

Jaqueline Figuerêdo Rosa

**Dinâmica Espacial na Diversidade de  
Abelhas Centridini: Oferta de Óleos Florais  
como Medida da Qualidade do Habitat**

Salvador

2009

Jaqueline Figuerêdo Rosa

**Dinâmica Espacial na Diversidade de  
Abelhas Centridini: Oferta de Óleos Florais  
como Medida da Qualidade do Habitat**

Dissertação apresentada ao Instituto  
de Biologia da Universidade Federal  
da Bahia, para a obtenção de Título  
de Mestre em Ecologia e  
Biomonitoramento.

Orientador: Mauro Ramalho

Salvador

2009

Rosa, Jaqueline Figuerêdo

**Dinâmica Espacial na Diversidade  
de Abelhas Centridini: Oferta de Óleos  
Florais como Medida da Qualidade do  
Habitat**

Número de páginas: 88

Dissertação (Mestrado) - Instituto de  
Biologia da Universidade Federal da Bahia.

1. Centridini 2. Óleos florais 3.  
Malpighiaceae I. Universidade Federal da  
Bahia. Instituto de Biologia.

**Comissão Julgadora:**

---

Profa. Dra. Cândida Maria Lima Aguiar

---

Profa. Dra. Claudia Maria Jacobi

---

Prof. Dr. Mauro Ramalho

Orientador

Às duas mulheres da minha vida:  
Ivete da Silva Figuerêdo Rosa (minha querida e dedicada mãe);  
Iracilda Maria da Silva Figuerêdo (minha amada vovó).  
E a tia Cal (*In memoriam*)

Eu fico com a pureza das respostas das crianças:  
É a vida! É bonita e é bonita!  
Viver e não ter a vergonha de ser feliz,  
Cantar, e cantar, e cantar,  
A beleza de ser um eterno aprendiz.  
Ah, meu Deus! Eu sei  
Que a vida devia ser bem melhor e será,  
Mas isso não impede que eu repita:  
É bonita, é bonita e é bonita!  
E a vida? E a vida o que é, diga lá, meu irmão?  
Ela é a batida de um coração?  
Ela é uma doce ilusão?  
Mas e a vida? Ela é maravilha ou é sofrimento?  
Ela é alegria ou lamento?  
O que é? O que é, meu irmão?  
Há quem fale que a vida da gente é um nada no mundo,  
É uma gota, é um tempo  
Que nem dá um segundo,  
Há quem fale que é um divino mistério profundo,  
É o sopro do criador numa atitude repleta de amor.  
Você diz que é luta e prazer,  
Ele diz que a vida é viver,  
Ela diz que melhor é morrer  
Pois amada não é, e o verbo é sofrer.  
Eu só sei que confio na moça  
E na moça eu ponho a força da fé,  
Somos nós que fazemos a vida  
Como der, ou puder, ou quiser,  
Sempre desejada por mais que esteja errada,  
Ninguém quer a morte, só saúde e sorte,  
E a pergunta roda, e a cabeça agita.  
Fico com a pureza das respostas das crianças:  
É a vida! É bonita e é bonita!  
É a vida! É bonita e é bonita!

Gonzaguinha

Letra da Musica: O que é, o que é

## Agradecimentos

---

À Deus, pelos seu sopro de amor ao me dar a vida e pela força nos momentos difíceis e inspiração na hora certa;

A todos os Santos, Orixás e entidades religiosas de todas as religiões, que se dedicam a espalhar paz e amor à vida e/ou que tenham contribuído na minha jornada, em especial a Santa Bárbara e a Oyá;

À minha mãe, pela dedicação e pelas palavras de carinho que me fizeram continuar sempre;

Ao meu pai, por sempre me apoiar quando o argumento era educação;

Ao meu orientador Mauro Ramalho, por ter participado da construção da minha vida científica;

A minha irmã Ane, pela paciência e por aceitar participar das minhas coletas inúmeras vezes;

A todos aqueles que me ajudaram em minhas coletas: Ane, Ciro, Dany, João, Josué, Lícia, Maíse, Marília, Marli Emília, Mauro, Mariana Laly, Paulo César, Zafira, Zezinho, Sarapião;

Aos meus colegas do ECOPOL pelas contribuições valiosas e sem os quais, eu não teria conseguido coletar em todos os pontos necessários: Dany, João, Marília, Zafira;

Um agradecimento especial a aquela que esteve presente nas coletas de praticamente todos os pontos, que sempre esteve pronta a ajudar, a minha amiga do mato: Dany Monteiro;

Pelo profissionalismo e amizade de Sarapi, D. Sônia, D. Cristina e seu esposo S. Gileno;

À Dra. Favizia Freitas de Oliveira da Universidade Estadual de Feira de Santana pela identificação das abelhas;

Aos colegas, professores e profissionais do Programa de Pós-Graduação, pelas valiosas ajudas e contribuições;

Às professoras Dra. Cândida Maria Lima Aguiar (Universidade Estadual de Feira de Santana) e Dra. Claudia Maria Jacobi (Universidade Federal de Minas Gerais), que participaram da minha banca, pelas valiosas contribuições;

Ao CNPq (481113/2004-5) e a Fapesb (APR0114/2006) pelo apoio financeiro concedido ao projeto integrado do ECOPOL (Laboratório de Ecologia da Polinização).

Às Plantações Michelin da Bahia Ltda. pelo apoio logístico nas coletas nos pontos na área das plantações e na APA Pratigi.

**A todos meu muito Obrigada e um grande sorriso.**

# Índice

---

|   |    |
|---|----|
| <b>Introdução Geral</b> .....   | 10 |
| Relação entre produtividade de Recursos e diversidade de espécies .....   | 10 |
| As flores como fontes de recurso .....  | 15 |
| Plantas que oferecem óleos.....   | 20 |
| Abelhas coletoras de óleos .....  | 22 |
| A relação entre a oferta de óleos florais e a diversidade de Centridini .....   | 25 |
| <b>Artigo - Dinâmica Espacial na Diversidade de Abelhas Centridini: Oferta de Óleos Florais como Medida da Qualidade do Habitat</b> ..... | 30 |
| Abstract.....   | 31 |
| Resumo .....  | 32 |
| Introdução.....   | 33 |
| Material e Métodos.....   | 36 |
| Desenho Amostral .....  | 36 |
| Mensuração da oferta de óleos florais .....   | 37 |
| Mensuração da riqueza e da abundância de Centridini .....   | 37 |
| Análises Estatísticas .....   | 38 |
| Resultados.....   | 40 |
| Os visitantes florais de <i>Byrsonima sericea</i> (DC.) .....   | 40 |
| A oferta de óleos florais.....  | 41 |
| Correlação entre as variáveis.....  | 41 |
| Discussão .....   | 43 |
| Agradecimentos .....  | 50 |
| Referências .....   | 50 |



|   |    |
|---|----|
| Legendas das figuras .....              | 57 |
| Figuras .....                           | 58 |
| Tabelas.....                            | 63 |
| <b>Conclusão Geral</b> .....            | 68 |
| <b>Anexos</b> .....                     | 70 |
| <b>Referências Bibliográficas</b> ..... | 79 |

# Introdução Geral

---

## Relação entre produtividade e diversidade de espécies

5 Com a acelerada perda de biodiversidade global nas últimas décadas e, consequentemente, com a ascendente preocupação em proteger a biodiversidade (Suter 1998), vem crescendo o empenho dos pesquisadores em responder questões ecológicas fundamentais: quais fatores controlam a diversidade nas comunidades ecológicas (Dodson et al. 2000, Worm et al. 2002); qual a relação entre o número de espécies e as  
10 propriedades dos ecossistemas (Waide et al. 1999, Mouquet et al. 2002).

Há décadas os ecólogos têm tentado descrever e entender o relacionamento existente entre produtividade de recursos e a diversidade de seus consumidores (Abrams 1988, 1995). A maioria concorda que a produtividade deve afetar a diversidade (Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman 1993, Rosenzweig 1995, Waide et al. 1999,  
15 Partel et al. 2007), entretanto diversas explicações teóricas foram propostas sobre as diferenças observadas de relacionamento entre produtividade e diversidade de espécies (Abrams 1988, Owen 1988, Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman 1993, Rosenzweig 1995, Mittelbach et al. 2001).

Abrams (1988, 1995) propõe a existência de dois tipos básicos de  
20 relacionamento entre produtividade e diversidade: monotônico e unimodal. Nos relacionamentos monotônicos, a diversidade de espécies consumidoras deve aumentar à medida que a produtividade aumenta (e.g., Siemann 1998). Nos relacionamentos unimodais, a diversidade deve aumentar enquanto os níveis de produtividade aumentam de níveis muito baixos até níveis moderados; entretanto, quando a produtividade  
25 continua aumentando até níveis muito altos, a diversidade de espécies diminui (e.g., Owen 1988, Dodson et al. 2000, Worm et al. 2002). Vários estudos também

constatarem a existência de relacionamentos lineares negativos (e.g., Owen 1988, Carson e Pickett 1990, Tilman 1993), nenhuma relação (e.g., Goldberg e Miller 1990) e relacionamentos em forma de U (Waide et al. 1999, Mittelbach et al. 2001).

O padrão unimodal é o mais largamente citado na literatura e considerado por  
5 alguns como o padrão verdadeiro (Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995, Waide et al. 1999, Mittelbach et al. 2001). Entretanto, em duas extensas revisões sobre o tema, Waide et al. (1999) e Mittelbach et al. (2001) verificaram que, embora o padrão unimodal seja muito freqüente, a proporção entre os tipos de relacionamentos observados vai depender de alguns fatores, tais como: as escalas ecológica e geográfica  
10 da análise, o tipo de organismo e o tipo do bioma. Por exemplo, Wright et al. (1993) observaram que o relacionamento entre riqueza de espécies e suprimento de energia é dependente da escala e sugeriram que as disparidades de opiniões sobre o tema derivam de reais diferenças nos padrões existentes em diferentes escalas. Partel et al. (2007) verificaram variação latitudinal significativa na proporção dos tipos de relacionamento  
15 entre produtividade e diversidade. De acordo com esse estudo, o relacionamento unimodal é mais comum na zona temperada, e o relacionamento linear positivo é significativamente mais comum nos trópicos; ambos os padrões estariam ligados à história evolucionária dessas regiões.

Alguns pesquisadores também têm sugerido que padrões lineares positivos e  
20 negativos derivam de medições incompletas da extensão da produtividade existente na natureza (e.g., Owen 1988, Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995). Entretanto, existem vários mecanismos e modelos consistentes que explicam a existência de cada um dos padrões já descritos (Abrams 1988, 1995).

A depender do mecanismo envolvido na relação entre produtividade e riqueza  
25 em espécies, podem emergir padrões diferentes (Abrams 1988, Waide et al. 1999,

Mouquet et al. 2002). Por sua vez, o mecanismo subjacente ao efeito da produtividade sobre a diversidade vai depender muito da escala, do tipo de organismo, do bioma e da latitude considerados. Assim, Waide et al. (1999) sugeriu que não haveria nenhum padrão universal no relacionamento entre produtividade e riqueza de espécies.

5            Somente estudos empíricos podem nos dizer sobre o relacionamento existente entre produtividade e diversidade de espécies de um dado grupo de organismo, em uma dada escala, em um dado bioma, em uma dada latitude (Mittelbach et al. 2001). Isso é importante para a biologia da conservação porque as diferenças de relacionamento entre produtividade-diversidade devem ser levadas em conta nas previsões sobre  
10 biodiversidade em áreas ainda não inventariadas, nas estimativas de perdas de espécies e no planejamento de áreas de conservação (Partel et al. 2007).

            No que se refere a um único tipo de recurso limitante, ao menos dois mecanismos podem explicar como a riqueza de espécies poderia aumentar linearmente com a produtividade (ou abundância) do recurso: (1) aumentando-se a produtividade  
15 aumenta-se a abundância de espécies raras, reduzindo suas taxas de extinção; (2) aumentando-se a produtividade do recurso aumenta-se a dependência da densidade intra-específica, permitindo a coexistência de mais espécies (Abrams 1988, 1995).

            O primeiro mecanismo baseia-se na proposição de que uma maior produtividade de um recurso limitante (ou abundância) permitirá a coexistência de um maior número  
20 de indivíduos na comunidade. E, como previsto pela curva de Preston (1962), um maior número de indivíduos na comunidade permitirá a existência de um maior número de espécies. Isso aconteceria porque, quando o tamanho da comunidade é grande, as populações de todas as espécies (inclusive as raras) tenderão a ser maiores, e a estocasticidade demográfica, definida como variação ao acaso nas taxas de nascimentos  
25 e morte, deverá ter efeitos menores sobre a probabilidade de extinção ao acaso (Abrams

1995, Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995, Hubbell 2001, Adler et al. 2007). Assim, espécies raras em comunidades grandes (com grande número de indivíduos) terão menor probabilidade de extinção estocástica e tempo mais longo de persistência na comunidade (Hubbell 2001) porque apresentarão maior número de  
5 indivíduos (na comunidade, mas não necessariamente nas amostras).

Em situação oposta, em uma comunidade com menor número de indivíduos devido a menor abundância de recursos, as espécies raras tenderão a apresentar tamanhos populacionais também menores, ficando mais suscetíveis à extinção ao acaso, isto é, meramente devido à estocasticidade demográfica (Abrams 1995, Rosenzweig  
10 1995) e/ou abaixo do tamanho populacional viável mínimo (Abrams 1995) tornando-se, inclusive, suscetível ao efeito Allee. Uma população sobre efeito Allee tenderá a se extinguir porque, em densidades populacionais muito baixas, a taxa de crescimento torna-se negativa, desencadeando a diminuição sucessiva no tamanho populacional até a extinção (Courchamp et al. 1999, Zhou e Zhang 2006). Assim, a menor abundância de  
15 um recurso resultaria em menor riqueza de espécies devido à extinção mais freqüente das espécies raras.

O segundo mecanismo baseia-se na seguinte premissa: se o efeito que as espécies exibem sobre si mesmas é maior que o efeito que têm sobre outras, então é possível a coexistência porque uma espécie não poderá competitivamente excluir outras  
20 (Abrams 1983, Vance 1984, Chesson 2000). Assim: a) se um aumento na densidade das populações de consumidores de um recurso, devido ao aumento da produtividade desse recurso, promove uma diminuição na taxa de crescimento das populações maiores (dependência da densidade) por algum outro mecanismo que não a depleção do recurso (Abrams 1988); b) e se esse efeito da densidade sobre a taxa de crescimento for  
25 primariamente intra-específica de modo que as populações maiores não crescem além

de um certo limite; então a competição pelo recurso torna-se menos importante quando a sua produtividade aumenta muito porque as populações maiores não poderão mais aumentar a pressão competitiva sobre as demais e, desta forma, muitas espécies podem coexistir (Abrams 1983, 1988, 1995).

5           Tal efeito da dependência da densidade intra-específica pode surgir como resultado de agressão intra-específica (Abrams 1983), de ação de predadores, parasitas, doenças (Abrams 1983, Chesson 2000) ou se a exploração do recurso é espacialmente localizada (Abrams 1983, Vance 1984).

          O mecanismo subjacente ao efeito da produtividade de recursos sobre  
10 diversidade de espécies mais largamente citado seria em decorrência da relação entre a produtividade de recursos limitantes e seu grau de heterogeneidade espacial (Abrams 1995). A diversidade de espécies de consumidores aumentaria com a heterogeneidade espacial de suprimento de recursos, e o relacionamento entre produtividade e diversidade de espécies de consumidores dependerá de como a produtividade média  
15 afeta a heterogeneidade espacial (Abrams 1988, 1995, Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman e Pacala 1993, Rosenzweig 1995). Normalmente, este mecanismo é proposto para explicar relacionamentos unimodais entre a produtividade e diversidade de consumidores (e.g., Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman e Pacala 1993, Rosenzweig 1995), entretanto Abrams (1988, 1995) defende que também pode gerar padrões  
20 lineares. Há opiniões contrárias sobre existência ou não de efeito da heterogeneidade espacial em um único recurso sobre a diversidade (e.g., Tilman e Pacala 1993, Vance 1984, Abrams 1988). Frequentemente se trabalha com modelos de dois ou mais recursos.

## As flores como fontes de recurso

A polinização, ou transferência de pólen das anteras para o estigma das flores, é um processo crítico na reprodução sexuada das plantas com flor, pois é necessário para que haja fecundação do óvulo e formação do embrião (Howe e Westley 1988, Proctor et al. 1996, Raven et al. 2001). Em geral, as plantas utilizam agentes dispersores (água, ar, gravidade ou animais) que fazem a transferência do grão de pólen (Proctor et al. 1996).

Cerca de 90% das Angiospermas modernas utilizam animais como agentes dispersores de pólen (Kearns et al. 1998), nos trópicos (por exemplo, em floresta tropical úmida e em caatinga) algumas estimativas ultrapassam 97% (e.g., Bawa et al. 1985, Bawa 1990, Machado e Lopes 2003). Entre os animais, as abelhas constituem o mais importante grupo de polinizadores em número e diversidade de plantas polinizadas (Loken 1981, Bawa 1990, Renner e Feil 1993) e podem ser responsáveis pela polinização de mais de 40% das plantas em ambientes tropicais (e.g., Bawa et al. 1985, Machado e Lopes 2003).

As plantas estimulam o comportamento de visita às flores, que resulta na dispersão de pólen, oferecendo recursos aos animais, normalmente alimento e/ou outros compostos essenciais à reprodução (Howe e Westley 1988, Proctor et al. 1996). Assim, como todo mutualismo, a polinização afeta a adaptabilidade das espécies envolvidas nos dois lados da relação (Howe e Westley 1988, Kearns et al. 1998).

