



**MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO**  
**UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO**  
**PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ETNOBIOLOGIA**  
**E CONSERVAÇÃO DA NATUREZA – PPGETNO**

**CÁSSIO HENRIQUE CARVALHO DA SILVA**

**PLANTAS INTRODUZIDAS E SEU PAPEL NA DIVERSIDADE DE PLANTAS**  
**NATIVAS E SEUS VISITANTES FLORAIS: UM CASO EM UMA ÁREA DE**  
**RESTAURAÇÃO**

**RECIFE – PE**

**2020**

CÁSSIO HENRIQUE CARVALHO DA SILVA

**PLANTAS INTRODUZIDAS E SEU PAPEL NA DIVERSIDADE DE PLANTAS  
NATIVAS E SEUS VISITANTES FLORAIS: UM CASO EM UMA ÁREA DE  
RESTAURAÇÃO**

Dissertação Apresentada Ao Programa De Pós-  
Graduação Em Etnobiologia E Conservação Da Natureza  
(UFRPE, UEPB, URCA E UFPE) como parte dos requisitos  
para obtenção do título de Mestre

**Orientador:** Thiago Gonçalves Souza

**Universidade Federal Rural de Pernambuco**

RECIFE – PE

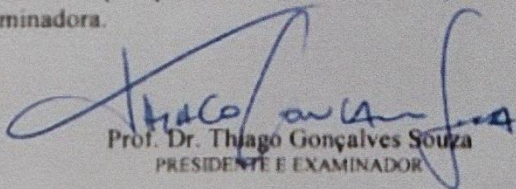
2020

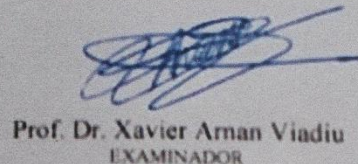


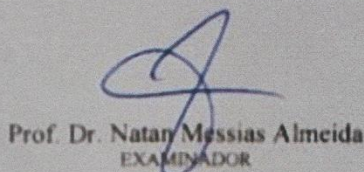
## Ata da 16ª Defesa de Dissertação de Mestrado do PPGETNO

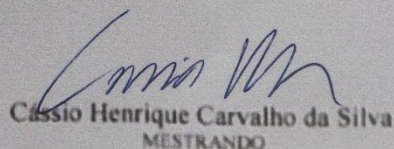
Ata da Sessão de Defesa Pública de Dissertação de Mestrado do Programa de Pós-Graduação Em Etnobiologia e Conservação da Natureza, conforme normas gerais dos Cursos de Pós-graduação da Universidade Federal Rural de Pernambuco e normas internas do Programa de Pós-graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza, aprovadas pelo Colegiado de Coordenação Didática do referido Programa.

Aos vinte e cinco (21) dias do mês de fevereiro do ano de dois mil e vinte, às 10h00min, teve lugar na sala de aula do Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza da Universidade Federal Rural de Pernambuco, na cidade de Recife, a defesa pública da dissertação do mestrando Cássio Henrique Carvalho da Silva. Abertos os trabalhos, o Professor Dr. Thiago Gonçalves Souza (UFRPE), orientador do mestrando e presidente da sessão de defesa, agradecendo a presença de todos, apresentou a comissão examinadora constituída para análise e avaliação da supracitada Defesa, composta pelos membros titulares Dr. Xavier Arnan Viadiu (UPE) e Prof. Dr. Natan Messias Almeida (UNEAL) e pelos membros suplentes Profa. Dra. Karine Matos Magalhães (UFRPE) e o Prof. Dr. Luciano Nicolás Naka (UFPE). Em seguida o presidente da sessão, Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza (UFRPE), convidou o discente para que apresentasse seu trabalho. Informado de que dispunha de 40 minutos como tempo máximo para sua exposição, o mestrando procedeu à apresentação oral de sua dissertação, intitulada: "**Plantas introduzidas e seu papel na diversidade de plantas nativas e seus visitantes florais: um caso em uma área de restauração**". Agradecendo a atenção de todos, o mestrando encerrou sua apresentação, colocando-se a disposição da Comissão Examinadora. O presidente da sessão convidou os membros titulares da comissão examinadora para tomar assento à mesa e informou que cada membro dispunha de até 40 minutos para as arguições e observações sobre a dissertação e defesa oral do candidato. Cada membro da comissão no seu tempo de arguição agradeceu ao Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza pelo convite para contribuir com o trabalho apresentado, solicitando esclarecimentos e oferecendo sugestões para a melhoria da qualidade do mesmo. Após o encerramento das arguições, o presidente da sessão suspendeu as atividades para que a comissão examinadora, de forma sigilosa, procedesse às discussões quanto ao mérito do trabalho apresentado, de tal forma que o mestrando CASSIO HENRIQUE CARVALHO DA SILVA, foi considerado APROVADO ( ) e que, em observância as normas internas do regimento do programa de Pós-graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza e as normas gerais dos cursos de Pós-Graduação da Universidade Federal Rural de Pernambuco, sede do supracitado programa, o mestrando, para obtenção do GRAU DE MESTRE EM ETNOBIOLOGIA E CONSERVAÇÃO DA NATUREZA, deverá proceder às correções necessárias e entregar a versão original final da dissertação, devidamente assinada por todos os membros da banca, no molde impresso e em meio digital, no prazo máximo de sessenta (60) dias. Passando a palavra ao mestrando, o Presidente da Sessão pediu ao mesmo que fizesse suas considerações finais. Retornando a palavra para o presidente da Sessão, o mesmo agradeceu a presença de todos e deu por encerrada a Sessão às    h    min. E para constar, eu, Thiago Gonçalves Souza, presidente da sessão, lavrei a presente ata que após lida e achada conforme, será assinada por mim, pelo aluno e pelos membros da comissão examinadora.

  
Prof. Dr. Thiago Gonçalves Souza  
PRESIDENTE E EXAMINADOR

  
Prof. Dr. Xavier Arnan Viadiu  
EXAMINADOR

  
Prof. Dr. Natan Messias Almeida  
EXAMINADOR

  
Cássio Henrique Carvalho da Silva  
MESTRANDO

RECIFE, 21 DE FEVEREIRO DE 2020

CATALOGAÇÃO DA PUBLICAÇÃO  
BIBLIOTECA CENTRAL DA UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE  
PERNAMBUCO

Ficha Catalográfica emitida pela Universidade Federal Rural de Pernambuco – Sistema Integrado de Bibliotecas (SIB-UFRPE).

Dedico este meu trabalho aos meus familiares, que me apoiaram em diversas maneiras que me possibilitaram concluir este trabalho

Dedico, em especial à minha mãe, que me influenciou e guiou cientificamente até onde agora estou.

Aos meus queridos amigos, científicos ou não, que aqui estão ou não – por toda força e amor que me foram dados. Não conseguiria sem vocês.

Ao Criador de todas as coisas, por me permitir ser quem sou e permitir que eu chegasse até este momento.



## AGRADECIMENTOS

Agradeço, primeiro e especialmente, ao meu orientador Thiago que, apesar de todas as dificuldades, foi paciente comigo em infinitos momentos. Em outros, foi um amigo valioso. Sou grato por todo conhecimento inexorável que me transmitiu.

Aos meus pais, Valéria e Jorge e minha avó, Rita, que sempre me deram apoio, amor, incentivo e puxões de orelha para uma conclusão célere deste trabalho.

Aos meus amigos que muito me apoiaram, Theo e Nathaly - não conseguiria me imaginar concluindo esse mestrado sem o apoio de vocês. Um obrigado especial também a Bella pelos choros conjuntos e parceria no Catimbau (risos), a Felipe por ter mudado minha perspectiva sobre meu valor como profissional e sobre o que é ser um profissional de verdade além da academia.

Aos meus amados amigos e colegas do ECOFUN... foram inúmeros os momentos de compartilhamento de conhecimento científico, de risadas, memes e conselhos. Todos os nosso rolês foram ~~academicamente~~ espetaculares. Uma menção especial a Reginho, que participou indiretamente deste trabalho e me ~~tirou de enrascadas~~ auxiliou em diversos momentos.

A todos os meus amigos que me incentivaram e me deram forças na realização e conclusão desse trabalho. Incluo aqui meus amigos e colegas da UFRPE (em especial do PPGEthno – o sofrimento foi conjunto!), UFPE, UNIVASF e UNICAMP, que além da amizade, me ajudaram como taxonomistas e/ou revisores (Douglas, Lucas, Rodrigo e Thales, devo a vocês!). Um agradecimento especial também à professora Daniele Parizotto, pela orientação e treinamento quanto a procedimentos de campo, além do professor Ângelo Chaves, pelos conselhos etnobiológicos valiosíssimos.

A todos que me ajudaram e bem me receberam em campo no Catimbau, desde aos incríveis funcionários da brigada de incêndio, a Dona Zefinha e a todas as pessoas maravilhosas que conheci na casa do PELD-Catimbau.

Um obrigado de coração a todos. Devo meu sucesso a cada um de vocês.

## SUMÁRIO

Ata de Defesa.....	3
Ficha Catalográfica.....	4
Dedicatória.....	5
Agradecimentos.....	6
Resumo.....	8
Abstract.....	9
Apresentação geral.....	10
<i>Objetivos e Questionamentos</i> .....	10
<i>Estratégias de Pesquisa</i> .....	12
<i>Estrutura da Dissertação</i> .....	14
<i>Fluxograma da pesquisa</i> .....	17
Capítulo I – Fundamentação Teórica.....	18
Capítulo II – Manuscrito Científico.....	29
Capítulo III – Considerações Finais.....	53

## RESUMO

Espécies invasoras são componentes comuns em paisagens modificadas por ação antrópica, afetando as comunidades biológicas e suas interações globalmente, potencialmente interferindo com a estrutura e dinâmica das redes de interação plantas-polinizadores. Enquanto plantas invasoras podem interagir diretamente com polinizadores nativos, gramíneas anemófilas também podem, indiretamente, afetar interações plantas-polinizadores por induzir mudanças na composição e estrutura da comunidade de insetos, diminuindo as taxas de visitação de polinizadores. No entanto, os efeitos indiretos de espécies invasoras na riqueza de insetos polinizadores têm sido pouco explorados pela literatura científica, limitando nossa habilidade em prever os efeitos da invasão na resiliência ecológica. Nós medimos o efeito da cobertura de *Megathyrsus maximus*, uma espécie de gramínea invasora, em uma área abandonada de pasto em regeneração localizado numa área de ecossistema de floresta tropical sazonalmente seca (a Caatinga brasileira). Investigamos o efeito dessa gramínea invasora: (i) na diversidade de polinizadores; ii) na frequência da visitação floral; iii) na estrutura da rede de interação ecológica planta-polinizador; e iv) nos efeitos combinados da planta invasora e de uma abelha exótica comum (*Apis mellifera*) na comunidade de insetos e na estrutura de redes plantas-polinizadores. Descobrimos que a cobertura da gramínea invasora apresentou um efeito negativo na riqueza de insetos nativos e reduziu a frequência de visitação de polinizadores nativos. A dominância da gramínea invasora nas comunidades vegetais aumentou a sobreposição de nicho entre polinizadores, porém não afetou a taxa de visitação de abelhas. Contudo, o aumento na frequência de visitação de *A. mellifera* reduziu em 60% a riqueza de insetos polinizadores nativos. Nossos resultados sugerem um efeito combinado por invasores biológicos. Primeiro, a gramínea invasora reduz a diversidade de plantas nativas e, indiretamente, aumenta a frequência de visita de abelhas que podem, por sua vez, reduzir a diversidade e frequência de insetos polinizadores nativos. Esses resultados reforçam que a invasão de plantas pode desencadear efeitos-cascata com consequências multitróficas nas redes ecológicas que podem afetar a resiliência e regeneração de ecossistemas invadidos. Nossa pesquisa ajuda a desvendar como efeitos indiretos de plantas e insetos invasores num sistema plantas-polinizadores pode aumentar a homogeneização biótica e esgotar recursos florais em áreas naturais em regeneração.

**Palavras-chave:** Invasão biológica, Resiliência Ecossistêmica, Abelhas, Serviços Ecossistêmicos, Interações Planta-Animal, Polinização.



## ABSTRACT

Invasive species are a common component of human-modified landscapes, affecting biological communities and species interactions globally and potentially interfering with the structure and dynamics of plant-pollinator networks. While invasive plants can interact directly with native pollinators, wind-pollinated grasses can also indirectly affect plant-pollinator interactions by inducing shifts in the animal community composition and structure and decreasing insect pollinators visitation rates. However, the indirect effects of invasive species on pollinator insect richness and the plant-pollinator network structure have been poorly explored, limiting our ability to predict the effects of biological invasion on ecosystem resilience. We measured the effect of the *Megathyrsus maximus* cover, an invasive grass species, in the plant-pollinator network structure into an abandoned pasture left to regeneration in a dry tropical ecosystem (the Brazilian Caatinga). We aimed to investigate the effect of this invasive grass on the: (i) diversity of pollinators; ii) frequency of floral visitation; iii) structure of plant-pollinator ecological network; and (iv) the combined effects of the invasive grass and an alien honeybee (*Apis mellifera*) on insect community and plant-pollinator network structure. We found that the invasive grass cover had a negative effect on the native insect richness and reduced visitation frequency of native pollinators. Dominance of the invasive grass on plant communities increased niche overlap among pollinators but did not affect visitation frequency of honeybees. However, the increase in visitation frequency of *A. mellifera* reduced by 60% the richness of native insect pollinators. Our findings suggest a combined effect of the biological invasion. First, the invasive grass reduces the native plant diversity and indirectly, increases the frequency of honeybees visitation that may in turn reduce diversity and frequency of native insect pollinators. These results reinforce that invasion of plants may trigger cascade effects with multi-trophic consequences in ecological networks that may affect the resilience and regeneration of invaded ecosystems. Our research helps to tease apart how indirect effects of alien plant and insect species in a plant-pollinator system could boost biotic homogenization and depletion of floral resource depletion in naturally regenerating areas.

**Keywords:** Biological Invasions, Forest Resilience, Honeybees, Ecosystem Service, Plant-Insect interactions, Pollination.

## APRESENTAÇÃO GERAL

### OBJETIVOS E QUESTIONAMENTOS

As interações bióticas e abióticas que sustentam as estruturas biológicas da natureza sempre me fascinaram como pesquisador. A biosfera, tida como a fração “viva” do planeta, é composta e sustentada por relações intrínsecas entre os organismos que nela habitam, seja entre membros da mesma espécie ou entre espécies diferentes e, claro, dentre os fatores ambientais e padrões climáticos que caracterizam e definem os ecossistemas globais. Este mundo tornou-se capaz de abrigar um incrível mosaico de biodiversidade – e é à essa realidade que nós, seres humanos, também evoluímos e nos adaptamos.

