectares, localizado às margens da rodovia MS-395, a aproximadamente três quilômetros da cidade de Ivinhema, Mato Grosso do Sul (Figura 1). O centro da área de estudo está situado a 22°15'42'' de latitude sul e 53°48'10'' de longitude oeste.

De 1970 a 1990 a mencionada área possuía vegetação nativa rarefeita, mesclada com plantação de eucaliptos, extraídos comercialmente até o ano 2000. Depois disso, apenas a vegetação nativa foi mantida naquela área. A área é ocupada por vegetação em diferentes estágios sucessionais (seriais) e representada por manchas com características de Cerradão e de Mata Atlântica. Segundo os critérios de classificação elaborados por Budowski (1965, 1970), a área pode ser dividida em três fases de desenvolvimento: 1. Predomínio de vegetação pioneira, que corresponde a aproximadamente 20% da cobertura vegetal existente no local; 2. Predomínio de plantas em estágio secundário inicial, com mais ou menos 35% da cobertura; 3. Predomínio de vegetação em estágio secundário tardio, com os 45% restantes da vegetação (Figura 1).

Pela classificação de Zavattini (1992), o clima da região varia de úmido a subúmido.

3.4.2 Determinação das espécies vegetais estudadas

As espécies vegetais selecionadas para a pesquisa foram utilizadas durante 12 meses consecutivos (de julho de 2010 a junho de 2011), levando-se em conta dois requisitos primordiais:

1. Plantas visitadas por várias espécies de abelhas, isto é, aquelas cuja pressão ecológica exercida pelas abelhas, para a extração de recursos alimentares, foi detectada *in loco*, independentemente de serem ou não polinizadas por algum dos visitantes florais observados.

2. Espécies vegetais com grande quantidade de flores por área. A floração intensa tem um papel importante na atração de visitantes florais (WADDINGTON e HOLDEN, 1979; WADDINGTON, 1980; WASER, 1983; HARDER e BARRETT, 1996; NAGAMITSU e INOUE, 1997; MUSTAJÄRVI et al., 2001; DEGEN e ROUBIK, 2004).

Exsicatas das espécies vegetais estudadas foram incorporadas ao acervo do Herbário do Campus Universitário de Rio Claro (HRCB), da Universidade Estadual Paulista – UNESP.

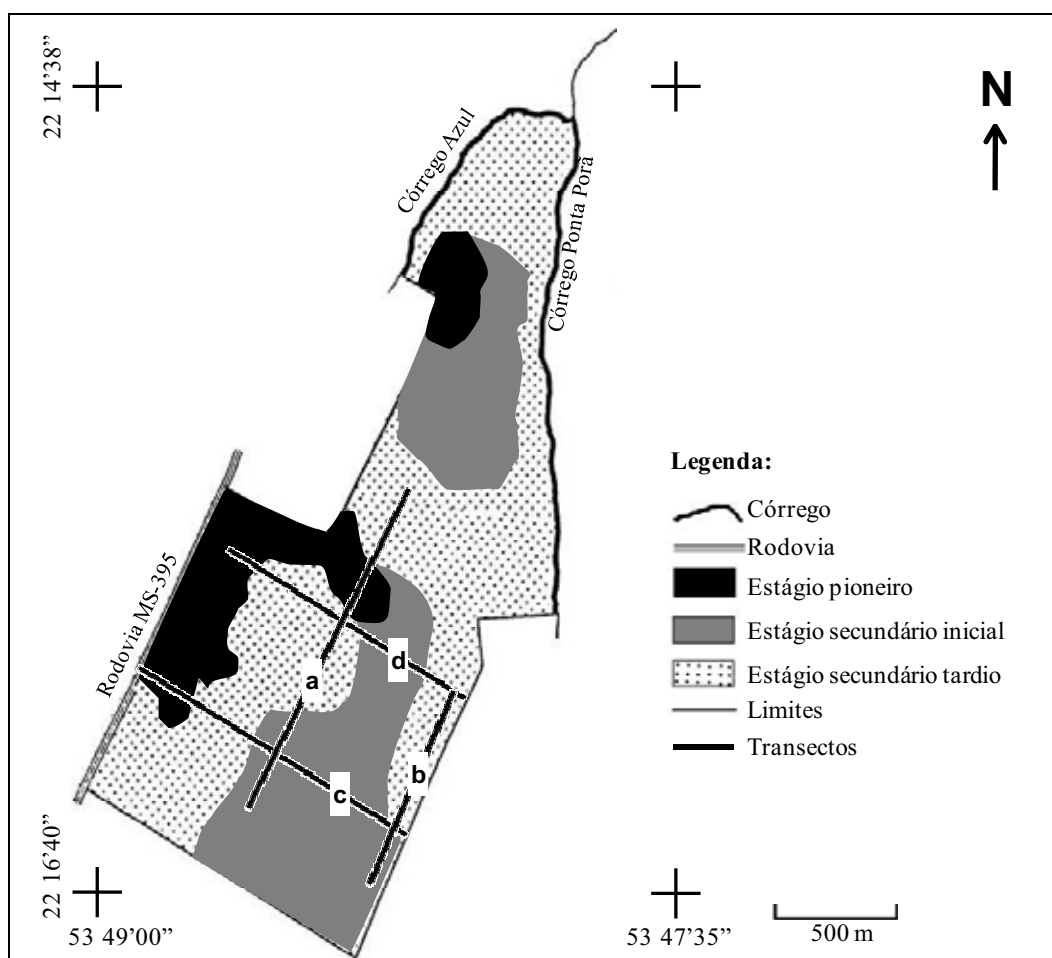


Figura 1. Localização da área de estudo e dos transectos demarcados (traços a, b, c, d).

3.4.3 Atratividade das fontes florais

A atratividade das fontes florais foi avaliada pelo número aproximado de vezes em que os visitantes florais visitaram cada flor, durante o período em que ela se manteve aberta, para a coleta de recursos (pólen, néctar e/ou óleo). Sabe-se que existe uma correlação positiva entre o número de visitas observado em cada flor e a sua atratividade. Os métodos descritos por Polatto e Alves Jr. (2008) foram utilizados para registrar a atividade dos visitantes florais.

Estes organismos foram observados em três plantas de cada espécie, durante o período em que a frequência de plantas floridas oscilou de 76% a 100%, que segundo Morellato et al. (1990) corresponde ao período em que a sincronia de floração entre os indivíduos de uma população vegetal está elevada. Em cada planta foi selecionada uma área de 1 m², próxima ao solo e com ramos floridos (área focal), registrando-se a quantidade de flores e o número de

forrageios em um intervalo de 20 minutos para cada hora, das 6 às 17h. Nas plantas em que houve exploração de pólen e néctar pelo mesmo visitante floral, foi registrado o número de forrageios para cada tipo de recurso coletado. Cada forrageio foi definido pela presença do visitante na área focal amostrada, independentemente do número de flores visitadas antes que ele deixasse a área.

Para a observação dos visitantes foi respeitada uma distância de 0,5 a 3 m das áreas focais escolhidas, considerada adequada para a identificação morfoespecífica de cada indivíduo, com o observador se mantendo estático, evitando-se assim qualquer tipo de perturbação na atividade dos forrageadores. Em cada espécie vegetal foram capturados de um a quatro indivíduos de cada espécie de visitante, com o auxílio de uma rede entomológica. Os espécimes coletados eram sacrificados em câmara mortífera contendo acetato de etila e armazenados em frascos de 30 ml, providos de etiqueta com o código do visitante floral, o período da coleta, bem como, a planta visitada. Posteriormente eles eram acondicionados em caixas próprias para coleções entomológicas e enviados a especialistas para serem identificados.

A estratégia para o registro da atividade dos visitantes florais por meio de observações visuais, adotada nesse estudo, apresenta vieses positivos e negativos, conforme foi relatado por Polatto e Alves Jr. (2008) e Cane (2001), respectivamente. Outro motivo para não utilizar o método de varredura nas flores com rede entomológica (SAKAGAMI et al., 1967), adotado na maioria dos estudos, refere-se à redução na frequência de visitas no decorrer do dia, à medida que as flores vão sendo danificadas (ou até mesmo caem) em decorrência do uso do instrumento coletor de insetos, além das altas taxas de perda de algumas espécies de visitantes florais ágeis que conseguem escapar do arremesso da rede.

Em um segundo intervalo subsequente de 10 minutos, em cada hora considerada, foi registrado, para cada visitante floral, o número de flores visitadas em um único forrageio. Nas espécies vegetais que ofereceram mais de um tipo de recurso floral foi registrado o número de flores visitadas por inseto, para cada tipo de recurso coletado. Essa técnica não foi aplicada aos visitantes esporádicos porque suas atividades de forrageio produzem pouco efeito, positivo ou negativo, na polinização das espécies vegetais estudadas. As espécies que forragearam uma ou duas vezes as flores de cada planta ao longo do dia (constatação feita nos primeiros 20 minutos de cada hora) foram consideradas visitantes esporádicos.

Para estimar o número de visitas por flor que uma mesma espécie de visitante realizou em cada espécie vegetal estudada (*Nº de visitas da espécie por flor*) foi utilizada a equação 1 (POLATTO e ALVES Jr., 2008), apresentada a seguir:

$$N^{\circ} \text{ de visitas da espécie por flor} = \frac{N^{\circ} \text{ de forrageios} \times N^{\circ} \text{ de visitas} \times \text{Duração da flor}}{N^{\circ} \text{ de flores}}, \quad (1)$$

Onde:

- *N° de forrageios* é o número de forrageios realizados na área focal, pela mesma espécie de visitante (n° de observações do 1º intervalo de 20 min., multiplicado por 3, ampliando o período para 1h e abrangendo, assim, todo o período forrageador do dia);
- *N° de visitas* é o número médio de flores visitadas em cada forrageio realizado pelo mesmo visitante (média observada no 2º intervalo subsequente de 10 min.);
- *Duração da flor* é a duração que a flor permanece atrativa aos visitantes florais, em dias;
- *N° de flores* é o número de flores em antese na área focal, em cada dia de observação (contagem das flores na área focal, realizada no início do dia);
- *Atratividade* corresponde ao número médio de visitas ocorridas por flor em cada espécie vegetal estudada, obtido pela aplicação da equação 2 a todas as espécies de visitantes não-esporádicos:

$$\text{Atratividade} = \Sigma N^{\circ} \text{ de visitas de cada espécie por flor} \quad (2)$$

As espécies vegetais foram agrupadas em três classes de atratividade. A classificação estabelecida por meio de intervalos de confiança (IC) para a média dos dados obtidos, ao nível de 5% de probabilidade, foi a seguinte: atratividade elevada = quando o número de visitas registrado por flor em uma mesma espécie vegetal foi maior que o limite superior do IC a 5%; atratividade moderada = quando o número de visitas registrado por flor situou-se dentro do IC a 5%; e atratividade baixa = quando o número de visitas registrado por flor foi menor que o limite inferior do IC a 5%.

O ajuste dos visitantes à polinização das flores de cada espécie vegetal também foi estudada. Muitos visitantes apresentam dois ou mais comportamentos de forrageio às flores. Nesse caso, foi determinada a influência de cada comportamento na polinização.

3.4.4 Quantidade de recursos florais coletados pelos visitantes nas populações vegetais

Além do número médio de visitas ocorridas por flor em cada espécie vegetal estudada (*atratividade*), o número de flores disponível e a duração da florada são variáveis preponderantes para estimar a quantidade de recursos coletados pelos visitantes florais na

comunidade vegetal de um determinado ambiente, bem como, a frequência de coleta dos recursos no decorrer do ano.

A equação 3 foi desenvolvida para determinar a quantidade de recursos florais coletados pelos visitantes nos conjuntos de plantas de cada espécie estudada, localizados no fragmento florestal. As informações obtidas por este método podem ter sido influenciadas por condições intrínsecas e ambientais de difícil controle. Contudo, elas podem ser consideradas representativas porque pouco se sabe sobre técnicas de amostragem referentes à distribuição da coleta de recursos florais pelos visitantes (e.g. AIZEN e FEINSIGER, 1994).

$$Quantidade = \frac{Atratividade \times N^{\circ} de flores \times Florada}{Duração da flor} \quad , \quad (3)$$

Onde:

- *Atratividade* representa a atratividade da mesma espécie de planta estudada. Valor obtido na equação 2;

- *Nº de flores* indica a quantidade estimada de flores produzidas pela mesma espécie de planta estudada dentro dos transectos demarcados. Esse valor é obtido pela multiplicação do número médio de flores em antese existente em cada m² de planta ($n \approx 15$) pela área em floração dentro dos transectos. O valor foi obtido nas plantas de cada espécie vegetal, durante o período em que a sincronia de floração entre os indivíduos da população estava elevada (76% a 100% das plantas floridas). Os transectos demarcados corresponderam a 2,85% da área de estudo, em cada fase de desenvolvimento (Figura 1). Os referidos transectos foram percorridos, registrando-se a ocorrência das plantas de uma mesma espécie até uma extensão de 10 m de cada lado;

- *Florada* corresponde ao período em que a população da espécie vegetal ficou florida, em sincronia elevada, contabilizado em dias;

- *Duração da flor* refere-se ao período em que a flor permaneceu atrativa aos visitantes florais, em dias.

Os valores finais foram convertidos em frequências relativas, obtendo-se assim a relação ordinal sobre a importância de cada espécie vegetal estudada na dieta dos visitantes florais.

A quantidade de recursos florais coletados pelos visitantes florais em cada população local de plantas estudadas foi dividida em três classes. A classificação estabelecida por meio do IC, para a média dos valores obtidos, ao nível de 5% de probabilidade, foi a seguinte: 1.

Quantidade elevada = quando a frequência de visitas realizadas pelos insetos foi maior que o limite superior do IC a 5%; 2. Quantidade moderada = quando a frequência de visitas situou-se dentro do IC a 5%; e 3. Quantidade baixa = quando a frequência de visitas foi menor que o limite inferior do IC a 5%.

É importante salientar que os resultados obtidos na equação 2 representam apenas uma estimativa da intensidade de forrageio dos visitantes florais e devem ser convertidos em frequências relativas. Não é conveniente utilizar os valores originais porque a atividade forrageadora dos visitantes oscila constantemente em função de fatores extrínsecos, como mudanças nos fatores ambientais em dias distintos, e de fatores intrínsecos, tais como as necessidades alimentares da colônia considerada.

3.4.5 Influência dos polinizadores na formação do fruto

Segundo Schemske e Horvitz (1984), a eficiência dos polinizadores pode ser determinada diretamente, avaliando-se a taxa de produção de sementes ou frutos.

Por meio do isolamento, no início do dia, de vários botões florais de cada espécie de planta estudada, em pré-antese, que foram envolvidos com sacos de tecido voal, foi determinada a taxa de formação de frutos na ausência de vetores bióticos de pólen. Nesse teste, embora as flores estejam ensacadas, sugere-se que o pólen transportado pelo vento ou pela gravidade pode, com certa limitação, atravessar a barreira mecânica imposta pelo tecido isolante.

Outras flores contabilizadas dentro de cada área focal das plantas de cada espécie estudada foram somente marcadas, ao final de cada dia de observação das atividades dos visitantes florais. Pretendeu-se avaliar o sucesso na formação de frutos em condições naturais, tendo em vista que nesses dias estimou-se o número de visitas ocorridas por flor que resultaram em polinização.

Também foi avaliada a produção de flores e frutos por inflorescência em cerca de cinco plantas por espécie, pertencentes à população local (controle), registrando-se a porcentagem de frutificação em cada uma das espécies ($n = 30$). Quanto menor a diferença entre os valores referentes à porcentagem média de formação de frutos em condições naturais (grupo experimental) e no grupo controle, mais representativa é a amostragem dos visitantes nas plantas. A amostragem foi considerada representativa quando houve uma semelhança de 75% ou mais entre os valores obtidos para o grupo experimental e o controle.

A partir da relação entre as taxas de formação de frutos em condições naturais e na ausência de vetores bióticos de pólen foi desenvolvido um índice para avaliar a dependência

das espécies vegetais em relação aos polinizadores bióticos ($DP = \% \text{ de frutos formados na ausência de vetores bióticos de pólen} / \% \text{ média de frutos formados em condições naturais}$). Os valores obtidos foram agrupados em três classes, de acordo com a necessidade ou não dos polinizadores bióticos: de forte a obrigatória, quando o DP foi inferior a 0,25, ou quando não houve formação de frutos na ausência de vetores bióticos de pólen, mas ocorreu formação de frutos em condições naturais, independentemente do resultado obtido; importante, quando o DP situou-se entre 0,25 e 0,75; de fraca a nula, quando o DP foi superior a 0,75, ou quando não houve formação de frutos nos dois grupos testados, para as espécies com morfologia floral não especializada. É importante mencionar que a ausência de formação de frutos em um conjunto de plantas de uma mesma espécie com sistema de polinização altamente especializado e, concomitantemente, a não observação do polinizador específico na localidade, indicam que a espécie vegetal estudada deve ser incluída na classe cuja dependência de polinizadores varia de forte a obrigatória.

Também foi avaliada a quantidade de plantas localizadas no entorno de cada planta selecionada, dentre as espécies de plantas estudadas, para verificar se o espaçamento entre as plantas limitou ou não a ocorrência da polinização cruzada, de acordo com relatos de Ghazoul et al. (1998) e Cunningham (2000). Para isso, foi delimitada uma área de aproximadamente 1000 m² ao redor da planta selecionada, sendo realizada a contagem das plantas da mesma espécie em período de floração.

3.4.6 Análise estatística

Utilizou-se o teste de Kruskal-Wallis (H), com nível de significância de 5%, para verificar se houve diferença entre o número de espécies de abelhas e demais grupos funcionais. Para comparar os valores entre os meses de elevada exploração dos recursos florais com os meses de baixa exploração foi utilizado o teste de Mann-Whitney (U), também com nível de significância de 5%. Estes testes nada mais são do que uma alternativa não paramétrica para a ANOVA e para o teste t, respectivamente, e foram escolhidos pelo fato de as variáveis não atenderem aos requisitos básicos de normalidade, homogeneidade ou simetria (DAWSON e TRAPP, 2003).

O programa BioEstat 5.0 foi usado para realizar os testes estatísticos e para determinar os intervalos de confiança (AYRES et al., 2007).

3.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.5.1 Atratividade das fontes florais

O número de espécies pertencentes à Família Apidae foi significativamente superior aos demais grupos funcionais de visitantes florais ($H = 26,46$; $p < 0,001$) (Figura 2), sendo mais abundante em 11 espécies vegetais, dentre as 19 selecionadas para o estudo (Figura 3). Waser et al. (1996) e Fenster et al. (2004) definiram grupo funcional como o conjunto de espécies de visitantes que utilizam o mesmo recurso floral de maneira similar. Além disso, somente membros da família das abelhas forragearam as flores de todas as plantas selecionadas. A maior riqueza de abelhas nas flores, na maioria das vezes associada com uma reciprocidade adaptativa para promover a polinização, faz delas o principal grupo de polinizadores, especialmente em florestas tropicais (BAWA, 1990; RENNER e FEIL, 1993; ROUBIK, 1993).

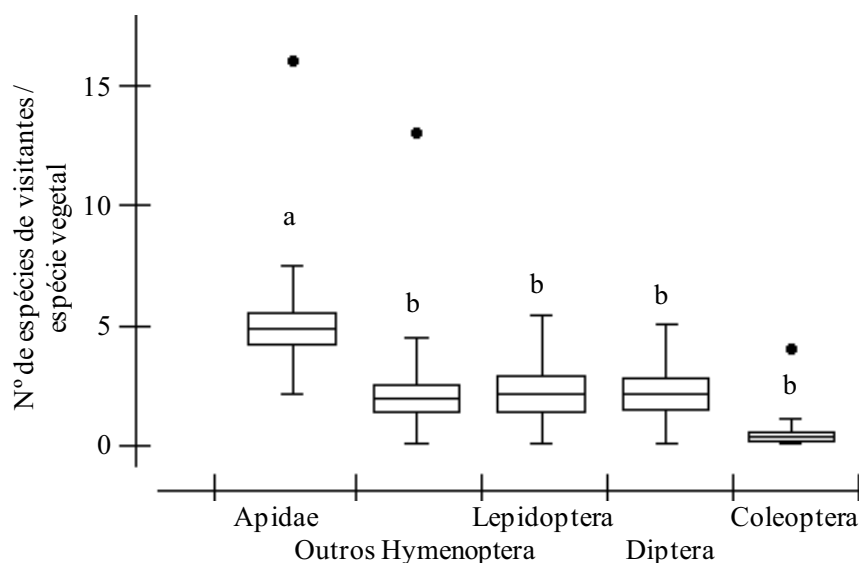


Figura 2. Número médio de espécies de visitantes florais registrados forrageando as flores das espécies vegetais estudadas. O traço central indica a média; a caixa representa o erro padrão; as linhas acima e abaixo correspondem ao desvio padrão; os pontos acima representam valores atípicos; letras semelhantes (b) representam valores que não diferem significativamente ao nível de 5% de probabilidade pelo teste de Kruskal-Wallis.

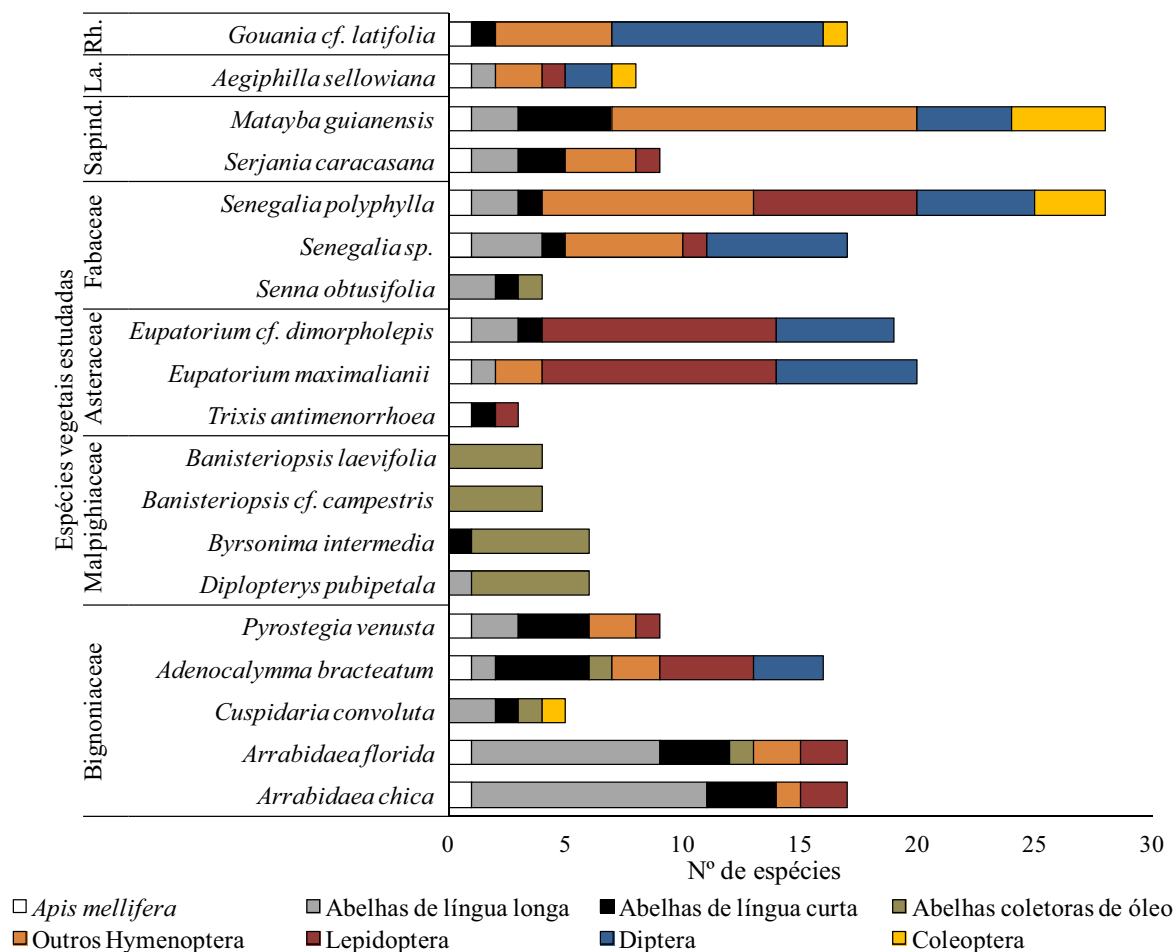


Figura 3. Presença de *Apis mellifera* e número de espécies de visitantes, alocados em grupos funcionais, que forragearam as flores das espécies vegetais estudadas. A nomenclatura de algumas famílias foi abreviada: *Sapind.* = Sapindaceae; *La.* = Lamiaceae; *Rh.* = Rhamnaceae.

A composição das espécies de visitantes florais na comunidade vegetal seguiu o modelo observado em outros estudos realizados na região neotropical de clima quente (HEITHAUS, 1979; ROUBIK, 1979; CAMARGO e MUZUCATO, 1984; SANTOS et al., 2004; ANACLETO e MARCHINI, 2005; ANDENA et al., 2005; SILVA-PEREIRA e SANTOS, 2006; VIANA e KLEINERT, 2006; POLATTO e ALVES Jr., 2008; BRIZOLA-BONACINA, 2009). O modelo constatado no presente estudo e nos demais trabalhos citados na literatura especializada compreende a ocorrência de um número elevado de espécies de abelhas de língua longa, além de um número menor de espécies, representado por abelhas de língua curta ou pelos demais visitantes florais registrados na pesquisa.

As abelhas de língua longa são representadas, em parte, por espécies que possuem modo de vida eussocial. Assim, segundo Roubik (1989), o sucesso desse grupo nas regiões tropicais está associado à perenidade da colônia e aos hábitos generalizados de forrageio.

As flores das espécies vegetais estudadas pertencentes à família Bignoniaceae foram forrageadas, em média, por maior diversidade de abelhas, em relação às flores das outras espécies estudadas. Representantes da família Malpighiaceae, plantas com glândulas secretoras de óleo, um recurso floral adicional, também se destacaram por serem visitadas exclusivamente por abelhas. Contudo, considerando todas as espécies de visitantes florais registradas, percebe-se que houve maior riqueza deles em *Matayba guianensis* (Sapindaceae) e em *Senegalia polyphylla* (Fabaceae) ambas com hábito arbóreo (Figura 3).

A amostragem do número de visitas por flor revelou que o óleo foi explorado exclusivamente pelas abelhas coletoras desse produto vegetal (Figura 4, Tabela 1). Apenas em *Adenocalymma bracteatum* o grupo funcional de visitantes mais abundantes observados nas flores não foi representado por abelhas (Tabela 1).

Também foi observada elevada atividade de visitas da abelha *Apis mellifera*. A maioria das campeiras possivelmente pertence às colônias naturais existentes no local, pois não há apiários instalados no fragmento florestal e nas proximidades. Essa abelha representou 71,85% das visitas para sucção do néctar e por 92,42% das visitas referentes à extração do pólen (Figura 4). As demais abelhas desenvolveram uma atividade de forrageio pouco expressiva, representando, juntas, apenas 4,35% das visitas para a sucção do néctar e 7,58% para a extração do pólen. Os outros visitantes florais foram responsáveis por uma taxa de visitas de 23,80% para a sucção de néctar e não extraíram pólen das flores.

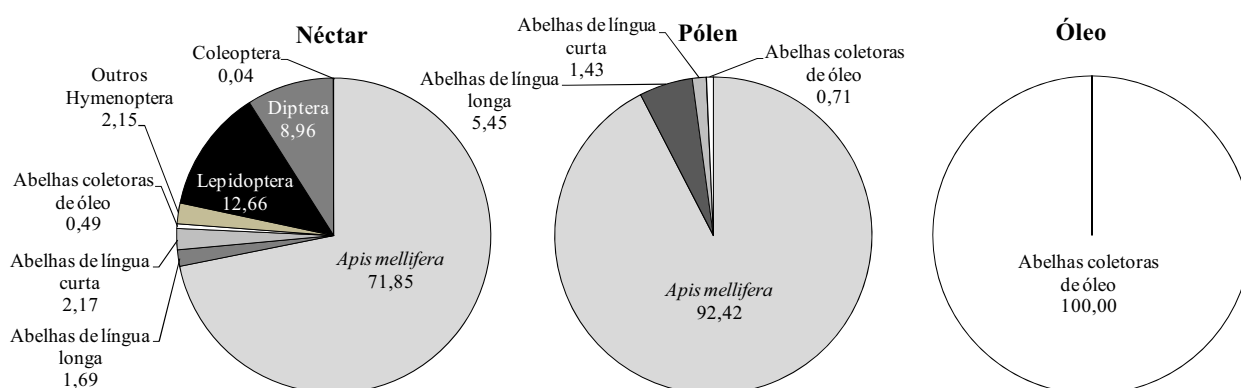


Figura 4. Frequência relativa de visitas (%) realizadas nas flores de plantas das populações vegetais estudadas para a coleta de néctar, pólen e óleo dentre os grupos funcionais de visitantes florais não-esporádicos.

Tabela 1. Número estimado de visitas registrado por flor para a coleta de recursos (R) em cada espécie vegetal dentre *Apis mellifera* e os grupos funcionais de visitantes. Os valores foram obtidos por meio da aplicação da equação 1.