Recursos florais são quaisquer componentes de uma flor ou inflorescência, usados por animais, que estimulam repetidas visitas que conduzirão à polinização (Simpson e Neff 1981). Existe uma extensa variedade de recursos florais (Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Endress 1996): (1) o néctar é o recurso mais difundido entre as plantas e o mais procurado pelos animais, sendo primariamente uma fonte de energia composta de água e açúcares secretados por glândulas chamadas de nectários

(Van der Pijl 1960, Simpson e Neff 1981, Opler 1983, Endress 1996, Proctor et al. 1996); (2) o pólen, em geral, é uma fonte potencial de proteínas para os poucos animais que o consomem, especialmente as abelhas (Simpson e Neff 1981, Baker et al. 1983, Endress 1996, Proctor et al. 1996), e acreditasse que, quando se iniciou a interação entre  
5 flores e insetos polinizadores, ele tenha sido um dos primeiros recursos atrativos (Van der Pijl 1960) ; (3) os óleos não voláteis apresentam variadas funções, entretanto só é utilizado por poucos grupos de abelhas especializadas (Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987); (4) as essências florais são coletadas especialmente por machos de abelhas Euglossina que as utilizam, provavelmente, na produção de feromônios  
10 (Dressler 1982, Proctor et al. 1996, Cameron 2004); (5) os tecidos florais considerados como recursos são quaisquer partes comestíveis, incluindo os órgãos reprodutivos, sendo, por isso, considerados o modo mais primitivo de atração dos polinizadores (Van der Pijl 1960, Raven 2001), muito embora algumas plantas apresentem estes recursos de modo muito elaborado (e.g., Sazima e Sazima 2007); (6) resinas e ceras são utilizadas  
15 na construção de ninhos (Simpson e Neff 1981, Armbruster 1984); (7) abrigo noturno, fontes de calor, ambiente ideal pra encontro de parceiros e cópula são bem menos freqüente que os outros tipos de recursos (Simpson e Neff 1981); (8) local de nidificação e/ou oviposição é, particularmente, comum em plantas dos gêneros *Ficus* e *Yucca* (Wiebes 1979, Simpson e Neff 1981, Proctor et al. 1996).

20 Estimar os recursos florais em oferta em qualquer ambiente, mesmo os mais pobres floristicamente, requer muito esforço e, por isso, raramente têm sido feito (Buchmann 1987). Os poucos casos bem estudados indicam forte influência da abundância de recursos florais sobre a diversidade e abundância de seus consumidores. Por exemplo, Steffan-Dewenter e Tschardtke (1997) verificaram que variações na  
25 abundância de flores explicariam 86% da variação na riqueza de espécies de borboletas



e que as variações da abundância floral ao longo dos estádios de sucessão explicariam as variações da riqueza ao longo desses estádios. Marques et al. (2000) observaram alta influência da abundância de flores de Fabaceae sobre a diversidade e abundância de seus insetos consumidores. Westphal et al. (2003) verificaram que a disponibilidade de  
5 massa florida tem forte efeito positivo sobre a densidade de abelhas *Bombus* em uma paisagem de agricultura. Assim, ainda que outras características dos habitats possam ser importantes, a disponibilidade de recursos florais parece capaz de explicar variações na diversidade de seus consumidores.

Por muito tempo, néctar e pólen foram considerados os únicos recursos  
10 nutritivos ou como os recursos florais mais importantes para os animais (Simpson e Neff 1981, Armbruster 1984, Buchmann 1987, Machado 2004). Entretanto, recentemente, tem se evidenciado a importância de outros recursos florais para a relação entre plantas e polinizadores (Simpson e Neff 1981, Armbruster 1984, Machado 2004). Dentro desse contexto se inserem os óleos florais não voláteis.

15 Os óleos florais não voláteis podem ser usados como única fonte energética na alimentação de larvas de algumas abelhas ou em adição ao néctar e podem ser utilizados como material na construção das células de cria do ninho (Simpson et al. 1977, Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Roubik 1989, Steiner e Whitehead 2002). Mais raramente, também é utilizado como alimento pelas abelhas  
20 adultas (Buchmann 1987, Roubik 1989). Como alimento, os óleos florais oferecem mais energia por unidade de peso que o néctar (Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987), permitindo ao forrageador de óleo o provisionamento das células de cria em menor tempo e com menor gasto de energia (Simpson e Neff 1981). Quando utilizados na construção do ninho, os óleos conferem impermeabilidade à água (ou

hidrofobia) e proteção antimicrobiana (Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987).

Os óleos florais são produzidos por estruturas denominadas elaióforos, que podem ser de dois tipos (Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Endress 1996):  
5 tricoma ou epitelial. No tipo epitelial, o óleo é produzido e secretado por células glandulares do tecido epitelial e acumula-se em grandes quantidades entre as células do epitélio e uma fina cutícula protetora. Exemplos desse tipo são encontrados em flores de Malpighiaceae, Krameriaceae, Melastomataceae e Orchidaceae. No tipo tricoma, densos pêlos glandulares (centenas a milhares), chamados de tricomas, são responsáveis pela  
10 produção do óleo. Flores com esse tipo de elaióforo são encontradas em Cucurbitaceae, Primulaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae e Iridaceae.

Os óleos florais são compostos de ácidos graxos livres, monoglicerídeos, diglicerídeos e triglicerídeos (Simpson et al. 1977, Seigler et al. 1978, Simpson et al. 1979, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Proctor et al. 1996, Vinson et al. 1997)  
15 em diferentes proporções a depender da planta. São frequentemente incolores ou amarelos, sem odores e com a viscosidade semelhante à de óleo de oliva (Buchmann 1987, Vinson et al. 1997). Em alguns casos, podem apresentar pequenas quantidades de aminoácidos e/ou carboidratos (Buchmann 1987).

Buchmann (1987) sugeriu que medidas do valor energético dos lipídios florais e  
20 de quanto óleo há em uma comunidade seriam um bom ponto de partida para estudar o relacionamento entre flores e abelhas coletoras de óleo numa comunidade. Estimando-se a quantidade de óleo produzido por flor e o número de flores produzidas por área, e sabendo-se a quantidade de óleo necessário para produzir uma abelha, seria possível ter uma boa aproximação da capacidade de suporte. Esta é uma perspectiva atraente, pois

são raras as estimativas da produtividade de recursos florais, especialmente em regiões tropicais e subtropicais.

Estudando uma comunidade de deserto no Arizona, Buchmann (1987) estimou que *Krameria grayi* Rose & Painter e *Janusia gracilis* Gray ofereciam, juntas, 0,4 litros de óleo por hectare para uma comunidade local de cinco espécies de *Centris* Fabricius, 1804. Considerando que uma abelha *Centris atripes* Mocsáry, 1899 necessitaria de 100 µL de óleo de *K. grayi* para ser gerada, a comunidade de *K. grayi* e *J. gracilis* conteria 5 óleo suficiente pra produzir 4000 abelhas *Centris* por hectare (Buchmann 1987). Sob esse contexto, Buchmann faz a seguinte ponderação: “se essa comunidade relativamente 10 depauperada de flores de óleo oferece tanto óleo, quanto uma savana neotropical rica em Malpighiaceae poderia oferecer às suas abelhas?”.

Estudando a capacidade de suporte de uma restinga arbustivo-arbórea tropical, Ramalho e Silva (2002) estimaram que a população local de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) forneceria óleo floral suficiente para manter mais de 55 mil 15 indivíduos/ha de *Centris*, onde coexistiam 17 espécies de abelhas Centridini. Comparando este estudo com o de Buchmann (1987), percebe-se que a variação na capacidade de suporte estimada também está acompanhada de variação grande no número de espécies de abelhas coletoras de óleo nas comunidades.

Sabendo-se que a abundância de óleos florais pode variar dentro do mosaico de 20 habitats onde *B. sericea* está presente e se destaca entre a flora de óleos, e assumindo que a relação entre esta planta e as abelhas coletoras de óleos é freqüente e preferencial (Ramalho e Silva 2002), faz sentido a seguinte pergunta: como as comunidades de abelhas coletoras de óleos responderiam à variação na oferta de óleos florais de *B. sericea*?

## Plantas que oferecem óleo

Cerca de 1,0% das espécies de plantas com flor oferecem exclusivamente óleo ou óleo em adição ao pólen e/ou néctar aos polinizadores, e estão distribuídas em dez famílias de Angiospermas (2,6% do total das famílias): Malpighiaceae, Krameriaceae, Melastomataceae, Orchidaceae, Cucurbitaceae, Primulaceae, Solanaceae, Scrophulariaceae, Iridaceae, e Gesneriaceae (Buchmann 1987).

O oferecimento de óleo floral é uma característica polifilética (Buchmann 1987, Steiner e Whitehead 2002) com, pelo menos, dez origens independentes (Steiner e Whitehead 2002). Ademais, a evolução de glândulas de óleo parece ter sido uma estratégia evolucionária altamente bem sucedida, uma vez que os elaióforos tenham surgido num grupo, raramente foram perdidos (Buchmann 1987).

Malpighiaceae é a principal família de Angiospermas que recompensa seus polinizadores com óleos florais, em número de gêneros e espécies produtoras de óleos (Buchmann 1987). Apesar da ampla distribuição geográfica, a família Malpighiaceae se encontra especialmente diversificada (cerca de 80% das espécies) nas Américas (Joly 1977, Anderson 1979, Vogel 1990, Davis et al. 2002), sendo o principal centro de diversidade o norte da América do Sul (Vogel 1990). Além disso, apenas as Malpighiaceae do novo mundo apresentam glândulas produtoras de óleo (Anderson 1979). No Brasil, ocorrem 32 gêneros e cerca de 300 espécies (Barroso 1991).

Embora as Malpighiaceae tenham se diversificado em muitos aspectos (p.ex., hábitos, frutos, características do pólen e número cromossômico), as flores mantiveram-se muito similares (Anderson 1979, Taylor e Crepet 1987, Vogel 1990). Todas as flores das Malpighiaceae produtoras de óleo apresentam elaióforos do tipo epitelial (Simpson et al. 1977) localizados aos pares na face abaxial, em geral, das cinco sépalas, têm cinco pétalas livres, ungueais zigomorfas e reflexivas, e o conjunto de estames e estiletos ao

centro preservam a mesma orientação geral (Anderson 1979, Taylor e Crepet 1987, Vogel 1990). Então, as flores de Malpighiaceae tendem a conservar um conjunto de características referentes à atração e orientação dos polinizadores, além da oferta e acessibilidade de recursos (Anderson 1979).

5 Os óleos produzidos pelos elaióforos das Malpighiaceae nas Américas são explorados quase exclusivamente por abelhas especializadas da tribo Centridini (Vogel 1990), que também estão ausentes no “velho mundo” (Anderson 1979, Vogel 1990, Davis et al. 2002, Silveira et al. 2002, Machado 2004). Estas abelhas são freqüentes e abundantes nas flores de espécies de Malpighiaceae (Ramalho e Silva 2002, Machado  
10 2004) e, em geral, são consideradas como os seus polinizadores efetivos e mais eficientes (e.g., Raw 1979, Barros 1992, Freitas et al. 1999, Teixeira e Machado 2000, Sigrist e Sazima 2004, Costa et al. 2006, Rêgo e Albuquerque 2006).

Durante a coleta dos óleos em flores de Malpighiaceae, as abelhas Centridini fêmeas frequentemente se prendem com as mandíbulas na base da pétala estandarte,  
15 liberando as patas anteriores e médias, que passam entre as pétalas ungueais e raspam o óleo dos elaióforos do cálice (Anderson 1979, Vinson et al. 1997, Vogel 1990). Durante o processo, pólen é aderido à parte ventral da abelha que o transfere para o estigma da próxima flor visitada (Anderson 1979, Vogel 1990).

As características conservadoras nas flores das Malpighiaceae parecem estar  
20 associadas ao modo básico de coleta de óleo das suas abelhas especializadas do grupo Centridini (Anderson 1979, Taylor e Crepet 1987). Acredita-se que esse conservadorismo floral seja resultado da coevolução precoce com esse grupo de polinizadores. Uma vez atreladas aos Centridini e ao modo de exploração de óleos e de polinização por essas abelhas, as Malpighiaceae das Américas ficaram menos  
25 susceptíveis à radiação adaptativa em resposta a outros tipos de polinizadores. Uma

confirmação desta hipótese vem do fato de que, na ausência de Centridini, as Malpighiaceae paleotropicals não sofreram pressão seletiva para a manutenção das características florais relacionadas à atração e polinização por esse grupo de abelhas (Anderson 1979, Vogel 1990).

5

### **As abelhas coletoras de óleo**

O óleo floral é coletado e usado habitualmente apenas por fêmeas de abelhas solitárias de poucos grupos especializados (Simpson e Neff 1981, Steiner e Whitehead 2002) distribuídos em duas famílias: Melittidae e Apidae (segundo classificação de Michener 2000). A família Melittidae é encontrada primariamente na África e Regiões Holárticas e apresenta somente dois gêneros (*Macropis* e *Rediviva*) coletores de óleo (Buchmann 1987, Roubik 1989, Machado 2004). A família Apidae contém o maior número de gêneros e espécies de abelhas coletoras de óleo distribuídas em quatro tribos: Centridini, Ctenoplectrini (restrita à Ásia e África), Tapinotaspidini e Tetrapediini (Roubik 1989, Machado 2004). Assim como a produção de óleo floral é polifilética, também são as características associadas à coleta de óleo entre esses grandes grupos de abelhas (Steiner e Whitehead 2002).

Essas abelhas que coletam óleos ocorrem tanto no “Velho” como no “Novo Mundo”, entretanto são mais abundantes e diversificadas em áreas tropicais e subtropicais do continente Americano (Buchmann 1987), assim como as interações com plantas produtoras de óleos florais (Steiner e Whitehead 2002).

Centridini é o maior grupo de abelhas coletoras de óleos florais (Buchmann 1987) e está restrito ao continente americano (Silveira et al. 2002, Machado 2004). A maioria das fêmeas de Centridini apresenta, nas patas anteriores e médias, estruturas especializadas para a coleta de óleos florais de elaióforos epiteliais. Essas estruturas são

25

chamadas de pentes basitarsais e se constituem de uma fileira de cerdas em forma de lâminas que atuam na ruptura das cutículas dos elaióforos, especialmente da família Malpighiaceae (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987). Os óleos são transportados para os ninhos em densas e grossas cerdas modificadas, em parte não plumosas, da escopa da pata posterior (Roberts e Vallespir 1978, Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987). Acredita-se que o comportamento de coleta de óleo seja uma característica monofilética dentro da tribo Centridini (Neff e Simpson 1981). A maioria dos machos perdeu este aparato de coleta e transporte de óleo (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987). Excepcionalmente, fêmeas de *Centris* que apresentam pentes reduzidos estão associadas à coleta de óleos de *Calceolaria* da família Scrophulariaceae (Buchmann 1987).

Existe uma correlação entre o tipo de estrutura coletora de óleos florais nas abelhas e o tipo de elaióforo da planta visitada (Simpson e Neff 1981). As estruturas de pentes basitarsais encontradas em Centridini são especialmente adequadas à ruptura das cutículas dos elaióforos epiteliais (Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981), como aqueles das flores de Malpighiaceae. Ademais, o padrão de pentes basitarsais em ambos basitarsos (anteriores e médios) em Centridini também parece ser uma adaptação ao número e disposição dos elaióforos nos cálices de flores de Malpighiaceae (Vogel 1974 *apud* Neff e Simpson 1981).

Em revisão de estudos realizados no Brasil sobre as abelhas de óleo e plantas associadas, Machado (2004) observou que, das 55 espécies de Centridini observadas em flores de óleo, 96% das espécies exploraram flores de Malpighiaceae, sendo que 84% estavam restritas a essa família. Das 39 espécies de *Centris* registradas, 30 (77 %) foram restritas a flores de Malpighiaceae, sete coletavam tanto em Malpighiaceae como em outras famílias botânicas, e apenas duas não foram observadas em flores de

Malpighiaceae. Todas as abelhas Centridini do gênero *Epicharis* Klug, 1807 foram registradas coletando óleo em flores de Malpighiaceae. Essa alta frequência de associação entre espécies de Centridini e flores de Malpighiaceae reforça a premissa de forte adaptação dos Centridini para coleta de óleos florais dessa família vegetal.

5 Durante a construção e provisionamento das células de cria, a maioria das fêmeas de Centridini realiza viagens de coleta de óleos florais. Estes óleos podem ser misturados ao solo na construção das paredes das células, usados no revestimento interno da célula e adicionados ao alimento das larvas (Buchmann 1987, Silva et al. 2001, Aguiar et al. 2006). Acredita-se que o óleo usado nas paredes das células tenha  
10 várias funções: por exemplo, proteção do ninho da invasão por inimigos naturais e impermeabilização (Jesus e Garófalo 2000). Na alimentação larval, os óleos são depositados próximos a massa de pólen (Aguiar et al. 2006) e servem como fonte energética, com a vantagem de possuir valor calórico superior ao néctar (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987, Roubik 1989). Podem ser utilizados como única fonte  
15 energética (Simpson et al. 1977, Vinson et al. 1997) ou, em algumas espécies, misturado ao néctar (Buchmann 1987, Aguiar e Garófalo 2004). Em síntese, os óleos florais têm papel essencial na biologia de nidificação e reprodutiva das abelhas da tribo Centridini.

As abelhas Centridini são polinizadoras críticas de enorme variedade de plantas  
20 nos Neotrópicos (Machado 2004). Além de indispensáveis à polinização de plantas produtoras de óleos florais (e.g., Raw 1979, Barros 1992, Freitas et al. 1999, Teixeira e Machado 2000, Aguiar e Almeida 2002, Sigrist e Sazima 2004, Costa et al. 2006, Gimenes e Lobão 2006, Rêgo e Albuquerque 2006), como dependem de outros recursos (néctar, pólen, resinas) para completar o ciclo biológico e reprodutivo, as abelhas  
25 Centridini visitam e polinizam um amplo espectro de tipos florais de muitas famílias



vegetais (e.g., Pereira-Noronha et al. 1982, Freitas e Paxton 1998, Lewis e Gibbs 1999, Costa e Ramalho 2001, Aguiar et al. 2003, Andena et al. 2005, Viana et al. 2006). Dado o papel das abelhas da tribo Centridini na reprodução de uma variada flora, é importante a identificação de fatores que influenciem sua diversidade para o desenvolvimento de  
5 ferramentas direcionadas a sua conservação.

### **A relação entre a oferta de óleos florais e a diversidade de Centridini**

A despeito das diferentes hipóteses sobre o período de diferenciação das Malpighiaceae, se antes ou depois da separação entre os continentes do Gondwana, e  
10 sobre qual teria sido o primeiro passo em direção a adaptação mútua das flores de óleo e abelhas, ao menos em uma coisa a maioria dos pesquisadores concordam: a associação entre Malpighiaceae produtoras de óleo e abelhas Centridini deu-se prematuramente logo após o surgimento dos dois grupos no norte da América do Sul (e.g., Taylor e Crepet 1987, Neff e Simpson 1981, Vogel 1990, Davis 2002).

15 Dentro do gênero *Centris*, por exemplo, sabe-se que existe uma associação ancestral com elaióforos epiteliais, particularmente das Malpighiaceae, e as perdas independentes da habilidade de coletar óleos ou variações no aparato coletor de óleo das espécies atuais são aquisições secundárias relacionadas à radiação no espectro de hospedeiros produtores de óleo (Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981). Por sua  
20 vez, as abelhas *Epicharis* estão fortemente associadas à coleta de óleos florais de Malpighiaceae (Vogel 1974 *apud* Neff e Simpson 1981), sem nenhum registro de coletas deste recurso em outras famílias botânicas na revisão de Machado (2004).