Com o desenvolvimento social, tecnológico, científico e político da humanidade, passamos da posição de agentes transformadores locais a uma espécie que promove impactos globais. Desde a revolução industrial, iniciada no século XVIII, transformamos intensa e negativamente os ciclos naturais e processos ecológicos do planeta a ponto de ser considerado que vivemos no *Antropoceno* – uma nova era geológica em que contribuímos com mudanças climáticas radicais em todos os ecossistemas do planeta (Ellis et al., 2010; Waters et al., 2016). A partir dessa problemática, sinto que nós cientistas, temos a obrigação de tentarmos compreender, mais do que nunca, os processos naturais que nos ainda permitem aprender a como conservar ecossistemas e seus mecanismos mais sutis. Buscando conhecer as espécies que nestes ecossistemas habitam, podemos desenvolver ações que podem evitar a extinção não-aleatória de organismos e funções que eles sustentam. Além disso, é extremamente necessário transmitir o valor desse conhecimento para além das fronteiras acadêmicas, pois considero que conservar é um papel coletivo, já que dependemos preponderantemente dos recursos biológicos e naturais dos ecossistemas da Terra para prosperar.

A relação da humanidade com as diferentes paisagens e organismos do mundo moldou culturas históricas e atuais, gerando fatos, lendas e crenças, tradições e costumes. Inúmeras sociedades históricas e tradicionais aprenderam sobre a ciência do mundo em sua própria cosmovisão, um conhecimento tradicional-científico aos moldes

do que eles próprios compreendiam da sua realidade e do universo. Esses povos logo perceberam que recursos naturais são limitados e que se não fossem usados com parcimônia não haveria para os outros membros de sua comunidade – uma visão mais *êmica* e sustentável do que a que vivemos hoje em dia (Headland et al., 1990). Como parte desse cenário etnobiológico, o povo sertanejo aprendeu a sobreviver em um ecossistema tropical muito seco e desafiador, que impõe condições duras a sobrevivência humana: a Caatinga, que representa a maior floresta tropical sazonalmente seca do mundo. A necessidade gerou um rico conhecimento sobre os diversos usos de plantas e animais da Caatinga, evidenciando a diversidade biológica de um ecossistema que já foi muito negligenciado por suas características semiáridas e por ser habitado por uma população majoritariamente de baixa renda, em contraste com outros biomas brasileiros. Este rico conhecimento pode se perder a longo prazo com as mudanças climáticas e a degradação contínua da floresta, sobretudo com a introdução de plantas exóticas e suas consequências sobre interações ecossistêmicas, algo ainda não muito explorado em estudos no Semiárido. Como forma de complementar a renda do povo catingueiro já foram realizadas algumas iniciativas de introduzir espécies vegetais exóticas possivelmente rentáveis. É o caso da Algaroba (*Prosopis juliflora* e *Prosopis pallida*), do Saco-de-Velho (*Calotropis procera*) e de gramas exóticas, como a “Buffel grass” (*Cenchrus ciliaris*) e o Capim-colonião (*Megathyrsus maximus*). Com exceção desta última, há registro de caráter invasor na Caatinga para as espécies citadas, trazendo impactos negativos (e em alguns casos específicos, positivos) para a população local e para o ecossistema catingueiro.

A degradação da Caatinga não impacta somente aspectos socioculturais, mas também socioeconômicos, através, principalmente, da diminuição da oferta de serviços ecossistêmicos. Estes serviços, que em geral são traduzidos como a disponibilidade de recursos (como lenha, alimento, plantas medicinais) dependem da manutenção de interações intrínsecas na floresta. Uma das mais importantes destas interações, o mutualismo entre plantas e animais, sobretudo insetos, mantém funções ecossistêmicas, como a polinização e dispersão de sementes. Os extratos herbáceos, arbustivos e arbóreos oferecem recursos florais diversos (néctar, óleos, pólen) que atraem visitantes, tornando a troca de gametas vegetais possível e/ou mais eficiente. Aliada à dispersão

de sementes, a polinização participa de uma complexa rede de interações que mantém o equilíbrio ecossistêmico e uma vasta oferta de recursos disponíveis – principalmente a nós, seres humanos. A desestabilização destas redes também diminui a capacidade da floresta de oferecer recursos diversos a populações humanas e isto, conseqüentemente, terá impactos socioeconômicos severos sobre sua qualidade de vida.

Considerando a manutenção desse ecossistema, suas funções e serviços, propus em minha pesquisa a investigação das conseqüências da introdução de uma gramínea exótica sob a comunidade de visitantes florais da Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca. Visitantes florais, dentre eles polinizadores, mantêm serviços essenciais para manutenção dos ecossistemas, como a polinização e perpetuação de diversas espécies de plantas (Kremen et al., 2007). São também responsáveis pela polinização de cerca de 35% de espécies agriculturáveis (Klein et al., 2006), do qual tanto precisamos. Casos crescentes de perdas agrícolas se relacionam à diminuição de visitantes florais e isto, em sua maior parte, se origina na destruição de habitats naturais e introdução de espécies exóticas (Bommarco et al., 2013; Carvalheiro et al., 2011; Vanbergen et al., 2017). Além de perdas econômicas, é prevista a fragilização da estrutura ecossistêmica, visto que a redução de polinizadores altera as redes de interação tróficas, reduzindo a quantidade de recursos oferecidos por produtores primários (Gallai et al., 2009; Potts et al., 2010). Impactos como este na Caatinga, um domínio fitogeográfico já fragilizado e com uma população de baixa-renda dependente de seus recursos, com certeza gerará uma crise socioeconômica e de biodiversidade a longo prazo. Portanto, compreender como gramíneas exóticas estão influenciando a rede trófica de polinizadores em um sistema sob risco é crucial para que se formulem estratégias de conservação das espécies essenciais e se o manejo é possível.

## **ESTRATÉGIAS DE PESQUISA**

O projeto que desenvolvemos é integrado a um projeto maior e multidisciplinar, denominado Nexus I: Pesquisa e Desenvolvimento em Ações Integradas e Sustentáveis para a Garantia da Segurança Hídrica, Energética e Alimentar nos Biomas Caatinga e Cerrado (MCTI/CNPq N° 19/2017). Coordenado pelo professor Felipe Melo, da

Universidade Federal de Pernambuco (UFPE), o projeto Nexus I é baseado nos conceitos de desenvolvimento sustentável e responsável em áreas de biodiversidade e parâmetros socioeconômicos em risco, como discutido na literatura por Biggs *et al.* (2015) e Liu (2016). Nexus I também está alinhado com as 17 metas dos ODS (Objetivos de Desenvolvimento Sustentável), que discutem a respeito da redução das desigualdades sociais, equidade de gênero, redução da fome, mudanças nos modelos atuais de produção e medidas preventivas de auxílio à adaptação das populações humanas às consequências das mudanças climáticas (Persson, Weitz & Nilsson 2016; MRE, 2019). Por falta de conhecimento a respeito do manejo de espécies exóticas, populações de áreas de risco acabam gerando e/ou agravando problemas ambientais, permitindo a liberação involuntária dessas espécies no meio ambiente. Espécies de plantas exóticas são muitas vezes utilizadas nessas áreas por serem rentáveis economicamente e gerarem recursos (como lenha e ração para gado), como no caso da Algaroba (*Prosopis spp.*) e gramas exóticas. Contudo, pouco sabemos dos riscos que plantas exóticas trazem à comunidade de visitantes florais, em especial polinizadores.

Utilizamos como exemplo experimentos de longo termo de ecologia de comunidades realizados há décadas em Cedar Creek (EUA) e Jena (Alemanha) (Tilman *et al.* (2006) e Weigelt *et al.* (2010), respectivamente), que geraram enormes contribuições no campo de conhecimento de ecologia teórica e processos ecológicos, que é o que pretendemos para a região. Por ter sido um ecossistema negligenciado por bastante tempo, há poucos estudos a respeito dos processos ecológicos da Caatinga e precisamos começar a compreender melhor esses processos para que possamos criar estratégias efetivas de conservação e refinar futuras questões de pesquisa. Considerando questões ecológicas e estatísticas, desenvolvemos e construímos um módulo experimental de 182 parcelas de 9m<sup>2</sup> em uma área aberta da Caatinga, que apresentava atividade antrópica prévia (agricultura) e foi posteriormente abandonada. O módulo também foi projetado a fim de preservar a multidisciplinaridade de estudos futuros, pois as parcelas são configuráveis, expansíveis e subdivisíveis, se adequando a quaisquer futuras pesquisas que poderão vir a ser executadas no local. Assim, planejamos cautelosamente o desenho experimental juntamente ao desenvolvimento de

nossas questões, pensando nos modelos estatísticos que viriam a ser utilizados a fim de reduzir erros de inferência e amostragem.

Julgamos estatisticamente suficiente randomizar 30 parcelas (do total de 182) para a pesquisa, utilizando o percentual de cobertura de uma espécie de gramínea exótica como critério de seleção dentre o total de parcelas. Também consideramos parcelas com percentual zero, utilizadas como controle. Assim, conseguimos analisar nossas variáveis preditoras e resposta com mais eficiência, construindo modelos generalizados lineares de efeitos mistos (GLMM) (Zuur et al., 2009) para testar nossas hipóteses. A descrição completa da metodologia, variáveis e hipóteses construídas encontra-se no manuscrito a ser submetido a revistas internacionais, no capítulo II desta dissertação.

## **ESTRUTURA DA DISSERTAÇÃO**

Para melhor compreensão do trabalho que foi realizado, essa dissertação se dispõe em quatro partes: apresentação geral e três capítulos subsequentes. Este formato obedece às novas normas de estruturação das dissertações e teses do programa de pós-graduação de Etnobiologia e Conservação da Natureza (PPGEtno). A apresentação geral consiste: nas motivações pessoais para a realização da pesquisa, escrito preferencialmente em primeira pessoa, juntamente a questionamentos e objetivos; na análise crítica e breves comentários a respeito das estratégias e procedimentos metodológicos utilizados na pesquisa e; na apresentação sobre como a dissertação está estruturada (este tópico). Esta primeira parte tem objetivo de somente introduzir o leitor aos aspectos gerais do trabalho.

O primeiro capítulo consiste na fundamentação teórica da pesquisa. Para melhor visualização, este trabalho apresenta-se em categorizado em tópicos. É discutido, fundamentado na literatura, os diferentes conceitos teóricos envolvidos no desenvolvimento da pesquisa e formulação do manuscrito (capítulo II): introdução e diferença entre espécies exóticas vegetais e invasão biológica. Incluí também informações a respeito da vulnerabilidade dos ambientes que recebem essas espécies.

Há informações a respeito das plantas nativas da Caatinga, principalmente a respeito do extrato herbáceo e arbustivo e seu papel na sucessão primária. Apresentei um breve resumo descritivo sobre o domínio fitogeográfico onde realizamos a pesquisa: a Caatinga, uma floresta tropical sazonalmente seca (FTSS) e os agentes por trás de sua degradação. Há também informações a respeito do que mostra a literatura por trás dos visitantes florais e polinizadores: quem são, o que fazem e para que são importantes, demonstrando sua relação com a oferta de serviços ecossistêmicos que eles mesmos mantêm. Incluímos também informações a respeito das dimensões socioculturais nos quais nossa pesquisa está ligada: a conexão entre os serviços oferecidos pelos visitantes florais/polinizadores, a estabilidade dos ecossistemas e como tudo isso afeta a ponta final deste emaranhado trófico – as populações humanas.

O segundo capítulo consiste no artigo científico gerado através dos esforços desta dissertação. O artigo está organizado em: Abstract, Introduction, Material and Methods, Results, Discussion, Study Implications and Conclusion, Acknowledgements, References, Tables and Figure Captions. Está apresentado na língua inglesa a fim de se adequar às normas da revista internacional que iremos publicar. Selecionamos o editorial *Journal of Ecological Entomology* para publicação do artigo (considerado como Qualis A1 pelos padrões da CAPES - Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior).

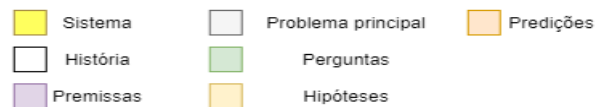
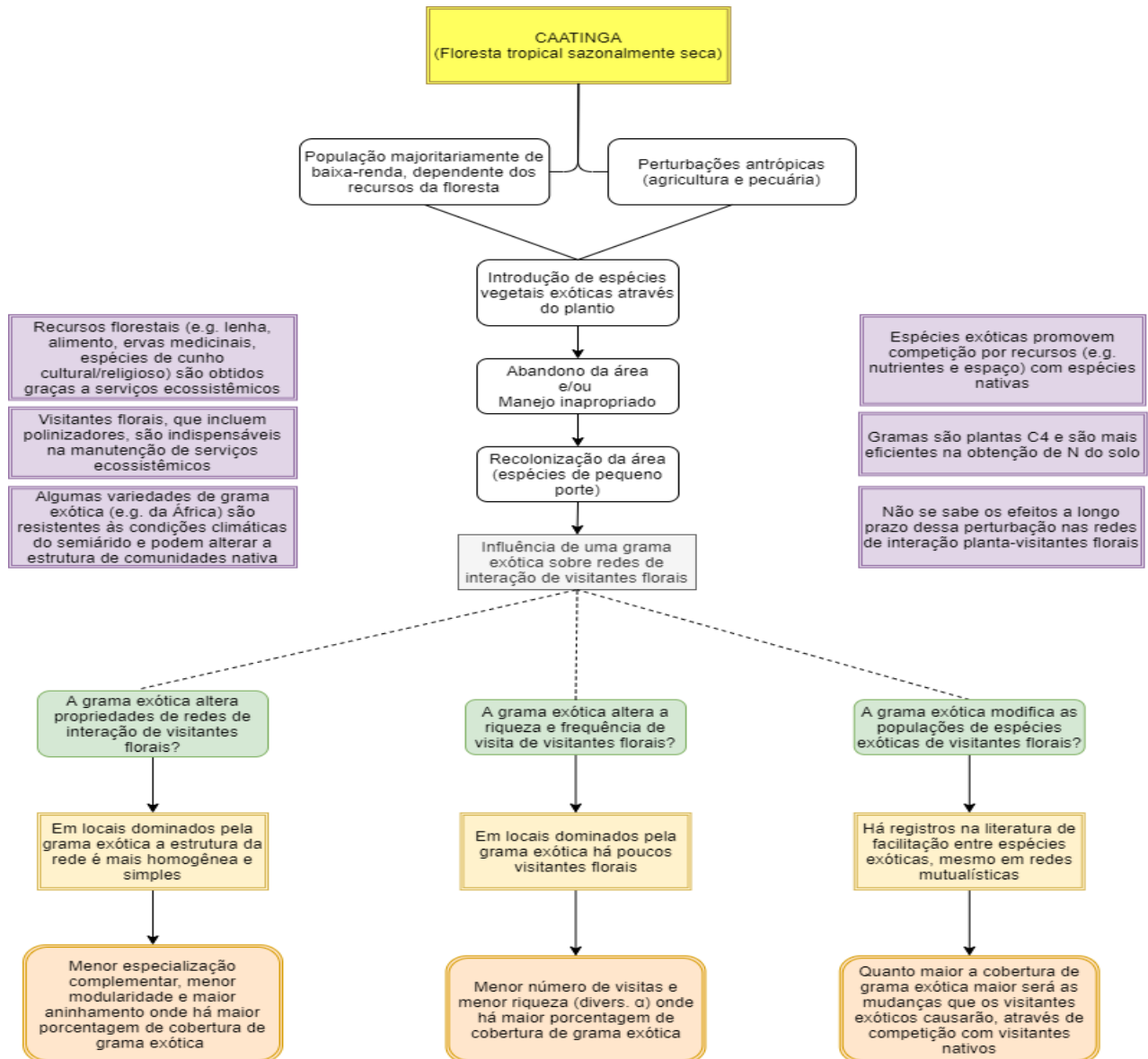
O terceiro capítulo consiste, de forma geral, nas considerações finais dos achados desta pesquisa: as principais conclusões, as contribuições teóricas para o sistema e suas implicações, as principais limitações do estudo, os *gaps* que ainda permanecem, nossas sugestões sobre como futuras pesquisas podem resolvê-los e o orçamento total da pesquisa, com o custo da viabilidade do projeto

De forma geral tentamos ligar e complementar os três capítulos que se apresentam neste trabalho, principalmente a respeito do esforço que realizamos durante estes dois anos de pesquisa científica: as bases, princípios e premissas teóricas, o artigo científico com os principais achados do experimento realizado, nossas conclusões e sugestões para o futuro. Esta dissertação conseguiu corresponder as nossas expectativas quanto às perguntas teóricas que propomos. Quando comparado a outros



“biomas” brasileiros, a Caatinga ainda apresenta um cenário de poucas pesquisas científicas a respeito dos processos ecológicos e mecanismos que a mantém. Esperamos assim auxiliar um pouco na reversão deste cenário e contribuir com os resultados aqui gerados. Esperamos também que eles possam vir a auxiliar pesquisas vindouras relacionadas às interações mutualísticas planta-animal e a manutenção desse sistema tão importante.