Espécies vegetais estudadas	R	<i>Apis mellifera</i>	Ab. ling. longa ¹	Ab. ling. curta ²	Ab. col. óleo ³	Outros Hymenop ⁴	Lepidop ⁵	Dip ⁶	Coleop ⁷	Total
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i> N	0,12	1,81	5,61	0,86	-	0,56	-	-	8,96
	<i>Arrabidaea chica</i> P	-	0,44	0,66	-	-	-	-	-	1,10
	<i>Arrabidaea florida</i> N	12,62	0,51	-	0,21	0,08	-	-	-	13,42
	<i>Arrabidaea florida</i> P	-	0,23	-	-	-	-	-	-	0,23
	<i>Cuspidaria convoluta</i> N	-	2,64	0,16	-	-	-	-	-	2,80
	<i>Cuspidaria convoluta</i> P	-	0,79	0,21	-	-	-	-	-	1,00
	<i>Adenocalymma bracteatum</i> N	-	1,47	1,26	0,92	3,95	2,98	19,56	-	30,14
	<i>Pyrostegia venusta</i> N	13,64	0,09	0,22	-	-	-	-	-	13,95
Malpighiaceae	<i>Pyrostegia venusta</i> P	1,04	-	-	-	-	-	-	-	1,04
	<i>Diplopterys pubipetala</i> O	-	-	-	10,70	-	-	-	-	10,70
	<i>Byrsonima intermedia</i> P	-	0,93	-	-	-	-	-	-	0,93
	<i>Byrsonima intermedia</i> O	-	-	-	30,46	-	-	-	-	30,46
	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i> P	-	-	-	1,62	-	-	-	-	1,62
	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i> O	-	-	-	6,96	-	-	-	-	6,96
Asteraceae	<i>Banisteriopsis laevifolia</i> P	-	0,53	-	-	-	-	-	-	0,53
	<i>Banisteriopsis laevifolia</i> O	-	-	-	4,44	-	-	-	-	4,44
	<i>Trixis antimenorrhoea</i> N	15,24	-	-	-	-	-	-	-	15,24
	<i>Trixis antimenorrhoea</i> P	213,45	-	-	-	-	-	-	-	213,45
	<i>Eupatorium maximalianii</i> N	77,83	-	-	-	-	37,08	0,64	-	115,55
	<i>Eupatorium maximalianii</i> P	45,79	-	-	-	-	-	-	-	45,79
Fabaceae	<i>Eupatorium cf. dimorpholepis</i> N	14,11	-	-	-	-	1,76	0,45	-	16,32
	<i>Eupatorium cf. dimorpholepis</i> P	4,11	-	-	-	-	-	-	-	4,11
	<i>Senna obtusifolia</i> P	-	6,21	2,36	-	-	-	-	-	8,57
	<i>Senegalia sp.</i> N	26,30	0,08	0,09	-	0,04	-	2,17	-	28,67
	<i>Senegalia sp.</i> P	10,36	-	-	-	-	-	-	-	10,36
	<i>Senegalia polyphylla</i> N	81,71	-	-	-	3,46	8,47	10,88	0,15	104,67
Sapindac.	<i>Serjania caracasana</i> N	30,96	0,22	1,37	-	0,77	0,23	-	-	33,55
	<i>Serjania caracasana</i> P	-	8,79	0,18	-	-	-	-	-	8,97
	<i>Matayba guianensis</i> N	0,76	-	0,03	-	0,13	-	0,13	-	1,05
	<i>Matayba guianensis</i> P	2,21	0,13	-	-	-	-	-	-	2,34
La.	<i>Aegiphilla sellowiana</i> N	1,72	-	-	-	0,05	-	0,02	-	1,79
	<i>Aegiphilla sellowiana</i> P	3,00	0,04	-	-	-	-	-	-	3,04
Rh.	<i>Gouania cf. latifolia</i> N	14,93	-	-	-	0,19	-	2,29	-	17,41
	<i>Gouania cf. latifolia</i> P	1,85	-	-	-	-	-	-	-	1,85

Algumas famílias foram abreviadas: *Sapindac.* = Sapindaceae; *La.* = Lamiaceae; *Rh.* = Rhamnaceae

¹ = Abelhas de língua longa; ² = Abelhas de língua curta; ³ = Abelhas coletoras de óleo; ⁴ = outros Hymenoptera; ⁵ = Lepidoptera; ⁶ = Diptera; ⁷ = Coleoptera

N = néctar; P = pólen; O = óleo

Algumas estimativas incluem a ocorrência de 6 a 100 ninhos de *Apis mellifera* por quilômetro quadrado na região neotropical (ROUBIK, 1983, 1988; OTIS, 1991). A instalação de apiários em uma determinada área de paisagem natural pode exceder o dobro de campeiras de *Apis mellifera* realizando forrageios às flores em condições naturais. Em tais situações, o aumento populacional de campeiras possivelmente ocasiona um aumento significativo na competição por recursos florais. Como consequência da competição, existem relatos de perturbação nos nichos de muitas abelhas nativas e de outros grupos de visitantes florais mais vulneráveis (TRAVERSE e RICHARDSON, 2006; CARBONARI et al., 2009).

A figura 5 apresenta o agrupamento das espécies de plantas em classes de atratividade, a partir do número médio de visitas ocorridas por flor em cada espécie vegetal estudada. As três espécies vegetais que mostraram atratividade elevada (*Trixis antimenorrhoea*, *Senegalia polyphylla* e *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*) foram forrageadas exclusivamente por campeiras de *Apis mellifera* e por outros grupos funcionais não representados por abelhas.

A partir dos resultados apontados é possível apresentar três explicações referentes à influência da abelha *Apis mellifera* sobre as abelhas nativas. A primeira delas se baseia na caracterização vegetal do hábitat. Por se tratar de um fragmento florestal em regeneração, o local está sendo ocupado predominantemente por lianas, em detrimento da vegetação com características arbóreas. Assim sendo, o fragmento é amplo, mas contém apenas plantas de baixo porte, conforme a classificação de Budowski (1965). Nessas condições, *Apis mellifera* apresenta adaptabilidade perfeita para conseguir dominar as fontes florais, especialmente porque as características do ambiente favorecem o encontro das plantas floridas pelas operárias dessa espécie eussocial. A dominância do ambiente por *Apis mellifera* já é esperada, tanto em áreas naturais como em regiões de agricultura, e especialmente nos trópicos, porque a referida espécie possui um eficiente sistema de comunicação (von FRISCH, 1967; DORNHAUS e CHITTKA, 1999) e elevada taxa reprodutiva (HARRISON et al., 2006). A principal consequência associada à dominância das fontes florais por *Apis mellifera* está apoiada na alteração da estrutura genética das plantas pela ocorrência de elevados níveis de endogamia, devido à fidelidade das campeiras de cada colônia às flores de uma determinada planta ou grupo vegetal específico (HANSEN et al., 2002; DICK et al., 2003; DUPONT et al., 2004).

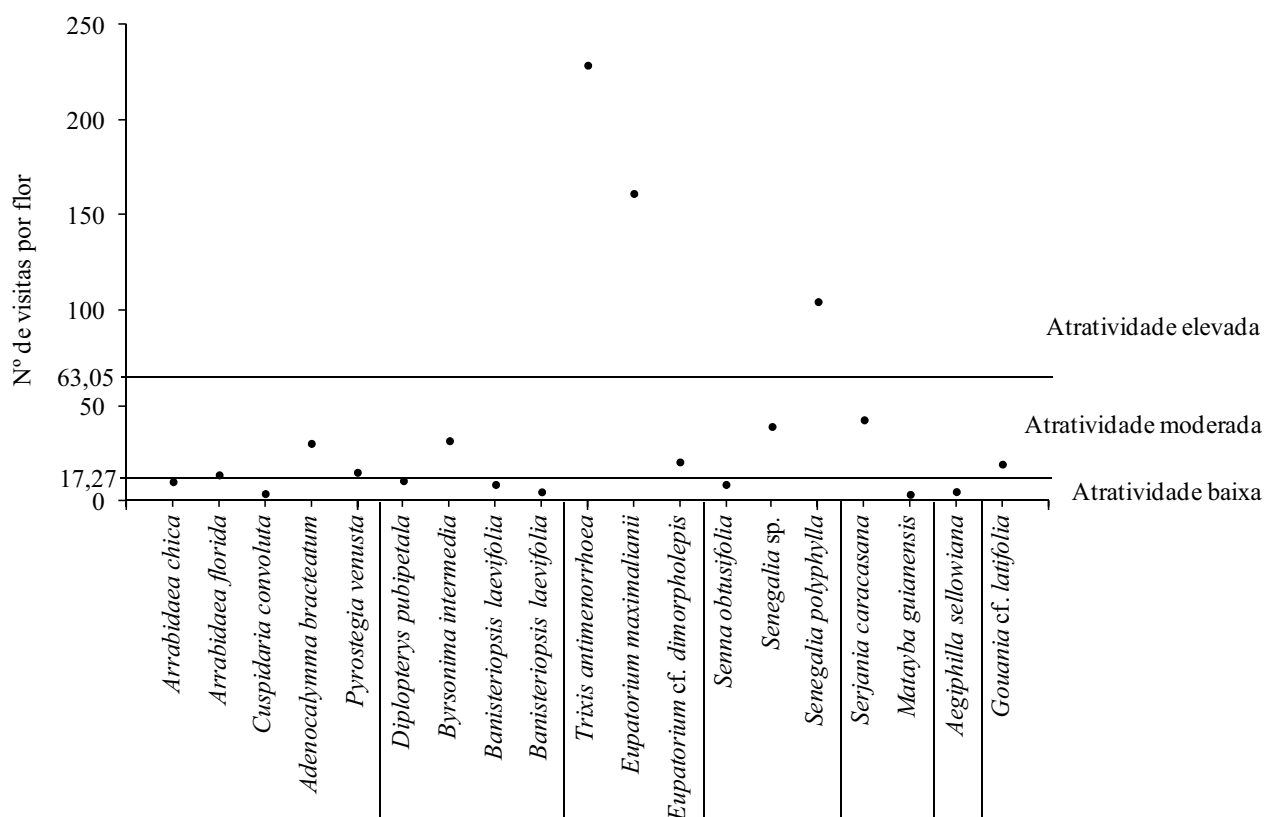


Figura 5. Atratividade dos recursos produzidos pelas flores das espécies vegetais estudadas. A nomenclatura de algumas famílias foi abreviada: *Sapind.* = Sapindaceae; *La.* = Lamiaceae; *Rh.* = Rhamnaceae.

A segunda explicação está embasada nas preferências florais similares por parte da comunidade de abelhas. O forrageio por parte da comunidade de abelhas tende a selecionar as fontes florais que ofereçam as melhores recompensas, pelo desenvolvimento de atividade intensa para a obtenção de recursos nessas fontes e, por outro lado, reduz a atividade forrageadora em outras espécies de plantas que ofereçam recompensas pequenas. Portanto, dever-se-ia esperar maior competição alimentar nas espécies vegetais alocadas no grupo de atratividade elevada. A predominância de *Apis mellifera* nas espécies de plantas com atratividade elevada pode resultar da diminuição da taxa de visitação dos polinizadores nativos, por meio da exploração competitiva dos recursos florais (GROSS, 2001; HANSEN et al., 2002; DUPONT et al., 2004). Uma das implicações da competição é a redução numérica dos organismos que mais se sobrepõem ao nicho da *Apis mellifera*, representados principalmente pelas demais abelhas (TRAVERSE e RICHARDSON, 2006), à medida que os recursos se tornam mais escassos.

Além disso, as espécies de plantas com atratividade elevada se enquadram no sistema de polinização não especializado (ver capítulo 1 dessa tese). Portanto, a morfologia floral em plantas com sistema de polinização generalizado não é um fator limitante que possa favorecer o forrageio por apenas uma pequena parcela das espécies de visitantes florais (WASER et al., 1996; FENSTER et al., 2004). Qualquer visitante, inclusive as demais abelhas, estaria apto a explorar os recursos florais oferecidos pelas espécies de plantas enquadradas no grupo de atratividade elevada.

Por fim, a terceira explicação refere-se à criação racional de *Apis mellifera*. Nas regiões tropicais há criação racional de colônias de *Apis mellifera* sob a forma de grandes apiários, especialmente para a produção de mel e, em alguns casos, para a polinização de algumas culturas de interesse econômico. Mesmo em um ambiente diferente de seu hábitat nativo, o grande número de enxames naturais que se originam anualmente de colônias dos apiários comerciais e das colônias já estabelecidas no ambiente, provoca um aumento populacional significativo dessa espécie de abelha (HARRISON et al., 2006). Nessas condições, é certo que *Apis mellifera* domina as fontes florais mais atrativas.

O forrageio intenso desenvolvido pelas abelhas *Apis mellifera* pode, ainda, produzir um efeito potencialmente negativo na reprodução de parte das plantas nativas não especializadas à polinização por este organismo, mas que têm seus recursos florais exauridos. Alguns trabalhos ressaltam que a limitação de recursos florais tende a reduzir a atividade dos polinizadores nativos (TRAVERSE e RICHARDSON, 2006; CARBONARI et al., 2009). Por outro lado, espera-se que outras espécies vegetais nativas tenham sua eficiência reprodutiva maximizada, especialmente aquelas autocompatíveis, como resultado da intensa atividade polinizadora da abelha de mel em suas flores.

A análise da interferência de *Apis mellifera* sobre as comunidades vegetal e animal é compatível com as informações obtidas em pesquisas sobre espécies exóticas (GOULSON, 2003; TRAVERSE e RICHARDSON, 2006). Levine et al. (2003) e MacDougall e Turkington (2005) comentaram que as espécies exóticas representam uma ameaça à diversidade global, especialmente porque podem modificar a estrutura e o funcionamento dos ecossistemas. Em alguns exemplos concretos, a abelha *Apis mellifera* aumentou a eficiência reprodutiva de algumas espécies de plantas ao elevar a taxa de polinização das flores, como foi relatado por Huryn (1997) e Gross (2001).

Uma situação inversa ocorreu com o grupo das espécies de plantas com flores que apresentaram baixa atratividade (Figura 5). Dentre oito espécies estudadas, apenas três (*Arrabidaea chica*, *Matayba guianensis* e *Aegiphilla sellowiana*) foram forrageadas por *Apis*

mellifera. Com relação às oito espécies de plantas pertencentes ao grupo de atratividade moderada, somente *Byrsonima intermedia* não foi forrageada pela referida abelha (Figura 5). Esses resultados apenas corroboram as informações já compiladas, ou seja, as coletoras de *Apis mellifera* forrageiam intensamente as fontes florais mais atrativas, mas realizam poucas visitas às flores de espécies pouco atrativas ou, até mesmo, as evitam.

Por outro lado, outra hipótese, que contradiz as explicações anteriormente apresentadas, poderia ser aventada. Devido ao grande tamanho populacional de *Apis mellifera* no ambiente, talvez esta espécie explore exaustivamente aquelas fontes florais preferenciais, exaurindo rapidamente os seus recursos. Se isso ocorresse, nas demais espécies vegetais pouco ou não exploradas por ela, as flores poderiam atingir a senescência antes que a maior parte de seus recursos fosse extraída. Convém lembrar que esse fato contraria a teoria da competição, que estabelece uma correlação positiva entre a quantidade de recursos florais disponibilizados e o número de visitas realizadas nas flores (MacARTHUR, 1972; BEGON et al., 1996; SCHOWALTER, 2006). Muitas pesquisas comprovaram a veracidade da teoria da competição, quando seus autores constataram que a abundância e/ou diversidade de visitantes florais estava correlacionada positivamente com abundância e/ou diversidade de recursos florais presentes no ambiente (e.g. HEITHAUS, 1974; PETANIDOU e VOKOU, 1990; BANASZAK, 1996; POTTS et al., 2003). Porém, se as interações entre visitantes e recursos florais estiverem em desequilíbrio, a proporção elevada de recursos florais explorada por *Apis mellifera* nas espécies vegetais preferenciais pode ser explicada por esta hipótese.

Quanto à influência das visitas na polinização das flores, foi verificado que mais da metade das espécies de plantas foi predominantemente forrageada por polinizadores (*Arrabidaea florida*, *Diplopterys pubipetala*, *Byrsonima intermedia*, *Banisteriopsis* cf. *campestris*, *Banisteriopsis laevifolia*, *Trixis antimenorrhoea*, *Eupatorium maximalianii*, *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*, *Senna obtusifolia*, *Serjania caracasana* e *Gouania* cf. *latifolia*) (Figura 6). Em quatro espécies de plantas com sistema de polinização altamente generalizado (ver capítulo 1 dessa tese) não foi possível determinar se a visita realizada pelos insetos resultou em polinização ou não (*Matayba guianensis*, *Aegiphilla sellowiana*, *Senegalia polyphylla* e *Senegalia* sp.) (Figura 6). Já as visitas de furtadores ou pilhadores de recursos foram predominantes em outras quatro espécies de plantas, todas da família Bignoniaceae (*Arrabidaea chica*, *Cuspidaria convoluta*, *Adenocalymma bracteatum* e *Pyrostegia venusta*) (Figura 6).

Os polinizadores ineficientes podem reduzir o sucesso reprodutivo das plantas por dois mecanismos. Primeiro, ao extrair néctar das flores sem polinizá-las, um visitante pode reduzir

a probabilidade de que um futuro polinizador o faça. Segundo, flores já visitadas não podem receber ou doar pólen a um futuro polinizador, se a quantidade de pólen já tiver se esgotado (SCHEMSKE e HORVITZ, 1984).

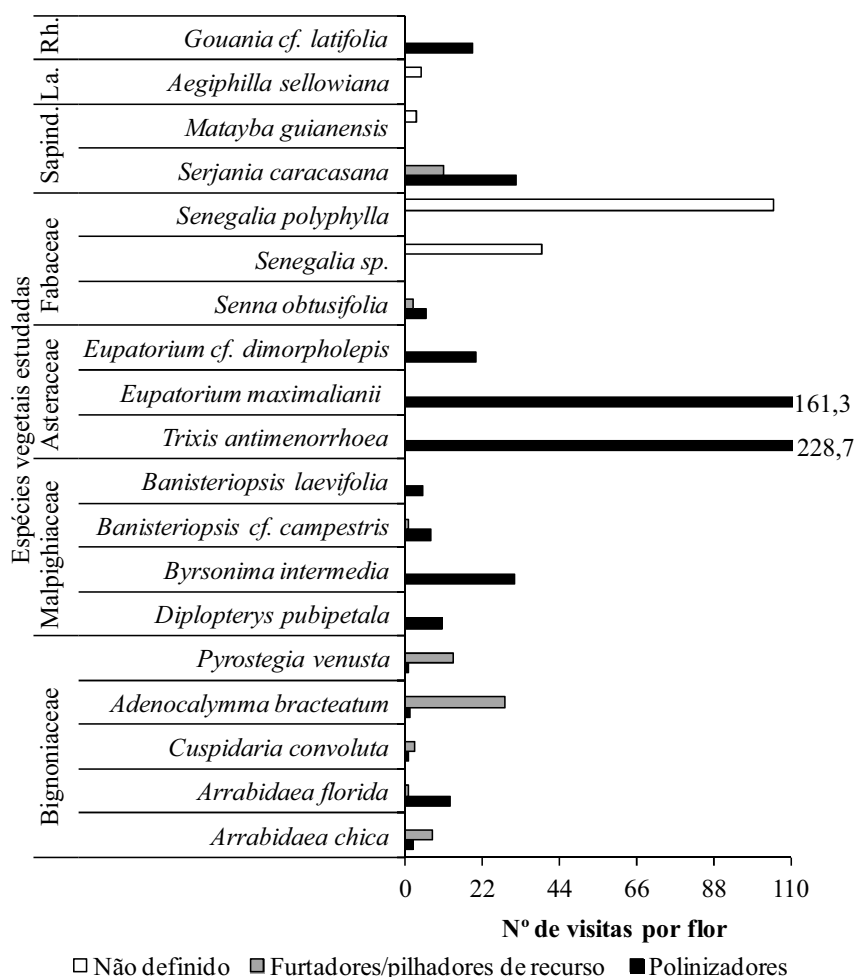


Figura 6. Número médio de visitas registradas por flor para os polinizadores efetivos, furtadores/pilhadores de recursos e espécies de visitantes cuja influência na polinização não pôde ser caracterizada (não definido). A nomenclatura de algumas famílias foi abreviada: *Sapind.* = Sapindaceae; *La.* = Lamiaceae; *Rh.* = Rhamnaceae.

3.5.2 Quantidade de recursos florais nas populações vegetais

Na última coluna da tabela 2 são apresentados os valores obtidos na aplicação da equação 3. Os resultados da pesquisa indicam que somente três populações locais de plantas, dentre as selecionadas para o estudo, produziram recursos florais em quantidade elevada: os conjuntos de plantas das espécies *Eupatorium cf. dimorpholepis*, *Gouania cf. latifolia* e *Senegalia polyphylla*. Do total de visitas florais realizadas pelos insetos nas espécies de

plantas estudadas, 70,7% foram direcionadas às três espécies do grupo que produziu recursos florais em quantidade elevada. *Apis mellifera* foi o principal visitante floral dentre aqueles que forragearam as espécies vegetais do referido grupo, representando 78,1% do total de visitas em *Senegalia polyphylla*, 87,1% em *Gouania* cf. *latifolia* e 89,2% em *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*.

Por outro lado, as populações locais de plantas que produziram recursos florais em quantidade baixa receberam apenas 1,5% do total de visitas, apesar de representarem quase a metade das espécies vegetais estudadas. Já o grupo que produziu recursos florais em quantidade moderada recebeu 27,8% das visitas. Dentre as populações locais de plantas com produção de recursos em quantidade baixa, a maioria (seis espécies) não recebeu visitas de *Apis mellifera*. Por outro lado, nas espécies que foram visitadas por essa abelha, não foi possível definir se a visita resultou em polinização ou se houve apenas furto de recursos.

Os resultados aqui apresentados apoiam novamente a segunda explicação, defendida anteriormente. Portanto, há fortes indícios de que as campeiras de *Apis mellifera* exploram preferencialmente os recursos das plantas mais abundantes e atrativas. Esse resultado também está associado à elevada densidade populacional da referida espécie na localidade. Por ser uma abelha social e generalista, domina os recursos mais abundantes e de melhor qualidade (ROUBIK, 1989).

Na tabela 2 são apresentados os dados referentes à quantidade de recursos florais das 19 espécies estudadas em áreas com predominância de vegetais em diferentes fases de desenvolvimento, dentro do fragmento em estudo. Entre as espécies vegetais estudadas, não foram registradas sete espécies nos trechos dos transectos localizados nas áreas com predominância de vegetais pertencentes à fase pioneira de desenvolvimento (ver transectos na Figura 1). A atividade de forrageio concentrou-se nas flores da população local de *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*, que receberam 86,55% de todas as visitas estimadas nas flores das plantas estudadas localizadas nas áreas da fase pioneira. Houve dominância dos recursos florais de *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* por *Apis mellifera*, com 89,2% das visitas realizadas a essa população local. Os resultados obtidos nesta pesquisa reforçam novamente os argumentos apresentados por Roubik (1989), ao relatar que *Apis mellifera* coleta recursos das fontes florais mais abundantes e atrativas.

Tabela 2. Quantidade de recursos florais coletados nas espécies vegetais em áreas com predomínio de vegetação em diferentes fases de desenvolvimento. O significado das palavras em itálico contidas no cabeçalho corresponde à terminologia adotada na equação 3 (ver explicações no texto).

Espécies vegetais estudadas		Atrati- vidade	N° de flores			Flo- rada	Dura- ção da flor	Quantidade								
			Pioneira (10³)	Secundária inicial (10³)	Secundária tardia (10³)			Pioneira		Secundária inicial		Secundária tardia		Total		
								Valor (10⁶)	%	Valor (10⁶)	%	Valor (10⁶)	%	Valor (10⁶)	%	
Arrabidaea		chica	10	10,43	9,07	45,34	36	1	3,77	0,14	3,28	0,11	16,41	2,30	23,46	0,37 ^c
Arrabidaea		florida	14	34,16	258,34	456,89	58	1	27,02	1,03	204,35	6,72	361,42	50,74	592,79	9,28 ^b
Cuspidaria		convoluta	4	-	33,65	20,56	66	1	-	0	8,45	0,28	5,17	0,73	13,62	0,21 ^c
Adenocalymma		bracteatum	30	-	3,93	0,13	55	1	-	0	6,52	0,21	0,21	0,03	6,73	0,11 ^c
Pyrostegia		venusta	15	24,94	29,68	13,62	66	1	24,66	0,94	29,36	0,96	13,47	1,89	67,49	1,06 ^b
Diplopterys		pubipetala	11	10,24	39,68	26,88	46	3	1,68	0,06	6,51	0,21	4,41	0,62	12,60	0,20 ^c
Byrsonima		intermedia	31	14,19	2,15	3,01	49	3	7,28	0,28	1,10	0,04	1,54	0,22	9,92	0,16 ^c
Banisteriopsis		cf. campestris	9	-	8,39	-	40	1	-	0	2,88	0,09	-	0	2,88	0,05 ^c
Banisteriopsis		laevifolia	5	-	5,62	9,26	124	7	-	0	0,50	0,02	0,82	0,11	1,32	0,02 ^c
Trixis		antimenorrhoea	229	81,90	8,97	3,90	58	7	155,19	5,89	17,00	0,56	7,39	1,04	179,58	2,81 ^b
Eupatorium		maximalianii	161	6,74	81,47	14,75	25	7	3,89	0,15	46,95	1,54	8,50	1,19	59,34	0,93 ^b
Eupatorium		cf. dimorpholepis	20	16,322,23	2,910,32	103,02	41	6	2,278,78	86,55	406,32	13,35	14,38	2,02	2,699,48	42,25 ^a
Senna		obtusifolia	9	1,56	3,90	1,46	130	2	0,87	0,03	2,17	0,07	0,82	0,11	3,86	0,06 ^c
Senegalia		sp.	39	19,13	841,50	-	29	2	10,82	0,41	476,20	15,65	-	0	487,02	7,62 ^b
Senegalia		polyphylla	105	-	503,01	5,92	37	2	-	0	973,97	32,00	11,46	1,61	985,43	15,42 ^a
Serjania		caracasana	43	21,60	96,00	80,00	67	2	30,78	1,17	136,78	4,49	113,98	16,00	281,54	4,41 ^b
Matayba		guianensis	3	0	126,00	630,00	25	3	-	0	3,56	0,12	17,79	2,50	21,35	0,33 ^c
Aegiphilla		sellowiana	5	830,16	202,93	9,22	22	1	88,27	3,35	21,58	0,71	0,98	0,14	110,83	1,73 ^b
Gouania		cf. latifolia	19	-	2,711,18	519,95	40	3	-	0	696,03	22,87	133,48	18,74	829,51	12,98 ^a
Total			-	-	-	-	-	-	2.633,01	100	3,043,51	100	712,23	100	6,388,72	100

A nomenclatura de algumas famílias foi abreviada: *Malpighiace.* = Malpighiaceae; *Astera.* = Asteraceae; *Fabac.* = Fabaceae; *Sa.* = Sapindaceae; *L.* = Lamiaceae; *R.* = Rhamnaceae
^a = abundância elevada; ^b = abundância moderada; ^c = abundância baixa

Por outro lado, todas as espécies de plantas estudadas foram encontradas nos transectos localizados nas áreas em fase inicial de desenvolvimento secundário. Além disso, a coleta de recursos florais nas espécies vegetais estudadas foi mais homogênea que na fase pioneira. As flores da população local de *Senegalia polyphylla*, a principal fonte floral nas áreas com predomínio de vegetação em estágio secundário inicial, receberam 32% das visitas.

Já os conjuntos de plantas existentes nos transectos com predomínio de vegetação em estágio secundário tardio apresentaram uma situação intermediária entre as áreas de fase pioneira e secundária inicial. Nem todas as espécies vegetais estudadas ocorreram nas áreas de desenvolvimento secundário tardio, enquanto 50,74% das visitas foram concentradas nas flores de *Arrabidaea florida*, a principal fonte floral nas áreas de desenvolvimento secundário tardio.

O estudo sobre a distribuição dos recursos florais das espécies vegetais estudadas no decorrer de um ano revelou dois períodos bem distintos ($U = 0$; $p = 0,002$) (Figura 7). Os meses de junho até novembro corresponderam ao período de pouca coleta de recursos florais nas espécies de plantas estudadas, sendo registrados valores mensais de visitas abaixo de 5% do total. Já nos meses de dezembro até maio ocorreram visitas mensais acima de 5% do total, atingindo pico de 40% no mês de abril, que foi fortemente influenciado pela floração de *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*, considerada a principal fonte floral presente no fragmento. Portanto, a coleta dos recursos florais no decorrer do ano seguiu um modelo sazonal.

Quando se associa a coleta de recursos florais em uma determinada paisagem com as estações ou meses do ano, deve-se levar com conta, além da diversidade de plantas floridas, o número de flores no ambiente, a duração da florada e taxa de exploração dos recursos pelos visitantes. No entanto, as pesquisas sobre a distribuição dos recursos florais em cada estação do ano frequentemente são concentradas no estudo da fenologia floral em uma comunidade vegetal, o que gera um ofuscamento da atividade de exploração das fontes florais pelos visitantes. Segundo Bencke e Morellato (2002), nesses estudos é comum o uso de dois métodos de avaliação: 1. Qualitativo, definindo apenas a presença ou ausência da fenofase considerada, e 2. Semiquantitativo, com a aplicação de categorias de quantificação que estimam a intensidade do evento fenológico em cada planta.

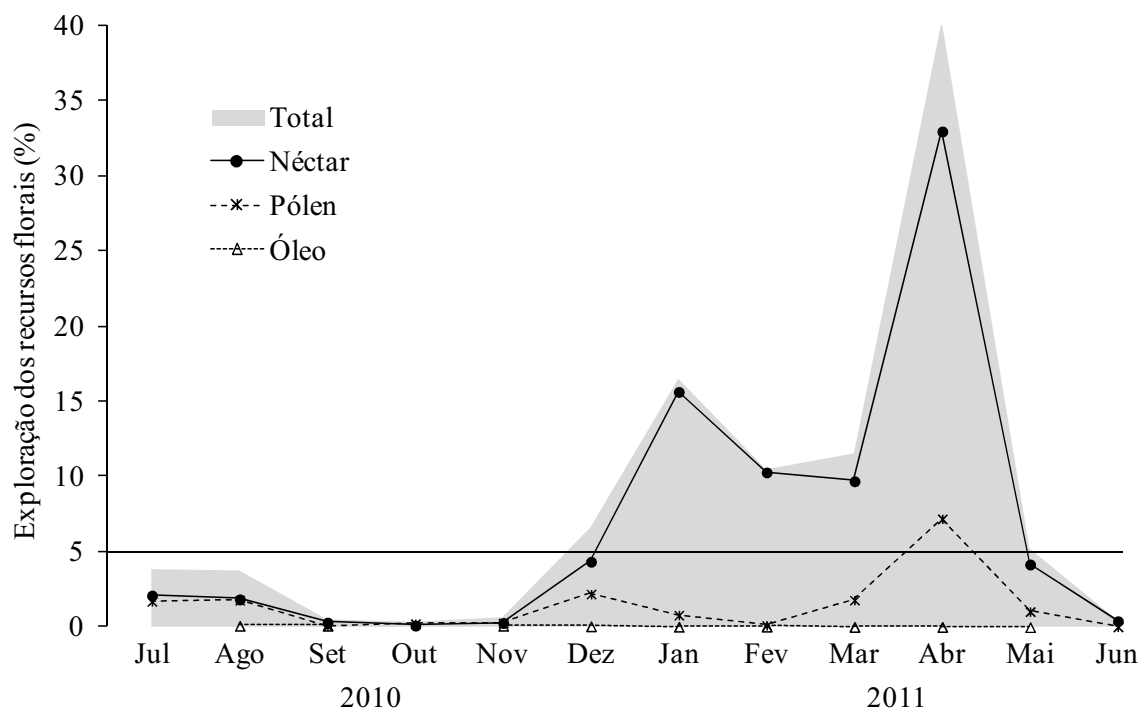


Figura 7. Coleta dos recursos florais (néctar, pólen e óleo) nos meses do ano, representados em proporção relativa (%).

Mesmo quando os dois métodos de avaliação dos dados fenológicos de uma comunidade vegetal são utilizados simultaneamente, conforme recomendação de Bencke e Morellato (2002), a coleta de dados ainda se torna insuficiente para avaliar a abundância de recursos florais disponíveis no decorrer do ano. Sabe-se que muitas populações vegetais produzem grande quantidade de flores por longo período, mas os visitantes florais não as procuram ou, quando isso acontece, a atividade de forrageio que eles realizam é fraca. Em situação inversa, outras populações de plantas produzem poucas flores e estas permanecem abertas durante pouco tempo, porém recebem forrageios intensos por vários visitantes. Ou seja, a taxa de coleta dos recursos florais não é amostrada nos estudos de avaliação fenológica.