Alguns autores argumentam que o grande sucesso, em termos de número de espécies, de Malpighiaceae e de Centridini no continente Americano seja decorrente de  
25 uma longa história de interações evolutivas conservadoras entre ambos (Anderson 1979,

Neff e Simpson 1981, Vogel 1990). Entretanto esta relação está longe de ser espécie-específica. Normalmente se observa que abelhas de cada espécie de Centridini podem explorar flores de diversas espécies de Malpighiaceae, e flores de cada espécie de planta hospedeira costuma atrair e ser polinizada por abelhas de várias espécies dessas abelhas  
5 (Simpson e Neff 1981, Roubik 1989, Machado 2004). A morfologia floral similar das espécies de Malpighiaceae permite o acesso de abelhas de muitas espécies de Centridini aos recursos (Gottsberger 1986).

Visto que as abelhas Centridini normalmente estão associadas às flores de Malpighiaceae e apresentam aparato coletor de óleo particularmente adequado aos  
10 elaióforos epiteliais e, em contrapartida, as flores desta família nos Neotrópicos apresentam características conservadoras (pouco variáveis) e adequadas à visitação e polinização por essas abelhas, podemos assumir uma relação ecologicamente estreita (freqüente e previsível no tempo e espaço) entre ambos os grupos e com fortes influencias recíprocas sobre a biologia reprodutiva. Assim, parece razoável a premissa  
15 de que variações na abundância e riqueza de um lado da relação tenham efeitos diretos sobre o outro (Ramalho e Silva 2002).

Segundo Ramalho e Silva (2002), existem duas situações nos trópicos orientais do Brasil em que é possível a coexistência de um elevado número de espécies de Centridini nas comunidades locais: as savanas (cerrados), com sua alta riqueza  
20 (diversidade) de Malpighiaceae, e as porções de restinga, ao longo da planície litorânea, onde a flora oleífera pode ser localmente abundante apesar de pouco diversificada.

Visto que a relação entre as Malpighiaceae e os Centridini não é espécie-específica, é provável que a partição de óleos florais não seja o principal mecanismo regulador da diversidade de abelhas Centridini. Nesse contexto, as possibilidades de  
25 coexistência de espécies seriam maiores quanto maior a abundância de óleos florais,

uma vez que se sabe que a produtividade de recursos normalmente exerce influência sobre a riqueza de espécies de consumidores.

Assim, sob essa ótica, Ramalho e Silva (2002) propuseram a seguinte generalização: “os principais fatores reguladores da diversidade de Centridini no  
5 mosaico de habitats da restinga seriam a qualidade de cada porção de habitat, em termos da oferta de óleos florais, e as taxas de migração entre essas porções de habitat”.

O presente estudo propõe que variações na oferta de óleos florais de Malpighiaceae entre porções de habitat exercem influência sobre a diversidade de Centridini. E analisou, em escala regional, a validade dessa premissa, comparando a  
10 diversidade de Centridini entre porções de habitat com diferentes ofertas de óleos florais na costa baiana, entre o Litoral Norte e o Baixo sul da Bahia, na porção norte do Corredor Central da Mata Atlântica. A hipótese geral de interesse do estudo é a seguinte: há relação entre a oferta de óleos florais e a abundância e a riqueza de abelhas Centridini.

Assim, essa hipótese assume a influência de um fator relacionado à qualidade  
15 dos habitats sobre a diversidade de Centridini, provavelmente um dos mais importantes grupos de polinizadores da flora tropical. Os resultados devem contribuir para a fundamentação ecológica de diretrizes para a preservação dessas abelhas na escala da paisagem. Se a hipótese nula de ausência de relação entre oferta de óleos florais e  
20 diversidade de abelhas Centridini puder ser rejeitada estatisticamente, então as áreas abundantes em óleos florais abrigam maior diversidade (riqueza e abundância) dessas abelhas e deverão ser priorizadas no planejamento de unidades de conservação e no traçado de mini-corredores ecológicos na planície litorânea da Costa Atlântica. Há urgência no provimento de informações científicas que justifiquem as tomadas de  
25 decisões voltadas para a conservação de polinizadores (Freitas et al. 2009), pois já

existe evidência suficiente para concluir que há uma crise ecológica nos sistemas polinizadores (Kearns et al. 1998, Kevan e Philips 2001).

A espécie vegetal *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) foi utilizada como planta focal para testar a validade da premissa desse estudo, devido à impossibilidade de mensuração de todas as espécies de Malpighiaceae que florescem ao longo do ano nas áreas amostrais.

O gênero *Byrsonima* é um dos maiores (cerca de 150 espécies) da família Malpighiaceae (Buchmann 1987) e o mais bem estudado quanto aspectos da biologia floral e reprodutiva (Machado 2004). Visto que as abelhas Centridini são freqüentes e abundantes nas flores de espécies do gênero *Byrsonima* (e.g, Gottsberger 1986, Rêgo e Albuquerque 1989, Barros 1992, Ramalho e Silva 2002, Machado 2004, Costa et al. 2006, Rêgo e Albuquerque 2006, Rosa e Ramalho 2007), a relação Centridini-*Byrsonima* pode ser considerada como ecologicamente estreita (muito freqüente e previsível no espaço e tempo) e preferencial (outros visitantes são freqüentemente menos numerosos), assim é esperado que um grupo exerça efeitos importantes sobre a biologia reprodutiva do outro (Ramalho e Silva 2002).

A espécie *B. sericea* foi escolhida como planta focal pelos seguintes aspectos da sua biologia e ecologia: (1) é a espécie produtora de óleos florais associada ao maior número de espécies de Centridini (Machado 2004), destacando-se mesmo quando em simpatria com outras flores de óleo (e.g., Lima 2004, Costa et al. 2006); (2) destaca-se também em termos de volume de oferta de óleos florais em habitats de dunas costeiras (Ramalho e Silva 2002, Costa 2002, Costa et al. 2006); (3) nestes habitats freqüentemente atrai a grande maioria das espécies (ou todas) e o maior número de Centridini (Costa 2002, Costa et al. 2006); (4) é muito freqüente na paisagem litorânea regional, onde apresenta grandes variações aparentes na densidade populacional

(Ramalho e Silva 2002). Por tudo isso, pressupõe-se que *B. sericea* tenha papel de destaque na determinação da capacidade de suporte de Centridini na paisagem estudada, de modo que variações na sua abundância também devem se refletir sobre a diversidade de Centridini.

## Artigo

---

A Diversidade de Abelhas Centridini e a Oferta de Óleos Florais

### **Dinâmica Espacial na Diversidade de Abelhas Centridini: Oferta de Óleos Florais como Medida da Qualidade do Habitat.**

#### **Jaqueline Figuerêdo Rosa**

Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, CEP: 40170115, Salvador, Bahia, Brasil.

e-mail: jaquefrosa@gmail.com, jarosa@ufba.br

#### **Mauro Ramalho**

Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, CEP: 40170115, Salvador, Bahia, Brasil.

e-mail: ramauro@ufba.br

*Endereço para Correspondência:* Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL), Instituto de Biologia, Universidade Federal da Bahia, Rua Barão de Jeremoabo, s/n, Ondina, CEP: 40170115, Salvador, Bahia, Brasil. e-mail: jaquefrosa@gmail.com; Telefone: (55) (71) 3283-6535; Fax: (55) (71) 3283-6511.

O Manuscrito está nas normas da revista Biodiversity and Conservation.

ABSTRACT - The Centridini bees are adapted to harvest oil from the epithelial elaiophores of Malpighiaceae flowers, which they use as larval food and nest construction material. Given to the evidences of long conservative evolutionary association between Centridini and Malpighiaceae and extensive field information, a  
5 narrows ecological association between both groups can also be assumed. This research presupposes that variations in the Malpighiaceae oils abundance influence the abundance and richness of Centridini, and it analyzes the validity of such premise in regional scale. The study hypothesis is: there is a relationship between the floral oils abundance and the abundance and richness of Centridini. Bees were sampled on  
10 *Byrsonima sericea* DC. flowers in 12 sample points, from the north of the Central Corridor of Atlantic forest and the north coast of Bahia state. The oil abundance was measured in random parcels positioned upon habitat patches of *B. sericea*. A total of 1246 females of Apoidea were collected, however Centridini was dominant (73%) and the most frequent group. In regional scale, it is supported the hypothesis of narrow  
15 ecological relationship between *B. sericea* and Centridini. The oil abundance presented strong correlation with the richness ( $r = 0.804$ ,  $p = 0.001$ ) and abundance ( $r = 0.810$ ,  $p = 0.001$ ) of Centridini. We inferred the positive effect of increasing oil abundance on Centridini richness is due to the asymmetry of density dependent effects that would become very strong within populations of the species when that resource and so the  
20 habitat is very productive.

KEY WORDS: bee diversity, Centridini, floral oil, habitat quality, Malpighiaceae, resources abundance, richness.

RESUMO - As abelhas Centridini estão adaptadas a explorar óleos de elaióforos epiteliais de flores de Malpighiaceae, que utilizam na alimentação larval e na construção das células do ninho. Dadas às evidências de longa associação evolutiva conservadora entre Centridini e Malpighiaceae, e registros extensivos de campo, pode-se assumir uma  
5 associação ecológica estreita entre ambos. Esta pesquisa pressupõe que variações na oferta de óleos de Malpighiaceae exercem influência sobre a abundância e riqueza de Centridini, e analisa, em escala regional, a validade dessa premissa. A hipótese do estudo é: há relação entre a oferta de óleos florais e a abundância e riqueza de abelhas Centridini. As abelhas foram amostradas nas flores de *Byrsonima sericea* DC. em 12  
10 pontos, entre a porção norte do Corredor Central da Mata Atlântica e o litoral norte da Bahia. A oferta de óleos foi mensurada de parcelas aleatórias nas áreas com *B. sericea*. Foram coletadas 1246 fêmeas de Apoidea, entretanto Centridini foi o grupo dominante (73%) e mais freqüente. Na escala regional, foi sustentada a hipótese de relação ecológica estreita entre *B. sericea* e Centridini. A oferta de óleos apresentou forte  
15 correlação com a riqueza ( $r = 0.804$ ,  $p = 0.001$ ) e abundância ( $r = 0.810$ ,  $p = 0.001$ ) de Centridini. Argumenta-se que o efeito positivo do aumento na oferta de óleo sobre a riqueza de Centridini se deve à assimetria dos efeitos dependentes da densidade, que se tornam mais fortes dentro das populações das espécies quando esse recurso e, por extensão o hábitat, se torna muito produtivo.

20

PALAVRAS-CHAVE: abundância de recursos, Centridini, diversidade de abelhas, Malpighiaceae, óleos florais, qualidade do habitat, riqueza.

25



## Introdução

Existe uma extensa variedade de recursos florais oferecidos pelas plantas aos polinizadores (Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Endress 1996). Entre eles, encontra-se o óleo floral, coletado apenas por fêmeas de abelhas solitárias de poucos grupos especializados e usado na alimentação das larvas e/ou na construção e proteção dos ninhos (Simpson e Neff 1981, Steiner e Whitehead 2002). A tribo Centridini é o maior grupo de abelhas coletoras de óleos florais (Buchmann 1987) e está restrito ao continente americano (Silveira et al. 2002, Machado 2004). Em contrapartida, Malpighiaceae é a principal família de Angiospermas (em número de gêneros e espécies) que recompensa seus polinizadores com óleos florais (Buchmann 1987) e também está especialmente diversificada no continente americano, onde se concentram cerca de 80% das espécies (Joly 1977, Anderson 1979, Vogel 1990, Davis et al. 2002).

Embora as diferentes espécies de Centridini possam apresentar graus variáveis de dependência dos óleos florais, esse recurso tem grande importância na biologia reprodutiva dessas abelhas. Os óleos podem servir de alimento larval e na construção das células de nidificação. Como alimento, esses óleos têm valor energético superior ao néctar, com a grande vantagem de não ser partilhado com as abelhas consumidoras de néctar. No ninho, funcionam na proteção contra inimigos naturais e impermeabilização (Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987). O aproveitamento desse conjunto de vantagens demanda estruturas e comportamentos especializados de coleta e exploração das fontes florais de óleo, especialmente os elaióforos epiteliais da família Malpighiaceae (Roberts e Vallespir 1978, Anderson 1979, Neff e Simpson 1981, Simpson e Neff 1981, Buchmann 1987, Vogel 1990).

Os óleos produzidos pelas flores das Malpighiaceae são, quase que exclusivamente, explorados por abelhas Centridini (Vogel 1990), que, por sua vez, estão

especialmente adaptadas à coleta de óleos de seus elaióforos epiteliais (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987). Registros extensivos e intensivos revelam que as abelhas Centridini são muito freqüentes e abundantes nas flores de espécies de Malpighiaceae (Ramalho e Silva 2002, Machado 2004) e, via de regra, também são apontadas como os  
5 seus polinizadores mais efetivos e eficientes (e.g., Raw 1979, Barros 1992, Freitas et al. 1999, Teixeira e Machado 2000, Sigrist e Sazima 2004, Costa et al. 2006, Rêgo e Albuquerque 2006).

Devido, provavelmente, a um processo precoce de adequação às características especializadas das abelhas Centridini, a morfologia floral das Malpighiaceae produtoras  
10 de óleo se manteve pouco variável (conservadorismo evolutivo) (Anderson 1979, Taylor e Crepet 1987). Há evidências, nos registros fósseis, de que a associação entre Malpighiaceae produtoras de óleo e as abelhas Centridini deu-se logo após o surgimento de ambos na região norte da América do Sul (e.g., Taylor e Crepet 1987, Neff e Simpson 1981, Vogel 1990, Davis et al. 2002). Também se atribui o grande sucesso, em  
15 número de espécies, das Malpighiaceae e dos Centridini no continente Americano à essa longa história de interações evolutivas conservadoras entre ambos (Anderson 1979, Neff e Simpson 1981, Vogel 1990). Ainda assim, a relação ecológica está longe de ser espécie-específica: cada espécie de Centridini pode explorar diversas espécies de Malpighiaceae, e cada espécie de planta hospedeira freqüentemente atrai e é polinizada  
20 por várias espécies de Centridini (Simpson e Neff 1981, Gottsberger 1986, Roubik 1989, Vogel 1990, Machado 2004).

Dadas às evidências de longa associação evolutiva conservadora, as adaptações e registros das interações nas comunidades, pode-se assumir uma associação ecológica estreita (freqüente e previsível no tempo e espaço) entre Centridini e as flores de  
25 Malpighiaceae, também com fortes influências recíprocas sobre a biologia reprodutiva

de ambos. Assim, parece coerente a premissa de que variações na abundância e riqueza de um lado da relação tenham efeitos diretos sobre o outro (Ramalho e Silva 2002).

Estimar a abundância de recursos florais em qualquer ambiente, mesmo os mais pobres floristicamente, requer muito esforço e, por isso, raramente tem sido feito (Buchmann 1987). Os poucos casos bem estudados indicam forte correlação entre a abundância de recursos florais e a riqueza e a abundância de seus consumidores (Steffan-Dewenter e Tschardtke 1997, Marques et al. 2000, Westphal et al. 2003). Embora boas medidas sejam difíceis de obter neste tipo de estudo de campo, os resultados empíricos são de extrema relevância para avaliar os mecanismos subjacentes à relação entre produtividade e diversidade.

Há décadas os ecólogos têm tentado descrever e entender o relacionamento existente entre produtividade de recursos e diversidade de seus consumidores (Abrams 1988, 1995). A maioria concorda que a produtividade deve afetar a diversidade (Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman 1993, Rosenzweig 1995, Waide et al. 1999, Partel et al. 2007), entretanto diversos mecanismos foram propostos para explicar os diferentes relacionamentos observados entre produtividade e diversidade de espécies (Abrams 1988, Owen 1988, Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman 1993, Rosenzweig 1995, Mittelbach et al. 2001).

Esta pesquisa pressupõe que variações na oferta de óleos florais de Malpighiaceae exercem influência sobre a abundância e riqueza de Centridini. Analisa a validade dessa premissa, em escala regional, comparando porções de habitat com diferentes ofertas de óleos florais, isto é, com diferentes níveis de produtividade de óleos entre a porção norte do Corredor Central da Mata Atlântica e o litoral norte da Bahia. A hipótese de interesse do estudo é a seguinte: há relação entre a oferta de óleos florais e a abundância e a riqueza de abelhas Centridini. Também avalia os mecanismos

subjacentes à relação entre produtividade e diversidade nas comunidades ecológicas (e.g., Abrams 1988, 1995, Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995) que melhor se aplicam à premissa de que a oferta de óleos florais seria um fator importante na determinação da diversidade de Centridini.

5

## Material e Métodos

### Desenho amostral

O estudo foi realizado em escala regional, de acordo com as categorias espaciais de Waide et al. (1999). Foram escolhidos 12 pontos amostrais entre o Litoral Norte e o Baixo sul da Bahia, na porção norte do Corredor Central da Mata Atlântica (Tabela 1). Cada ponto amostral foi considerado uma unidade amostral, e, em cada um deles, foram mensuradas a oferta de óleos florais e a riqueza e abundância de abelhas Centridini.

Devido à impossibilidade de mensuração de todas as espécies de Malpighiaceae que florescem ao longo do ano nos pontos amostrais, a espécie *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) foi utilizada como planta focal para testar a validade da premissa desse estudo. Esta espécie vegetal apresenta alta produção de flores entre os meses de Novembro e Janeiro, com pequena produção de flores nos outros meses do ano (Machado 2004).

A espécie *B. sericea* foi escolhida como planta focal pelos seguintes aspectos da sua biologia e ecologia: (1) é a espécie produtora de óleos florais associada ao maior número de espécies de Centridini (Machado 2004), destacando-se mesmo quando em simpatria com outras flores de óleo (e.g., Lima 2004, Costa et al. 2006); (2) destaca-se também em termos de volume de oferta de óleos florais em habitats de dunas costeiras (Ramalho e Silva 2002, Costa 2002, Costa et al. 2006); (3) nestes habitats freqüentemente atrai a grande maioria das espécies (ou todas) e o maior número de

Centridini (Costa 2002, Costa et al. 2006); (4) é muito freqüente na paisagem litorânea regional, onde apresenta grandes variações aparentes na densidade populacional (Ramalho e Silva 2002). Por tudo isso, pressupõe-se que *B. sericea* tenha papel de destaque na determinação da capacidade de suporte de abelhas Centridini na paisagem  
5 estudada, de modo que variações na sua abundância também devem se refletir sobre a diversidade de Centridini.