Segue abaixo uma breve visualização das vias teóricas do trabalho em formato de fluxograma, com as principais perguntas, as variáveis preditoras e respostas que utilizamos e os agentes ambientais envolvidos:



## CAPÍTULO I: FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

### *Florestas tropicais sazonalmente secas (FTSS)*

Florestas Tropicais Sazonalmente Secas estão entre uma das mais habitadas, degradadas e sob risco de extinção não-aleatória de espécies nos próximos anos, principalmente devido ao uso de terra não-sustentável e mudanças climáticas (Santos et al., 2014). Possui uma baixa pluviosidade quando comparada a outras florestas tropicais e regimes de seca inconstante, algumas vezes durando anos (Borchert, 1994). Apesar da aridez, possui um surpreendente endemismo de espécies (Gentry et al., 1995; Linares-Palomino et al., 2010). A maior floresta tropical sazonalmente seca dos neotrópicos está localizada no Semiárido brasileiro, cobrindo um território de 884.453km<sup>2</sup> (Pennington et al., 2000), denominada de Caatinga. Apesar disso, possui apenas parte do seu território intacto: cerca de 46% da sua cobertura já foi desmatada, representando um grave problema socioecológico, pois a Caatinga apresenta um longo histórico de uso agropecuário e é densamente povoada (MMA, 2019).

A Caatinga possui uma das maiores densidades populacionais em regiões semiáridas do mundo (Medeiros et al., 2012). Possui uma população majoritariamente de baixa-renda, altamente dependente dos recursos da floresta, que podem ser desde lenha a PANC's (plantas alimentícias não-convencionais) e plantas medicinais (Djoudi et al., 2015). Como atividade econômica e, também, como parte de sua cultura de subsistência, a população possui, em sua maioria, pequenas propriedades agricultoras que produzem uma colheita às vezes insuficiente até mesmo para consumo próprio. Isso se dá pelas propriedades do solo da Caatinga, que é em geral pobre em nutrientes (Salcedo et al., 1997). A velocidade da ciclagem de nutrientes é menor na Caatinga do que em outras florestas tropicais, o que também está associado à lenta expansão desta floresta (Murphy e Lugo, 1986). Como forma de contornar este déficit de nutrientes disponíveis no solo, uma prática comum realizada pelos agricultores é a *agricultura de corte-e-queima*. Como o nome sugere, esta prática consiste na remoção manual da vegetação nativa, seguido pela queima do material removido. É uma atividade de baixo-custo, simples de ser executada e rapidamente retorna ao solo os nutrientes disponíveis no

estoque de carbono da floresta (Giardina et al., 2000). No entanto, é uma atividade bastante insustentável. O alto índice de exporte de nutrientes sem recuperação do solo leva ao seu esgotamento. Em alguns casos a área é abandonada após esse esgotamento, contribuindo para uma futura desertificação (da Silva et al., 2018). Além deste processo danoso ao solo de difícil reversão, é comum a prática de pecuária extensiva pela população, consistindo na criação de gado bovino e caprino (Ribeiro et al., 2015). Como atividade complementar para alimentação do gado, são plantadas espécies de gramíneas exóticas que são de fácil e rápido crescimento, colaborando ainda mais no esgotamento dos nutrientes do solo. Este é um dos canais em que espécies de plantas exóticas são introduzidas, podendo ocorrer uma invasão biológica com consequências ecossistêmicas que ainda não compreendemos bem e são atualmente investigadas.

### *Espécies Exóticas e Invasão Biológica*

Em linhas simples, a invasão biológica ocorre quando, acidental ou intencionalmente, uma espécie de um determinado ecossistema se estabelece em um novo território, espalhando-se rapidamente, competindo por recursos e espaço, ocupando com sucesso o nicho dominado anteriormente por espécies nativas (Lodge, 1993). Muito se discute na literatura a respeito dos mecanismos por trás do sucesso da invasão, desde mecanismos de competição inter e intraespecífica, como é também abordado pela Hipótese da Liberação do Inimigo Natural (*“Enemy Release Hypothesis”* - ver Keane & Crawley, 2002) a mecanismos próprios (e.g. fisiológicos) da espécie invasora (Higgins & Richardson, 2014). A Hipótese da Liberação do Inimigo Natural defende que, por ausência de seus predadores e competidores naturais, a espécie invasora supera os mecanismos de defesa das espécies nativas, rapidamente ocupando nichos das espécies perdedoras. Este mecanismo também está envolvido na homogeneização biótica, um processo de simplificação da comunidade biológica de um determinado local, drasticamente diminuindo a diversidade taxonômica e funcional de um ecossistema (Qian & Ricklefs, 2006).

Uma espécie exótica não necessariamente apresenta caráter invasor, contudo, é debatido na literatura que o limiar entre se tornar invasora ou não é tênue e regulado por diversos fatores, dentre eles, fatores ambientais como pluviosidade, por exemplo (Lake & Leishman, 2004), e também da competição com espécies já estabelecidas no local da possível invasão. Além disso, são descritos diferentes graus de invasão, desde uma população invasora estável a uma população que possui um caráter de reprodução e dispersão mais agressivo, o que também pode depender, por exemplo, de recursos – alimentos com alto valor energético, por exemplo (Johnstone, 1986).

### *Plantas herbáceas da Caatinga*

O extrato herbáceo em áreas sob clima semiárido é composto em sua maior parte por terófitas – angiospermas anuais que apresentam dormência em suas sementes durante a estação seca e germinando durante a estação chuvosa (Kovács-Lang et al. 2000). Terófitas possuem também maior dominância e riqueza de espécies na Caatinga (Mamede & Araújo, 2008; Rodal et al., 2005). Por acompanharem a época chuvosa, possuem uma taxa de crescimento elevada, assim como um curto ciclo de vida (Raunkiaer, 1934). Apesar de serem anuais, possuem uma elevada riqueza de espécies no semiárido, como registrado por diversos autores (Alcoforado-filho et al., 2003; Pessoa et al., 2004; Costa et al., 2009). Um estudo inédito realçou a importância do extrato herbáceo para a diversidade da Caatinga. Foi encontrado que a relação espécies/área da Caatinga ( $4,0 \times 10^{-3}$  espécies/km<sup>2</sup>) alcança quase o dobro da que é encontrada em ecossistemas como a Floresta Amazônica ( $2,5 \times 10^{-3}$  espécies/km<sup>2</sup>) (Fernandes et al., 2019).

### *Visitantes Florais e Polinizadores*

Visitantes florais são denominados todos os organismos que consomem recursos oferecidos por angiospermas, definindo umas das mais importantes e essenciais interações ecológicas do mundo: o mutualismo (Boucher, 1988). Visitantes florais consomem néctar, pólen, óleos, ceras e/ou outros recursos produzidos pelas flores para

atraí-los. Como consequência desta interação ocorre o processo denominado de polinização, com raras exceções no caso de espécies pilhadoras ou trapaceiras (Dafni, 1992).

A polinização é um serviço fundamental dos ecossistemas, fazendo parte dos mecanismos que sustentam a biodiversidade atual (Kremen et al., 2007). A maior parte das angiospermas são polinizadas como fruto de interação planta-animal. Mesmo plantas que não necessariamente precisam da polinização zoofílica (ou seja, por interação animal) por realizarem auto polinização tem uma produção de sementes maior quando são polinizadas por animais. Na Caatinga, acredita-se que 98% das espécies de plantas, incluindo terófitas, são polinizadas por animais (Machado & Lopes, 2004), Isto também se reflete na indústria agroalimentar: cerca de 35% das espécies cultivadas pela agroindústria necessitam de polinização entomófila na maioria de seus cultivares para gerar uma produção economicamente suficiente (Klein et al., 2006). A diminuição da diversidade de polinizadores, sobretudo de abelhas – maiores responsáveis pela polinização de culturas (Ellis et al., 2015), foi um dos temas mais debatidos em eventos internacionais que visam conservação de espécies e serviços fundamentais dos ecossistemas, como a Convenção sobre Diversidade Biológica (CBD) e a Plataforma Intergovernamental Científico-Política em Biodiversidade e Serviços Ecossistêmicos (IPBES) (CBD, 2016; IPBES, 2016). São alarmantes os dados recentes da queda de diversidade e abundância de abelhas. O uso indiscriminado de agrotóxicos, aliado a destruição de habitat são apontados como maiores responsáveis pelo alto índice de mortalidade entomológica.

### *Serviços Ecossistêmicos*

Serviços ecossistêmicos são condições e processos no qual sistemas naturais (e as espécies que deles fazem parte) produzem e mantém condições necessárias para a existência da biodiversidade terrestre e a vida humana na Terra. Recursos de uso humano, como frutos do mar, alimentos naturais, lenha, fibras naturais, compostos brutos de potencial farmacêutico e precursores de produtos industriais (como cera, borracha orgânica e óleos) são todos gerados por serviços ecossistêmicos. (Chan et al, 2006,

Power et al, 2016). Uma grande parte da economia humana é baseada na produção, refinamento e venda de produtos provenientes de ecossistemas. A manutenção da diversidade desses serviços é mantida por funções complexas dos ecossistemas e apoiados intrinsecamente pela biodiversidade. Funções como polinização e dispersão de sementes, por exemplo, são base de uma complexa gama de interações que possibilitam a existência de uma grande diversidade biológica e assim mantém a oferta de uma grande gama de serviços ecossistêmicos diversos. A preservação de habitats automaticamente preserva funções ecossistêmicas que mantém serviços ecológicos (Hokestra et al, 2005). Muito mais importante que isso, é intrínseco que serviços ecossistêmicos mantenham os ciclos biogeoquímicos necessários para regulação das variáveis abióticas que mantêm a vida na Terra.

A não-conservação das complexas funções e processos ecossistêmicos e a intensificação do uso de terra, reduzindo habitat, têm impactos devastadores a longo prazo sobre a diversidade biológica (Srivastava e Vellend, 2005), assim como na oferta de recursos e serviços à população local, como também às populações de polinizadores, diminuindo a diversidade de opções de forrageio. O sucesso da polinização depende tanto da riqueza de espécie de plantas como da riqueza de polinizadores e seus traços funcionais (Faegri e Van Der Pijl, 1979). Diversos trabalhos apontam a entomofilia como a síndrome de polinização mais comum na Caatinga, sendo a melitofilia a mais representativa (Machado, 1990; Machados e Lopes, 2004). O sucesso reprodutivo através da melitofilia, portanto, influenciará diretamente a maior parte da produtividade da vegetação da Caatinga e impactará a oferta de alimentos e NTFP's à população local.

### *Redes de interação mutualísticas*

Interações mutualísticas então entre umas das mais importantes relações ecológicas do planeta, pois são um dos principais mecanismos de expansão de ecossistemas e manutenção da biodiversidade do mundo (Thompson, 1994). São também especialmente importantes em questões de segurança alimentar mundial (Potts et al, 2016) Podemos citar a dispersão de sementes e polinização como um dos mutualismos mais essenciais ao ecossistema. Na caatinga, a polinização é



principalmente melitófila (Machado e Lopes, 2004), enquanto a dispersão de sementes, apesar de ser em sua maior parte anemocórica, possui casos especiais da manutenção de diversas espécies catingueiras (como *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill através da mirmercocoria (Leal et al, 2007, 2015).

Uma nova perspectiva em estudos de comunidades ecológicas, sobretudo mutualísticas, tem sido o uso de índices de parâmetros de análise de redes de interações. Essas análises nos trazem informações específicas a respeito não apenas da diversidade de espécies do local, mas do número e frequência de conexões, força de interações, dentre outros. Como destaque dessas métricas, temos a especialização complementar, a modularidade e o aninhamento. A especialização complementar é um índice robusto, medindo o quão especializada uma rede de interações é. Esse índice (representado por  $H_2'$  varia de 0 a 1: Zero representa uma rede praticamente não-especializada, 1 representa uma rede completamente (ou praticamente especializada) (Blüthgen et al, 2006; Vizentin-Bugoni et al, 2019). Modularidade representa o quanto as interações formam compartimentos ou módulos de interação, ou seja, criando grupos específicos de interações mais comuns entre si. O índice de modularidade (representado por  $Q$ ), varia de 0 (modularidade mínima) a 1 (máxima modularidade possível) (Dormann and Strauss, 2014; Vizentin-Bugoni et al, 2019). Aninhamento representa o quanto um grupo de interações forma subconjuntos tróficos de um grupo de interações maior, podendo formar subconjuntos dos subconjuntos e assim por diante. O índice de aninhamento proposto como mais eficiente é o  $wNODF$ , que varia de 0 (sem aninhamento) a 100 (altamente aninhado). (Almeida-Neto and Ulrich, 2011; Vizentin-Bugoni et al, 2019).

### *Conclusão*

Ainda são poucas as pesquisas que abordam a interações mutualísticas no extrato herbáceo catingueiro, sobretudo em escala de comunidade, e a respeito de sua interação com visitantes florais e polinizadores. Visto a grande diversidade de plantas terófitas e sua importância para a biodiversidade catingueira, pouco também sabemos sobre sua rede de interações tróficas mutualísticas. A introdução de gramas exóticas em

florestas tropicais sazonalmente secas já demonstraram participar na desestruturação das comunidades ecológicas dos locais onde estão inseridas, em alguns casos, tornando-se invasoras. Também ainda não conhecemos as consequências de gramas exóticas nas redes de interação mutualísticas de terófitas e visitantes florais. Esperamos contribuir no preenchimento destas lacunas de conhecimento a respeito destes processos ecológicos com esta pesquisa. Os resultados a respeito dos efeitos negativos ou positivos da introdução de gramas exóticas são importantes para acessar as consequências na comunidade de visitantes florais e poder prever consequências futuras, através de simulações em modelagem ambiental, se o uso dessas gramíneas for intensificado.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Alcoforado-Filho, F. G., Sampaio, E. V. S. B., & Rodal, M. J. N. (2003). Florística e fitossociologia de um remanescente de vegetação caducifolia espinhosa arbórea em Caruaru, Pernambuco. *Acta botanica brasílica*, 17(2), 287-303.

