

INTERAÇÕES PLANTA-ANIMAL NA CAATINGA: VISÃO GERAL E PERSPECTIVAS FUTURAS

Inara R. Leal, Ariadna V. Lopes,
Isabel C. Machado e Marcelo Tabarelli

As florestas tropicais úmidas sempre foram consideradas *hotspot* em termos de interações planta-animal, devido aos altos níveis de dependência de plantas por animais para a sua reprodução (i.e. polinização e dispersão de sementes) e de animais por plantas como fonte de recursos e sítios para nidificação e reprodução [1]. No entanto, estudos recentes demonstraram que florestas secas também exibem i) altos níveis de dependência entre os parceiros mutualistas, ii) todo o espectro de estratégias ou traços de plantas de história de vida observados em florestas úmidas, iii) a ocorrência de interações específicas e altamente complexas/especializadas, e iv) produção de alimentos mediada por serviços de polinização [2, 3, 4].

A relevância evolutiva e ecológica das interações planta-animal é mais evidente considerando as consequências catastróficas das perturbações antrópicas, sobretudo a substituição de espécies especialistas e sensíveis a perturbações por espécies generalistas e adaptadas à perturbação [5]. Essa reorganização das comunidades, promovida por perturbações antrópicas, tem efeitos em cascata na diversidade taxonômica e funcional das comunidades de plantas e animais e nas funções e serviços ecossistêmicos [6, 7, 8, 9]. Por exemplo, tem sido documentado que extinções locais ou mudanças comportamentais de alguns animais podem causar o desaparecimento de plantas que dependem deles para sua polinização, dispersão de sementes ou proteção contra herbivoria [7, 8, 9], o que pode levar à redução nos serviços ecossistêmicos de produção de alimentos e controle de pragas. Também tem sido observado que a proliferação de formigas cortadeiras em áreas perturbadas, associada com o aumento nas suas taxas de herbivoria, retarda a regeneração das florestas [10, 11, 12]. Além disso, devido à marcada sazonalidade das florestas secas, as interações planta-animal são provavelmente muito mais sensíveis aos padrões fenológicos – e variações nesse padrão resultantes das mudanças climáticas poderiam levar a uma incompatibilidade de característica/comportamento dos animais com a fenologia das plantas, causando o colapso das interações [13].

Apesar da diversidade de interações e sua importância para a persistência da biodiversidade, fornecimento de serviços ecossistêmicos e sustentabilidade, as sínteses básicas sobre as interações planta-animal na Caatinga – a maior e mais diversa mancha de floresta seca nos neotrópicos [14] – ainda são escassas em comparação com outros ecossistemas (ver [15] para polinização e [16, 17] para dispersão de sementes). As paisagens naturais da Caatinga continuam sendo dras-

ticamente alteradas através de uma combinação de mudanças no uso do solo (causando perda e fragmentação de habitats) e perturbações crônicas (e.g. coleta de lenha e sobrepastoreio por animais domésticos criados extensivamente) [14] e, agora, espera-se que experimentem altos níveis de aridez devido às mudanças climáticas [18] – o que torna ainda mais urgente uma intensificação nos estudos sobre o tema.

Neste artigo apresentamos uma visão geral das interações planta-animal na Caatinga, incluindo (i) interações mutualísticas como polinização, dispersão de sementes e mutualismos de proteção formigas-plantas; (ii) interações antagônicas como herbivoria, e (iii) os efeitos da perturbação humana nessas interações, bem como perspectivas de pesquisas futuras. Além de apresentar os principais padrões, procuramos destacar o que a vegetação da Caatinga compartilha com outras florestas secas neotropicais e o que até agora parecem ser suas singularidades.

INTERAÇÕES MUTUALÍSTICAS: POLINIZAÇÃO, DISPERSÃO DE SEMENTES E MUTUALISMO DE PROTEÇÃO

As relações entre plantas e seus polinizadores são o tipo de interação planta-animal mais bem estudado na Caatinga e o conhecimento disponível já permite uma visão geral desse processo. Diversos vetores de polinização já foram documentados na Caatinga, distribuídos em cerca de 13 sistemas de polinização: por formigas, morcegos, abelhas, besouros, borboletas, “diversos pequenos insetos”, beija-flores, lagartos, mariposas, mamíferos não-voadores, esfingídeos, vespas e vento (ver [15] para uma revisão e [19 – 21] para estudos mais recentes) (Figura 1). Como em outras florestas secas, a polinização por animais é mais frequente (ocorre em cerca de 98% das espécies), sendo pequenos insetos e abelhas os grupos mais importantes [15]. Apesar de a Caatinga ser uma floresta seca, a polinização pelo vento é rara (2%) e parece estar restrita a poucos grupos como as Euphorbiaceae e Cyperaceae [15].

