Maria Rodrigues Vianna

Fatores que influenciam métricas topológicas de redes de interação entre plantas e visitantes florais: Uma abordagem metodológica

São Paulo

2010

Maria Rodrigues Vianna

Fatores que influenciam métricas topológicas de redes de interação entre plantas e visitantes florais: Uma abordagem metodológica

Factors influencing topological metrics of plant-flower visitors networks: A methodological approach

Tese apresentada ao Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo, para a obtenção de Título de Doutor em Ciências, na Área Ecologia de Ecossistemas Terrestres e Aquáticos.

Orientador(a): Profª. Drª Astrid de Matos Peixoto Kleinert

São Paulo

2010

Vianna, Maria Rodrigues
Fatores que influenciam métricas topológicas de redes de interação entre plantas e visitantes florais: Uma abordagem metodológica.

103 páginas

Tese (Doutorado) - Instituto de Biociências da Universidade de São Paulo. Departamento de Ecologia.

1. Rede de interações 2. cerrado 3. generalização I. Universidade de São Paulo. Instituto de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a). Astrid de Matos Peixoto Kleinert

Orientador(a)

À minha família, que sempre me apoiou e encorajou.
Que me ensinou o valor do ter e do não ter.
Do respeito, do conhecimento, do amor e da gratidão.
E que tudo nessa vida tem sua hora.
Pai, Mãe e Jana, a vocês três,

Dedico.

"Embora ninguém possa voltar atrás e fazer um novo começo,
todos podem começar agora e fazer um novo fim."

Chico Xavier

Agradecimentos

Embora a redação, o *stress* e a responsabilidade sobre uma tese sejam parte de um processo predominantemente individual, sua elaboração é um processo coletivo. Por isso agradeço a todos aqueles que direta e indiretamente contribuíram para a realização deste trabalho, aos técnicos, secretárias e professores da USP, aos funcionários do IEF-SP e ao CNPq pelo auxílio financeiro e bolsa concedidos, sem os quais nada disso teria sido possível;

À Professora Astrid Kleinert por ter me aceitado como sua aluna nestes últimos anos. Pela paciência, oportunidade, conversas, valiosos ensinamentos e por sempre ter acreditado que seria possível;

Aos Professores Pérsio, Paulo Inácio e Paulo Guimarães, por terem me ensinado tantas coisas em tão pouco tempo. Por terem ouvido minhas dúvidas e me ensinado a namorar os dados tentando não me agarrar às hipóteses de pelúcia;

À Dalva Molnar por ter sido sempre amiga, mesmo antes de sermos tão amigas. Por ter me recebido com braços abertos e palavras doces, apontado caminhos, pessoas e formas de fazer com que as coisas funcionem;

Ao Professor e amigo Lucio Campos, primeiro Chefinho e eterno Mestre, que sempre me incentivou, deu oportunidades e apontou os caminhos com paciência, dedicação, diamante negro e chicabon;

Aos amigos, professores e confidentes de mais de uma década: “Popó” Peixoto, “Maruin” Vital, “Henrico Mezenga” Giacomini e “Alanis” Marins, por tantas horas ouvindo, discutindo, ensinando, puxando a minha orelha e lendo meus escritos;

Aos meus primeiros “desorientados”, que motivaram essa jornada, despertaram a vontade de continuar e crescer. Em especial ao William, Riudo, Caryne e Iara, pelas eternas horas de cozimento cerebral nas estufas de Itabirito;

À companheira de viagens e de atividades de forrageamento Fabi Pioker, com quem aprendi sobre coisas simples da vida, que nunca me deixou tomar sorvete ou comer crepe sozinha, solidária até nesses terríveis momentos;

À amiga, prima e ajudante de campo esporádica oficial Dana Vianna, pela paciência e abrigo nos momentos de deslocamento;

Às amigas e companheiras de moradas Pri, Lili e Clau (Jones) por tornarem a chegada a São Paulo menos fria, pelas apostas de corrida até a sala e pelos piratas afogados. À Rachel por me ajudar a ver que mesmo com transito caótico e com céu quase sempre cinza ou vermelho, essa cidade tem sim seu lado bom. E por ter me incentivado a voltar a dançar, um projeto injustamente abandonado há tempos;

Aos amigos que fiz no Laboratório de Abelhas, na copa da Eco, nos cursos e congressos, que estiveram presentes de uma ou outra forma, na cachaça ou na coleta, nas análises de dados ou na defesa, no forrobodó ou no laboratório, e, às vezes, em mais de uma dessas coisas ao mesmo tempo;

Aos meus pais, por terem me obrigado a ir à escola quando eu queria mesmo era brincar de alquimia. Por terem passado horas comigo sentados à mesa esperando que eu fizesse o dever de casa, quando era mais divertido observar lagartixas caçando moscas na parede. Papai, obrigada por me apresentar o fantástico mundo das abelhas quando eu ainda era criança. O primeiro pontapé foi dado por você! Mamãe, obrigada pela paciência e por ser esse exemplo de garra, força de vontade e muita humildade. Por mostrar que nunca é tarde para aprender, estudar, trilhar novos rumos... e vencer!;

À minha irmã Janaína... a pessoa mais doce, linda e rosa que Deus poderia ter me dado para crescer junto. Por me ouvir, aconselhar, puxar a orelha e por me ensinar a medir palavras na hora da paz e da desavença. Por desde a graduação assistir comigo aulas de bichinhos, plantinhas e pedrinhas. Por pacientemente assistir minhas palestras, prévias de seminários e corrigir meus textos. E sem nunca ter reclamado. Eu te declaro... “Bióloga honorária!”;

Aos meus eternos companheiros, por irem comigo para absolutamente todos os lugares, pessoas com as quais compartilhei lágrimas de tristeza, saudades e vitórias, que sempre tiveram algo a dizer. Em especial à Norah Jones, Cat Power, Alanis Morisette, Led Zeppellin, Santana, Eric Clapton, Astor Piazolla, Buena Vista Social Club, Zeca Baleiro, Nando Reis, Cássia Eller, Ana Carolina, Vinícius de Moraes, Tom Jobim, Elis Regina, Clara Nunes, Cartola, Dominguinhos, Luiz Gonzaga e ao Humberto Gessinger com o seu maravilhoso *Ilex paraguariensis.* Por causa de vocês a minha vida tem ‘trilha sonora’ e ‘muito movimento’;

Enfim,

Agradeço.

Índice

Abstract **10**

Resumo **12**

Introdução Geral **14**

Referências Bibliográficas 20

Capítulo 1. Seriam as características topológicas das redes de interação entre plantas e visitantes florais influenciadas pelo tipo de fitofisionomia do cerrado e por variações na área amostrada? **24**

Abstract 25
Resumo 26
Introdução 27
Materiais e Métodos 31
Resultados 35
Discussão 40
Referências Bibliográficas 45

Capítulo 2. Redes de interação em uma região de cerrado sob a perspectiva das plantas e dos visitantes florais **51**

Abstract 52
Resumo 54
Introdução 56

Materiais e Métodos 60
Resultados 65
Discussão 73
Referências Bibliográficas 81

Conclusões **86**

Anexo 1 **88**

Abstract

Several factors can influence plant-visitors interactions, such as abiotic and biotic changes, and type and intensity of sampling. Through network analysis, some patterns have been recognized in these interactive communities, as nested structure, low connectance network, the greater degree of connectivity of plants in relation to flower visitors and the distribution of these degrees. In this study, we sought to evaluate the stability of the networks topology metrics with respect to variations in sampling effort, increase of the sampling area, and the influence of cerrado phytophysiognomies ("campo cerrado" and "campo sujo"). We also assessed if the way of obtaining data for constructing the interaction matrices (up from field observations - C, from pollen analysis - P, or joining both ways - CP) alters these metrics. For this we analysed matrices of interaction between plants and visitors obtained in six plots of different sizes (100, 400, 900 m^2), three in each vegetation type at the Ecological Station Itirapina Itirapina, SP. The results indicate that while the metrics of plant species richness, Apoidea visitors, richness of observed and possible interactions, are sensitive to the size of the sampled area and sampling effort, networks generalization (measured by connectance), plant and visitors species generalization (as measured by the average of interactions in each network) and nestedness degree (NODF) are quite robust. Phytophysiognomy did not influence in any of these metrics. The way data were obtained, in turn, indicates that there is a strong bias with respect to the number of plant species (C <[P = CP]), number of possible interactions ([C = P] <CP), number of observed interactions ([C = P] <CP), connectance ([C = CP] <P), average degree of plant species (P <[C = CP]) and visitors ([P = CP] <C) interactions and nestedness degree, measured by NODF ([C = CP] <P). There was no influence of the means of

acquiring data in network centralization. These results indicate that although some of these metrics are robust with respect to sampling effort and size of sampled area, there is a strong bias linked to how data were obtained for the construction of the data matrices that can be balanced with the addition of pollen information obtained from the visitors collected, because they help identify interactions made by them before their capture.

Resumo

Vários são os fatores que influenciam as interações entre plantas e visitantes florais, como variações abióticas, bióticas e a forma e intensidade de amostragem. Através de análises de redes, alguns padrões têm sido reconhecidos nessas comunidades interativas, como a estrutura aninhada, a baixa conectância da rede, o maior grau de conectividade de plantas em relação aos visitantes florais e a forma de distribuição desses graus. Neste trabalho, procurou-se avaliar a estabilidade das métricas das redes de interação entre plantas e visitantes florais com relação às variações de esforço amostral, ao aumento da área amostrada, e influência de fitofisionomias do cerrado (campo cerrado e campo sujo). Também foi avaliada se a forma de obtenção de dados para construção das matrizes de interação (se a partir de observação de campo – C, a partir de análises palinológicas – P, ou junção de ambas as formas - CP) altera essas métricas. Para isso, foram analisadas matrizes de interação entre plantas e visitantes obtidas em 6 parcelas de tamanhos diferentes (100, 400, 900 m^2), sendo três em cada fitofisionomia, na Estação Ecológica de Itirapina, Itirapina, SP. Os resultados indicam que, embora as métricas riqueza de espécies de plantas, de visitantes Apoidea, riqueza de interações observadas e possíveis, sejam sensíveis ao tamanho da área amostrada e ao esforço amostral, a generalização das redes (medida por conectância), das espécies de plantas e visitantes (medidas pela média de interações em cada rede) e os graus de aninhamento (NODF) são bastante robustos. A fitofisionomia não influenciou em nenhuma dessas métricas. A forma de obtenção dos dados, por sua vez, indica que há um forte viés com relação à forma de obtenção dos dados no número de espécies de plantas (C<[P=CP]), número de interações possíveis ([C=P]<CP); interações observadas ([C=P]<CP); conectância ([C=CP]<P); grau médio de interações das espécies de plantas

(P<[C=CP]); dos visitantes ([P=CP]<C); e grau de aninhamento medido por NODF ([C=CP]<P). Não houve influência da forma de obtenção dos dados na centralização das redes. Estes resultados indicam que embora algumas dessas métricas sejam robustas com relação ao esforço amostral e tamanho da área amostrada, há um forte viés ligado à forma de obtenção dos dados para a construção das matrizes de dados, que pode ser balanceado com a adição de informações palinológicas obtidas através dos visitantes coletados, pois elas ajudam a identificar interações efetuadas por eles antes da sua captura.

Introdução Geral

Em virtude da abundância de angiospermas e de insetos, as interações entre eles são elementos dominantes nos ecossistemas terrestres (Waser 2006). A mais evidente delas é a herbivoria, que retrata uma corrida evolutiva de adaptações em ambos os adversários (Labandeira *et al.* 1994). Outra, tão evidente quanto, é a interação entre plantas com flores e os insetos que as visitam e polinizam (Begon *et al.* 2006).

A maioria dos insetos que visita flores pertence às ordens Lepidoptera (Oliveira 1996), Coleoptera (Armstrong & Irvine 1989) e Hymenoptera. Neste último grupo destacam-se as abelhas (Janzen 1971; Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Nem todos os insetos que visitam flores as polinizam e nem todos os polinizadores são insetos, como é o caso de morcegos (Sazima & Sazima 1975; Sazima *et al.* 1982), aves (Roubik 1982; Sazima *et al.* 1994) e alguns pequenos roedores e marsupiais (Janson *et al.* 1981; Vieira *et al.* 1991; Cox *et al.* 1992).

No Brasil, há uma grande quantidade de estudos feitos com interações entre plantas e seus visitantes florais. No entanto, a maioria deles restringe-se à produção de listas com fauna associada a uma comunidade de plantas, estudos direcionados a uma única espécie de planta e seus visitantes associados, ou a uma espécie de visitante e as plantas às quais ele se associa. Poucos autores se dedicaram a comparações entre comunidades interativas de diferentes biomas ou entre comunidades de mesmo bioma em diferentes regiões (Pinheiro-Machado *et al.* 2002; Freitas *et al.* 2009).

Dentre os biomas brasileiros, cabe destaque ao cerrado devido a sua extensão, variação de formas fitofisionômicas e ameaças que tem sofrido com expansões agropastoris. O que se compreende até o momento é que os principais polinizadores

nesse sistema são os Apoidea (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988), havendo uma grande variação na sua composição, possivelmente governada pela comunidade vegetal presente no local (Silveira & Campos 1995). Ainda que em uma mesma região, há gradações e variações nas comunidades de Apoidea, que são diversas entre as diferentes fitofisionomias (Oliveira & Gibbs 2002).

Alguns fatores que dificultam a comparação entre muitos estudos estão ligados a diferenças na metodologia adotada, tamanhos de áreas estudadas e duração do tempo de amostragem. Por isso, vários estudos existentes são excluídos de trabalhos comparativos ou de metanálises. Seria necessário, portanto, que uma padronização de metodologias de coleta fosse adotada pelos pesquisadores, pois não se sabe ao certo até que ponto essas diferenças influenciam os resultados obtidos.

Um exemplo dessas alterações é que, à medida que o tamanho da área amostrada aumenta, há incremento do número de espécies encontradas, o que parece ser um dos padrões mais fortes em ecologia de comunidades (Rozenzweigh 1995). Para a comunidade vegetal, esse é um fator relevante, em especial em sistemas com alta variação fitofisionômica, cujas comunidades variam mesmo quando comparado o mesmo tipo de fitofisionomia em diferentes regiões biogeográficas. Os visitantes florais, por outro lado, estão intimamente relacionados com a flora local, de forma que suas comunidades devem ser moldadas em parte por essa variável, alterando a riqueza e a identidade das espécies (Silveira & Campos 1995). O grau com que estas espécies de visitantes e plantas se relacionam, por sua vez, reflete-se no crescimento e persistência das populações presentes (Dunne *et al.* 2002).

Em experimentos com teias tróficas, Martinez *et al.* (1999) demonstraram que, apesar de haver aumento do número das espécies nos diversos níveis, a conectância tornou-se rapidamente estável. Por outro lado, Goldwasser & Roughgarden (1997)

encontraram vieses ligados à baixa intensidade de amostragem, onde os resultados para várias das métricas das redes estudadas por eles só atingiu o valor original com altos valores de amostragem simulados.

Alguns padrões gerais em redes de interação entre plantas e visitantes florais têm sido observados, como a estrutura aninhada, onde a dieta das espécies mais especializadas é um subconjunto da dieta das espécies mais generalizadas (Bascompte *et al.* 2003). Essas interações são historicamente consideradas especialistas, mas trabalhos recentes têm mostrado que a especialização é mais uma exceção, não uma regra (Waser *et al.* 1996; Waser 2006). Em comunidades naturais é comum que as plantas sejam visitadas (e, eventualmente, polinizadas) por várias espécies de visitantes e uma mesma espécie de visitante pode contribuir para a reprodução de muitas espécies de plantas (Vázquez & Aizen 2003).

Acredita-se que a topologia das redes de interações entre plantas e visitantes florais possa ser influenciada por diversos fatores. O nível de generalização para redes de interação entre plantas e Apoidea eussociais brasileiros, por exemplo, não foi influenciado pela latitude, altitude ou tamanho da rede, mas foi menor nos cerrados do que nos outros biomas (Biesmeijer *et al.* 2005). Segundo Basilio *et al.* (2006), a conectância cumulativa (observações de longos períodos – 1 ano ou mais) pode ser uma explicação para o alto grau de especialização, em razão da impossibilidade de interação entre organismos com ciclos sazonais incompatíveis.

Além da generalização da rede em si, que seria uma avaliação nível macro da comunidade interativa, é interessante saber em que nível as espécies que a compõem têm comportamento mais ou menos generalista. Essa avaliação é feita com base no número de interações (grau) que cada espécie em particular apresenta. Um grande número de redes bióticas e sociais, apresenta uma distribuição dos graus de seus

elementos (no caso de redes ecológicas, espécies) que decai segundo a lei da potência. Nessa distribuição, a probabilidade $P_{(k)}$ de uma espécie interagir com k outras espécies, é de $P_{(k)} \sim k^{-\lambda}$ (λ é uma constante que varia entre 2-3). Essa lei sugere um princípio de popularidade, ou seja, quem tem mais atrai mais (Newman 2005). Existe uma série de explicações para a ausência desses supergeneralistas, como a incompatibilidade morfológica e restrições fenológicas (Jordano *et al.* 2003). Há também hipóteses que explicam a origem do truncamento por modelagem estatístico-matemática, que sugerem que o número de espécies está associado a condições aleatórias (Guimarães *et al.* 2005) e a diferenças entre o número de espécies de plantas e animais (Guimarães *et al.* 2007).

Segundo Jordano *et al.* (2006), o ajuste das distribuições dos graus das plantas ou visitantes pode, ainda, estar associado à origem dos dados utilizados para construir as matrizes de interação. Embora a as espécies possuam graus distribuídos segundo a lei da potência truncada, algumas vezes (cerca de 22%) eles seguem a lei da potência e isso acontece geralmente para os graus dos animais, possivelmente porque os dados são coletados com foco nas plantas (coleta de visitantes a partir de observações de campo). Se os dados fossem coletados a partir de observações focadas nos animais (coleta aleatória de insetos e identificação da sua carga polínica), o resultado poderia ser diferente, talvez inverso.

Com o objetivo de contribuir com o conhecimento atual acerca das redes de interação entre plantas e visitantes florais do cerrado, este trabalho tenta entender como vieses metodológicos podem influenciar as métricas das redes construídas a partir de áreas de tamanhos diferentes, localizadas em fitofisionomias distintas (campo cerrado e campo sujo).

No **Capítulo 1** foram avaliados como o esforço amostral, o tamanho da área amostrada e a fitofisionomia influenciam as métricas das redes de interação,

respondendo às seguintes questões: 1) O número de espécies de plantas e de visitantes Apoidea é maior no campo cerrado do que no campo sujo e nas parcelas maiores?; 2) O número de interações observadas e possíveis é maior no campo cerrado do que no campo sujo, e nas parcelas maiores?; 3) A generalização das redes é menor no campo cerrado do que no campo sujo, e nas áreas menores? A generalização das espécies é maior no campo cerrado do que no campo sujo, e nas áreas maiores?; 4) O grau de aninhamento das redes, medido por NODF, é maior no campo cerrado do que no campo sujo, e nas parcelas maiores?; 5) À medida que o esforço amostral é aumentado essas métricas se estabilizam?; 6) As parcelas localizadas dentro da mesma fitofisionomia possuem maior similaridade na sua composição florística?

Espera-se que: 1) No campo cerrado, por sua maior riqueza de espécies, essas métricas mostrem valores maiores; 2) Por causa da relação espécie-área, supõe-se que áreas maiores possuam maior número de espécies e as métricas devem acompanhar essas diferenças; 3) À medida que se aumenta o esforço amostral métricas tendem a se estabilizar e, se isso acontece como uma característica geral nos sistemas, comparações entre redes construídas com diferentes intensidades amostrais podem ou não se tornar comparáveis.

No **Capítulo 2** buscou-se entender se e como a origem dos dados utilizados para construção das matrizes de interação altera as métricas das redes de interação. Para isso foram criadas matrizes a partir de observações de campo – C, a partir de dados palinológicos – P, e com a junção das duas informações – CP, para que as seguintes questões pudessem ser respondidas: 1) O nível de generalização da rede, medida através da conectância, aumenta quando dados de campo são complementados com dados palinológicos?; 2) Há mudança na estrutura das redes com a adição de dados

palinológicos?; e 3) Há mudanças no grau de centralização das redes com a adição de dados palinológicos?.

Espera-se que: 1) Como o número de especialistas extremos deve diminuir com a identificação de interações ocorridas anteriormente à captura do visitante, a adição de dados palinológicos deve aumentar a conectividade de espécies raras; 2) Se novas conexões envolverem espécies que já são altamente conectadas, deve haver aumento do grau de aninhamento; 3) Com o aumento de conexões, e como um dos fatores que influencia a centralização é a discrepância que existe no número de conexões das espécies (poucas altamente conectadas contra muitas com poucas conexões), redes construídas a partir da junção das matrizes C e P devem ter o grau de centralização diminuído.

Referências Bibliográficas

Armstrong, J E, A K Irvine (1989) Floral biology of *Myristica insipida* (Myristicaceae), a distinctive beetle pollination syndrome. American Journal of Botany 76: 86-94.

Bascompte, J, P Jordano (2007) Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology & Systematics 38: 567-593.

Bascompte, J, P Jordano, C J Melián, J M Olesen (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 100: 9383-9387.

Basilio, A. M., Medan, D., Torretta, J. P., & Bartoloni, N. J. (2006). A year-long plant-pollinator network. Austral Ecology 31(8), 975-983.

Begon M, C R Townsend, J L Harper (2006) Ecology: From individuals to ecosystems. 4 edition. Oxford. Blackwell Scientific Publications -759 p.

Cox, P A, T Elmqvist, E D Pierson, W E Rainey (1992) Flying foxes as pollinators and seed dispersers in Pacific Island ecosystems. Biological Report 90: 18-23.

Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: Robustness increases with connectance. Ecology Letters, 5, 558-567.

Freitas, B M, V L Imperatriz-Fonseca, L M Medina, A M P Kleinert, L Galetto, G Nates-Parra, J J G Quezada-Euán (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. Apidologie 40(3) 332-346.

Goldwasser, L., & Roughgarden, J. (1997). Sampling effects and the estimation of food-web properties. Ecology, 78(1), 41-54.

Guimarães, P R, G Machado, M A M de Aguiar, P Jordano, J Bascompte, A Pinheiro, S F Reis (2007) Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. Journal of Theoretical Biology 249: 181-189.

Guimarães, P R, Jr., M A M Aguiar, J Bascompte, P Jordano, S F Reis (2005) Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. Physical Review E 71: 037101.

Janson, C H, J Terborgh, L H Emmons (1981) Non-flying mammals as pollinating agents in the Amazonian Forest. Biotropica 13: 1-6.

Janzen, D H (1971) Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. Science 171: 203-205.

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

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

Jordano, P, J Bascompte, J M Olesen (2006) The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. p.173-189. In N. Waser, & J. Ollerton (eds). Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization. University of Chicago Press, Chicago, 173p.

Labandeira, C C, D L Dilcher, D R Davis, D L Wagner (1994) Ninety-seven million years of angiosperm-insect association: Paleobiological insights into the meaning of coevolution. Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America 91: 12278-12282.

Martinez, N. D., Hawkins, B. A., Dawa, H. A., & Feifarek, B. P. (1999). Effects of sampling on characterization of food-web structure. Ecology, 80(3), 1044-1055.

Memmott, J (1999) The structure of a plant-pollinator food web. Ecology Letters 2: 276-280.

Montoya, J M, R V Solé (2002) Small world patterns in food webs. Journal of Theorethical Biology 214: 405-412.

Newman, M. E. (2005). Power laws, Pareto distributions and Zipf's law. Contemporary Physics, 46(5), 323-351.