Borchert, R. (1994). Water status and development of tropical trees during seasonal drought. *Trees*, 8(3), 115-125.

Boucher, D. H. (Ed.). (1988). *The biology of mutualism: ecology and evolution*. Oxford University Press on Demand.

CBD (2016). Decision adopted by the conference of the parties to the convention on biological diversity. Cancun, Mexico, 4-17, 5p.

Chan, K. M., Shaw, M. R., Cameron, D. R., Underwood, E. C., & Daily, G. C. (2006). Conservation planning for ecosystem services. *PLoS biology*, 4(11).

Costa, K. C., de Lima, A. L., Fernandes, C. H. D. M., da Silva, M. C., Lins, A. C., & Rodal, M. J. (2009). Flora vascular e formas de vida em um hectare de caatinga no Nordeste brasileiro. *Revista Brasileira de Ciências Agrárias*, 4(1), 48-54.

Ellis A.M., Myers S.S., Ricketts T.H. (2015) Do pollinators contribute to nutritional health? *Plos One*, 10, e11480.

Dafni, A. (1992). *Pollination ecology: a practical approach*. Oxford University Press.

Djouidi, H., Vergles, E., Blackie, R., Koame, C.K., Gautier, D. (2015) Dry forests, livelihoods and poverty alleviation: understanding current trends. *Int For Rev* 17:54–69.

Faegri, K. & Van Der Pijl, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology*. London, Pergamon Press. 3 ed.

Fernandes, M. F., Cardoso, D., & de Queiroz, L. P. (2019). An updated plant checklist of the Brazilian Caatinga seasonally dry forests and woodlands reveals high species richness and endemism. *Journal of Arid Environments*, 104079.

Gentry, A. H., Bullock, S. H., Mooney, H. A., & Medina, E. (1995). Seasonally dry tropical forests. *Diversity and Floristic Composition of Neotropical Dry Forests*; Bullock, SH, Mooney, HA, Medina, E., Eds, 146-194.

Giardina, C. P., Sanford, R. L., & Døckersmith, I. C. (2000). Changes in soil phosphorus and nitrogen during slash-and-burn clearing of a dry tropical forest. *Soil Science Society of America Journal*, 64(1), 399-405.

Headland, T. N., Pike, K. L., & Harris, M. E. (1990). Emics and etics: The insider/outsider debate. In *This book had its genesis at a symposium of the 87th Annual Meeting of the American Anthropological Association in Phoenix, Arizona, on Nov 19, 1988*. Sage Publications, Inc.

Higgins, S. I., & Richardson, D. M. (2014). Invasive plants have broader physiological niches. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 111(29), 10610-10614.

Hoekstra, Jonathan M., et al. "Confronting a biome crisis: global disparities of habitat loss and protection." *Ecology letters* 8.1 (2005): 23-29.

IPBES (2016). *The assessment report on pollinators, pollination and food production*. Simon G. Potts, Vera L. Imperatriz-Fonseca & Hien T. Ngo, (editores), Bonn, 552p.

Johnstone, I. M. (1986). Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biological Reviews*, 61(4), 369-394.

Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in ecology & evolution*, 17(4), 164-170.

Klein, A. M., Vaissiere, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2006). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, 274(1608), 303-313.

Kovács-Lang, E., Kroel-Dulay, G., Kerte'sz, M., Fekete, G., Bartha, S., Mika, J., Dobi-Wantuch, I., Re'dei, T., Rajkai, K., Hahn, I. (2000). Changes in composition of sand grasslands along a gradient in Hungary and implications for climate change. *Phytocoenologia* 30 (3-4), 385-407.

Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., ... & Vázquez, D. P. (2007). Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, 10(4), 299-314.

Lake, J. C., & Leishman, M. R. (2004). Invasion success of exotic plants in natural ecosystems: the role of disturbance, plant attributes and freedom from herbivores. *Biological conservation*, 117(2), 215-226.

Leal, I. R., Wirth, R., & Tabarelli, M. (2007). Seed dispersal by ants in the semi-arid Caatinga of north-east Brazil. *Annals of botany*, 99(5), 885-894.

Leal, I. R., Leal, L. C., & Andersen, A. N. (2015). The benefits of myrmecochory: a matter of stature. *Biotropica*, 47(3), 281-285.

Linares-Palomino, R., Kvist, L. P., Aguirre-Mendoza, Z., & Gonzales-Inca, C. (2010). Diversity and endemism of woody plant species in the Equatorial Pacific seasonally dry forests. *Biodiversity and Conservation*, 19(1), 169.

Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 133-137.

Machado, I. C. S (1990). *Biologia floral de espécies da caatinga no município de Alagoinha (PE)*. Tese de Doutorado, Universidade Estadual de Campinas.

- Machado, I. C., & Lopes, A. V. (2004). Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest. *Annals of Botany*, 94(3), 365-376.
- Mamede, M. A. & Araújo, F. S. (2008). Effects of slash and burn practices on a soil seed bank of caatinga vegetation in Northeastern Brazil. *Journal of Arid Environments* 72:458-470.
- Medeiros S.S., Cavalcante, A.M.B., Perez-Marin A.M., Tinôco, L.B.M., Hernan, S.I., Pinto TF (2012). Sinopse do censo demográfico para o semiárido brasileiro. INSA, Campina Grande.
- MMA (Ministério do Meio Ambiente) (2019) Caatinga. Disponível em: <http://www.mma.gov.br/biomas/caatinga>. Acesso em 12 de nov. de 2019
- MRE (Ministério das Relações Exteriores) (2019). Objetivos de Desenvolvimento Sustentável (ODS). Disponível em: <http://www.itamaraty.gov.br/pt-BR/politica-externa/desenvolvimento-sustentavel-e-meio-ambiente/134-objetivos-de-desenvolvimento-sustentavel-ods>. Acesso em: 14 de nov. de 2019.
- Murphy, P. G., & Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics*, 17(1), 67-88.
- Pennington RT, Prado DA, Pendry C (2000) Neotropical seasonally dry forests and Pleistocene vegetation changes. *J Biogeogr.* 27:261–273.
- Persson, Å., Weitz, N. & Nilsson, M. (2016) Follow-up and Review of the Sustainable Development Goals: Alignment vs. Internalization. *Review of European, Comparative & International Environmental Law*, 25, 59–68.
- Pessoa, L.M.; Rodal, M.J.N; Silva, A.C.B.L.; Costa, K.C.C. (2004). Levantamento da flora herbácea em um trecho de Caatinga, RPPN Maurício Dantas, Betânia/ Floresta, Pernambuco. *Revista Nordestina de Biologia*, v.18, n.1, p.27-53.
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., Aizen, M.A., Biesmeijer, J.C., Breeze, T.D., et al. (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540, 220–229.

- Power, A. G. (2016). Can Ecosystem Services Contribute to Food Security? In *Routledge Handbook of Ecosystem Services* (pp. 491-500). Routledge.
- Qian, H., & Ricklefs, R. E. (2006). The role of exotic species in homogenizing the North American flora. *Ecology Letters*, 9 (12), 1293-1298.
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford, 632p.
- Ribeiro, E. M., Arroyo-Rodríguez, V., Santos, B. A., Tabarelli, M., & Leal, I. R. (2015). Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the Brazilian Caatinga vegetation. *Journal of Applied Ecology*, 52(3), 611-620.
- Rodal, M. J. N.; Lins e Silva, A. C. B.; Pessoa, L. M. & Cavalcanti, A. D. C. (2005). Vegetação e flora fanerogâmica da área de Betânia, Pernambuco. In: Araújo, F. S.; Rodai, M. J. N. & Barbosa, M. R. V. (orgs). *Análise das variações da biodiversidade do bioma Caatinga: suporte a estratégias regionais de conservação*. Ministério do Meio Ambiente, Brasília. Pp. 140-166.
- Santos, M. G., Oliveira, M. T., Figueiredo, K. V., Falcao, H. M., Arruda, E. C., Almeida-Cortez, J., ... & Pompelli, M. F. (2014). Caatinga, the Brazilian dry tropical forest: can it tolerate climate changes? *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 26(1), 83-99.
- Salcedo, I. H., Tiessen, H., & Sampaio, E. V. S. B. (1997). Nutrient availability in soil samples from shifting cultivation sites in the semi-arid Caatinga of NE Brazil. *Agriculture, ecosystems & environment*, 65(2), 177-186.
- da Silva, J. M. C., Leal, I. R., and Tabarelli, M. (Eds.). (2018). *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Springer.
- Srivastava, D. S., & Vellend, M. (2005). Biodiversity-ecosystem function research: is it relevant to conservation? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 267-294.
- Thompson, J.N. (1994). *The coevolutionary process*. Univ. of Chicago Press, Chicago.
- Zuur, A., Ieno, E. N., Walker, N., Saveliev, A. A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

## **CAPÍTULO II – MANUSCRITO A SER ENVIADO AO EDITORIAL CIENTÍFICO**

### **INVASIVE GRASS SPECIES ALTERS PLANT-POLLINATOR NETWORK STRUCTURE IN THE BRAZILIAN CAATINGA**

Rodrigo F. R. Carmo<sup>1\*</sup>, Cássio H. Carvalho<sup>2\*</sup>, Reginaldo A. F. Gusmão<sup>2</sup>, Lucas Alencar<sup>1</sup>, Jeferson Vizentin-Bugoni<sup>3</sup>, Felipe P. L. Melo<sup>1</sup>, Thiago Gonçalves-Souza<sup>1,4\*\*</sup>

1. Laboratório de Ecologia Aplicada, Departamento de Botânica, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, Brasil

2. Programa de Pós-Graduação em Etnobiologia e Conservação da Natureza, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

3. Department of Natural Resources and Environmental Sciences, University of Illinois at Urbana-Champaign, Illinois, USA

4. Laboratório de Síntese Ecológica e Conservação da Biodiversidade, Departamento de Biologia, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, Brasil.

\* Both authors contributed equally

\*\* Corresponding author (tgoncalves.souza@gmail.com)

**To be submitted to Ecological Entomology**



## Abstract

1. Invasive species are a common component of human-modified landscapes, affecting biological communities and species interactions globally and potentially interfering with the structure and dynamics of plant-pollinator networks. While invasive plants can interact directly with native pollinators, wind-pollinated grasses can also indirectly affect plant-pollinator interactions by inducing shifts in the animal community composition and structure and decreasing insect pollinators visitation rates. However, the indirect effects of invasive species on pollinator insect richness and the plant-pollinator network structure have been poorly explored, limiting our ability to predict the effects of biological invasion on ecosystem resilience.

2. We measured the effect of the *Megathyrsus maximus* cover, an invasive grass species, in the plant-pollinator network structure into an abandoned pasture left to regeneration in a dry tropical ecosystem (the Brazilian Caatinga). We aimed to investigate the effect of this invasive grass on the: (i) diversity of pollinators; ii) frequency of floral visitation; iii), structure of plant-pollinator ecological network; and (iv) the combined effects of the invasive grass and an alien honeybee (*Apis mellifera*) on insect community and plant-pollinator network structure.

3. We found that the invasive grass cover had a negative effect on the native insect richness and reduced visitation frequency of native pollinators. Dominance of the invasive grass on plant communities increased niche overlap among pollinators but did not affect visitation frequency of honeybees. However, the increase in visitation frequency of *A. mellifera* reduced by 60% the richness of native insect pollinators.

4. Our findings suggest a combined effect of the biological invasion. First, the invasive grass reduces the native plant diversity and indirectly, increases the frequency of honeybees visitation that may in turn reduce diversity and frequency of native insect pollinators. These results reinforce that invasion of plants may trigger cascade effects with multi-trophic consequences in ecological networks that may affect the resilience and regeneration of invaded ecosystems. Our research helps to tease apart how indirect effects of alien plant and insect species in a plant-pollinator system could boost biotic homogenization and depletion of floral resource depletion in naturally regenerating areas.

**Keywords:** Biological Invasions, Forest Resilience, Honeybees, Ecosystem Service, Plant-Insect interactions, Pollination.

## Introduction

Biological invasion is one of the most critical human-induced disturbances, reshaping biological communities worldwide (Laurance *et al.* 2002; 2014; Clark & Covey 2012). Invasive species directly affect native community structure, leading to biotic homogenization (Lôbo *et al.* 2011) and driving changes in interactions between mutualistic partners such as pollinators and plants (Ghazoul 2004; Leal *et al.*, 2014, but see Bartomeus *et al.*, 2008). By reducing species richness and changing composition in communities, invasive plant species can also alter predator-prey interactions and plant-pollinator networks (Galiana *et al.*, 2014, Stout & Casey, 2014). Furthermore, such plants can alter pollinators behaviour by changing trait composition in the community (Bezemer *et al.*, 2014). For instance, flowering invasive species can lure pollinators from and decrease visitation rates in neighbouring native plants when they are phenotypically and phylogenetically related (Morales & Traveset 2009). Even the invasion of plants that do not interact directly with pollinators (i.e. abiotically pollinated species such as grasses), may indirectly decrease visitation rates and the number of native pollinator species, by reducing the density of native flowers through resource competition with co-occurring plants (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2017). These negative interactions between native and invasive species are ubiquitous in human-dominated landscapes (Laurance *et al.* 2002; 2014; Clark & Covey 2012). The ability of regenerating lands to recover ecosystem functions is ultimately dependent on biodiversity and ecological interactions that pushes ecosystems out from disturbed states (Díaz *et al.* 2019). Therefore, assessing both the direct and indirect effects of invasive species on regenerating ecosystems is key to predict the ability of disturbed ecosystem to self-recover from disturbance.

The practice of introducing grasses as pasture for cattle ranching is widespread in the world, but this process threatens species and ecosystems (e.g., Pivello *et al.* 1999, Marshall *et al.* 2012). Replacing natural habitats with alien grasses causes obvious, direct, and predictable effects on ecosystem features. Notwithstanding, the ability abandoned cattle ranches to regenerate and recover features of the natural ecosystem they replaced is highly variable and context dependent (e.g., Sobrinho *et al.*, 2016). Insect pollinators are crucial to regeneration because they have a direct impact on seeds set and, thus, on vegetation structure and dynamics (Neuschulz *et al.*, 2016). The herbaceous layer is the first to compete with invasive grass after land abandonment and its early response can be crucial to understand the initial effect of plant invasiveness on regeneration (Hoffman & Haridasan 2008; Flory & Clay 2010). Theoretically, invasive plants change the behaviour and performance of native insects which, in turn, affect reproductive success of native plants (Schweiger *et al.*, 2010, Bezemer *et al.*, 2014). Furthermore, invasive grasses may decrease flower density by reducing the abundance and richness of native plants, potentially competition among native pollinators for reduced floral resources (Ammond & Litton, 2012). This can hamper regeneration of abandoned pastures due to lack of seeds and slow down the recovery of native herbaceous layer.