A polinização por vertebrados é muito frequente na Caatinga (Figura 1). A polinização por beija-flores, por exemplo, é documentada para 15% da flora [15]. De fato, uma das singularidades da Caatinga é a presença de plantas polinizadas por beija-flores em todos os meses do ano, até mesmo no pico da estação seca [22]. A polinização por morcegos também é impressionantemente alta (13%) [5] e comum entre Cactaceae como as espécies de *Pilosocereus* (Figura 1). Grupos incomuns de polinizadores também são registrados na Caatinga, como a polinização da bromélia *Encholirium spectabile* por gambás, o primeiro registro de gambás visitando flores na Caatinga [20] (Figura 1). Outro caso raro foi observado para duas espécies de *Ipomoea* (*I. marcellia* e *I. aff. marcellia*) polinizadas por morcegos e beija-flores nos Cariris paraibanos, no qual alguns fatores favorecendo o isolamento reprodutivo e o compartilhamento dos polinizadores revelam um possível exemplo de especiação simpátrica [23]. Esse sistema de polinização misto parece ser vantajoso na Caatinga, onde a disponibilidade de polinizadores e os recursos florais mudam consideravelmente ao longo do ano, especialmente como resultado da forte sazonalidade [23].

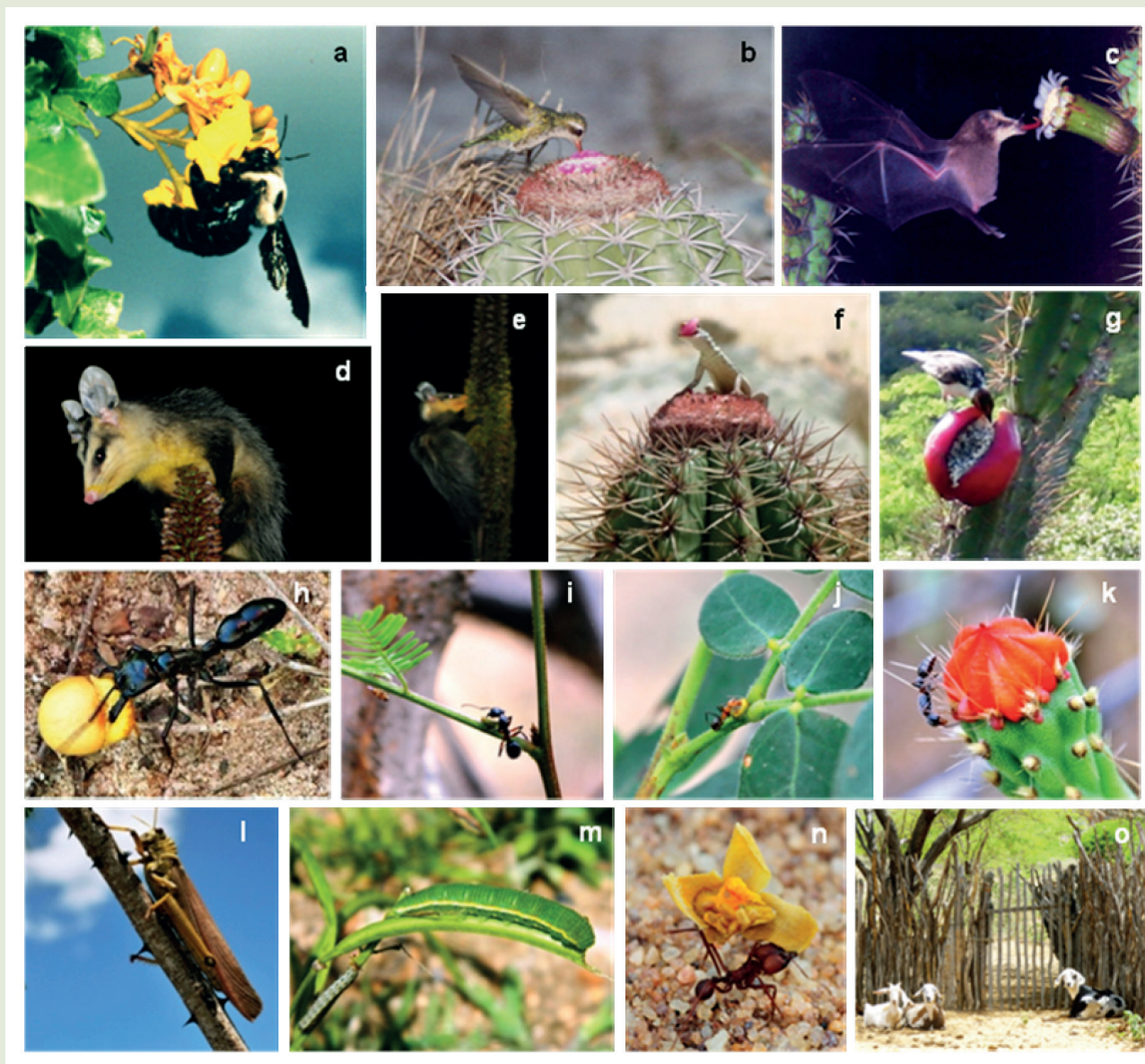


Figura 1. Interações planta-animal na Caatinga: (a) uma abelha *Xylocopa grisescens* visitando flores de *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae); (b) beija-flor *Chlorostilbon aureoventris* visitando flor de *Melocactus zehntneri* (Cactaceae); (c) esfingídeo visitando flor de *Ptilosocereus catingicola* (Cactaceae); (d-e) gambás (*Didelphis albiventris*) visitando flores da bromélia *Encholirium spectabile* (f); lagarto (*Tropidurus semitaeniatus*) comendo fruto de *Melocactus ernestii* (Cactaceae); (g) ave *Paroaria dominicana* comendo fruto do mandacará (*Cereus jamacaru*, Cactaceae); (h) formiga *Dinoponera quadriceps* carregando semente de *Jatropha mutabilis* (Euphorbiaceae); (i) formiga *Camponotus* sp. visitando nectário extrafloral de *Chlorelucon foliolosum* (Fabaceae); (j) formiga *Dorymyrmex thoracicus* visitando