Olesen, J M, J Bascompte, Y L Dupont, P Jordano (2007) The modularity of pollination networks. Proceedings of National Academy of Sciences of United States of America 104: 19891-19896.

Oliveira, P E (1996) Biologia floral de *Salvertia convallariodora* (Vochysiaceae): Uma espécie de cerrado polinizada por mariposas. Revista Brasileira de Botânica 19: 49-53.

Oliveira, P E, P E Gibbs (2002) Pollination and reproductive biology in cerrado plant communities. p.329-347. In P. S. Oliveira, & R. J. Marquis (eds). The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical Savanna. Columbia University Press, 329p.

Pinheiro-Machado, C, I Alves-Dos-Santos, V L Imperatriz-Fonseca, A M P Kleinert, F A Silveira (2002) Brazilian bee surveys: State of knowledge, conservation and sustainable use. p.115-129. In P. Kevan, & V. L. Imperatriz-Fonseca (eds). Pollinating bees - The conservation link between agriculture and nature. Ministry of Environment, Brasília, 115p.

Roubik, D W (1982) The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. Ecology 63: 354-360.

Rozenzweigh, M. L. (1995). Species diversity in space and time. Cambridge University Press, Cambridge. 436p.

Sazima, M, I Sazima (1975) Chiropterofilia em *Lafoensia pacari* St Hil (Lythraceae) na Serra do Cipó, Minas Gerais. Ciência e Cultura 27: 405-416.

Sazima, M, I Sazima, S Buzato (1994) Nectar by day and night: *Siphocampylus sulfureus* (Lobeliaceae) pollinated by hummingbirds and bats. Plant Systematics and Evolution 191: 237-246.

Sazima, M, M E Fabián, I Sazima (1982) Polinização de *Luheae speciosa* (Tiliaceae) por *Glossophaga soricina* (Chiroptera, Phyllostomidae). Revista Brasileira de Biologia 42: 505-513.

Silberbauer-Gottsberger, I, G Gottsberger (1988) A polinização de plantas do Cerrado. Revista Brasileira de Biologia 48: 651-663.

Silveira, F A, M J O Campos (1995) A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do Cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). Revista Brasileira de Entomologia 39: 371-401.

Vázquez, D P, M A Aizen (2003) Null model analyses of specialization in plant-pollinators interactions. Ecology 84: 2493-2501.

Vieira, M E, R M Carvalho-Okano, M Sazima (1991) The common opossum, *Didelphis marsupialis*, as a pollinator of *Mabea fistulifera* (Euphorbiaceae). Ciência e Cultura 43: 390-393.

Waser, N M (2006) Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: A historical perspective. p.3-17. In N. M. Waser, & J. Ollerton (eds). Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization. The University of Chicago Press, Chicago, 445p.

Waser, N M, L Chittka, M V Price, N M Williams, J Ollerton (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology 77: 1043-1060.

Capítulo 1

Seriam as características topológicas das redes de interação entre plantas e visitantes florais influenciadas pelo tipo de fitofisionomia do cerrado e por variações na área amostrada?

Abstract: Although the cerrado is one of the most threatened biomes nowadays, little is known about the factors that influence the interactive community of plants and flower visitors. More attention is given to abiotic factors, even believing that interactions with flower visitors are also important in modulating the structure of the plant community. It is known that there are some patterns in these networks of interaction, but a number of biases must still be best understood as variations in scale and intensity of sampling, and the influence of the environmental matrix. The aim of this work was to understand how and if physiognomic variations and changes in the size of the sampled area influence the topology of these networks, testing its influence on basic metrics (number of plant and visitors species, number of possible and observed interactions, connectance, average degrees of plants and visitors, and degree of nestedness). We also assessed whether they stabilize with increasing sampling effort. These metrics were measured in six plots of three different sizes (100, 400 and 900 m^2) in two distinct cerrado phytophysiognomies ("campo cerrado" and "campo sujo"), Itirapina, SP. Rarefaction curves were made, and inferences used percentiles of 95%. An ANOSIM was used to assess whether plots within the same phytophysiognomy have more plant species in common in relation to those of different phytophysiognomies. There was no influence of phytophysiognomy, while the sampling effort and the size of the sampled area affected the number of plant and visitors species, and number of interactions. All other metrics were shown to be robust to these variables. An interesting proposal based on these results is to assess whether phytophysiognomies with differing characteristics, such as cerrado forest ("cerradão") show different patterns of influences on these metrics, and also how well they retain their strength in face of variations involving other sampling procedures.

Keywords: cerrado, interactions, network topology, diversity, Apoidea

Resumo: Embora o cerrado seja um dos biomas mais ameaçados atualmente, pouco se sabe sobre os fatores que governam a comunidade interativa ente plantas e visitantes florais. É dada mais atenção aos fatores abióticos, mesmo acreditando-se que interações com visitantes florais sejam também importantes na modulação da estrutura da comunidade de plantas. Sabe-se que há alguns padrões nessas redes de interação, mas uma série de vieses ainda precisam ser mais bem entendidos, como variações de escala e intensidade de amostragem, e a influência do tipo de matriz ambiental. O objetivo deste trabalho foi entender como e se variações fitofisionômicas e alterações no tamanho da área amostrada influenciam a topologia dessas redes, testando sua influência em métricas básicas (número de espécies de plantas e visitantes, de interações possíveis e observadas, conectância, graus médios de plantas e visitantes, e grau de aninhamento). Também foi avaliado se elas estabilizam com o aumento do esforço amostral. Essas métricas foram medidas em seis parcelas de três tamanhos diferentes (100, 400 e 900 m^2) em duas fitofisionomias distintas do cerrado (campo cerrado e campo sujo), Itirapina, SP. Foram feitas curvas de rarefação, e para inferências usou-se percentis a 95%. Um ANOSIM foi utilizado para avaliar se parcelas dentro da mesma fitofisionomia possuem mais espécies de plantas em comum que em fitofisionomias diferentes. Não houve influência da fitofisionomia, enquanto o esforço amostral e o tamanho da área amostrada afetaram o número de espécies de plantas, visitantes e interações. Todas as outras métricas mostraram-se robustas a essas variáveis. Uma proposta interessante com base nestes resultados é avaliar se fitofisionomias com características mais discrepantes, como as de formação florestal (cerradão) revelam padrões de influências diferentes nestas métricas e, também, até que ponto elas mantêm a sua robustez diante de variações que envolvam outros procedimentos amostrais.

Palavras-Chave: cerrado, interações, topologia de redes, diversidade, Apoidea

Introdução

O domínio dos cerrados ocupa cerca de dois milhões de km^2, o que representa 22% do território brasileiro (Ratter *et al.*. 1997). Estende-se desde as bordas da Amazônia até os estados de São Paulo e Paraná, com paisagens de grande variação fitofisionômica (Oliveira-Filho & Ratter 2002). Sua vegetação é caracterizada por um mosaico heterogêneo com formações campestres e florestais, formando um gradiente de altura-densidade (Eiten 1979) com aproximadamente 44% de endemismo (Klink & Machado 2005). Este fator, aliado à alta velocidade de redução de sua área original devido à expansão agrícola (cerca de 80%) e à pequena proporção restante protegida por áreas de conservação (cerca de 1,5%; Ratter *et al.* 1997; Myers *et al.* 2000), resultou na sua inclusão nos *hotspots* prioritários para conservação (Myers *et al.* 2000).

Embora existam diferenças entre os autores, pode-se ordenar as fitofisionomias vegetais em quatro tipos principais: campo limpo, campo sujo, cerrado *sensu stricto* e cerradão (Eiten 1979; Ribeiro & Walter 1998), caracterizados pela predominância crescente de espécies arbustivas e arbóreas (Aguiar *et al.* 2004). Essas fitofisionomias nem sempre possuem limites definidos e a biomassa vegetal pode ou não acompanhar a diferenciação das espécies que compõem o ambiente (Goodland 1971; Ribeiro *et al.* 1985).

Segundo Oliveira (1998), o mosaico de condições ambientais e de fitofisionomias aparentemente influencia o sucesso de diferentes estratégias reprodutivas em plantas. Nesse sentido, podemos dizer que a distribuição das espécies não é independente de mudanças fitofisionômicas, de forma que períodos de disponibilidade de frutos devem ser diferentes entre as fitofisionomias, com reflexo na comunidade de organismos associados a essas plantas, no caso citado, dispersores. Já o pico de floração do cerrado ocorre no final da época seca e parece estar associado à

disponibilidade de grupos diferentes de polinizadores. A despeito disso é possível encontrar plantas floridas durante todo o ano, com variados sistemas de polinização.

Sabe-se que, neste bioma, as abelhas são os principais visitantes florais (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger 1988). Não obstante, outros taxa também são importantes para a flora do cerrado, uma vez que a maioria das plantas possui um amplo espectro de visitantes florais. Muitas das espécies têm flores pequenas, polinizadas por uma grande gama de insetos, como moscas, abelhas e vespas (Oliveira & Gibbs 2002), definidas mais por requerimentos de forrageamento do que por interações específicas. Tal fato associado às grandes variações na disponibilidade dos recursos em termos temporais e espaciais (Oliveira 1998) são fatores que poderiam estar relacionados ao gradiente no número de espécies de abelhas sugerido por Oliveira & Gibbs (2002; Tabela 17.3), que deve acompanhar o aumento de diversidade de plantas das áreas mais abertas para as mais fechadas.

Alguns autores acreditam que as interações entre plantas e seus visitantes florais sejam tão importantes na modulação da estrutura da comunidade de plantas quanto os fatores abióticos, como a granulação do solo, sua composição mineral ou as interações indiretas entre plantas, como a competição por espaço ou luz, por exemplo. Sargent & Ackerly (2008) sugerem que as interações entre plantas e visitantes florais possam interferir na comunidade de plantas de três formas: a) como filtros ambientais (p. ex, se na não há espécies de polinizadores que visitam uma espécie de planta, então ela não se reproduz); b) promovendo exclusão competitiva (espécies fenotipicamente semelhantes tendem a competir pelo serviço de polinização e, no geral, comunidades reguladas por competição tendem a exibir diferentes síndromes de polinização); c) promovendo a facilitação (plantas que atraem o mesmo tipo de polinizador tendem se beneficiar de uma maior proximidade entre si).

No Brasil há poucos estudos comparativos entre comunidades do mesmo ecossistema, seja para comunidades completas de abelhas (ver Silveira & Campos 1995), subgrupos (como o das abelhas sociais; ver Biesmeijer & Slaa 2006; Biesmeijer *et al.* 2005) ou comunidades de diferentes biomas (Jamhour & Laroca 2004). Comparado a outros biomas, o cerrado apresenta menor densidade populacional e maior riqueza de espécies de abelhas (Silveira & Campos 1995), o que pode estar associado a uma maior diversidade taxonômica de plantas ou à maior quantidade total de alimento. Além disso, a heterogeneidade florística (Moldenke 1975; Heithaus 1979) leva a alterações na composição e abundância de espécies de visitantes florais, que pode variar inclusive entre diferentes locais de uma mesma região (Heithaus 1979; Cure 1983; Cure *et al.* 1993).

Variáveis como o número de espécies na comunidade e o número de interações, medidas em termos da ocorrência da visita (pares de interação) ou da quantidade de visitas (número bruto de interações) de uma determinada espécie de visitante a uma determinada espécie de planta, são características que afetam direta ou indiretamente a topologia das redes de interação. Por exemplo, o aumento do número de espécies aumenta o número de interações detectadas (Jordano 1987) e a predominância de interações por algumas espécies pode favorecer o surgimento de estruturas aninhadas (Dupont 2003; Vázquez & Aizen 2004).

Nas redes com estrutura aninhada, há inclusão progressiva de subconjuntos de espécies (Atmar & Patterson 1993) e estas apresentam assimetria nas suas relações, ou seja, especialistas de um grupo interagem com as generalistas do outro e vice versa (Bascompte *et al.* 2003). Há outros tipos de estruturação de redes, mas o aninhamento tem sido considerado uma propriedade geral de redes mutualísticas (Bascompte *et al.* 2003).

Biesmeijer *et al.* (2005) sugeriram que a generalização em comunidades de visitantes florais eussociais (Apoidea), representada pela conectância, é muito influenciada pelo habitat. Segundo estes autores, dentre os biomas brasileiros, o cerrado apresentou menor conectância quando comparado com dunas e caatinga, enquanto os valores para a mata atlântica e os ambientes urbanos foram intermediários. Isto equivale a dizer que nos cerrados a quantidade de interações observadas, dentro daquelas possíveis, foi menor. Em termos gerais, ambientes secos usualmente têm altos valores de conectância, como identificado no trabalho de Olesen & Jordano (2002), realizado em região mediterrânea e de Biesmeijer *et al.* (2005), em dunas e caatinga. No entanto, não é claro, porque a generalização no cerrado foi menor do que o esperado, baseado nos padrões encontrados por Biesmeijer *et al.* (2005).

São muitos os fatores que influenciam a topologia e a estrutura das redes de interação, como a riqueza de espécies (Jordano 1987), abundância (Dupont *et al.* 2003; Vázquez & Aizen 2004), complementaridade fenotípica e histórico filogenético (Rezende *et al.* 2007), amostragem (Nielsen & Bascompte 2007), relações espaço-temporais (Basilio *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2008) e caracteres de atratividade ou restrição (Stang *et al.* 2006). Fica evidente, portanto, que são necessários dados mais adequados sobre as relações espaço-temporais com história natural detalhada para que estes processos sejam mais bem entendidos (Vázquez *et al.* 2009).

Baseado nestas informações, este trabalho teve por objetivo entender como e se variações fitofisionômicas e pequenas alterações no tamanho da área amostrada e no esforço amostral influenciam características topológicas de redes de interação entre plantas e visitantes florais. Para isso, foram avaliados os seguintes pressupostos:

1) O número de espécies de plantas e de visitantes florais Apoidea é maior no campo cerrado do que no campo sujo e em áreas maiores;

2) O número total de interações bem como o número de pares de interação são maiores no campo cerrado do que no campo sujo e em áreas maiores;

3) A generalização das redes e das espécies, medida por conectância e graus médios, é menor no campo cerrado e nas áreas maiores por possuírem maior número de espécies;

4) O grau de aninhamento das redes deve ser maior em redes com maior número de espécies. Nesse caso, espera-se que as redes do campo cerrado e de áreas maiores sejam mais aninhadas do que as do campo sujo e de áreas menores.

5) Áreas de coleta localizadas dentro de uma mesma fitofisionomia têm maior similaridade na composição florística do que áreas em fitofisionomias distintas.

Materiais e Métodos

Região de estudo

Este trabalho foi conduzido em uma área de cerrado, na Estação Ecológica de Itirapina-SP (EEI), localizada entre os municípios de Itirapina e Brotas (22°15’ S; 47°49’ W). A área da estação compreende cerca de 2.300 ha de vegetação natural pouco perturbada, incluindo várias fitofisionomias como campo limpo, campo sujo, campos cerrados, áreas brejosas e matas de galeria. Os principais fatores que comprometem a integridade da EEI são a invasão por espécies exóticas, o uso inadequado do solo no entorno e as queimadas (Delgado *et al.* 2004).

No plano de manejo da EEI, consta que a maior parte da área (94%) é coberta por fitofisionomias abertas, principalmente campo sujo, com cobertura predominantemente graminosa, entremeada por arbustos esparsos e poucos indivíduos de porte reduzido de algumas espécies arbóreas do cerrado, além de outras tipicamente

campestres; e campo cerrado, caracterizado pela presença de um estrato arbóreo de médio porte, pouco mais denso que o campo sujo e menos denso que o *sensu strictu* (Delgado *et al.* 2004). Devido à predominância, as referidas fitofisionomias foram escolhidas para objeto deste estudo. Para cada uma delas, foram selecionadas três parcelas com três tamanhos distintos: 100 m^2, 400 m^2 e 900 m^2 (Figura 1).

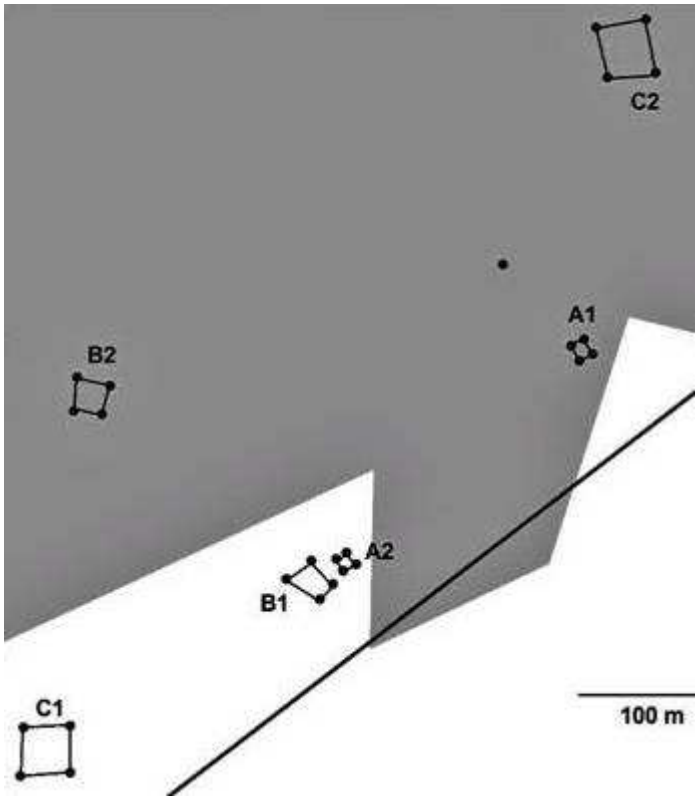


Figura 1. Parcelas amostradas na Estação Ecológica de Itirapina, Itirapina, SP. A área cinza representa o campo cerrado e a área clara representa o campo sujo. As parcelas estão marcadas nas duas áreas como A (100 m^2), B (400 m^2) e C (900 m^2).

Delineamento amostral

As coletas foram realizadas durante três dias consecutivos nos meses de janeiro, março, abril, julho, agosto, setembro, outubro e dezembro de 2008, fevereiro e março de 2009. A cada dia, duas parcelas foram amostradas entre as 7:00 e 14:00 horas.

O tempo de permanência em cada parcela foi de 1 hora, alternando entre as parcelas, até completar 3 horas de coleta em cada uma.

As parcelas foram percorridas em ziguezague até encontrar plantas floridas, que eram individualmente observadas por 10 minutos. Durante esses tempo, todos os visitantes florais que entraram em contato com os estames ou anteras foram coletados, imediatamente mortos com acetato de etila e acondicionados em frascos individuais etiquetados, com informações sobre a planta hospedeira, hora, local e parcela.

Todos os visitantes coletados foram levados para o laboratório e alguns foram identificados até espécie por especialistas (Prof. Dr. Fernando Amaral da Silveira – UFMG e Prof. Dr. Gabriel Mello – UFPR), e outros mediante chaves de identificação e material de comparação. Em seguida, os mesmos foram depositados na Coleção Entomológica Paulo Nogueira-Neto (CEPANN), Laboratório de Abelhas, Instituto de Biociências, da Universidade de São Paulo - USP. Das plantas visitadas foram feitas exsicatas, posteriormente identificadas por um especialista (Ms. Leonardo Borges – USP) até espécie e depositadas no Herbário do Departamento de Botânica, SPF-IB/USP.

Análises estatísticas

Para testar as primeiras quatro hipóteses, foram feitas curvas de rarefação (Manly 2004), para que as áreas de tamanhos diferentes e com números de amostras diferentes pudessem ser comparadas diretamente. Para isso foi criada uma rotina de análises na plataforma R (R Development Core Team 2009), com o fim de reamostrar, aleatoriamente, entre 10 e o número máximo de amostras tomadas (cada observação de 10 minutos na frente de uma planta florida), com 1000 repetições para cada número de amostras. Com essas reamostragens foram construídas novas matrizes de interação para cálculo dos índices de interesse: 1) número de espécies de plantas (NA); 2) número de

espécies de visitantes florais (NV); 3) número de interações observadas (IO); 4) número máximo possível de interações (IP=NA*NV); 5) conectância média da matriz (C=IO/IP); 6) grau médio de interações por espécie de planta (GMP); 7) grau médio de interações por espécie de visitante (GMV); 8) Grau de aninhamento pela métrica NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008).

Os graus médios das espécies são representados pelo número de conexões de cada espécie dividido pelo total, para cada grupo. Ou seja, para as espécies de plantas, a soma do número de espécies de visitantes com que cada planta interagiu, dividido pelo número total de espécies de plantas; o mesmo para os visitantes. Esse valor representa indiretamente uma generalização do grupo, embora a distribuição de suas frequências não seja normal, geralmente seguindo a lei da potência (visitantes) ou potência truncada (plantas) (Jordano 2003).

A estrutura das redes foi avaliada quanto ao seu grau de aninhamento, utilizando a nova métrica para aninhamento NODF, devido à sua maior consistência teórica e acurácia (Almeida-Neto *et al.* 2008). Segundo os autores, para atingir o aninhamento máximo, de acordo com essa métrica são necessários: 1) sobreposição completa dos valores de 1 da matriz binária, da direita para a esquerda e de baixo para cima; e 2) diminuição dos totais marginais entre todos os pares de linhas e colunas. Uma matriz com essas características possui, portanto, 50% de preenchimento e o seu grau de aninhamento é de 100%. Os valores de NODF foram obtidos através do pacote bipartite (Dormann *et al.* 2009a; Dormann *et al.* 2009b), disponível na plataforma R (R Development Core Team 2009). Todas as variáveis acima citadas foram representadas pelos percentis a 95%, uma vez que algumas delas apresentaram distribuições diferentes da normal (Manly 2004), e a robustez das métricas quanto ao aumento do esforço amostral foi avaliada com base na sua estabilização ou não, na medida em que ele foi aumentado.

Para testar a quinta hipótese, foi realizada uma análise de similaridade, no intuito de verificar se áreas dentro da mesma fitofisionomia tinham composição florística mais semelhante que áreas em fitofisionomias distintas. Nessa análise, as parcelas foram consideradas réplicas (três parcelas por fitofisionomia, uma de cada tamanho). Foi utilizada a rotina ANOSIM (Clarke 1993) do pacote vegan (Oksanen *et al.* 2010), disponível na plataforma R (R Development Core Team 2009). Foram mantidos os argumentos padrão da rotina ANOSIM, que utiliza 999 permutações para o cálculo da estatística do teste (R) e o índice de similaridade de Bray-Curtis (1957).

Resultados

Os visitantes mais representativos pertenciam às ordens Hymenoptera (67 spp), seguido por Coleoptera (11 spp), Diptera (9 spp) e Lepidoptera (6 spp). Dentre os Hymenoptera, foram identificadas 53 espécies de Apoidea e 12 de vespas. Somente os visitantes Apoidea foram utilizados para as análises, dada a sua importância como visitantes florais do cerrado e pela dificuldade na resolução taxonômica dos outros grupos. As espécies mais abundantes foram *Apis mellifera* e *Trigona spinipes*, que foram também as únicas espécies eussociais coletadas neste estudo. Em todo o período de coleta, 45 espécies de plantas apresentaram flores em algum momento, sendo Asteraceae a família mais representativa, com 13 espécies. O número total de espécies de plantas por parcela variou entre 15 e 29, porém as mesmas espécies foram consistentemente mais visitadas em todas as parcelas em que ocorreram, independente do seu tamanho. Foram elas *Pouteria ramiflora*, *Bidens gardneri*, *Campomanesia pubescens*, *Eupatorium subvelutinum*, *Alibertia obtusa* e *Byrsonima coccolobifolia*. A lista com todas as espécies de plantas encontra-se na Tabela 1 do Anexo1, e a lista com todas as espécies de Apoidea na Tabela 2 do Anexo 1.