Nas regiões com estações bem definidas, é comum a ocorrência de sazonalidade bem caracterizada (KINNAIRD, 1992; TING et al., 2008). Porém, estudos fenológicos das espécies de plantas estudadas provavelmente não retratariam a real quantidade de recursos florais coletados nas plantas no decorrer do ano. Isso pode ser observado em *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* (Tabela 2), que forneceu alimento em maior quantidade aos visitantes, em relação a dezenas de outras espécies.

Alguns visitantes que possuem ciclos de vida curtos podem necessitar somente de uma espécie de planta florida ou então estarem ajustados à exploração dos recursos, nos períodos em que eles são produzidos com maior intensidade (ALDRIDGE et al., 2011). Segundo esses autores, existem, ainda, os visitantes que permanecem ativos em todas as estações do ano. Estes, logicamente, necessitam de flores disponíveis em número suficiente ao longo de todas as estações. A ocorrência de *Apis mellifera* no ambiente certamente causa maior impacto negativo na estação de escassez de recursos florais, quando a competição por alimento é mais acirrada.

3.5.3 Influência dos polinizadores na formação do fruto

Segundo Hamrick et al. (1992), três fatores são indissociáveis do sucesso reprodutivo das angiospermas. O primeiro deles está relacionado com a proporção de polinização cruzada, autopolinização e intercruzamento biparental. O segundo fator refere-se ao número e origem espacial dos diferentes doadores de pólen que são contribuintes essenciais para a progênie (tamanho efetivo da população vegetal e fluxo de genes por meio da dispersão do pólen). O terceiro fator é o resultado dos dois primeiros, ou seja, ele é atribuído à eficiência na transmissão da diversidade genética adulta para a progênie. Além disso, segundo aqueles autores, no caso das plantas que dependem de agentes bióticos para a polinização de suas flores, são eles que, fundamentalmente, determinam a manutenção e o enriquecimento da diversidade genética da população.

Como na maioria das espécies vegetais estudadas houve dependência de forte obrigatoriedade dos animais vetores de pólen para a formação de frutos (Tabela 3), pode-se inferir que eles são fundamentais na manutenção da integridade do ecossistema estudado. Concomitantemente, é provável que os polinizadores tenham depositado pólen de elevada qualidade e em quantidade suficiente no estigma das flores para permitir o desenvolvimento de frutos em muitas delas. Segundo Schuster et al. (1993), a deposição de uma grande quantidade de pólen nos estigmas das flores só é possível quando há polinizadores eficientes envolvidos nesta atividade. De nada adianta um número elevado de polinizadores pouco eficientes forrageando as flores, porque o pólen rapidamente se esgotaria das anteras sem ter sido depositado em quantidade suficiente nos estigmas, para permitir o desenvolvimento de frutos. Além disso, de acordo com Schuster et al. (1993), a elevada qualidade do pólen está relacionada, não só com a presença de polinizadores que visitam poucas flores por planta e abrangem uma grande área de forrageio, mas também com a ocorrência de muitas plantas de uma mesma espécie em uma pequena área.

Tabela 3. Resultado dos testes de reprodução realizados nas espécies vegetais estudadas e grau de dependência de polinizadores bióticos. A tabela também indica o quanto o registro dos polinizadores foi de fato representativo e o número médio de plantas ao redor das áreas focais de cada espécie vegetal estudada. Os valores entre parênteses correspondem ao número de flores amostradas.

Espécies vegetais estudadas	Testes de reprodução % (nº de flores amostradas)			Dependência de polinizadores	Representatividade da amostra	Nº de Plantas / 1.000m²	
	Ausência de polinizadores	Presença de polinizadores	Controle				
Bignoniaceae	<i>Arrabidaea chica</i>	0 ⁽⁵⁰⁾	12,7 ⁽¹⁵⁰⁾	12,9	a	0,98*	19,0
	<i>Arrabidaea florida</i>	0 ⁽¹⁴⁸⁾	15,3 ⁽¹⁵⁰⁾	13,4	a	0,87*	9,7
	<i>Cuspidaria convoluta</i>	0 ⁽¹⁵⁰⁾	0,7 ⁽¹³¹⁾	0,6	a	0,85*	15,0
	<i>Adenocalymm a bracteatum</i>	0 ⁽⁷³⁾	6,8 ⁽⁵¹⁾	6,0	a	0,89*	6,0
	<i>Pyrostegia venusta</i>	3,8 ⁽⁸⁰⁾	11,1 ⁽⁴⁵⁾	5,5	b	0,50	14,3
Malpighia.	<i>Diplopterys pubipetala</i>	0 ⁽⁶⁰⁾	55,3 ⁽¹⁵⁰⁾	41,4	a	0,75*	13,3
	<i>Byrsonima intermedia</i>	0 ⁽²⁵⁷⁾	26,0 ⁽¹⁵⁰⁾	28,2	a	0,92*	6,3
	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i>	0 ⁽⁵⁰⁾	1,3 ⁽¹⁵⁰⁾	1,6	a	0,85*	14,6
	<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	0 ⁽⁸⁷⁾	36,7 ⁽¹⁵⁰⁾	34,2	a	0,83*	8,7
Fabac.	<i>Senna obtusifolia</i>	0 ⁽⁴⁴⁾	10,7 ⁽⁷⁵⁾	10,7	a	0,99*	6,3
	<i>Senegalia</i> sp.	0 ⁽¹³⁹⁾	14,0 ⁽¹⁵⁰⁾	14,8	a	0,95*	6,7
	<i>Senegalia polyphylla</i>	0 ⁽¹⁴⁰⁾	2,0 ⁽¹²⁵⁾	2,7	b	0,74	8,0
Sap.	<i>Serjania caracasana</i>	0 ⁽¹⁰⁰⁾	2,0 ⁽⁴⁶⁰⁾	3,2	a	0,62	6,7
	<i>Matayba guianensis</i>	0 ^(1.000)	0 ⁽⁶⁸⁶⁾	0	c	-	3,3
L.	<i>Aegiphilla sellowiana</i>	0 ⁽²⁰⁰⁾	0 ⁽⁶⁰⁰⁾	0,1	c	-	29,3
R.	<i>Gouania</i> cf. <i>latifolia</i>	0 ⁽⁹⁴⁵⁾	2,3 ^(4.700)	2,1	a	0,95*	17,7

A nomenclatura de algumas famílias foi abreviada: *Malpighia.* = Malpighiaceae; *Fabac.* = Fabaceae; *Sap.* = Sapindaceae; *L.* = Lamiaceae; *R.* = Rhamnaceae

a = de forte a obrigatória; b = importante; c = de fraca a nula; * = as amostragens dos polinizadores foram representativas do que ocorreu de fato.

Os valores entre parênteses correspondem ao número de flores utilizadas em cada teste reprodutivo.

Por outro lado, a presença dos vetores de pólen foi importante, mas não necessária, em apenas duas espécies (Tabela 3). Nas espécies pertencentes à família Asteraceae não foi possível diferenciar as flores que se desenvolveram em frutos, daquelas que não foram polinizadas. Enquanto isso, as plantas das espécies *Matayba guianensis* e *Aegiphilla sellowiana* apresentam sistemas de polinização altamente generalizados, mas não produziram frutos dentro das áreas focais delimitadas. Nessas duas espécies vegetais, qualquer visitante floral praticamente estava apto a transferir pólen para os estigmas das flores. Talvez alguns fatores intrínsecos não determinados tenham impedido a formação de frutos nas referidas espécies.

O grupo controle não apresentou resultados similares aos das plantas polinizadas naturalmente em apenas três espécies vegetais estudadas. Isso sugere que a maioria dos registros de visitas dos polinizadores nas espécies vegetais foi representativa do que ocorreu de fato (Tabela 3).

Quanto à estratégia empregada para selecionar cada espécie estudada, levou-se em consideração a necessidade de haver elevada disposição floral por área. Beattie (1976) e Melendez-Ackerman e Ackerman (2001) predisseram que a taxa de polinização cruzada é positivamente correlacionada com a densidade de plantas floridas, porque os polinizadores tendem a visitar mais flores por planta e a concentrar os forrageios em um menor número de plantas, quando elas estão esparsamente distribuídas. Portanto, é provável que a eficiência dos polinizadores tenha sido otimizada devido à maior proporção de visitas ocorridas entre as plantas de uma mesma espécie.

Por fim, sugere-se que o resultado da intensa coleta de recursos nas flores de *Senegalia polyphylla* e *Gouania* cf. *latifolia* resulte na maximização da eficiência reprodutiva dessas espécies, tornando-as abundantes na localidade, o que disponibilizaria cada vez mais recursos às colônias de *Apis mellifera*. Se essa hipótese for confirmada, então ficaria caracterizado que esta abelha eussocial está modificando a composição florística do fragmento florestal. Enquanto isso, *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* pode ter sido privilegiada por manter um sistema de polinização biótico e anemófilo.

Com as espécies de plantas que não estão adaptadas à polinização por *Apis mellifera* ocorre uma situação diferente, já constatada na maioria das pesquisas sobre o impacto dos visitantes florais exóticos na reprodução vegetal (e.g. TRAVESET e RICHARDSON, 2006). Os mencionados autores salientam que os polinizadores exóticos tendem a causar um efeito negativo nas populações vegetais porque reduzem a qualidade e a quantidade de pólen

transferido entre as plantas, diminuindo, conseqüentemente, a produção de sementes e a eficiência reprodutiva desses organismos.

3.6 CONCLUSÃO

A composição das espécies de visitantes florais na comunidade vegetal estudada seguiu o modelo observado em outras pesquisas realizadas na região neotropical de clima quente, incluindo a ocorrência de um número elevado de espécies de abelhas de língua longa, enquanto que um número menor de espécies foi representado por abelhas de língua curta ou pelos demais visitantes florais registrados durante a pesquisa.

A abelha *Apis mellifera* foi o visitante mais frequente nas flores, especialmente nas espécies de plantas estudadas mais atrativas. Esse resultado possivelmente foi influenciado por três fatores: 1. Predominância de plantas de baixo porte na área de estudo, o que favorece o encontro das fontes florais pelas campeiras dessa espécie; 2. Escolha, pela mencionada abelha, das fontes florais que oferecem as recompensas mais atrativas, por meio de atividade forrageadora intensa; 3. Criação racional da espécie em apiários provavelmente localizados em regiões próximas à área de estudo, favorecendo a liberação anual de grande número de enxames.

Os conjuntos de plantas pertencentes à classe de abundância elevada (três espécies) receberam 70,7% do total de visitas para a coleta de recursos florais. Por outro lado, os conjuntos de plantas da classe de abundância baixa (nove espécies) receberam forrageios pouco expressivos dos visitantes florais, representando apenas 1,5% do total. Já o grupo intermediário de plantas, da classe de abundância moderada (sete espécies) recebeu 27,8% das visitas. Além disso, o estudo sobre o uso dos recursos florais nas espécies de plantas estudadas no decorrer de um ano revelou dois períodos bem distintos: os meses de junho até novembro corresponderam ao período de pouca coleta de recursos florais nas espécies vegetais, enquanto que nos meses de dezembro até maio as frequências relativas de visitas foram mais intensas. Portanto, a coleta dos recursos florais pelos visitantes, no decorrer do ano, seguiu um modelo sazonal.

Além da maioria das espécies vegetais estudadas ser dependente dos animais vetores de pólen para a formação de frutos, mais da metade delas foi visitada predominantemente por organismos polinizadores. Ambos os resultados confirmam a necessidade da presença dos visitantes florais para a manutenção da diversidade e abundância da flora presente na área estudada.

3.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIZEN, M. A.; FEINSINGER, P. Habitat fragmentation, native insect pollinators, and feral honey-bees in argentine Chaco Serrano. **Ecological Applications**, Tempe, v. 4, n. 2, p. 378-392, 1994.

ALDRIDGE, G.; INOUE, D. W.; FORREST, J. R. K.; BARR, W. A.; MILLER-RUSHING, A. J. Emergence of a mid-season period of low floral resources in a montane meadow ecosystem associated with climate change. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 99, n. 4, p. 905-913, 2011.

ANACLETO, D. A.; MARCHINI, L. C. Análise faunística de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) coletadas no cerrado do Estado de São Paulo. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 27, n. 3, p. 277-284, 2005.

ANDENA, S. R.; BEGO, L. R.; MECI, M. R. A Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, n. 1, p. 55-91, 2005.

AYRES, M.; AYRES, Jr., M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. S. **BioEstat**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, MCT - CNPq, 2007. 364 p.

BANASZAK, J. Ecological bases of conservation of wild bees. In: MATHESON, A.; BUCHMANN, S. L.; O'TOOLE, C.; WESTRICH, P.; WILLIAMS, I. H. (Ed.). **The conservation of bees**. London: Academic Press, 1996. Linnean Society Symposium Series 18. p. 55-62.

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

BEATTIE, A. J. Plant dispersion, pollination and gene flow in *Viola*. **Oecologia**, Berlin, v. 25, n. 4, p. 291-300, 1976.

BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology**: individuals, populations and communities. 3. ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068 p.

BENCKE, C. S. C.; MORELLATO, L. P. C. Comparação de dois métodos de avaliação da fenologia de plantas, sua interpretação e representação. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 25, n. 3, p. 269-275, 2002.

BOND, W. J. Do mutualisms matter? Assessing the impact of pollinator and disperser disruption on plant extinction. **Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 344, n. 1307, 83-90, 1994.

BRIZOLA-BONACINA, A. K. **Presença de *Apis mellifera* L. em uma região de cerrado em Dourados (MS) e sua relação com a fauna de abelhas nativas**. 2009. 77 f. Tese

(Doutorado em Ciências Biológicas – Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2009.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, San José, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.

BUDOWSKI, G. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland rainforests. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 11, n. 1, p. 44-48, 1970.

CAMARGO, J. M. F.; MAZUCATO, M. Inventário da apifauna e flora apícola de Ribeirão Preto, São Paulo, Brasil. **Dusenía**, Curitiba, v. 14, n. 2, p. 55-87, 1984.

CANE, J. H. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? **Conservation Ecology**, Wolfville, v. 5, n. 1, art. 3, 2001. Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art3/>>. Acesso em: 23 jan. 2012.

CARBONARI, V.; POLATTO, L. P.; ALVES-JUNIOR, V. V. Evaluation of the impact on *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) flowers due to nectar robbery by *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). **Sociobiology**, Chico, v. 54, n. 2, p. 373-382, 2009.

CUNNINGHAM, S. A. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. **Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological Sciences**, London, v. 267, n. 1448, p. 1149-1152, 2000.

DAWSON, B.; TRAPP, R. G. **Bioestatística básica e clínica**. 3. ed. New York: McGraw-Hill, 2003. 348 p.

DEGEN, B.; ROUBIK, D. W. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, Washington, v. 36, n. 2, p. 165-179, 2004.

DICK, C. W.; ETCHELECU, G.; AUSTERLITZ, F. Pollen dispersal of tropical trees (*Dinizia excelsa*: Fabaceae) by native insects and African honeybees in pristine and fragmented Amazonian rainforest. **Molecular Ecology**, Oxford, v. 12, n. 3, p. 753-764, 2003.

DORNHAUS, A.; CHITTKA, L. Insect behavior: evolutionary origins of bee dances. **Nature**, London, v. 401, n. 6748, p. 38-38, 1999.

DUPONT, Y. L.; HANSEN, D. M.; VALIDO, A.; OLESEN, J. M. Impact of introduced honey bees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife, Canary Islands. **Biological Conservation**, Essex, v. 118, n. 3, p. 301-311, 2004.

FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 35, p. 375-403, 2004.

FIGUEROA-CASTRO, D. M.; CANO-SANTANA, Z. Floral visitor guilds of five allochronic flowering Asteraceous species in a xeric community in Central Mexico. **Environmental Entomology**, College Park, v. 33, n. 2, p. 297-309, 2004.

GHAZOUL, J. Buzziness as usual? Questioning the global pollination crisis. **Trends in Ecology and Evolution**, West Sussex, v. 20, n. 7, p. 367-373, 2005.

GHAZOUL, J.; LISTON, K. A.; BOYLE, T. J. B. Disturbance-induced density-dependent seed set in *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae), a tropical forest tree. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 86, n. 3, p. 462-473, 1998.

GOULSON, D. Effects of introduced bees on native ecosystems. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, Palo Alto, v. 34, p. 1-26, 2003.

GROSS, C. L. The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. **Biological Conservation**, Essex, v. 102, n. 1, p. 89-95, 2001.

HAMRICK, J. L.; GODT, M. J. W.; SHERMAN-BROYLES, S. L. Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. **New Forests**, Dordrecht, v. 6, n. 1-4, p. 95-124, 1992.

HANSEN, D.M.; OLESEN, J. M.; JONES, C. G. Trees, birds and bees in *Mauritius*: exploitative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? **Journal of Biogeography**, Oxford, v. 29, n. 5-6, p. 721-734, 2002.

HARDER, L. D.; BARRETT, S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. (Ed.). **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York: Chapman and Hall, 1996. p. 140-190.

HARRISON, J. F.; FEWELL, J. H.; ANDERSON, K. E.; LOPER, G. M. Environmental physiology of the invasion of the Americas by Africanized honeybees. **Integrative and Comparative Biology**, Mclean, v. 46, n. 6, p. 1110-1122, 2006.

HEGLAND, S. J.; BOEKE, L. Relationships between the density and diversity of floral resources and flower visitor activity in a temperate grassland community. **Ecological Entomology**, London, v. 31, n. 5, p. 532-538, 2006.

HEITHAUS, E. R. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Annals of the Missouri Botanical Garden**, Saint Louis, v. 61, n. 3, p. 675-691, 1974.

HEITHAUS, E. R. Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: diversity and phenology. **Ecology**, Tempe, v. 60, n. 1, p. 190-202, 1979.

HORVITZ, C. C.; SCHEMSKE, D. W. Spatiotemporal variation in insect mutualists of a neotropical herb. **Ecology**, Tempe, v. 71, n. 3, p. 1085-1097, 1990.

HURYN, V. M. B. Ecological impacts on introduced honey bees. **Quarterly Review of Biology**, New York, v. 72, n. 3, p. 275-297, 1997.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W. Pollinators, flowering plants, and conservation biology. **Bioscience**, Washington, v. 47, n. 5, p. 297-307, 1997.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W.; WASER, N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, Palo Alto, v. 29, p. 83-112, 1998.

KINNAIRD, M. F. Phenology of flowering and fruiting of an east-african riverine forest ecosystem. **Biotropica**, Washington, v. 24, n. 2, p. 187-194, 1992.

LAWTON, J. H.; SCHRÖDER, D. Effects of plant type, size of geographical range and taxonomic isolation on number of insect species associated with British plants. **Nature**, London, v. 265, n. 5590, p. 137-140, 1977.

LEVINE, J. M.; VILA, M.; D'ANTONIO, C. M.; DUKES, J. S.; GRIGULIS, K.; LAVOREL, S. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. **Proceedings of the Royal Society of London Series B. Biological Sciences**, v. 270, n. 1517, p. 775-781, 2003.

MacARTHUR, R. H. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. Princeton: Princeton University Press, 1972. 223 p.

MacDOUGALL, A. S.; TURKINGTON, R. Are invasive species the drivers or passengers of change in degraded ecosystems? **Ecology**, Tempe, v. 86, n. 1, p. 42-55, 2005.

MELLENDEZ-ACKERMAN, E. J.; ACKERMAN, J. D. Density-dependent variation in reproductive success in a terrestrial orchid. **Plant Systematics and Evolution**, New York, v. 227, n. 1-2, p. 27-36, 2001.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO-FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R.; JOLY, C. A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 149-162, 1990.

MUSTAJÄRVI, K.; SHIKAMÄKI, P.; RYTKÖNEN, S.; LAMMI, A. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 80-87, 2001.

NAGAMITSU, T.; INOUE, T. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 3, p. 432-439, 1997.

OTIS, G. W. Population biology of the Africanized honey bee. In: SPIVAK, M.; FLETCHER, D. J. C.; BREED, M. D. (Ed.). **The "african" honey bee**. Boulder: Westview Press, 1991. p. 213-234.

PATRICIO, G. B.; GOMIG, E. G. Habitat heterogeneity and pollinators: bees in fragmented landscapes (Hymenoptera: Apidae). **Sociobiology**, Chico, v. 52, n. 3, p. 605-618, 2008.

PETANIDOU, T.; VOKOU, D. Pollination and pollen energetics in mediterranean ecosystems. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 77, n. 8, p. 986-992, 1990.

- POLATTO, L. P.; ALVES Jr., V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.
- POTTS, S. G.; VULLIAMY, B.; DAFNI, A.; EMAN, G. N.; WILLMER, P. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? **Ecology**, Tempe, v. 84, n. 10, p. 2628-2642, 2003.
- POTTS, S. G.; VULLIAMY, B.; ROBERTS, S.; O'TOOLE, C.; DAFNI, A.; NE'EMAN, G.; WILLMER, P. G. Nectar resource diversity organizes flower-visitor community structure. **Entomologia Experimentalis et Applicata**, Dordrecht, v. 113, n. 2, p. 103-107, 2004.
- PRICE, P. W. **Insect ecology**. 2. ed. New York: John Wiley & Sons, 1984. 607 p.
- RAMÍREZ, N. Ecology of pollination in a tropical Venezuelan savanna. **Plant Ecology**, Dordrecht, v. 173, n. 2, p. 171-189, 2004.
- RENNER, S. S.; FEIL, J. P. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. **American Journal of Botany**, Columbus, v. 80, n. 9, p. 1100-1107, 1993.
- ROOT, R. B. Organization of a plant-arthropod association in simple and diverse habitats: the fauna of collards (*Brassica oleracea*). **Ecological Monographs**, Lawrence, v. 43, n. 1, p. 95-120, 1973.
- ROUBIK, D. W. Nest and colony characteristics of stingless bees from French Guiana (Hymenoptera: Apidae). **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 52, n. 3, p. 443-470, 1979.
- ROUBIK, D. W. Experimental community studies: time series tests of competition between African and neotropical bees. **Ecology**, Tempe, v. 64, n. 5, p. 971-978, 1983.
- ROUBIK, D. W. An overview of Africanized honey-bee populations: reproduction, diet and competition. In: NEEDHAM, G. R.; PAGE Jr, R. E.; DELFINADO-BAKER, M.; BOWMAN, C. (Eds.). **Africanized honey bees and bee mites**. Chichester: Ellis Horwood, 1988. p. 45-54.
- ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York: Cambridge University Press, 1989. 514 p.
- ROUBIK, D. W. Aspects of Africanized honey bee ecology in tropical America. In: SPIVAK, M.; FLETCHER, D. J. C.; BREED, M. C. (Eds.). **The "African" honey bee**. Boulder: Westview Press, 1991. p. 259-281.
- ROUBIK, D. W. Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and the efficiency of pollination modes. **Journal of Biological Sciences**, Melbourne, v. 18, n. 4, p. 537-552, 1993.
- SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S.; MOURE, J. S. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brazil: preliminary report. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6. Zoology**, Sapporo, v. 16, n. 2, p. 253-291, 1967.

SANTOS, F. M.; CARVALHO, C. A. L.; SILVA, R. F. Diversidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de transição Cerrado-Amazônia. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 34, n. 2, p. 319-328, 2004.

SCHEMSKE, D. W.; HORVITZ, C. C. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. **Science**, Washington, v. 225, n. 4661, p. 519-521, 1984.

SCHNEIDER, S. S.; DeGRANDI-HOFFMAN, G.; SMITH, D. M. The African honey bee: factors contributing to a successful biological invasion. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 49, p. 351-376, 2004.

SCHOWALTER, T. D. **Insect ecology: an ecosystem approach**. 2. ed. Burlington: Elsevier, 2006. 572 p.

SCHUSTER, A.; NOY-MEIR, I.; HEYN, C. C.; DAFNI, A. Pollination-dependent female reproductive success in a self-compatible outcrosser, *Asphodelus aestivus* Brot. **New Phytologist**, Cambridge, v. 123, n. 1, p. 165-174, 1993.

SILVA-PEREIRA, V.; SANTOS, G. M. M. Diversity in bee (Hymenoptera: Apoidea) and social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) community in “Campos Rupestres”, Bahia, Brazil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 35, n. 2, p. 165-174, 2006.

STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Effects of habitat isolation on pollinator communities and seed set. **Oecologia**, Berlin, v. 121, n. 3, p. 432-440, 1999.

STEFFAN-DEWENTER, I.; MUNZENBERG, U.; BURGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. **Ecology**, Tempe, v. 83, n. 5, p. 1421-1432, 2002.

TING, S.; HARTLEY, S.; BURNS, K. C. Global patterns in fruiting seasons. **Global Ecology and Biogeography**, Oxford, v. 17, n. 5, p. 648-657, 2008.

TRAVERSE, A.; RICHARDSON, D. M. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. **Trends in Ecology and Evolution**, West Sussex, v. 21, n. 4, p. 208-216, 2006.

VIANA, B. F.; KLEINERT, A. M. P. Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, Northeastern of Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 50, n. 1, p. 53-63, 2006.

von FRISCH, K. **The dance language and orientation of bees**. Cambridge: Harvard University Press, 1967. 566 p.

WADDINGTON, K. D. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. **Oecologia**, Berlin, v. 44, n. 2, p. 199-204, 1980.

WADDINGTON, K. D.; HOLDEN, L. R. Optimal foraging: on flower selection by bees. **American Naturalist**, Chicago, v. 114, n. 2, p. 179-197, 1979.

WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 241-285.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, Tempe, v. 77, n. 4, p. 1043-1060, 1996.

WEISS, M. R.; LAMONT, B. B. Floral color change and insect pollination: a dynamic relationship. **Israel Journal of Plant Sciences**, Jerusalem, v. 45, n. 2-3, p. 185-199, 1997.

WESTPHAL, C.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Mass flowering crops enhance pollinator densities at a landscape scale. **Ecology Letters**, Oxford, v. 6, n. 11, p. 961-965, 2003.

ZAVATTINI, J. A. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, Rio Claro, v. 17, n. 2, p. 65-91, 1992.

4. CAPÍTULO 3

Influência dos fatores abióticos e da disponibilidade de recursos florais na atividade forrageadora diária das abelhas

4.1 RESUMO

A coleta de recursos por abelhas eussociais varia em função da qualidade e quantidade do alimento disponível, das variáveis climáticas e das condições da colônia. Neste estudo determinou-se a influência diária e sazonal dos fatores abióticos e da quantidade de recursos florais na frequência de forrageio das abelhas. Os experimentos foram realizados, durante 12 meses consecutivos, nas principais fontes florais utilizadas pelas abelhas em um fragmento de floresta secundária. A frequência de forrageios de cada espécie de abelha nas flores de cada planta foi registrada em intervalos de 20 minutos, para cada hora, em uma área de 1 m² contendo ramos floridos. As observações foram realizadas das 6 às 17h. Dados referentes à temperatura, umidade relativa do ar, luminosidade e velocidade do vento foram registrados no início de cada hora. Para verificar se a atividade de forrageio é influenciada por fatores abióticos foram realizados testes de correlação de Pearson e de regressão linear para as espécies de abelhas predominantes. As oito espécies de abelhas consideradas predominantes foram responsáveis por 90,95% das atividades de forrageio. A temperatura e a luminosidade foram as duas principais variáveis abióticas reguladoras das atividades de forrageio das abelhas. Houve correlação positiva entre essas variáveis e a frequência de forrageio da maioria das abelhas. Por outro lado, a atividade de forrageio das abelhas não foi influenciada pela umidade relativa do ar e pela velocidade do vento. A atividade de cada espécie depende de uma combinação de fatores que não inclui apenas as variáveis abióticas, mas também a quantidade de recursos florais disponíveis no decorrer do dia, além do estado fisiológico e comportamental de cada visitante. A escassez de recursos florais produzidos pela maioria das plantas, após um determinado período do dia, talvez provoque uma antecipação do pico de forrageio das abelhas, que ocorreria antes do período em que as condições abióticas estão realmente propícias.

Palavras chave: Condições climáticas, Recursos florais, Coleta de recursos, Forrageio, *Apis mellifera*.

Influence of abiotic factors and floral resources availability on daily foraging activity of bees

4.2 ABSTRACT

The gathering of resources by eusocial bees varies according to the amount and quality of the food available, climate, and conditions of the colony. In this study, the daily and seasonal influences of abiotic factors and floral resources amount on foraging frequency of bees were determined. The experiments were performed, during 12 consecutive months, in the main floral sources used by bees in a secondary forest fragment. The foraging frequency of each bee species in the flowers of each plant was recorded for 20-min periods, every hour, in an area of 1 m² with flowering branches. The observations were made from 6 a.m. to 5 p.m. The temperature, relative humidity of the air, luminosity, and wind speed were recorded at the beginning of each hour. To verify whether foraging activity is influenced by abiotic factors, Pearson's correlation analysis and linear regressions tests were performed for dominant bee species. The eight dominant bee species accounted for 90.95% of foraging activities. Temperature and luminosity were the two main abiotic factors regulating foraging activities of bees. A positive correlation was found between these variables and the foraging frequency of most bees. Conversely, foraging activity was influenced neither by relative humidity nor wind speed. The activity of each species depends on a combination of factors that include not only abiotic variables, but also floral resource amount available during the day, physiological status, and behavior of each visitor. After a certain period of the day, the scarcity of floral resources produced by most plants maybe provokes an anticipation of the foraging peak that would occur before the period in which the abiotic conditions are really favorable.

Keywords: Climate conditions, Floral resources, Gathering of resources, Foraging, *Apis mellifera*.

4.3 INTRODUÇÃO

Por viverem em um ambiente dinâmico, as abelhas precisam se ajustar a inúmeras mudanças dos componentes bióticos e abióticos. As abelhas eussociais podem se ajustar para coleta de recursos alimentares em resposta às variações na condição da colônia (FEWELL e WINSTON, 1992, 1996; BIESMEIJER et al., 1999; HOFSTEDE e SOMMEIJER, 2006), à quantidade e qualidade do alimento disponível no campo (SEELEY, 1995; BIESMEIJER et al., 1999; HOFSTEDE e SOMMEIJER, 2006; GRÜTER e FARINA, 2007) e às condições climáticas (ANTONINI et al., 2005; POLATTO et al., 2007, 2012). Além dos fatores extrínsecos (componentes bióticos e abióticos), os fatores intrínsecos (memória e limiar de resposta) também determinam a decisão das coletoras de cada espécie de abelha de realizarem ou não um voo de forrageio (BIESMEIJER e VRIES, 2001).

Neste capítulo estudou-se a influência das condições climáticas na regulação da atividade de forrageio das abelhas. As variações diárias e sazonais das condições climáticas representam um fator importante para as abelhas e outros insetos voadores, porque provocam restrições na atividade de voo desses organismos. Também ocorre interferência indireta da oscilação diária das variáveis abióticas na atividade realizada pelas abelhas coletoras de néctar, devido às variações na concentração desse produto. O mencionado recurso é extraído das flores somente se estiver em concentrações próximas ao nível ótimo (ROUBIK e BUCHMAN, 1984).