Previous studies have shown that novel interactions following species invasions may disrupt native plant-animal mutualistic networks, modifying their structure and leaving native plants species without mutualistic partners by reducing specialization and network modularity (Geslin *et al.*, 2017; Traveset & Richardson, 2014, but see Vizentin-Bugoni *et al.*, 2019). High nestedness is a recurrent network feature in native-dominated ecosystems, reflecting interactions where many specialist species (poorly connected) interact exclusively with few

generalist partners (highly connected species), while generalist partners interact also among themselves (Bascompte *et al.*, 2003; Ponisio *et al.*, 2019). Alternatively, increasing niche partitioning may favour modular network structure, where species interact preferentially with a subset of the partners available forming a cohesive group (Lewinsohn *et al.*, 2006, Ponisio *et al.*, 2019). How invasive species influence such network patterns is still debated. Previous findings suggest that, as invasive species tend to be generalists, plant-pollinator networks are more connected and smaller (i.e., have fewer species) in invaded sites (Stout & Casey, 2014), reducing specialization and modularity. Therefore, species invasion may reduce complementary specialization and modularity, but it may increase nestedness which often result from random chance of encounter of partners regulated by their relative abundances and lower specialization (Khrishna *et al.* 2008).

The Brazilian Caatinga is the largest seasonal dry forest of the Americas whose disturbance regime is tightly linked to agricultural practices, including cattle ranching (Melo 2017). Land abandonment is common in the Caatinga since it is strongly associated with shifting cultivation and frustrated attempts to create artificial pastures through the introduction of alien grasses for forage. Lack of soil management and nutrient depletion lead to abandonment of many thousands of hectares across the Caatinga during the last decades (Silva *et al.*, 2017). The alien grass *Megathyrsus maximus* is widely used for feeding cattle and dominates the herbaceous stratum even after pastures are left to regeneration. This novel ecosystem where a mix of both native and exotic plants can also facilitate the presence of exotic pollinators, such as *Apis mellifera* (Bartomeus *et al.*, 2008). This exotic bee is a super-generalist pollinator that monopolizes a huge fraction of floral resources (Valido *et al.*, 2019), affecting both wild pollinators and plants (Bartomeus *et al.*, 2008). Biotic invasion often happens through varying and simultaneous fronts, from plants, to animals and microbiota, with single or mutualistic mechanisms which directly impact ecosystem functioning (Parker & Gilbert 2004; Kenis *et al.* 2009; Pringle *et al.* 2009; Traveset & Richardson 2014). A recent revision suggested that ecosystem dynamics are altered through a variety of interacting, mutually reinforcing mechanistic pathways including species' resource acquisition traits; population densities and ability to engineer changes to physical environmental conditions (Ehrensfield 2010). However, the combined effect of invasive plants and pollinators on the ecological network is poorly understood and attempts to understand their pooled effects on biodiversity are needed.

In this study, we evaluate the influence of an invasive grass on pollinator richness and flower visitation frequency, and plant-pollinator network structure (i.e., complementary specialization, nestedness and modularity) in abandoned land in the Caatinga ecosystem. We also investigated whether grass dominance and the presence of the alien honeybee (*Apis mellifera*) have compound effects on the community and network structure. Specifically, we tested the following hypothesis: (1) the dominance of the invasive grass reduces the richness of floral visitors and flower visitation frequency, (2) the dominance of the invasive grass reduces the network's complementary specialization and modularity, but increases nestedness, and (3) the dominance of the alien grass and honeybee reduces native pollinator richness and visitation frequency in native flowers.

## Material and Methods

### *Study site and organisms*

Data collection took place in an experimental restoration module at Catimbau National Park (8°24'00" to 8°36'35" S and 37°09'30" to 37°14'40" W) located in a Seasonally Dry Tropical Forest (also known as Caatinga) in the semiarid region of Northeastern Brazil (See Supplementary Appendix S1 - Figure S1). Caatinga is the largest continuous dry forest ecosystem in the world and the most densely populated (Leal *et al.*, 2005). Its vegetation comprises a mosaic of xerophytic, deciduous, semiarid thorn scrubs and seasonally dry tropical forests (MMA, 2011). Caatinga areas have been extensively used by humans, which often causes soil depletion and the introduction of invasive plants (Leal *et al.*, 2015). The invasive plant species associated with local economic activities now represent 33.6% of the Caatinga biota (Almeida *et al.*, 2015; Melo, 2017).

The experimental site is characterized by plots with a variable cover of the alien grass *Megathyrus maximus* (Jacq.) B.K. Simon & S.W.L. Jacobs, forming a gradient of grass invasion. This grass had been cultivated for livestock ranching in the area until its abandonment in early 2000 after the Catimbau National Park was implemented (personal communication with residents and the park staff). *M. maximus* is an African wild grass, resistant to drought, pollinated and dispersed by wind despite solitary bees occasionally visit its flowers (Immelman & Eardley, 2008). This species is invasive in other dry tropical forests such as in Hawaii and Bolivia (Ammond *et al.*, 2013; Veldman *et al.*, 2009). Its invasive potential in the Caatinga, however, is poorly understood despite being commonly used as forage for cattle. Also, it is easily spread which favour the dominance of large areas in dry regions (Rojas-Sandoval & Meléndez-Ackerman, 2012), altering growth, survival and reproduction of native species (Rojas-Sandoval *et al.*, 2016).

### *Experimental design*

We established a grid containing 728 plots (3 m x 3 m, distant 1 m from each other - Figure 1) in a blocked experimental design distributed across 0.5 hectares. Then, we used a stratified random sampling design to select 30 plots based on invasive grass cover (See supplementary appendix S1) — the grass covers from 0 to 40.4% of the plots. We defined dominance classes using equal-sized quantiles (33%) based on the proportion of *M. maximus* into the plots (i.e., grass coverage, used as a measure of dominance), resulting in three treatments: control (0% to 1%), low dominance (>1% to 9%) and high dominance (>9% to 40.4%) (Figure 1). We also sampled the total area covered by native plant species to be used as covariates (see below). This experimental design resembling a chessboard has been extensively used around the world to investigate ecological and evolutionary questions and have demonstrated that plant species manipulations (e.g., diversity, invasion) may have a bottom-up effect on species interactions at this scale (e.g., Scherber *et al.*, 2010).

### *Flower visitors and native plants variables*

Data collection was performed in 2-day sampling visits twice per month, from March to August 2019. On the first day of each visit, we performed an active observation to quantify the number of visits (i.e. insects that land and feed on the flower touching flowers' reproductive

structures for at least two seconds: Gonçalves-Souza *et al.*, 2008). These flower visiting insects have direct contact with the sexual parts of the plants (Morales & Aizen 2006). Morphological and behavioural features of pollinator species (e.g. body size and colour, and flight behaviour) were recorded to aid identification. All observations took place between 7:30 AM to 01:00 PM (with 15 minutes sampling per plot) based on the period of the anthesis of herbaceous plants. On the second day of each visit, we repeated these procedures in each plot but also actively collected floral visitors using a sweep net for 15 min on each plot. We collected insects on the second day to avoid changing the density of floral visitors, which would potentially affect interaction frequencies. These observations were used to quantify the number of visits and pollinator species richness per plot.

After sampling on the second day, each visited plant species was photographed, quantified and samples of the same species were collected outside the plots for further identification and to quantify the number of native plant species per plot. By doing so, we avoided interfering the experiment through time by removing plant individuals before or during the observations. The specimens collected were identified by taxonomists at Federal University of Pernambuco (UFPE), Federal Rural University of Pernambuco (UFRPE) and São Francisco Valley (UNIVASF), and were deposited at the Entomological collection of UFRPE.

### *Statistical Analysis*

To test whether grass dominance reduces pollinator richness and visitation frequencies, we ran generalized linear mixed models (GLMM). We constructed different models to analyze how predictor variables (number of visited native plant species and invasive plant dominance), and covariates (native cover, frequency of honeybee visits) affect: (a) total visitor's richness, (b) visitation frequency, and (c) honeybees' visitation frequency. Also, because honeybees were frequent visitors and may negatively influence native visitors (Goulson *et al.*, 2002), we used the visitation frequency of honeybees as a predictor in models "a" and "b" above. In all models, we considered the month of sampling as a random factor. We checked model assumptions and, when necessary, used a logarithmic transformation to reduce the potential effects of non-normal residuals and heteroscedasticity. We used the function 'dropterm' of the MASS R-package to simplify the model. This function uses a likelihood ratio test (LRT) statistics to evaluate a null model significance test that assumes that dropping one variable (or interaction) will not affect model fit, resulting in a model with the better fit (Venables *et al.*, 2002).

We also investigated the influence of grass dominance on network structure. We build three interaction matrices for each treatment where each row represents a plant species, each column represents a visitor's species, and the intersections represent the interaction frequencies (number of visits) between each pair of species. For each matrix, we quantified three complementary network metrics that describe network structure: complementary specialization (H2') quantifies the overall specialization within the network, which measures niche partitioning by accounting for the specialization on a niche that is shared with common species (Blüthgen, 2010). The values of H2' range from 0 (minimum specialization) to 1 (maximum specialization) (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2019). Nestedness is defined as a pattern in which species with fewer partners (specialists) tend to interact with proper subsets of the species interacting with more partners (generalists) (Almeida-Neto *et al.*, 2008). We used the metric wNODF, which quantifies the non-overlap and decreasing fill of quantitative matrices (Almeida-Neto & Ulrich, 2011). wNODF ranges from 0 (non-nested) to 100 (fully nested).

Modularity occurs when subsets of species interact more among themselves than with other species in the community, leading to the emergence of modules of highly connected species (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2019). We quantified modularity using the Q metric and the DIRTLPA+ algorithm to search for modules (Beckett, 2016). To avoid biases derived from differences in network dimensions, we used null models to produce "delta-corrected" values ( $\Delta$ -Q) (Dalsgaard *et al.* 2017).  $\Delta$ -Q is calculated as the difference between the observed Q and the mean Q expected by 1000 randomizations of *the vaznul* null model, which keeps network dimensions and connectance constant. Q ranges from 0 (minimum modularity) to 1 (maximum modularity) (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2019). To calculate all these metrics, we used the *bipartite* package (Dormann *et al.*, 2009), available on R software (R Core Team, 2019).

## Results

We found 16 native plant species distributed in nine families (Supplementary Appendix S2 - Table 2). *Richardia grandiflora* was the most frequently visited species (35.1% of total visits) followed by *Mitracarpus eichleri* (30.8%), and *Chamaecrista rotundifolia* (12.4%). Overall, we recorded 1,427 visits by 22 insect pollinator species from three orders: Hymenoptera (12 species), Lepidoptera (9) and Diptera (1) (Supplementary Appendix S2 - Table 1). The only invasive animal species in the community, the honeybee *Apis mellifera*, was the dominant visitor with at least 5.5 times more visits (71.5% of all visitations) than the following most frequent visitors *Trigona spinipes* (10.5%), and the butterfly *Hemiargus hanno* (2.43%).

### ***Invasive grass reduces the number of flower visitors and visitation frequency***

Dominance of invasive grass reduced the richness of flower visitor species ( $F_{(1,141)} = 18.5$ ,  $P < 0.0001$ ). Specifically, the number of native pollinator species on uninvaded plots was 53.8 and 69.5% higher than low and high invasion plots, respectively (Figure 2A). Also, the native plant richness had a positive effect on pollinator richness (Table 1). Changing native plant species richness from 1 to 5, almost doubled the number of pollinator species (Figure 2B). However, the negative effect of native plant cover was weaker, as plots with a larger native and leaf litter cover (54-94%) had 8.9% fewer visits than plots with low cover (16-53%) (Table 1).

We found that dominance of invasive grass affected the visitation frequency, with native pollinators visited uninvaded plots (control) 72.6 and 183.1% more frequently than low and highly invaded plots, respectively (Figure 2C). Moreover, changing native plant species richness from 1 to 5 species increased the visitation frequency of native pollinators by 438% (Table 1). Nevertheless, plots with a larger native and leaf litter cover (54-94%) had 15.59% less visits than plots with low cover (16-53%) (Table 1). The models presented above did not include the interaction effect between honeybee visits and dominance of invasive grass on the frequency of native visits and richness.

### ***The dominance of the invasive grass reduces the network's complementary specialization and modularity, but increases nestedness***

We found that complementary specialization of uninvaded plots was 89.29% and 156.7% lower than low and highly invaded plots, respectively (Figure 3). Whereas there is no modularity in uninvaded and highly invaded plots, sites with low non-native dominance were significantly modular. However, the network structure was not nested in uninvaded, low and highly invaded treatments (Figures 3, 4).

### ***The dominance of the alien grass and honeybee reduces native plant richness and visitation frequency in native flowers***

We found that the dominance of the invasive grass did not affect the visitation frequency of honeybees. However, native plant species richness positively affected the visitation frequency of honeybees ( $F_{(1,144)} = 62.5$ ,  $P < 0.0001$ ,  $\beta = 0.595$ ). Therefore, the 5-fold native plant richness increase grew honeybee visits by 751.1% (Figure 2D). The number of honeybee visits ( $F_{(1,141)} = 31.4$ ,  $P < 0.0001$ ,  $\beta = -0.004$ ) and native and leaf litter cover ( $F_{(1,141)} = 7.1$ ,  $P = 0.009$ ,  $\beta = -0.331$ ) decreased the number of native pollinator species. Specifically, the number of species in plots with less than six honeybees' visits was 60% higher than plots with 6 to 60 visits.

## **Discussion**

As hypothesized, our results show that the dominance of an invasive grass had a negative impact on the richness of native pollinators, and their visitation frequencies. Plant invasion also impacted the pollination network structure by altering the complementary specialization but did not affect modularity and nestedness partially confirming another hypothesis. Conversely, the number of native plant species increased the number of visits and species of native pollinators. Although the dominance of the invasive grass did not affect honeybees, a 10-fold increase of these alien pollinators reduced by 60% the number of native pollinator species, partially confirming our last hypothesis. Our findings are particularly important because even an alien plant that does not have floral traits to attract pollinators (or that is rarely visited) has a strong negative impact on the community and network structure.

### ***Effect of invasive plant dominance and honeybees on native plant richness and native pollinators and community structure***

Our results show that increasing the dominance of an alien grass alters the richness of native pollinators and decreases the number of visits of native flowers. The increased competitive capacity of this alien grass reflected in traits such as high productivity and reproductivity capacity or great seed longevity (Medinilla-Salinas *et al.*, 2013) promote reduction of native plant richness, causing indirect bottom-up effects as the reduction in visitation frequency of native insects. Therefore, the alien grass has a negative effect on plant-pollinator interactions, a crucial process to the maintenance of ecosystem functioning. This grass is already known to be resilient to drought due to seed dormancy mechanism (Ammond *et al.*, 2013). As the studied native herbaceous plants/therophytes are mostly annual and disappear



during the dry season in the Caatinga, this mechanism may favour the survival and spread of *M. maximus* (e.g., Mantoani & Torezan, 2016). Importantly, a previous study demonstrated that invasive grasses could last for decades in abandoned pastures, which suggests this abandonment may affect forest resilience. Consequently, this exotic grass may pose further threats to an ecosystem with an already considerable portion of alien flora, such as the Caatinga (Almeida *et al.*, 2015).