nectário extrafloral de *Pityrocarpa moniliformis* (Fabaceae); (k) formiga *Pseudomyrmex gracilis* visitando nectário extrafloral de *Tacinga inamoena* (Cactaceae); (l) gafanhoto gigante em folhas de *Senegalia bahiensis* (Fabaceae); (m) lagarta de pierídeo comendo folhas de *Senna occidentalis* (Fabaceae); (n) formiga cortadeira *Atta sexdens* carregando flor de *Cenostigma pyramidale* (Fabaceae); e (o) caprinos descansando em frente ao portão do seu proprietário. Créditos das fotos: (a) publicada em Leite & Machado (2009) Braz. J. Bot. 32:79-88 e reproduzida da Scientific Electronic Library Online (SciELO); (b) I.C. Machado; (c) publicada em Locatelli et al. (1997) Bradleya 15:28-34 e reproduzida com permissão de BioOne; (d-e) gentilmente cedida por Joel Queiroz; (f) gentilmente cedida por Zelma G.M. Quirino; (g) gentilmente cedida por Vanessa G.N. Gomes; (h) gentilmente cedida por Carlos Henrique F. Silva; (i, j e k) gentilmente cedida por Fernanda M. P. Oliveira; (l) gentilmente cedida por Pedro E. Santos Neto; (m) gentilmente cedida por Burkhard Büdel e (o) I. R. Leal

A maior parte das informações sobre a distribuição de sementes na Caatinga refere-se a síndromes de dispersão – ou seja, ao conjunto de características dos diásporos que determinariam o agente dispersor e a distância na qual as sementes seriam transportadas em relação à planta-mãe –, considerando tanto as floras locais quanto as regionais, sendo ainda muito escassas as investigações clássicas de dispersão de sementes em espécies de plantas focais. É possível, no entanto, se ter uma descrição básica dos principais vetores envolvidos na dispersão primária e secundária de diásporos a partir da combinação de análises baseadas em síndromes com informações sobre características de história de vida das espécies disponíveis na literatura. Por exemplo, a dispersão primária de diásporos abióticos (incluindo gravidade, vento e dispersão balística) é o modo mais frequente, ocorrente em mais de 70% das espécies de plantas registradas em assembleias locais, com frutos secos de Leguminosae sendo o tipo predominante [24].