Os principais fatores abióticos que afetam o voo das abelhas e vespas são a temperatura, a intensidade luminosa e a umidade relativa do ar (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; CORBET et al., 1993; HILÁRIO et al., 2000; VICENS e BOSCH, 2000; KASPER et al., 2008). Temperaturas extremas, muito quentes ou muito frias, restringem a atividade de voo (HILÁRIO et al., 2000; KASPER et al., 2008). As abelhas não conseguem voar se a temperatura estiver muito baixa e se desidratam se a temperatura estiver muito elevada ou, então, se a umidade relativa do ar for muito baixa (KASPER et al., 2008). Forragear em períodos de temperatura e umidade relativa do ar muito elevadas também pode elevar a temperatura corporal do inseto a níveis próximos da letalidade (COELHO e ROSS, 1996). A intensidade luminosa age especialmente no auxílio à navegação visual dos insetos, desde a orientação até a busca do recurso floral (HILÁRIO et al., 2000). Ventos muito fortes também afetam a atividade de voo das abelhas, impossibilitando-as de forragear em tais condições (SOMMEIJER et al., 1983).

Cada espécie de abelha é dependente de condições climáticas específicas, que estabelecem os limites para a realização do voo de forrageio (CORBET et al., 1993). Contudo, abelhas com tamanho corporal maior podem forragear com alguma independência da temperatura ambiental (HEINRICH e HEINRICH, 1983; BISHOP e ARMBRUSTER, 1999). Um estudo desenvolvido com mamangavas (abelhas do gênero *Bombus*) revelou que elas conseguem manter a temperatura do tórax (região em que os músculos das asas estão alojados) mais elevada em relação à temperatura ambiental (HEINRICH, 1972). Essa condição fisiológica também foi comprovada em *Apis mellifera* (COELHO, 1991) e pode representar uma característica típica das abelhas de tamanho corporal médio e grande. As abelhas menores, por possuírem habilidade limitada de termorregulação da região torácica, iniciam a atividade de forrageio mais tarde que as maiores em dias em que as condições ambientais estejam desfavoráveis ou quando habitam regiões de clima temperado (BISHOP e ARMBRUSTER, 1999).

A quantidade de recursos florais disponíveis no decorrer do dia é outro fator regulador da atividade de forrageio realizada pelas abelhas. Essa variável também foi estudada neste capítulo, porém, como é muito difícil quantificá-la, as conclusões obtidas geralmente são apoiadas em hipóteses e teorias. Fidalgo e Kleinert (2007) mencionaram que em diversos trabalhos os picos máximos de forrageio realizados por abelhas eussociais foram registrados no período da manhã. O pico máximo de extração de pólen frequentemente ocorre antes do pico referente à coleta de néctar (ROUBIK, 1989). Diferentemente do néctar, o pólen é um recurso limitado e não é repostado a partir do momento da deiscência das anteras. Portanto, o pico de coleta de pólen logo no início da manhã está associado a uma maior quantidade deste recurso, nesse momento (ROUBIK, 1989). Por outro lado, mesmo havendo secreção de néctar e de óleo durante toda a antese, em flores melitófilas, com o decorrer do dia o estoque dos recursos é exaurido, e isto acaba por reduzir a capacidade da planta para atrair as abelhas (ROUBIK, 1989; POLATTO, 2007).

Como já foi exposto, muitas pesquisas foram desenvolvidas para tentar compreender os modelos de forrageio floral empregados pelas abelhas, considerando a influência das variáveis abióticas e da disponibilidade de recursos florais no decorrer do dia. Contudo, as condições abióticas e as fontes florais são diferentes nas diversas regiões da biosfera, exercendo influência significativa nos padrões de forrageamento que mudam de acordo com o clima e a paisagem atuante sobre a comunidade de abelhas. Assim, o principal objetivo deste estudo foi avaliar a influência diária e sazonal dos fatores abióticos e da quantidade de recursos florais na atividade de forrageio desenvolvida pelas abelhas. As metas da presente

pesquisa foram: 1. Determinar quais são os principais fatores climáticos que moldam a atividade de forrageio das abelhas; 2. Inferir se a quantidade de recursos florais disponível no decorrer do dia tem influência na atividade de forrageio das abelhas; 3. Avaliar se a coleta de recursos florais no decorrer do ano oscila em função das alterações nas condições ambientais.

4.4 MATERIAL E MÉTODOS

4.4.1 Área de estudo

A pesquisa foi realizada em um fragmento de floresta secundária de aproximadamente 355 hectares, localizado às margens da rodovia MS-395, a aproximadamente três quilômetros do perímetro urbano do município de Ivinhema, Mato Grosso do Sul. O ponto central da área de estudo está situado a 22°15'42'' de latitude sul e 53°48'10'' de longitude oeste.

O fragmento florestal apresenta algumas manchas com fisionomia de Cerradão e outras de Mata Atlântica. Segundo os critérios de classificação propostos por Budowski (1965, 1970), no período de estudo a área possuía uma vegetação em diferentes estágios sucessionais composta por vegetação pioneira (20% da cobertura total), vegetação em estágio secundário inicial (35% do total) e vegetação em estágio secundário tardio (45% do total).

Segundo a classificação de Zavattini (1992), o clima da região varia de úmido a subúmido. As normais climatológicas (médias do período de 1973 a 1990) para a região de Ivinhema indicam precipitação média anual de 1.612,5 mm, umidade relativa do ar anual em torno de 80,5% e temperatura média de 22°C, com mínima de 17,6°C e máxima de 29,2°C (INMET, 2011).

4.4.2 Espécies vegetais estudadas

Durante 12 meses consecutivos (de julho de 2010 a junho de 2011) foram selecionadas as principais fontes florais utilizadas pelas abelhas. A escolha das espécies de plantas foi estabelecida em função de dois requisitos:

1. Eram suscetíveis ao forrageio pela comunidade de abelhas, sendo ou não polinizadas por elas. Em um pré-diagnóstico de poucos minutos de observação foi possível visualizar muitas abelhas forrageando as flores para extrair os recursos necessários à sua sobrevivência.

2. Ocupavam amplas áreas do fragmento e apresentavam floração abundante. A grande quantidade de flores representa um papel importante na atração de visitantes florais (WADDINGTON e HOLDEN, 1979; WADDINGTON, 1980; WASER, 1983; HARDER e BARRETT, 1996; NAGAMITSU e INOUE, 1997; MUSTAJÄRVI et al., 2001; DEGEN e ROUBIK, 2004).

Partes das estruturas das espécies vegetais selecionadas foram montadas em exsicatas e incorporadas ao acervo do Herbário do Campus Universitário de Rio Claro (HRCB), da Universidade Estadual Paulista – UNESP.

4.4.3 Amostragem da atividade dos visitantes florais

As abelhas foram observadas em três plantas de cada espécie durante o período em que a sincronia de floração entre os indivíduos da população estava elevada (de 76% a 100% das plantas floridas), de acordo com Morellato et al. (1990). Em cada planta foi selecionada uma área de 1 m², próxima ao solo e com ramos floridos (área focal), registrando-se o número de forrageios em um intervalo de 20 minutos para cada hora, das 6 às 17h. Cada forrageio foi definido pela presença da abelha na área focal amostrada, independentemente do número de flores visitadas antes que ela deixasse o local. Dados referentes à temperatura, umidade relativa do ar, luminosidade e velocidade do vento foram registrados no início de cada hora.

Para a observação das abelhas foi respeitada uma distância de 0,5 a 3 m das áreas focais escolhidas, considerada adequada para a identificação morfoespecífica de cada indivíduo, com o observador se mantendo estático, evitando-se assim qualquer tipo de perturbação na atividade dos forrageadores. Em cada espécie vegetal foram capturados de um a quatro indivíduos de cada espécie de abelha, com o auxílio de uma rede entomológica. Os espécimes coletados eram sacrificados em câmara mortífera contendo acetato de etila e armazenados em frascos de 30 ml, providos de etiqueta com o código do visitante floral, o período da coleta, bem como, a planta visitada. Posteriormente eram acondicionados em caixas próprias para coleções entomológicas e enviados a um especialista para serem identificados.

A estratégia para o registro da atividade das abelhas por meio de observações visuais, adotada neste estudo, apresenta vieses positivos e negativos, conforme foi relatado por Cane (2001) e também por Polatto e Alves Jr. (2008). O principal motivo para não utilizar o método de varredura nas flores, com rede entomológica (SAKAGAMI et al., 1967), adotado na maioria dos estudos, refere-se à redução na frequência de visitas no decorrer do dia, à medida que as flores vão sendo danificadas (ou até mesmo caem) em decorrência do uso do instrumento coletor de insetos, além das altas taxas de perda de algumas espécies de abelhas ágeis, que conseguem escapar do arremesso da rede.

4.4.4 Parâmetros ecológicos e análise estatística

Com o propósito de descrever a composição e a estrutura da comunidade de abelhas do fragmento florestal estudado, foram realizados cálculos de abundância, constância e dominância.

A análise faunística de abundância foi realizada utilizando-se os dados referentes ao número de forrageios de cada espécie visitante (SILVEIRA NETO et al., 1976), determinando-se o intervalo de confiança (IC) para a média obtida, a 5% e a 1% de probabilidade (KAPS e LAMBERSON, 2004). Para isso, foram estabelecidas as seguintes classes de abundância: muito abundante = quando o número de forrageios de uma mesma espécie foi maior que o limite superior do IC a 1%; abundante = quando o número de forrageios registrados situou-se entre os limites superiores do IC a 5% e a 1%; comum = quando o número de forrageios situou-se dentro do IC a 5%; dispersa = quando o número de forrageios foi mantido entre os limites inferiores do IC a 5% e a 1%; rara = nos casos em que número de forrageios era menor que o limite inferior do IC a 1%.

Quando a atividade de forrageamento de alguma espécie de abelha era muito diferente em relação à observada para as demais espécies, caracterizando uma situação atípica, ela era excluída do cálculo de abundância. O descarte do valor extremo deve ser feito para aumentar a precisão dos agrupamentos das espécies nas classes de abundância. O número de forrageios realizados por uma espécie foi considerado atípico quando extrapolou 50% do total.

A constância foi calculada pela porcentagem de ocorrência das espécies de abelhas nas espécies de plantas estudadas (SILVEIRA NETO et al., 1976), utilizando-se a fórmula: $C = (n^{\circ} \text{ de espécies de plantas forrageadas pela espécie de abelha 'x' } / n^{\circ} \text{ total de espécies de plantas}) \times (100)$. Foi estabelecida a seguinte classificação: constante = quando a constância de uma mesma espécie foi maior ou igual a 50%; acessória = quando a constância variou de 25 a 49%; acidental = quando a constância foi inferior a 25%.

Por fim, foram consideradas espécies dominantes aquelas cujos valores de frequência relativa de forrageios excederam o limite calculado pela fórmula: $D = (1 / n^{\circ} \text{ total de espécies}) \times (100)$. É importante calcular a dominância porque, segundo Kato et al. (1952), as espécies dominantes possuem a capacidade de modificar, em seu benefício, os impactos recebidos do ambiente, podendo assim, provocar o aparecimento ou o desaparecimento de outros organismos. Se ocorrer alguma espécie de abelha com frequência de forrageios atípica, ela também será excluída do cálculo de dominância.

Foram consideradas espécies predominantes aquelas que se agruparam dentro das classes muito abundantes e dominantes.

A fim de verificar se as atividades de forrageio das abelhas predominantes estavam correlacionadas com os fatores abióticos, foram realizados testes de correlação de Pearson (r) e de regressão linear (R^2), com níveis de significância de 5%. O objetivo da análise de correlação é determinar a dependência funcional de cada variável representada no eixo das ordenadas ('y') (nesse caso particular, a atividade de forrageio de cada espécie de abelha predominante), em relação a cada variável independente representada no eixo das abscissas ('x') (nesse caso, cada um dos fatores abióticos considerados). Uma dispersão da variável dependente em relação a uma variável independente pode indicar um aumento ou diminuição de covariação entre as duas variáveis (KAPS e LAMBERSON, 2004). Esses dois autores afirmam que o teste de correlação é utilizado para avaliar a magnitude e a direção (positiva ou negativa) da associação entre duas variáveis, mas sem estabelecer o grau de dependência de uma delas em relação à outra. Se a associação entre a atividade de forrageio das abelhas e alguma das variáveis abióticas for significativa, então é aconselhável o uso de uma equação de regressão linear para explicar a mudança da atividade de forrageio em função do fator abiótico, que, provavelmente, irá fornecer um modelo útil para a compreensão dos dados obtidos. De acordo com a Kaps e Lamberson (2004) e Ayres et al. (2007), uma análise de regressão é usada para verificar o quanto uma variável dependente é influenciada pelo efeito de uma variável independente.

No delineamento experimental, foram primeiramente avaliados quais fatores abióticos estavam intimamente correlacionados, por meio da aplicação do teste de correlação entre a temperatura e as demais variáveis abióticas (umidade relativa do ar, velocidade do vento e luminosidade) ao longo do dia, para todas as coletas realizadas. O teste de correlação também foi aplicado entre os dados de temperatura e os horários de registro das atividades de forrageio, ao longo do dia.

Em um segundo momento, o referido teste foi utilizado para correlacionar a frequência de forrageios das abelhas predominantes com as variáveis abióticas no decorrer do dia. Nesse caso, o teste foi aplicado, para cada espécie de abelha, apenas na planta em que o registro do número de forrageios foi mais elevado. Quando o resultado do teste de correlação indicou dependência entre a atividade de forrageio das abelhas predominantes e algum dos fatores abióticos, então uma análise de regressão linear simples foi aplicada entre ambas as variáveis. Já a análise de regressão linear múltipla foi aplicada quando a atividade de forrageio de qualquer espécie de abelha predominante foi dependente de duas ou mais variáveis abióticas.

Concomitantemente, somente para as espécies de abelhas agrupadas dentro da classe constante, o teste de correlação foi aplicado para avaliar as interações entre a frequência de

forrageios e as variáveis abióticas no decorrer do dia, na planta de cada espécie estudada em que o número de forrageios foi mais elevado. As espécies estudadas foram excluídas das análises quando o número de forrageios na planta mais visitada, de cada uma das espécies consideradas, foi inferior a 10 ao longo do dia. O objetivo desse delineamento experimental foi avaliar se a atividade de forrageio de uma mesma espécie de abelha é dependente das condições abióticas, de maneira igual ou não, em diferentes épocas do ano.

O programa BioEstat 5.0 foi utilizado para determinar os intervalos de confiança e calcular os testes de correlação de Pearson e de regressão linear simples e múltipla (AYRES et al., 2007).

4.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Na área de estudo foram selecionadas 19 espécies de plantas, entre as mais visitadas por abelhas, pertencentes às famílias Bignoniaceae (*Arrabidaea chica*, *Arrabidaea florida*, *Cuspidaria convoluta*, *Adenocalymma bracteatum* e *Pyrostegia venusta*), Malpighiaceae (*Diplopterys pubipetala*, *Byrsonima intermedia*, *Banisteriopsis* cf. *campestris* e *Banisteriopsis laevifolia*), Asteraceae (*Trixis antimenorrhoea*, *Eupatorium maximalianii* e *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*), Fabaceae (*Senna obtusifolia*, *Senegalia* sp. e *Senegalia polyphylla*), Sapindaceae (*Serjania caracasana* e *Matayba guianensis*), Lamiaceae (*Aegiphilla sellowiana*) e Rhamnaceae (*Gouania* cf. *latifolia*). As flores das espécies de plantas estudadas estavam atrativas desde o início da manhã até o final da tarde do mesmo dia ou de dias posteriores, abrangendo todo o período de forrageamento das abelhas.

Foram registrados 5.728 forrageios em 57 dias de observação dos visitantes florais, nas espécies de plantas estudadas, entre julho de 2010 e junho de 2011 (Apêndice A). Desse total, 4.168 forrageios foram realizados por abelhas (Tabela 1, Apêndice A). Apinae foi a subfamília mais abundante, com 93,40% dos forrageios realizados pelas abelhas.

A comunidade de abelhas do fragmento florestal foi representada por 42 espécies distribuídas em 23 gêneros, 14 tribos e 4 subfamílias. Porém, somente oito espécies de abelhas foram consideradas predominantes nas flores, sendo responsáveis por 90,95% dos forrageios realizados pelas abelhas (Tabela 1). Portanto, a comunidade de abelhas caracterizou-se por um número elevado de espécies com poucos indivíduos, enquanto que poucas espécies foram representadas por muitos indivíduos. Resultados semelhantes foram registrados em outros estudos, nos mais diversos tipos de paisagens (e. g. SILVEIRA e CAMPOS, 1995; THOMAZINI e THOMAZINI, 2002; SANTOS et al., 2004; ANACLETO e MARCHINI, 2005; ANDENA et al., 2005; SILVA-PEREIRA e SANTOS, 2006; POLATTO et al., 2007, 2012; BRIZOLA-BONACINA, 2009; VIEIRA e MARCHINI, 2009), representando um padrão típico da comunidade de abelhas (LAROCA, 1992).

A abelha *Apis mellifera* foi excluída dos cálculos de abundância e dominância porque sua atividade de forrageio representou 73,15% do total (Tabela 1). Poderiam ocorrer distorções profundas nas análises, se a atividade atípica dessa abelha fosse mantida nos cálculos de abundância e dominância. Mesmo assim, ela foi incluída nas classes de muito abundante e dominante. Já foi relatado que *Apis mellifera* é a espécie mais abundante da região neotropical, em habitats com fisionomia semelhante ao deste estudo (e.g. SANTOS et

al., 2004; ANACLETO e MARCHINI, 2005; ANDENA et al., 2005; BRIZOLA-BONACINA, 2009; POLATTO et al., 2012).

Com relação à constância das espécies de abelhas que forragearam as espécies de plantas estudadas, foi verificado que 92,86% delas eram acidentais. Foram registradas apenas duas espécies acessórias e uma constante (Tabela 1). A espécie constante foi *Apis mellifera*. Esse resultado deve-se, principalmente, ao eficiente sistema de localização das fontes florais e elevada taxa reprodutiva de *Apis mellifera*, fazendo desta abelha um visitante floral dominante tanto em áreas naturais como em regiões de agricultura, especialmente nos trópicos (von FRISCH, 1967; DORNHAUS e CHITTKA, 1999; HARRISON et al., 2006). *Apis mellifera* também foi descrita como uma espécie constante em outros levantamentos (SANTOS et al., 2004; BENEZAR e PESSONI, 2006).

Quanto à inter-relação entre os fatores ambientais, a temperatura apresentou correlação positiva significativa com a luminosidade ($r = 0,507$; $p < 0,001$) e a velocidade do vento ($r = 0,141$; $p < 0,001$) e correlação negativa significativa com a umidade relativa do ar ($r = -0,299$; $p < 0,001$). Também houve correlação positiva significativa entre a temperatura e as horas do dia ($r = 0,489$; $p < 0,001$). Pode-se notar que os maiores valores de correlação ocorreram entre temperatura e luminosidade e entre temperatura e as horas do dia, indicando a existência de uma estreita relação entre esses fatores.

Diversas pesquisas (e.g. HEINRICH e RAVEN, 1972; KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; LAROCA et al., 1982; RAMALHO et al., 1991; CORBET et al., 1993; MORATO e CAMPOS, 2000; ANTONINI et al., 2005) mencionaram que as características corporais e as limitações fisiológicas das abelhas, principalmente as de menor tamanho corporal, podem gerar padrões de forrageamento que favoreçam o voo em condições que dependem dos fatores abióticos. Nesse caso, as abelhas geralmente preferem forragear em períodos em que a temperatura e a intensidade luminosa estejam elevadas, e a umidade relativa do ar e a velocidade do vento estejam baixas.

Tabela 1. Forrageios florais realizados por abelhas (Hymenoptera: Apidae) em 19 espécies de plantas localizadas em um fragmento florestal secundário na região de Ivinhema (MS), entre julho de 2010 e junho de 2011. Classificação taxonômica baseada em Moure et al. (2012).

SUBFAMÍLIA TRIBO Espécie	Forrageios		Classes		
	Nº	%	Abundância	Constância	Dominância
<u>APINAE</u>					
APINI					
<i>Apis mellifera</i>	3049	73,15	MA	W	Do
MELIPONINI					
<i>Trigona spinipes</i>	147	3,53	MA	Y	Do
<i>Tetragonisca fiebrigi</i>	11	0,26	R	Z	ND
<i>Geotrigona mombuca</i>	6	0,14	R	Z	ND
BOMBINI					
<i>Bombus morio</i>	17	0,41	C	Z	ND
CENTRIDINI					
<i>Centris tarsata</i>	71	1,70	MA	Z	Do
<i>Centris analis</i>	10	0,24	R	Z	ND
<i>Centris obsoleta</i>	8	0,19	R	Z	ND
<i>Centris scopipes</i>	19	0,46	C	Z	ND
<i>Centris varia</i>	48	1,15	MA	Z	Do
<i>Centris nitens</i>	49	1,18	MA	Z	Do
<i>Centris aenea</i>	17	0,41	C	Z	ND
<i>Centris (Centris) sp. 1</i>	3	0,07	R	Z	ND
<i>Centris (Centris) sp. 2</i>	1	0,02	R	Z	ND
<i>Epicharis flava</i>	31	0,74	C	Z	Do
<i>Epicharis maculata</i>	83	1,99	MA	Z	Do
EXOMALOPSINI					
<i>Exomalopsis auropilosa</i>	21	0,50	C	Y	ND
<i>Exomalopsis fulvofasciata</i>	7	0,017	R	Z	ND
<i>Exomalopsis tomentosa</i>	4	0,10	R	Z	ND
<i>Exomalopsis analis</i>	8	0,19	R	Z	ND
TAPINOTASPIDINI					
<i>Monoeca sp.</i>	13	0,31	D	Z	ND
<i>Lophopedia pygmaea</i>	178	4,27	MA	Z	Do
TETRAPEDIINI					
<i>Tetrapedia diversipes</i>	17	0,41	C	Z	ND
NOMADINI					
<i>Thalestria spinosa</i>	11	0,26	R	Z	ND
XYLOCOPINI					
<i>Xylocopa hirsutissima</i>	21	0,50	C	Z	ND
<i>Ceratina (Crewella) sp.</i>	43	1,03	A	Z	Do

Tabela 1. Continuação.

SUBFAMÍLIA TRIBO Espécie	Forrageios		Classes		
	Nº	%	Abundância	Constância	Dominância
<u>MEGACHILINAE</u>					
MEGACHILINI					
<i>Megachile (Dactylomegachile) sp.</i>	6	0,14	R	Z	ND
<i>Megachile (Pseudocentron) sp.</i>	1	0,02	R	Z	ND
<i>Coelioxys simillima</i>	1	0,02	R	Z	ND
ANTHIDIINI					
<i>Anthodiocetes megachiloides</i>	2	0,05	R	Z	ND
<u>HALICTINAE</u>					
AUGOCHORINI					
<i>Augochloropsis aurifluens</i>	10	0,24	R	Z	ND
<i>Augochloropsis smithiana</i>	5	0,12	R	Z	ND
<i>Augochloropsis cupreola</i>	21	0,50	C	Z	ND
<i>Augochlora thalia</i>	3	0,07	R	Z	ND
<i>Augochlora esox</i>	16	0,38	C	Z	ND
<i>Augochlora caerulior</i>	2	0,05	R	Z	ND
<i>Augochlora (Augochlora) sp. 1</i>	16	0,38	C	Z	ND
<i>Augochlora (Augochlora) sp. 2</i>	4	0,10	R	Z	ND
<i>Thectochlora alaris</i>	5	0,12	R	Z	ND
<i>Pseudaugochlora graminea</i>	14	0,34	D	Z	ND
HALICTINI					
<i>Dialictus opacus</i>	3	0,07	R	Z	ND
<u>ANDREDINAE</u>					
OXAEINI					
<i>Oxaea flavescens</i>	166	3,98	MA	Z	Do
Total	4168	100	-	-	-

MA = muito abundante: n° de forrageios (N) > limite superior do intervalo de confiança (IC) a 1% de probabilidade; A = abundante: N entre os limites superiores do IC a 5% e 1% de probabilidade; C = comum: N dentro do IC a 5% de probabilidade; D = dispersa: N entre os limites inferiores do IC a 5 e 1% de probabilidade; R = rara: N < limite inferior do IC a 1% de probabilidade (IC 1%: $12,9 \leq \mu \leq 44,6$; IC 5%: $15,67 \leq \mu \leq 39,0$); W = espécies constantes: forrageios em mais de 49% das espécies de plantas estudadas; Y = espécies acessórias: forrageios entre 25 e 49% das espécies de plantas estudadas; Z = espécies acidentais: forrageios em menos de 25% das espécies de plantas estudadas; Do = dominante: limite inferior > limite de dominância; ND = não dominante: limite inferior < limite de dominância (limite de dominância = 27,2 forrageios).

Para as abelhas cuja atividade de forrageio apresentou correlação significativa com a luminosidade, os valores obtidos corresponderam a uma associação positiva (Tabela 2), que corrobora os modelos de visitas obtidos em outras pesquisas (SZABO, 1980; ANTONINI et al., 2005; POLATTO et al., 2012). As abelhas evitam forragear no início e no final do dia, sob

condições de baixa luminosidade (KASPER et al., 2008). Das cinco espécies de abelhas que não sofreram interferência da luminosidade durante os forrageios, quatro coletaram óleo em flores de espécies de plantas da família Malpighiaceae (*Centris tarsata*, *Centris nitens*, *Epicharis maculata* e *Lophopedia pygmaea*). Por outro lado, outra espécie (*Trigona spinipes*) coletou quase exclusivamente pólen nas flores de *Serjania caracasana* (Tabela 2). O pólen gradativamente vai se tornando um recurso limitado com o decorrer do dia (ROUBIK, 1989; SCHUSTER et al., 1993). Concomitantemente, o óleo foi outro tipo de recurso muito procurado pelas abelhas nas flores das espécies de plantas da família Malpighiaceae, o que provavelmente também o tornou escasso ao longo do dia. As limitações na quantidade de pólen e óleo com o passar do dia poderiam estar estimulando as referidas espécies de abelhas a manterem elevada atividade de forrageio logo no início do dia, mesmo em condições climáticas não completamente ideais.

A temperatura foi outro fator preponderante na regulação da atividade de forrageamento das abelhas. Houve correlação positiva significativa entre os dados referentes às atividades de coleta de três espécies de abelhas (*Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Centris varia*) e a temperatura. Por outro lado, a atividade de forrageamento de *Lophopedia pygmaea* apresentou correlação negativa com a referida variável climática (Tabela 2). No primeiro caso, a correlação positiva significativa entre a atividade de coleta das três espécies de abelhas e a temperatura pode ser considerada um padrão estabelecido para a maioria das abelhas (ANTONINI et al., 2005). No segundo caso, a correlação negativa entre a atividade de forrageamento de *Lophopedia pygmaea* e a temperatura foi observada principalmente no que se refere à exploração de óleo nas flores de *Banisteriopsis* cf. *campestris*. A maior frequência de forrageios realizados por esta espécie de abelha, especialmente no período inicial do dia, pode estar associada com a limitação da quantidade desse produto ao longo do dia, à medida que os visitantes florais o coletam paulatinamente.

Vicens e Bosh (2000) observaram que, quando as condições abióticas são desfavoráveis, as operárias de *Osmia cornuta* retardam o início da coleta e, conseqüentemente, o pico de forrageio é postergado. Da mesma forma, Szabo e Smith (1972) constataram que há uma correlação inversa entre a temperatura e a intensidade luminosa durante o início da atividade diária de *Osmia cornuta*, *Apis mellifera* e *Megachile rotundata*, de modo que as fêmeas começam a forragear em temperaturas mais baixas em dias com céu limpo.

Lophopedia pygmaea e *Oxaea flavescens* foram as espécies de abelhas cuja atividade de coleta apresentou correlação negativa significativa com as horas subsequentes do dia

(Tabela 2). Para as demais abelhas predominantes não houve correlação significativa entre essas duas variáveis. Apenas *Centris nitens* apresentou pico de atividade no período vespertino (Tabela 2). O forrageio preferencial das abelhas no período da manhã ocorreu tanto no verão como no inverno. Assim, o modelo estabelecido em diferentes estações do ano foi o mesmo para as espécies de abelhas observadas, apesar de terem ocorrido variações significativas nos valores registrados para os fatores abióticos (Tabela 2).

Embora as atividades de forrageio das abelhas sejam parcialmente reguladas por fatores abióticos (KLEINERT-GIOVANNINI, 1982; CORBET et al., 1993; ANTONINI et al., 2005; POLATTO et al., 2007, 2012), estes organismos realizam suas coletas em função da taxa líquida de recursos produzidos pelas flores (WASER, 1983). Levando-se em conta essa importante relação, mesmo que os fatores abióticos sejam ideais após as 12h, as abelhas não são estimuladas a manter uma elevada frequência de forrageios após esse horário, devido à escassez de recursos florais. Estudos com beija-flores revelaram que esses pássaros evitavam plantas cujas flores apresentavam volume reduzido de néctar em decorrência de pilhagens causadas por outros organismos, em relação às plantas com flores não pilhadas (IRWIN e BRODY, 1998; IRWIN, 2000).

Houve correlação negativa significativa entre a atividade de coleta e a variável umidade relativa do ar apenas para *Apis mellifera*. Para outras três espécies de abelhas (*Epicharis maculata*, *Lophopedia pygmaea* e *Oxaea flavescens*) houve correlação positiva significativa entre as duas variáveis (Tabela 2). Este resultado indica uma estratégia de forrageamento diferente da observada em modelos descritos anteriormente. Deve-se destacar que a umidade relativa do ar não apresentou valores extremos, a ponto de ser considerada um fator que prejudicasse a atividade de forrageio das abelhas. A amplitude máxima de variação da umidade relativa do ar manteve-se entre 42 e 90% nos dias em que os experimentos foram realizados (Tabela 2). Portanto, as associações registradas entre a atividade de forrageio das abelhas e a umidade relativa do ar podem ser decorrentes do efeito de outras variáveis, como por exemplo, a luminosidade, a temperatura e/ou a disponibilidade do recurso floral explorado. Segundo Kaps e Lamberson (2004), mesmo se a equação linear indicar correlação entre duas variáveis, nem sempre é correto considerar a associação entre ambas verdadeira porque elas podem ser dependentes de uma terceira variável. Assim, não pode ser estabelecido um modelo padrão para a dependência da atividade de forrageio das abelhas em relação à umidade relativa do ar.

A ausência de ventos fortes nos dias de registro das atividades de coleta possivelmente fez com que fosse detectada uma correlação positiva significativa entre a atividade de

forrageio de algumas abelhas e a mencionada variável (Tabela 2). Esse resultado também representou uma situação oposta ao que foi observado em modelos anteriormente estabelecidos. Assim sendo, depreende-se que outras variáveis estimularam a atividade de coleta das abelhas durante o período em que a velocidade do vento foi um pouco maior.