### **Mensuração da oferta de óleos florais**

Em cada ponto amostral, a média e a variância na oferta de óleos foram  
10 mensuradas a partir de dados de cinco parcelas aleatórias de 100 m de comprimento por 20 m de largura (0.2 ha), nas porções de habitat onde haviam indivíduos de *B. sericea*. Essas medidas são, portanto, superestimativas da oferta de óleo/área de habitat. Na APA Lagoas e Dunas do Abaeté e no Campus da UFBA só foi possível estabelecer e mensurar apenas duas parcelas.

15 Nas parcelas, todos os indivíduos de *B. sericea* com e sem glândulas produtoras de óleos florais foram contados. A quantidade de óleos florais de cada parcela foi estimada multiplicando-se a densidade de indivíduos com glândulas de óleos por 0.128, uma vez que Ramalho e Silva (2002) estimaram que cada indivíduo de *B. sericea* deve produzir 0.128 L de óleos florais por ano (na floração entre Novembro e Janeiro).

20

### **Mensuração da riqueza e abundância de Centridini**

Para a mensuração da riqueza e abundância de Centridini, as abelhas foram amostradas em indivíduos de *B. sericea* escolhidos ao acaso em cada ponto amostral. As coletas foram feitas nas flores com rede entomológica durante 15 a 30 minutos, em  
25 intervalos de 1 hora, no período da manhã (08:00-13:00), quando estas abelhas

apresentam maior atividade de forrageio, e nos dias de pico da floração. Foi totalizado um esforço amostral de 12 horas de coleta por ponto, considerando no cálculo do esforço amostral apenas o tempo de coleta nas flores por pessoas (coletores). O número de manhãs necessárias para completar o esforço amostral variou entre os pontos amostrais (2 a 9 dias) e dependeu do número de pessoas presentes. As pessoas se dispersaram pelo ponto amostral, com o objetivo de amostrar o máximo de indivíduos ao longo dos pontos.

As abelhas capturadas nas flores foram sacrificadas em frasco com acetato de etila. Posteriormente, foram montadas em alfinete entomológico e desidratadas a 50°C por 10 dias. A identificação das espécies e morfo-espécies foram realizadas pela Dra. Favizia Freitas de Oliveira, do Laboratório de Sistemática de Insetos (LASIS) da Universidade Estadual de Feira de Santana. Os espécimes estão armazenados na coleção científica do Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL) da Universidade Federal da Bahia e no LASIS.

15

### **Análises estatísticas**

Como todas as variáveis apresentaram distribuição normal e a relação entre as variáveis correlacionadas não desviou da linearidade (exceto para a relação entre a oferta de óleos e a riqueza estimada por rarefação), foram feitas análises de correlação linear simples entre os pares de variáveis de interesse (Tabela 4). Foi calculado o coeficiente de correlação de Pearson nos casos onde houve homocedasticidade na variação dos valores de x em relação aos de y, caso contrário, foi calculado o coeficiente de correlação de Spearman. Após calcular os coeficientes de correlação, foram realizados os respectivos testes de hipótese de que os valores dos coeficientes diferiam significativamente de zero.

25

Embora a relação entre a oferta de óleos e a riqueza estimada por rarefação tenha desviado da linearidade, optou-se por realizar correlação linear simples porque o desvio foi causado pelo ponto amostral da duna no bairro do Stiep que é um “outlier”, ou seja, embora apresente uma alta oferta de óleos média, a sua riqueza não foi muito alta uma  
5 vez que é uma área pequena e isolada (Tabela 1).

Foram realizadas correlações parciais (entre oferta de óleos florais, abundância absoluta de abelhas Centridini e a riqueza de Centridini) para mensurar a correlação entre pares de variáveis, extraindo-se a variância relacionada às demais. As correlações foram realizadas no programa estatístico SPSS 13.0 for Windows.

10 A avaliação qualitativa da intensidade da correlação entre duas variáveis foi realizada segundo o critério de Callegari-Jacques (2003). A correlação é dita: nula se  $r = 0$ , fraca se  $0 < r < 0.3$ , regular se  $0.3 \leq r < 0.6$ , forte se  $0.6 \leq r < 0.9$ , muito forte se  $0.9 \leq r < 1$ , plena ou perfeita se  $r = 1$ .

Com o objetivo de padronizar a abundância absoluta de abelhas Centridini do  
15 que foi coletado nas 12 horas de esforço amostral nos pontos amostrais, a riqueza de Centridini em todos os pontos amostrais foi estimada em subamostras de 26 indivíduos através de rarefação (exceto no Campus da UFBA, onde o número de indivíduos foi igual a 26). As rarefações foram realizadas com o pacote estatístico Ecological Methodology 6.1.

20 Para verificar a normalidade dos valores das variáveis foi utilizado o teste Kolmogorov-Smirnov (KS), e, para verificar se os relacionamentos entre as variáveis desviavam, significativamente, da linearidade, foram realizados testes F para a linearidade. Ambos os testes foram realizados no programa estatístico Graphpad Instat 3.05.

O nível de significância adotado foi 0.05. Como, neste estudo, cometer o erro do tipo II poderia ter conseqüências mais sérias, como acontece com a maioria dos problemas aplicados (Buhl-Mortensen 1996, Gotelli e Ellison 2004), optou-se por não efetuar qualquer correção do nível de significância, uma vez que esse tipo de procedimento tem como conseqüência a inflação do  $\beta$ , ou seja, aumenta-se a probabilidade de se cometer o erro do tipo II (Moran 2003, García 2004).

## Resultados

### Os visitantes florais de *Byrsonima sericea* (DC.)

Foram coletadas 1246 fêmeas de Apoidea nas flores de *B. sericea*, pertencentes a oito tribos (Apini, Augochlorini, Centridini, Exomalopsini, Meliponini, Tapinotaspidini, Xylocopini, Halictini). As abelhas da tribo Centridini foram mais abundantes, totalizando 73% (922 indivíduos) das fêmeas amostradas (Fig. 1). O segundo grupo mais abundante foi Augochlorini com apenas 9.0%, seguido de Tapinotaspidini com 8.0% e Meliponini com 7.0%. Além de mais abundante nas flores de *B. sericea*, as fêmeas de Centridini foram também mais freqüente, sendo o único grupo amostrado em todos os pontos amostrais.

As abelhas da tribo Centridini foram mais abundantes em todos os pontos, embora tanto a abundância relativa como a absoluta deste grupo tenham variado entre os pontos amostrais (Tabela 2). A abundância relativa variou entre 41.0% e 100% (média = 83.3%, desvio padrão = 18.09%, n = 12) e absoluta variou entre 26 indivíduos, no Campus da UFBA, e 137 indivíduos, na APA Pratigi.

Foram amostradas 31 espécies de Centridini nas flores de *B. sericea* (Tabela 3). A riqueza variou entre 2 e 14 espécies entre os pontos, sendo a APA Lagoas e dunas do



Abaeté o local com menor riqueza dessas abelhas e a APA Pratigi o local com maior riqueza.

### **A oferta de óleos florais**

5           Ao longo dos 12 pontos amostrais, existiu grande variação na densidade de *B. sericea*, que, obviamente, refletiu diferenças na oferta de óleos florais nos habitats locais. A oferta de óleos média variou entre 1.52 L/ha e 9.38 L/há (Fig. 2).

          O coeficiente de correlação entre a oferta média e a variância na oferta de óleos foi baixo e não significativamente diferente de zero ( $r = 0.156$ ,  $p = 0.646$ ). Isto indica  
10       que a amplitude de variação na oferta de óleos florais de *B. sericea* não se altera com a produtividade média do habitat (Fig. 3a). Portanto, também não há evidências de que habitats com alta oferta média de óleos florais (maior produtividade de óleos) de *B. sericea* apresentem maior ou menor heterogeneidade espacial do que habitats com baixa oferta.

15

### **Correlação entre as variáveis**

          A oferta média de óleos apresentou associação significativa com todas as variáveis de diversidade e abundância das abelhas analisadas (Tabelas 4 e 5).

          Os coeficientes de correlação linear simples entre a oferta de óleos e a riqueza ( $r$   
20       = 0.804,  $p = 0.001$ , Fig. 4a) ou abundância de abelhas Centridini ( $r = 0.810$ ,  $p = 0.001$ , Fig. 4b) foram altos e significantes, indicando também forte associação entre essas variáveis, segundo o grau de correlação de Callegari-Jacques (2003).

          A abundância absoluta de abelhas Centridini aparentemente também esteve associada à riqueza destas abelhas, de acordo com a correlação linear simples ( $r$   
25       = 0.608,  $p = 0.018$ , Fig. 5a). Entretanto, a análise de correlação parcial não indicou

associação significativa entre essas duas variáveis quando a variável oferta de óleos foi controlada e mantida constante ( $r = -0.126$ ,  $p = 0.356$ , Fig. 5b). Ou seja, a aparente associação forte entre a abundância e a riqueza de Centridini é na verdade espúria e resulta de forte correlação entre oferta de óleos e abundância dessas abelhas. As correlações parciais apontadas a seguir dão forte suporte a essa conclusão.

Quando a abundância absoluta de abelhas Centridini foi controlada, o coeficiente de correlação parcial entre a oferta de óleos e a riqueza de abelhas Centridini se manteve forte e significativa ( $r = 0.669$ ,  $p = 0.012$ , Fig. 4d). O mesmo acontece com o coeficiente de correlação parcial entre a oferta de óleos e a abundância absoluta de abelhas Centridini quando a riqueza é controlada ( $r = 0.682$ ,  $p = 0.010$ , Fig. 4e).

A oferta de óleos também apresentou forte correlação com a riqueza de abelhas Centridini estimada através de rarefação de subamostras padronizadas de 26 indivíduos ( $r = 0.629$ ,  $p = 0.014$ , Fig. 4c), com o número de tribos de abelhas nas flores de *B. sericea* ( $r = 0.537$ ,  $p = 0.036$ ) e com o número de tribos de coletores de óleos florais ( $r = 0.501$ ,  $p = 0.049$ ). Entretanto, o coeficiente de correlação com o número de tribos foi menor, indicando uma correlação apenas regular (Tabela 4).

Ao passo que a variação na oferta de óleos poderia explicar cerca de 65% (correlação simples, Tabela 4) ou 45% (correlação parcial, Tabela 5) da variação observada na riqueza e abundância de abelhas Centridini, só explicaria cerca de 29% e 25% da variação observada no número de Tribos de Apoidea e no número de Tribos de abelhas coletoras de óleos de *B. sericea*, respectivamente (Tabela 4).

A variância na oferta de óleos florais de *B. sericea* não apresentou correlação com a riqueza de abelhas Centridini: o coeficiente foi baixo e não significativamente diferente de zero ( $r = 0.140$ ,  $p = 0.340$ , Fig. 3b).

## Discussão

Nos registros sobre a relação entre abelhas de óleo e flora oleífera, o gênero *Byrsonima* é mais citado (Machado 2004) e é também o gênero com maior número de espécies (Buchmann 1987). Na revisão de Machado (op.cit.) sobre essa interação em  
5 várias formações vegetais no Brasil, das 15 espécies de *Byrsonima*, 13 apresentaram interação com abelhas Centridini, sendo *B. sericea* a mais rica em espécies (visitada por 21 espécies de Centridini).

Neste estudo, as abelhas da tribo Centridini foram dominantes nas flores de *B. sericea* (Fig. 1) e estiveram presente em todos os pontos amostrados (Tabela 2), muito  
10 embora a sua abundância relativa tenha variado bastante (Tabela 2). Os outros visitantes das flores de *B. sericea* foram bem menos freqüentes e menos abundantes e coletavam principalmente pólen, à exceção de abelhas da tribo Tapinotaspidini. Esse grupo de abelhas também coleta óleos florais, mas está mais adaptado à exploração de elaióforos do tipo tricoma (Neff e Simpson 1981, Buchmann 1987). Assim sendo, na escala  
15 regional, fica sustentada a hipótese de que o relacionamento entre a *B. sericea* e as abelhas Centridini é ecologicamente estreita (freqüente e previsível no espaço e no tempo) e preferencial (as abelhas Centridini são os visitantes mais numerosos), como sugeriram Ramalho e Silva (2002).

Em estudo feito em uma comunidade de deserto no Arizona, considerada pobre  
20 em óleos florais, Buchmann (1987) estimou que *Krameria grayi* Rose & Painter e *Janusia gracilis* Gray ofereciam, juntas, 0.4 litros de óleo por hectare, o que representaria óleo suficiente para produzir 4000 abelhas do gênero *Centris* Fabricius, 1804 por hectare (considerando que uma abelha do gênero *Centris* de porte médio necessitaria de 100 µL para ser formada). Na escala do presente estudo, o local com  
25 menor densidade de *B. sericea* (AV-UFBA) produziria óleo suficiente para sustentar

uma população de 15200 abelhas *Centris* por hectare, valor cerca de 4 vezes maior que na comunidade de Buchmann (op.cit.). Dada essa ordem de grandeza e a premissa de relação ecológica estreita, esta única espécie vegetal deve servir como uma medida importante da variação na capacidade de suporte das porções de habitat da costa baiana para as abelhas da tribo Centridini, com efeitos esperados sobre a diversidade dessas abelhas.

De fato, variações na abundância de óleos florais de *B. sericea* poderiam explicar mais de 45% da variação na abundância e riqueza de abelhas Centridini entre porções de habitat na costa baiana entre o Litoral Norte e o Baixo sul da Bahia. E, de fato, a abundância de óleos talvez tenha mais influência sobre a diversidade de abelhas da tribo Centridini do que a diversidade de fontes florais de óleos (Ramalho e Silva 2002).

Se houve uma longa história de interações evolutivas conservadoras entre os dois grupos (Anderson 1979, Neff e Simpson 1981, Vogel 1990), essas mesmas características conservadoras levaram a relações ecológicas difusas, onde abelhas de várias espécies de Centridini podem explorar uma mesma hospedeira de Malpighiaceae e vice-versa (Simpson e Neff 1981, Gottsberger 1986, Vogel 1990, Machado 2004). Sob este ponto de vista, a partição de espécies de Malpighiaceae produtoras de óleos florais talvez não se caracterize como mecanismo regulador da coexistência de espécies e conseqüentemente da diversidade alfa de Centridini em uma comunidade local (Ramalho e Silva 2002).

Dada a relação entre a produtividade de recursos e a riqueza de espécies de consumidores (Rosenzweig e Abramsky 1993, Wright et al. 1993, Rosenzweig 1995, Waide et al. 1999, Mittelbach et al. 2001, Partel et al. 2007), as possibilidades de coexistência das espécies de Centridini seriam maiores quanto maior a abundância de

óleos florais (Ramalho e Silva 2002). Essa premissa geral fica, portanto, sustentada no presente estudo, visto que variações na oferta de óleos florais de Malpighiaceae estiveram associadas a variações significantes na riqueza de abelhas Centridini. Caberia compreender os mecanismos subjacentes.

5           Embora o padrão unimodal seja defendido como padrão universal na relação entre produtividade e diversidade (e.g., Owen 1988, Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995), é muito provável que o tipo de padrão emergente dependa de fatores tais como: as escalas ecológica e geográfica da análise, o tipo de organismo, o tipo do bioma e a latitude (Wright et al. 1993, Waide et al. 1999, Mittelbach et al. 2001, Partel  
10 et al. 2007). No presente estudo, foi encontrado um relacionamento linear positivo entre a oferta de óleos e a diversidade de Centridini em escala regional. Em escala regional (ver categorias espaciais de Waide et al. 1999) e em estudos envolvendo animais, o relacionamento linear positivo pode ser observado com maior frequência (Waide et al. 1999) ou com frequência equivalente (Mittelbach et al. 2001) ao padrão unimodal.  
15 Adicionalmente, Partel et al. (2007) verificaram que o relacionamento linear positivo é significativamente mais comum nos trópicos.

Ao menos três mecanismos poderiam ser propostos para explicar como o aumento na produtividade de um único recurso (importante) poderia promover a coexistência de um maior número de espécies, por exemplo, gerando o relacionamento  
20 linear positivo entre produtividade (oferta) de óleos e diversidade de Centridini: (1) aumentando-se a produtividade média do recurso aumenta-se a variância da produtividade média (heterogeneidade espacial), que, por sua vez, poderia permitir a coexistência de maior número de espécies através da partição espacial nos níveis de oferta do recurso (Vance 1984, Abrams 1988, Rosenzweig e Abramsky 1993,  
25 Rosenzweig 1995); (2) aumentando-se a produtividade, as espécies raras se tornam mais

abundantes reduzindo as taxas de extinção (Abrams 1995, Rosenzweig e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995); (3) aumentando-se a produtividade aumenta-se a pressão da dependência da densidade intra-específica, permitindo a coexistência de mais espécies (Abrams 1983, 1988, 1995).

5           A correlação entre produtividade média de recurso e a variância na produtividade tem sido defendida como o melhor mecanismo subjacente aos padrões observados no relacionamento entre produtividade e riqueza de espécies, especialmente em modelos de mais de dois recursos (e.g., Rosenzweig e Abramsky 1993, Tilman e Pacala 1993, Rosenzweig 1995). Os efeitos sobre a diversidade dependeriam de como a  
10           produtividade média afetaria a heterogeneidade espacial. No caso da oferta de óleos de *B. sericea*, o aumento da produtividade provavelmente não tem efeitos relevantes sobre a heterogeneidade (a oferta média não está correlacionada com a variância da oferta).

          Alternativamente, Abrams (1988) defende que mudanças na amplitude de variância, sem mudança na produtividade do recurso, podem ter efeitos sobre a  
15           diversidade de consumidores. Também neste caso, a variância na oferta de óleos por si só não esteve associada à riqueza de Centridini. Assim, a hipótese de que diferentes grupos de espécies de Centridini pudessem se segregar espacialmente dentro dos limites de um mesmo habitat para explorar manchas com ofertas diferentes de óleo não pôde ser sustentada como mecanismo de coexistência. Esse resultado concorda com a  
20           afirmação de Tilman e Pacala (1993) de que a heterogeneidade espacial na taxa de suprimento de um único recurso não tem efeito sobre a diversidade de espécies.

          Quanto ao segundo mecanismo, pressupõe-se que a abundância tenha efeitos diretos sobre a riqueza de espécies, porque reduziria a probabilidade de extinções estocásticas das populações de espécies raras (Preston 1962, Abrams 1995, Rosenzweig  
25           e Abramsky 1993, Rosenzweig 1995, Hubbell 2001, Adler et al. 2007). Embora já

documentada em relações entre plantas e artrópodes herbívoros (e.g., Siemann 1998), esse mecanismo não explica satisfatoriamente as variações na diversidade de Centridini. Neste caso, a oferta de óleos florais apresentou alta correlação com a abundância absoluta e com a riqueza de abelhas Centridini, entretanto a correlação da abundância com a riqueza desaparece quando é extraído o efeito da própria oferta de óleos (correlação parcial). A correlação entre abundância e riqueza é espúria, resultando da alta correlação simultânea da oferta de óleos com a abundância e com a riqueza de Centridini. Em particular, a análise dos dados de riqueza resultantes da rarefação e a correlação parcial entre oferta e riqueza (com abundância como variável controlada) mostram que, quando a abundância é mantida constante, as áreas de maior produção de óleos são as áreas com maior número de espécies de Centridini. Em síntese, as evidências sustentam que a redução da probabilidade de extinção de espécies raras nos habitats mais produtivos não oferece explicação para a variação observada na diversidade de Centridini.