À medida que o esforço amostral foi aumentado, houve um acréscimo no número de espécies e de interações observadas e possíveis. Como o menor número de amostras foi 110, as simulações para este valor foram utilizadas para interpretações. Apenas na parcela de 100 m^2 do campo cerrado a curva de rarefação atingiu uma assíntota para o número de espécies de plantas e de interações possíveis (Figura 2).

Não houve diferença entre o número de espécies de plantas (NP) para parcelas de tamanhos diferentes no campo sujo, mas a parcela de 900 m^2 do campo cerrado apresentou mais espécies do que a de 100m^2. No campo cerrado, o número de espécies de visitantes florais (NV) foi maior na parcela de 900 m^2 do que nas outras duas. No campo sujo não houve diferenças entre parcelas de tamanhos diferentes. Essas duas variáveis não foram influenciadas pela fitofisionomia (Figura 2).

Ao comparar o número de interações possíveis (IP) e observadas (IO) entre parcelas de mesmo tamanho localizadas em diferentes fitofisionomias também não se encontrou diferenças. No entanto, a parcela de 900 m^2 do campo cerrado possui mais interações (IO e IP) do que as outras duas de tamanho menor, enquanto no campo sujo as parcelas de 900 e 400 m^2 são iguais entre si e apresentaram mais interações (IO e IP) que a de 100 m^2. Apesar de o número de espécies de plantas ter se estabilizado, como o número de visitantes continua aumentando, as interações observadas e possíveis também o fazem (Figura 2).

A generalização da rede, medida através da sua conectância (C), tende a diminuir à medida que se aumenta o esforço amostral, mas rapidamente se estabiliza em torno de 70 amostras. Não houve diferenças entre as parcelas de tamanhos distintos no campo sujo, mas a parcela de 100 m^2 apresenta conectância superior a todas as outras (nº de amostras=110; Figura 3).

Com relação ao grau médio das espécies de plantas (GMP), não houve diferença entre tamanhos de parcela e nem entre fitofisionomias, diferenciando-se apenas a parcela de 400 m^2 do campo cerrado, cujas espécies de plantas apresentaram menor número de conexões que as outras parcelas de tamanhos diferentes, bem como

em relação à parcela de mesmo tamanho do campo sujo. Esta variável também estabilizou-se com cerca de 50 amostras. O grau médio dos visitantes (GMV), por sua vez, não difere nem entre parcelas de mesmo tamanho em fitofisionomias diferentes nem entre parcelas de tamanhos diferentes em mesma fitofisionomia. Com 50 amostras, também é notável a estabilização dos valores em todas as parcelas (Figura 3).

O grau de aninhamento (NODF) mostrou-se uma métrica altamente robusta à variação no número de amostras, tendo se estabilizado já com 50 amostras, ao tamanho da parcela, ao tamanho da área amostrada e com relação ao tipo de fitofisionomia (Figura 3).

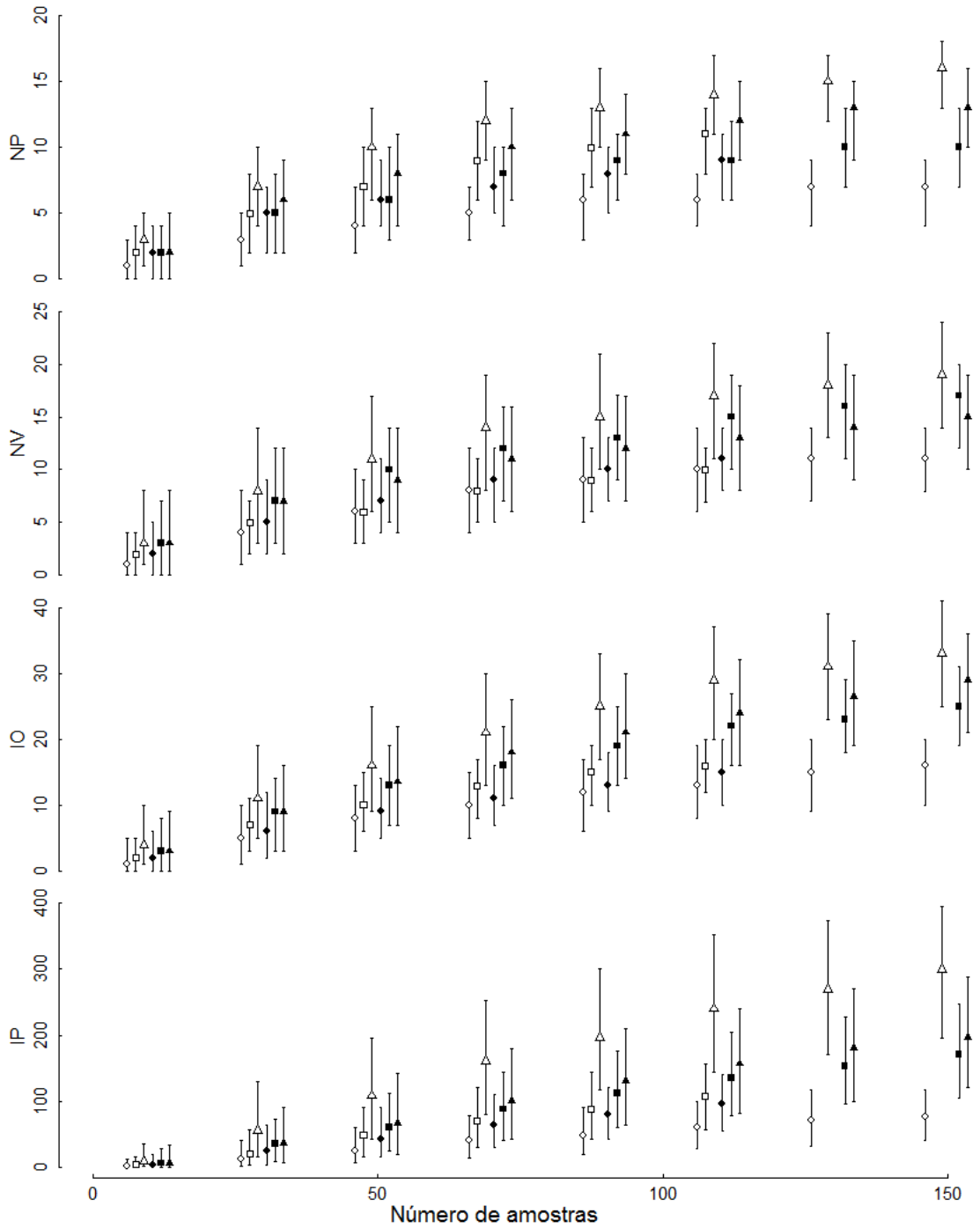


Figura 2. Curvas de rarefação para as variáveis: número de espécies de plantas (NP), de visitantes (NV), de interações observadas (IO) e de interações possíveis (IP). Círculo – 100m^2, quadrado – 400m^2, triângulo – 900m^2. Figuras abertas: medianas para o campo cerrado; figuras fechadas: medianas para o campo sujo. As barras representam os percentis a 95%.

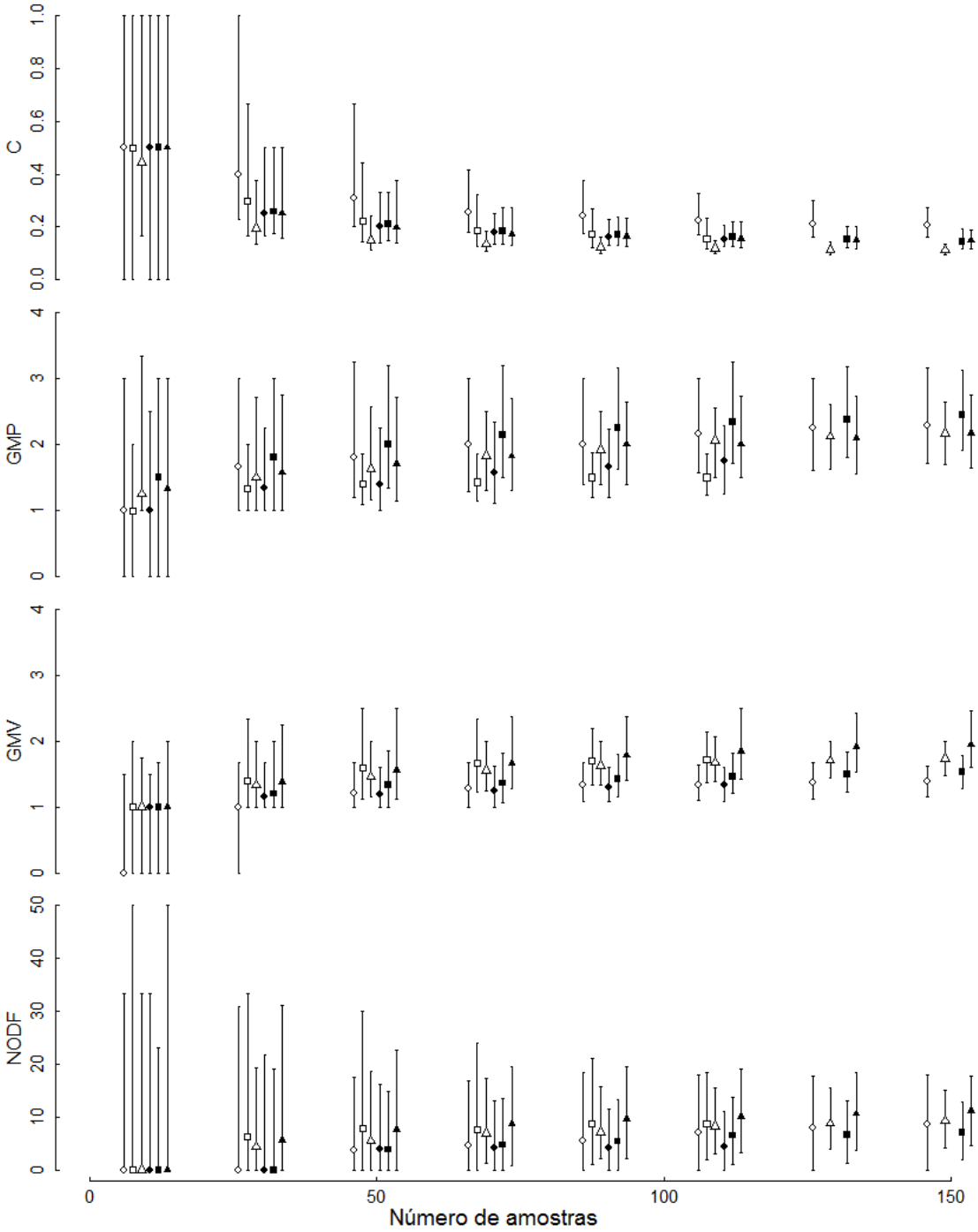


Figura 3. Curvas de rarefação para as variáveis: conectância (C), grau médio para espécies de plantas (GMP), grau médio para espécies de visitantes (GMV) e grau de aninhamento (NODF). Círculo – 100m^2, quadrado – 400m^2, triângulo – 900m^2. Figuras abertas: medianas para o campo cerrado; figuras fechadas: medianas para o campo sujo. As barras representam os percentis a 95%.

O número de espécies únicas por parcela variou de zero na parcela de 100 m^2 do campo sujo a seis na parcela de 400 m^2 do campo cerrado. *Eugenia klotzschiana* na parcela de 400 m^2, e *Strypnodendron rotundifolium* na parcela de 900 m^2, ambas no campo cerrado, foram as únicas espécies que ocorreram em apenas uma parcela e receberam mais de 10 visitantes florais ao todo (número de indivíduos).

Apesar dessas diferenças na distribuição das espécies de plantas entre as parcelas, o índice de similaridade não diferiu quando comparadas parcelas localizadas em fitofisionomias diferentes ($R = 0,167$, $p = 0,290$), tão pouco quando comparadas parcelas de tamanhos diferentes ($R = -0,005$, $p = 0,585$).

Discussão

Foram coletadas apenas duas espécies de abelhas eussociais: *A. mellifera* e *T. spinipes*, que foram inclusive as de maior abundância. Outros trabalhos realizados em regiões de cerrado citam mais espécies eussociais, todavia a predominância daquelas duas também foi um padrão em várias regiões fitogeográficas deste bioma (Pedro 1992; Faria-Mucci *et al.* 2003; Andena *et al.* 2005; Moreti *et al.* 2006). A ocorrência de apenas duas espécies eussociais sugere que a região onde este estudo foi desenvolvido deve estar sob algum tipo de impacto ambiental, o que de fato ocorre.

A composição faunística de um local é altamente influenciada por seu entorno. No caso da Estação Ecológica de Itirapina, este entorno é caracterizado por uma paisagem muito alterada, sendo predominantes as monoculturas, como cana-de-açúcar - 22%, eucalipto - 13%, laranja - 14% e *Pinus* - 2%. Em contrapartida, áreas naturais como formações florestais, cerrado aberto e intermediário, representam apenas 23% do total da cobertura vegetal do entorno (Granzinolli 2009) e, por isso, há poucos locais que poderiam servir como fonte de novas espécies.

Segundo Frankie *et al.* (1990), o efeito combinado do fogo e outros distúrbios aparentemente causam expansão das fitofisionomias abertas e reduzem os locais favoráveis à construção de ninhos de abelhas, como ocorrem nas florestas secas da Costa Rica. Apesar da EEI ser constantemente monitorada, havia marcas da ocorrência de fogo em algumas árvores, pois apresentavam a casca queimada (observação pessoal). É possível que haja outras espécies de abelhas eussociais na EEI, mas com ninhos distantes da área de estudo e, como a distância de vôo da maioria das espécies de meliponíneos é curta, cerca de 400-2500 m (Araújo *et al.* 2004), elas não foram coletadas neste estudo.

Embora a dinâmica de sazonalidade não esteja expressa separadamente, alguns meses foram marcados pela alta taxa de visitação a espécies de plantas muito atrativas, como *B. coccolobifolia* (Malpighiaceae importante principalmente para abelhas da família Anthophoridae) e *S. rotundifolia*, que atraíram uma série de visitantes de diferentes grupos na parcela C – 900 m^2 do campo cerrado (janeiro de 2008). Já *B. gardneri* e *Lessiagianthus* sp., duas espécies de Asteraceae que floresceram simultaneamente, atraíram diferentes espécies de visitantes na parcela B – 400 m^2 do campo sujo (março de 2008). Mesmo as parcelas de menor área (A – 100 m^2) tiveram altas taxas de visitação por espécies diferentes nas ocasiões em que *B. gardneri* esteve florida (março de 2008 e 2009).

Em contrapartida, houve meses (julho - agosto) em que a quantidade de espécies de plantas floridas foi muito baixa, chegando a uma ou mesmo nenhuma, e os visitantes predominantes foram espécies eussociais. Esta grande alternância na disponibilidade de recursos faz com que a variação nas métricas seja alta, destacando a importância de trabalhos futuros que considerem a dinâmica da sazonalidade na topologia das redes.

Não somente a riqueza de espécies de plantas e visitantes aumentou gradativamente com o incremento do tamanho das parcelas, mas também o número de interações observadas e possíveis. É provável que nas parcelas maiores houvesse além

de mais espécies de plantas, um número maior de indivíduos das espécies mais atrativas. Outra possibilidade envolve a idéia de facilitação floral. Quanto maior a diversidade de flores no local, ou seja, quanto maior o número de plantas de espécies diferentes floridas, maior a diversidade e abundância de visitantes (Ghazoul 2006). Sabe-se que variações na composição de espécies vegetais (Heithaus 1979; Anacleto & Marchini 2005), na abundância das mesmas em cada área amostrada (Faria-Mucci *et al.* 2003) ou a maior densidade de flores por indivíduo florido (Silveira, 1989; Stang *et al.* 2006) são fatores que promovem a atratividade. Tais fatores, em conjunto ou isoladamente, devem ter promovido o aumento do número de interações observadas e possíveis em áreas maiores.

As fitofisionomias analisadas não influenciaram as métricas estudadas. As exceções foram a conectância média da área de 100 m^2 do campo cerrado, que se mostrou maior que a parcela de mesmo tamanho do campo sujo; e o grau médio das plantas da área de 400 m^2 do campo sujo que foi maior do que a outra de mesmo tamanho, localizada no campo cerrado.

Foi possível detectar sua importância para estudos sobre redes de interação, uma vez que todas as métricas de riqueza (de espécies e de interações) foram sensíveis a essas variações. O fato de algumas parcelas terem se comportado de forma diferente, provavelmente é um reflexo da riqueza local, que pode ou não ter sido governada pela relação espécie-área. É esperado que, com o aumento do tamanho da área, cresça também o número de espécies formando uma curva com o formato log-normal que, teoricamente, tem esse crescimento desacelerado à medida que o tamanho da área aumenta (Arrhenius 1921).

Sabe-se que essa relação é afetada por fatores como distância, habitat, clima e história local. Abaixo de um hectare, há uma grande probabilidade de que a diversidade seja afetada pela heterogeneidade local e, acima, há maior probabilidade dessa heterogeneidade ser diluída (Williamson *et al.* 2001). Isto condiz com os resultados deste trabalho, onde de 100 m^2 e 400 m^2 podem ter existido variáveis com

comportamento diferente das outras simplesmente por causa da heterogeneidade característica do cerrado. Ainda que os resultados devam ser interpretados com cautela, mesmo em parcelas de 100 m^2 as métricas de redes mostraram-se bastante robustas em relação ao esforço amostral, ainda que os dados diretos (riqueza de espécies de plantas e visitantes) não o tenham sido.

O tamanho da rede de interação calculado através do produto do número de espécies de plantas e de visitantes florais é um importante preditor de suas propriedades estruturais, incluindo o aninhamento (Bascompte *et al.* 2003; Dupont *et al.* 2009), característica que tem sido atribuída às redes mutualísticas como uma propriedade geral. Os resultados deste trabalho corroboram o encontrado por Nielsen & Bascompte (2007), que mostra a robustez da generalização das redes medidas por conectância (C) e do aninhamento medido através da temperatura da matriz (N; segundo Atmar & Patterson 1993), com o aumento do número de dias amostrados.

A generalização das espécies, assim como a das redes, seguiu o padrão esperado para as redes de interação entre plantas e visitantes florais, onde geralmente as plantas possuem maior número médio de conexões que os visitantes florais, ou seja, os visitantes apresentam mais interações únicas do que as plantas (Jordano *et al.* 2006). O esperado segundo a teoria é que os visitantes florais sejam na sua maioria generalistas e a especialização um evento raro (Waser *et al.* 1996), mas é possível que tão baixa generalização para os visitantes florais seja fruto de vieses amostrais, que poderiam ser contornados com amostragem intensa ou complementação com outros tipos de dados, como análises palinológicas (Bosch *et al.* 2009).

As fitofisionomias aqui comparadas são bastante semelhantes, de forma que o acaso pôde explicar a similaridade na composição de plantas, ainda que houvesse uma previsão teórica de mais espécies presentes no campo cerrado do que no campo sujo (Delgado *et al.* 2004). É interessante perceber também que a distância não explica a alta similaridade entre as áreas (Teste de Mantel com 5000 repetições, índice de correlação de Pearson, $r = -0{,}007$; $p = 0{,}520$).

Uma alta similaridade entre diferentes áreas de estudo também foi encontrada por Bridgewater *et al.* (2004), em diferentes microrregiões de cerrado, no entorno do Distrito Federal. Na ocasião, eles compararam a diversidade florística do estrato arbóreo de 13 localidades e, apesar de haverem ocorrências únicas em cada uma delas, a similaridade mostrou-se alta. Os próprios autores sugeriram cautela na interpretação dos resultados, uma vez que a área de amostragem diferiu muito entre as localidades.

Apesar de existirem suposições teóricas sobre a diferença da estrutura do ambiente e da composição florística das fitofisionomias campo sujo e campo cerrado, elas não afetaram as variáveis utilizadas para calcular as propriedades básicas das redes de interação, dentro da escala adotada neste trabalho. Já a diferença no tamanho da área amostrada mostra-se um fator que deve ser cuidadosamente considerado neste tipo de análise, uma vez que a riqueza de espécies e o número de interações foram susceptíveis às pequenas variações adotadas. Uma proposta interessante com base nestes resultados é avaliar se fitofisionomias com características mais discrepantes, como as de formação florestal (cerradão) revelam padrões de influências diferentes nestas variáveis e, também, até que ponto as métricas de redes (C, GM e NODF) mantêm a sua robustez diante de variações que envolvam outros procedimentos amostrais, como a complementação com dados palinológicos proposta por Jordano (2006) e Bosch *et al.* (2009).

Bibliografia Citada

Aguiar, L. M., Machado, R. B., & Marinho-Filho, J. (2004). A diversidade biológica do Cerrado. In L. M. Aguiar & A. J. Camargo, Cerrado: Ecologia e caracterização (pp. 17-38). Brasília: EMBRAPA.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. Oikos, 117, 1227-1239.

Anacleto, D. A., & Marchini, L. C. (2005). Análise faunística de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) coletadas no Cerrado do Estado de São Paulo. Acta Scientiarum. Biological Sciences, 27(3).

Andena, S. R., Bego, L. R., & Mechi, M. R. (2005). 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, 7(1), 55-91.

Araújo, E. D., Costa, M., Chaud-Netto, J., & Fowler, H. G. (2004). Body size and flight distance in stingless bees (Hymenoptera: Meliponini): Inference of flight range and possible ecological implications. Brazilian Journal of Biology, 64(3B), 563-568.

Arrhenius, O. (1921). Species and area. Journal of Ecology, 9(1), 95-99.

Atmar, W., & Patterson, B. D. (1993). The measure of order and disorder in the distribution of species in fragmented habitat. Oecologia, 93, 373-382.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States, 100(16), 9383-9387.

Biesmeijer, J. C., & Slaa, E. J. (2006). The structure of eusocial bee assemblages in Brazil. Apidologie, 37, 240-258.

Biesmeijer, J. C., Slaa, E. J., Castro, M. S., Viana, B. F., Kleinert, A. M., Imperatriz-Fonseca, V. L., et al.. (2005). Connectance of Brazilian social bee: Food plant

networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. Biota Neotropica, 5(1), 85-93.

Bosch, J., González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: Adding the pollinator's perspective. Ecology Letters, 12, 409-419.

Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological Monographs, 27(4), 235-249.

Bridgewater, S., Ratter, J. A., & Ribeiro, F. R. (2004). Biogeographic patterns, β-diversity and dominance in the cerrado biome of Brazil. Biodiversity and Conservation, 13, 2295-2318.

Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. Austral Ecology, 18(1), 117-143.

Cure, J. R. (1983). Dissertação. Estudo ecológico da comunidade de abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) do Parque da Cidade, comparado ao de outras áreas de Curitiba, Paraná. Universidade Federal do Paraná, Curitiba, PR.

Cure, J. R., Bastos-Filho, G. S., Oliveira, M. J., & Silveira, F. A. (1993). Levantamento de abelhas silvestres na Zona da Mara de Minas Gerais.I-Pastagem na região de Viçosa (Hymenoptera, Apoidea). Revista Ceres, 40(288), 131-161.

Delgado, J. M., Barbosa, A. F., Silva, C. E., Zancheta, D., Gianotti, D., Pinheiro, G. S., et al.. (2004). Plano de manejo integrado das Unidades de Conservação de Itirapina, SP (p. 100). Itirapina, SP: Instituto Florestal de São Paulo.

Dormann, C. F., Fründ, J., Blüthgen, N., & Gruber, B. (2009a). Indices, graphs and null models: Analyzing bipartite ecological networks. The Open Ecology Journal, 2, 7-24.

Dormann, C. F., Gruber, B., & Fründ, J. (2009b). Introducing the bipartite Package: Analysing ecological networks. R News, 8(2), 8-11.