Considerando-se os resultados obtidos, torna-se difícil desenvolver modelos eficientes para determinar a atividade diária de forrageio de abelhas e outros insetos voadores em função dos fatores abióticos. Como foi constatado em pesquisas desenvolvidas por Stone (1994) e também no presente estudo, os ajustes dependem de uma combinação de fatores que não incluem apenas as variáveis climáticas, mas também a quantidade de recursos florais disponíveis, bem como o estado fisiológico e comportamental dos insetos considerados. Ainda assim, em princípio, pode-se afirmar que a atividade de forrageio foi dependente de dois fatores abióticos: a luminosidade e a temperatura. É provável que o início da atividade das abelhas seja regulado especialmente pelo aumento da intensidade luminosa, cessando com o declínio da quantidade de luz e da quantidade de recursos florais no ambiente. A temperatura, a luminosidade e uma segunda covariável biótica (quantidade de recursos florais) devem regular a frequência de forrageios ao longo do dia.

Sabe-se que a disponibilidade dos recursos florais interfere na frequência de forrageios realizados pelas abelhas, mas é difícil quantificar a referida variável. Por este motivo, tentou-se elaborar um modelo utilizando os dados de frequência de forrageios de algumas abelhas predominantes e os dados de temperatura (Figura 1) ou de luminosidade (Figura 2), que foram submetidos a uma análise de regressão linear simples. Os resultados obtidos nas análises indicam que o efeito dos fatores abióticos, isoladamente, não foi suficiente para explicar, com êxito, a variação na atividade de coleta das abelhas porque o coeficiente de determinação (R^2) apresentou valores próximos a zero (Figuras 1 e 2). O R^2 , que pode variar de 0 a 1, representa a proporção da variabilidade total explicada pela equação obtida (KAPS e LAMBERSON, 2004). De acordo com estes dois autores, uma equação que representa um bom modelo é aquela com R^2 próximo a 1.

Tabela 2. Relação entre as variáveis abióticas e a frequência de forrageios realizados pelas abelhas predominantes nas flores das 19 espécies de plantas estudadas, número total de forrageios registrados ao longo do dia e horário em que ocorreu o pico máximo de atividade.

Abelha	Plantas estudadas Espécie Dia de registro	Nº total de forrageios e pico máximo de atividade	Fatores abióticos			
			r (valor do teste de correlação de Pearson)			Veloc. do vento (m/s)
			Temperatura (°C)	Umidade rel. do ar (%)	Luminosidade (10 ³) (lux)	
<i>Apis mellifera</i>	<i>Senegalia polyphylla</i> 13/01/2011	306 12:00	28,4 [25,1-29,8] 0,617*	77,8 [67-90] -0,800*	64,3 [13,2-93] 0,827**	0,5 [0,1-1,2] 0,793**
<i>Trigona spinipes</i>	<i>Serjania caracasana</i> 24/07/2010	86 9:00	- 20,3 [16-28] 0,623*	- 58 [53-64] -0,239	46,3 [1,4-105] 0,373	0,5 [0-1,7] 0,715**
<i>Centris tarsata</i>	<i>Diplopterys pubipetala</i> 31/08/2010	30 9:00	- 28,8 [17-37] -0,004	- 50 [45-58] 0,073	60,8 [0,6-115] 0,374	0,6 [0,2-1] 0,589*
<i>Centris nitens</i>	<i>Byrsonima intermedia</i> 04/11/2010	22 14:00	- 28,8 [20-32] 0,325	- 51,3 [42-59] -0,107	76,9 [4-143] 0,392	0,5 [0-1,1] 0,017
<i>Centris varia</i>	<i>Byrsonima intermedia</i> 04/11/2010	45 8:00 e 12:00	- 28,8 [20-32] 0,572*	- 51,3 [42-59] -0,274	76,9 [4-143] 0,727**	0,5 [0-1,1] 0,632*
<i>Epicharis maculata</i>	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i> 04/02/2011	31 9:00	- 27,7 [23,1-31,1] -0,175	- 74,3 [61-83] 0,575*	42,5 [2-98,4] 0,377	0,4 [0-1,2] -0,187
<i>Lophopedia pygmaea</i>	<i>Banisteriopsis cf. campestris</i> 08/02/2011	110 7:00	- 28,4 [22,8-32,3] -0,583*	- 67,4 [56-80] 0,661*	59,3 [12-98,2] -0,421	0,4 [0,1-0,7] -0,141
<i>Oxaea flavescens</i>	<i>Arrabidaea chica</i> 24/11/2010	66 11:00	- 27,8 [22-30] -0,306	- 69 [64-75] 0,569*	54 [12,9-133] 0,620*	0,5 [0-1,6] 0,263

* valor significativo ao nível de 5% de probabilidade; ** valor significativo ao nível de 1% de probabilidade

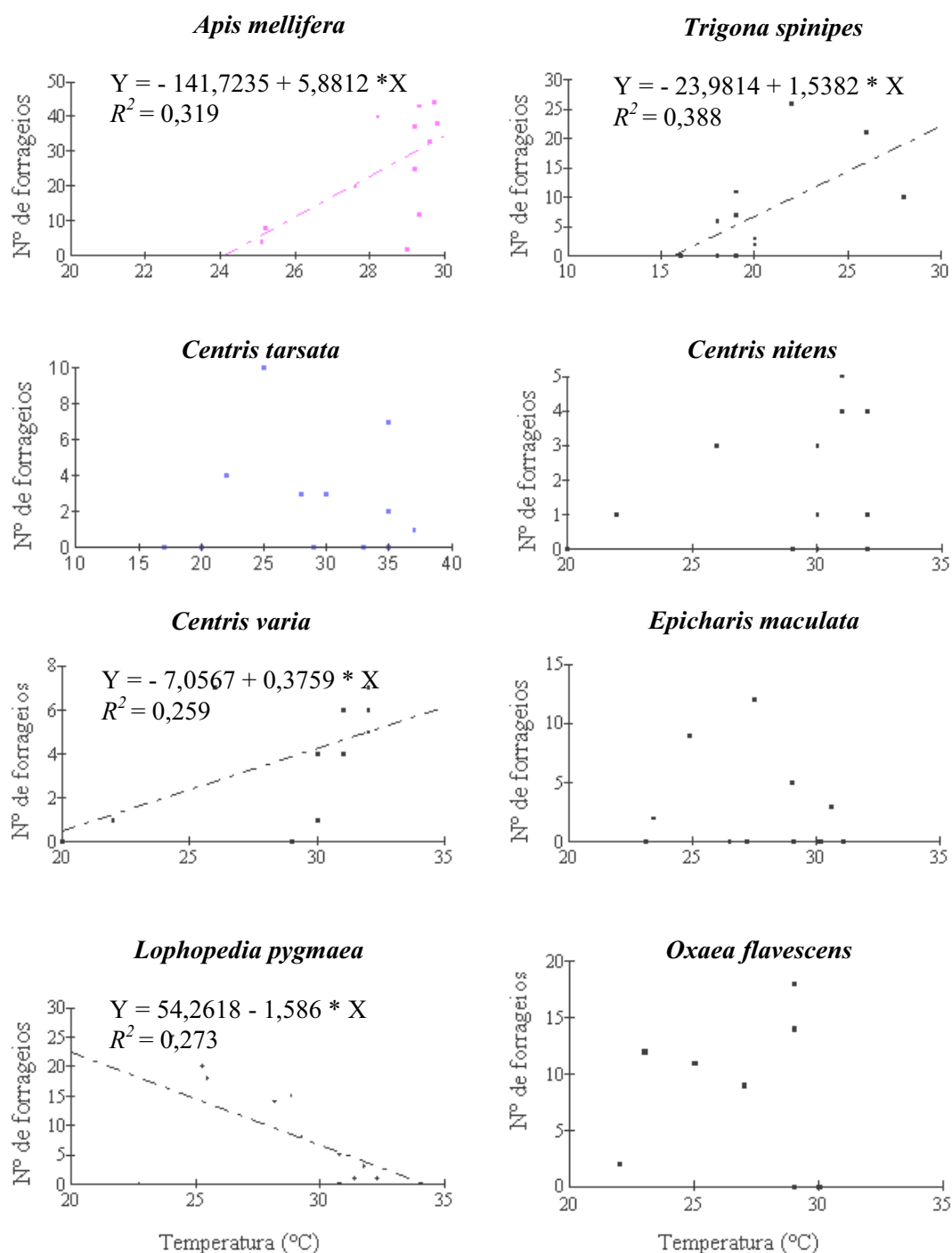


Figura 1. Distribuição do número de forrageios realizados pelas abelhas predominantes, em um gradiente de temperatura (°C). Para as espécies de abelhas dependentes da temperatura foi desenvolvida uma equação de regressão linear simples para explicar a mudança da frequência de forrageios como uma função deste fator abiótico. Equações representadas por * são significativas ao nível de 5% de probabilidade.

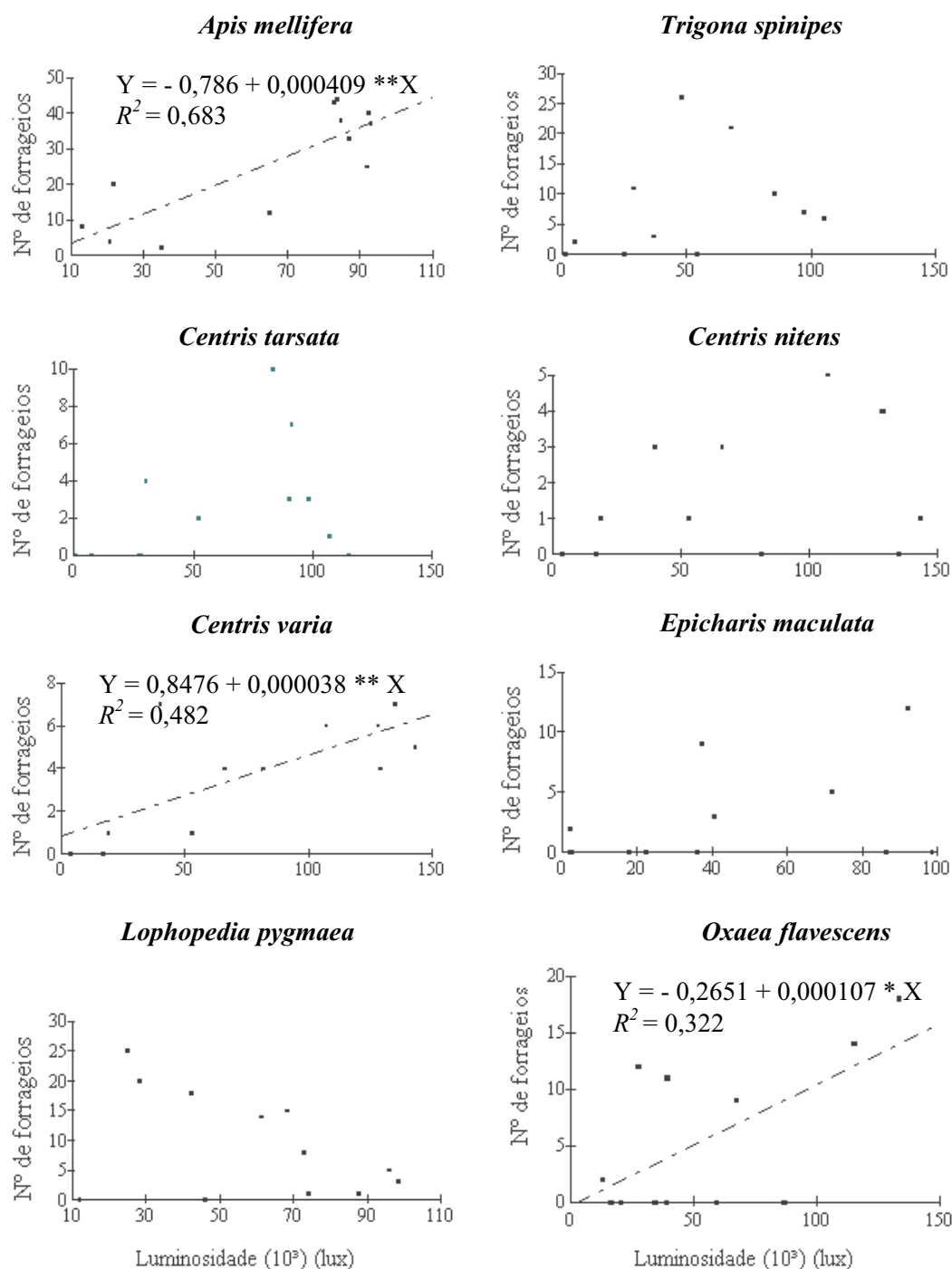


Figura 2. Distribuição do número de forrageios realizados pelas abelhas predominantes em um gradiente de luminosidade (10^3) (lux). Para as espécies dependentes da luminosidade foi desenvolvida uma equação de regressão linear simples para explicar a mudança da frequência de forrageios como uma função do fator abiótico. A equação está ajustada para o uso dos valores de luminosidade em unidades. Equações representadas por * são significativas ao nível de 5% de probabilidade, e por ** são significativas ao nível de 1% de probabilidade.

A frequência de forrageios de *Apis mellifera* e de *Centris varia* pôde ser determinada com maior eficiência a partir da aplicação de uma análise de regressão linear múltipla porque as atividades de forrageio de ambas as espécies foram dependentes da temperatura e da luminosidade. A frequência de forrageios de *Apis mellifera* foi ajustada em função da temperatura (X_1) e da luminosidade (X_2), usando a seguinte equação: $Y = 25,3162 - 1,0124 X_1 + 0,000451 ** X_2$; $R^2 = 0,618$. A frequência de forrageios de *Centris varia* também pôde ser estabelecida em função da temperatura e da luminosidade, $Y = 2,0525 - 0,0507 X_1 + 0,000041 * X_2$; $R^2 = 0,427$. Neste caso, houve menor grau de dependência entre a variável comportamental e as variáveis abióticas. Em resumo, pode-se dizer que 61,8% e 42,7% das variações observadas nas frequências de forrageio de *Apis mellifera* e de *Centris varia*, respectivamente, podem ser explicadas pelas variações da temperatura e da luminosidade registradas nos dias de coleta.

As demais abelhas não predominantes (34 espécies; Tabela 1) exerceram pouca pressão na extração de recursos florais das espécies de plantas estudadas. Elas foram responsáveis por apenas 9,05% dos forrageios realizados pela comunidade de abelhas nas plantas observadas. Por isso, foi dada menor atenção ao estudo das referidas espécies. Mesmo que se quisesse avaliar a dependência da atividade de forrageamento das espécies de abelhas não predominantes em relação às variáveis abióticas, os resultados que seriam obtidos provavelmente não seriam representativos, em função do pequeno número de dados obtidos. De acordo com os parâmetros expostos por Lira (2004), o baixo número de forrageios e o pequeno tamanho amostral são critérios que, em conjunto, limitam a aplicação do teste de correlação de Pearson. Souza (2011) constatou que o baixo número de forrageios realizados por abelhas em *Malpighia emarginata* (Malpighiaceae), uma aceroleira, impossibilitou a aplicação do teste de correlação de Pearson para avaliar a associação entre as variáveis, ao nível de 5% de probabilidade.

No que se refere à dependência da atividade de forrageamento de *Apis mellifera* em relação às variáveis abióticas, em diferentes épocas do ano, notou-se claramente a existência de um padrão comum de visitas regulado preponderantemente pela luminosidade e pela temperatura. As duas variáveis abióticas apresentaram correlação positiva com a atividade de forrageamento da referida abelha, para a maioria das plantas analisadas (Tabela 3).

A atividade de coleta de *Apis mellifera* apresentou correlação positiva significativa com a umidade relativa do ar em um dia de observação e negativa em outros cinco dias de registros (Tabela 3). Nos casos em que houve correlação significativa entre a atividade de forrageamento dessa espécie de abelha e a velocidade do vento os valores obtidos nas análises

foram sempre positivos (Tabela 3). A obtenção de valores de correlação com sinal contrário em relação aos modelos previamente descritos por outros pesquisadores é apoiada na hipótese apresentada anteriormente: uma terceira variável (no caso, a temperatura) deve ter atuado sobre essas duas variáveis.

As operárias de *Apis mellifera* preferiram forragear no período da manhã (Tabela 4). O forrageio preferencial no início do dia encontra respaldo, novamente, na possibilidade de que, nesse período, haja maior abundância de recursos disponíveis nas flores. Embora as condições abióticas ainda não sejam plenamente ideais no início do dia, *Apis mellifera*, por não ser uma abelha pequena [segundo Roubik (1989), as abelhas de pequeno tamanho são aquelas que apresentam comprimento corporal menor que 7 mm e largura do tórax inferior a 2 mm], consegue forragear com alguma independência em relação às variáveis abióticas, obtendo recursos em maior abundância nesse período do dia (HEINRICH e RAVEN, 1972).

A atividade de coleta de *Apis mellifera* nas flores de plantas da espécie *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* foi muito útil para a elaboração de uma hipótese que pudesse explicar a interferência da quantidade de recursos florais disponíveis na frequência de forrageios. As plantas dessa espécie ocupam vastas áreas e disponibilizam pólen e néctar em grande quantidade (ver capítulo 2 dessa tese). A abundância de recursos florais disponíveis em escala de paisagem foi tão elevada que, mesmo no final do dia, era possível visualizar abelhas com todo o corpo impregnado de pólen. Portanto, os recursos florais não eram limitantes e, consequentemente, não interferiam na frequência de forrageios das abelhas. Foi justamente nessa espécie de planta que o pico de atividade de coleta ocorreu quando a temperatura era mais elevada (Tabela 4). Constatou-se, ainda, que essa atividade mais intensa ocorreu às 15h, um horário considerado atípico.

Os forrageios realizados por *Apis mellifera* na planta mais visitada de *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* ocorreram, predominantemente, entre 10 e 15h e corresponderam a 97,47% do total. No intervalo de tempo entre os referidos horários as condições meteorológicas eram as seguintes: temperatura mais elevada ($\geq 29,9^{\circ}\text{C}$), umidade relativa do ar um pouco mais baixa ($\leq 60\%$), luminosidade mais intensa (≥ 82.200 lux) (exceto às 9h, quando o valor obtido foi levemente superior ao valor mínimo registrado para o período), e velocidade do vento reduzida ($\leq 1,5$ m/s). Uma análise dos dados referentes à planta da espécie *Eupatorium* cf. *dimorpholepis* indicou correlação positiva significativa entre o número de forrageios e a temperatura e luminosidade e correlação negativa significativa com a umidade relativa do ar (Tabela 3).

Tabela 3. Relação entre as variáveis abióticas e a frequência de forrageios realizados por *Apis mellifera* nas flores das 19 espécies de plantas estudadas, número total de forrageios registrado ao longo do dia e o horário do dia em que ocorreu o pico máximo de atividade.

Plantas estudadas Espécie Dia de registro	Pico máximo de atividade e nº total de forrageios	Fatores ambientais				
		Hora	Temperatura (°C)	r (valor do teste de correlação de Pearson)		Veloc. do vento (m/s)
				Umidade rel. do ar (%)	Luminosidade (10 ³) (lux)	
<i>Serjania caracasana</i> 22/07/2010	101 11:00	- 0,361	25,4 [17-31] 0,648*	46,9 [43-53] -0,706**	47,4 [0,4-91] 0,664*	1,3 [0-5,2] 0,362
<i>Trixis antimenorrhoea</i> 11/08/2010	82 12:00	- 0,238	23,5 [14-29] 0,608*	56,6 [42-51] -0,649*	57,4 [0,7-105] 0,893**	1,6 [0,6-2,1] 0,840**
<i>Matayba guianensis</i> 14/10/2010	76 12:00	- -0,091	26,2 [21-28] 0,280	61,8 [58-66] -0,011	62,8 [1,8-124] 0,674*	0,9 [0,2-1,8] 0,388
<i>Aegiphilla sellowiana</i> 10/12/2010	59 8:00	- -0,594*	25,3 [23-31] 0,635*	71,7 [64-82] 0,753**	49 [4,3-95] -0,089	0,5 [0-1,5] -0,307
<i>Senegalia</i> sp. 23/12/2010	212 10:00 e 11:00	- -0,131	25,5 [21-29,3] 0,760**	73,4 [63-83] -0,344	55,7 [4,9-110] 0,561	0,5 [0,2-0,8] -0,169
<i>Arrabidaea florida</i> 11/01/2011	103 11:00	- -0,328	28,8 [26,9-31,9] 0,087	77,5 [68-86] 0,367	20,2 [6-42] 0,280	1 [0-2,8] 0,639*
<i>Senegalia polyphylla</i> 13/01/2011	306 12:00	- 0,016	28,4 [25,1-29,8] 0,617*	77,8 [67-90] -0,800**	64,3 [13,2-93] 0,827**	0,5 [0,1-1,2] 0,793**
<i>Gouania</i> cf. <i>latifolia</i> 24/03/2011	297 11:00	- -0,038	27,5 [22,7-30,6] 0,674*	75,9 [66-89] -0,600*	53,8 [8-96,6] 0,733**	1,3 [0,1-1,4] 0,232
<i>Eupatorium maximalianii</i> 06/04/2011	239 12:00	- 0,467	26,3 [20,2-29,4] 0,818**	71,5 [45-79] -0,398	70,6 [13-102,7] 0,725**	0,6 [0,1-1,6] 0,678*
<i>Eupatorium</i> cf. <i>dimorpholepis</i> 20/04/2011	79 15:00	- 0,361	29 [23,1-33] 0,780**	65,1 [53-78] -0,908**	69,1 [7-106,3] 0,743**	0,7 [0-1,5] 0,580*
<i>Pyrostegia venusta</i> 22/06/2011	69 10:00	- 0,202	24,2 [18,5-28,9] 0,472	71,9 [62-82] -0,412	32,6 [0,1-72,7] 0,794**	0,5 [0-1,2] 0,575*

* valor significativo ao nível de 5% de probabilidade; ** valor significativo ao nível de 1% de probabilidade

Avaliando-se os registros e análises efetuados, percebe-se que, após um determinado período do dia, a escassez de recursos florais disponibilizados pela maioria das plantas fez com que o pico de forrageio das abelhas ocorresse pouco antes do momento em que as condições abióticas estavam favoráveis. Por outro lado, nas poucas espécies que disponibilizaram grande quantidade de recursos florais, a frequência de forrageios foi regulada principalmente pelos fatores abióticos.

Assim, é possível determinar, indiretamente e com certa limitação, a disponibilidade de recursos florais para cada espécie de planta. Quanto mais cedo se concentrar o pico máximo de forrageios realizados pelas abelhas, mais limitado se torna o recurso floral, ao longo do dia, em quantidade e qualidade.

Tabela 4. Horários de coleta e dados das condições abióticas durante o período em que ocorreu o pico máximo de forrageios realizados por *Apis mellifera* em cada espécie de planta estudada.

Plantas estudadas	Hora	Temperatura (°C)	Umidade rel. do ar (%)	Luminosidade (10 ³) (lux)	Velocidade do vento (m/s)
<i>Serjania caracasana</i>	11:00	26	45	74	0
<i>Trixis antimenorrhoea</i>	12:00	26	45	103	2,1
<i>Matayba guianensis</i>	12:00	27	62	121,5	1,3
<i>Aegiphilla sellowiana</i>	8:00	27	82	39	0,5
<i>Senegalia</i> sp.	10:00	27,8	66	48	0,5
	11:00	29,3	63	69	0,5
<i>Arrabidaea florida</i>	11:00	28,4	78	11,5	2,8
<i>Senegalia polyphylla</i>	12:00	29,7	75	83,7	0,7
<i>Gouania</i> cf. <i>latifolia</i>	11:00	29,8	70	95,6	0,5
<i>Eupatorium maximalianii</i>	12:00	28,1	73	97,9	1,6
<i>Eupatorium</i> cf. <i>dimorpholepis</i>	15:00	30,1	53	82,2	1
<i>Pyrostegia venusta</i>	10:00	21,5	80	65,5	0,2
Média ± EP		27,3 ± 0,7	66 ± 3,7	73,9 ± 8,8	0,6 ± 0,2
Coefficiente de variação		9%	19%	41%	136%

EP = erro padrão

4.6 CONCLUSÃO

Pelo fato de a área de estudo estar localizada em uma região de clima tropical, as altas temperaturas não impossibilitaram os forrageios das abelhas nas fontes florais, tanto no início como no fim do dia. Assim, é provável que o aumento da intensidade luminosa tenha regulado o início da atividade diária de forrageamento realizada pelas abelhas, enquanto o seu término foi regulado pela redução da intensidade luminosa e escassez de recursos florais.

A frequência de forrageios realizados pelas espécies de abelhas predominantes, ao longo do dia, dependeu principalmente da luminosidade e da temperatura. Por outro lado, a velocidade do vento foi o fator ambiental que menos interferiu na atividade das abelhas predominantes.

Embora a atividade de forrageamento das abelhas geralmente tenha sido dependente da luminosidade e da temperatura, não foi possível desenvolver uma equação que pudesse representar, adequadamente, a frequência de forrageio em função das referidas variáveis abióticas.

Um fator biótico de difícil mensuração, mas que certamente exerceu muita influência na atividade de coleta das abelhas, refere-se à quantidade de recursos florais disponível no decorrer do dia. Com poucas exceções, o pico máximo de forrageios das abelhas predominantes ocorreu no período da manhã, que corresponde ao período de maior quantidade de recursos alimentares presentes nas flores. Acredita-se, portanto, que os picos de forrageio de cada espécie de abelha devem ocorrer em condições abióticas não perfeitamente ideais. Eles ocorrem, possivelmente, pouco antes dos horários em que as condições abióticas são mais adequadas para cada espécie, sendo influenciados pela maior quantidade de recursos florais.

Independentemente da estação climática considerada, a atividade de coleta de *Apis mellifera* ocorreu de maneira similar no decorrer de todo o ano. Isso é uma forte evidência de que tanto no inverno como no verão as variáveis abióticas não atingiram valores considerados extremos, a ponto de limitar o voo das operárias e causar alterações no padrão de forrageamento estabelecido para a referida espécie.

4.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ANACLETO, D. A.; MARCHINI, L. C. Análise faunística de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) coletadas no cerrado do Estado de São Paulo. **Acta Scientiarum. Biological Sciences**, Maringá, v. 27, n. 3, p. 277-284, 2005.

ANDENA, S. R.; BEGO, L. R.; MECI, M. R. A Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. **Revista Brasileira de Zoociências**, Juiz de Fora, v. 7, n. 1, p. 55-91, 2005.

ANTONINI, Y.; SOUZA, H. G.; JACOBI, C. M.; MURY, F. B. Diversidade e comportamento dos insetos visitantes florais de *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), em uma área de campo ferruginoso, Ouro Preto, MG. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 34, n. 4, p. 555-564, 2005.

AYRES, M.; AYRES, Jr., M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. S. **BioEstat**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, MCT - CNPq, 2007. 364 p.

BENEZAR, R. M. C.; PESSONI, L. A. Biologia floral e sistema reprodutivo de *Byrsonima coccolobifolia* (Kunth) em uma savana amazônica. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 36, n. 2, p. 159-168, 2006.

BIESMEIJER, J. C.; VRIES, H. Exploration and exploitation of food sources by social insect colonies: a revision of the scout-recruit concept. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 49, n. 2-3, p. 89-99, 2001.

BIESMEIJER, J. C.; BORN, M.; LUKÁCS, S.; SOMMEIJER, M. J. The response of the stingless bee *Melipona beecheii* to experimental pollen stress, worker loss and different levels of information input. **Journal of Apicultural Research**, London, v. 38, n. 1-2, p. 33-41, 1999.

BISHOP, J. A.; ARMSTRUSTER, W. S. Thermoregulatory abilities of Alaskan bees: effects of size, phylogeny and ecology. **Functional Ecology**, Oxford, v. 13, n. 5, p. 711-724, 1999.

BRIZOLA-BONACINA, A. K. **Presença de *Apis mellifera* L. em uma região de cerrado em Dourados (MS) e sua relação com a fauna de abelhas nativas**. 2009. 77 f. Tese (doutorado em Ciências Biológicas – Área de concentração: Zoologia) – Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, 2009.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, San José, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.

BUDOWSKI, G. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland rainforests. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 11, n. 1, p. 44-48, 1970.

CANE, J. H. Habitat fragmentation and native bees: a premature verdict? **Conservation Ecology**, Wolfville, v. 5, n. 1, art. 3, 2001. Disponível em: <<http://www.ecologyandsociety.org/vol5/iss1/art3/>>. Acesso em: 23 jan. 2012.

COELHO, J. R. The effect of thorax temperature on force production during tethered flight in honeybee (*Apis mellifera*) drones, workers, and queens. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 64, n. 3, p. 823-835, 1991.

COELHO, J. R.; ROSS, A. J. Body temperature and thermoregulation in two species of yellowjackets, *Vespula germanica* and *V. maculifrons*. **Journal of Comparative Physiology. B. Biochemical, Systemic and Environmental Physiology**, New York, v. 166, n. 1, p. 68-76, 1996.

CORBET, S. A.; FUSSEL, M.; AKE, R.; FRASER, A.; GUNSON, C.; SAVAGE, A.; SMITH, K. Temperature and pollination activity of social bees. **Ecological Entomology**, London, v. 18, n. 1, p. 17-30, 1993.

DEGEN, B.; ROUBIK, D. W. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, Washington, v. 36, n. 2, p. 165-179, 2004.

DORNHAUS, A.; CHITTKA, L. Insect behavior: evolutionary origins of bee dances. **Nature**, London, v. 401, n. 6748, p. 38-38, 1999.

FEWELL, J. H.; WINSTON, M. L. Colony state and regulation of pollen foraging in the honey-bee, *Apis mellifera* L. **Behavioral Ecology and Sociobiology**, New York, v. 30, n. 6, p. 387-393, 1992.

FEWELL, J. H.; WINSTON, M. L. Regulation of nectar collection in relation to honey storage levels by honey bees, *Apis mellifera*. **Behavioral Ecology**, Cary, v. 7, n. 3, p. 286-291, 1996.

FIDALGO, A. O.; KLEINERT, A. M. P. Foraging behavior of *Melipona rufiventris* Lepeletier (Apinae, Meliponini) in Ubatuba/SP, Brazil. **Brazilian Journal of Biology**, São Carlos, v. 67, n. 1, p. 137-144, 2007.

GRÜTER, G.; FARINA, W. M. Nectar distribution and its relation to food quality in honeybee (*Apis mellifera*) colonies. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 54, n. 1, p. 87-94, 2007.

HARDER, L. D.; BARRETT, S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. (Ed.). **Floral Biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York: Chapman and Hall, 1996. p. 140-190.

HARRISON, J. F.; FEWELL, J. H.; ANDERSON, K. E.; LOPER, G. M. Environmental physiology of the invasion of the Americas by Africanized honeybees. **Integrative and Comparative Biology**, Mclean, v. 46, n. 6, p. 1110-1122, 2006.