Assim, propõe-se que o efeito positivo do aumento na oferta de óleos florais sobre a riqueza de Centridini se deve à assimetria dos efeitos dependentes da densidade, que seriam mais fortes dentro das espécies do que entre as espécies quando os recursos se tornam muito produtivos. Nestas condições, os efeitos negativos da densidade intra-específica tornam a competição inter-específica por recursos menos importante, e mais espécies podem coexistir em um mesmo local (Abrams 1983, 1988, 1995, Vance 1984, Chesson 2000). Tal efeito da dependência da densidade intra-específica pode surgir como resultado de agressão intra-específica (Abrams 1983), de ação de predadores, parasitas, doenças (Abrams 1983, Chesson 2000) ou se a exploração do recurso é espacialmente localizada (Abrams 1983, Vance 1984).

Esse mecanismo de dependência da densidade de abelhas coletoras de óleo deve se expressar, inclusive, em níveis taxonômicos maiores, visto que a oferta de óleo apresentou correlação com o número de tribos coletores de óleos. As tribos de competidores menos eficientes na exploração de óleo de elaióforos epiteliais encontrariam certo espaço para a exploração deste recurso quando os níveis de oferta são mais altos porque os efeitos dependentes da densidade seriam mais intensos dentro dos próprios Centridini. A correlação com o número total de tribos de Apoidea parece dar apoio a este argumento, entretanto deve ser vista com cautela, pois as tribos de abelhas não adaptadas à coleta de óleos florais, como Meliponini e Augochlorini, visitam as flores de *B. sericea* basicamente para coletar pólen (Teixeira e Machado 2000, Ramalho e Silva 2002, Rêgo e Albuquerque 2006), e não há porque supor que contribuição de pólen desta planta seja particularmente importante no habitat. Ademais, a variação da oferta de óleos explicou mais da variação da riqueza de Centridini que do número de Tribos, resultado coerente com a premissa de associação ecológica estreita de flores com elaióforos epiteliais de *B. sericea* com abelhas Centridini, mas não com as demais abelhas (incluindo outros coletores de óleo, não necessariamente adaptados aos elaióforos epiteliais, como Tapinotaspidini).

De acordo com modelos clássicos de coexistência de espécies em escala regional (e.g., Slatkin 1974, Hanski 1983, 1999), era de se esperar que áreas de alta oferta de óleos florais apresentassem redução nos parâmetros  $\gamma$  (efeito negativo de uma espécie sobre probabilidade de colonização por outra) e  $\varepsilon$  (efeito positivo de uma espécie sobre probabilidade de extinção de outra), porque, como argumentado acima, a alta oferta de óleos afrouxaria principalmente os efeitos da competição inter-específica. Assim sendo, as áreas de alta oferta de óleos exerceriam importante função na dinâmica espacial da



diversidade de abelhas Centridini, uma vez que acumulam mais espécies e podem servir como “reservatórios” de migrantes na paisagem.

Ramalho e Silva (2002) propuseram um modelo sobre a dinâmica espacial nas comunidades das abelhas Centridini. Segundo esse modelo, as populações de Centridini  
5 apresentariam troca de indivíduos na paisagem costeira, e o fluxo de migrantes seria proporcional aos tamanhos das populações, que por sua vez dependeriam da oferta local de óleos florais. Aos menos a premissa de correlação entre tamanhos populacionais e oferta de óleo fica empiricamente sustentada no presente estudo, visto que a produtividade apresentou forte correlação com a abundância e diversidade de  
10 Centridini.

Em sistemas populacionais que apresentam a dinâmica fonte-poço, a sobrevivência nas áreas fonte (com populações viáveis) é essencial para manutenção das áreas poço (incapazes de manter populações residentes) e, portanto, para persistência das espécies na escala da paisagem (Watkinson e Sutherland 1995, Hanski 1999). Se a  
15 diversidade nas comunidades de Centridini esta atrelada à dinâmica fonte-poço, com habitats de alta oferta de óleos gerando continuamente migrantes para áreas de aparente colapso populacional (p.ex., Área de Proteção Ambiental Lagoas e Dunas do Abaeté), então a preservação desta dinâmica espacial é por si só essencial para manutenção da diversidade em maior escala espacial (regional ou na escala da paisagem).

20 Em geral, processos locais tendem a reduzir a diversidade local através de exclusão competitiva e estocasticidade, enquanto processos regionais, como o movimento de indivíduos entre habitats, tendem a aumentá-la (Ricklefs e Schluter 1993). No curto prazo, o desaparecimento das áreas mais ricas em espécies afetaria a diversidade porque atingiria espécies que exigem áreas de alta produtividade (alta oferta  
25 de óleos). Como consequência, no longo prazo, haveria colapso generalizado da

diversidade nas áreas menos produtivas (pela redução na taxa de substituição de espécies) ou nas áreas poço (sem entrada regular de migrantes). O mesmo resultado seria observado nas áreas de baixa produtividade se houvesse apenas perda de conectividade na paisagem. Toda essa linha de argumentação tem como premissa a  
5 assimetria dos efeitos dependentes da densidade, em que as espécies são mais prontamente afetadas por pressões intra-específicas nas áreas de alta produtividade do que nas áreas de baixa produtividade.

No que se refere à diversidade de abelhas Centridini na paisagem em mosaico do Corredor Central da Mata Atlântica, planos de preservação e conservação/manejo  
10 devem considerar o papel essencial das áreas de alta oferta de óleos florais no planejamento de unidades de conservação e restabelecimento da conectividade na escala regional.

### **Agradecimentos**

15 Aos colegas do Laboratório de Ecologia da Polinização (ECOPOL) da UFBA pela ajuda nas coletas de campo. À Dra. Favizia Freitas de Oliveira da Universidade Estadual de Feira de Santana pela identificação das abelhas. À Capes e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Biomonitoramento da UFBA pela bolsa de Mestrado concedida. Ao CNPq (481113/2004-5) e a Fapesb (APR0114/2006) pelo apoio  
20 financeiro concedido ao projeto integrado do ECOPOL. Às Plantações Michelin da Bahia Ltda. pelo apoio logístico nas coletas nos pontos na área das plantações e na APA Pratigi.

### **Referências**

25 Abrams P (1983) The theory of limiting similarity. *Annu Rev Ecol Syst* 14: 359-376

- Abrams P (1988) Resource Productivity-Consumer Species Diversity: Simple Models of Competition in Spatially Heterogeneous Environments. *Ecology* 69: 1418-1433
- Abrams P (1995) Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027
- 5 Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecol Lett* 10: 95-104
- Anderson WR (1979) Floral conservatism in neotropical malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223
- Barros MAG (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev Brasil Biol* 10 52: 343-353
- Buhl-Mortensen L (1996) Type-II Statistical Errors in Environmental Science and the Precautionary Principle. *Mar Pollut Bull* 32: 528-531
- Buchmann SL (1987) The ecology of oil flowers and their bees. *Annu Rev Ecol Syst* 15 18: 343-369
- Callegari-Jacques SM (2003) Bioestatística: princípios e aplicações. Artmed Editora, Porto Alegre
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 343-366
- 20 Costa CBN (2002) Biologia floral de espécies simpátricas de Malpighiaceae produtoras de óleo floral em duna tropical (Salvador, Bahia, Brasil). Dissertação, Universidade Federal da Bahia
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev Bras Bot* 25 29: 103-114

- Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ (2002) Laurasian migration explain Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. Proc Natl Acad Sci USA 99: 6833-6837
- Endress PK (1996) Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- 5 Freitas BM, Alves JE, Brandão GF, Araújo ZB (1999) Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. J Agr Sci 133: 303-311
- García L (2004) Escaping the Bonferroni iron claw in ecological studies. Oikos 105: 657-663
- 10 Gotelli NJ, Ellison AM (2004) A primer of ecological statistics. Sinauer Associates, Inc., Massachusetts
- Gottsberger G (1986) Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. Plant Syst Evol 152: 29-45
- 15 Hanski I (1983) Coexistence of competitors in patchy environment. Ecology 64: 493-500
- Hanski I (1999) Metapopulation ecology. Oxford University Press, New York
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton
- 20 Joly AB (1977) Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. Editora Nacional, São Paulo
- Lima, MFC (2004) Comunidade de abelhas, nidificação de abelhas solitárias em cavidades preexistentes (Hymenoptera: Apoidea) e interação abelha-planta na Reserva Biológica de Guaribas, Mamanguape, Paraíba, Brasil. Dissertação, Universidade Federal da Paraíba

- Machado IC (2004) Oil-Collecting Bees and Related Plants: A Review of Studies in the Last Twenty Years and Case Histories of Plants Occurring in NE Brasil. In: Freitas BM, Pereira JOP (eds) Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination. Imprensa Universitária, Fortaleza
- 5 Marques ESA, Price PW, Cobb NS (2000) Resource abundance and insect herbivore density on wood fabaceous desert plants. *Environ Entomol* 29: 696-703
- Moran MD (2003) Arguments for rejecting the sequential Bonferroni in ecological studies. *Oikos* 100: 403-405
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig  
10 MR, Dodson SI, Gough L (2001) What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82: 2381-2396
- Neff JL, Simpson BB (1981) Oil-Collecting Structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, Function, and Use in Systematics. *J Kans Entomol* 54: 95-123
- 15 Owen JG (1988) On productivity as a predictor of rodent and carnivore diversity. *Ecology* 69: 1161-1165
- Partel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology* 88: 1091-1097
- 20 Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology* 43: 185-432
- Ramalho M, Silva M (2002) Flora Oleífera e sua Guilda de Abelhas em uma Comunidade de Restinga Tropical. *Sitentibus* 2: 34-43
- Raw A (1979) *Centris dirrhoda* (Anthophoridae), the bee visiting West Indian cherry  
25 flowers (*Malpighia punicifolia*). *Rev Biol Trop* 27: 203-205

- Rêgo M, Albuquerque P (2006) Polinização do Murici. EDUFMA, São Luís
- Ricklefs RE, Schluter D (1993) Species diversity: regional and historical influences. In:  
Ricklefs RE, Schluter D (eds) Species diversity in ecological communities:  
historical and geographical perspectives. The university of Chicago press, Chicago
- 5 Roberts RB, Vallespir SR (1978) Specialization of hair bearing pollen and oil on the  
legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Ann Entomol Soc Am* 71: 619-627
- Rosenzweig ML, Abramsky Z (1993) How are diversity and productivity related? In:  
Ricklefs RE, Schluter D (eds) Species diversity in ecological communities:  
historical and geographical perspectives. The university of Chicago press, Chicago
- 10 Rosenzweig ML (1995) Species diversity in space and time. Cambridge University  
Press, Cambridge
- Roubik DW (1989) Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge  
University Press, Cambridge
- Siemann E (1998) Experimental test of effects of plant productivity and diversity on  
15 grassland arthropod diversity. *Ecology* 79: 2057-2070.
- Sigrist MR, Sazima M (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of  
Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implication for breeding  
system. *Ann Bot* 94: 33-41.
- Silveira FA, Gabriel ARM, Eduardo ABA (2002) Abelhas brasileira: sistemática e  
20 identificação. Fernando A. Silveira, Belo Horizonte
- Simpson BB, Neff JL (1981) Floral Rewards: Alternatives to Pollen and Nectar. *Ann  
Mo Bot Gard* 68: 301-322
- Slatkin M (1974) Competition and regional coexistence. *Ecology* 55: 128-134
- Steffan-Dewenter I, Tschardtke T (1997) Early succession of butterfly and plant  
25 communities on set-aside fields. *Oecologia* 109: 294-302

- Steiner KE, Whitehead VB (2002) Oil secretion and the pollination of *Colpias mollis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst Evol* 235: 55-66
- Taylor DW, Crepet WL (1987) Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *Amer J Bot* 74: 274-286
- 5 Teixeira LAG, Machado IC (2000) Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (malpighiaceae). *Acta Bot Bras* 14: 347-357
- Tilman D (1993) Species Richness of Experimental Productivity Gradients: How Important is Colonization Limitation? *Ecology* 74: 2179-2191
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. 10 In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The university of Chicago press, Chicago
- Vance RR (1984) Interference competition and the coexistence of two competitors on a single limiting resource. *Ecology* 65: 1349-1357
- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. 15 *Memoir New York Bot Gard* 55: 130-142
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday P, Parmenter R (1999) The Relationship between Productivity and Species Richness. *Annu Rev Ecol Syst* 30: 257-300
- Watkinson AR, Sutherland WJ (1995) Sources, Sinks and Pseudo-Sinks. *J Anim Ecol* 20 64: 126-130
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tschardtke T (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at landscape scale. *Ecol Lett* 6: 961-965
- Wright DH, Currie DJ, Maurer BA (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species*

diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives. The  
university of Chicago press, Chicago



### Legendas das Figuras

Fig. 1 Comparação da Abundância relativa de Centridini em relação ao total dos outros grupos de visitantes florais de *Byrsonima sericea* DC..

Fig. 2 Oferta de óleos florais média (L/ha) de *Byrsonima sericea* DC. ao longo dos pontos amostrais. Significados das siglas dos pontos amostrais na Tabela 1.

Fig. 3 Relacionamentos com a variância da oferta de óleos média de *Byrsonima sericea* DC.: a = entre a oferta e a variância de óleos florais, b = entre a variância de óleos florais e a riqueza de Centridini.

Fig. 4 Relacionamento entre a oferta de óleos florais de *Byrsonima sericea* DC. e a riqueza e abundância de Centridini: a = entre a oferta e a riqueza, b = entre a oferta e a abundância absoluta, c = entre a oferta e a riqueza estimada por rarefação, d = entre os resíduos da oferta e da riqueza, e = entre os resíduos da oferta e da abundância absoluta.

Fig. 5 Relacionamento entre a abundância absoluta e a riqueza de abelhas Centridini: a = relação entre valores originais, b = relação entre os resíduos.

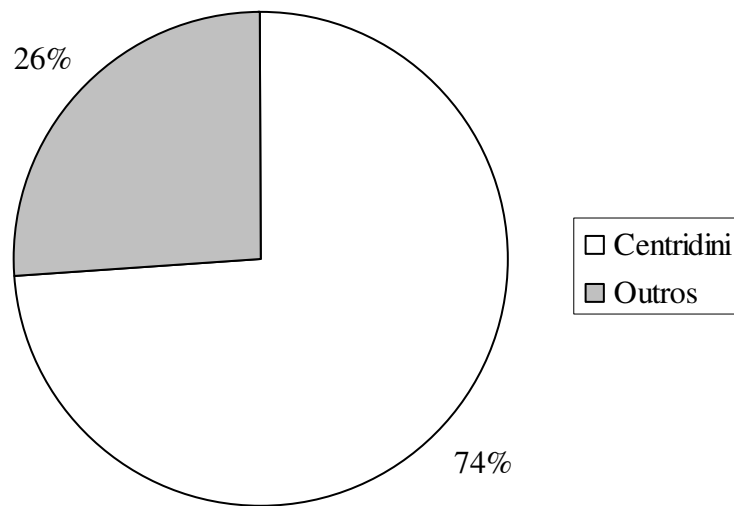


Fig. 1 Comparação da Abundância relativa de Centridini em relação ao total dos outros grupos de visitantes florais de *Byrsonima sericea* DC..

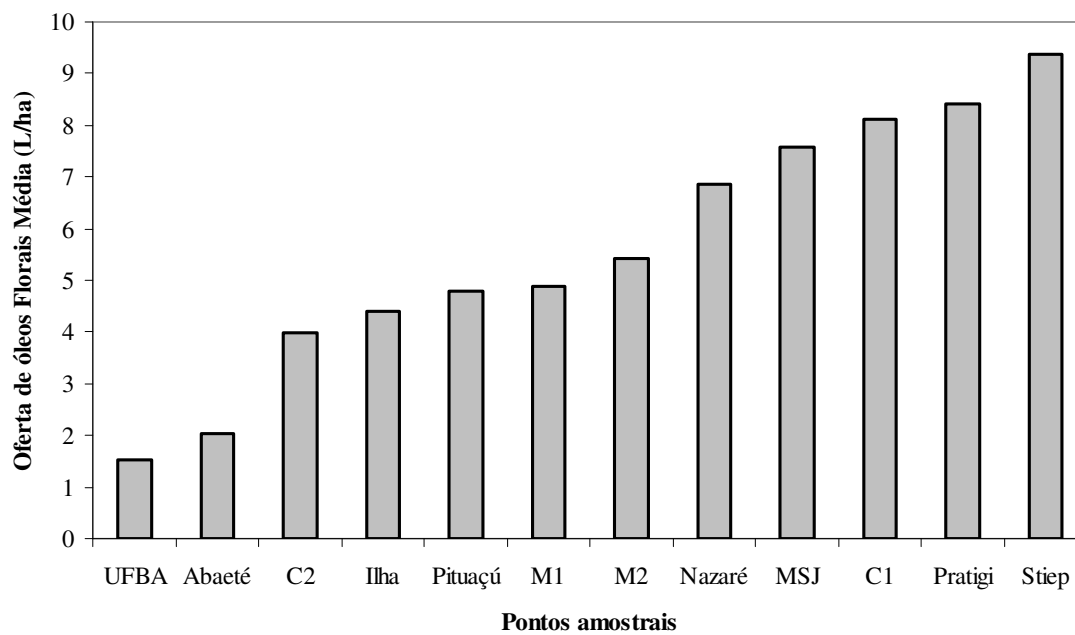


Fig. 2 Oferta de óleos florais média (L/ha) de *Byrsonima sericea* DC. ao longo dos pontos amostrais. Significados das siglas dos pontos amostrais na Tabela 1.