Although the dominance of the alien grass had a negative impact on species richness and visitation frequency, we found that the number of native plant species outweighed these negative impacts. Specifically, increasing the number of plant species from 1 to 5 species increases the number of visits by 438%. Previous studies found that plant richness strongly increases pollinator richness, as more plants may represent more resources which, in turn, could favour specialist species in the network (Potts *et al.* 2003). This pattern parallels the typical positive relationship between landscape complexity/heterogeneity and species diversity. Because different species are adapted to distinct habitats, a heterogeneous landscape increases the opportunities for resource exploitation (Tscharntke *et al.* 2012). Analogously, increasing the number of native plant species represents more floral resources for insects, which may explain the positive link between native plants and insect richness (“diversity begets diversity” relationships: see, e.g., Potts *et al.* 2003, Janz *et al.* 2006). In our study, while native plant richness positively alters the number of visits and species, the dominance of an alien plant represents an opposite force, reducing both visits frequencies and species richness. These opposite effects reinforce two widely accepted hypotheses: first, increasing native species begets native diversity (Janz *et al.* 2006), and second, introduced organisms homogenize native communities (i.e., the biotic homogenization hypothesis: Trentanovi *et al.* 2013).

Furthermore, although the dominance of the invasive plant did not affect honeybees, the native plant richness was positively associated with honeybees’ visits, which in turn has negative effects on the number of native pollinators. This alien bee are mass-recruiters that intensively collect nectar and pollen on flowers, being most active on a single patch of flowers until they completely deplete floral resources (Hansen *et al.*, 2002). This result reinforces the indirect association between plants and alien visitors (such as honeybees) reported in other ecosystems (e.g., Morales & Aizen, 2006; Kuppler *et al.*, 2017). These authors also highlight that invasive pollinators had greater efficiency in resource use compared with natives, particularly in degraded sites. Therefore, by dominating floral resources at this fine scale, honeybees may have a negative effect on other insect pollinators which, in turn, may have a drastic effect on the pollination ecosystem process. Taken together, previous studies and our results demonstrated a synergistic negative effect of both invasive plants and honeybees on the behaviour (reducing the number of visits) and community structure (affecting the number of species) of native pollinators.

### ***Effect of invasive plant dominance on plant-pollinator network***

Our findings demonstrated that plant invasion increased the complementary specialization of insect-plant networks, but the effects on network modularity and nestedness were weak or absent. Specifically, the dominance of the alien grass increased the complementary specialization and did not affect nestedness. However, sites with low grass dominance were significantly modular.



The higher complementary specialization may be due to the decrease in resource availability caused by the alien plant dominance which, in turn, increases the competition among native and invasive pollinators (Memmot & Waser, 2002). The lowest resource availability in highly invaded plots decreases potential interactions between native partners because native pollinators tend to reduce niche overlap with stronger competitors, such as honeybees (Badano & Vergara, 2011; Ebeling *et al.*, 2011). Therefore, the dominance of the alien grass dilutes the shared pollinators by increasing the exploitative competition (Bezemer *et al.*, 2014, Geslin *et al.*, 2017). Importantly, the presence of alien pollinators, such as honeybees, may exacerbate the negative impact of the invasive plant (Bezemer *et al.*, 2014) because they have a direct impact on insect pollinators by monopolizing floral resources (Potts *et al.* 2003, Morales & Aizen 2006). Insect pollinators seem to have lower overlap in sites without invasion because they have access to a heterogeneous resource. As a result, this heterogeneity may reduce both intraspecific and interspecific competition (see, e.g., Geslin *et al.*, 2017).

Furthermore, the higher complementary specialization in highly invaded sites and the modular structure at low invasion densities may be related to plant richness and its influence on pollinator foraging activity. With resources reduced in plots with low grass cover, pollinators reduce niche overlap leading to the emergence of modules. However, in the highly invaded plots, plant richness is too low and modularity - which is linked to network size (Olesen *et al.* 2007) - cannot occur despite visitors being more specialized as they use the few resources available. Conversely, network structure was never nested, which was consistently absent regardless of the level of grass invasion. This may be related to the low number of plant and insect species, as small networks are rarely nested. Therefore, this result may be interpreted with caution, as there is mixed evidence regarding the sensitivity to detect nestedness in small networks (Nielsen & Bascombe 2007).

### ***Study implications and conclusion***

We conclude that the dominance of this wind-pollinated invasive grass has direct and indirect effects on the plant-pollinator community and network structure. Direct effects occur via density-dependent competition within a trophic level (plants) while indirect effects occur by increasing competition among pollinators for the fewer floral resources and also by favouring a highly competitive alien pollinator (honeybees). In fact, the positive associations between two introduced species from different trophic levels may further harm plant-pollinator networks. While honeybees increase competition by limited floral resources reducing the number of native pollinator species, this species is widely adapted to a variety of ecosystems and represents a relevant economic activity worldwide (Wallberg *et al.*, 2014). Thus, despite economic reasons for honeybee introduction, we recommend future studies to investigate the long-term impacts of the cumulative effect of plant and insect invasion on the resilience of a seasonally dry tropical forest. Our research helps to tease apart how indirect effects of alien species in a plant-pollinator system could boost species homogenization and floral resource depletion in abandoned lands in dry semiarid ecosystems.

### **Acknowledgements**

This manuscript benefits from several insights and taxonomic assistance of Dr. Daniele Parizotto. Dr. Inara Roberta Leal and Dr. Marcelo Tabarelli identified the plant species. We also thank Dr. Paschoal Coelho Grossi for assistance with the collected individuals in the Entomological collection of UFRPE. A previous version of this manuscript was carefully read by Dr. Natan Almeida and Dr. Xavier Arnan. This study was sponsored in part by the Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Finance Code 001, that was received by C.H.C. Lastly, our results were only possible by solid cooperation between international partners and Brazilian public universities, responsible for ~90% of the Brazilian scientific production, which has been suffering severe lack of investment from the current government.

## References

- Almeida, W.R., Lopes, A.V., Tabarelli, M. & Leal, I.R. (2015) The alien flora of Brazilian Caatinga: deliberate introductions expand the contingent of potential invaders. *Biological Invasions*, **17**, 51–56.
- Almeida-Neto, M., Guimarães, P., Guimarães, P.R., Loyola, R.D. & Ulrich, W. (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos*, **117**, 1227–1239.
- Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software*, **26**, 173–178.
- Ammond, S.A. & Litton, C.M. (2012) Competition between Native Hawaiian Plants and the Invasive Grass *Megathyrsus maximus*: Implications of Functional Diversity for Ecological Restoration. *Restoration Ecology*, **20**, 638–646.
- Ammond, S.A., Litton, C.M., Ellsworth, L.M. & Leary, J.K. (2013) Restoration of native plant communities in a Hawaiian dry lowland ecosystem dominated by the invasive grass *Megathyrsus maximus*. *Applied Vegetation Science*, **16**, 29–39.
- Badano, E.I. & Vergara, C.H. (2011) Potential negative effects of exotic honey bees on the diversity of native pollinators and yield of highland coffee plantations. *Agricultural and Forest Entomology*, **13**, 365761–372.
- Bartomeus, I., Vilà, M. & Santamaría, L. (2008) Contrasting effects of invasive plants in plant–pollinator networks. *Oecologia*, **155**, 761–770.
- Bascompte, J., Jordano, P., Melián, C.J. & Olesen, J.M. (2003) The nested assembly of plant–animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **100**, 9383–9387.
- Beckett, S. J. (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, **3**, doi: 10.1098/rsos.140536.

- Bezemer, T.M., Harvey, J.A. & Cronin, J.T. (2014) Response of native insect communities to invasive plants. *Annual Review of Entomology*, **59**, 119–141.
- Blüthgen, N. (2010) Why network analysis is often disconnected from community ecology: A critique and an ecologist's guide. *Basic and Applied Ecology*, **11**, 185–195.
- Chittka, L. & Schürkens, S. (2001) Successful invasion of a floral market. *Nature*, **411**, 653–653.
- Clark, J.A. & Covey, K.R. (2012) Tree species richness and the logging of natural forests: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, **276**, 146–153.
- Dalsgaard, B., Schleuning, M., Maruyama, P.K., Dehling, D.M., Sonne, J., Vizentin-Bugoni, J., *et al.* (2017) Opposed latitudinal patterns of network-derived and dietary specialization in avian plant-frugivore interaction systems. *Ecography*, **40**, 1395–1401.
- Díaz, S., Settele, J., Brondízio, E.S., Ngo, H.T., Agard, J., Armeth, A., *et al.* (2019) Pervasive human-driven decline of life on Earth points to the need for transformative change. *Science*, **366**, eaax3100.
- Dormann, C.F., Frund, J., Bluthgen, N. & Gruber, B. (2009) Indices, Graphs and Null Models: Analyzing Bipartite Ecological Networks. *The Open Ecology Journal*, **2**, 7–24.
- Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. (2009) Ecological modules and roles of species in heathland plant–insect flower visitor networks. *Journal of Animal Ecology*, **78**, 346–353.
- Ebeling, A., Kleina, A. & Tschamntke, T. (2011) Plant–flower visitor interaction webs: Temporal stability and pollinator specialization increases along an experimental plant diversity gradient. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 300–309.
- Ehrenfeld, J.G. (2010) Ecosystem consequences of biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **41**, 59–80.
- Flory, S.L. & Clay, K. (2010) Non-native grass invasion suppresses forest succession. *Oecologia*, **164**, 1029–1038.
- Galiana, N., Lurgi, M., Montoya, J.M. & López, B.C. (2014) Invasions cause biodiversity loss and community simplification in vertebrate food webs. *Oikos*, **123**, 721–728.
- Ghazoul, J. (2004) Alien Abduction: Disruption of Native Plant–Pollinator Interactions by Invasive Species. *Biotropica*, **36**, 156–164.
- Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C. Henry, M., Ropars, L. Rollin, O., Thébault, E., Vereecken, N.J. (2017) Chapter Four - Massively Introduced Managed Species and Their Consequences for Plant–Pollinator Interactions, in: *Advances in Ecological Research*, Bohan, D.A., Dumbrell, A.J., Massol, F. Academic Press, **57**, 147–199.

- Gonçalves-Souza, T., Omena, P.M., Souza, J.C. & Romero, G.Q. (2008) Trait-Mediated Effects on Flowers: Artificial Spiders Deceive Pollinators and Decrease Plant Fitness. *Ecology*, **89**, 2407–2413.
- Goulson, D., Stout, J.C. & Kells, A.R. (2002) Do exotic bumblebees and honeybees compete with native flower-visiting insects in Tasmania? *Journal of Insect Conservation*, **6**, 179–189.
- Hansen, D.M. Olsen, J.M. & Jones, C.G. (2002) Trees, birds and bees in Mauritius: explorative competition between introduced honey bees and endemic nectarivorous birds? *Journal of Biogeography*, **29**, 721–734.
- Hoffman, W.A. & Haridasan, M. (2008) The invasive grass, *Melinis minutiflora*, inhibits tree regeneration in a Neotropical savanna. *Austral Ecology*, **33**, 29–36.
- Immelman, K. & Eardley, C. (2008) Gathering of grass pollen by solitary bees (Halictidae, Lipotriches) in South Africa. *Zoosystematics and Evolution*, **76**, 263–268.
- Janz, N., Nylin, S. & Wahlberg, N. (2006) Diversity begets diversity: host expansions and the diversification of plant-feeding insects. *BMC Evolutionary Biology*, **6**, 4.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Mougat, J., Whittington, A.E., Valentin, T., Gabriel, R., Olesen, J.M., *et al.* (2017) Ecosystem restoration strengthens pollination network resilience and function. *Nature*, **542**, 223–227.
- Kato, M., Shibata, A., Yasui, T. & Nagamasu H. (1999) Impact of introduced honeybees, *Apis mellifera*, upon native bee communities in the Bonin (Ogasawara) Islands. *Researches on Population Ecology*, **41**, 217–228.
- Kenis, M., Auger-Rozenberg, M.A., Roques, A., Timms, L., Péré, C., *et al.* (2009). Ecological effects of invasive alien insects. *Biological Invasions*, **11**, 21–45.
- Krishna, A., Guimarães Jr, P.R., Jordano, P. & Bascompte, J. (2008) A neutral-niche theory of nestedness in mutualistic networks. *Oikos*, **117**, 1609–1618.
- Kuppler, J., Höfers, M.K., Trutschnig, W., Bathke, A.C., Eiben, J.A., Daehler, C.C., Junker, R.R. (2017) Exotic flower visitors exploit large floral trait spaces resulting in asymmetric resource partitioning with native visitors. *Functional Ecology*, **31**, 223–2254.
- Laurance, W.F., Lovejoy, T.E., Vasconcelos, H.L., Bruna, E.M., Didham, R.K., Stouffer, P.C., *et al.* (2002) Ecosystem Decay of Amazonian Forest Fragments: a 22-Year Investigation. *Conservation Biology*, **16**, 605–618.
- Laurance, W.F., Sayer, J. & Cassman, K.G. (2014) Agricultural expansion and its impacts on tropical nature. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**, 107–116.

- Leal, I.R., Da Silva, J.M.C., Tabarelli, M. & Lacher, T.E. (2005) Changing the Course of Biodiversity Conservation in the Caatinga of Northeastern Brazil. *Conservation Biology*, **19**, 701–706.
- Leal, L.C., Andersen, A.N. & Leal, I.R. (2014) Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga. *Oecologia*, **174**, 173–181.
- Leal, L.C., Andersen, A.N. & Leal, I.R. (2015) Disturbance Winners or Losers? Plants Bearing Extrafloral Nectaries in Brazilian Caatinga. *Biotropica*, **47**, 468–474.
- Lewinsohn, T.M., Inácio Prado, P., Jordano, P., Bascompte, J. & M. Olesen, J. (2006) Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos*, **113**, 174–184.
- Lôbo, D., Leão, T., Melo, F.P.L., Santos, A.M.M. & Tabarelli, M. (2011) Forest fragmentation drives Atlantic forest of northeastern Brazil to biotic homogenization: Biotic homogenization of Atlantic forest. *Diversity and Distributions*, **17**, 287–296.
- Mantoani, M.C. & Torezan, J.M.D. (2016) Regeneration response of Brazilian Atlantic Forest woody species to four years of *Megathyrus maximus* removal. *Forest Ecology and Management*, **359**, 141–146.
- Marshall, V.M., Lewis, M.M. & Ostendorf, B. (2012) Buffel grass (*Cenchrus ciliaris*) as an invader and threat to biodiversity in arid environments: A review. *Journal of Arid Environments*, **78**, 1–12.
- Medinilla-Salinas, L., Vargas-Mendoza, M. de la C., López-Ortiz, S., Ávila-Reséndiz, C., Campbell, W.B. & Gutiérrez-Castorena, M. del C. (2013) Growth, productivity and quality of *Megathyrus maximus* under cover from *Gliricidia sepium*. *Agroforestry Systems*, **87**, 891–899.
- Melo, F.P.L. (2017) The Socio-Ecology of the Caatinga: Understanding How Natural Resource Use Shapes an Ecosystem. In *Caatinga* (ed. by Silva, J.M.C. da, Leal, I.R. & Tabarelli, M.). Springer International Publishing, Cham, pp. 369–382.
- Memmott J. & Waser N.M. (2002) Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **269**, 2395–2399.
- MMA. 2011. Monitoramento do desmatamento nos biomas brasileiros por satélite: monitoramento do bioma Caatinga 2008 a 2009. Brasília
- Morales, C.L. & Aizen, M.A. (2006) Invasive mutualism and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology*, **94**, 171–180.