HEINRICH, B. Energetics of temperature regulation and foraging in a bumblebee, *Bombus terrestris* Kirby. **Journal of Comparative Physiology**, Berlin, v. 77, n. 1, p. 49-64, 1972.

HEINRICH, B.; HEINRICH, M. J. E. Size and caste in temperature regulation by bumblebees. **Physiological Zoology**, Chicago, v. 56, n. 4, p. 552-562, 1983.

HEINRICH, B.; RAVEN, P. H. Energetics and pollination ecology. **Science**, Washington, v. 176, n. 4035, p. 597-602, 1972.

HILÁRIO, S. D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT, A. M. P. Flight activity and colony strength in the stingless bee *Melipona bicolor bicolor* (Apidae, Meliponinae). **Revista Brasileira de Biologia**, São Carlos, v. 60, n. 2, p. 299-306, 2000.

HOFSTEDE F. E.; SOMMEIJER M. J. Influence of environmental and colony factors on the initial commodity choice of foragers of the stingless bee *Plebeia tobagoensis* (Hymenoptera, Meliponini). **Insectes Sociaux**, Paris, v. 53, n. 3, p. 258-264, 2006.

INMET/ Instituto Nacional de Meteorologia. **Clima**: normais climáticas. Apresenta mapas sobre os parâmetros médios das normais climáticas. Disponível em: <<http://www.inmet.gov.br/html/clima.php#>>. Acesso em: 29 nov. 2011.

IRWIN, R. E. Hummingbird avoidance of nectar-robbled plants: spatial location or visual cues. **Oikos**, Copenhagen, v. 91, n. 3, p. 499-506, 2000.

IRWIN, R. E.; BRODY, A. K. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: effects on pollinator behavior and plant fitness. **Oecologia**, Berlin, v. 116, n. 4, p. 519-527, 1998.

KAPS, M.; LAMBERSON, W. R. **Biostatistics for animal science**. Wallingford: CABI, 2004. 445 p.

KASPER, M. L.; REESON, A. F.; MACKAY, D. A.; AUSTIN, A. D. Environmental factors influencing daily foraging activity of *Vespa germanica* (Hymenoptera, Vespidae) in Mediterranean Australia. **Insectes Sociaux**, Paris, v. 55, n. 3, p. 288-295, 2008.

KATO, M.; MATSUDA, T.; YAMASHITA, Z. Associative ecology of insects found in paddy field cultivated by various planning forms. **Scientific Report of Tohoku University. Series IV. Biology**, Sendai, v. 19, p. 291-301, 1952.

KLEINERT-GIOVANNINI, A. The influence of climatic factors on flight activity of *Plebeia emerina* Friese (Hymenoptera, Apidae, Meliponinae) in winter. **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo, v. 26, n. 1, p. 1-13, 1982.

LAROCA, S. Community ecology in bees: importance of rare and common species in some Neartic and Neotropical sites. **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 9, n. 1, p. 131-137, 1992.

LAROCA, S.; CURE, J. R.; BORTOLI, C. A associação das abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) de uma área restrita no interior da cidade de Curitiba (Brasil): uma abordagem biocenótica. **Dusenía**, Curitiba, v. 13, n. 3, p. 93-117, 1982.

LIRA, S. A. **Análise de correlação**: abordagem teórica e de construção dos coeficientes com aplicações. 2004. 196 f. Dissertação (Mestrado em Métodos Numéricos em Engenharia dos Setores de Ciências Exatas) – Universidade Federal do Paraná, Curitiba, 2004.

MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. O. Partição de recursos florais de espécies de *Sida* Linnaeus e *Mauvastrum coromandelianum* (Linnaeus) Garck (Malvaceae) entre *Cephalurgus anomalus* Moure & Oliveira (Hymenoptera, Andrenidae, Panurginae) e *Melissoptila cnecomala* (Moure) (Hymenoptera, Apidae, Eucerini). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 17, n. 3, p. 705-727, 2000.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R.; JOLY, C. A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiá São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 149-162, 1990.

MOURE, J. S.; MELO, G. A. R.; URBAN, D (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the neotropical region - online version**. Disponível em: <<http://www.moure.cria.org.br/catalogue>>. Acesso em: 13 jan. 2012.

MUSTAJÄRVI, K.; SIIKAMÄKI, P.; RYTKÖNEN, S.; LAMMI, A. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 80-87, 2001.

NAGAMITSU, T.; INOUE, T. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 3, p. 432-439, 1997.

POLATTO, L. P. **Biologia da Polinização de *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae)**. 2007. 86 f. Dissertação (Mestrado em Entomologia e Conservação da Biodiversidade). Universidade Federal da Grande Dourados, Dourados, 2007.

POLATTO, L. P.; ALVES Jr., V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.

POLATTO, L. P.; DUTRA, J. C. S.; ALVES JUNIOR, V. V. Biologia reprodutiva de *Pyrostegia venusta* (Ker-Gawl) Miers (Bignoniaceae) e comportamento de forrageamento dos visitantes florais predominantes. **Revista de Biologia Neotropical**, Goiânia, v. 4, n. 1, p. 46-57, 2007.

POLATTO, L. P.; CHAUD-NETTO, J.; DUTRA, J. C. S.; ALVES JUNIOR, V. V. Exploitation of floral resources on *Sparattosperma leucanthum* (Bignoniaceae): foraging activity of the pollinators and the nectar and pollen thieves. **Acta Ethologica**, Lisboa, v. 15, n. 1, p. 119-126, 2012.

RAMALHO, M.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L.; KLEINERT-GIOVANNINI, A. Ecologia nutricional de abelhas sociais. In: PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Ecologia nutricional de insetos e suas implicações no manejo de pragas**. Barueri: Manole, 1991. p. 225-252.

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

ROUBIK, D. W.; BUCHMANN, S. L. Nectar selection by *Melipona* and *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae) and the ecology of nectar intake by bee colonies in a tropical forest. **Oecologia**, Berlin, v. 61, n. 1, p. 1-10, 1984.

SAKAGAMI, S. F.; LAROCA, S.; MOURE, J. S. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brazil: preliminary report. **Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6. Zoology**, Sapporo, v. 16, n. 2, p. 253-291, 1967.

SANTOS, F. M.; CARVALHO, C. A. L.; SILVA, R. F. Diversidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de transição Cerrado-Amazônia. **Acta Amazonica**, Manaus, v. 34, n. 2, p. 319-328, 2004.

SCHUSTER, A.; NOY-MEIR, I.; HEYN, C. C.; DAFNI, A. Pollination-dependent female reproductive success in a self-compatible outcrosser, *Asphodelus aestivus* Brot. **New Phytologist**, Cambridge, v. 123, n. 1, p. 165-174, 1993.

SEELEY, T. D. **The wisdom of the hive: the social physiology of honey bee colonies**. Cambridge: Harvard University Press, 1995. 295 p.

SILVA-PEREIRA, V.; SANTOS, G. M. M. Diversity in bee (Hymenoptera: Apoidea) and social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) community in “Campos Rupestres”, Bahia, Brazil. **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 35, n. 2, p. 165-174, 2006.

SILVEIRA, F. A.; CAMPOS, M. J. O. A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do Cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). **Revista Brasileira de Entomologia**, São Paulo v. 39, n. 2, p. 371-401, 1995.

SILVEIRA NETO, S.; NAKANO, O.; BARBIN, D.; VILLA NOVA, N. A. **Manual de ecologia dos insetos**. São Paulo: Agronômica Ceres, 1976. 419 p.

SOMMEIJER, M. J.; DEROOY, G. A.; PUNT, W.; BRUIJN, L. L. M. A comparative study of foraging behavior and pollen resource of various stingless bees (Hym., Meliponinae) and honey bees (Hym., Apinae) in Trinidad, West-Indies. **Apidologie**, Versailles, v. 14, n. 3, p. 205-224, 1983.

SOUZA, E. P. **Entomofauna visitante das flores de *Malpighia emarginata* Sessé e Moc. ex DC (Malpighiaceae) em uma área rural do município de Ivinhema-MS**. 2011. 27 f. Trabalho de Conclusão de Curso (Graduação em Ciências Biológicas) – Unidade Universitária de Ivinhema, Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul, Ivinhema, 2011.

STONE, G. N. Activity patterns of females of the solitary bee *Anthophora plumipes* in relation to temperature, nectar supplies and body-size. **Ecological Entomology**, London, v. 19, n. 2, p. 177-189, 1994.

SZABO, T. I. Effect of weather factors on honey-bee flight activity and colony weight-gain. **Journal of Apicultural Research**, London, v. 19, n. 3, p. 164-171, 1980.

SZABO, T. I.; SMITH, M. V. The influence of light intensity and temperature on activity of alfalfa leaf-cutter bee *Megachile rotundata* under field conditions. **Journal of Apicultural Research**, London, v. 11, n. 3, p. 157-165, 1972.

THOMAZINI, M. J.; THOMAZINI, A. P. B. W. Diversidade de abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em inflorescências de *Piper hispidinervum* (C.DC.). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 31, n. 1, p. 27-34, 2002.

VICENS, N; BOSCH, J. Weather-dependent pollinator activity in an apple orchard, with special reference to *Osmia cornuta* and *Apis mellifera* (Hymenoptera: Megachilidae and Apidae). **Environmental Entomology**, College Park, v. 29, n. 3, p. 413-420, 2000.

VIEIRA, G. H. C.; MARCHINI, L. C. Diversity of bees (Hymenoptera: Apoidea) in a Cerrado area in the city of Cassilândia, Mato Grosso do Sul, Brazil. **Sociobiology**, Chico, v. 53, n. 2B, p. 597-607, 2009.

von FRISCH, K. **The dance language and orientation of bees**. Cambridge: Harvard University Press, 1967. 566 p.

WADDINGTON, K. D. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. **Oecologia**, Berlin, v. 44, n. 2, p. 199-204, 1980.

WADDINGTON, K. D; HOLDEN, L. R. Optimal foraging: on flower selection by bees. **American Naturalist**, Chicago, v. 114, n. 2, p. 179-197, 1979.

WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 241-285.

ZAVATTINI, J. A. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, Rio Claro, v. 17, n. 2, p. 65-91, 1992.

5. CAPÍTULO 4

A ocupação do hábitat por *Apis mellifera* e abelhas nativas: bioindicadores do estado de conservação do ambiente

5.1 RESUMO

Alterações ambientais frequentemente reduzem as populações de abelhas nativas, especialmente se as fontes de alimento e os locais de nidificação forem destruídos. A introdução das abelhas africanas (*Apis mellifera scutellata*) no Brasil e a consequente formação das abelhas africanizadas aparentemente intensificaram os desequilíbrios na diversidade e abundância das espécies de abelhas nativas. O objetivo deste capítulo foi avaliar a qualidade de um fragmento florestal considerando a presença de *Apis mellifera* e a análise da estrutura de guildas de abelhas nativas associadas às fontes florais mais abundantes e atrativas. O estudo foi realizado durante 12 meses consecutivos em um fragmento de floresta secundária. A frequência de forrageios de cada espécie de abelha nas principais fontes florais foi registrada em intervalos de 20 minutos, para cada hora. Para agrupar as abelhas em guildas foi utilizado como atributo o local de nidificação utilizado por elas. Foram registradas 42 espécies de abelhas distribuídas em duas guildas: abelhas que nidificam em substratos acima do solo e abelhas que nidificam no solo. Para determinar se a estrutura de guildas de abelhas estava alterada na área de estudo foram testadas duas hipóteses considerando o número de forrageios realizados pelas espécies pertencentes a uma mesma guilda e as interações entre *Apis mellifera* e as duas guildas. A pequena quantidade de árvores de grande porte provavelmente foi responsável pela baixa frequência de forrageios e diversidade de espécies de Meliponini. Além disso, as abelhas que nidificam no solo aparentemente sofreram menor impacto em relação às abelhas que nidificam em substratos acima do solo, porque a perda da cobertura vegetal representa uma melhoria do hábitat para as populações de ninhos subterrâneos, que não estão adaptadas à elevada umidade relativa registrada no interior das florestas tropicais. A perda de árvores de grande porte também favoreceu a ocupação do fragmento florestal por *Apis mellifera*. Portanto, foram detectados dois tipos de impactos no fragmento florestal estudado: a ocorrência de *Apis mellifera* e a baixa frequência de árvores de grande porte.

Palavras chave: Guildas, Interações, Nidificação, Forrageamento, Perturbação ambiental.

Habitat occupation by *Apis mellifera* and native bees: bioindicators of conservation status of the environment

5.2 ABSTRACT

Environmental disturbances often decrease the populations of native bees, especially if food sources and nesting sites were destroyed. It seems that the introduction of African bees (*Apis mellifera scutellata*) in Brazil and the consequent formation of the Africanized honeybees intensified the unbalances of the diversity and abundance of native bee species. The aim of this chapter was to evaluate the quality of a forest fragment, considering the presence of *Apis mellifera* and analysis of guild structure of native bees associated with the most abundant and attractive floral resources. The study was developed during 12 consecutive months in a secondary forest fragment. The foraging frequency of each bee species in the flowers of each plant was recorded for 20-min periods, every hour. The nesting site was used to sort the bees into guilds. Forty-two bee species were distributed in two guilds: bees that nest above ground, and ground-nesting bees. In order to verify if guild structure of bees was changed in the study area two hypotheses were tested, considering the number of floral visits made by species of a same guild, and the interactions between *Apis mellifera* and the two guilds. The small amount of large trees probably was responsible for the low foraging frequency and diversity of Meliponini species. Ground-nesting bees apparently were less impacted in relation to the bees that nest above ground, since the loss of the vegetable covering represents an improvement of the habitat for populations of underground nests, which are not adapted to high relative humidity recorded inside the tropical forests. The loss of large trees also favored the occupation of the forest fragment by *Apis mellifera*. Therefore, two types of impacts were detected in the forest fragment studied: the occurrence of the exotic species *Apis mellifera* and the low frequency of large trees.

Keywords: Guilds, Interactions, Nesting, Foraging, Environmental disturbance.

5.3 INTRODUÇÃO

Estudos sobre a organização das comunidades de abelhas constituem um importante instrumento para a compreensão do atual estado de conservação dos ecossistemas porque as abelhas estão intimamente relacionadas com as comunidades vegetais das quais obtêm recursos (STEFFAN-DEWENTER et al., 2002; POTTS et al., 2005; BROSI et al., 2008). A teoria da competição prediz que a regulação da diversidade de consumidores é estabelecida pela diversidade de recursos presentes no ambiente (MacARTHUR e LEVINS, 1967; MacARTHUR, 1972; PIANKA, 1974). Como o nível de sobreposição de nichos varia de acordo com o grau de alterações ocasionadas no ambiente, sejam elas de origem humana ou natural (MAY e MacARTHUR, 1972), as interações entre as espécies de abelhas tendem a estar em equilíbrio em condições naturalmente estáveis, sendo que o uso regular dos recursos frequentemente ocorre sob a forma de partição (WILMS et al., 1996).

As relações entre abelhas e plantas são frequentemente harmônicas, sendo que as espécies vegetais oferecem recursos como pólen, néctar, óleo, essências e, em troca, recebem os benefícios da polinização (BAWA, 1990). Contudo, Potts et al. (2005) argumentaram que os impactos causados no ambiente se tornam evidentes com a intensificação da ação antrópica, sendo influenciados especialmente por uma série de fatores como a atividade agrícola, fragmentação e isolamento de hábitat, proliferação de pastagens, uso de agrotóxicos, devastação por fogo, disseminação de doenças e de parasitas, mudanças climáticas, introdução de plantas exóticas e competição com os polinizadores manejados. As principais consequências da perda da qualidade do hábitat, que podem reduzir as populações das abelhas nativas, são atribuídas à destruição das fontes de alimento, dos locais de nidificação ou oviposição, ou dos locais de repouso ou acasalamento (KEVAN, 1999; POTTS et al., 2005).

Em algumas regiões geográficas o dano parece ser intensificado devido à introdução da abelha *Apis mellifera*, que desencadeou ou maximizou os desequilíbrios nas interações entre as espécies de abelhas nativas, tornando as relações possivelmente estressantes e provocando competição por recursos florais (TRAVERSE e RICHARDSON, 2006; CARBONARI et al., 2009; ver capítulo 2 dessa tese). As interações competitivas são intensificadas porque as abelhas são animais obrigatoriamente dependentes dos recursos florais para satisfazerem suas necessidades individuais e/ou para a manutenção trófica da colônia, quando se trata de uma espécie eussocial (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007),

enquanto os demais visitantes florais quase sempre não têm as flores como suas únicas fontes de alimento, visitando-as apenas para satisfazerem suas necessidades imediatas.

Paini (2004) realizou uma pesquisa de revisão sobre a influência de *Apis mellifera* na fauna de abelhas nativas em diversas regiões continentais, tendo constatado que a maioria dos estudos salienta a ocorrência de impacto negativo. Porém, segundo o mesmo autor, algumas pesquisas também relatam impacto nulo ou até mesmo positivo em alguns ambientes. Portanto, ainda não existe uma evidência científica conclusiva sobre a interferência de *Apis mellifera* na comunidade de abelhas nativas. Também não está claro se os impactos negativos advindos da introdução dessa abelha são pontuais, dependendo muito do estado de conservação do hábitat, ou representam uma caracterização geral, com leves exceções.

Tem-se dado uma atenção crescente às pesquisas que tentam elucidar como os visitantes florais, especialmente as abelhas, respondem às modificações do hábitat causadas pela atividade humana (BANASZAK, 1995; ALLEN-WARDELL et al., 1998; KREMEN e RICKETTS, 2000; WILLIAMS et al., 2001). A presença e abundância de forrageios realizados pelas abelhas são as variáveis que, em algumas situações, podem informar qual é o estado do ecossistema no qual elas se encontram (KEVAN, 1999). Segundo o mesmo autor, esses organismos podem ser utilizados como bioindicadores de ecossistema de três maneiras: 1. Pela análise individual da atividade de forrageamento de cada espécie, diante das mudanças ambientais; 2. Avaliando-se a interferência das mudanças ambientais nas populações; 3. Pelo estudo das interações entre as guildas e o ambiente. No presente capítulo, a análise da qualidade do ecossistema estudado foi obtida por meio da última estratégia, avaliando-se como as espécies que compõem uma mesma guilda interagem entre si, com as demais guildas e com os recursos disponibilizados pelo ambiente.

O critério de estudar a comunidade de abelhas por agrupamentos em guildas (também denominados de compartimentos ou grupos funcionais) foi utilizado por se tratar de um modelo prático. Pesquisas que estudaram interações complexas em comunidades bióticas também agruparam as inúmeras espécies de cada comunidade em estruturas de guildas (e.g. SILVESTRE e SILVA, 2001; DICKS et al., 2002; PEETERS, 2002; BELAOUSSOFF et al., 2003; POLATTO e ALVES Jr., 2008). Holmes e Recher (1986) definiram estrutura de guildas como a soma dos padrões de uso de recursos entre espécies que ocupam um mesmo ambiente, com ênfase nas similaridades e diferenças no modo como as espécies exploram os recursos nele existentes. Tal estrutura inclui o número de guildas presentes em uma comunidade, a distribuição de tamanho das guildas (riqueza de espécies) e, quando existir, a natureza hierárquica de sua distribuição (JOERN e LAWLOR, 1981).

Outro critério que justifica o uso de guildas de abelhas para avaliar a perturbação do hábitat é a eficiência do método. Quando a avaliação é desenvolvida em uma série temporal ou em habitats semelhantes, a comparação de abundância e diversidade entre as guildas pode fornecer informações do tipo de impacto ou suscetibilidade que a comunidade de abelhas estaria sofrendo com a perturbação humana (WILLIAMS et al., 2001). Isso é possível porque uma dada perturbação pode afetar alguns dos recursos presentes no ambiente, mas não todos, e, portanto, nem todas as espécies são igualmente afetadas (BELAOUSSOFF et al., 2003; WILLIAMS et al., 2010). Os autores simplesmente enfatizam que não é tão fácil observar os distúrbios provocados em um determinado ecossistema quando as assembleias (grupos taxonômicos) são utilizadas como unidades do estudo. Por outro lado, quando estas são representadas em guildas, os resultados obtidos geralmente são mais profundos e verídicos.

Muitas pesquisas envolvendo diversos tipos de comunidades bióticas avaliaram a ocorrência de perturbação ambiental por meio da análise da estrutura de guildas. As pesquisas realizadas com os mais variados grupos de seres vivos incluem estudos com insetos (RADER e WARD, 1989), pássaros (SKAGEN et al., 1991; O'CONNELL et al., 2000), pássaros e mamíferos (CROONQUIST e BROOKS, 1991), hidropsíquídeos (família de insetos aquáticos da ordem Thricoptera) (CAMARGO, 1993), abelhas (STEFFAN-DEWENTER et al., 2002; POTTS et al., 2003; WILLIAMS et al., 2010), besouros (BELAOUSSOFF et al., 2003), peixes (AARTS e NIENHUIS, 2003), diatomáceas (PASSY, 2007), plantas com sementes dispersadas por formigas (PRINZING et al., 2007) e até em nível de comunidade (VOIGT et al., 2007). Assim, percebe-se que as estratégias de pesquisas que avaliam a ocorrência de distúrbios ambientais a partir do estudo de guildas apresentam resultados satisfatórios. Este capítulo foi desenvolvido com o objetivo de avaliar a qualidade de um fragmento florestal considerando a presença de *Apis mellifera* e a análise da estrutura de guildas de abelhas nativas associadas às fontes florais mais abundantes e atrativas.

5.4 MATERIAL E MÉTODOS

5.4.1 Área de estudo

O estudo foi desenvolvido no interior de um fragmento de floresta secundária de aproximadamente 355 hectares, no Município de Ivinhema, Mato Grosso do Sul. O ponto central da área situa-se a 22°15'42'' de latitude sul e 53°48'10'' de longitude oeste. Segundo a classificação de Zavattini (1992), o clima da região se enquadra no tipo úmido a subúmido.

O referido fragmento é composto por uma vegetação em diferentes estágios de desenvolvimento, com fisionomia de Cerradão e de Mata Atlântica. De acordo com os critérios de classificação propostos por Budowski (1965, 1970), a área ocupada pela vegetação local pode ser dividida em três fases de desenvolvimento: predomínio de vegetação pioneira (25% da cobertura espacial), predomínio de vegetação em estágio secundário inicial (35%) e predomínio de vegetação em estágio secundário tardio (45%).

Foi realizada uma amostragem simplificada para caracterizar a dinâmica estrutural do fragmento florestal. O experimento consistiu em demarcar, ao acaso, quatro parcelas em cada fase de desenvolvimento, com dimensões de 10 m x 10 m, e quantificar o número de espécies vegetais, segundo seus hábitos, em: gramíneas e herbáceas (vegetação de caule macio e maleável, geralmente rasteira); arbustos (vegetação que se ramifica desde junto ao solo e tem menor porte em relação às árvores, abaixo de 6 m); árvores (plantas lenhosas de grande porte, geralmente superior a 6 m de altura quando adultas), e lianas (trepadeiras lenhosas e perenes). Em cada parcela também foi medido o diâmetro do tronco à altura do peito do observador (DAP) e estimada a altura dos espécimes vegetais que possuíam hábito arbóreo, mesmos aqueles que se encontravam em estágio juvenil.

5.4.2 Fontes florais selecionadas e registro das abelhas

Para esse estudo foram selecionadas as espécies vegetais abundantes e suscetíveis aos forrageios pela comunidade de abelhas, durante 12 meses consecutivos (julho de 2010 a junho de 2011). Foram consideradas espécies vegetais abundantes aquelas que apresentavam disposição floral elevada na área de estudo. A intensidade elevada de floração representa um papel importante na atração de abelhas forrageadoras (WADDINGTON e HOLDEN, 1979; WADDINGTON, 1980; WASER, 1983; HARDER e BARRETT, 1996; NAGAMITSU e INOUE, 1997; MUSTAJÄRVI et al., 2001; DEGEN e ROUBIK, 2004). Concomitantemente, espécies vegetais consideradas suscetíveis aos forrageios pela comunidade de abelhas foram

aquelas visitadas predominantemente por abelhas para a coleta de recursos. Durante a seleção das espécies vegetais não foi levada em consideração a necessidade de haver uma reciprocidade adaptativa entre flores e abelhas, ou seja, os forrageios realizados pelas abelhas nem sempre resultavam em especializações que poderiam promover a polinização.

Durante a observação da atividade de forrageamento dos visitantes florais foram seguidos os métodos descritos por Polatto e Alves Jr. (2008). Os visitantes foram observados em três plantas de cada espécie chave durante o período em que a sincronia de floração entre os indivíduos da população estava elevada (76% a 100% das plantas floridas), de acordo com os critérios sugeridos por Morellato et al. (1990). Em cada planta foi selecionada uma área de 1 m², próxima ao solo e com ramos floridos (área focal), registrando-se o número de forrageios em um intervalo de 20 minutos para cada hora, das 6 às 17h. Cada forrageio foi definido pela presença do visitante na área focal amostrada, independentemente do número de flores visitadas antes que ele deixasse a área. É considerado aceitável, nos estudos sobre interações tróficas, o registro de espécies de visitantes florais a partir de observações visuais (MEMMOTT e GODFRAY, 1993).

Cerca de um a quatro indivíduos de cada espécie, por espécie vegetal, eram capturados com o auxílio de rede entomológica, sacrificados em câmara mortífera contendo acetato de etila e armazenados em frascos de 30 ml, providos de etiqueta com o código do visitante e a planta visitada. Em seguida, os espécimes de abelhas foram acondicionados em caixas próprias para coleções entomológicas e enviados à Dra. Sílvia Regina de Menezes Pedro para identificação. Posteriormente os espécimes foram depositados na Coleção Camargo/ USP-Ribeirão Preto.

5.4.3 Agrupamento das abelhas em guildas

O termo guilda adquiriu múltiplos conceitos e interpretações por diferentes autores (HAWKINS e MacMAHON, 1989). Nesse estudo foi adotado o conceito original de guilda, definido por Root (1967) como “conjuntos de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de maneira similar e apresentam sobreposição significativa nas dimensões do nicho que ocupam, independentemente das relações taxonômicas”. O agrupamento das espécies de abelhas em guildas aqui aplicado representa um dos exemplos de muitas categorias que podem ser utilizadas para definir grupos funcionais de abelhas.

Foi estabelecido como principal atributo na divisão de guildas o local de nidificação utilizado pelas abelhas. Publicações sobre a biologia das abelhas presentes na localidade

foram consultadas e as informações obtidas foram utilizadas para propor duas guildas, assim discriminadas:

1. Abelhas que nidificam em substratos acima do solo: Nessa guilda foram incluídas desde abelhas solitárias até abelhas eussociais avançadas, que necessariamente nidificam em qualquer substrato ou cavidade pré-existente acima do solo; essa guilda é típica de regiões de florestas, ou seja, os locais de nidificação utilizados pelas espécies que a compõem representam um recurso limitado quando o ambiente perde parte de sua cobertura vegetal.

2. Abelhas que nidificam no solo: Essa guilda inclui tanto abelhas solitárias como abelhas eussociais primitivas, cuja nidificação ocorre no solo; é uma guilda muito rica em diversidade e abundância de espécies, nas regiões com cobertura vegetal pouco exuberante.

Além das duas guildas descritas, a abelha *Apis mellifera* foi analisada individualmente por ser uma espécie exótica e amplamente distribuída no local de estudo.

Os visitantes florais que não eram abelhas foram alocados em um único grupo funcional denominado "outros insetos". O estudo desse grupo foi mantido apenas para avaliar se a frequência de forrageios realizados por seus integrantes era representativa, a ponto de serem considerados reais competidores das abelhas, na coleta dos recursos florais.

Conforme foi relatado na pesquisa realizada por Peeters (2002), o sistema de guildas utilizado nesse estudo também pode apresentar imperfeições, ocasionadas principalmente por falhas na distribuição das espécies de abelhas em cada guilda, devido ao pouco conhecimento do hábito de nidificação de alguns organismos.

5.4.4 Determinação da qualidade do ecossistema em estudo

De acordo com Belaoussoff et al. (2003), é possível comparar a estrutura de uma guilda em relação ao padrão de organização, considerando-se a diversidade e abundância, e avaliar se a guilda sofre interferência de uma perturbação. Teoricamente, se a estrutura de uma guilda (número e composição de espécies) se encaixar no padrão esperado, então não há perturbação para aqueles recursos utilizados por ela (BELAOUSSOFF et al., 2003). Por outro lado, se há desvio do padrão esperado, então a guilda possivelmente está sendo afetada por algum distúrbio (BELAOUSSOFF et al., 2003). É importante salientar que o padrão de organização esperado para as guildas deve ser baseado em pesquisas realizadas anteriormente em habitats similares.

Preston (1948) propôs que a diversidade e abundância de espécies geralmente apresentam uma distribuição de frequências log-normal nas regiões em que a integridade do ecossistema ainda não foi afetada. Neste caso, haveria muitas espécies com níveis

intermediários de abundância e um número relativamente pequeno de espécies raras ou muito abundantes (MAGURRAN, 1988). Esse mesmo modelo de abundância e diversidade de espécies representa a melhor forma de descrever teoricamente uma comunidade de abelhas nos mais diversos tipos de habitats (KEVAN et al., 1997). Eventos perturbadores ou regiões que se encontram em fase inicial de sucessão podem fazer com que uma comunidade apresente uma distribuição geométrica ou log-série. Neste caso, poucas espécies dominantes ocupariam uma grande porção do nicho espacial, enquanto as espécies restantes seriam raras (KEMPTON e TAYLOR, 1974; MAGURRAN, 1988).

Os valores de abundância de forrageios realizados pelas abelhas de cada guilda foram transformados usando logaritmo neperiano (ln). O ajuste dos dados é necessário para reduzir a probabilidade de erros do tipo I (rejeição da hipótese de normalidade dos dados quando ela é verdadeira) (PRESTON, 1948). O teste de Lilliefors foi usado para determinar se os valores ajustados de abundância de forrageios das espécies de abelhas, em nível de comunidade e de guildas, apresentavam distribuição normal. Esse teste estatístico foi utilizado seguindo as recomendações expostas nos trabalhos de Kevan et al. (1997) e Belaoussoff et al. (2003).

As hipóteses sugeridas para analisar se a estrutura de guildas de abelhas estava alterada ou não na área de estudo foram avaliadas de duas maneiras:

1. Abundância de forrageios realizados pelas espécies pertencentes a uma mesma guilda: Do mesmo modo em que foi estabelecida a composição de espécies de abelhas de acordo com o grau de perturbação do habitat, espera-se que ela seja válida dentro de cada guilda. Portanto, se a distribuição das espécies de uma mesma guilda estiver em equilíbrio, ela tenderá a ser log-normal. Por outro lado, se houver perturbação ambiental, a composição das espécies de uma mesma guilda tenderá a ser geométrica ou log-série.