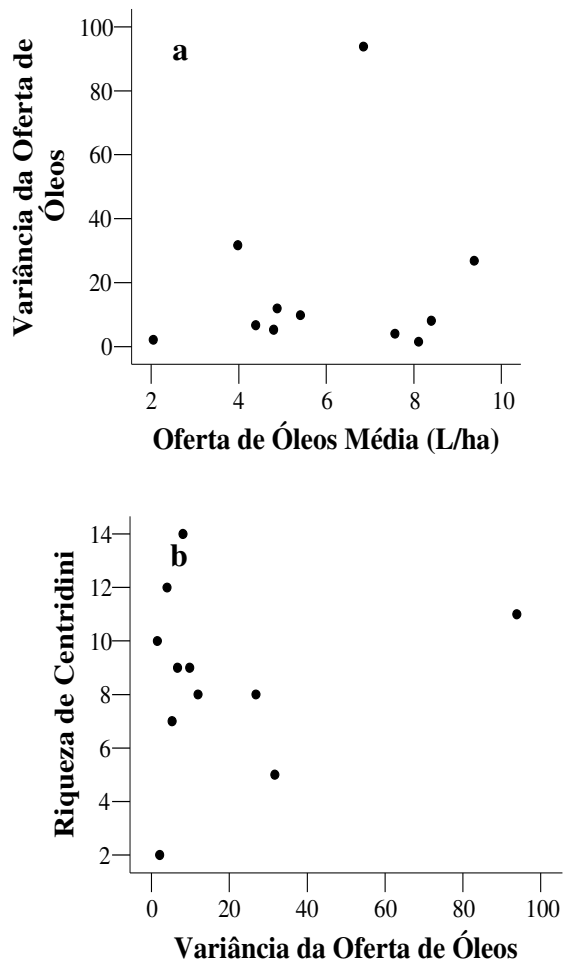


Fig. 3 Relacionamentos com a variância da oferta de óleos média de *Byrsonima sericea* DC.: a = entre a oferta e a variância de óleos florais, b = entre a variância de óleos florais e a riqueza de Centridini.

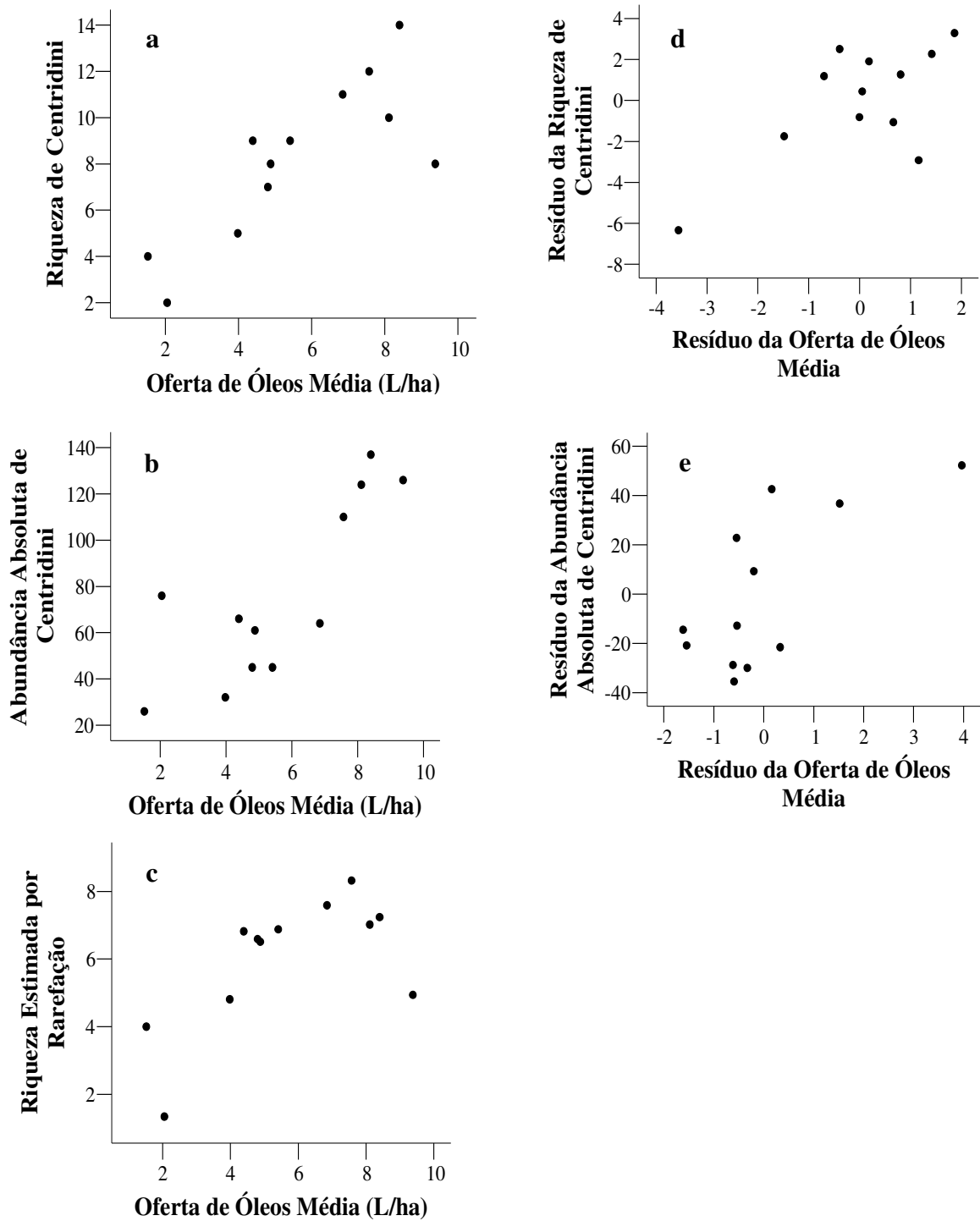


Fig. 4 Relacionamento entre a oferta de óleos florais de *Byrsonima sericea* DC. e a riqueza e abundância de Centridini: a = entre a oferta e a riqueza, b = entre a oferta e a abundância absoluta, c = entre a oferta e a riqueza estimada por rarefação, d = entre os resíduos da oferta e da riqueza, e = entre os resíduos da oferta e da abundância absoluta.

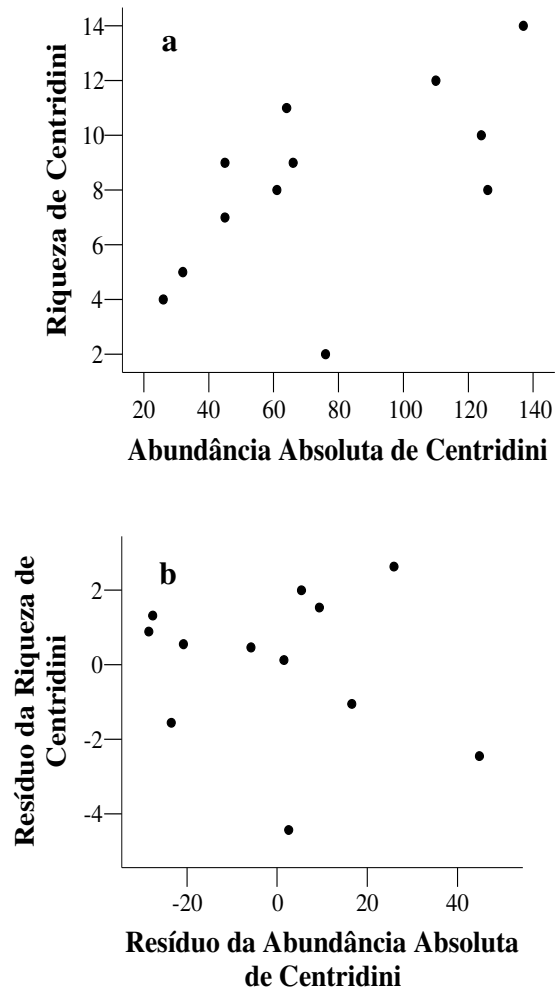


Fig. 5 Relacionamento entre a abundância absoluta e a riqueza de abelhas Centridini: a = relação entre valores originais, b = relação entre os resíduos.

Tabela 1 Descrição dos pontos amostrais localizados entre o Litoral Norte e o Baixo Sul da Bahia.

| Sigla   | Descrição   | Coordenada geográfica              |
|---------|---|------------------------------------|
| MSJ     | Área com vegetação predominante de restinga em dunas, localizada em área rural do município de Mata de São João. Apresenta área aproximada de 306 hectares.   | S 12°32'29.8''<br>O 37°59'57.6''   |
| C1      | Área com vegetação predominante de restinga em dunas (herbáceo-arbustiva) localizada em área rural do município de Camaçari. Apresenta área aproximada de 96 hectares.  | S 12°47'58.8''<br>O 38°12'56.1''   |
| C2      | Área com vegetação predominante de restinga localizada em área rural do município de Camaçari. Apresenta área aproximada de 55 hectares.  | S 12°46'34.28''<br>O 38°19'4.07''  |
| Abaeté  | Área de Proteção Ambiental Lagoas e Dunas do Abaeté, localizada no município de Salvador, apresenta vegetação predominante de restinga em dunas (ora herbáceo-arbustiva, ora arbustiva-arbórea) e uma área aproximada de 1800 hectares (Costa et al. 2006). | S 12°56'38.66''<br>O 38°21'32.91'' |
| Pituaçu | Parque Metropolitano de Pituaçu, localizado na área urbana do município de Salvador, apresenta vegetação de restinga arbustiva-arbórea e uma área aproximada de 450 hectares (Ramalho e Silva 2002).  | S 12°57'58.86''<br>O 38°24'41.88'' |
| Stiep   | Pequena área (cerca de 20 ha) de dunas localizada no bairro do Stiep no município de Salvador. Vegetação de Restinga.   | S 12°59'15.51''<br>O 38°26'32.71'' |
| UFBA    | Pequenos remanescentes de Mata Atlântica dispostos em mosaico, com matriz ocupada por edificações urbanas, localizados no Campus de Ondina da Universidade Federal da Bahia no município de Salvador.   | S 13° 0'16.26''<br>O 38°30'39.20'' |
| Ilha    | Remanescente de Mata Atlântica localizado no município de Itaparica, na Ilha de Itaparica. Apresenta área aproximada de 6 hectares.   | S 13°03'46.2''<br>O 38°43'23.8''   |
| Nazaré  | Remanescente de Mata Atlântica localizado no município de Nazaré.   | S 12°59'22.6''<br>O 38°54'03.9''   |
| Pratigi | Área de Proteção Ambiental de Pratigi, apresenta vegetação de restinga e mata ombrófila densa (Mata Atlântica) em mosaico em uma área aproximada de 32000 hectares. O ponto de coleta está localizado no município de Ituberá.                              | S 13°40'38.5''<br>O 39°04'29.0''   |
| M1      | Clareira em regeneração no mosaico de Mata Atlântica e silvicultura de seringueiras das Plantações Michelin da Bahia Ltda, no município de Ituberá. Apresenta área aproximada de 3 hectares   | S 13°49'44.4''<br>O 39°11'27.9''   |
| M2      | Clareira em regeneração no mosaico de Mata Atlântica e silvicultura de seringueiras das Plantações Michelin da Bahia Ltda, no município de Ituberá. Apresenta área aproximada de 4 hectares   | S 13°51'27.8''<br>W 39°11'36.2''   |

Tabela 2 Abundância relativa (%) das tribos de Apoidea em flores de *Byrsonima sericea* DC. nos pontos amostrais. Significados das siglas dos pontos amostrais na Tabela 1. Cen, Centridini; Api, Apini; Aug, Augochlorini; Exo, Exomalopisini; Mel, Meliponini; Tap, Tapinotaspidini; Xyl, Xylocopini; Hal, Halictini.

| Pontos Amostrais | Abundância relativa tribos de Apoidea (%) |      |       |      |       |       |      |      |
|------------------|---|------|-------|------|-------|-------|------|------|
|                  | Cen                                       | Api  | Aug   | Exo  | Mel   | Tap   | Xyl  | Hal  |
| UFBA             | 61.90                                     |      | 38.10 |      |       |       |      |      |
| Abaeté           | 100.00                                    |      |       |      |       |       |      |      |
| C2               | 100.00                                    |      |       |      |       |       |      |      |
| Ilha             | 85.71                                     |      | 11.69 |      |       | 2.60  |      |      |
| Pituaçu          | 97.83                                     | 2.17 |       |      |       |       |      |      |
| M1               | 75.31                                     | 4.94 | 9.88  | 3.70 | 4.94  | 1.23  |      |      |
| M2               | 88.24                                     |      | 3.92  |      | 7.84  |       |      |      |
| Nazaré           | 85.33                                     |      | 5.33  | 6.67 | 1.33  | 1.33  |      |      |
| MSJ              | 92.44                                     |      | 5.88  |      |       | 0.84  | 0.84 |      |
| C1               | 100.00                                    |      |       |      |       |       |      |      |
| Pratigi          | 41.14                                     |      | 6.31  | 1.80 | 24.02 | 26.73 |      |      |
| Stiep            | 71.58                                     |      | 24.21 |      | 2.11  | 1.58  |      | 0.53 |



Tabela 3 Abelhas Centridini coletas nas flores de *Byrsonima sericea* DC. entre o Litoral Norte e o Baixo Sul da Bahia.

| <b>Abelhas Centridini</b>                                | <b>Abundância Relativa (%)</b> |
|--|--------------------------------|
| <i>Centris aenea</i> Lepeletier, 1841                    | 10.58                          |
| <i>Centris flavifrons</i> Fabricius, 1775                | 4.91                           |
| <i>Centris leprieuri</i> Spinola 1841                    | 3.71                           |
| <i>Centris spilopoda</i> Moure, 1969                     | 7.20                           |
| <i>Centris fuscata</i> Lepeletier, 1841                  | 0.54                           |
| <i>Centris tarsata</i> Smith, 1874                       | 3.27                           |
| <i>Centris trigonoides</i> Lepeletier, 1841              | 1.20                           |
| <i>Centris analis</i> Fabricius, 1804                    | 0.87                           |
| <i>Centris terminata</i> Smith, 1874                     | 1.09                           |
| <i>Centris sponsa</i> Smith, 1854                        | 2.51                           |
| <i>Centris bicornuta</i> Mocsary, 1899                   | 0.11                           |
| <i>Centris caxienseis</i> Ducke, 1907                    | 1.64                           |
| <i>Centris difformis</i> Smith, 1854                     | 0.11                           |
| <i>Centris lutea</i> Friese, 1899                        | 0.11                           |
| <i>Centris varia</i> Erichson, 1848                      | 0.44                           |
| <i>Centris aff pulchra</i> Moure, Oliveira & Viana, 2003 | 0.33                           |
| <i>Centris nitens</i> Lepeletier, 1841                   | 0.11                           |
| <i>Centris decolorata</i> Lepeletier, 1841               | 0.11                           |
| <i>Centris vittata</i> Lepeletier, 1841                  | 0.11                           |
| <i>Epicharis flava</i> Friese, 1900                      | 7.20                           |
| <i>Epicharis bicolor</i> Smith, 1854                     | 3.49                           |
| <i>Epicharis nigrita</i> Friese, 1900                    | 30.97                          |
| <i>Epicharis fasciata</i> Lepeletier & Serville, 1828    | 1.53                           |
| <i>Epicharis cockerelli</i> Friese, 1900                 | 2.83                           |
| <i>Epicharis pygialis</i> Friese, 1900                   | 3.82                           |
| <i>Epicharis analis</i> Lepeletier, 1841                 | 0.33                           |
| <i>Epicharis sp3</i>                                     | 7.96                           |
| <i>Epicharis sp4</i>                                     | 1.42                           |
| <i>Epicharis sp6</i>                                     | 0.33                           |
| <i>Epicharis sp7</i>                                     | 1.09                           |
| <i>Epicharis sp10</i>                                    | 0.11                           |

Tabela 4 Síntese das análises de correlação linear simples.

| Variáveis Correlacionadas   | r     | r <sup>2</sup> | P     | n  | Grau de correlação <sup>a</sup> | Coefficiente | Tipo de teste |
|---|-------|----------------|-------|----|---------------------------------|--------------|---------------|
| Oferta Óleos x Riqueza Centridini   | 0.804 | 0.646          | 0.001 | 12 | Forte                           | Pearson      | Unilateral    |
| Oferta Óleos x Abundância absoluta de Centridini                            | 0.810 | 0.656          | 0.001 | 12 | Forte                           | Pearson      | Unilateral    |
| Abundância Absoluta de Centridini x Riqueza Centridini                      | 0.608 | 0.370          | 0.018 | 12 | Forte                           | Pearson      | Unilateral    |
| Oferta Óleos x Número de Tribos de Apoidea                                  | 0.537 | 0.288          | 0.036 | 12 | Regular                         | Spearman     | Unilateral    |
| Oferta Óleos x Número de Tribos de Coletores de óleo                        | 0.501 | 0.251          | 0.049 | 12 | Regular                         | Spearman     | Unilateral    |
| Oferta de Óleos x Riqueza de Centridini estimada por Rarefação <sup>b</sup> | 0.629 | 0.396          | 0.014 | 12 | Forte                           | Pearson      | Unilateral    |
| Oferta média de Óleos x Variância na oferta de óleos                        | 0.156 | 0.024          | 0.646 | 11 | Não há correlação               | Pearson      | Bilateral     |
| Variância na oferta de óleos x Riqueza de Centridini                        | 0.140 | 0.020          | 0.340 | 11 | Não há correlação               | Pearson      | Unilateral    |

a Avaliação segundo Callegari-Jacques (2003).

b Riqueza estimada por rarefação para subamostras padronizadas de 26 indivíduos de Centridini, em cada local.

Tabela 5 Síntese das análises de correlação parcial.

| <b>Variável controlada</b>        | <b>Variáveis correlacionadas</b>                       | <b>r</b> | <b>r<sup>2</sup></b> | <b>p</b> | <b>n</b> | <b>Grau de Correlação<sup>a</sup></b> |
|-----------------------------------|--|----------|----------------------|----------|----------|---------------------------------------|
| Oferta Óleos                      | Abundância Absoluta de Centridini x Riqueza Centridini | -0.126   | 0.016                | 0.356    | 12       | Não há correlação                     |
| Abundância Absoluta de Centridini | Oferta Óleos x Riqueza Centridini                      | 0.669    | 0.448                | 0.012    | 12       | Forte                                 |
| Riqueza Centridini                | Oferta Óleos x Abundância absoluta de Centridini       | 0.682    | 0.465                | 0.010    | 12       | Forte                                 |

a Avaliação segundo Callegari-Jacques (2003).

## Conclusão Geral

---

Concluí-se que existe, em escala regional, uma associação ecológica estreita  
5 (frequente e previsível no espaço e no tempo) e preferencial (Centridini é o visitante  
mais numeroso) entre a *Byrsonima sericea* DC. e as abelhas Centridini.