Dupont, Y. L. (2003). Structure of a plant-flower-visitor network in the high-altitude sub-alpine desert of Tenerife, Canary Islands. Ecography, 26, 301-310.

Dupont, Y. L., Padrón, B., Olesen, J. M., & Petanidou, T. (2009). Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. Oikos, 118(February), 1261-1269.

Eiten, G. (1979). Formas fisionômicas do Cerrado. Revista Brasileira de Botânica, 2, 139-148.

Faria-Mucci, G. M., Melo, M. A., & Campos, L. A. (2003). A fauna de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e plantas utilizadas como fonte de recursos florais, em um ecossistema de campos rupestres em Lavras Novas, Minas Gerais, Brasil. In G. A. Melo & I. Alves-dos-Santos, Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure (pp. 241-256). Criciúma: Editora UNESC.

Frankie, G. W., Vinson, S. B., Newstrom, L. E., Barthell, J. F., Harber, W. A., Frankie, J. K., et al.. (1990). Plant phenology, pollination ecology, pollinator behaviour and conservation of pollinators in Neotropical Dry Forest. In K. S. Bawa & M. Hadley, Reproductive ecology of Tropical Forest plants (pp. 37-47). Paris: UNESCO.

Ghazoul, J. (2006). Floral diversity and the facilitation of pollination. Journal of Ecology, 94(2), 295-304.

Goodland, R. (1971). A physiognomic analysis of the Cerrado vegetation of Central. Brazilian Journal of Ecology, 59, 411-419.

Granzinolli, M. A. (2009). Tese. Levantamento, área de vida, uso e seleção de hábitat de Falconiformes na região central do Estado de São Paulo. Universidade de São Paulo, São Paulo, SP.

Heithaus, E. R. (1979). Community structure of neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. Ecology, 60(1), 190-202.

Jamhour, J., & Laroca, S. (2004). Uma comunidade de abelhas silvestres (Hym., Apoidea) de Pato Branco (PR-Brasil): diversidade, fenologia, recursos florais e aspectos biogeográficos. Acta Biologica Paranaense, 33(1,2,3,4), 27-119.

Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. The American Naturalist, 129(5), 657-677.

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. Ecology Letters, 6(1), 69-81.

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In N. M. Waser & J. Ollerton, Specialization and generalization in plant-pollinator interactions (173-199., pp. 173-199). Chicago: University of Chicago Press.

Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). A conservação do Cerrado brasileiro. Megadiversidade, 1(1), 147-155.

Manly, B. F. (2004). Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology (2 ed., p. 330). University of Otago.

Moldenke, A. R. (1975). Niche specialization and species diversity along a California transect. Oecologia, 21, 1432-1939.

Moreti, A. C., Anacleto, D. A., D'Ávila, M., Vieira, G. H., & Marchini, L. C. (2006). Abelhas visitantes em vegetação de diferentes áreas remanescentes de Cerrado. Magistra, Cruz das Almas-BA, 18(4), 229-248.

Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. Nature, 403, 853-858.

Nielsen, A., & Bascompte, J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. Journal of Ecology, 95, 1134-1141.

Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O'Hara, B., Simpson, G. L., Solymos, P. et al.. (2010). vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-2.

Oliveira, P. E. (1998). Fenologia e biologia reprodutiva das espécies de Cerrado. In S. M. Sano & S. P. Almeida, Cerrado: Ambiente e flora (pp. 169-192). Brasília: EMBRAPA.

Oliveira, P. E., & Gibbs, P. E. (2002). Pollination and reproductive biology in Cerrado plant communities. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis, The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical savanna (pp. 329-347). New York: Columbia University Press.

Oliveira-Filho, A. T., & Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the Cerrado biome. In P. S. Oliveira & R. J. Marquis, The Cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a Neotropical Savanna (pp. 91-120). New York: Columbia University Press.

Pedro, S. R. (1992). Tese. Sobre as abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em um ecossistema de Cerrado (Cajuru, NE do estado de São Paulo): Composição, fenologia e visita às flores. Universidade de São Paulo - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de São Paulo.

R Development Core Team (2009). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing.

Ratter, J. A., Ribeiro, J. F., & Bridgewater, S. (1997). The Brazilian Cerrado vegetation and threats to its biodiversity. Annals of Botany, 80, 223-230.

Ribeiro, J. F., & Walter, B. M. (1998). Fitofisionomias do bioma Cerrado. In S. P. Sano & S. P. Almeida, Cerrado: Ambiente e flora (pp. 89-166). Brasília: EMBRAPA.

Ribeiro, J. F., Silva, J. C., & Batmanian, G. J. (1985). Fitossociologia de tipos fisionômicos de Cerrado em Planaltina–DF. Revista Brasileira de Botânica, 8, 131-142.

Sargent, R. D., & Ackerly, D. D. (2008). Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. Trends in Ecology & Evolution, 23(23), 123-130.

Silberbauer-Gottsberger, I., & Gottsberger, G. (1988). A polinização de plantas do Cerrado. Revista Brasileira de Biologia, 48, 651-663.

Silveira, F. A. (1989). Dissertação. Abelhas silvestres (Hymenoptera: Apoidea) e suas fontes de alimento no Cerrado da Estação Florestal de Experimentação de Paraopeba - Minas Gerais. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

Silveira, F. A., & Campos, M. J. (1995). A melissofauna de Corumbataí (SP) e Paraopeba (MG) e uma análise da biogeografia das abelhas do cerrado brasileiro (Hymenoptera, Apoidea). Revista Brasileira de Entomologia, 39, 371-401.

Stang, M., Klinkhamer, P. G., & van Der Meijden, E. (2006). Size constraints and flower abundance determine the number of interactions in a plant-flower visitor web. Oikos, 112(1), 111–121.

Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2004). Asymmetric specialization, a pervasive feature of plant-pollinator interactions. Ecology, 85(5), 1251-1257.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology, 77(4), 1043-1060.

Williamson, M., Gaston, K. J., & Lonsdale, W. M. (2001). The species-area relationship does not have an asymptote! Journal of Biogeography, 28, 827-830.

Capítulo 2

Redes de interação em uma região de cerrado sob a perspectiva das plantas e dos visitantes florais

Abstract: Although there is a theoretical expectation that flower visitors are, mostly, generalists, network studies reveal a large proportion of visitors species who interact with only one plant species, generating a series of unique interactions, which is a feature associated with extreme specialists. It is believed that this results from sampling bias, as most Apoidea species visitors is solitary and thus occurs in low abundance in the environment, becoming 'rare' in the interaction networks, but not necessarily with specialized habits. The usual form of data collection is focused on direct observations on plant species (C), which favors this bias, but pollen data (P) can contribute to a series of interactions that are not directly observed in the field. This complementary approach may reveal different results compared to the use of only one way of data collecting. In this study we tested the influence of the way data was collected on the number of species and interactions, on the degree of generalization of the networks and of the species, on the degree of nestedness and on networks centralization. For this, we evaluate six plots with three different sizes located in “campo sujo” and “campo cerrado” phytophysiognomies, at Itirapina, Brazil. Metrics of number of species (plants and floral visitors), number of interactions (observed and potential), degree of nestedness and centralization were calculated from data obtained with a focus on plants (C), visitors (P) and the junction of both forms (CP). The effects of plots size and of phytophysiognomy were controlled in the analysis of covariance. Networks of the type P shows that there are biases linked to the data source, and its addition to the networks data of type C have uncovered a series of interactions and generalization patterns that were not observed directly in the field. There was an increased number of plant species and observed interactions, an increase on networks and visitors species generalization; the increase on the degree of nestedness was higher only in P and networks centralization has not changed. These results raise important ecological consequences in

terms of the ability of species persistence in the environment, as in cases of local extinction of their preferred 'resources'. Biases caused by the means of acquiring data in C can then be circumvented with the complementation of data from type P. An interface of these studies together with data on the bionomics of visitors, for example their levels of sociability and feeding behavior, involving sequential exploitation of resources and individual variations in the choice of resources, will help in future work, to better understand the mechanisms that make high the frequencies of specialists visitors on interaction networks between plants and floral visitors.

Keywords: network, generalization, mean degree, connectance, nestedness.

Resumo: Embora haja uma expectativa de que os visitantes florais sejam na sua maioria generalistas, os estudos sobre redes revelam uma grande proporção de espécies de visitantes que interagem com apenas uma espécie de planta. Isso gera uma série de interações únicas, característica associada a especialistas extremos. Acredita-se que isso resulte de vieses amostrais, pois a maioria das espécies de visitantes Apoidea é solitária e, consequentemente, ocorre em baixa abundância no ambiente, tornando-se 'raros' dentro das redes de interação, mas não necessariamente com hábitos especializados. A coleta dos dados é usualmente centrada em observações diretas das espécies de plantas (C), o que favorece esse viés. No entanto, dados palinológicos (P) podem contribuir com uma série de interações que não são observadas diretamente no campo. Essa abordagem complementar pode revelar resultados diferentes em comparação à utilização de apenas uma das formas. Neste trabalho, testou-se a influência da forma de coleta dos dados no número de espécies e interações, no nível de generalização das redes e das espécies, no grau de aninhamento e na centralização das redes. Para tal, foram avaliadas seis parcelas de três tamanhos diferentes, localizadas no campo sujo e campo cerrado em Itirapina, SP. As métricas 'número de espécies' (de plantas e visitantes florais), 'número de interações' (observadas e possíveis), 'grau de aninhamento' e 'centralização' foram calculadas a partir de dados obtidos com foco nas plantas (C), nos visitantes (P) e pela junção de ambas as formas (CP). Os efeitos do tamanho da parcela e da fitofisionomia foram controlados nas análises de covariância. As redes P mostraram que há vieses ligados à origem dos dados. A utilização da abordagem complementar (CP) ajudou a revelar uma série de interações e padrões de generalização que não foram observados diretamente no campo. Houve um aumento do número de espécies de plantas e de interações observadas; da generalização das redes e das espécies de visitantes; o grau de aninhamento foi maior apenas em P e a

centralização das redes não se alterou. Os vieses causados pela forma de obtenção dos dados em C podem, então, ser contornados com a complementação com os dados P. Estes resultados podem alterar algumas das percepções atuais sobre a capacidade de persistência das espécies no ambiente, como em casos de extinções locais de seus ‘recursos’ preferenciais. Uma interface destes estudos associados a informações sobre a bionomia dos visitantes, por exemplo seus níveis de socialidade e comportamentos de forrageio, envolvendo exploração seqüencial de recursos e variações individuais na escolha dos recursos, ajudará, em trabalhos futuros, a entender melhor os mecanismos que tornam altas as freqüências de visitantes especialistas em redes de interações entre plantas e visitantes florais.

Palavras-chave: redes de interação, generalização, grau médio, conectância, aninhamento

Introdução

A estrutura das comunidades interativas compostas por plantas e seus possíveis polinizadores é importante para a compreensão de processos coevolutivos em comunidades ricas em espécies (Bascompte & Jordano, 2007). Em virtude do declínio de polinizadores devido a ações antrópicas (Biesmeijer *et al.* 2006), é fundamental que haja um bom conhecimento da estrutura das mesmas para que se possa avaliar a sua estabilidade ao longo do tempo e do espaço.

A abordagem de redes tem sido amplamente utilizada nos últimos anos para o estudo das interações entre plantas e seus visitantes florais, tendo como enfoque fatores como a sua estabilidade diante de extinções (Dunne *et al.* 2002; Srinivasan *et al.* 2007), variações ao longo do tempo (Basilio *et al.* 2006; Medan *et al.* 2006) e do espaço e sua relação com o esforço amostral (Nielsen & Bascompte 2007). Mesmo assim, as características que são responsáveis por sua estrutura e topologia ainda não são completamente compreendidas.

Sabe-se que fatores como o aumento do número de espécies na comunidade são capazes de diminuir a sua conectância, desde modo sugerindo um baixo grau de generalização (Olesen & Jordano 2002). As redes são na sua maioria aninhadas com especialização assimétrica, ou seja, espécies generalistas interagem com especialistas e generalistas, enquanto os especialistas interagem na sua maioria com generalistas. Cada nova espécie que entra no sistema tem maior probabilidade de interagir com aquelas que já são mais conectadas (Bascompte *et al.* 2003).

Analisando características das espécies que compõem o sistema através de redes ecológicas, pode-se observar que há um grande número de espécies especialistas e poucas extremamente generalistas, caracterizados pela distribuição do número de conexões, que geralmente segue uma função de lei da potência ou da potência truncada (Jordano *et al.* 2003). De acordo com as propriedades da função da lei da potência

truncada, a probabilidade de uma espécie em particular interagir com as *k* espécies presentes numa comunidade diminui à medida que *k* aumenta, de forma que não seria esperado encontrar generalistas extremos (Jordano *et al.* 2006). Entretanto, é possível encontrá-los especialmente dentre os visitantes florais, o que não é tão comum entre as plantas. Isso pode ser um vício amostral gerado pelo delineamento experimental, geralmente centrado nas plantas e não nos visitantes florais (Jordano *et al.* 2006).

A maioria das plantas é visitada e eventualmente polinizada por uma grande gama de visitantes e a maior parte deles explora muitas espécies de plantas. Embora seja aceito que a maioria das espécies de visitantes florais seja generalista e a especialização nesses sistemas uma exceção, não uma regra (Waser *et al.* 1996), os estudos sobre redes mostram que muitas espécies de visitantes estão pouco conectadas.

No geral, as abelhas são consideradas poliléticas, ou seja, são generalistas e coletam pólen de muitas espécies de planta, apresentando, às vezes, constância em relação uma determinada espécie vegetal por um tempo curto, mudando sua preferência de acordo com experiências prévias e novos recursos percebidos (Eickwort & Ginsberg 1980; Waser 1986). Mesmo as consideradas oligoléticas (apresentam restrição a poucos gêneros de plantas relacionados; Wcislo & Cane 1996), eventualmente visitam espécies de plantas fora do seu grupo preferencial para obtenção de outros recursos, como néctar e óleos (Raw 1974). Essa incongruência observada entre as duas abordagens possui duas explicações plausíveis: i) o visitante generalista pode restringir sua dieta localmente, comportando-se como especialista (especialização ecológica *vs* evolutiva; Armbruster 2006); e ii) amostragem insuficiente (Goldwasser & Roughgarden 1997).

Petanidou *et al.* (2008) demonstraram que, em um experimento de longa duração, vícios ligados à questão da amostragem insuficiente tendem a diminuir, havendo redução dessa especialização aparente. Em contrapartida, Vázquez & Aizen (2006) e Nielsen & Bascompte (2007) encontraram alta robustez do grau das espécies (número de conexões) em relação às variações amostrais. Considerando que um

aumento no grau das espécies raras leva a uma diminuição na especialização assimétrica (especialistas interagindo com generalistas) e, possivelmente, no aninhamento, é necessária mais atenção aos fatores que a podem influenciá-lo.

Assim como a distribuição dos graus, as medidas de centralização são utilizadas para definir aspectos relacionados à importância das espécies dentro da rede. Espécies generalistas representam nós de redes de interação entre plantas e visitantes florais com alta centralidade. Elas exibem muitas conexões com outros generalistas (alto grau) e especialistas (baixo grau), resultando em alta centralidade. Para uma avaliação da rede como um todo, Everett & Borgatti (1999) sugeriram uma normalização desses valores, de forma a gerar um percentual que representaria o quanto a rede é composta de nós centrais (mais conectados) ou periféricos (menos conectados).

Aparentemente, algumas dessas características topológicas estão ligadas à forma como os dados de redes de interação entre plantas e visitantes florais são obtidos (Jordano *et al.* 2006). A mais utilizada é a observação momentânea de visitas às flores de uma comunidade (foco centrado nas plantas; Jordano 1987; Olesen & Jordano 2002; Bascompte *et al* 2003; Jordano *et al.*2003; e outros). Outra é através da coleta e identificação dos grãos de pólen carregados pelos visitantes (foco centrado nos polinizadores; Kanstrup & Olesen 2000; Forup *et al.* 2008; Bosch *et al.* 2009). A abordagem dada por Bosch *et al.* (2009) indica que ambas são complementares, pois revelam resultados diferentes quando utilizadas conjuntamente. Sabe-se, por exemplo, que a conectância da rede (proporção de interações observadas dentro do total possível) é subestimada na utilização de dados de observação de campo de visitas às flores (Kanstrup & Olesen 2000; Bosch *et al.* 2009). Além disso, esta é uma ferramenta útil para diferenciar insetos que visitam as flores e não transportam pólen e, assim, determinar a importância do “polinizador” (Forup *et al.* 2008).

Afim de entender como vieses ligados à forma de obtenção dos dados podem influenciar a topologia das redes de interação, propõe-se o teste das seguintes predições:

1) O nível de generalização da rede, medido através da conectância, aumenta quando dados de campo são complementados com dados polínicos. O número de especialistas extremos (espécies que apresentam apenas uma interação) deve diminuir pela identificação de possíveis interações ocorridas anteriormente à captura do visitante. Com o aumento da conectividade de espécies raras, a generalização deve aumentar. Espera-se que redes construídas a partir de dados de campo (C) possuam conectância semelhante a das redes construídas a partir de dados polínicos (P) e que a união das duas informações (CP) aumente a conectância. Paralelamente, a generalização das espécies, medida pelo grau médio que elas apresentam, deve aumentar em redes CP para ambos os níveis (planta e visitante). O grau médio de conexões das espécies de visitantes deve ser maior em P do que em C por causa do aparecimento de interações com espécies de plantas que não foram observadas diretamente, enquanto CP deve apresentar maior número médio de conexões, tanto para plantas quanto para visitantes;

2) Dependendo de como novas ligações são agregadas à matriz, pode haver mudança na estrutura das redes. Se novas conexões envolverem espécies que já são altamente conectadas, deve haver aumento do grau de aninhamento;

3) Podem ocorrer mudanças no grau de centralização das redes. Aparecerão mais conexões e, como um dos fatores que influencia a centralização é a discrepância que existe no número de conexões das espécies (poucas

altamente conectadas contra muitas com poucas conexões), acredita-se que em redes CP haverá diminuição no grau de centralização;

Materiais e Métodos

Região de estudo

Este trabalho foi conduzido em uma área de cerrado, na Estação Ecológica de Itirapina-SP (EEI), localizada entre os municípios de Itirapina e Brotas (22°15' S; 47°49' W). A área da estação compreende cerca de 2.300 ha de vegetação natural pouco perturbada, incluindo várias fitofisionomias como campo limpo, campo sujo, campos cerrados, áreas brejosas e matas de galeria. Os principais fatores que comprometem a integridade da EEI são a invasão por espécies exóticas, o uso inadequado do solo no entorno e as queimadas (Delgado *et al.* 2004). Devido à predominância das fitofisionomias campo sujo e campo cerrado (Delgado *et al.* 2004), elas foram escolhidas para objeto deste estudo. Para cada uma delas, foram selecionadas três parcelas de tamanhos distintos: 100 m^2, 400 m^2 e 900 m^2.

Delineamento amostral

As coletas foram realizadas durantes três dias nos meses de janeiro, março, abril, julho, agosto, setembro, outubro e dezembro de 2008, fevereiro e março de 2009. A cada dia duas parcelas foram amostradas entre as 7:00 e 14:00 horas. O tempo de permanência em cada parcela foi de 1 hora, alternando entre as parcelas, até completar 3 horas de coleta em cada uma.

As parcelas foram percorridas em ziguezague até encontrar uma planta florida, onde foram feitos 10 minutos de observação. Durante esses 10 minutos, todos os Apoidea visitantes florais que entraram em contato com os estames ou anteras foram coletados, imediatamente mortos com acetato de etila e acondicionados em frascos

individuais etiquetados, com informações sobre a planta hospedeira, hora, local e parcela.

Os visitantes coletados foram levados para o laboratório e identificados até o menor nível taxonômico possível com o auxílio de chaves de identificação e comparação com material previamente identificado ou foram encaminhados a especialistas (Prof. Dr. Fernando Amaral da Silveira – UFMG e Prof. Dr. Gabriel Mello – UFPR), enquanto para outros foram utilizadas chaves de identificação e material de comparação. Após, os mesmos foram depositados na Coleção Entomológica Paulo Nogueira-Neto, Laboratório de Abelhas, Instituto de Biociências, da Universidade de São Paulo - USP. Das plantas visitadas foram feitas exsicatas, posteriormente identificadas por um especialista (Ms. Leonardo Borges – USP) até espécie e depositadas no Herbário do Departamento de Botânica, SPF-IB/USP.

Análise palinológica

A carga polínica dos visitantes florais foi submetida ao processo de acetólise (Erdtman 1960). Na impossibilidade de efetuar a acetólise, foram feitas lâminas com esfregaço, utilizando gelatina glicerinada de Kisser (Salgado-Laboriou 1973), que foi passada pelo corpo das abelhas, e lutadas com parafina. Para cada indivíduo, confeccionou-se três lâminas de grãos de pólen, e contados e identificados até 1000 grãos (Vergeron 1964). As lâminas foram etiquetadas e incorporadas à Palinoteca do Departamento de Ecologia da USP. Uma especialista (Pesq. Dra. Cynthia Fernandes Pinto da Luz – Instituto de Botânica-SP) foi consultada para identificação dos grãos. Ela utilizou como referência regional a lista de espécies constante no plano de manejo da EEI. Com base nessa lista, material bibliográfico foi utilizado para consulta.

A identificação do grão polínico até o nível de espécie é bastante criticado pelos estudiosos da área, uma vez que espécies do mesmo gênero, ou até mesmo de algumas famílias, possuem grãos semelhantes e, assim, facilmente confundidos. Ainda

que houvesse material de referência palinológico de todas as espécies presentes dentro das parcelas estudadas, ainda seria possível encontrar no corpo dos visitantes grãos de espécies de plantas presentes apenas no entorno ou grãos leves, trazidos pelo vento. Em razão dessa dificuldade, optou-se por identificar os grãos até tipos polínicos correspondentes a gêneros presentes na região.

Visto que alguns indivíduos apresentaram uma quantidade de grãos muito pequena, foi estabelecido o mínimo de 50 grãos de pólen para sua inclusão na construção das redes baseadas em dados palinológicos. Somente os grãos que ocorreram com freqüência acima de 10% em cada indivíduo foram considerados. O resto foi tratado como material contaminante e a sua ocorrência não incluída nas análises. Todos os grãos identificados encontram-se na Tabela 2 do Anexo 1, que indica a correspondência dos tipos polínicos e gêneros de plantas. As fotomicrografias dos grãos polínicos mais comuns encontram-se nas Figuras 1 a 80 do Anexo 1.

Análises dos dados

Foram construídas três matrizes de adjacência binárias para cada parcela, com plantas nas linhas e visitantes nas colunas (Jordano 1987). Na primeira, utilizou-se apenas os dados de observação de campo (redes C), na segunda, apenas dados obtidos através do exame palinológico (redes P) e, na terceira, os dois conjuntos de dados (redes CP). Embora o uso das três categorias seja problemático, uma vez que CP é estatisticamente dependente de C e P, optou-se pela utilização de todas para avaliar vieses isolados de cada uma das matrizes básicas (C e P).

Como não foi possível identificar os grãos de pólen até espécie, foi feita uma associação do tipo polínico aos gêneros de plantas observados para possibilitar a união das informações das matrizes de C e P. Algumas espécies de plantas possuíam grãos muito parecidos e floresciam na mesma época, impossibilitando a distinção de seus tipos polínicos. Nestes casos elas tiveram suas informações unidas e representadas

somente pelo tipo correspondente nas matrizes P e CP. É necessário então ter ciência destes possíveis erros de associação ao analisar os resultados, que devem subestimar o número de espécies de plantas podendo causar consequências em outras métricas nas matrizes CP.