Poucas espécies são dispersas primariamente de forma biótica, possuindo sementes grandes e associadas a frutos carnosos, tais como as de espécies de *Spondias*, *Zyziphus* e *Syagrus* e, principalmente, espécies da família Cactaceae [24]. Esta família é muito diversa na Caatinga [25] e suas espécies possuem grande variação de diásporos carnosos que constituem um importante recurso para a fauna desse ecossistema [19, 26]. Cactáceas colunares como espécies de *Cereus* e *Pilosocereus* são consumidas por répteis, aves, primatas, morcegos e mamíferos carnívoros oportunistas [19, 26, 27] (Figura 1). Já espécies globulares como as do gênero *Melocactus* são dispersas por lagartos, tornando a saurocoria um modo de dispersão de sementes característico da Caatinga [19] (Figura 1). Outro tipo de dispersão de sementes muito frequente na Caatinga é a mirmecocoria – realizada por formigas [7, 28, 29] –, comum nas Euphorbiaceae (Figura 1), a segunda família mais numerosa na Caatinga [25]. De fato, a Caatinga é considerada um *hotspot* de mirmecocoria, com mais de 100 espécies de plantas dependendo das formigas para dispersão dos seus diásporos [7, 28, 29] (Figura 1). As formigas podem dispersar os diásporos por até 27 metros (no caso das grandes poneríneas como *Dinoponera quadriceps*; Figura 1), levando-os até seus ninhos, onde se alimentam dos elaiossomos e descartam as sementes intactas nas lixeiras enriquecidas em nutrientes, aumentando a germinação e o crescimento das plântulas [7, 28].

Em relação ao mutualismo de proteção, embora não existam plantas com domácias (estruturas presentes nas folhas de diversas espécies de plantas, encontradas sob a forma de tufo de pelos ou cavidades localizadas nas junções entre as nervuras das folhas) na Caatinga, plantas com nectários extraflorais (NEF) são muito diversificadas e abundantes nesse ecossistema [8] e sua interação com formigas parece ser um componente chave da biodiversidade

da região (Figura 1). As plantas que contêm NEFs na Caatinga incluem principalmente espécies de Fabaceae e Euphorbiaceae – as duas famílias mais ricas e abundantes desse domínio [25] –, mas também são documentadas espécies de Anacardiaceae, Cappara-ceae, Passifloraceae e Turneraceae [8, 30, 31]. A origem dos NEFs na Caatinga pode ser substitutiva, caso a estrutura secretora apresente outras funções (e.g., tricomas, estípulas, hidatódios) ou não substitutiva, para aquelas glândulas com função típica de NEF [30, 31]. A estrutura dos NEFs também é muito variada, incluindo desde simples tricomas glandulares ou nectários amorfos até glândulas individuais complexas de forma e localização na planta muito variáveis [30, 31].

Um grande número de espécies de formigas visita as plantas com NEF na Caatinga, desde aquelas tipicamente arborícolas (e.g. *Azteca*, *Brachymyrmex*, *Camponotus*) àquelas que nidificam no solo, mas sobem às plantas para forragearem (e.g. *Ectatomma*, *Gnamptogenys*, *Pheidole* e *Solenopsis*) [8] (Figura 1). Essas formigas coletam néctar das plantas durante dia e noite e foram observadas atacando herbívoros simulados (cupins) também durante os dois períodos (Durval et al. dados não publicados). No entanto, a composição de espécies visitando os NEFs muda marcadamente ao longo do dia: a fauna diurna é dominada por *Azteca* sp. 1, *Cephalotes pusillus* e *Crematogaster crinosa*, enquanto *Crematogaster elevens*, *Ectatomma muticum* e *Camponotus vitatus* são mais comuns durante a noite (Durval et al. dados não publicados).