2. Interações entre *Apis mellifera* e as guildas de abelhas nativas: Sugere-se que o habitat esteja em desequilíbrio quando *Apis mellifera* (uma espécie exótica) for dominante no uso dos recursos florais. Nessas condições, a intensa sobreposição por recursos florais entre *Apis mellifera* e abelhas nativas poderá resultar em competição. Begon et al. (1996) definiram competição entre organismos como uma interação entre indivíduos, decorrente de uma exigência compartilhada de um recurso que existe em quantidade limitada, que provoca uma redução na sobrevivência, crescimento e/ou reprodução dos indivíduos que por ele competem. Concomitantemente, se na guilda constituída por abelhas que nidificam em substratos acima do solo a ocorrência de espécies da tribo Meliponini [que, segundo Roubik (1989), é típica das florestas tropicais] não constituir um grupo abundante, também haverá um forte indício de que o ambiente está perturbado. Quando a diversidade e abundância de forrageios realizados

pelas abelhas que nidificam no solo forem maiores que os forrageios realizados pelas abelhas que nidificam em substratos acima do solo, também há sinais de que o ambiente está perturbado. Em regiões ocupadas por florestas tropicais úmidas (uma caracterização climática e florística típica do hábitat estudado), há predomínio de espécies de abelhas que nidificam em substratos acima do solo (ROUBIK, 1989; SILVEIRA et al., 2002; MICHENER, 2007). Resumidamente, é possível haver perturbação ambiental quando, na comunidade de abelhas, houver predominância da abelha exótica *Apis mellifera* e de abelhas que nidificam no solo e, conseqüentemente, um menor número de forrageios realizados por espécies de abelhas que nidificam em substratos acima do solo.

O programa BioEstat 5.0 foi utilizado para ajustar os dados de abundância de forrageios de cada espécie de abelha, em logaritmo neperiano, e realizar o teste de Lilliefors (AYRES et al., 2007).

5.5 RESULTADOS E DISCUSSÃO

5.5.1 Caracterização do fragmento florestal

O número de espécies vegetais observadas no fragmento florestal foi mais rico em regiões onde havia predomínio de vegetação em fase mais avançada de desenvolvimento sucessional, que corresponde à fase secundária tardia (Figura 1A). Também foi observado maior número de árvores na fase de desenvolvimento secundário tardio (Figura 1B). Quanto ao hábito das espécies vegetais registradas, percebeu-se maior riqueza de arbustos, enquanto as espécies arbóreas representaram o menor número de espécies (Figura 2). Os resultados da pesquisa também revelaram que nas regiões com desenvolvimento pioneiro e secundário inicial houve predominância de arbustos, enquanto nas regiões secundárias tardias predominaram as herbáceas (Figura 2).

Além disso, nas áreas em que a vegetação se encontrava em fase de desenvolvimento mais avançado houve tendência de predomínio de árvores de maior porte e, conseqüentemente, troncos com diâmetros maiores (Tabela 1). Estes resultados eram esperados, considerando-se que o desenvolvimento da vegetação está intimamente associado com idade da mesma (LANA et al., 2010). Porém, ficou claro que a composição vegetal do fragmento florestal estudado ainda é pobre em árvores de grande porte e com elevada infestação de lianas, em relação às formações nativas de florestas (Mata Atlântica) ou savanas densas (Cerradão) que ocorrem nas proximidades (Figura 3).

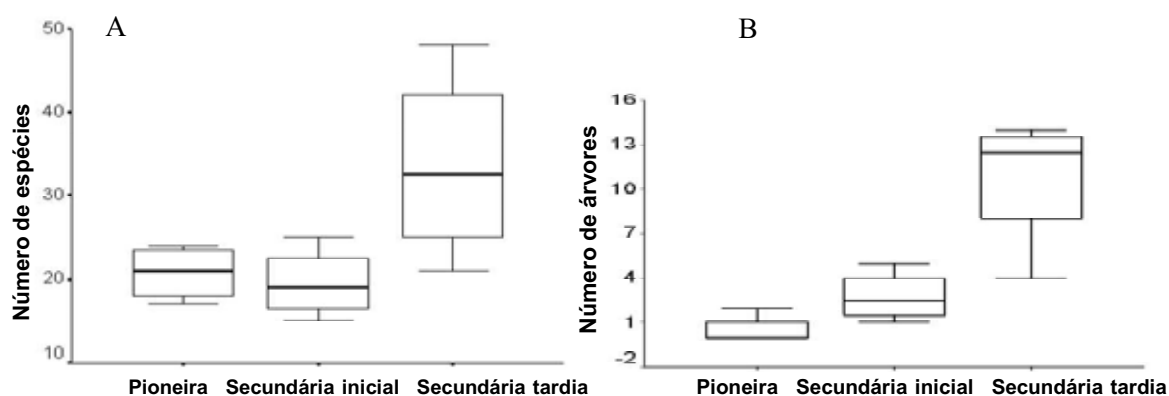


Figura 1. Número de espécies vegetais (A) e de árvores (B) nas parcelas amostradas (10 m x 10 m) em cada fase de desenvolvimento.

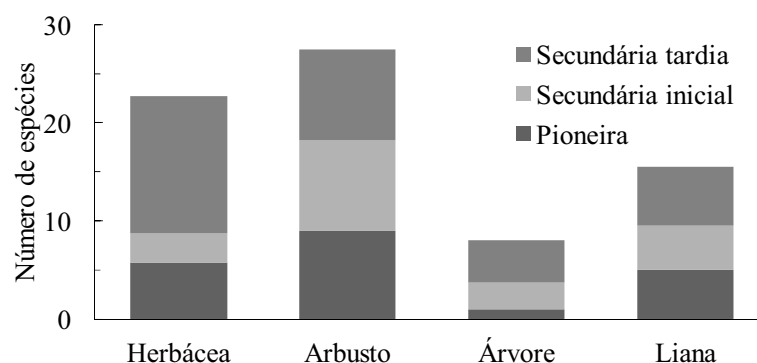


Figura 2. Número de espécies vegetais segundo o hábito, nas parcelas amostradas (10 m x 10 m) em cada fase de desenvolvimento.

Tabela 1. Altura e diâmetro das árvores, nas parcelas amostradas (10 m x 10 m) em cada fase de desenvolvimento (DP = desvio padrão).

Fases de desenvolvimento	Altura (m)		Diâmetro à altura do peito (cm)	
	Média ± DP	Amplitude	Média ± DP	Amplitude
Pioneira	-	(1,5 e 6)*	-	(2,5 e 10)*
Secundária inicial	6,50 ± 1,94	4 – 10	12,55 ± 8,30	5 – 30
Secundária tardia	7,60 ± 3,15	1 – 15	24,48 ± 14,12	6 – 90

* = foram encontradas apenas duas árvores na fase pioneira: os valores entre parênteses representam a caracterização individual de cada árvore.

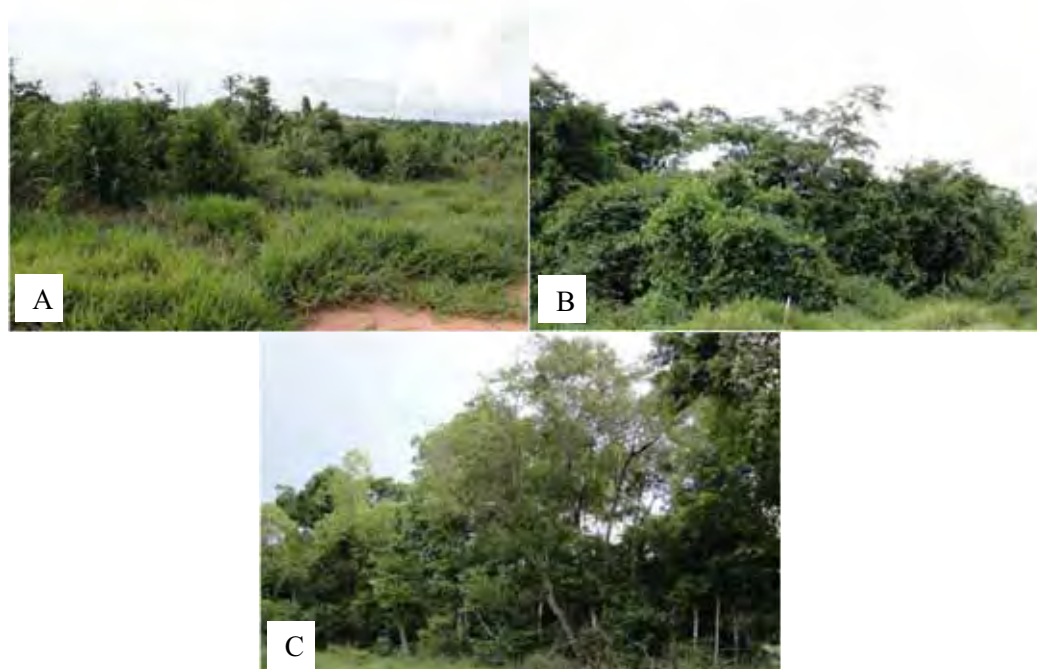


Figura 3. Ilustração das fases de desenvolvimento da vegetação que compõe o fragmento de floresta secundária em estudo: pioneira (A), secundária inicial (B) e secundária tardia (C).

A heterogeneidade vegetal do fragmento florestal é atribuída a vários fatores. A constituição do solo parece influenciar diretamente na fisionomia florística. Embora o solo seja do tipo ferralsol na região de estudo (IUSS Grupo de Trabajo WRB, 2007) [denominado latossolo vermelho no Brasil (SiBCS, 2012)], há manchas de solo mais arenoso, onde predomina a fisionomia de Cerradão, enquanto em outras áreas existem manchas de solo mais argiloso, cuja formação vegetal tem a fisionomia de Mata Atlântica. Já as distintas fases sucessionais presentes no fragmento foram ocasionadas pela diferença de tempo decorrido após a extração comercial da madeira, pela atividade agrícola de subsistência que foi introduzida em locais estratégicos e também pela ação do fogo em algumas áreas.

De modo geral, existem locais em que a vegetação não é afetada desde a preparação da terra para a plantação de eucaliptos, na década de 1970. Nessas áreas, a prática da silvicultura para fins econômicos não ocorreu e, como consequência, a vegetação nativa se restabeleceu vigorosamente, atingindo a fase secundária tardia de desenvolvimento. Em outras áreas houve uma série de perturbações nos últimos 10 anos, principalmente após a extração dos eucaliptos, ficando a vegetação estacionada na fase pioneira. A fase intermediária inicial é encontrada nas regiões em que houve perturbação somente durante o período de extração dos eucaliptos, há aproximadamente 10 anos.

Quanto às plantas estudadas no fragmento florestal, foram selecionadas 19 espécies pertencentes às famílias Bignoniaceae (*Arrabidaea chica*, *Arrabidaea florida*, *Cuspidaria convoluta*, *Adenocalymma bracteatum* e *Pyrostegia venusta*), Malpighiaceae (*Diplopterys pubipetala*, *Byrsonima intermedia*, *Banisteriopsis* cf. *campestris* e *Banisteriopsis laevifolia*), Asteraceae (*Trixis antimenorrhoea*, *Eupatorium maximalianii* e *Eupatorium* cf. *dimorpholepis*), Fabaceae (*Senna obtusifolia*, *Senegalia* sp. e *Senegalia polyphylla*), Sapindaceae (*Serjania caracasana* e *Matayba guianensis*), Lamiaceae (*Aegiphilla sellowiana*) e Rhamnaceae (*Gouania* cf. *latifolia*). Entre as espécies vegetais estudadas, houve predominância de plantas com hábito de liana (10 espécies). As demais espécies possuíam hábito arbustivo (5), herbáceo (2) e lianáceo (2).

5.5.2 Estruturação das abelhas em guildas

A composição das duas guildas de abelhas observadas em flores das espécies estudadas foi incluída na Tabela 2. Foram registradas 42 espécies de abelhas, sendo a maioria delas solitárias. O principal recurso floral procurado pelas referidas espécies de abelhas foi o néctar, mas também houve coleta de pólen e óleo.

Tabela 2. Continuação.

Guildas	Táxon	Grau de socialidade	Principal local de nidificação das abelhas do táxon	Espécies	Recurso		
					N	P	O
Abelhas que nidificam no solo	Halictinae	Solitário a eussocial primitivo (b)	No solo (a; b; d)	<i>Augochloropsis smithiana</i>	*	**	-
				<i>Augochloropsis cupreola</i>	**	*	-
				<i>Augochloropsis aurifluens</i>	*	**	-
				<i>Thectochlora alaris</i>	**	*	-
				<i>Pseudaugochlora graminea</i>	-	**	-
	<i>Exomalopsis</i>	Solitário ou parassocial (b)	No solo (b; d)	<i>Dialictus opacus</i>	*	**	-
				<i>Exomalopsis fulvofasciata</i>	**	-	-
				<i>Exomalopsis auropilosa</i>	**	*	-
				<i>Exomalopsis analis</i>	**	-	-
				<i>Exomalopsis tomentosa</i>	*	**	-
	Tapinotaspíidini	Solitário (b)	No solo (b)	<i>Oxaea flavescens</i>	**	-	-
				<i>Monoeca</i> sp.	-	-	**
				<i>Lophopedia pygmaea</i>	-	*	**
				<i>Epicharis maculata</i>	*	-	**
				<i>Epicharis flava</i>	-	*	**
	<i>Centris</i> -2	Solitário (b)	No solo (b; c)	<i>Centris obsoleta</i>	-	-	**
				<i>Centris varia</i>	-	-	**
				<i>Centris nitens</i>	-	-	**
				<i>Centris (Centris)</i> sp. 1	-	-	**
				<i>Centris (Centris)</i> sp. 2	-	-	**
				<i>Centris aenea</i>	-	-	**

** = principal recurso floral extraído; * = recurso secundário; - = recurso não extraído. Referências consultadas: a = Michener (2007); b = Silveira et al. (2002); c = Coville et al. (1983); d = Roubik (1989)

A distribuição de abundância e diversidade de espécies da guilda constituída por abelhas que nidificam em substratos acima do solo não se enquadrou no modelo log-normal (Tabela 3, Figura 4). Essa guilda foi constituída por 20 espécies de abelhas e representou apenas 7,40% dos forrageios registrados nas flores das espécies estudadas (Figura 5). Dentre os táxons dessa guilda, a tribo Meliponini foi representada por apenas três espécies. A frequência de forrageios de Meliponini também foi baixa, representando somente 2,86% dos forrageios realizados por todos os visitantes florais observados.

Por outro lado, a distribuição de abundância e diversidade de espécies da guilda constituída por abelhas que nidificam no solo se enquadrou no modelo log-normal (Tabela 3, Figura 4). Essa guilda foi constituída por 21 espécies, sendo responsável por 12,13% dos forrageios registrados (Figura 5).

A abelha *Apis mellifera* forrageou intensamente as flores da maioria das espécies estudadas. Somente a referida abelha foi responsável por 53,22% dos forrageios realizados por todos os visitantes florais. Além disso, ela apresentou maior frequência de forrageios nas flores que as abelhas das duas guildas, em 11 das espécies vegetais observadas (Figura 5).

A comunidade de abelhas registrada nas flores das 19 espécies de plantas estudadas não se enquadrou no modelo log-normal (Tabela 3, Figura 4).

Os outros insetos realizaram 27,25% dos forrageios registrados nas flores das plantas consideradas (Figura 5).

Tabela 3. Resultado do teste de Lilliefors (g_L) para os dados referentes à abundância de forrageios realizados pela comunidade de abelhas e pelas guildas de abelhas. (Abundância = número de forrageios realizados nas flores das 19 espécies de plantas estudadas; VC a 0,05 = valor crítico da distribuição da abundância a 0,05 de probabilidade para o teste de Lilliefors; Significância = significância do valor obtido no teste).

Guildas	Abundância	Riqueza de espécies	g_L	VC a 0,05	Significância
Abelhas que nidificam em substratos acima do solo	424	20	0,2027	0,1900	< 0,05
Abelhas que nidificam no solo	695	21	0,1874	0,1880	Não significativo
Comunidade de abelhas	4168	42	0,1443	0,1367	< 0,05

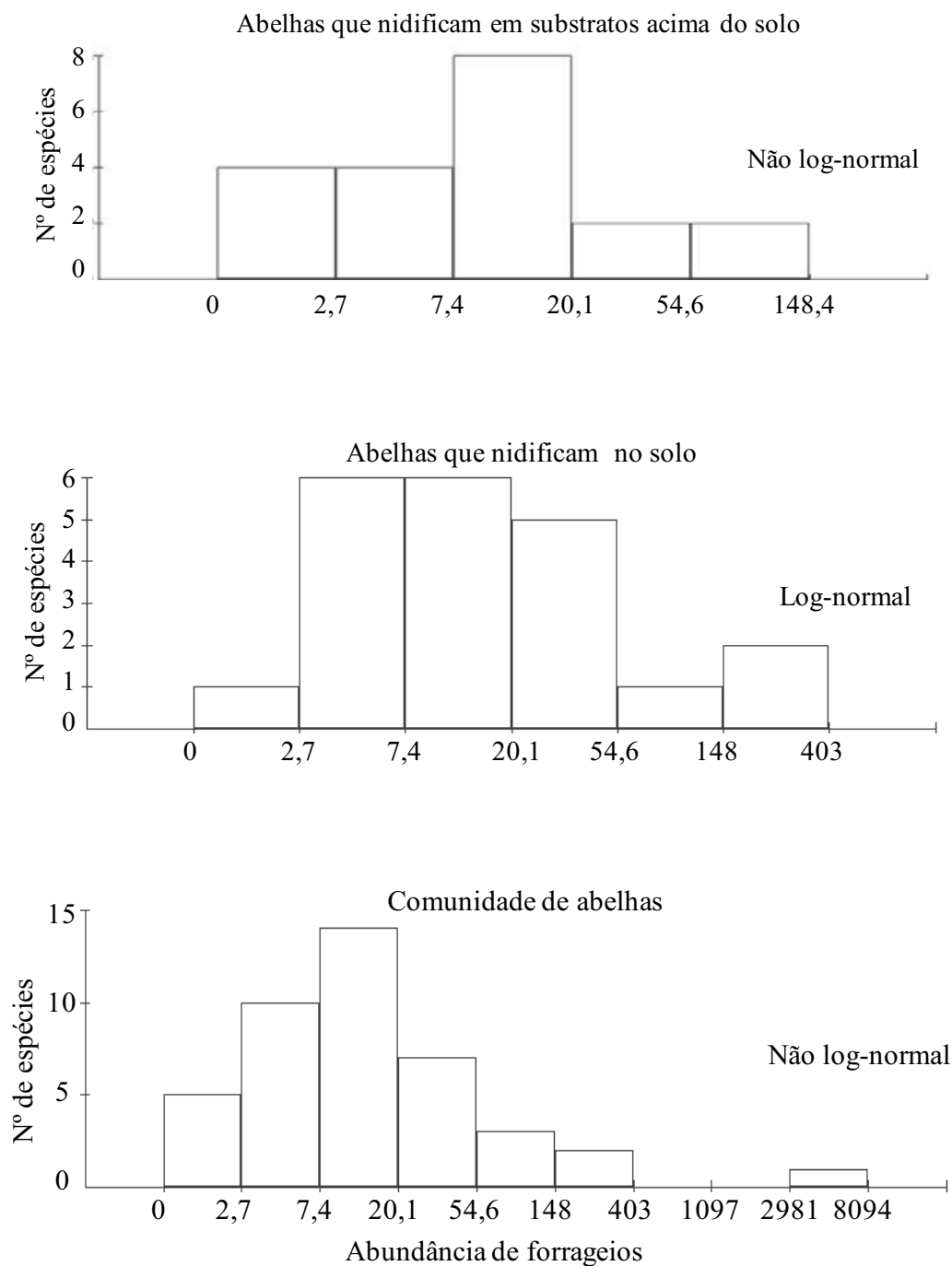
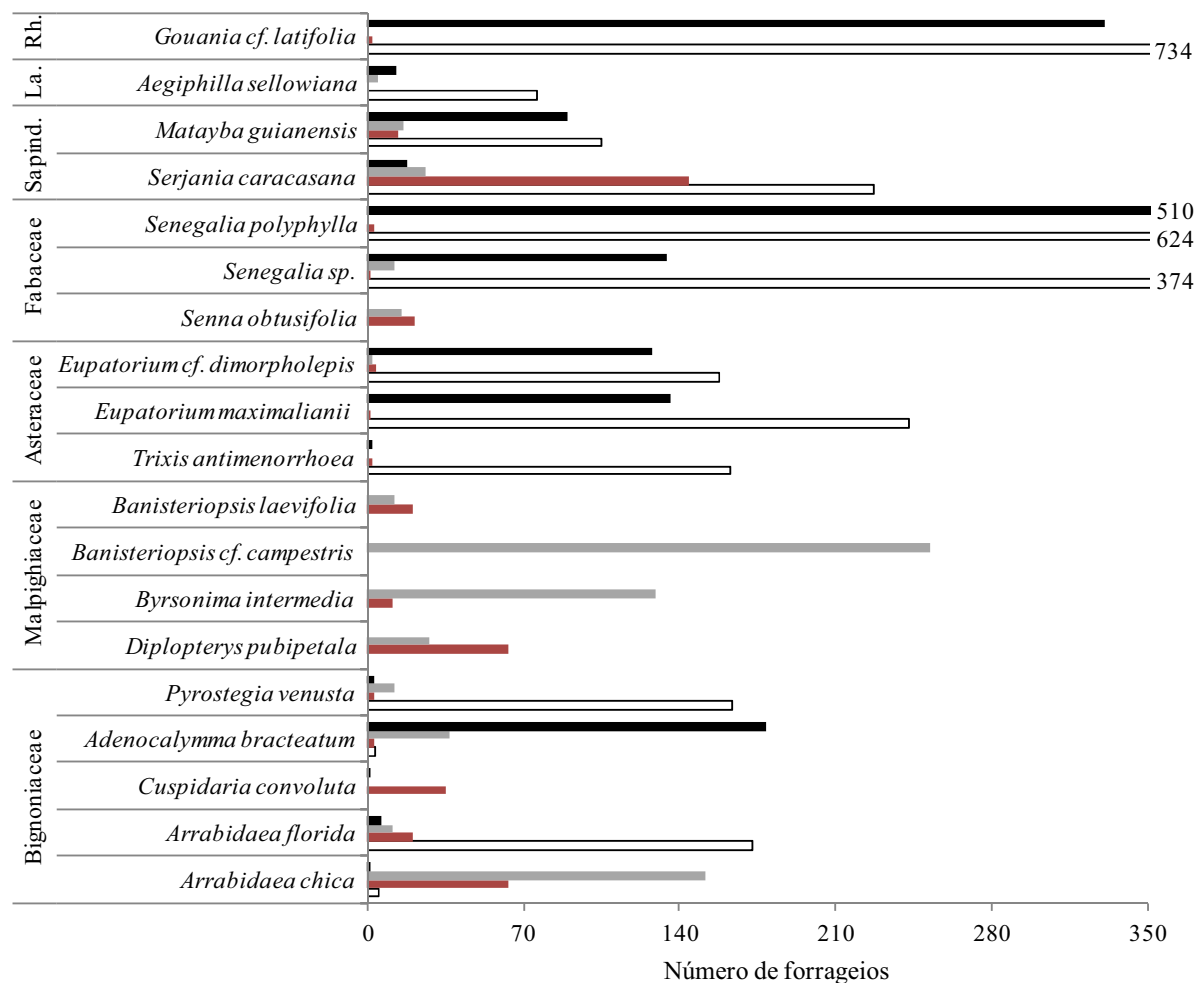


Figura 4. Distribuição do número de espécies de abelhas em relação à abundância de forrageios nas flores das plantas estudadas. A distribuição dos valores de abundância segue o índice do logaritmo neperiano. Segundo o teste de Lilliefors, com $\alpha = 0,05$, os dados se ajustaram à log-normalidade apenas quando a análise foi desenvolvida na guilda constituída pelas abelhas que nidificam no solo.



■ Outros insetos ■ Abelhas que nidificam no solo ■ Abelhas que nidificam acima do solo □ *Apis mellifera*

Figura 5. Número de forrageios realizados por *Apis mellifera*, pelas duas guildas de abelhas e pelos outros insetos nas flores das espécies vegetais estudadas. (*Sapind.* = Sapindaceae; *La.* = Lamiaceae; *Rh.* = Rhamnaceae).

5.5.3 Qualidade do ecossistema em estudo

Em qualquer ecossistema em equilíbrio a partição de recursos florais pela comunidade de abelhas frequentemente ocorre por meio de três estratégias: exploração de recursos florais em diferentes espécies de plantas (PLEASANTS, 1980; MORATO e CAMPOS, 2000); busca por recursos em diferentes períodos de uma estação ou diferentes horas do dia (GINSBERG, 1983; KOPTUR et al., 1988; MORATO e CAMPOS, 2000); ou, se houver preferência por um mesmo recurso, a extração ocorre em regiões com diferentes números de plantas floridas (JOHNSON e HUBBELL, 1974; CARPENTER, 1979; GINSBERG, 1983). Por algum motivo, a falta de estabilidade na comunidade de abelhas provoca alterações nas estratégias de

forrageamento que acabam gerando sobreposição nas relações tróficas. Em tais situações ocorrem diferentes graus de competição entre as abelhas, que variam desde níveis mais brandos, dificilmente detectados, até a redução populacional ou exclusão das espécies mais vulneráveis à perturbação ambiental.

A guilda constituída por abelhas que nidificam no solo se enquadrou no modelo log-normal de distribuição da riqueza e abundância de forrageios, que segundo Kevan et al. (1997), corresponde a um dos atributos comumente presente em comunidades de abelhas que habitam ecossistemas cuja integridade ainda está preservada. Todavia, quando a análise foi desenvolvida na guilda constituída por abelhas que nidificam em substratos acima do solo e em nível de comunidade de abelhas, a distribuição se desviou da log-normalidade, indicando algum grau de perturbação no fragmento florestal, que ainda não pôde ser caracterizado.

O tipo de perturbação se torna mais evidente quando a análise é associada com o espectro trófico entre *Apis mellifera* e as duas guildas de abelhas (Figura 6). Foi constatado que a guilda constituída por abelhas que nidificam em substratos acima do solo apresentou nicho alimentar aparentemente restrito em abundância de forrageios. Por outro lado, *Apis mellifera* apresentou nicho alimentar amplo (Figura 6). Portanto, muitas vezes, a perda de qualidade do hábitat para uma guilda pode representar uma melhoria ambiental para outra guilda (BELAOUSSOFF et al., 2003). No presente estudo isso parece ser evidente entre abelhas que nidificam em substratos acima do solo, especialmente com as espécies de Meliponini e *Apis mellifera*.

Michener (2007) salientou que as abelhas com hábito de vida eussocial representam a minoria da diversidade faunística descrita para o grupo taxonômico. Contudo, nos trópicos, especialmente na região neotropical, a riqueza de abelhas eussociais nativas é elevada (ROUBIK, 1989, 1993), o que torna muito intrigante a ocorrência da baixa diversidade de abelhas da tribo Meliponini detectada no presente trabalho. Além disso, embora as abelhas eussociais representem uma pequena porção da biodiversidade, elas acabam dominando as fontes florais da região neotropical devido ao grande tamanho populacional de suas colônias, que pode chegar a centenas ou milhares de indivíduos (ROUBIK, 1989). Nas florestas tropicais da Costa Rica e do Panamá, mais da metade dos forrageios registrados para as abelhas foram realizados por Meliponini (WOLDA e ROUBIK, 1986; ROUBIK, 1993; BROSI et al., 2008).

A redução da quantidade de árvores de grande porte, que muitas vezes possuem cavidades em seus troncos, resulta em escassez de locais adequados para nidificação de Meliponini. Como as espécies da referida tribo passaram a competir por um recurso altamente

limitado, esse fator possivelmente provocou uma redução populacional, ou até mesmo, a extinção local de algumas espécies. Já foi constatado que a destruição dos locais de nidificação leva à redução populacional das espécies de abelhas, que são dependentes dos referidos recursos (STEPHEN, 1955; BATISTA et al., 2003; SAMEJIMA et al., 2004; POTTS et al., 2005; ZANETTE et al., 2005). Além disso, é possível que muitas colônias tenham sido removidas juntamente com a extração dos eucaliptos e árvores de grande porte que existiam na localidade.

A edição nº 100 da revista Mensagem Doce (APACAME, 2009) publicou uma série de artigos científicos de pesquisadores renomados, destacando a necessidade da existência de troncos de árvores no ambiente para a manutenção populacional de Meliponini. Além da abundância de árvores de grande porte, muitas vezes esse grupo de abelhas mostra preferência em nidificar em cavidades de troncos de determinadas espécies de plantas (MARTINS et al., 2004; SAMEJIMA et al., 2004). Contudo, em florestas tropicais primárias a disponibilidade de locais adequados para nidificação não representa um recurso limitado para essas abelhas (HUBBELL e JOHNSON, 1977).

A perda de espécies de plantas importantes à nutrição de determinadas abelhas também leva à sua redução ou extinção local (CANE et al., 2006). A dieta dos Meliponini depende principalmente da extração de recursos florais produzidos por espécies de plantas nativas. Muitas delas são árvores de grande porte que não existem no local onde este estudo foi realizado. Assim, o aumento da diversidade e abundância de Meliponini está associado ao aumento da quantidade de árvores de grande porte e, concomitantemente, com um maior número de plantas floridas (HUBBELL e JOHNSON, 1977; LIOW et al., 2001; BATISTA et al., 2003; BROSI et al., 2008).

Por outro lado, a perda de parte das árvores de grande porte pode representar uma melhoria na qualidade do hábitat para *Apis mellifera*. Independentemente das alterações sofridas no fragmento florestal estudado, essa espécie tem conseguido explorar os recursos do ambiente tão eficientemente, ou até mesmo com maior sucesso, em relação às abelhas nativas. Gould e Vrba (1982) denominam de exaptação a capacidade que um organismo possui para explorar um ambiente não nativo e nele sobreviver.

Um dos principais atributos que favoreceu a ocupação do fragmento florestal por *Apis mellifera* parece ter sido a perda da maioria das árvores de grande porte, reduzindo a quantidade de estratos verticais da vegetação. Esta espécie apresenta maior aptidão para explorar regiões abertas, caracterizadas por vegetação esparsa (BROSI et al., 2007, 2008). Contudo, as populações de *Apis mellifera* não conseguem dominar ambientes com maior

abundância de espécies vegetais, como regiões ocupadas por florestas tropicais densas (BROSI et al., 2007, 2008). Diferentemente de *Apis mellifera*, a distribuição de abundância de Meliponini é maior no interior de florestas do que em regiões de vegetação esparsa, tais como campos abertos (BROSI et al., 2008).

Em relação à guilda de abelhas que nidificam no solo, também é nítida a ocorrência de sobreposição trófica com *Apis mellifera* (Figura 6). Porém, não é possível avaliar a ocorrência de perda de nichos pelas abelhas da referida guilda. Por outro lado, se tiver ocorrido perda, ela foi menos intensa quando comparada com as espécies de Meliponini, porque as primeiras não dependem de cavidades de grandes dimensões para nidificarem.