P 1: Complementar dados de campo com dados polínicos aumenta o nível de generalização da rede

A generalização da rede, medida através da conectância, foi calculada como sugerido por Jordano (1987), que se baseou na idéia de Yodzis (1980) para teias tróficas. Essa conectância representa a proporção de interações observadas (IO) dentro do total (IP) de interações possíveis (C=100*IO/IP). Este índice foi calculado para cada área a partir das matrizes C, P e CP. Como as parcelas possuem tamanhos diferentes e estão fitofisionomia diferentes, foi usada uma ANCOVA (Quinn & Keough 2002) para avaliar se a origem dos dados afeta a conectância. A fitofisionomia e a origem dos dados foram considerados blocos determinantes, o tamanho das parcelas covariável contínua e o valor de conectância variável resposta contínua.

O grau de generalização das espécies foi calculado através do grau médio (número médio - GM) de conexões que elas apresentaram, separadamente, para plantas e visitantes florais. Foi usada uma ANCOVA (Quinn & Keough 2002) para avaliar se a origem dos dados afeta o grau médio. A fitofisionomia e a origem dos dados foram considerados blocos determinantes, o tamanho das parcelas covariável contínua e o número médio de conexões variável resposta contínua.

P 2: Dependendo de como novas ligações são agregadas à matriz, pode haver mudança na estrutura das redes

A estrutura das redes foi avaliada quanto ao seu grau de aninhamento utilizando a métrica NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008). Os valores de NODF e

respectivos modelos nulos foram obtidos através da utilização do programa Aninhado (Guimarães & Guimarães 2006) e o modelo nulo adotado foi o *Ce*, que mantém os somatórios marginais. Foi usada uma ANCOVA (Quinn & Keough 2002) para avaliar se a origem dos dados afeta a conectância. A fitofisionomia e a origem dos dados foram considerados variáveis explanatórias categóricas, o tamanho das parcelas covariável contínua e o grau de aninhamento variável resposta contínua.

P 3: O grau de centralização das redes diminui

A medida de centralização em um nível macro, que descreve a comunidade interativa como um todo, foi idealizada por Freeman (1979). Esta é uma medida da inequalidade da variância na rede em relação a uma rede perfeitamente centralizada do mesmo tamanho, dada em termos percentuais. Quanto mais alto esse percentual, maiores devem ser as discrepâncias entre a posição que as espécies ocupam na rede (em relação à sua centralização).

O grau de centralização foi calculado através do programa para análise de redes sociais UCINET 6.0 (Borgatti *et al.* 2002). Como é esperado que em redes complementadas o número de conexões aumente, supõe-se também que o nível de centralização da rede em um nível macro diminua, dada a diminuição da discrepância entre o número de conexões entre as espécies.

Foi usada uma ANCOVA (Quinn & Keough 2002) para avaliar se a origem dos dados afeta o grau de centralização. A fitofisionomia e a origem dos dados foram considerados blocos determinantes, o tamanho das parcelas covariável contínua e o grau de centralização variável resposta contínua. Para todas as ANCOVA foram apresentados como análise *a posteriori* o teste de Tuckey, para indicação da direção das diferenças (Zar 1999).

Resultados

Algumas espécies de plantas cujos gêneros foram representados pelo mesmo tipo polínico foram agrupadas nas redes CP, pois não foi possível identificar o grão até espécie. Isso ocorreu, por exemplo, com as espécies *Byrsonima coccolobifolia* e *B. intermedia*, representadas pelo Tipo *Byrsonima* (Tabela 2 do Anexo 1). Ainda assim, o aumento de espécies de plantas nessa matriz é significativo (Figura 2A; Tabela 1).

Dos 412 visitantes florais coletados, em 64 deles não foi possível obter dados polínicos para as análises de redes P e CP, o que resultou em um número significativamente menor de espécies de visitantes das redes P (Figura 2B; Tabela 1). Em alguns casos foram identificados grãos de pólen de espécies de plantas não observadas, mas todos eles foram contabilizados, visto que o tamanho das áreas amostradas era muito inferior à capacidade de vôo dos Apoidea. Isso possibilita que esses insetos tenham efetuado visitas a espécies de plantas que não ocorriam dentro das parcelas. Não foram encontrados nos visitantes grãos de pólen de algumas das espécies de plantas observadas. Isso pode ter ocorrido porque alguns indivíduos foram coletados assim que pousaram na planta, não tendo havido tempo hábil para manipulação e coleta de pólen, porém esta informação também foi mantida nas redes CP. Mesmo com essas limitações, o número de interações observadas aumentou entre 7,5- 66,6% em redes polínicas e entre 62,5-140,7% em redes CP (Figura 2C; Tabela 1).

O número de interações possíveis teve um comportamento diferenciado, uma vez que esta métrica está correlacionada com o número de visitantes e de plantas na rede. Houve casos em que o número de espécies de visitantes diminuiu nas redes P em comparação com as C (devido à não inclusão de alguns deles nas redes P), de forma que o número de interações possíveis diminuiu 5-25%, enquanto em outras houve aumento de 4-40%. Com a junção dos dados C e P, houve aumentos significativos entre 8-105% (Figura 2D; Tabela 1).

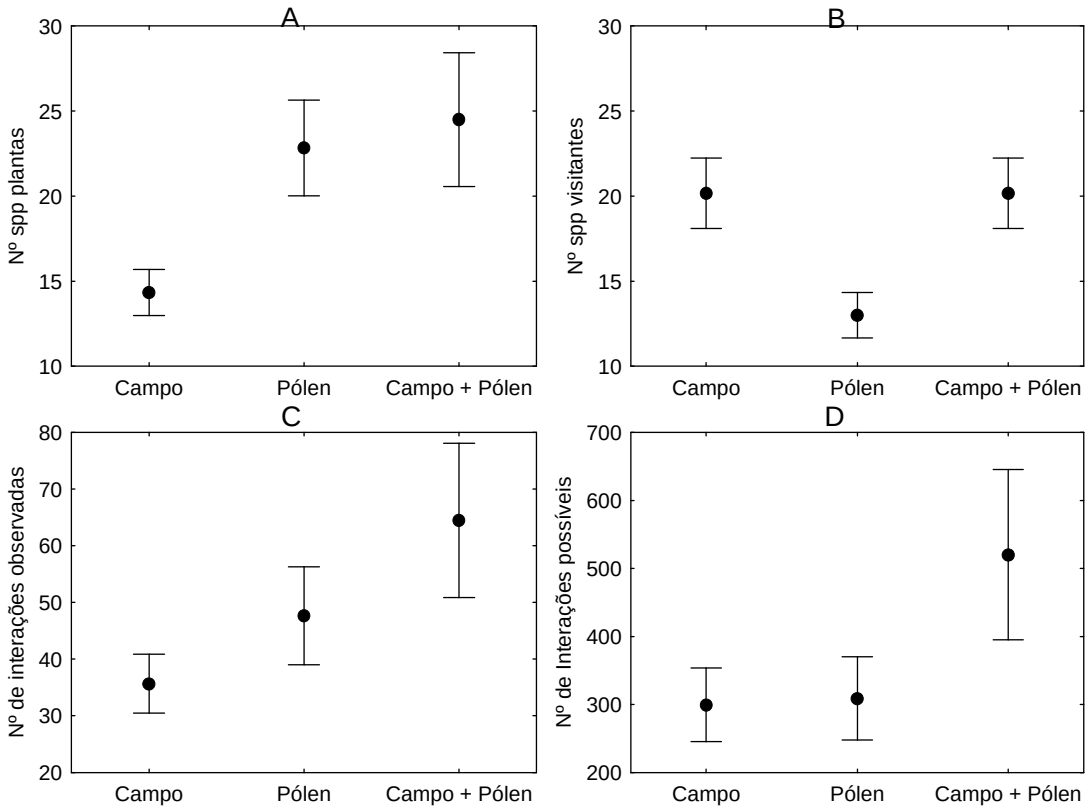


Figura 2. (A) número de espécies de plantas; (B) número de espécies de visitantes; (C) número de interações observadas; (D) número de interações possíveis. Os pontos representam médias e as barras erro padrão das métricas de redes nas três matrizes de dados.

Tabela 1. Influência dos dados utilizados para construção da matriz de interação (observação de campo – C, análises palinológicas – P, ou junção dos dados – CP) nas métricas de redes, analisadas através de ANCOVA. A terceira coluna indica a direção nas diferenças, dada pelo teste de Tuckey.

	$F_{(2,13)}$	p	Tuckey
Nº spp plantas	4,870	0,026	C<(P=CP)
Nº spp visitantes	12,890	0,001	P<(C=CP)
Interações possíveis	10,814	0,002	(C=P)<CP
Interações observadas	15,680	<0,001	(C=P)<CP
Conectância	16,814	<0,001	(C=CP)<P
Grau médio plantas	2,575	0,114	P<(C=CP)
Grau médio visitantes	14,496	<0,001	(P=CP)<C
Grau de aninhamento	11,158	0,002	(C=CP)<P
Grau de centralização	1,180	0,338	C=P=CP

P 1: Complementar dados de campo com dados polínicos aumenta o nível de generalização da rede

Ao contrário do esperado, nas redes CP a generalização foi menor do que nas P, embora P tenha uma generalização bastante superior às redes C (Figura 3A; Tabela1). É possível que isso tenha ocorrido devido ao excesso de grãos polínicos encontrados nos visitantes que não correspondiam às espécies de plantas observadas. Isso fez com que a média de interações por visitantes aumentasse muito nas redes P e CP, enquanto a média de interações por plantas diminuiu em P e manteve-se praticamente a mesma em C e CP (Figura 3B; Tabela 1). Como a conectância depende do número médio de interações, ocorreu um aumento em P e diminuição em CP. Ainda, se observadas apenas as duas formas básicas de construção de redes, C e P, notar-se-á uma inversão no grau de generalização das espécies de plantas e visitantes. As plantas são mais generalistas em C e os visitantes mais generalistas em P.

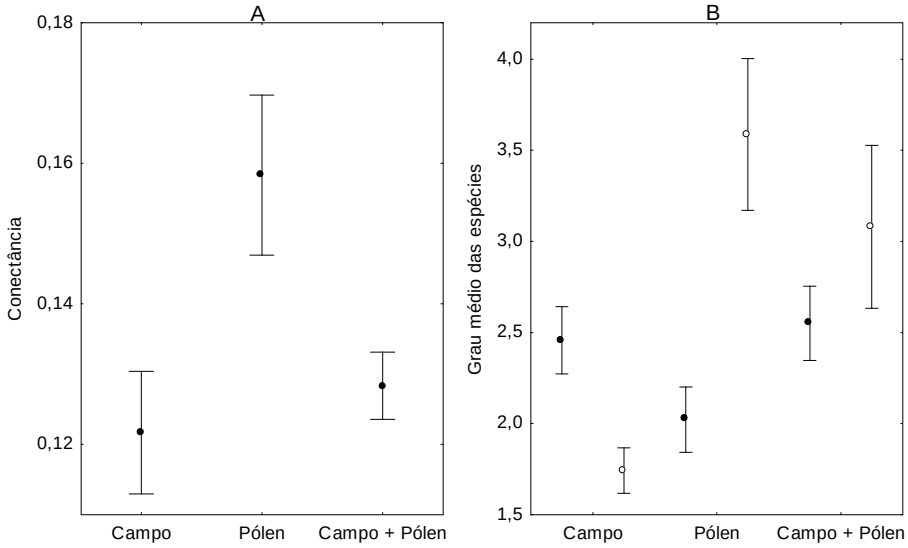


Figura 3. (A) Generalização de redes representada pela conectância; (B) Generalização das espécies representada pelo grau médio de interações (círculos fechados representam plantas e círculos abertos os visitantes). Os pontos representam as médias e os intervalos o erro padrão.

P 2: Dependendo de como novos links são agregados à matriz, pode haver mudança na estrutura das redes

Em redes C, apenas a parcela de 900 m^2 do campo sujo foi significativamente aninhada. Nas redes P, as parcelas de 900 m^2 de ambas as fitofisionomias e a de 400 m^2 do campo sujo foram consideradas significativamente aninhadas. Em CP, por sua vez, as redes de 900 e 400 m^2, de ambas as fitofisionomias, foram consideradas significativamente aninhadas (Tabela 2).

Tabela 2. Grau de aninhamento e nível de significância das matrizes construídas a partir de dados de campo, polínicos e a soma de ambas as informações, para cada parcela.

Matriz	Parcela (m2)	Fitofisionomia	NODF	p
Campo	100	Campo cerrado	21,30	0,370
Campo	400	Campo cerrado	14,07	0,530
Campo	900	Campo cerrado	13,99	0,110
Campo	100	Campo sujo	15,01	0,920
Campo	400	Campo sujo	16,43	0,200
Campo	900	Campo sujo	19,96	0,010
Pólen	100	Campo cerrado	23,74	0,690
Pólen	400	Campo cerrado	21,95	0,060
Pólen	900	Campo cerrado	20,37	<0,001
Pólen	100	Campo sujo	22,20	0,740
Pólen	400	Campo sujo	26,83	<0,001
Pólen	900	Campo sujo	22,28	0,020
Campo + Pólen	100	Campo cerrado	18,26	0,080
Campo + Pólen	400	Campo cerrado	17,43	0,050
Campo + Pólen	900	Campo cerrado	16,62	<0,001
Campo + Pólen	100	Campo sujo	18,20	0,560
Campo + Pólen	400	Campo sujo	20,09	<0,001
Campo + Pólen	900	Campo sujo	19,79	<0,001

Como já visto, houve diferenças entre os graus de aninhamento (Tabela 1). Essas diferenças podem ser observadas entre as redes C e P, mas não entre C e CP. Este

resultado mostra que novas conexões foram ‘adicionadas’ de formas diferentes dependendo da origem dos dados da matriz (Figura 4).

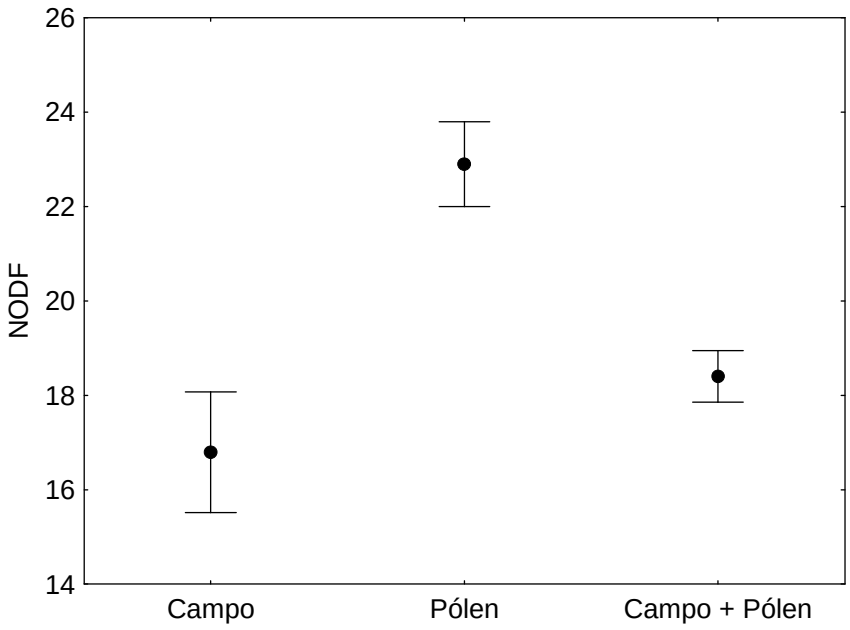


Figura 4. Estrutura das redes medidas através de grau de aninhamento (NODF). Os pontos representam as médias e as barras o erro padrão.

P 3: O grau de centralização das espécies diminui

O grau de centralização não é diferente nas redes P e CP (Figura 5; Tabela 1). Como as parcelas amostradas possuíam áreas pequenas, o acréscimo de informação através de dados polínicos aumentou o número de plantas nas redes, incluindo aquelas que não foram observadas durante a coleta de dados no campo. Isso faz com que o número de espécies com uma ou poucas interações aumente, mas não o suficiente para que haja mudanças significativas nessa métrica.

O acréscimo de interações para os visitantes ocorreu de forma a manter as proporções originais (Figuras 6 e 7). As espécies de visitantes *A. mellifera* e *T. spinipes* e as espécies de plantas representadas pelo Tipo *Bidens* aparecem frequentemente em posições centrais nas redes. Outras espécies de plantas e visitantes ocupam

esporadicamente posições centrais nas redes, como as dos Tipos *Lessingianthus* (rede C - parcela de 900 m^2 do campo sujo) e *Byrsonima* (redes P e CP - parcela de 400 m^2 do campo sujo).

Ocorrem eventualmente grupos menores isolados, em especial nas redes construídas a partir de dados coletados em parcelas de 100 m^2. No entanto, é mais provável que essas associações isoladas sejam efeito do tamanho da área amostrada do que uma representação de módulos ecológicos.

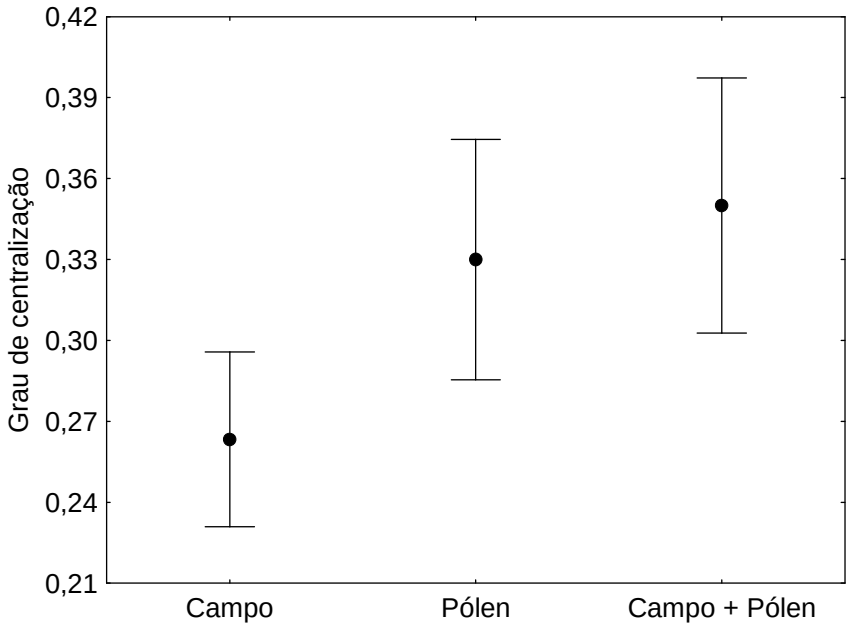


Figura 5. Grau de centralização das redes construídas com base em dados de campo, palinológicos e complementados. Os pontos representam as médias e as barras o erro padrão.

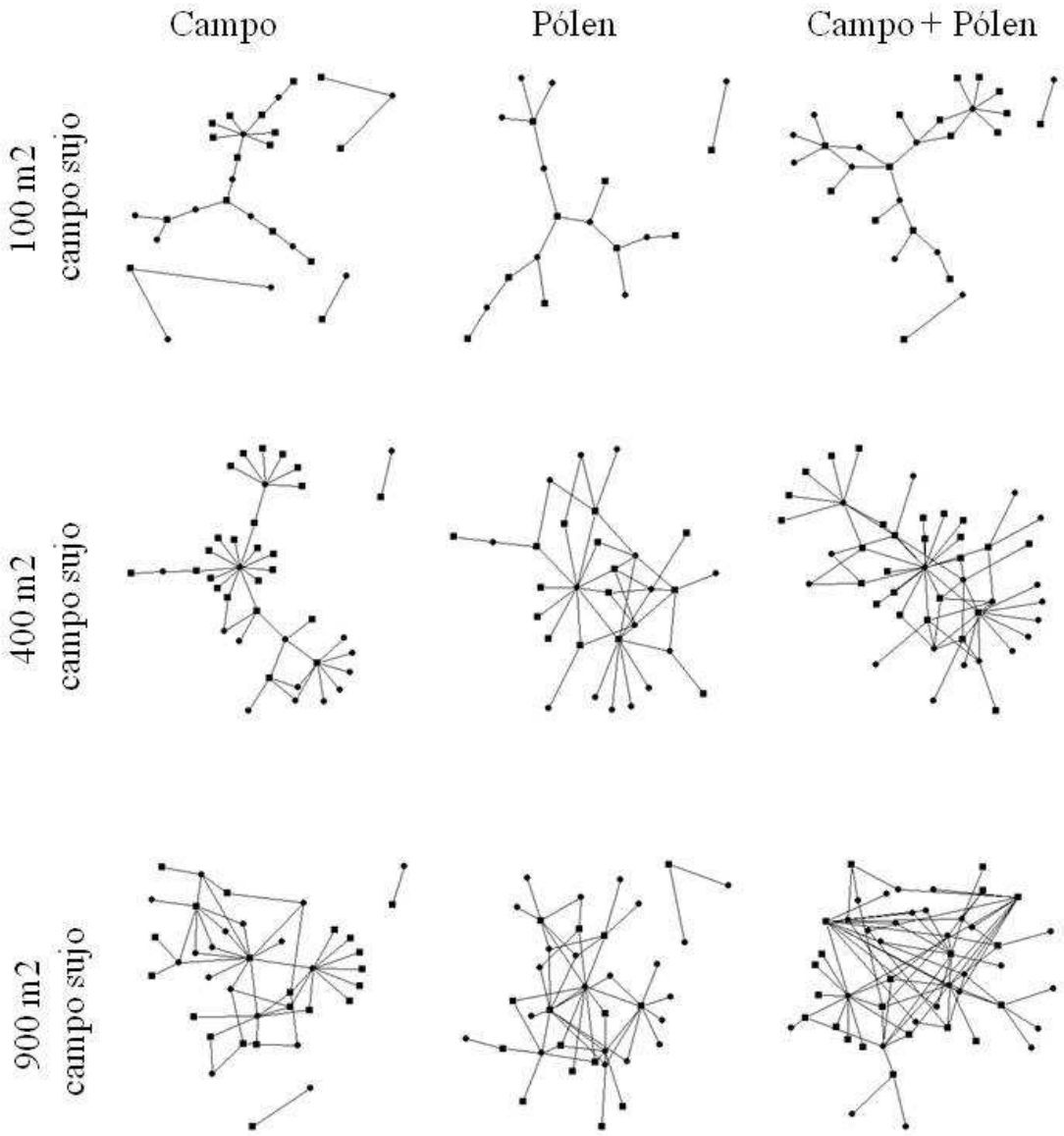


Figura 6. Redes de interação das parcelas localizadas no campo sujo, construídas a partir de matrizes com dados de campo, pólen e campo+pólen, evidenciando os nós centrais. Os quadrados representam espécies de visitantes Apoidea e os círculos representam as espécies de plantas.