INTERAÇÕES ANTAGONÍSTICAS: HERBIVORIA Poucos estudos investigaram a herbivoria na Caatinga e a maioria deles aborda como insetos herbívoros

respondem ao estresse ambiental do bioma [32, 33, 34]. Os grupos mais comumente registrados são os mastigadores de folhas (e.g., Coleoptera, Orthoptera, Lepidoptera e Phasmatodea), sugadores de seiva (principalmente Hemiptera) e xilófagos (Coleoptera) [33] (Figura 1). Estudos sobre características de defesa das plantas contra herbívoros na Caatinga são ainda mais raros [33, 35], mas indicam que defesas físicas são mais comuns/efetivas que defesas químicas [35]. As formigas cortadeiras (gêneros *Atta* e *Acromyrmex*, Myrmicinae) são importantes herbívoros no bioma (Figura 1), apresentando taxas de herbivoria de cerca de 38% da vegetação disponível nas suas áreas de forrageamento [11, 12], valor mais alto que aqueles reportados para florestas úmidas [10]. Espécies exóticas de caprinos (*Capra hircus*) e suas raças locais (e.g., moxotó, parda sertaneja, canindé) também representam herbívoros importantes da Caatinga (Figura 1). Estudos preliminares indicam que esses animais forrageiam próximo às residências dos seus donos [36] e, portanto, também devem infligir maiores taxas de herbivoria em áreas perturbadas – são cerca de 8,6 milhões de animais, a maioria deles criados extensivamente por pequenos agricultores e alimentados com a vegetação da Caatinga.

**MAIS DE
100 ESPÉCIES
DE PLANTAS
DEPENDEM
DAS FORMIGAS
PARA DISPERSÃO
DOS SEUS
DIÁSPOROS**

CONCLUSÕES E PERSPECTIVAS FUTURAS Apesar de estarmos longe de ter uma visão abrangente sobre as interações planta-animal na Caatinga, já é possível destacar alguns padrões relativos à polinização, à dispersão de sementes, ao mutualismo de proteção e à herbivoria. A Caatinga e outras florestas secas compartilham várias características, como a prevalência do sistema de polinização biótico e a dispersão abiótica de sementes [2, 16]. Entre as espécies de plantas zoocóricas, ou seja, cujas sementes são dispersadas por animais, a ornitocoria é a estratégia mais frequente (pequenas drupas e bagas) com fauna vertebrada-frugívora que depende de poucas espécies relacionadas taxonomicamente (i.e. das famílias Cactaceae e Anacardiaceae) [16]. Como as plantas produtoras de NEFs são frequentes entre as espécies de Fabaceae (a família mais diversificada e abundante nas florestas secas [25]), mutualismos de proteção planta-formiga baseados em NEFs também são comuns nas florestas secas [8]. Obviamente, a maioria das interações é sazonal, como a dispersão de diásporos carnosos durante a estação chuvosa [24].

A baixa frequência de espécies polinizadas pelo vento, a alta frequência de modos de polinização especializados e a presença de várias espécies polinizadas por vertebrados e de espécies polinizadas por formigas tendem a distinguir a Caatinga de outras florestas secas neotropicais [2, 9, 21]. A alta frequência de espécies de flores de óleo também pode ser uma peculiaridade da flora da Caatinga [2]. Certamente, uma característica distintiva da Caatinga refere-se à riqueza de espécies mirmecocóricas [17, 29] e de espécies dispersas por lagartos [19, 26, 27]. Embora algumas florestas secas no México possam suportar uma grande diversidade de Euphorbiaceae e Cactaceae, a flora mirmecocórica e saucocórica não é tão diversa como na Caatinga. Este fato pode estar mais relacionado à história evolutiva da flora da Caatinga do que à ocorrência de filtros ecológicos operando exclusivamente no bioma. Infelizmente, a herbivoria permanece em grande parte inexplorada na vegetação da Caatinga. Entre os tópicos promissores, destacamos i) o impacto da presença de caprinos, incluindo o consumo de serapilheira, ii) a proliferação de formigas cortadeiras em paisagens modificadas pelo homem e iii) a migração massiva e regional das borboletas Pieridae.