- Neuschulz, E.L., Mueller, T., Schleuning, M. & Böhning-Gaese, K. (2016) Pollination and seed dispersal are the most threatened processes of plant regeneration. *Nature*, DOI: 10.1038/srep29839.
- Parker, I.M. & Gilbert, G.S. (2004). The evolutionary ecology of novel plant-pathogen interactions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **35**, 675–700.
- Pringle, A., Bever, J.D., Gardes, M., Parrent, J.L., Rillig, M.C. & Klironomos, J.N. (2009) Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **40**, 699–715.
- Pivello, V.R., Shida, C.N. & Meirelles, S.T. (1999) Alien grasses in Brazilian savannas: a threat to the biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, **8**, 1281–1294.
- Ponisio, L.C., Valdovinos, F.S., Allhoff, K.T., Gaiarsa, M.P., Barner, A., Guimarães, P.R., *et al.* (2019) A Network Perspective for Community Assembly. *Frontiers in Ecology and Evolution*, **7**, 103.
- Potts, S.G., Vulliamy, B., Dafni, A., Ne'eman, G. & Willmer, P. (2003) Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? *Ecology*, **84**, 2628–2642.
- R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rojas-Sandoval, J. & Meléndez-Ackerman, E. (2012) Effects of an invasive grass on the demography of the Caribbean cactus *Harrisia portoricensis*: Implications for cacti conservation. *Acta Oecologica*, **41**, 30–38.
- Rojas-Sandoval, J., Meléndez-Ackerman, E.J. & Anglés-Alcázar, D. (2016) Assessing the impact of grass invasion on the population dynamics of a threatened Caribbean dry forest cactus. *Biological Conservation*, **196**, 156–164.
- Santos, G.M. de M., Aguiar, C.M.L. & Mello, M.A.R. (2010) Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie*, **41**, 466–475.
- Scherber, C., Eisenhauer, N., Weisser, W.W., Schmid, B., Voigt, W., Fischer, M., *et al.* (2010) Bottom-up effects of plant diversity on multitrophic interactions in a biodiversity experiment. *Nature*, **468**, 553–556.
- Schweiger, O., Biesmeijer, J.C., Bommarco, R., Hickler, T., Hulme, P.E., Klotz, S., *et al.* (2010) Multiple stressors on biotic interactions: how climate change and alien species interact to affect pollination. *Biological Reviews*, no-no.
- Silva, J.M.C. da, Leal, I.R. & Tabarelli, M. (2017) *Caatinga: the largest tropical dry forest region in South America*. Springer Science+Business Media, New York, NY.

- Sobrinho, M.S., Tabarelli, M., Machado, I.C., Sfair, J.C., Bruna, E.M. & Lopes, A.V. (2016) Land use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest. *Biotropica*, **48**, 586–597.
- Stout, J.C. & Casey, L.M. (2014) Relative abundance of an invasive alien plant affects insect–flower interaction networks in Ireland. *Acta Oecologica*, **55**, 78–85.
- Traveset, A. & Richardson, D.M. (2014) Mutualistic Interactions and Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **45**, 89–113.
- Trentanovi, G., Lippe, M. von der, Sitzia, T., Ziechmann, U., Kowarik, I. & Cierjacks, A. (2013) Biotic homogenization at the community scale: disentangling the roles of urbanization and plant invasion. *Diversity and Distributions*, **19**, 738–748.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., *et al.* (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological Reviews*, **87**, 661–685.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M.C. & Jordano, P. (2019) Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Nature*, **9**, doi: 10.1038/s41598-019-41271-5
- Veldman, J.W., Mostacedo, B., Peña-Claros, M. & Putz, F.E. (2009) Selective logging and fire as drivers of alien grass invasion in a Bolivian tropical dry forest. *Forest Ecology and Management*, **258**, 1643–1649.
- Venables, W.N., Ripley, B.D. & Venables, W.N. (2002) *Modern applied statistics with S. Statistics and computing*. 4th ed. Springer, New York.
- Vizentin-Bugoni, J., Tarwater, C.E., Foster, J.T., Drake, D.R., Gleditsch, J.M., Hruska, A.M., *et al.* (2019) Structure, spatial dynamics, and stability of novel seed dispersal mutualistic networks in Hawai‘i. *Science*, **364**, 78–82.
- Wallberg, A., Han, F., Wellhagen, G., Dahle, B., Kawata, M., Haddad, N., *et al.* (2014) A worldwide survey of genome sequence variation provides insight into the evolutionary history of the honeybee *Apis mellifera*. *Nature Genetics*, **46**, 1081–1088.

## Tables

Table 1: Results of Generalized Linear Mixed Models testing the effects of the predictor variables (Richness of native plant, invasive plant dominance, native plant cover, and frequency of honeybees visitation) on pollinator species richness, visitation frequency and honeybees visitation frequency. Significant results are in bold and sign in parentheses denotes the direction of the effect. The letter *d* indicates predictor variables that were dropped from the model.

<b>Response</b>	<b>Parameters</b>	<b>F value</b>	<b>P value</b>	<b>Effect</b>
Pollinators species richness	Richness of native plant	216.28	0.0001	( + )
	<b>Invasive plant dominance</b>	18.47	0.0001	( - )
	<b>Native plant cover</b>	13.24	0.0001	( - )
	<b>Frequency of honeybees visitation</b>	7.11	0.008	( - )
Visitation frequency	<b>Richness of native plant</b>	65.67	0.0001	( + )
	<b>Invasive plant dominance</b>	7.667	0.0007	( - )
	<b>Native plant cover</b>	13.24	0.0004	( - )
	Frequency of honeybees visitation	<i>d</i>	<i>d</i>	
Honeybees visitation frequency	<b>Richness of native plant</b>	60.86	0.0001	( + )
	Invasive plant dominance	<i>d</i>	<i>d</i>	
	Native cover	<i>d</i>	<i>d</i>	





## Figure captions

**Figure 1.** Stratified random sampling design based on blocks with three distinct non-native dominance (treatments). Plots measuring 9m<sup>2</sup> (3m x 3m) were distant 1m from each other. Grey squares represent unused plots.

**Figure 2.** Number of visits (A) and species (B) of native insect pollinators (blue) and honeybees (orange) in control, low and highly invaded plots. (C) Effects of native plant richness in the number of native species (number of species / 15 minutes / plot) and (D) number of honeybee visits (number of individuals / 15 minutes / plot). Error bars mean  $\pm$ SE.

**Figure 3.** Network structure of uninvaded and invaded (low and high cover) plots. The blue shaded area represents the null distribution of each metric (95% confidence interval). The black circles indicate the observed values for each metric / site. When the values do not fall outside the shaded area denote significance differences in that site. However, values for the wNODF metric, values below the null distribution do not have a specific network pattern interpretation.

**Figure 4.** Structure of plant-pollinator networks across the three different treatments: control (0 to 1%), low (>1 to 9% invaded) and high dominance (>1 to 41% invaded). Pollinators and plants were represented in the left and right of each network, respectively. Top and bottom part of the figure represent ecological networks with or without honeybees.



FIGURES

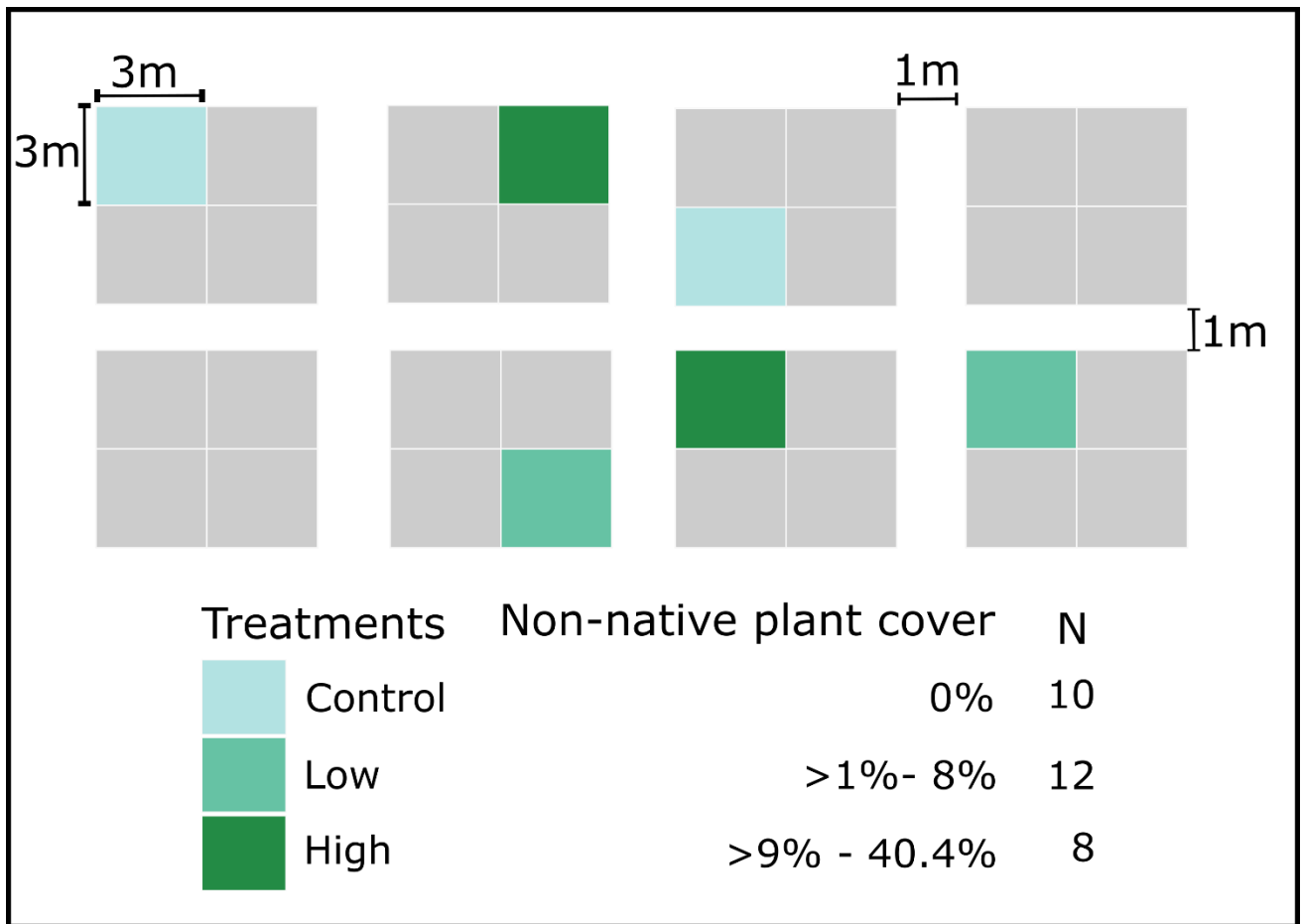
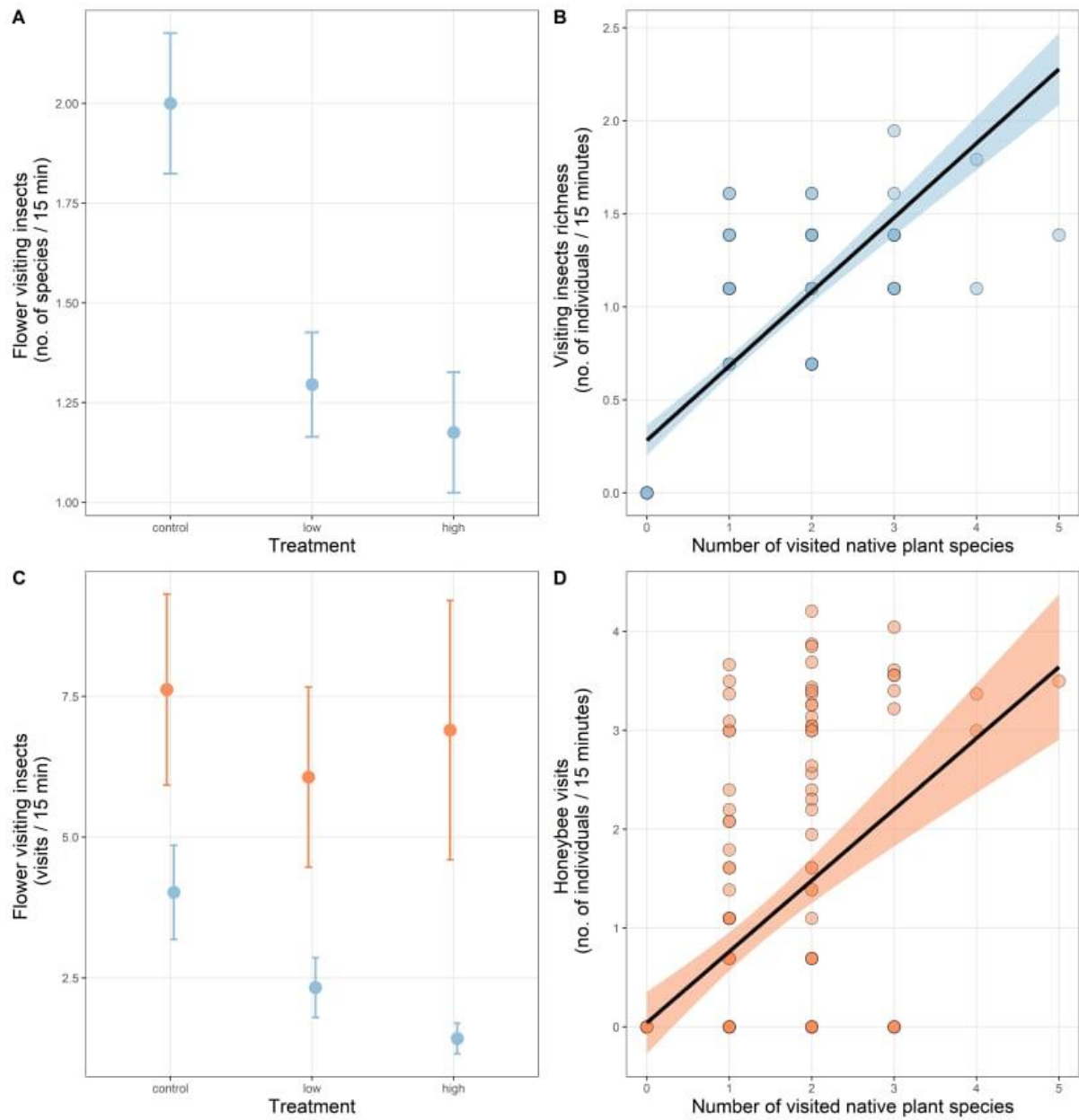