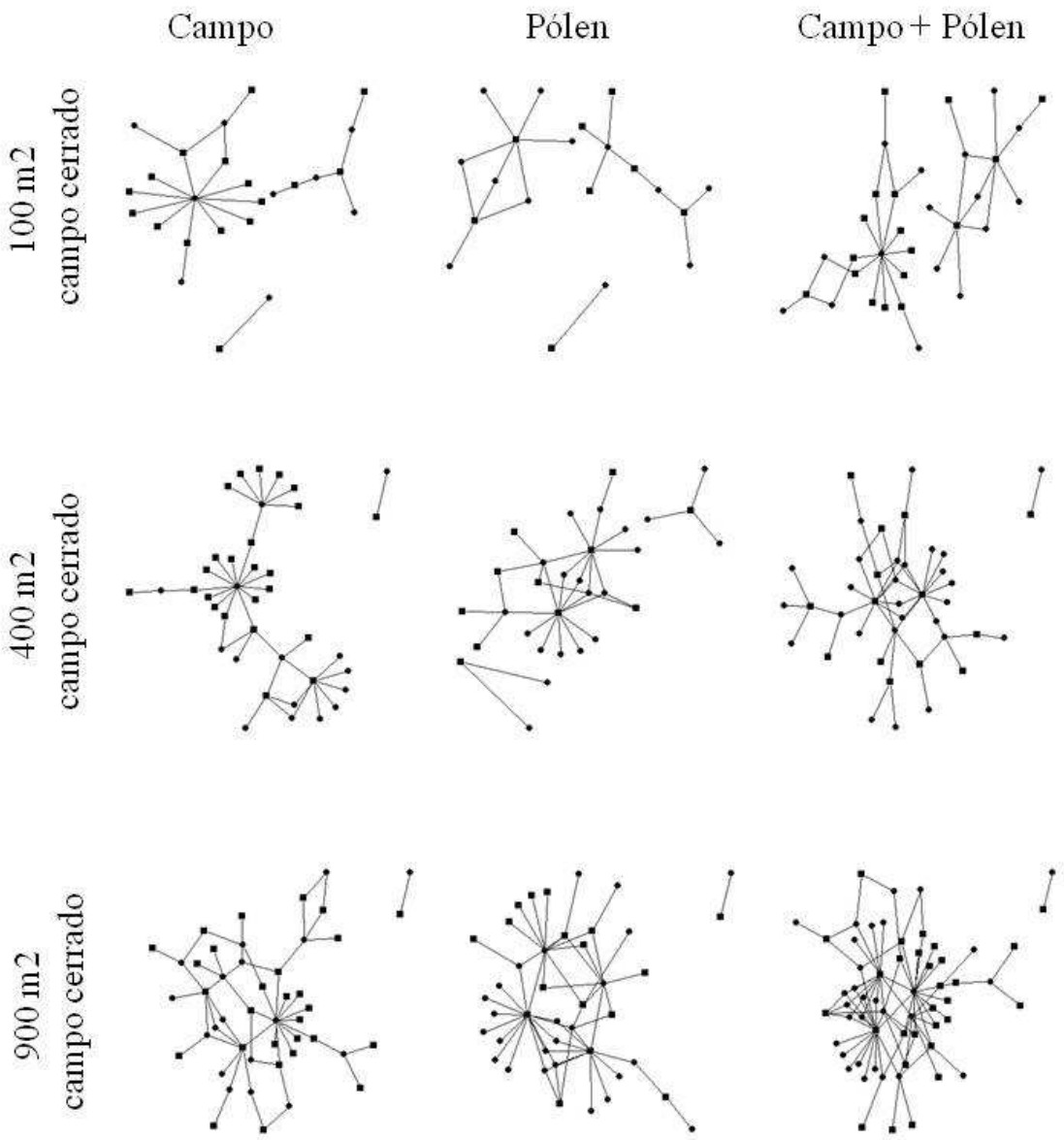


Figura 7. Redes de interação das parcelas localizadas no campo cerrado, construídas a partir de matrizes com dados de campo, pólen e campo+pólen, evidenciando os nós centrais. Os quadrados representam espécies de visitantes Apoidea e os círculos representam as espécies de plantas.

Discussão

As maiores mudanças nas métricas das redes devem-se à adição de novas espécies de plantas, que refletiu nas interações observadas e possíveis, generalização das redes e graus de aninhamento. A impossibilidade determinar adequadamente os grãos de pólen ao nível de espécie indica que as mudanças detectadas poderiam ser ainda mais proeminentes. É possível que, por aumentar a probabilidade de detecção de uma nova espécie de planta, a escolha de maiores tamanhos de área amostrados, associada a uma maior intensidade de coleta de visitantes, diminua a diferença entre as métricas obtidas de redes C, P e CP. Ainda assim, em sistemas com tamanha diversidade, a complementação de dados de campo com informações polínicas ajuda a reduzir esse esforço amostral e diminui o viés causado pela metodologia usual para construção de redes.

Em um ecossistema mediterrâneo menos diverso, onde 19 espécies de plantas representavam 99,96% da disponibilidade de flores e o período de atividade dos visitantes florais tendia a ser curto, Bosch *et al.* (2009) não detectaram diferenças entre o número de espécies de animais e plantas, quando adicionaram dados polínicos aos dados de campo. No entanto, eles desconsideraram todos os grãos de pólen que não pertenciam às espécies de plantas observadas. Por tal motivo, neste trabalho foram encontradas diferenças mais discrepantes entre as métricas das redes.

Não encontrar grãos de pólen de plantas observadas no corpo do visitante floral ou não encontrar um número suficiente de grãos para que eles possam ser incluídos na análise são eventos aparentemente comuns nesses sistemas. Outro evento comum é encontrar no corpo dos visitantes grãos de pólen de plantas não observadas diretamente, oriundos de visitas anteriores realizadas a espécies de plantas localizadas nos arredores de parcelas estudadas. Outros autores também indicaram fatos semelhantes, como Kanstrup & Olesen (2000), em estudos sobre interações em uma floresta úmida

Equatoriana; Forup *et al.* (2008), em uma análise sobre a restauração de interações ecológicas; e Bosch *et al.* (2009), em um estudo sobre complementaridade de redes construídas com dados de campo e palinológicos.

Nível de generalização das redes

A generalização das redes medida pela conectância aumenta quando comparamos redes C e P, porém volta a diminuir em CP. Este fato pode ser um indicador de que o número de interações não observadas seja ainda maior. No entanto, para confirmar essa suposta tendência, seria necessária uma coleta mais intensiva em parcelas com áreas maiores. Em biomas megadiversos com alta diversidade beta como o cerrado (Felfili & Felfili 2001; Felfili & Silva 2005; Lima-Ribeiro 2007), somente a partir de um alto número de amostras é possível uma aproximação do provável número existente de espécies (Carvalho *et al.* 2005; Aguiar 2006). A representação desses dados através de curvas de rarefação mostra que raramente este número estabiliza. Mesmo com altos esforços amostrais, para muitos grupos taxonômicos, o número de espécies continua aumentando e o intervalo de confiança continua amplo. Se isso ocorre para as espécies, também deve acontecer para as interações possíveis, como visto no Capítulo 1 e, conseqüentemente, de forma inversa para a conectância (Jordano 1987).

Como esperado, houve aumento do nível de generalização das espécies de visitantes nas redes P e CP muito superior ao encontrado nas redes C. Ou seja, as informações baseadas em dados de campo, que têm sido obtidas com análises de redes a respeito de visitantes florais, tendem a subestimar seu provável grau de generalização. Segundo Jordano *et al.* (2006), em análises de distribuição dos graus das espécies, é comum encontrarmos dentre os visitantes florais espécies generalistas extremas (cuja distribuição de graus se ajusta à lei da potência), enquanto que entre as espécies de plantas isso não é comum (e se ajustam à potência truncada). Como já havia sido sugerido por Jordano *et al.* (2006), a razão desses ajustes pode estar ligada ao fato de

que as coletas são geralmente centradas nas plantas, não nos visitantes, hipótese corroborada por Bosch *et al.* (2009). Os resultados obtidos aqui indicam também esta tendência, quando observada a inversão no grau das espécies de plantas e visitantes. No entanto, não foi possível fazer os ajustes a essas distribuições dado o pequeno tamanho das redes (Guimarães *et al.* 2005).

A inversão na generalização, medida pelo grau médio de interações das plantas e dos visitantes, parece ser uma das consequências mais fortes do tipo de dado utilizado para construção das matrizes (se P ou C). Isso ocorre por que, ao centrar as coletas nas plantas, tem-se um número relativamente maior de visitantes raros (que interagem apenas uma ou poucas vezes), diminuindo o seu grau médio, e vice-versa. Por isso usar apenas um desses conjuntos de dados provoca uma interpretação enviesada da estrutura de interações, principalmente porque penaliza a abundância de um dos lados (plantas ou visitantes). Este enviesamento mostra o quão importante é ter as duas formas complementares de coleta para caracterizar a rede de interações.

Outra evidência dessa relevância é dada pelo número de interações observadas, que é praticamente idêntico entre redes C e P, porém bem mais alto para CP. Alguns autores defendem o argumento de que a preservação de interações ou de grupos funcionais seja tão importante quanto a conservação de espécies em particular (Bascompte *et al.* 2003; Rico-Gray & Oliveira 2007). Portanto, se os estudos de redes forem utilizados como base para a determinação de processos ou atitudes conservacionistas, é necessário ter consciência de que a maior parte dos resultados que tem sido obtido pode apresentar um forte viés amostral.

Centrar as coletas nas plantas aumenta a probabilidade de detecção de novas interações para cada indivíduo observado (Figura 3B). Além disso, as espécies de visitantes são apenas esporadicamente detectadas, em uma freqüência que provavelmente reflete uma interação entre a sua densidade no ambiente e preferências florais. Dessa forma, em uma matriz de adjacência construída a partir de dados C,

espera-se que haja muitas espécies de visitantes cujo número de interações seja um, e que essa quantidade de uns seja maior nos visitantes que nas plantas.

Já em matrizes de adjacência construídas a partir de dados P, observa-se que ocorre o contrário. Ao identificar as possíveis visitas realizadas antes da captura, diminui-se o número de interações únicas para os visitantes, à medida que grãos de novas espécies de plantas são identificados. Mas o número de interações únicas para as plantas (provavelmente raras e não observadas) aumenta, o que se reflete no grau médio das espécies. Paralelamente, se há espécies de plantas com alta abundância no ambiente, há uma maior probabilidade de que elas tenham sido visitadas anteriormente à coleta dos visitantes, possivelmente de forma proporcional a essa abundância. Se isso acontece, o número de interações para essa espécie de planta abundante deve aumentar substancialmente e ela pode ser considerada uma generalista extrema. A consequência disso seria a distribuição de freqüências dos graus das espécies de plantas ajustadas à lei da potência e dos visitantes à potência truncada em redes construídas a partir de dados P.

Mudanças estruturais

É possível que, apesar de algumas redes terem sido consideradas significativamente aninhadas, segundo o modelo nulo adotado, os baixos valores de aninhamento (NODF) sejam um indício de uma estrutura mista, com módulos ou em gradiente. Bosch *et al.* (2009) encontraram mudanças na estrutura das redes, em especial na modularidade das mesmas. Olesen *et al.* (2007) detectaram, em redes de interação de comunidades completas, módulos formados por abelhas Centridini e espécies de plantas produtoras de óleo. Por isso, se existirem módulos neste trabalho, eles devem estar relacionados às interações entre Malpighiaceae (plantas produtoras de óleo) e visitantes Centridini (abelhas coletoras de óleo), que são grupos notadamente relacionados (Gottsberger 1986). Ao mesmo tempo, é possível que haja um efeito em

gradiente, resultado de uma troca de espécies relacionadas à alta sazonalidade do cerrado.

Em termos estruturais, as redes P são mais aninhadas. A métrica de aninhamento NODF é considerada bastante robusta em relação ao número de espécies. Ela atinge o seu grau máximo quando as colunas são subconjuntos perfeitos, se comparadas da esquerda para a direita e de cima para baixo e os somatórios de cima para baixo são decrescentes (Almeida-Neto *et al.* 2008). A maior conectância, que expressa também o preenchimento da matriz, bem como a forma pela qual novas ligações foram inseridas nas redes P, devem ser responsáveis por esta diferença. É possível que o menor aninhamento nas matrizes C tenha sido causado pela falha na observação de uma série de interações. Essas interações possivelmente não foram registradas em campo devido à baixa quantidade de plantas presentes dentro das parcelas, em comparação as disponíveis no seu entorno. Por isso a união de ambas as formas equilibrou os valores de NODF encontrados nas matrizes CP.

As hipóteses mais aceitas para a ocorrência de padrões aninhados em comunidades interativas são: 1) amostragem passiva, que assume um gradiente de abundância (Medan *et al.* 2007); 2) força de interação assimétrica, que assume o conceito de especialização ecológica (Bascompte *et al.* 2003; Jordano *et al.* 2006); e 3) complementaridade fenotípica, que assume o conceito de especialização morfológica (Rezende *et al.* 2007). Mesmo que haja diferença entre alguns dos resultados obtidos em redes C e P, estas redes são abordagens distintas da mesma comunidade. Por isso não deve haver diferenças na especialização e na complementaridade fenotípica, a não ser que a diferença observada seja um artefato oriundo de vieses amostrais. Embora o número de amostras nas redes P (número de visitantes capturados) seja menor do que em C (10 min. de observação em indivíduos floridos), o maior número de interações observadas indica que mais esforço amostral seria necessário para que novas interações pudessem ser detectadas. Possivelmente o grau de aninhamento das comunidades interativas de plantas e visitantes florais também tem sido subestimado em redes C.

O grau de centralização das redes

Apesar de não significativo, o aumento de 32,7±22,15 (Média±EP) na centralização das redes C em comparação às P, aponta uma tendência diferente do esperado. A discrepância de interações aumenta com a adição de novas ligações, ao invés de diminuir, o que corrobora os resultados encontrados por Bosch *et al.* (2009). Como as áreas amostradas eram pequenas, o acréscimo de informação através de dados polínicos aumentou o número de plantas nas redes, incluindo aquelas que não foram observadas durante a coleta de dados no campo. Isso fez com que o número de espécies de visitantes aumentasse o seu grau médio, mas também acrescentou uma série de espécies de plantas com uma ou poucas interações.

Além disso, é possível que algumas espécies de visitantes tenham recebido maior quantidade de novas ligações. Como a maior parte dos visitantes coletados pertence às espécies *A. mellifera* e *T. spinipes*, duas espécies eussociais, com alta abundância e demanda de recursos para manutenção de seus ninhos perenes, é possível que sejam exatamente essas as espécies que mais receberam novas interações através de dados polínicos, embora elas apresentem comportamento de forrageamento massivo e fidelidade floral durante cada coleta. Por outro lado, algumas espécies solitárias também receberam um grande aumento no número de interações, com o acréscimo de dados polínicos, como as Megachilidae e alguns Halictidae.

Segundo Minckley & Roulston (2006), entre os grupos de polinizadores, a especialização é comum apenas em abelhas solitárias. Estes autores apontam 5 hipóteses para a origem da especialização neste grupo: 1) coleta eficiente; 2) processamento nutricional eficiente; 3) evitar competição; 4) intervalo de tempo limitado ou atenção seletiva; e 5) sincronização com apresentação de recursos. Neste trabalho, fica evidente que embora algumas espécies solitárias tenham aumentado a sua conectividade, os visitantes que ocupam posições periféricas na rede são basicamente os solitários.

Contudo este resultado deve ser interpretado com cautela, uma vez que espécies solitárias ocorrem em menor abundância no ambiente, dificultando a determinação de seus hábitos de visitação. Por isso, a especialização percebida em algumas espécies pode ser apenas uma falha na detecção de suas preferências florais devido a sua baixa abundância. Para avaliar este possível efeito, seria necessário estudar as preferências florais de cada uma das espécies, avaliando os recursos alimentares com que vários indivíduos proveem seus ninhos.

Embora seja sugerido por alguns autores que a importância das espécies solitárias como atores da função ecológica de polinização seja pequena, elas são a maioria nas comunidades de visitantes florais (Potts *et al.* 2006). A determinação do nível de especialização desse grupo torna-se importante, então, em ações conservativas. Na área de estudo não foram encontrados outros visitantes Apoidea eussociais além de *A. mellifera* e *T. spinipes*. O manejo do cerrado pelo fogo, prática ainda existente na EEI, destrói frequentemente os ninhos das abelhas, de forma que a colonização inicial das áreas após a queimada tende a ser feita por abelhas solitárias. Em parte isso ocorre porque, em ambientes perturbados, é mais fácil encontrar pequenos orifícios em troncos ou em solo desnudo, do que árvores com ocos de tamanho suficientemente grande para a colonização por espécies eussociais (embora algumas façam ninhos aéreos, como *T. spinipes*). Estes são fatores que denotam a importância ecológica de abelhas solitárias, sejam elas consideradas especialistas ou não.

Apesar da influência do tamanho da área amostrada e do número de amostras (Capítulo 1) em algumas métricas, estes efeitos foram controlados nas análises deste trabalho e, ainda assim, houve mudanças significativas nas métricas das redes quando comparamos redes C, P e CP. A construção de redes P mostra outros vieses amostrais e a sua adição aos dados de redes C ajudou a revelar uma série de interações não observadas diretamente no campo, tanto para espécies de plantas observadas, quanto para outras que não possuíam indivíduos dentro das parcelas.

O aumento da generalização e, por conseguinte, da conectância das espécies de plantas, representa um fator importante em termos do entendimento sobre a capacidade de persistência das espécies no ambiente, no caso de extinções locais de seus recursos florais preferenciais (Dunne *et al.* 2002). Também foi possível verificar que informações sobre o nível de generalização das espécies de visitantes são geralmente subestimados. Apesar do comportamento aparentemente especialista dos visitantes, algumas vezes simplesmente não se consegue observar a ocorrência de interações pela baixa densidade de determinadas espécies de visitantes. Este viés pode ser em parte contornado com a complementação dos dados C com dados P. Uma interface dos estudos de redes com informações sobre a bionomia dos visitantes certamente ajudará, em trabalhos futuros, a entender melhor os mecanismos que tornam alta a frequência de visitantes especialistas. Por exemplo, os níveis de socialidade, as características do comportamento de forrageio envolvendo exploração sequencial de recursos e as variações individuais sobre a escolha dos mesmos, associados ao grau de generalização das espécies, poderá gerar informações relevantes acerca da forma de evolução e estruturação dessas comunidades interativas.

Bibliografia Citada

Aguiar, W. M. (2006). Dissertação. Comunidade de abelhas Euglossina (Hymenoptera; Apidae) em remanescentes de mata estacional semidecidual sobre tabuleiro no Estado do Rio de Janeiro. UENFDR.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P. R., Loyola, R. D., & Ulrich, W. (2008). A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. Oikos, 117, 1227-1239.

Armbruster, W. S. (2006). Evolutionary and ecological aspects of specialized pollination: views from the Arctic to the Tropics. In N. M. Waser & J. Ollerton, Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization (pp. 260-282). Chicago: University of Chicago Press.

Bascompte, J., & Jordano, P. (2007). Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. Annual Review of Ecology Evolution and Systematics, 38, 567-593.

Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C. J., & Olesen, J. M. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. PNAS, 100(16), 9383-9387.

Biesmeijer, J. C., Roberts, S. P., Reemer, M., Ohlemuller, R., Edwards, M., Peeters, T., et al. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. Science, 313, 351-354.

Borgatti, S. P., & Everett, M. G. (1999). Models of core/periphery structures. Social Networks, 21, 375–395.

Borgatti, S. P., Everett, M. G., & Freeman, L. C. (2002). Ucinet for windows: Software for Social Network Analysis. Harvard, MA: Analytic Technologies.

Bosch, J., González, A. M., Rodrigo, A., & Navarro, D. (2009). Plant–pollinator networks: adding the pollinator's perspective. Ecology Letters, 12, 409-419.

Carvalho, F. A., Rodrigues, V. H., Kilka, R. V., Siqueira, A. S., Araújo, G. M., Schiavini, I., et al. (2005). Composição florística, riqueza e diversidade de um cerrado sensu stricto no sudeste do Estado de Goiás. Bioscience Journal, Uberlândia, 24(4), 64-72.

Delgado, J. M., Barbosa, A. F., Silva, C. E., Zancheta, D., Gianotti, D., Pinheiro, G. S., et al. (2004). Plano de manejo integrado das Unidades de Conservação de Itirapina, SP (p. 100). Itirapina, SP: Instituto Florestal de São Paulo.

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

Eickwort, G. C., & Ginsberg, H. S. (1980). Foraging and mating behaviour in Apoidea. Annual review of Entomology, 25, 421-446.

Felfili, J. M., & Silva, M. C. (2005). Diversidade alfa e beta no cerrado sensu strictu, Distrito Federal, Goiás, Minas Gerais e Bahia. In A. Scariot, J. C. Silva, & J. M. Felfili, Cerrado: Ecologia, biodiversidade e conservação (Vol. 27, pp. 143-154). Brasília: Ministério do Meio Ambiente.

Felfili, M. C., & Felfili, J. M. (2001). Diversidade alfa e beta no cerrado sensu stricto da Chapada Pratinha, Brasil. Acta Botanica Brasilica, 15(2), 243-254.

Forup, M. L., Henson, K. S., Craze, P. G., & Memmott, J. (2008). The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. Journal of Applied Ecology, 45, 742-752.

Freeman, L. C. (1979). Centrality in social networks: Conceptual clarification. Social Networks, 1, 215-239.

Goldwasser, L., & Roughgarden, J. (1997). Sampling effects and the estimation of food-web properties. Ecology, 78(1), 41-54.

Gottsberger, G. (1986). Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. Plant Systematics and Evolution, 152(1-2), 1615-6110.

Guimarães, P. R., Aguiar, M. A., Bascompte, J., Jordano, P., & Reis, S. F. (2005). Random initial condition in small Barabasi-Albert networks and deviations from the scale-free behavior. Physical Review E, 71(3 Pt 2B), 037101.

Jordano, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. American Naturalist, 129(5), 657-677.

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2003). Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. Ecology Letters, 6(1), 69-81.

Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In N. M. Waser & J. Ollerton, Specialization and generalization in plant-pollinator interactions (173-199., pp. 173-199). Chicago: University of Chicago Press.

Kanstrup, J., & Olesen, J. M. (2000). Plant-flower visitor interactions in a neotropical rain forest canopy: Community structure and generalization level. In Ø. Totland, W. S. Armbruster, C. Fenster, U. Molau, L. A. Nilsson, J. M. Olesen, et al., The Scandinavian Association for Pollination Ecology honours Knut Fægri (Vol. 39, pp. 33-41). Oslo: The Norwegian Academy of Science and Letters.

Lima-Ribeiro, M. S. (2007). Distribuição espacial de espécies arbóreas em fragmentos de cerrado sentido restrito no Planalto Central Brasileiro – GO. Biociências, Porto Alegre, 15(2), 160-165.

Medan, D., Perazzo, R. P., Devoto, M., Burgos, E., Zimmermann, M. G., Ceva, H., et al. (2007). Analysis and assembling of network structure in mutualistic systems. Journal of Theoretical Biology, 246(3), 510-21.

Minckley, R. L., & Roulston, T. H. (2006). Incidental mutualisms and pollen specialization among bees. In N. M. Waser & J. Ollerton, Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization (pp. 69-98). Chicago and London: The University of Chicago Press.

Nielsen, A., & Bascompte, J. (2007). Ecological networks, nestedness and sampling effort. Journal of Ecology, 95, 1134-1141.

Olesen, J. M., & Jordano, P. (2002). Geographic patterns in plant-pollinator mutualistic networks. Ecology, 83, 2416-2424.

Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 104(50), 19891-6.

Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. (2008). Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. Ecology Letters, 11, 564-575.

Potts, S., Petanidou, T., Roberts, S., Otoole, C., Hulbert, a., Willmer, P., et al. (2006). Plant-pollinator biodiversity and pollination services in a complex Mediterranean landscape. Biological Conservation, 129(4), 519-529.

Quinn, G. P., & Keough, M. J. (2002). Experimental design and data analysis for biologists (p. 537). New York: Cambridge University Press.

Raw, A. (1974). Preferences of three Osmia species (Hymenoptera). Oikos, 25(1), 54-60.

Rezende, E. L., Jordano, P., & Bascompte, J. (2007). Effects of phenotypic complementarity and phylogeny on the nested structure of mutualistic networks. Oikos, 116, 1919-1929.

Rico-Gray, V., & Oliveira, P. S. (2007). The ecology and evolution of ant-plant interactions. Chicago: The University of Chicago Press.

Srinivasan, U. T., Dunne, J. A., Harte, J., & Martinez, N. D. (2007). Response of complex food webs to realistic extinction sequences. Ecology, 88(3), 671-82.