As variações na abundância de óleos florais de *B. sericea* poderiam explicar  
cerca de 45% da variação na abundância e riqueza de abelhas Centridini, em escala  
regional, nas porções de habitat na costa baiana entre o Litoral Norte e o Baixo sul da  
10 Bahia. Assim, concluí-se que a abundância de óleos nos habitats talvez tenha mais  
influência sobre a diversidade de Centridini do que a diversidade de fontes florais de  
óleos. Dada a relação observada entre a produtividade de recursos e a riqueza de  
espécies de consumidores, as possibilidades de coexistência de mais espécies de  
Centridini seriam maiores quanto maior a abundância de óleos florais num habitat.

15 Entretanto, a produtividade média e a variância de óleos florais de *B. sericea* não  
estiveram correlacionadas, e a variância na oferta de óleos por si só não esteve  
associada à riqueza de Centridini, portanto a hipótese de que a heterogeneidade espacial  
na taxa de suprimento de um único recurso teria efeito sobre a diversidade de seus  
consumidores não pôde ser sustentada como mecanismo subjacente ao relacionamento  
20 observado entre a produtividade de óleos e riqueza de Centridini.

Embora a oferta de óleos florais tenha apresentado alta correlação com a  
abundância absoluta e com a riqueza de abelhas Centridini, a correlação entre  
abundância e riqueza desapareceu quando foi extraído o efeito da própria oferta de óleos  
através de correlação parcial. Adicionalmente, a análise dos dados de riqueza resultantes  
25 da rarefação mostra que, quando a abundância de abelhas Centridini nas amostras é  
mantida constante, as áreas de alta oferta de óleos continuam sendo as áreas com maior

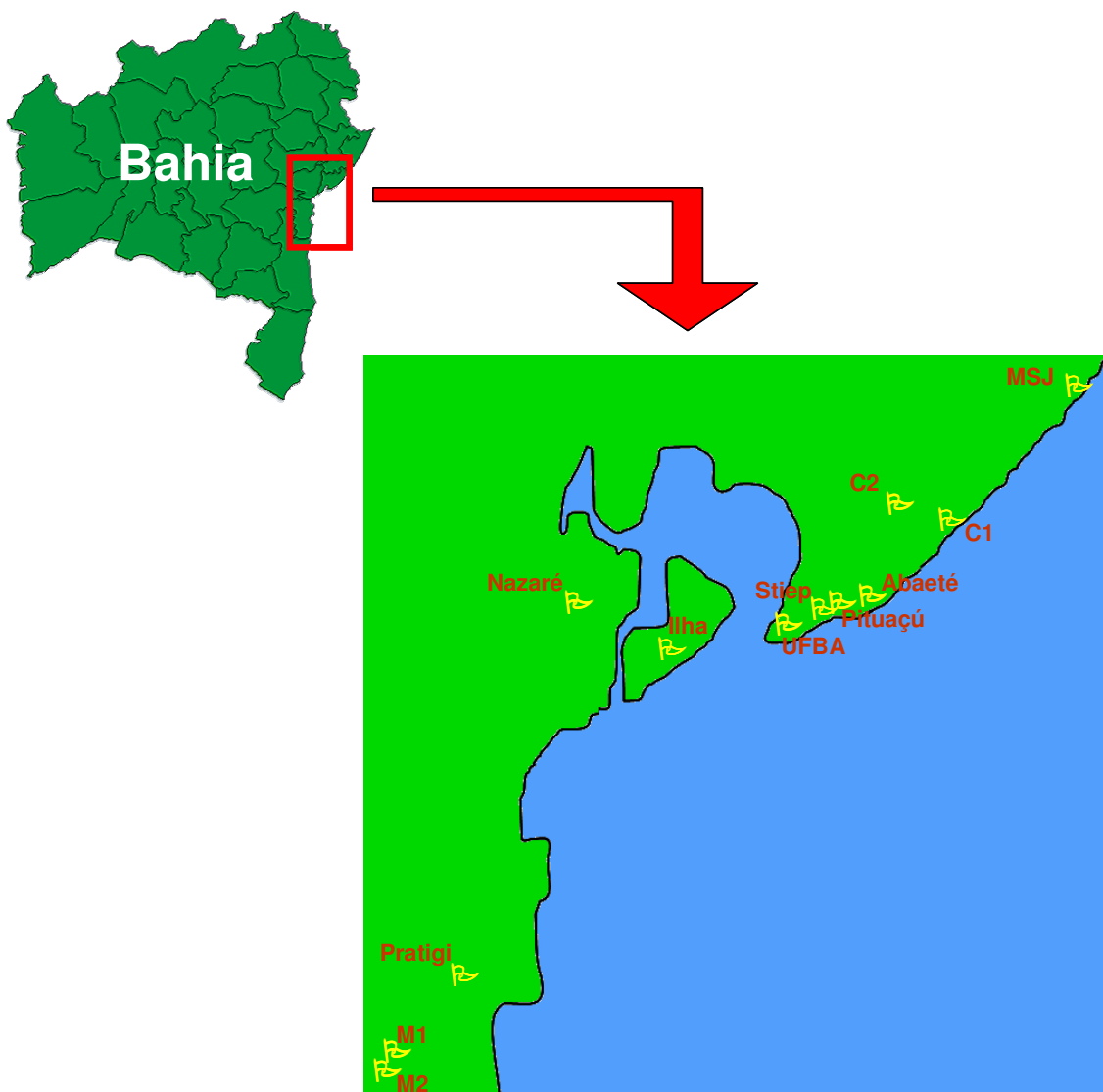
número de espécies de Centridini. Assim, a redução da probabilidade de extinção de espécies raras nos habitats mais produtivos, porque estes apresentam maior abundância de indivíduos, não oferece explicação para a variação observada na diversidade de Centridini.

5 Assim, concluí-se que o efeito positivo do aumento na oferta de óleos florais sobre a riqueza de Centridini deve resultar da assimetria dos efeitos dependentes da densidade, que se tornam ainda mais fortes dentro das espécies do que entre as espécies quando o recurso se torna muito produtivo. Nestas condições de alta produtividade os efeitos negativos da densidade intra-específica tornam a competição inter-específica por  
10 recursos menos importante, e mais espécies podem coexistir em um mesmo local.

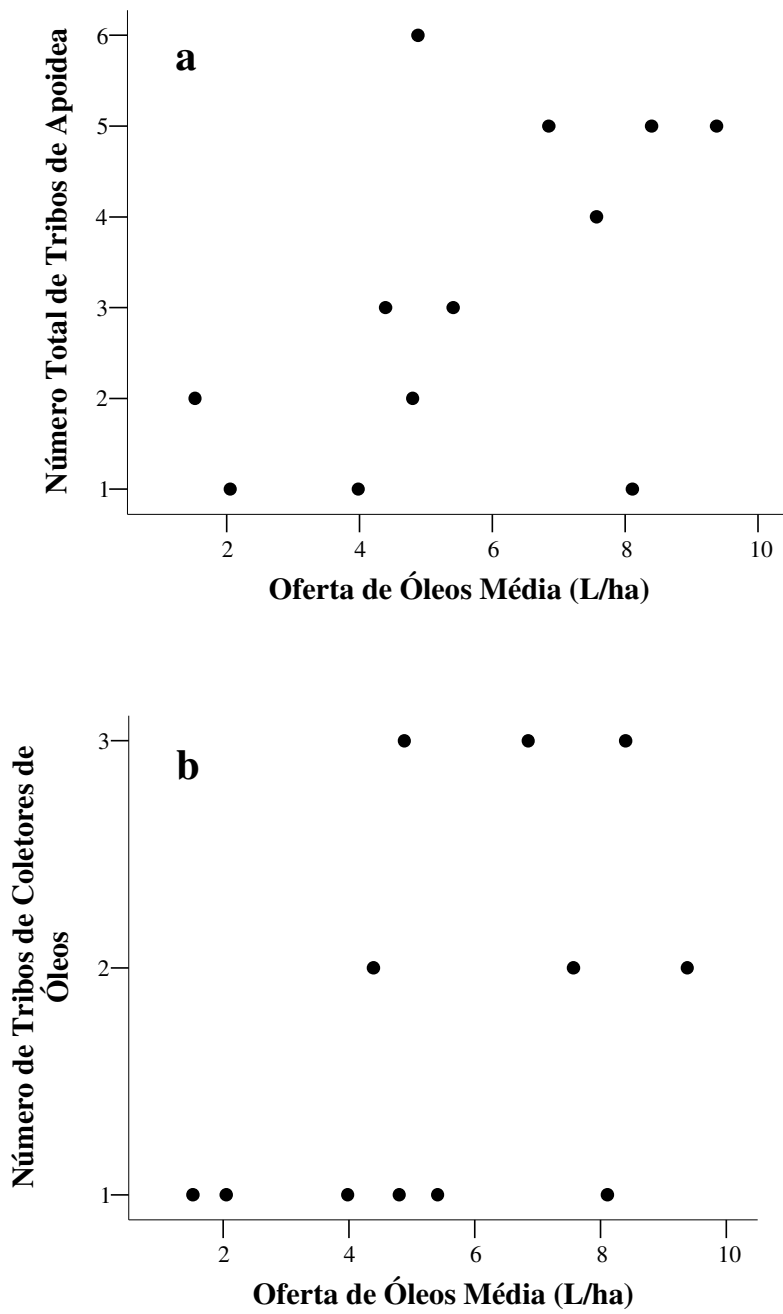
No que se refere à diversidade de abelhas Centridini (e flora associada) na paisagem em mosaico da costa Atlântica, incluindo o norte do Corredor Central da Mata Atlântica, propõe-se que planos de preservação e conservação/manejo devem considerar o papel essencial das áreas de alta oferta de óleos florais no planejamento de unidades  
15 de conservação e restabelecimento da conectividade na escala regional.

## Anexos

---



Anexo 1 Esquema com a localização dos Pontos amostrais. Significados das siglas dos pontos amostrais na Tabela 1. Mapa da Bahia extraído de [www.br.viarural.com/mapa/bahia/default.htm](http://www.br.viarural.com/mapa/bahia/default.htm), em 09 de Julho de 2009, às 13:15.



Anexo 2 Relacionamento entre a oferta de óleos florais de *Byrsonima sericea* DC. e o número de Tribos de Apoidea: a = Tribos total, b = Tribos de Coletores de Óleos.

Anexo 3 Instruções aos autores para publicação na Revista Biodiversity and Conservation.



## **Biodiversity and Conservation**

Editor-in-Chief: David L. Hawksworth

ISSN: 0960-3115 (print version)

ISSN: 1572-9710 (electronic version)

Journal no. 10531

Springer Netherlands

Online version available

Online First articles available

## Instructions for Authors

### **Online Manuscript Submission**

Springer now offers authors, editors and reviewers of Biodiversity & Conservation the option of using our fully web-enabled online manuscript submission and review system. To keep the review time as short as possible (no postal delays!), we encourage authors to submit manuscripts online to the journal's editorial office. Our online manuscript submission and review system offers authors the option to track the progress of the review process of manuscripts in real time. Manuscripts should be submitted to: <http://bioc.edmgr.com>

The online manuscript submission and review system for Biodiversity & Conservation offers easy and straightforward log-in and submission procedures. This system supports a wide range of submission file formats: for manuscripts - Word, WordPerfect, RTF, TXT and LaTeX; for figures - TIFF, GIF, JPEG, EPS, PPT, and Postscript.

**NOTE:** By using the online manuscript submission and review system, it is NOT necessary to submit the manuscript also in printout + disk.

In case you encounter any difficulties while submitting your manuscript on line, please get in touch with the responsible Editorial Assistant by clicking on "CONTACT US" from the tool bar.

The journal also publishes Editorials, Comments and Research notes. These types of articles should be submitted to the Journals Editorial Office in the usual way, but authors should clearly indicate that they are Editorials, Comments or Research notes.

### Electronic figures

Electronic versions of your figures must be supplied. For vector graphics, EPS is the preferred format. For bitmapped graphics, TIFF is the preferred format. The following resolutions are optimal: line figures - 600 - 1200 dpi; photographs



- 300 dpi; screen dumps - leave as is. Colour figures can be submitted in the RGB colour system. Font-related problems can be avoided by using standard fonts such as Times Roman, Courier and Helvetica.

### Colour figures

Springer offers two options for reproducing colour illustrations in your article. Please let us know what you prefer: 1) Free online colour. The colour figure will only appear in colour on [www.springer.com](http://www.springer.com) and not in the printed version of the journal. 2) Online and printed colour. The colour figures will appear in colour on our website and in the printed version of the journal. The charges are EUR 950/USD 1150 per article.

### Language

We appreciate any efforts that you make to ensure that the language is corrected before submission. This will greatly improve the legibility of your paper if English is not your first language.

[www.springer.com/authors/jrnlstylefiles](http://www.springer.com/authors/jrnlstylefiles)

### **Manuscript Presentation**

The journal's language is English. British English or American English spelling and terminology may be used, but either one should be followed consistently throughout the article. Leave adequate margins on all sides to allow reviewers' remarks. Please double-space all material, including notes and references. Quotations of more than 40 words should be set off clearly, either by indenting the left-hand margin or by using a smaller typeface. Use double quotation marks for direct quotations and single quotation marks for quotations within quotations and for words or phrases used in a special sense.

Number the pages consecutively with the first page containing:

- running head (shortened title)
- Title
- author(s)
- affiliation(s)
- full address for correspondence, including telephone and fax number and e-mail address

### Abstract

- Please provide a short abstract of 100 to 250 words. The abstract should not contain any undefined abbreviations or unspecified references.

### Key words

- Please provide 5 to 10 key words or short phrases in alphabetical order.

### Abbreviations

- Abbreviations and their explanations should be collected in a list.

## Symbols and units

- Please use the recommended SI units.

## Nomenclature

- The correct names of organisms conforming with the international rules of nomenclature must be used. Descriptions of new taxa should not be submitted unless a specimen has been deposited in a recognized collection and it is designated as a type strain in the paper. Biodiversity and Conservation uses the same conventions for the genetics nomenclature of bacteria, viruses, transposable elements, plasmids and restriction enzymes as the American Society for Microbiology journals.

## Figures

All photographs, graphs and diagrams should be referred to as a 'Figure' and they should be numbered consecutively (1, 2, etc.). Multi-part figures ought to be labelled with lower case letters (a, b, etc.). Please insert keys and scale bars directly in the figures. Relatively small text and great variation in text sizes within figures should be avoided as figures are often reduced in size. Figures may be sized to fit approximately within the column(s) of the journal. Provide a detailed legend (without abbreviations) to each figure, refer to the figure in the text and note its approximate location in the margin. Please place the legends in the manuscript after the references.

## Tables

Each table should be numbered consecutively (1, 2, etc.). In tables, footnotes are preferable to long explanatory material in either the heading or body of the table. Such explanatory footnotes, identified by superscript letters, should be placed immediately below the table. Please provide a caption (without abbreviations) to each table, refer to the table in the text and note its approximate location in the margin. Finally, please place the tables after the figure legends in the manuscript.

## Section headings

- First-, second-, third-, and fourth-order headings should be clearly distinguishable but not numbered.

## Appendices

- Supplementary material should be collected in an Appendix and placed before the Notes and Reference sections.

## Notes

- Please use endnotes rather than footnotes. Notes should be indicated by consecutive superscript numbers in the text and listed at the end of the article before the References. A source reference note should be indicated by means of an asterisk after the title. This note should be placed at the bottom of the first page.

### Cross-referencing

- In the text, a reference identified by means of an author's name should be followed by the date of the reference in parentheses and page number(s) where appropriate. When there are more than two authors, only the first author's name should be mentioned, followed by 'et al'. In the event that an author cited has had two or more works published during the same year, the reference, both in the text and in the reference list, should be identified by a lower case letter like 'a' and 'b' after the date to distinguish the works.

#### ■ Examples:

- Winograd (1986, p. 204)  
(Winograd 1986a, b)  
(Winograd 1986; Flores et al. 1988)  
(Bullen and Bennett 1990)

### Acknowledgements

- Acknowledgements of people, grants, funds, etc. should be placed in a separate section before the References.

### References

#### 1. Journal article:

Smith J, Jones M Jr, Houghton L et al (1999) Future of health insurance. *N Engl J Med* 341:325–329

#### 2. Inclusion of issue number (optional):

Saunders DS (1976) The biological clock of insects. *Sci Am* 234(2):114–121

#### 3. Journal issue with issue editor:

Smith J (ed) (1998) Rodent genes. *Mod Genomics J* 14(6):126–233

#### 4. Journal issue with no issue editor:

*Mod Genomics J* (1998) Rodent genes. *Mod Genomics J* 14(6):126–233

#### 5. Book chapter:

Brown B, Aaron M (2001) The politics of nature. In: Smith J (ed) *The rise of modern genomics*, 3rd edn. Wiley, New York

#### 6. Book, authored:

South J, Blass B (2001) *The future of modern genomics*. Blackwell, London

#### 7. Book, edited:

Smith J, Brown B (eds) (2001) *The demise of modern genomics*. Blackwell, London

#### 8. Chapter in a book in a series without volume titles:

Schmidt H (1989) Testing results. In: Hutzinger O (ed) *Handbook of environmental chemistry*, vol 2E. Springer, Berlin Heidelberg New York, p 111

#### 9. Chapter in a book in a series with volume title:

Smith SE (1976) Neuromuscular blocking drugs in man. In: Zaimis E (ed) *Neuromuscular junction*. *Handbook of experimental pharmacology*, vol 42. Springer, Berlin Heidelberg New York, pp593–660

10. Proceedings as a book (in a series and subseries):  
Zowghi D et al (1996) A framework for reasoning about requirements in evolution. In: Foo N, Goebel R (eds) PRICAI'96: topics in artificial intelligence. 4th Pacific Rim conference on artificial intelligence, Cairns, August 1996. Lecture notes in computer science (Lecture notes in artificial intelligence), vol 1114. Springer, Berlin Heidelberg New York, p 157
11. Proceedings with an editor (without a publisher):  
Aaron M (1999) The future of genomics. In: Williams H (ed) Proceedings of the genomic researchers, Boston, 1999
12. Proceedings without an editor (without a publisher):  
Chung S-T, Morris RL (1978) Isolation and characterization of plasmid deoxyribonucleic acid from *Streptomyces fradiae*. In: Abstracts of the 3rd international symposium on the genetics of industrial microorganisms, University of Wisconsin, Madison, 4–9 June 1978
13. Paper presented at a conference:  
Chung S-T, Morris RL (1978) Isolation and characterization of plasmid deoxyribonucleic acid from *Streptomyces fradiae*. Paper presented at the 3rd international symposium on the genetics of industrial microorganisms, University of Wisconsin, Madison, 4–9 June 1978
14. Patent:  
Name and date of patent are optional  
Norman LO (1998) Lightning rods. US Patent 4,379,752, 9 Sept 1998
15. Dissertation:  
Trent JW (1975) Experimental acute renal failure. Dissertation, University of California
16. Institutional author (book):  
International Anatomical Nomenclature Committee (1966) *Nomina anatomica*. Excerpta Medica, Amsterdam
17. Non-English publication cited in an English publication:  
Wolf GH, Lehman P-F (1976) *Atlas der Anatomie*, vol 4/3, 4th edn. Fischer, Berlin. [NB: Use the language of the primary document, not that of the reference for "vol" etc.!]
18. Non-Latin alphabet publication:  
The English translation is optional.  
Marikhin VY, Myasnikova LP (1977) *Nadmolekulyarnaya struktura polimerov* (The supramolecular structure of polymers). Khimiya, Leningrad
19. Published and In press articles with or without DOI:
- 19.1 In press  
Wilson M et al (2006) References. In: Wilson M (ed) *Style manual*. Springer, Berlin Heidelberg New York (in press)
- 19.2. Article by DOI (with page numbers)  
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med* 78:74–80. DOI 10.1007/s001090000086
- 19.3. Article by DOI (before issue publication with page numbers)

Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *J Mol Med* (in press). DOI 10.1007/s001090000086  
19.4. Article in electronic journal by DOI (no paginated version)  
Slifka MK, Whitton JL (2000) Clinical implications of dysregulated cytokine production. *Dig J Mol Med*. DOI 10.1007/s801090000086

#### 20. Internet publication/Online document

Doe J (1999) Title of subordinate document. In: *The dictionary of substances and their effects*. Royal Society of Chemistry. Available via DIALOG.  
[http://www.rsc.org/dose/title of subordinate document](http://www.rsc.org/dose/title%20of%20subordinate%20document). Cited 15 Jan 1999

#### 20.1. Online database

Healthwise Knowledgebase (1998) *US Pharmacopeia*, Rockville.  
<http://www.healthwise.org>. Cited 21 Sept 1998

#### Supplementary material/private homepage

Doe J (2000) Title of supplementary material. <http://www.privatehomepage.com>.  
Cited 22 Feb 2000

#### University site

Doe J (1999) Title of preprint. <http://www.uni-heidelberg.de/mydata.html>. Cited  
25 Dec 1999

#### FTP site

Doe J (1999) Trivial HTTP, RFC2169. <ftp://ftp.isi.edu/in-notes/rfc2169.txt>. Cited  
12 Nov 1999

#### Organization site

ISSN International Centre (1999) *Global ISSN database*. <http://www.issn.org>.  
Cited 20 Feb 2000

### **Proofs**

Proofs will be sent to the corresponding author. One corrected proof, together with the original, edited manuscript, should be returned to the Publisher within three days of receipt by mail (airmail overseas).