Figure 1



**Figure 2**

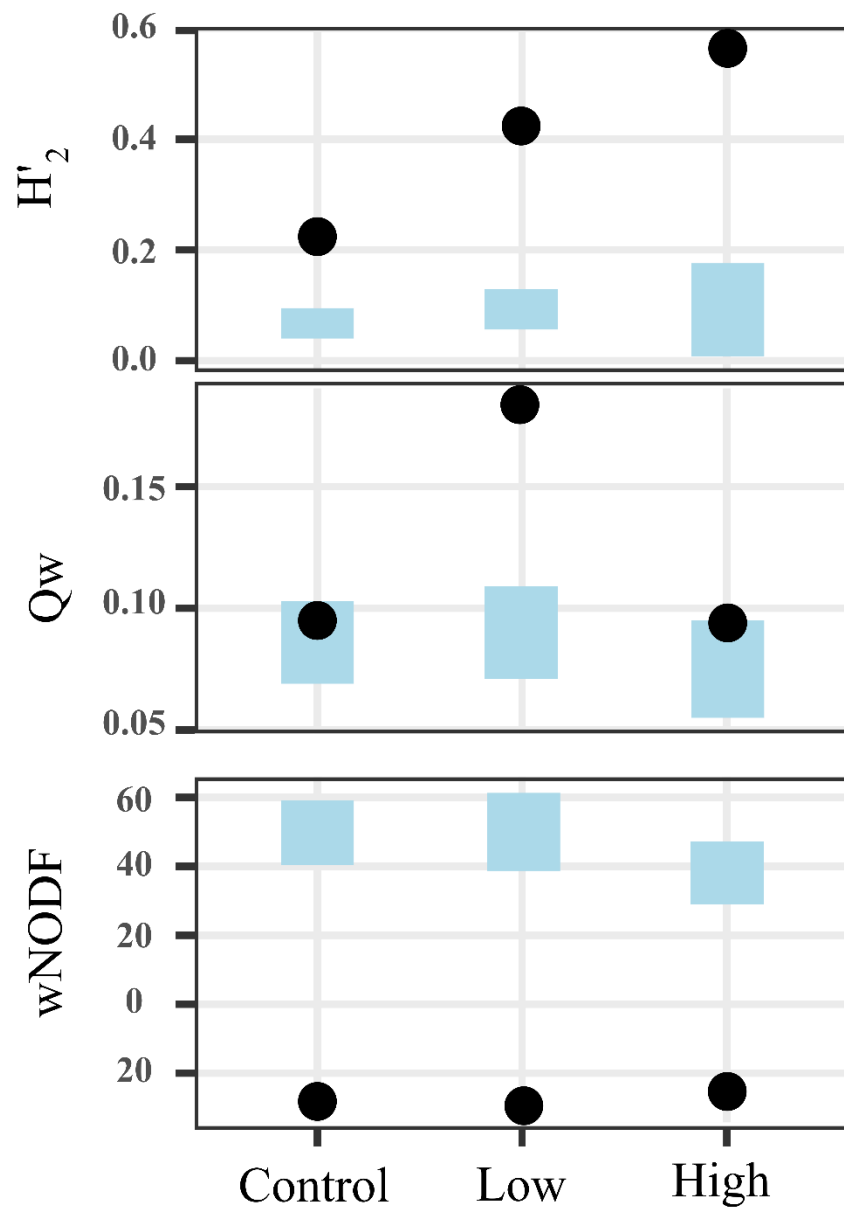
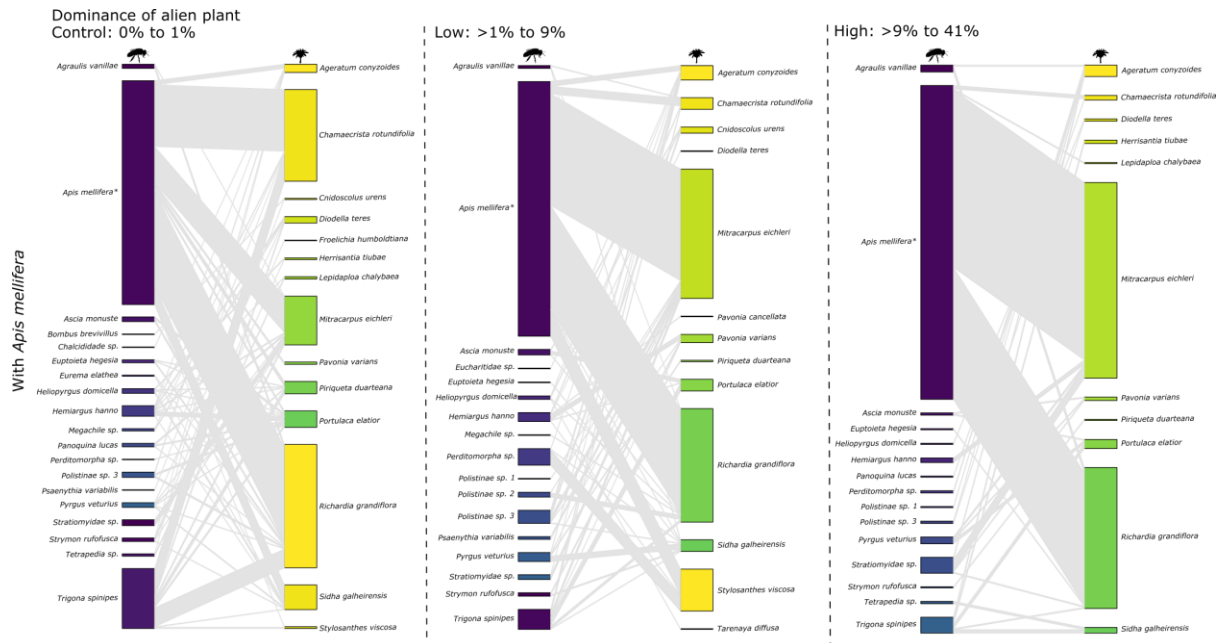


Figure 3



**Figure 4**

## CAPÍTULO III – CONSIDERAÇÕES FINAIS

### *Principais resultados e conclusões*

Os capítulos I e II tratam principalmente do objeto de estudo escolhido para esta dissertação, que é a grama exótica *Megathyrsus maximus* e sua introdução em uma área de conservação ambiental na Caatinga pernambucana. O primeiro capítulo se concentrou na fundamentação teórica e conceitos. O segundo capítulo aborda o manuscrito a ser publicado em editorial científico. Investigamos em nossas perguntas principais: qual o efeito dessa gramínea invasora (i) na diversidade de polinizadores; ii) na frequência da visitação floral; iii) na estrutura da rede de interação ecológica planta-polinizador; e iv) nos efeitos combinados da planta invasora e de uma abelha exótica comum (*Apis mellifera*) na comunidade de insetos e na estrutura de redes plantas-polinizadores.

De forma geral, encontramos que a gramínea exótica afeta negativamente a comunidade de visitantes florais diretamente e indiretamente. Como influência direta, através da mudança na comunidade de plantas nativas (herbáceas/terófitas) que são a principal fonte de recursos e são a base da teia trófica dos polinizadores. Através da competição por espaço e provavelmente por nutrientes (apesar de não termos testado isso diretamente), *M. maximus* muda a composição vegetal de onde está inserida, naturalmente diminuindo a abundância floral e, conseqüentemente, a quantidade de recursos disponível a polinizadores. Portanto, através da diminuição da riqueza e abundância de plantas nativas, a oferta de recursos para polinizadores é reduzida, assim como a amplitude de nicho.

Já como influência indireta, propomos que *M. maximus* favorece *A. mellifera* no sentido em que aumenta amplitude de nicho e isso dá vantagens a espécie dominante ultra generalista, a *Apis*. Com a gramínea ocupando mais espaço, reduz a quantidade de recursos para polinizadores e quem é beneficiado é o polinizador já dominante. A mudança na preferência por visitas no último mês força os visitantes nativos a procurar mais recursos em áreas “menos concorridas”, dominadas por *A. mellifera*, ou seja, em áreas com menos recursos e com mais gramíneas. Também propomos como um efeito indireto de *M. maximus* a disponibilidade tardia de recursos nos locais onde está mais



presente, colaborando na mudança do padrão de visitação floral como descrito no manuscrito.

Além disso, também registramos mudança na estrutura de redes de interação locais. Quando comparamos a rede de interação em locais controle e a rede em locais tratamento, ou seja, com muita presença da gramínea exótica, a especialização complementar apresentou o dobro do valor do índice em áreas controle. Isso evidencia algum fator de grande generalização de interações nas áreas controle, preservando interações únicas em áreas tratamento. *A. mellifera* provavelmente também está associada a este efeito, sendo que a maior parte das interações foi realizada por esta espécie.

Com isso, concluímos que a introdução de *M. maximus* e seu manejo incorreto ou abandono pode causar danos a comunidade local de visitantes florais por trazer impactos significativos a rede multitrófica polínica do ecossistema.

#### *Contribuições teóricas e/ou metodológicas da dissertação*

Este estudo é um dos poucos realizados na Caatinga utilizando um desenho baseado em blocos para cálculo de influência de variáveis ecológicas. Nos inspiramos nos famosos experimentos de ecologia de comunidades de Cedar Creek – EUA (Tilman et al, 2001) e Jena – Alemanha (Weigelt et al, 2010) para construção do módulo experimental.

A maior contribuição deste estudo é trazer novas informações a respeito da influência de uma gramínea anemófila introduzida sobre a comunidade local de visitantes florais e suas redes de interação. A maior parte dos estudos encontrados na literatura retrata a influência (negativa ou positiva) de plantas com traços florais que permitem uma atração mais eficiente de polinizadores do que as plantas nativas locais. Não só mostramos a influência negativa como resultado da competição por espaço, como influências indiretas em efeito cascata nas populações de *A. mellifera* e seu comportamento de forrageio, afetando a taxa de visita, riqueza e natureza de interações das redes de visitantes florais.

### *Principais Limitações Do Estudo*

Uma das principais limitações do estudo se refere a questões de escala espacial e temporal para o estudo de polinizadores. A escolha aleatória de parcelas dentro de um desenho experimental baseado em blocos eventualmente dilui efeitos negativos do tamanho dos plotes e sub parcelas trabalhadas, mas muitos autores levantam questões importantes a respeito da distância e capacidade de voo de insetos polinizadores, sobretudo abelhas e borboletas (Osbourne et al, 1999; Cant et al, 2005; Wang et al, 2018). Talvez um estudo mais detalhado e cuidadoso a respeito do comportamento de polinizadores e seus traços funcionais, além da investigação da qualidade de néctar e volume de floração por plotes traria mais fidelidade aos resultados, no que diz a respeito no processo de decisão do polinizador a pousar e consumir o néctar de uma determinada flor de determinada espécie. Contudo, para trabalho de dissertação, eventualmente o tempo de conclusão do estudo se tornaria um obstáculo, devido a dificuldades de campo que viriam a surgir, como recolher néctar de flores herbáceas para verificar parâmetros de qualidade, como quantidade de açúcar, algo que foi tentado em campo e não pôde ser continuado.

Apesar da época do estudo ter compreendido toda estação chuvosa e parte da estação seca, é importante verificar a variação anual tanto da vegetação, quanto das visitas dos visitantes florais mesmo na época seca, quando há menos disponibilidade de recursos, podendo verificar o efeito combinado da redução drástica da disponibilidade de água e da competição da gramínea exótica sobre as comunidades remanescentes estudadas. Além disso, tivemos uma grande quantidade de zeros nos registros de frequência de visitação, algo considerado normal por alguns autores (Ebeling et al, 2008) em estudos de visitação floral. Mesmo se tratando da dependência de antese das plantas terófitas/herbáceas, que por mais que haja diferentes espécies florescendo, foi verificado em campo que a maioria, senão todas, tem sua antese entre as 7:30-8:30 e seu término por volta das 14:00. Uma possível solução para suavizar esse problema seria ampliar os horários de coleta (e.g. 6:00 até 16:00) e o horário de observação por plot (de 15 minutos para 30 minutos por plot). Isso nos traria dados mais robustos a respeito das variáveis que propomos estudar. Um outro fator a ser investigado é sobre a ocorrência de antese

noturna em algumas espécies, apesar da maior parte das terófitas observadas apresentaram o fechamento das estruturas florais ao final da tarde (por volta das 16-17 horas).

### *Propostas De Investigações Futuras*

Além das propostas já discutidas no tópico acima, uma das principais recomendações que fazemos para investigações futuras é de explorar mais profundamente as relações dentro das redes de interações. Apenas especialização complementar, modularidade e aninhamento foram investigados. Apesar de serem testes robustos que lidem bem com a quantidade e tempo amostral, parâmetros mais clássicos voltados às relações de cada espécie na rede (ou as mais expressivas dentro da rede) seriam muito interessantes, pois espécies como *A. mellifera* e *Trigona spinipes* possuem um comportamento generalista, dominante e as vezes agressivo durante o comportamento de forrageio, podendo evitar a aproximação e, conseqüentemente, interação de espécies solitárias ou raras.

### *Orçamento (Custo Do Projeto)*

Este estudo foi financiado pela Fundação de Amparo à Pesquisa do Estado de Pernambuco (FACEPE) por meio da bolsa (IBPG-1055-2.05/17) para o estudante Cássio Henrique Carvalho da Silva. As despesas para montagem do projeto no parque nacional do Catimbau foram principalmente custeadas pelo projeto maior parceiro no qual este está incluído, o NEXUS-1, coordenado pelo Professor Felipe Melo da Universidade Federal de Pernambuco. As despesas associadas a prática da pesquisa estão demonstradas abaixo:

- a) Combustível para as expedições: custo médio: R\$ 621,00
- b) Refeições para a equipe de campo: R\$ 1000,00
- c) Custo dos ajudantes de campo: R\$ 500,00
- d) Material de campo e laboratório: R\$ 1200,00

### **Custo aproximado total: R\$ 3321,00**

Estes valores correspondem a 5 meses de expedições ao parque nacional do Catimbau. Cada expedição teve um tempo médio de 5 dias de execução. Não estão inclusos valores pertinentes a estadia no local, pois foi utilizado como base de pesquisa a casa de apoio ao pesquisador do PELD (Projeto Ecológico de Longa Duração), coordenado pelo professor Marcelo Tabarelli, dentre outros discentes, localizada próximo ao vilarejo principal do Vale do Catimbau. Custos domésticos referentes a utilização coletiva da casa foram custeados pelo estudante em questão com valores próprios.

### **REFERÊNCIAS**

Cant, E. T., Smith, A. D., Reynolds, D. R., & Osborne, J. L. (2005). Tracking butterfly flight paths across the landscape with harmonic radar. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1565), 785-790.

Ebeling A., Klein A., Schumacher J., Weisser W.W., Tschardtke T. 2008 How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? *Oikos*. 117:1808–1815.

Osborne, J. L., Clark, S. J., Morris, R. J., Williams, I. H., Riley, J. R., Smith, A. D., ... & Edwards, A. S. (1999). A landscape-scale study of bumble bee foraging range and constancy, using harmonic radar. *Journal of Applied Ecology*, 36(4), 519-533.

Tilman, D., Reich, P. B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T., & Lehman, C. (2001). Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, 294(5543), 843-845.

Wang, J. W., Poh, C. H., Tan, C. Y. T., Lee, V. N., Jain, A., & Webb, E. L. (2017). Building biodiversity: drivers of bird and butterfly diversity on tropical urban roof gardens. *Ecosphere*, 8(9), e01905.

Weigelt, A., Marquard, E., Temperton, V. M., Roscher, C., Scherber, C., Mwangi, P. N., ... & Weisser, W. W. (2010). The Jena Experiment: six years of data from a grassland biodiversity experiment. *Ecology*, 91(3), 930-931.