A baixa frequência de forrageios das abelhas com vida solitária ou até mesmo daquelas com vida eussocial primitiva seria comum em regiões de florestas intactas. Por serem espécies que formam colônias temporárias, com poucos indivíduos, ou por terem vida solitária ou, ainda, por formarem agregados, espera-se que elas mantenham baixa frequência de forrageios na região neotropical (ROUBIK, 1989).

Neste estudo foi registrada maior abundância de forrageios pela guilda de abelhas que nidificam no solo, em relação às que nidificam em substratos acima do solo (Figura 6). No caso das abelhas solitárias, que representam a maioria das espécies registradas, torna-se difícil associar a composição faunística do grupo com o grau de perturbação do fragmento florestal porque alguns táxons preferem explorar campos abertos e outros ocorrem, preponderantemente, em regiões de florestas. Por exemplo, Steffan-Dewenter et al. (2002) registraram um aumento na diversidade e abundância de abelhas solitárias com a ampliação do hábitat seminatural. Klein et al. (2002) também observaram um aumento na abundância de abelhas solitárias, mas não na diversidade, à medida que o uso do solo foi intensificado. Contrariamente, Brosi et al. (2006) e Klein et al. (2006) detectaram uma maior distribuição de diversidade em abelhas solitárias com o aumento das áreas de florestas.

A hipótese apresentada por Klein et al. (2002), corroborada neste estudo, pode servir de apoio para entender o processo de distribuição das guildas de abelhas que nidificam em substratos acima do solo ou no próprio solo. Exceto Halictinae e Andreninae, as demais abelhas solitárias que nidificam no solo possivelmente preferem ocupar áreas abertas, porque, de acordo com Michener (2007), os ninhos subterrâneos não estão adaptados à elevada umidade relativa registrada no interior das florestas tropicais. Já as abelhas que nidificam em substratos acima do solo preferem ocupar regiões de florestas preservadas devido à elevada quantidade de estratos verticais da vegetação, presentes no ambiente, que fornecem substratos ou materiais utilizados na construção dos ninhos. Além disso, os ovos são depositados em

locais mais protegidos contra as intempéries climáticas e camuflados ou indisponíveis a predadores.

Portanto, dois tipos de impactos foram detectados no fragmento florestal estudado, que prejudicam a manutenção da fauna de abelhas nativas: a dominância das fontes florais pela espécie exótica *Apis mellifera* e a pequena quantidade de árvores de grande porte. Quando se torna intensa a sobreposição na utilização dos recursos florais e por locais adequados para nidificação, por guildas distintas, há evidências de que o ambiente está sofrendo perturbação, sendo que algumas espécies deslocam seus nichos tróficos em detrimento de outras espécies (RADER e WARD, 1989). A consequência dessa perturbação ambiental é a redução populacional ou extinção local das espécies menos competitivas, que já foram mencionadas neste estudo.

Dentre as abelhas nativas, aquelas que exploraram óleo (um recurso floral adicional e comum no fragmento) foram as que sofreram menor impacto competitivo com *Apis mellifera*. As abelhas coletoras de óleo foram representadas por 14 espécies pertencentes às tribos Centridini, Tapinotaspidini (até recentemente considerada como parte de Exomalopsini) e Tetrapediini, que corresponderam a 1/3 do total de espécies de abelhas registradas. São tribos que comumente exploram óleo de flores das espécies que apresentam elaióforos (ROUBIK, 1989; SILVEIRA et al., 2002; MICHENER, 2007). Somente as espécies das referidas tribos exploraram o óleo presente nas flores das plantas que apresentavam elaióforos, as malpighiáceas.

Apesar de serem solitárias (populações de pequeno tamanho quando comparadas com abelhas que possuem organização eussocial) (SILVEIRA et al., 2002), as espécies de abelhas coletoras de óleo apresentaram elevada atividade de forrageamento. Essas abelhas foram responsáveis por 45,58% dos forrageios realizados pelos integrantes das duas guildas de abelhas nativas.

O número de forrageios registrado para outros insetos correspondeu a aproximadamente metade dos forrageios efetuados por *Apis mellifera* (Figura 4). É óbvio que, nessas circunstâncias, aqueles organismos estão competindo com as abelhas nativas por recursos florais. Contudo, se *Apis mellifera* exercesse menor atividade forrageadora ou, na melhor das hipóteses, não estivesse presente na região neotropical, a atividade de forrageamento realizada pelos outros insetos provavelmente não seria estressante à fauna de abelhas nativas.

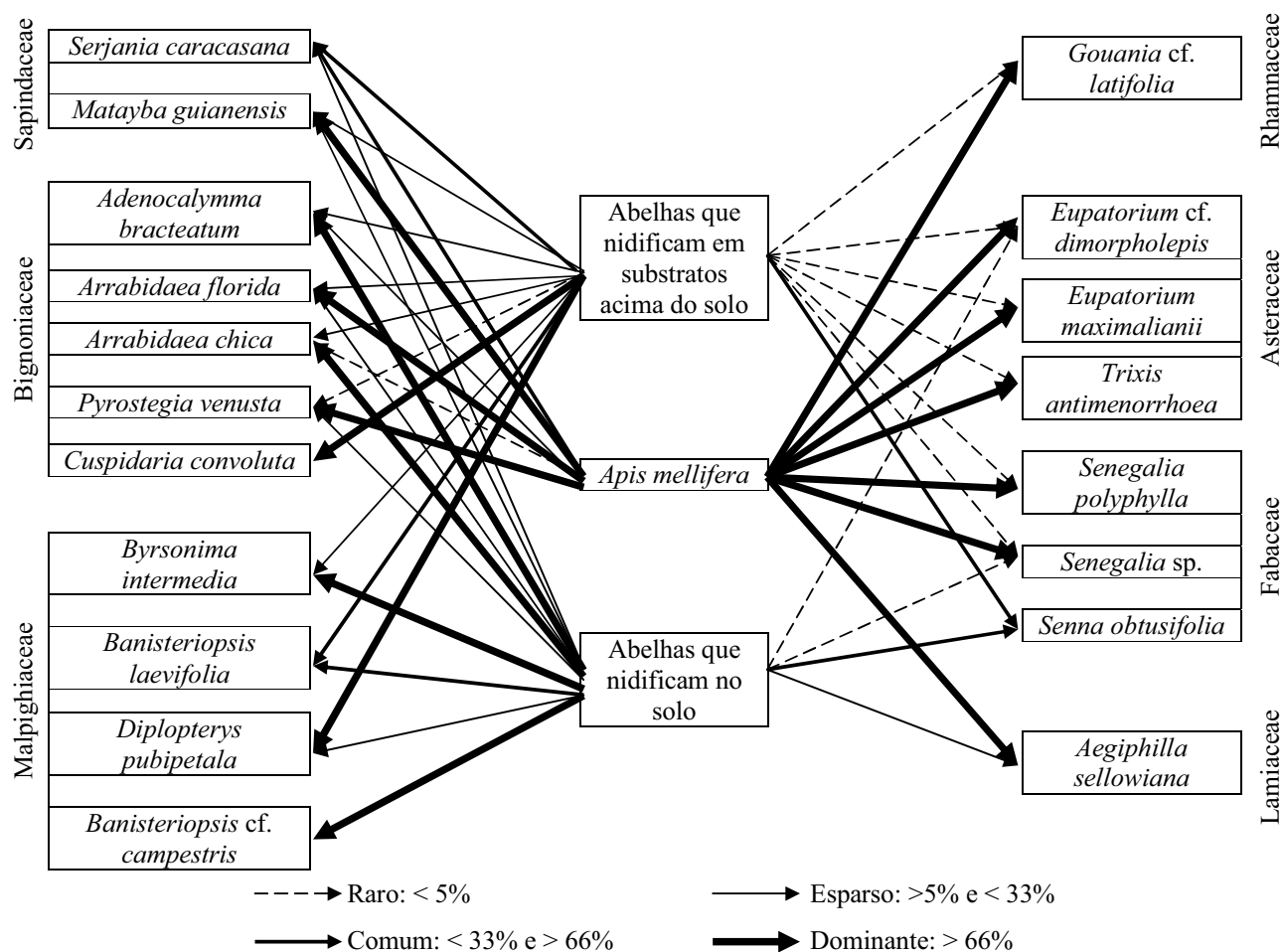


Figura 6. Interações tróficas entre *Apis mellifera* e as duas guildas de abelhas em forrageio nas flores das 19 espécies de plantas estudadas. As setas indicam as fontes florais exploradas pelas guildas (o tipo ou espessura das setas representa a proporção de forrageios nas flores).

5.6 CONCLUSÃO

A perturbação humana no fragmento florestal possivelmente ocasionou redução das populações de abelhas nativas. Há indícios de que houve redução na abundância populacional das abelhas solitárias, parassociais e eussociais primitivas, que nidificam em substratos acima do solo. Para as abelhas da tribo Meliponini a intensidade da perturbação parece ter sido mais elevada, considerando-se que aparentemente ocorreu redução na abundância populacional e na diversidade de espécies.

Dois fatores principais possivelmente causaram perturbações no fragmento florestal: a redução drástica da quantidade de árvores de grande porte e a presença excessiva de *Apis mellifera*. Somente esta abelha foi responsável por mais da metade das coletas de recursos florais nas espécies de plantas consideradas, aumentando a sobreposição trófica com as abelhas nativas e, talvez, até deslocando os nichos de muitas delas.

A redução populacional que pode ter ocorrido na fauna de abelhas nativas possivelmente reduziu a taxa de polinização biótica das plantas melitófilas que não apresentam ajuste floral à polinização por *Apis mellifera*. Por outro lado, pode ter ocorrido proliferação de espécies vegetais intensamente visitadas por *Apis mellifera*, que apresentam flores com formato ajustado à polinização por essa abelha. Essa hipótese também foi defendida nos estudos de Samejima et al. (2004), Brosi et al. (2007) e no capítulo 2 desta tese.

Mesmo considerando os impactos causados por *Apis mellifera* em ecossistemas nativos ou em restauração, a atividade polinizadora dessa espécie é de fundamental importância para a produtividade sustentável do planeta. Embora as abelhas nativas e outros insetos sejam polinizadores eficientes de diversas culturas, há um declínio global nas populações desses organismos devido aos impactos antrópicos (KEVAN, 1999). Assim, muitas espécies agrícolas existentes no continente americano necessitam da polinização de *Apis mellifera*, principalmente aquelas culturas que ocupam áreas extensas. Os trabalhos de Allen-Wardell et al. (1998), Klein et al. (2007) e Winfree et al. (2011) são apenas três exemplos de muitas pesquisas desenvolvidas com o objetivo de retratar a importância econômica dos polinizadores para a produtividade agrícola, especialmente da abelha manejada *Apis mellifera* e das abelhas nativas.

5.7 REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AARTS, B. G. W.; NIENHUIS, P. H. Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. **Hydrobiologia**, The Hague, v. 500, n. 1-3, p. 157-178, 2003.

ALLEN-WARDELL, G.; BERNHARDT, P.; BITNER, R.; BURQUEZ, A.; BUCHMANN, S.; CANE, J.; COX, P. A.; DALTON, V.; FEINSINGER, P.; INGRAM, M.; INOUE, D.; JONES, C. E.; KENNEDY, K.; KEVAN, P.; KOOPOWITZ, H.; MEDELLIN, R.; MEDELLIN-MORALES, S.; NABHAN, G. P.; PAVLIK, B.; TEPEDINO, V.; TORCHIO, P.; WALKER, S. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. **Conservation Biology**, Boston, v. 12, n. 1, p. 8-17, 1998.

APACAME/ ASSOCIAÇÃO PAULISTA DE APICULTORES CRIADORES DE ABELHAS MELÍFERAS EUROPÉIAS. **Mensagem doce**. nº 100, 2009. Disponível em: <<http://www.apacame.org.br/index1.htm>> Acesso em: 09 jan. 2011.

AYRES, M.; AYRES, Jr., M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. S. **BioEstat**: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas. Belém: Sociedade Civil Mamirauá, MCT - CNPq, 2007. 364 p.

BANASZAK, J. Natural resources of wild bees in Poland and an attempt at estimation of their changes. In: BANASZAK, J. (Ed.). **Changes in fauna of wild bees in Europe**. Bydgoszcz: Pedagogical University, 1995. p. 11-25.

BATISTA, M. A.; RAMALHO, M.; SOARES, A. E. E. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic Rain Forest, Bahia, Brazil. **Lundiana**, Belo Horizonte, v. 4, n. 1, p. 19-23, 2003.

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

BEGON, M.; HARPER, J. L.; TOWNSEND, C. R. **Ecology**: individuals, populations and communities. 3. ed. Oxford: Blackwell Science, 1996. 1068 p.

BELAOUSSOFF, S.; KEVAN, P. G.; MURPHY, S.; SWANTON, C. Assessing tillage disturbance on assemblages of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) by using a range of ecological indices. **Biodiversity and Conservation**, London, v. 12, n. 5, p. 851-882, 2003.

BROSI, B. J.; SMITH-PARDO, A.; GONZALEZ, V. H. A new wood-nesting *Neocorynura* (Hymenoptera: Halictidae: Augochlorini) from Costa Rica, with notes on its biology. **Zootaxa**, London, n. 1189, p. 55-68, 2006.

BROSI, B. J.; DAILY, G. C.; EHRLICH, P. R. Bee community shifts with landscape context in a tropical countryside. **Ecological Applications**, Tempe, v. 17, n. 2, p. 418-430, 2007.

BROSI, B. J.; DAILY, G. C.; SHIH, T. M.; OVIEDO, F.; DURAN, G. The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 45, n. 3, p. 773-783, 2008.

BUDOWSKI, G. Distribution of tropical American rain forest species in the light of successional processes. **Turrialba**, San José, v. 15, n. 1, p. 40-42, 1965.

BUDOWSKI, G. The distinction between old secondary and climax species in tropical Central American lowland rainforests. **Tropical Ecology**, Varanasi, v. 11, n. 1, p. 44-48, 1970.

CAMARGO, J. A. Dynamic stability in hydropsychid guilds along a regulated stream: the role of competitive interactions versus environmental perturbations. **Regulated Rivers. Research and Management**, Sussex, v. 8, n. 1-2, p. 29-40, 1993.

CANE, J. H.; MINCKLEY, R. L.; KERVIN, L. J.; ROULSTON, T. H.; WILLIAMS, N. M. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. **Ecological Applications**, Tempe, v. 16, n. 2, p. 632-644, 2006.

CARBONARI, V.; POLATTO, L. P.; ALVES-JUNIOR, V. V. Evaluation of the impact on *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) flowers due to nectar robbery by *Apis mellifera* (Hymenoptera, Apidae). **Sociobiology**, Chico, v. 54, n. 2, p. 373-382, 2009.

CARPENTER, F. L. Competition between hummingbirds and insects for nectar. **American Zoologist**, Thousand Oaks, v. 19, n. 4, 1105-1114, 1979.

COVILLE, R. E.; FRANKIE, G. W.; VINSON, S. B. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera, Anthophoridae) with a review of the nesting habits of the genus. **Journal of the Kansas Entomological Society**, Manhattan, v. 56, n. 2, p. 109-122, 1983.

CROONQUIST, M. J.; BROOKS, R. P. Use of avian and mammalian guilds as indicators of cumulative impacts in riparian wetland areas. **Environmental Management**, New York, v. 15, n. 5, p. 701-714, 1991.

DEGEN, B.; ROUBIK, D. W. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: a simulation study. **Biotropica**, Washington, v. 36, n. 2, p. 165-179, 2004.

DICKS, L. V.; CORBET, S. A.; PYWELL, R. F. Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 71, n. 1, p. 32-43, 2002.

GINSBERG, H. S. Foraging ecology of bees in an old field. **Ecology**, Tempe, v. 64, n. 1, p. 165-175, 1983.

GOULD, S. J.; VRBA, E. S. Exaptation: a missing term in the science of form. **Paleobiology**, Jacksonville, v. 8, n. 1, p. 4-15, 1982.

HARDER, L. D.; BARRETT, S. C. H. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. In: LLOYD, D. G.; BARRETT, S. C. H. (Eds.). **Floral biology: studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. New York: Chapman and Hall, 1996. p. 140-190.

HAWKINS, C. P.; MacMAHON, J. A. Guilds: the multiple meanings of a concept. **Annual Review of Entomology**, Stanford, v. 34, p. 423-451, 1989.

HOLMES, R. T.; RECHER, H. F. Determinants of guilds structure in forest bird communities: an intercontinental comparison. **Condor**, Los Angeles, v. 88, n. 4, p. 427-439, 1986.

HUBBELL, S. P.; JOHNSON, L. K. Competition and nest spacing in a tropical stingless bee community. **Ecology**, Tempe, v. 58, n. 5, p. 949-963, 1977.

IUSS Grupo de Trabajo WRB. **Base referencial mundial del recurso suelo**. Primera actualización 2007. n. 103. Roma: FAO, 2007. 117 p. Informes sobre recursos mundiales de suelos.

JOERN, A.; LAWLOR, R. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. **Oikos**, Copenhagen, v. 37, n. 1, p. 93-104, 1981.

JOHNSON, L. K.; HUBBELL, S. P. Aggression and competition among stingless bees: field studies. **Ecology**, Tempe, v. 55, n. 1, p. 120-127, 1974.

KEMPTON, R. A.; TAYLOR, L. R. Log-series and log-normal parameters as diversity discriminants for Lepidoptera. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 43, n. 2, p. 381-399, 1974.

KEVAN, P. G. Pollinators as bioindicators of the state of the environment: species, activity and diversity. **Agriculture Ecosystems and Environment**, Amsterdam, v. 74, n. 1-3, p. 373-393, 1999.

KEVAN, P. G.; GRECO, C. F.; BELAOUSSOFF, S. Log-normality of biodiversity and abundance in diagnosis and measuring of ecosystemic health: pesticide stress on pollinators on blueberry heaths. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 34, n. 5, p. 1122-1136, 1997.

KLEIN, A. M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; BUCHORI, D.; TSCHARNTKE, T. Effects of land-use intensity in tropical agroforestry systems on coffee flower-visiting and trap-nesting bees and wasps. **Conservation Biology**, Boston, v. 16, n. 4, p. 1003-1014, 2002.

KLEIN, A. M.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Rain forest promotes trophic interactions and diversity of trap-nesting hymenoptera in adjacent agroforestry. **Journal of Animal Ecology**, Oxford, v. 75, n. 2, p. 315-323, 2006.

KLEIN, A. M.; VAISSIERE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the Royal Society. B. Biological Sciences**, London, v. 274, n. 1608, p. 303-313, 2007.

KOPTUR, S.; HABER W. A.; FRANKIE, G. W.; BAKER, H. G. Phenological studies of shrub and treelet species in tropical cloud forests of Costa Rica. **Journal of Tropical Ecology**, Cambridge, v. 4, n. 4, p. 323-346, 1988.

KREMEN, C.; RICKETTS, T. Global perspectives on pollination disruptions. **Conservation Biology**, Boston, v. 14, n. 5, p. 1226-1228, 2000.

LANA, J. M.; SOUZA, A. L.; MEIRA NETO, J. A. A.; SOARES, V. P.; FERNANDES FILHO, E. I. Análise dos estágios de sucessão de áreas de Mata Atlântica sob a influência de plantações florestais, Vale do Rio Doce, Minas Gerais, Brasil. **Revista Árvore**, Viçosa, v. 34, n. 4, p. 733-743, 2010.

LIOW, L. H.; SODHI, N. S.; ELMQVIST, T. Bee diversity along a disturbance gradient in tropical lowland forests of south-east Asia. **Journal of Applied Ecology**, Oxford, v. 38, n. 1, p. 180-192, 2001.

MacARTHUR, R. H. **Geographical ecology: patterns in the distribution of species**. New York: Harper & Row, 1972. 269 p.

MacARTHUR, R. H.; LEVINS, R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. **American Naturalist**, Chicago v. 101, n. 921, p. 337-385, 1967.

MAGURRAN, A. E. **Ecological diversity and its measurement**. London: Croom Helm, 1988. 179 p.

MARTINS, C. F.; CORTOPASSI-LAURINO, M.; KOEDAM, D.; IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. Espécies arbóreas utilizadas para nidificação por abelhas sem ferrão na Caatinga (Seridó, PB; João Câmara, RN). **Biota Neotropica**, Campinas, v. 4, n. 2, 2004. Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v4n2/pt/abstract?article+BN00104022004>>. Acesso em: 09 jan. 2012.

MAY, R. M.; MacARTHUR, R. H. Niche overlap as a function of environmental variability. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 69, n. 5, p. 1109-1113, 1972.

MEMMOTT, J.; GODFRAY, H. C. J. Parasitoid webs. In: LaSALLE, J.; Gauld, I. D. (Eds.). **Hymenoptera and biodiversity**. Wallingford: CAB International, 1993. p. 217-234.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2. ed. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2007. 953 p.

MORATO, E. F.; CAMPOS, L. A. O. Partição de recursos florais de espécies de *Sida* Linnaeus e *Malvastrum coromandelianum* (Linnaeus) Garcke (Malvaceae) entre

Cephalurgus anomalus Moure & Oliveira (Hymenoptera, Andrenidae, Panurginae) e *Melissoptila cnecomala* (Moure) (Hymenoptera, Apidae, Eucerini). **Revista Brasileira de Zoologia**, São Paulo, v. 17, n. 3, p. 705-727, 2000.

MORELLATO, L. P. C.; LEITÃO FILHO, H. F.; RODRIGUES, R. R.; JOLY, C. A. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta de altitude na Serra do Japi, Jundiaí, São Paulo. **Revista Brasileira de Biologia**, Rio de Janeiro, v. 50, n. 1, p. 149-162, 1990.

MOURE, J. S.; MELO, G. A. R.; URBAN, D (Org.). **Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region - online version**. Disponível em: <<http://www.moure.cria.org.br/catalogue>>. Acesso em: 13 jan. 2012.

MUSTAJÄRVI, K.; SHIKAMÄKI, P.; RYTKÖNEN, S.; LAMMI, A. Consequences of plant population size and density for plant-pollinator interactions and plant performance. **Journal of Ecology**, Oxford, v. 89, n. 1, p. 80-87, 2001.

NAGAMITSU, T.; INOUE, T. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. **Oecologia**, Berlin, v. 110, n. 3, p. 432-439, 1997.

O'CONNELL, T. J.; JACKSON, L. E.; BROOKS, R. P. Bird guilds as indicators of ecological condition in the central Appalachians. **Ecological Applications**, Tempe, v. 10, n. 6, p. 1706-1721, 2000.

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

PASSY, S. I. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. **Aquatic Botany**, Amsterdam, v. 86, n. 2, p. 171-178, 2007.

PEETERS, P. J. Correlations between leaf structural traits and the densities of herbivorous insect guilds. **Biological Journal of the Linnean Society**, London, v. 77, n. 1, p. 43-65, 2002.

PIANKA, E. R. Niche overlap and diffuse competition. **Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America**, Washington, v. 71, n. 5, p. 2141-2145, 1974.

PLEASANTS, J. M. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. **Ecology**, Tempe, v. 61, n. 6, p. 1446-1459, 1980.

POLATTO, L. P.; ALVES Jr., V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, Londrina, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.

POTTS, S. G.; VULLIAMY, B.; DAFNI, A.; NE'EMAN, G.; O'TOOLE, C.; ROBERTS, S.; WILLMER, P. Response of plant-pollinator communities to fire:

changes in diversity, abundance and floral reward structure. **Oikos**, Copenhagen, v. 101, n. 1, p. 103-112, 2003.

POTTS, S. G.; VULLIAMY, B.; ROBERTS, S.; O'TOOLE, C.; DAFNI, A.; NE'EMAN, G.; WILLMER, P. Role of nesting resources in organizing diverse bee communities in a Mediterranean landscape. **Ecological Entomology**, London, v. 30, n. 1, p. 78-85, 2005.

PRESTON, F. W. The commonness, and rarity, of species. **Ecology**, Tempe, v. 29, n. 3, p. 254-283, 1948.

PRINZING, A.; DAUBER, J.; HAMMER, E. C.; HAMMOUTI, N.; BOHNING-GAESE, K. Perturbed partners: opposite responses of plant and animal mutualist guilds to inundation disturbances. **Oikos**, Copenhagen, v. 116, n. 8, p. 1299-1310, 2007.

RADER, R. B.; WARD, J. V. The influence of environmental predictability disturbance characteristics on the structure of a guild of mountain stream insects. **Oikos**, Copenhagen, v. 54, n. 1, p. 107-116, 1989.

ROOT, R.B. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. **Ecological Monographs**, Lawrence, v.37, n.4, p.317-350, 1967.

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

ROUBIK, D. W. Direct costs of forest reproduction, bee-cycling and the efficiency of pollination modes. **Journal of Biosciences**, Bangalore, v. 18, n. 4, p. 537-552, 1993.

SAMEJIMA, H.; MARZUKI, M.; NAGAMITSU, T.; NAKASIZUKA, T. The effects of human disturbance on a stingless bee community in a tropical rainforest. **Biological Conservation**, Essex, v. 120, n. 4, p. 577-587, 2004.

SiBCS. Sistema Brasileiro de Classificação de Solos. Embrapa. **A nova versão do sistema brasileiro de classificação de solos (SiBCS)**. Disponível em: <<http://www.cnps.embrapa.br/sibcs/>>. Acesso em: 13 mar. 2012.

SILVEIRA, F. A.; MELLO, G. A. R.; ALMEIDA, E. A. B. **Abelhas brasileiras: sistemática e identificação**. 1. ed. Belo Horizonte: Ed. do autor, 2002. 253 p.

SILVESTRE, R.; SILVA, R. R. Guildas de formigas da Estação Ecológica Jataí, Luiz Antônio - SP: sugestões para aplicação do modelo de guildas como bio-indicadores ambientais. **Biotemas**, Florianópolis, v. 14, n. 1, p. 37-69, 2001.

SKAGEN, S. K.; KNIGHT, R. L.; ORIAN, G. H. Human disturbance of an avian scavenging guild. **Ecological Applications**, Tempe, v. 1, n. 2, p. 215-225, 1991.

STEFFAN-DEWENTER, I.; MUNZENBERG, U.; BURGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. **Ecology**, Tempe, v. 83, n. 5, p. 1421-1432, 2002.

STEPHEN, W. P. Alfalfa pollination in Manitoba. **Journal of Economic Entomology**, Lanham, v. 48, n. 5, p. 543-548, 1955.

TRAVERSE, A.; RICHARDSON, D. M. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. **Trends in Ecology and Evolution**, West Sussex, v. 21, n. 4, p. 208-216, 2006.

VOIGT, W.; PERNER, J.; JONES, T. H. Using functional groups to investigate community response to environmental changes: two grassland case studies. **Global Change Biology**, Oxford, v. 13, n. 8, p. 1710-1721, 2007.

WADDINGTON, K. D. Flight patterns of foraging bees relative to density of artificial flowers and distribution of nectar. **Oecologia**, Berlin, v. 44, n. 2, p. 199-204, 1980.

WADDINGTON, K. D.; HOLDEN, L. R. Optimal foraging: on flower selection by bees. **American Naturalist**, Chicago, v. 114, p. 179-197, 1979.

WASER, N. M. The adaptive nature of floral traits: ideas and evidence. In: REAL, L. (Ed.). **Pollination biology**. Orlando: Academic Press, 1983. p. 241-285.

WILLIAMS, N. M.; MINCKLEY, R. L.; SILVEIRA, F. A. Variation in native bee faunas and its implications for detecting community changes. **Conservation Ecology**, Ottawa, v. 5, n. 1, art. 7, 2001. Disponível em: <<http://www.consecol.org/vol5/iss1/art7/>>. Acesso em: 16 ago. 2009.

WILLIAMS, N. M.; CRONE, E. E.; ROULSTON, T. H.; MINCKLEY, R. L.; PACKER, L.; POTTS, S. G. Ecological and life-history traits predict bee species responses to environmental disturbances. **Biological Conservation**, Essex, v. 143, n. 10, p. 2280-2291, 2010.

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

WINFREE, R.; GROSS, B. J.; KREMEN, C. Valuing pollination services to agriculture. **Ecological Economics**, Amsterdam, v. 71, p. 80-88, 2011.

WOLDA, H.; ROUBIK, D. W. Nocturnal bee abundance and seasonal bee activity in a panamanian forest. **Ecology**, Tempe, v. 67, n. 2, p. 426-433, 1986.

ZANETTE, L. R. S.; MARTINS, R. P.; RIBEIRO, S. P. Effects of urbanization on Neotropical wasp and bee assemblages in a Brazilian metropolis. **Landscape and Urban Planning**, Amsterdam, v. 71, n. 2-4, p. 105-121, 2005.

ZAVATTINI, J. A. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, Rio Claro, v. 17, n. 2, p. 65-91, 1992.

6. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Neste trabalho, o método adotado para amostrar a composição de abelhas mostrou-se muito eficiente para avaliar a abundância de forrageios realizados nas flores, as oscilações da atividade de forrageamento no decorrer do dia e a importância de grupos funcionais de abelhas na polinização.

Os pontos mais relevantes de cada capítulo foram os seguintes:

1. As 19 espécies de plantas selecionadas para o estudo foram agrupadas em cinco graus de especialização à polinização biótica: altamente especialista, especialista, intermediária, generalista e altamente generalista. As espécies mais especialistas foram polinizadas por um único grupo funcional de polinizadores, considerados eficientes. Por seu turno, as espécies mais generalistas foram forrageadas por quatro ou cinco grupos funcionais de visitantes e nenhum deles parece ter agido como polinizador eficiente.
2. Embora a comunidade de abelhas do fragmento florestal tenha sido representada por 42 espécies de abelhas, somente oito foram consideradas predominantes, sendo responsáveis por 90,95% dos forrageios registrados. A abelha exótica *Apis mellifera* foi o visitante mais frequente e, possivelmente, causou impacto negativo ao reduzir a quantidade de recursos florais disponíveis, que poderiam ser utilizados pelos demais visitantes. Os conjuntos de plantas das três espécies vegetais mais abundantes, dentre as 19 estudadas, receberam 70,7% do total de visitas para a coleta de recursos florais. A maioria das espécies observadas apresentou forte dependência dos animais vetores de pólen para a sua polinização. Assim, considera-se fundamental a presença dos polinizadores para a manutenção da integridade do ecossistema estudado.
3. As atividades de forrageio das abelhas foram reguladas pela temperatura e luminosidade, mas não foram dependentes da umidade relativa do ar e da velocidade do vento. Contudo, o ajuste da atividade de cada espécie parece depender de uma combinação de fatores que não inclui apenas as variáveis

abióticas, mas também a quantidade de recursos florais disponíveis no decorrer do dia, além do estado fisiológico e do comportamento de cada visitante.

4. Foram detectados dois tipos de impactos no fragmento florestal estudado, que possivelmente prejudicam a manutenção da fauna de abelhas nativas: a dominância dos recursos florais pela abelha exótica *Apis mellifera* e a pequena quantidade de árvores de grande porte.