Vázquez, D. P., & Aizen, M. A. (2006). Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. In N. M. Waser & J.

Ollerton, Specialization and generalization in plant-pollinator interactions (pp. 201-219). Chicago: University of Chicago Press.

Waser, N. M. (1986). Flower constancy: Definition, cause, and measurement. The American Naturalist, 127(5), 593-603.

Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Williams, N. M., & Ollerton, J. (1996). Generalization in pollination systems, and why it matters. Ecology, 77(4), 1043-1060.

Wcislo, W. T., & Cane, J. H. (1996). Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. Annual review of Entomology, 41, 257-86.

Zar, J. H. (1999). Biostatistical analysis (p. 663). Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall.

Conclusões

1. O número de espécies de Apoidea visitantes e de plantas não difere entre as fitofisionomias, mas aumenta nas parcelas maiores. Em nenhuma das parcelas houve estabilização à medida que se aumentou o esforço amostral, indicando que 110 amostras não foram suficientes para esgotar a comunidade em termos de riqueza de espécies;

2. O número de interações observadas e possíveis não diferiu entre as fitofisionomias, mas aumentou em parcelas maiores. Em nenhuma das parcelas as curvas de rarefação se estabilizaram com até 110 amostras;

3. A generalização das redes, medida por conectância, é semelhante tanto entre as fitofisionomias quanto em parcelas de tamanho distinto, estabilizando-se com pequenos números de amostras. Isso indica alta robustez dessa métrica quanto às variações na matriz ambiental, ao esforço amostral e ao tamanho da área amostrada. A generalização das plantas e dos visitantes Apoidea, medidas pelo seu grau médio, também não foi diferente ente as fitofisionomias e entre os tamanhos das áreas amostradas. É uma métrica robusta, que se estabilizou com poucas amostras. O número médio de interações para as plantas foi maior que o dos visitantes Apoidea, indicando sua maior generalização;

4. Os graus de aninhamento das redes, medidos por NODF, foram semelhantes entre as fitofisionomias e entre os tamanhos das áreas amostradas. Estabilizou-se com um baixo número de amostras, mostrando-se uma métrica também robusta;

5. As parcelas localizadas em fitofisionomias diferentes tiveram composição florística bastante semelhante, segundo a análise de similaridade. Nem mesmo a distância entre as parcelas estudadas foi capaz de explicar as pequenas variações encontradas;

6. A forma como as redes são construídas (se a partir de dados de observação de campo - C, polínicos - P, ou complementação de ambas as formas - CP) altera o nível de generalização da rede medida através da conectância, que aumentou em CP, provavelmente devido ao aumento da conectividade das espécies raras de visitantes. Ao mesmo tempo, a generalização das espécies, medida pelo seu grau médio, aumentou em redes P e CP para os visitantes florais e diminuiu para as plantas nas redes P. Essa inversão nos graus demonstra claramente a relevância da complementaridade das formas de obtenção dos dados para diminuir vieses amostrais de cada forma isolada;

7. O grau de aninhamento, medido por NODF, foi baixo, mas significativo, em muitas das redes, e aumentou em redes P. A complementaridade dos dados em CP mostra que, ainda que haja uma tendência no seu aumento, esta métrica mostrou-se robusta, neste trabalho, às formas de coleta dos dados;

8. Não houve mudança no grau de centralidade das redes. Apesar de haver uma tendência no seu aumento, a forma como novas ligações foram inseridas nas matrizes CP mantiveram o mesmo padrão de matrizes C e P isoladas, o que indica uma robustez dessa métrica com relação aos dados utilizados para a construção das matrizes.

Anexo 1

Tabela 1. Lista de espécies de plantas que ocorreram em cada uma das parcelas e floresceram durante este estudo. * indica espécies que não foram visitadas. A – 100m^2, B – 400 m^2, C – 900 m^2.

Família (Subfamília)	**Espécie**	**CC**			**CS**		
		A	B	C	A	B	C
Amaranthaceae	*Gomphrena macrocephala* A.St.-Hill.					x	
Asteraceae	Asteraceae sp1						x
	Asteraceae sp2		x	x		x	
	Baccharis dracunculifolia DC.	x		x	x	x	
	Bidens gardneri Baker	x		x	x	x	x
	Chresta sphaerocephala DC.*		x				
	Emilia sp.*	x		x			x
	Eupatorium subvelutinum DC.	x	x	x	x	x	x
	Gochnatia pulchra Cabrera				x		x
	Gomphrena agrestis Mart.		x		x		x
	Lessingianthus sp.		x			x	x
	Piptocarpha rotundifolia (Less.) Baker		x				
	Porophyllum ruderale (Jacq.) Cass.		x				
	Viguiera robusta Gardner				x	x	x
Bignoniaceae	*Jacaranda caroba* (Vell.) A. DC.			x			x
	Jacaranda ulei Bureau & K. Schum.		x	x			x
Caryocaraceae	*Caryocar brasiliense* Cambess.		x	x			x
Clusiaceae	*Kielmeyera coriaceae* Mart.			x			
	Kielmeyera grandiflora (Wawra) Saddi		x				
Convolvulaceae	*Evolvulus* sp.	x					x
	Ipomoea procurrens Meisn.			x		x	
Erythroxylaceae	*Erythroxylum suberosum* A.St.-Hill.	x		x			x

Tabela 1. Lista de espécies de plantas que ocorreram em cada uma das parcelas e floresceram durante este estudo. * indica espécies que não foram visitadas. A – 100m^2, B – 400 m^2, C – 900 m^2. (Cont.)

Família	Espécie	CC			CS		
Lamiaceae	Lamiaceae sp			x	x		
Leguminosae (Caesalpinioideae)	*Bauhinia rufa* (Bong.) Steud.			x	x	x	x
	Chamaecrista ramosa (Vogel) H.S. Irwin & Barneby	x	x	x	x	x	x
	Senna rugosa (G. Don) H.S. Irwin & Barneby		x	x	x	x	x
Leguminosae (Mimosoideae)	*Stryphnodendron rotundifolium* Mart.			x			
Leguminosae (Papilionoideae)	*Clitoria* sp.	x					x
	Stylosanthes gracilis Kunth.			x			
	Zornia crinita (Mohlenbr.) Vanni	x		x			
Malpiguiaceae	*Banisteriopsis stellaris* B. Gates	x	x	x	x	x	x
	Byrsonima coccolobifolia Kunth.	x	x	x	x	x	x
	Byrsonima intermedia A. Juss.	x	x	x	x	x	x
Myrtaceae	*Campomanesia pubescens* (DC.) O. Berg		x	x	x	x	x
	Eugenia klotzschiana O.Berg.		x				
Myrsinaceae	*Rapanea* cf. *guianensis* Aubl.			x			x
Portulacaceae	*Portulaca* cf. *mucronata* Link.	x					
Rubiaceae	*Alibertia obtusa* K. Schum.	x	x	x			x
	Galianthe sp.						x
	Palicourea rigida Kunth.						x
	Pouteria ramiflora (Mart.) Radlk.	x	x	x	x	x	x
	Tocoyena formosa (Cham. & Schltdl.) K. Schum.		x	x			x
Verbenaceae	*Lippia lupulina* Cham.		x	x			
	Lippia salviifolia Cham.		x				x

Tabela 1. Lista de espécies de plantas que ocorreram em cada uma das parcelas e floresceram durante este estudo. * indica espécies que não foram visitadas. A – 100m^2, B – 400 m^2, C – 900 m^2. (Cont.)

Família	**Espécie**	**CC**	**CS**
NI	NI*	x	

Tabela 2. Lista de espécies de visitantes florais Apoidea que foram coletados ao longo deste estudo.

SubFamília	Família	Espécie
Andreninae	Oxaeini	*Oxaea flavescens* Klug, 1807
Apinae	Apini	*Apis mellifera* Linnaeus, 1758
	Bombini	*Bombus (Fervidobombus) morio* Swederus, 1787
	Centridini	*Bombus (Bombus) atratus* Franklin, 1913
		Centris (Centris) flavifrons Fabricius, 1775
		Centris (Centris) nitens Lepeletier, 1841
		Epicharis (Epicharana) rustica Olivier, 1789
		Epicharis (Epicharis) bicolor Smith, 1854
		Epicharis (Epicharitides) iheringi Friese, 1899
	Euglossini	*Eulaema (Apeulaema) nigrita* Lepeletier, 1841
	Exomalopsini	*Exomalopsis (Exomalopsis) analis* Spinola, 1853
		Exomalopsis (Exomalopsis) fulvofasciata Smith, 1879
		Exomalopsis (Exomalopsis) minor Schrottky, 1910
	Meliponini	*Trigona spinipes* Fabricius, 1793
	Tapinotaspidini	*Paratetrapedia* sp1 Moure, 1941
		Paratetrapedia sp2 Moure, 1941
		Paratetrapedia sp3 Moure, 1941
		Paratetrapedia sp4 Moure, 1941
	Xilocopini	*Ceratina (Ceratinula)* sp1 Moure, 1941
		Ceratina (Ceratinula) sp2 Moure, 1941
		Ceratina (Crewella) sp3 Cockerell, 1903
		Ceratina (Crewella) sp4 Cockerell, 1903
		Ceratina (Crewella) sp5 Cockerell, 1903
		Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis Olivier, 1789

Tabela 2. Lista de espécies de visitantes florais Apoidea que foram coletados ao longo deste estudo. (Cont.)

SubFamília	**Família**	**Espécie**
Halictinae	Augochlorini	*Augochlora (Augochloropsis) smithiana* Cockerell, 1900
		Augochlorini sp1 Beebe, 1925
		Augochlorini sp2 Beebe, 1925
		Augochlorini sp3 Beebe, 1925
		Augochlorini sp4 Beebe, 1925
		Augochlorini sp5 Beebe, 1925
		Augochlorini sp6 Beebe, 1925
		Augochloropsis cff. *drepanis* Vachal, 1903
		Augochloropsis cff. *electra* Smith, 1853
		Augochloropsis sp1 Cockerell, 1897
		Augochloropsis sp2 Cockerell, 1897
		Augochloropsis sp3 Cockerell, 1897
		Augochloropsis sp4 Cockerell, 1897
		Ceratalictus sp1 Moure, 1943
		Paroxystoglossa sp1 Moure, 1941
		Paroxystoglossa sp2 Moure, 1941
	Halictini	*Agapostemon (Notagapostemon) chapadensis* Cockerell,
		Pseudagapostemon (Pseudagapostemon) ochromerus
		Pseudagapostemon sp1 Schrottky, 1909
		Dialictus sp1 Robertson, 1902
		Dialictus sp2 Robertson, 1902
		Halictini sp1 Thomson, 1869
Megachilinae	Megachilini	*Coelioxys* sp Latreille, 1809
		Megachile (Acentron) sp1 Mitchell, 1943
		Megachile (Leptorachina) sp2 Mitchell, 1980
		Megachile (Pseudocentron) sp3 Mitchell, 1934
		Megachile (Pseudocentron) sp4 Mitchell, 1934
		Megachile (Pseudocentron) sp5 Mitchell, 1934
		Megachile (Pseudocentron) sp6 Mitchell, 1934

Tabela 3. Tipos polínicos carregados pelos visitantes florais coletados e a associação que foi feita com os gêneros de plantas presentes dentro das parcelas estudadas.

Família (Subfamília)	**Tipo polínico**	**Espécie associada**
Gymnosperma		
	T.Pinus	
Monocotiledoneas		
Arecaceae	T.Butia	
Bromeliaceae	T.Bromeliaceae	
	T.Monocotiledoneae	
Poaceae	T.Poaceae	
Dicotiledoneas		
Amaranthaceae	T.Alternantara	
	T.Amaranthus	
	T.Gomphrena	*Gomphrena macrocephala* A.St.-Hill.
	T.Gomphrena	*Gomphrena agrestis*
Anacardiaceae	T.Anacardium	
	T.Lithraea	
Araliaceae	T.Schefflera	
Asteraceae	T.Bidens	*Bidens gardneri* Baker
	T.Eupatorium	*Baccharis dracunculifolia* DC.
	T.Eupatorium	*Eupatorium subvelutinum* DC.
	T.Eupatorium	*Porophyllum ruderale* (Jacq.) Cass.
	T.Eupatorium	*Viguiera robusta* Gardner
	T.Gochnatia	*Gochnatia pulchra* Cabrera
	T.Lessingianthus	*Lessingianthus sp.*
	T.Vernonia1	
	T.Vernonia2	
	T.Vernonia3	
	T.Asteraceae1	Asteraceae sp1
	T.Asteraceae2	Asteraceae sp2
	T.Asteraceae3	Asteraceae sp3
	Chres.sphae	*Chresta sphaerocephala* DC.

Tabela 3. Tipos polínicos carregados pelos visitantes florais coletados e a associação que foi feita com os gêneros de plantas presentes dentro das parcelas estudadas. (Cont.)

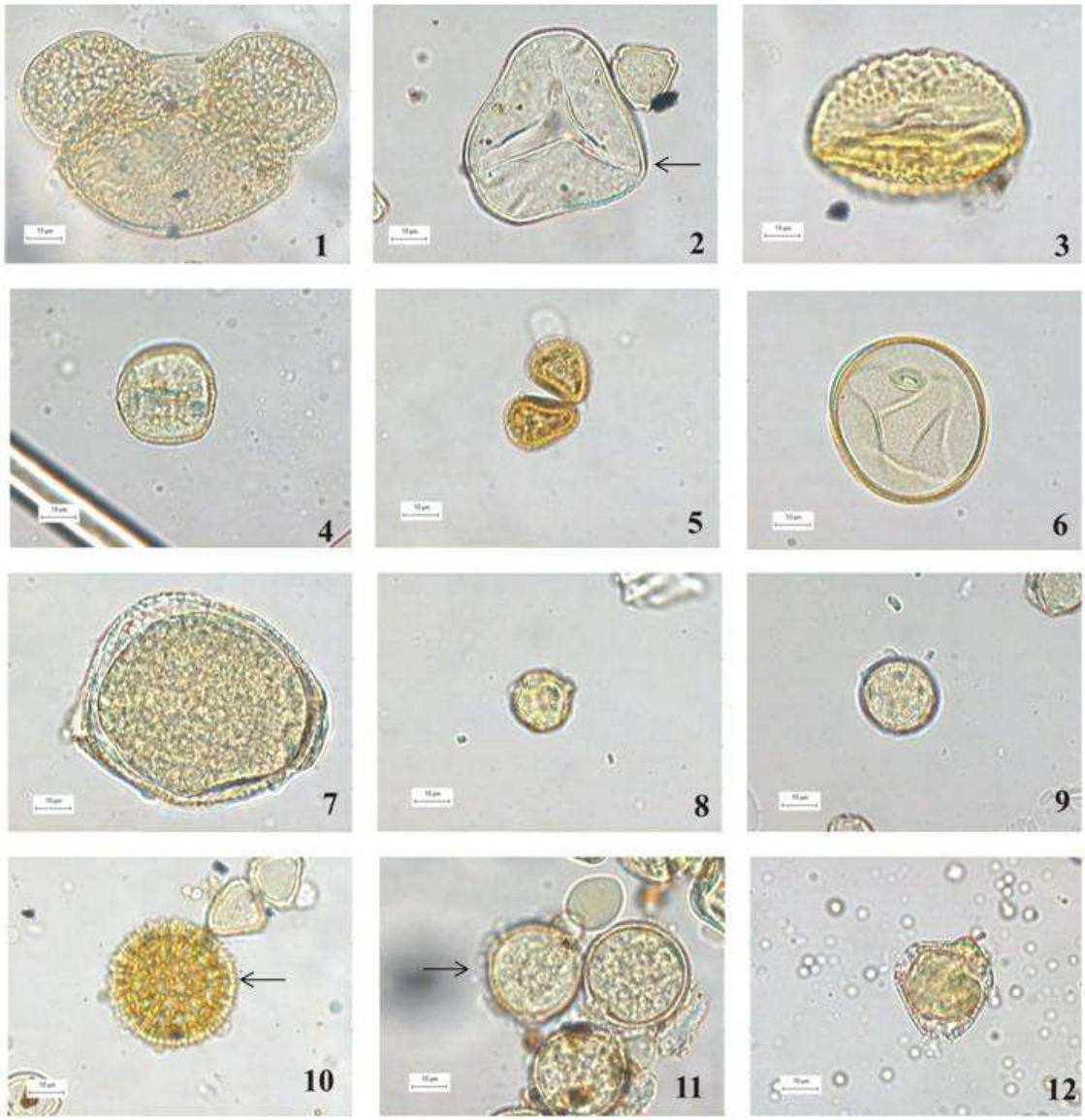
Família (Subfamília)	**Tipo polínico**	**Espécie associada**
	Emilia.sp	*Emilia* sp.
	Pipto.rotun	*Piptocarpha rotundifolia* (Less.) Baker
Bignoniaceae	T.Anapaegma	
	T.Arrabidaea	
	T.Bignoniaceae	
	Jacar.carob	*Jacaranda caroba* (Vell.) A. DC.
	Jacar.ulei	*Jacaranda ulei* Bureau & K. Schum.
Bombacaceae	T.Pseudobombax	
Caryocaraceae	T.Caryocar	*Caryocar brasiliense* Cambess.
Clusiaceae	Kielm.coria	*Kielmeyera coriaceae* Mart.
	Kielm.grand	*Kielmeyera grandiflora* (Wawra) Saddi
Convolvulaceae	T.Evolvulus	*Evolvulus* sp.
	T.Ipomoea	*Ipomoea procurrens* Meisn.
	T.Merremia	
Eriocaulaceae	T.Paepalanthus	
Erythroxylaceae	Eryth.suber	*Erythroxylum suberosum* A.St.-Hill.
Euphorbiaceae	T.Alchornea	
	T.Croton	
	T.Dalechampia	
Lamiaceae	T.Lamiaceae	Lamiaceae sp
Leguminosae (Caesalpinioideae)	T.Bauhinia	*Bauhinia rufa* (Bong.) Steud.
	T.Caesalpinia	
	T.Canavalia	
	T.Chamaecrista	*Chamaecrista ramosa* (Vogel) H.S. Irwin & Barneby
	T.Dalbergia	
	T.Fabaceae	
	T.Senna	*Senna rugosa* (G. Don) H.S. Irwin & Barneby

Tabela 3. Tipos polínicos carregados pelos visitantes florais coletados e a associação que foi feita com os gêneros de plantas presentes dentro das parcelas estudadas. (Cont.)

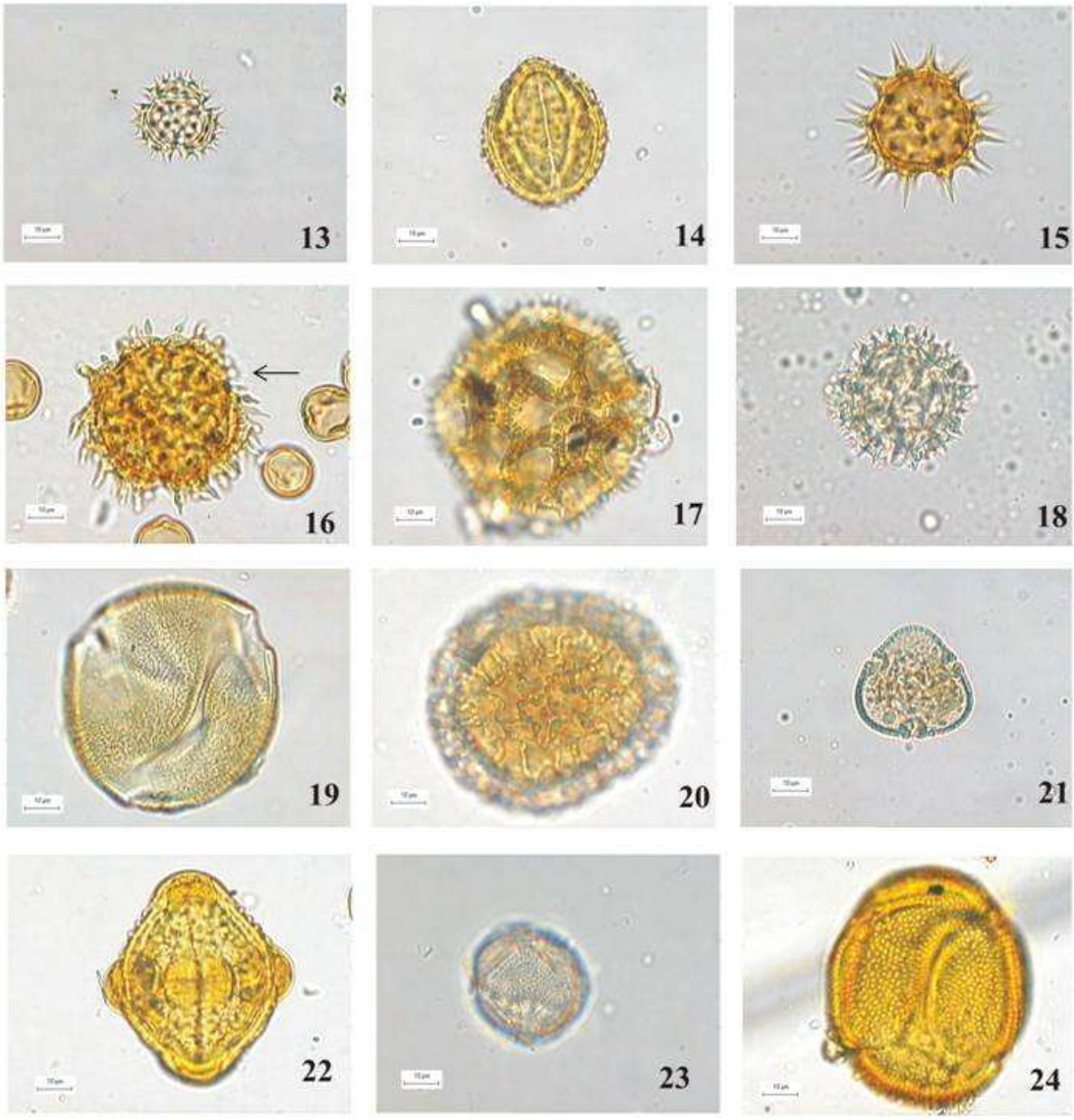
Família (Subfamília)	**Tipo polínico**	**Espécie associada**
Leguminosae (Mimosoideae)	T.Anadenanthara	
	T.Mimosa	
	T.Stryphnodendron	*Stryphnodendron rotundifolium* Mart.
Leguminosae (Papilionoideae)	T.Indigofera	
	T.Machaerium	
	T.Zornia	*Zornia crinita* (Mohlenbr.) Vanni
	Clitoria.sp	*Clitoria* sp.
	Stylo.graci	*Stylosanthes gracilis* Kunth.
Malpiguiaceae	T.Banisteriopsis	*Banisteriopsis stellaris* B. Gates
	T.Byrsonima	*Byrsonima coccolobifolia* Kunth.
	T.Byrsonima	*Byrsonima intermedia* A. Juss.
Melastomataceae	T.Melastomataceae	
Moraceae	T.Brosimum	
	T.Cecropia	
Myrtaceae	T.Eugenia	*Campomanesia pubescens* (DC.) O. Berg
	T.Eugenia	*Eugenia klotzschiana* O.Berg.
	T.Eucaliptus	
Myrsinaceae	T.Rapaneae	*Rapanea* cf. *guianensis* Aubl.
Piperaceae	T.Piper	
Portulacaceae	Portu.mucro	*Portulaca* cf. *Mucronata* Link.
Rubiaceae	T.Alibertia	*Alibertia obtusa* K. Schum.
	T.Emmeorhiza	
	T.Pouteria	*Pouteria ramiflora* (Mart.) Radlk.
	T.Rudgea	
	Galianthe.sp	*Galianthe sp.*
	Palic.rigid	*Palicourea rígida* Kunth.
	Tocoy.formo	*Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum.
Rutaceae	T.Citrus1	
	T.Citrus2	

Tabela 3. Tipos polínicos carregados pelos visitantes florais coletados e a associação que foi feita com os gêneros de plantas presentes dentro das parcelas estudadas. (Cont.)