### **Offprints**

Fifty offprints of each article will be provided free of charge. Additional offprints can be ordered by means of an offprint order form supplied with the proofs.

### **Page charges and colour figures**

No page charges are levied on authors or their institutions. Colour figures are published at the author's expense only.

### **Copyright**

Authors will be asked, upon acceptance of an article, to transfer copyright of the article to the Publisher. This will ensure the widest possible dissemination of information under copyright laws.

### **Permissions**

It is the responsibility of the author to obtain written permission for a quotation from unpublished material, or for all quotations in excess of 250 words in one extract or 500 words in total from any work still in copyright, and for the reprinting of figures, tables or poems from unpublished or copyrighted material.

### **Springer Open Choice**

In addition to the normal publication process (whereby an article is submitted to the journal and access to that article is granted to customers who have purchased a subscription), Springer now provides an alternative publishing option: Springer Open Choice. A Springer Open Choice article receives all the benefits of a regular subscription-based article, but in addition is made available publicly through Springers online platform SpringerLink. To publish via Springer Open Choice, upon acceptance please click on the link below to complete the relevant order form and provide the required payment information. Payment must be received in full before publication or articles will publish as regular subscription-model articles. We regret that Springer Open Choice cannot be ordered for published articles.

[www.springer.com/openchoice](http://www.springer.com/openchoice)

**Additional information**

Additional information can be obtained from:

Biodiversity and Conservation

Springer

P.O. Box 17

3300 AA Dordrecht

The Netherlands

Fax: +31-78-6576254

Internet:

[www.springer.com](http://www.springer.com)

Extraído de:

<http://www.springer.com/life+sci/journal/10531?detailsPage=contentItemPage&CIPageCounter=139710>, em 14 de Maio de 2009, às 11:23.

## Referências Bibliográficas

---

- Abrams P (1983) The theory of limiting similarity. *Annu Rev Ecol Syst* 14: 359-376
- Abrams P (1988) Resource Productivity-Consumer Species Diversity: Simple Models of Competition in Spatially Heterogeneous Environments. *Ecology* 69: 1418-1433
- Abrams P (1995) Monotonic or unimodal diversity-productivity gradients: what does competition theory predict? *Ecology* 76: 2019-2027
- Adler PB, HilleRisLambers J, Levine JM (2007) A niche for neutrality. *Ecol Lett* 10: 95-104
- Aguiar CML, Almeida GF (2002) Atividade diária de coleta de óleo por espécies de *Centris* (Hymenoptera: Apidae) em *Mcvaughia bahiana* W.R. Anderson (Malpighiaceae) na Caatinga. *Acta Biol Leop* 24: 131-140
- Aguiar CML, Zanella FCV, Martins CF, Carvalho CAL (2003) Plantas Visitadas por *Centris* spp. (Hymenoptera: Apidae) na Caatinga para Obtenção de Recursos Florais. *Neotrop Entomol* 32: 247-259
- Aguiar CML, Garófalo CA (2004) Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Rev Bras Zool* 21: 477-486
- Aguiar CML, Garófalo CA, Almeida GF (2006) Biologia de nidificação de *Centris (Hemisiella) trigonoides* Lapeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Rev Bras Zool* 23: 323-330
- Andena SR, Bego LR, Mechi MR (2005). A Comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. *Rev Bras Zoociências* 7: 55-91

- Anderson WR (1979) Floral conservatism in neotropical malpighiaceae. *Biotropica* 11: 219-223
- Armbruster WS (1984) The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *Am J Bot* 71:1149-1160
- Barros MAG (1992) Fenologia da floração, estratégias reprodutivas e polinização de espécies simpátricas do gênero *Byrsonima* Rich (Malpighiaceae). *Rev Brasil Biol* 52: 343-353
- Barroso GM (1991) Sistemática de Angiospermas do Brasil. Imprensa Universitária, Viçosa.
- Bawa KS, Perry DR, Beach JH (1985) Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I. Sexual systems and incompatibility mechanisms. *Am J Bot* 72: 331-345
- Bawa KS (1990) Plant-Pollinator interactions in tropical rain forests. *Annu Rev Ecol Syst* 21: 399-422
- Baker HG, Bawa KS, Frankie GW, Opler PA (1983) Reproductive biology of plants in tropical forests. In: Golley FB (ed) *Tropical rain forest ecosystems*. Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam
- Buchmann SL (1987) The ecology of oil flowers and their bees. *Annu Rev Ecol Syst* 18: 343-369
- Cameron SA (2004) Phylogeny and biology of neotropical orchid bees (Euglossini). *Annu Rev Ecol Syst* 13: 373-394
- Carson WP, Pickett STA (1990) Role of Resources and Disturbance in the Organization of an Old-Field Plant Community. *Ecology* 71: 226-238
- Chesson P (2000) Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 343-366



- Costa JAS, Ramalho M (2001) Ecologia de polinização em ambientes de duna tropical (APA do Abaeté, Salvador, Bahia, Brasil). *Sitientibus* 2: 135-145
- Costa CBN (2002) Biologia floral de espécies simpátricas de Malpighiaceae produtoras de óleo floral em duna tropical (Salvador, Bahia, Brasil). Dissertação, Universidade Federal da Bahia
- Costa CBN, Costa JAS, Ramalho M (2006) Biologia reprodutiva de espécies simpátricas de Malpighiaceae em dunas costeiras da Bahia, Brasil. *Rev Bras Bot* 29: 103-114
- Courchamp F, Clutton-Brock T, Grenfell B (1999) Inverse density dependence and the Allee effect. *Trends Ecol Evol* 14: 405-410
- Davis CC, Bell CD, Mathews S, Donoghue MJ (2002) Laurasian migration explain Gondwanan disjunctions: evidence from Malpighiaceae. *Proc Natl Acad Sci USA* 99: 6833-6837
- Dodson SI, Arnott SE, Cottingham KL (2000) The Relationship in Lake Communities between Primary Productivity and Species Richness. *Ecology* 81: 2662-2679
- Dressler RL (1982) Biology of orchid bees (Euglossini). *Annu Rev Ecol Evol Syst* 13:373-394
- Endress PK (1996) Diversity and evolutionary biology of the tropical flowers. Cambridge Univ. Press, Cambridge
- Freitas BM, Paxton RJ (1998) A Comparison of Two Pollinators: The Introduced Honey Bee *Apis mellifera* and an Indigenous Bee *Centris tarsata* on Cashew *Anacardium occidentale* in its Native Range of NE Brazil. *J Appl Ecol* 35: 109-121

- Freitas BM, Alves JE, Brandão GF, Araújo ZB (1999) Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative pollinators, *Centris* bees, in NE Brazil. *J Agr Sci* 133: 303-311
- Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert AMP, Galetto L, Nates-Parra G, Quezada-Euán JJG (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie* 40: 1-15
- Gimenes M, Lobão CS (2006) A polinização de *Krameria bahiana* B.B. Simpson (Krameriaceae) por abelhas (Apidae) na restinga, BA. *Neotrop Entomol* 35: 440-445
- Gottsberger G (1986) Some pollination strategies in neotropical savannas and forests. *Plant Syst Evol* 152: 29-45
- Goldberg DE, Miller TE (1990) Effects of Different Resource Additions of Species Diversity in an Annual Plant Community. *Ecology* 71: 213-225
- Howe HF, Westley LC (1988) Ecological relationships of plants and Animals. Oxford University Press, New York
- Hubbell SP (2001) The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton University Press, Princeton
- Jesus BMV, Garófalo CA (2000) Nesting behaviour of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brasil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 31: 503-515
- Joly AB (1977) Botânica: Introdução à taxonomia vegetal. Editora Nacional, São Paulo
- Kearns CA, Inouye DW, Waser NM (1998) Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annu Rev Ecol Syst* 29: 83-112
- Kevan PG, Philips TP (2001) The economic impacts of pollination declines: an approach to assessing the consequences. *Conserv Ecol* 5: 8

- Lewis G, Gibbs P (1999) Reproductive biology of *Caesalpinia calycina* and *C. pluviosa* (Leguminosae) of the caatinga of north-eastern Brazil. *Plant Syst Evol* 217: 43-53
- Lima, MFC (2004) Comunidade de abelhas, nidificação de abelhas solitárias em cavidades preexistentes (Hymenoptera: Apoidea) e interação abelha-planta na Reserva Biológica de Guaribas, Mamanguape, Paraíba, Brasil. Dissertação, Universidade Federal da Paraíba
- Loken A (1981). Flower-visiting insects and their importance as pollinators. *Bee World*. 62: 130-140
- Machado IC, Lopes AV (2003) Recursos florais e sistemas de polinização e sexuais em caatinga. In: Leal IR, Tabarelli M, Silva JMC (eds) *Ecologia e conservação da caatinga*. Editora Universitária da UFPE, Recife
- Machado IC (2004) Oil-Collecting Bees and Related Plants: A Review of Studies in the Last Twenty Years and Case Histories of Plants Occurring in NE Brasil. In: Freitas BM, Pereira JOP (eds) *Solitary Bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination*. Imprensa Universitária, Fortaleza
- Marques ESA, Price PW, Cobb NS (2000) Resource abundance and insect herbivore density on wood fabaceous desert plants. *Environ Entomol* 29: 696-703
- Michener CD (2000) *The bees of the world*. The Johns Hopkins University Press, Baltimore
- Mittelbach GG, Steiner CF, Scheiner SM, Gross KL, Reynolds HL, Waide RB, Willig MR, Dodson SI, Gough L (2001) What Is the Observed Relationship between Species Richness and Productivity? *Ecology* 82: 2381-2396
- Mouquet N, Moore JL, Loreau M (2002) Plant species richness and community productivity: why the mechanism that promotes coexistence matters. *Ecol Lett* 5: 56-65

- Neff JL, Simpson BB (1981) Oil-Collecting Structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): Morphology, Function, and Use in Systematics. *J Kans Entomol* 54: 95-123
- Opler P (1983) Nectar production in tropical ecosystem. In: Bentley B, Elias T (eds) *The biology of nectaries*. Columbia University Press, New York
- Owen JG (1988) On productivity as a predictor of rodent and carnivore diversity. *Ecology* 69: 1161-1165
- Partel M, Laanisto L, Zobel M (2007) Contrasting plant productivity-diversity relationships across latitude: the role of evolutionary history. *Ecology* 88: 1091-1097
- Pereira-Noronha MR, Gottsberger IS, Gottsberger G (1982) Biologia floral de *Stylosanthes* (Fabaceae) no Serrado de Botucacu, estado de São Paulo. *Rev Bras Biol* 43:595-605
- Preston FW (1962) The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology* 43: 185-432
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) *The natural history of pollination*. The Bath Press, London
- Ramalho M, Silva M (2002) Flora Oleífera e sua Guilda de Abelhas em uma Comunidade de Restinga Tropical. *Sitentibus* 2: 34-43
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (2001) *Biologia Vegetal*. Editora Guanabara Koogan S. A., Rio de Janeiro
- Rêgo MMC, Albuquerque PMC (1989) Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Bol Mus Para Emílio Goeldi* (2):179- 193.
- Rêgo M, Albuquerque P (2006) *Polinização do Murici*. EDUFMA, São Luís

- Renner SS, Feil JP (1993) Pollinators of tropical dioecious Angiosperms. *Am J Bot* 80: 1100-1107
- Raw A (1979) *Centris dirrhoda* (Anthophoridae), the bee visiting West Indian cherry flowers (*Malpighia punicifolia*). *Rev Biol Trop* 27: 203-205
- Roberts RB, Vallespir SR (1978) Specialization of hair bearing pollen and oil on the legs of bees (Apoidea: Hymenoptera). *Ann Entomol Soc Am* 71: 619-627
- Rosa JF, Ramalho M (2007) Sucesso reprodutivo de *Byrsonima sericea* DC. (Malpighiaceae) e diversidade de abelhas Centridini (Apidae). *Rev Bras Bioc* 5: 168-170
- Rosenzweig ML, Abramsky Z (1993) How are diversity and productivity related? In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The university of Chicago press, Chicago
- Rosenzweig ML (1995) *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge
- Roubik DW (1989) *Ecology and Natural History of Tropical Bees*. Cambridge University Press, Cambridge
- Sazima I, Sazima M (2007) Petiscos florais: pétalas de *Acca sellowiana* (Myrtaceae) como fonte alimentar para aves em área urbana no Sul do Brasil. *Biota Neotrop* 7: 307-311
- Seigler D, Simpson BB, Martin C, Neff JL (1978) Free 3-acetoxylfatty acids in floral glands of *Krameria* species. *Phytochemistry* 17: 995-996
- Siemann E (1998) Experimental Tests of Effects of Plant Productivity and Diversity on Grassland Arthropod Diversity. *Ecology* 79: 2057-2070

- Sigrist MR, Sazima M (2004) Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implication for breeding system. *Ann Bot* 94: 33-41
- Silva FO, Viana BF, Neves EL (2001) Biologia e Arquitetura de ninhos de *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae: Centridini). *Neotrop Entomol* 30: 541-545
- Silveira FA, Gabriel ARM, Eduardo ABA (2002) Abelhas brasileira: sistemática e identificação. Fernando A. Silveira, Belo Horizonte
- Simpson BB, Neff JL, Seigle DS (1977) *Krameria*, free fatty acids and oil-collecting bees. *Nature* 267: 150-151
- Simpson BB, Seigle DS, Neff JL (1979) Lipids from the floral glands of *Krameria*. *Biochem. Sys Ecol* 7: 193-194
- Simpson BB, Neff JL (1981) Floral Rewards: Alternatives to Pollen and Nectar. *Ann Mo Bot Gard* 68: 301-322
- Steffan-Dewenter I, Tschardt T. (1997) Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. *Oecologia* 109: 294-302
- Steiner KE, Whitehead VB (2002) Oil secretion and the pollination of *Colpias mollis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst Evol* 235: 55-66
- Suter W (1998) Involving conservation biology in biodiversity strategy and action planning. *Biol Cons* 83: 235-237
- Taylor DW, Crepet WL (1987) Fossil floral evidence of Malpighiaceae and an early plant-pollinator relationship. *Amer J Bot* 74: 274-286
- Teixeira LAG, Machado IC (2000) Sistema de polinização e reprodução de *Byrsonima sericea* DC (Malpighiaceae). *Acta Bot Bras* 14: 347-357

- Tilman D (1993) Species Richness of Experimental Productivity Gradients: How Important is Colonization Limitation? *Ecology* 74: 2179-2191
- Tilman D, Pacala S (1993) The maintenance of species richness in plant communities. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The university of Chicago press, Chicago
- Van der Pijl L (1960) Ecological aspects of flower evolution. I Phyletic Evolution. *Evolution* 14: 403-416
- Vance RR (1984) Interference competition and the coexistence of two competitors on a single limiting resource. *Ecology* 65: 1349-1357
- Viana BF, Silva FO, Kleinert AMP (2006) A flora apícola de uma área restrita de dunas litorâneas, Abaeté, Salvador, Bahia. *Rev. Bras. Bot.* 29: 13-25
- Vinson SB, Williams HJ, Frankie GW, Shrum G (1997) Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica* 29: 76-83
- Vogel S (1990) History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoir New York Bot Gard* 55: 130-142
- Zhou SR, Zhang DY (2006) Allee effects and the neutral theory of biodiversity. *Funct Ecol* 20: 509–513
- Waide RB, Willig MR, Steiner CF, Mittelbach G, Gough L, Dodson SI, Juday GP, Parmenter R (1999) The Relationship between Productivity and Species Richness. *Annu Rev Ecol Syst* 30: 257-300
- Westphal C, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2003) Mass flowering crops enhance pollinator densities at landscape scale. *Ecol Lett* 6: 961-965
- Wiebes JT (1979) Co-Evolution of Figs and their Insect Pollinators. *Annu Rev Ecol Syst* 10: 1-12

Worm B, Lotze HK, Hillebrand H, Sommer U (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature* 417: 848-851

Wright DH, Currie DJ, Maurer BA (1993) Energy supply and patterns of species richness on local and regional scales. In: Ricklefs RE, Schluter D (eds) *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. The university of Chicago press, Chicago