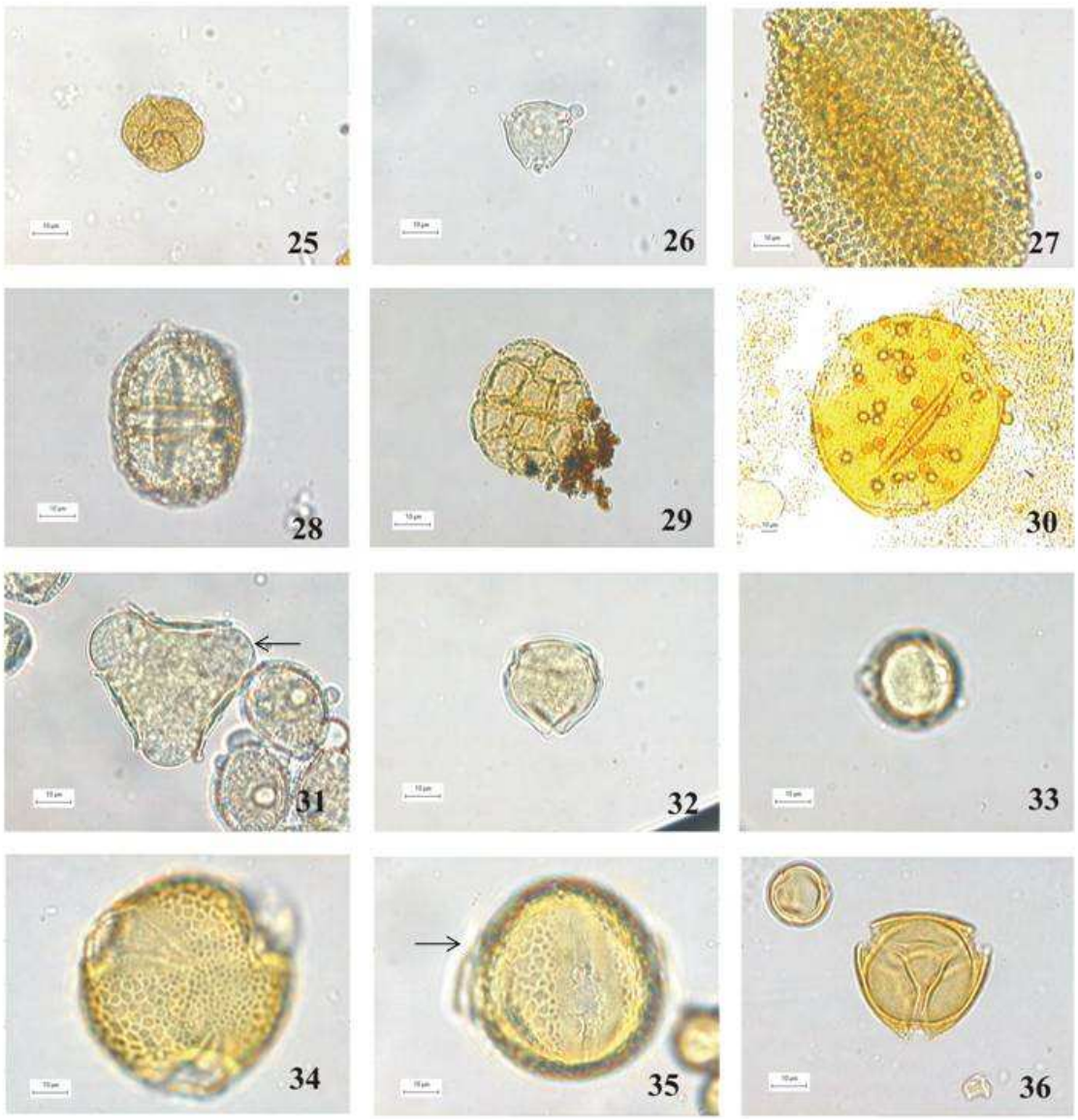
Família (Subfamília)	**Tipo polínico**	**Espécie associada**
Sapindaceae	T.Paullinia T.Serjania	
Solanaceae	T.Cestrum	
Sterculiaceae	T.Waltheria	
Verbenaceae	Lippi.lupul Lippi.salvii	*Lippia lupulina* Cham. *Lippia salviifolia*
Ulmaceae	T.Trema	
NI	NI T.1 T.2 T.3 T.4	NI



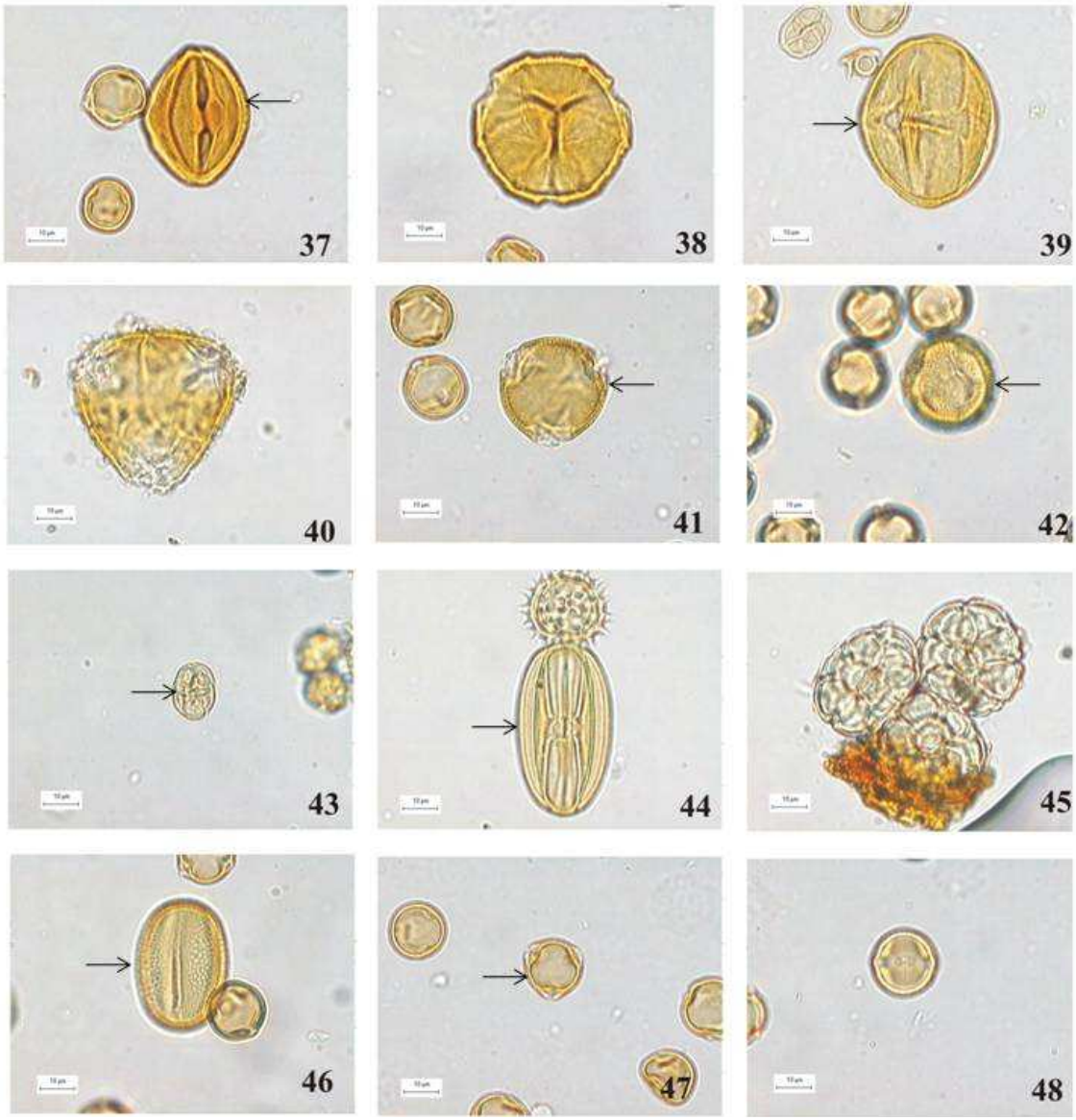
Figuras 1-12. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Gimnosperma. Fig. 1: Pinaceae, *Pinus*. Monocotiledôneas. Figs. 2-7: 2. Arecaceae, *Butia*. 3. Bromeliaceae. 4. Cyperaceae tipo 1. 5. Cyperaceae tipo 2. 6. Poaceae. 7. Monocotiledônea NI. Dicotiledôneas. Figs. 8-12: 8. Amaranthaceae, *Althernathera*. 9. Amaranthaceae, *Amaranthus*. 10. Amaranthaceae, *Gomphrena*. Fig. 11: Anacardiaceae, *Lithraea*. Fig. 12: Araliaceae, *Schefflera*. Escalas na figura=10µ.



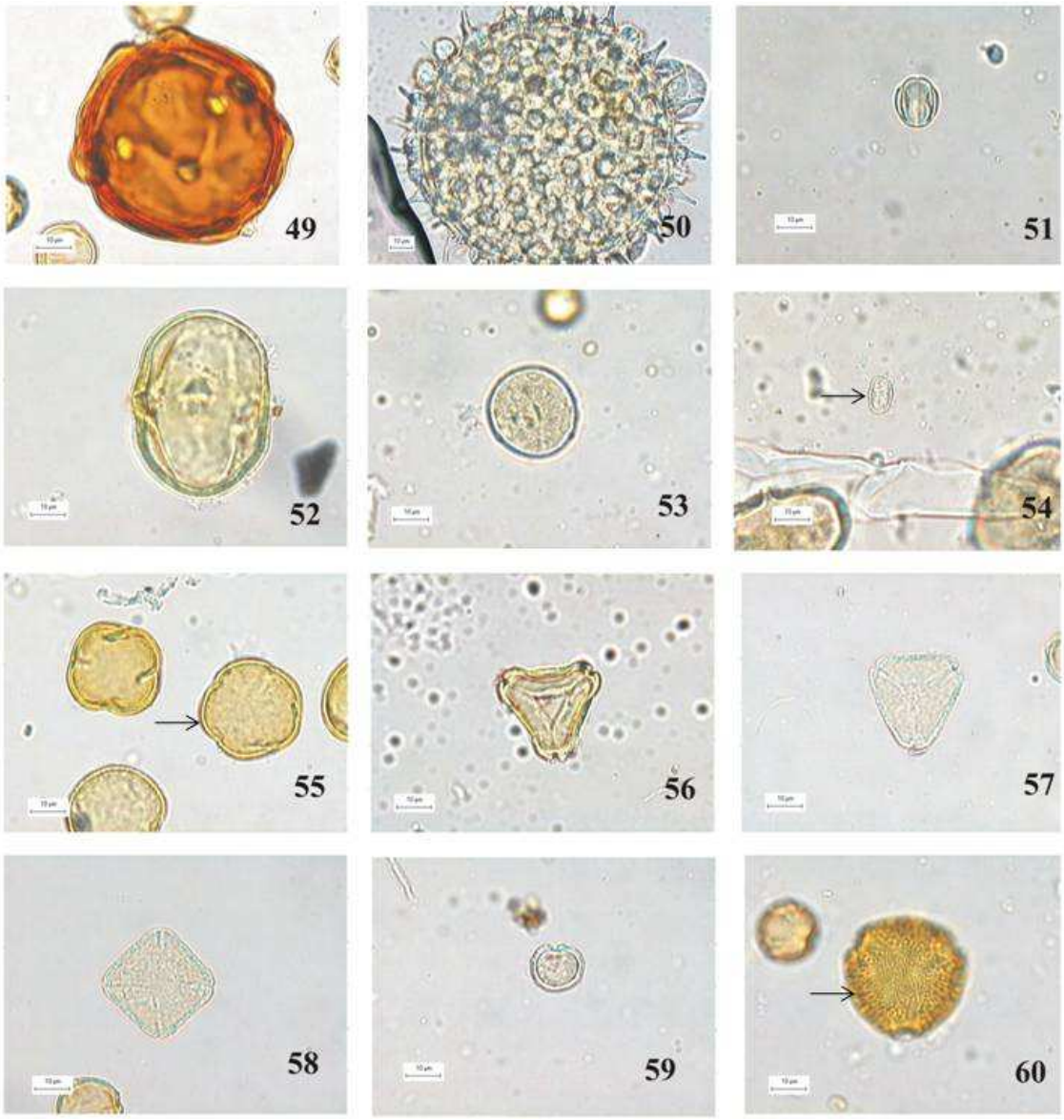
Figuras 13-24. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Figs. 13-18: Asteraceae. 13. *Eupatorium.* 14. *Gochnatia*. 15. *Bidens*. 16. *Vermonia* tipo 1. 17. *Lessingianthus*. 18. *Vernonia* tipo 2. Fig. 19: Bignoniaceae, *Arrabidadea.* Fig. 20: Bignoniaceae NI. Fig. 21: Bombacaceae, *Pseudobombax*. Fig. 22: Caryocaraceae, *Cariocar*. Fig. 23: Convolvulaceae, *Evolvulus.*Fig. 24: Convolvulaceae, *Merremia.* Escalas nas figuras=10 µ.



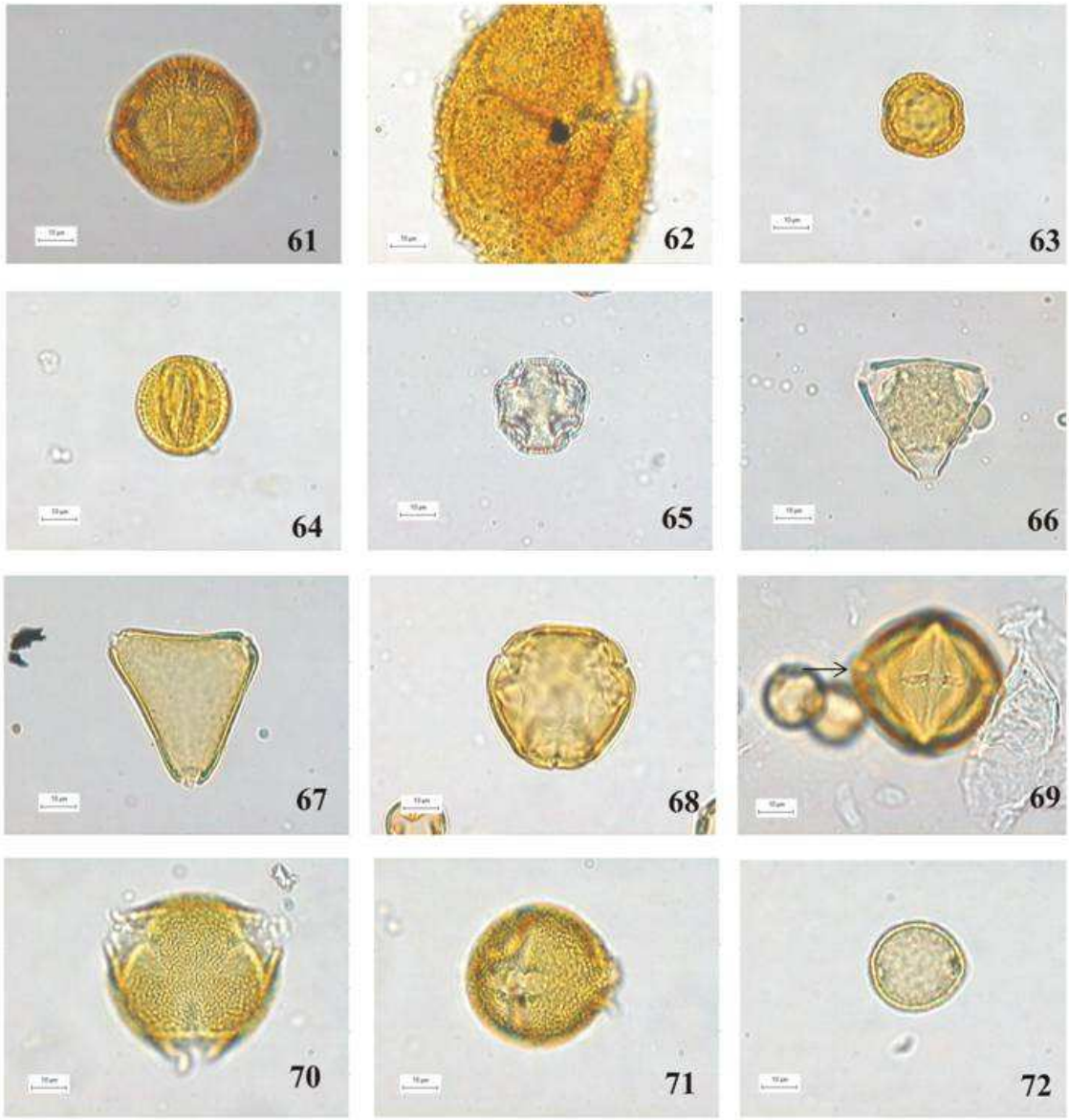
Figuras 25-36. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Fig. 25: Eriocaulaceae, *Paepalanthus.* Figs. 26-28: Euphorbiaceae. 26. *Alchornea*. 27. *Croton.* 28. *Dalechampia*. Figs. 29-36: Leguminosae. 29. *Anadenathera.* 30. *Bauhinia.* 31. *Canavalia.* 32. *Dalbergia*, vista polar. 33. *Dalbergia*, vista equatorial. 34. *Caesalpinia*, vista polar. 35. *Caesalpinia*, vista equatorial. 36. *Chamaecrista*, vista polar. Escalas nas figuras=10µ.



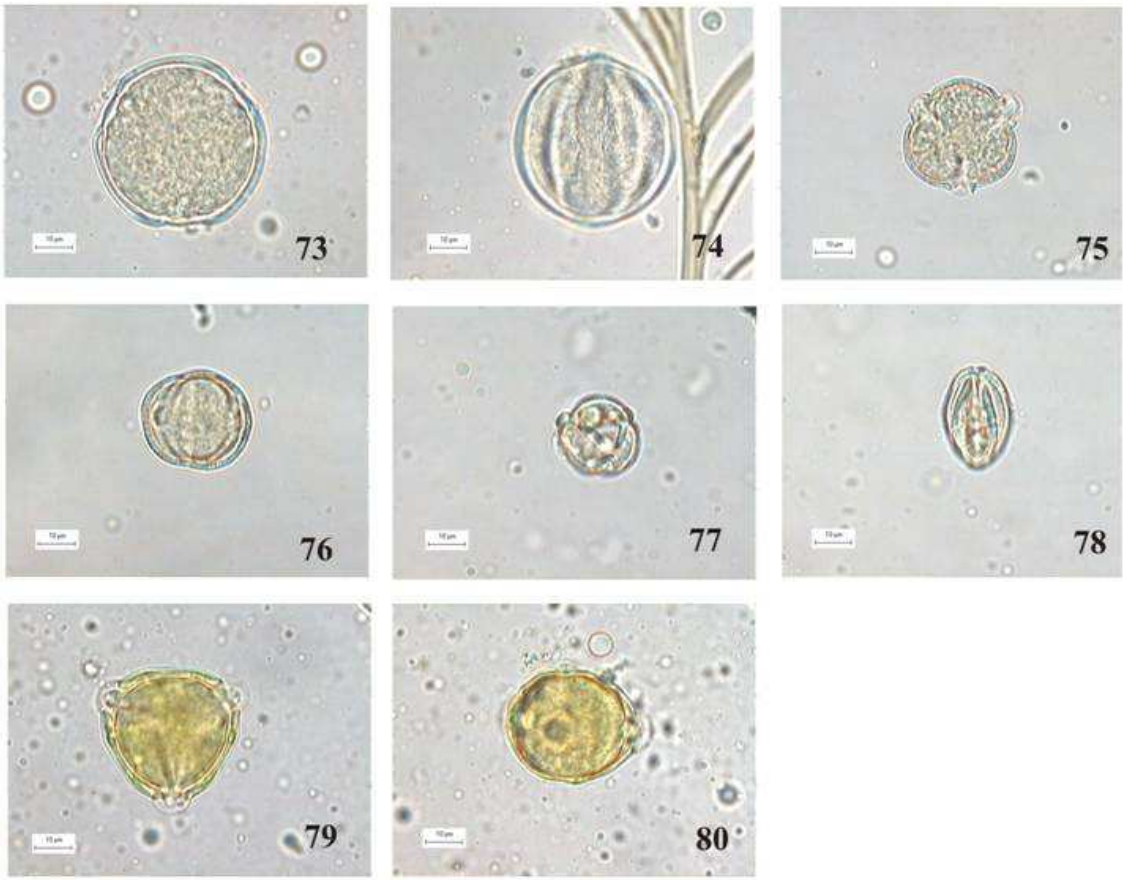
Figuras 37-48. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Figs. 37-46: Leguminosae. 37. *Chamaecrista*, vista equatorial. 38. Fabaceae, vista polar. 39. Fabaceae, vista equatorial. 40. *Indigofera*. 41. *Machaerium*, vista polar. 42. *Machaerium*, vista equatorial. 43. *Mimosa caesalpiniaefolia*. 44. *Senna*, vista equatorial. 45. *Stryphnodendron*. 46. *Zornia*, vista equatorial. Figs. 47-48: Malpighiaceae. 47. *Byrsonima*, vista polar. 48. *Byrsonima*, vista equatorial. Escalas nas figuras=10µ.



Figuras 49-60. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Fig. 49: Malpighiaceae, *Banisteriopsis.* Fig. 50: Malvaceae, *Ipomea*. Fig 51: Melastomataceae. Fig. 52: Meliaceae, *Pouteria*, vista equatorial. Figs. 53 e 54: Moraceae. 53. *Brosimum.* 54. *Cecropia.* Fig. 55. Myrsinaceae, *Rapanea.* Figs. 56-58: Myrtaceae. 56. *Eucalyptus*, vista polar. 57. *Eugenia*, vista polar, 3 aberturas. 58. *Eugenia*, vista polar 4 aberturas. Fig. 59: Piperaceae, *Piper*. Fig. 60: Rubiaceae, *Alibertia*, vista polar. Escalas nas figuras=10µ.



Figuras 61-72. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Figs. 61 e 62: Rubiaceae. 61. *Emmeorhiza*. 62. *Rudgea*. Figs. 63-65: Rutaceae. 63. *Citrus* tipo 1, vista polar. 64. *Citrus* tipo 1, vista equatorial. 65. *Citrus* tipo 2, vista polar. Figs. 66 e 67: Sapindaceae. 66. *Paullinia*. 67. *Serjania*. Figs. 68 e 69: Solanaceae. 68. *Cestrum*, vista polar. 69. *Cestrum*, vista equatorial. Figs. 70 e 71: Sterculiaceae. 70. *Waltheria*, vista polar. 71. *Waltheria*, vista equatorial. Fig. 72: Ulmaceae, *Trema*. Escalas nas figuras=10µ.



Figuras 73-80. Fotomicrografias dos grãos de pólen observados nas amostras de cargas de pólen dos visitantes florais da Estação Ecológica de Itirapina, SP. Dicotiledôneas. Figs. 73-80: Não identificados. 73. Tipo 1, vista polar. 74. Tipo 1, vista equatorial. 75. Tipo 2, vista polar. 76. Tipo 2, vista equatorial. 77. Tipo 3, vista polar. 78. Tipo 3, vista equatorial. 79. Tipo 4, vista polar. 80. Tipo 4, vista equatorial. Escalas nas figuras=10µ.