Assim como em outras florestas secas, muitas pesquisas sobre a ecologia básica das interações planta-animal na Caatinga são ainda necessárias, sendo esse tópico uma prioridade de pesquisa [4]. No entanto, algumas questões aplicadas já alcançaram prioridade, uma vez que a Caatinga vem experimentando níveis crescentes de perturbações humanas, tanto agudas (mudanças no uso do solo que causam perda e fragmentação de habitats [37]) quanto crônicas (e.g. coleta de lenha, sobrepastoreio por animais domésticos criados extensivamente que não causam perda e fragmentação de habitats [38]). A Caatinga também está ameaçada pelas mudanças climáticas – com previsão de redução de 30–40% nos níveis de precipitação até o final deste século [18] –, e já temos evidências de efeitos negativos da redução de chuvas nas assembleias de plantas [39]. Coletivamente, esses fatores têm sido propostos como responsáveis por alterar a natureza, a frequência e

a persistência de várias interações mutualísticas na Caatinga [7, 8, 9], por exemplo, aquelas que envolvem espécies endêmicas ou de distribuição restrita ou aquelas que envolvem recursos altamente sazonais, que estão associados a eventos fenológicos de plantas controlados por variáveis climáticas [3, 9, 40]. Também existem exemplos de extinções locais ou mudanças no comportamento dos animais causando perda ou redução na qualidade do serviço que estes provêm às plantas, como a redução nas taxas e distâncias de remoção de sementes por formigas em áreas mais perturbadas [7] ou a redução na visitação de plantas com NEF que pode diminuir a defesa das plantas contra herbívoros [8]. Por outro lado, algumas interações antagônicas são beneficiadas por perturbações como a herbivoria por formigas cortadeiras e caprinos [11, 12]. A quebra ou alterações nas interações deve causar um efeito cascata em múltiplos níveis biológicos, de população ao ecossistema, incluindo padrões de resiliência. Uma abordagem essencial no contexto de planejamento de conservação/restauração e melhores práticas de mitigação na Caatinga inclui entender as interações ecológicas em termos de impactos na dinâmica florestal, função e serviços ecossistêmicos (e.g., polinização de culturas) e a sustentabilidade dos sistemas socioecológicos (estudos integrados).

Inara R. Leal é professora associada do Departamento de Botânica da Universidade Federal de Pernambuco (UFPE).

Ariadna V. Lopes é professora associada do Departamento de Botânica da UFPE.

Isabel C. Machado é professora titular do Departamento de Botânica da UFPE.

Marcelo Tabarelli é professor associado do Departamento de Botânica da UFPE.

AGRADECIMENTOS

Nossos estudos sobre interações planta-animal na Caatinga têm sido financiados pelo CNPq (processos: DCR 300582/1998-6; Universal 477290/2009-4, 470480/2013-0, 481755/2013-6; Jovens Pesquisadores 567739/2008-2; CNPq-ICMBio 552054/2011-9, PELD 403770/2012-2, CNPQ-DFG 490450/2013-0), Capes (processos: Estágio Sênior 2414/05-8, 2009/09-9, 4550/13-7 e 2411-14-8, PVE 88881.030482/2013-01), e Facepe (processos: APQ 0140-2.05/08 e 0738-2.05/12, Pronex 0138-2.05/14). Os autores também agradecem ao CNPq pelas bolsas de produtividade em pesquisa (PQ), ao Centro de Pesquisas Ambientais do Nordeste (Cepan) pelo suporte logístico e à Estação de Agricultura Irrigada de Parnamirim, Parque Nacional do Catimbau e Instituto Xingó pela permissão para trabalhar nas suas áreas. Agradecemos também aos nossos alunos e colegas que têm colaborado com trabalho de campo e discussões frutíferas.

REFERÊNCIAS

1. Bronstein, J. L. *Mutualism*. Oxford University Press, Oxford, 2015
2. Machado, I. C.; Lopes, A. V. "Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest". *Annals of Botany*, 2004, 94:365-376.

3. Quesada, M.; Rosas, F.; Aguilar, L.; Ashworth, L.; Rosas-Guerreiro, V. M.; Sayago, R.; Lobo, J.A.; Herrerías-Diego, Y.; Sánchez-Montoya, G. "Human impacts on pollination, reproduction and breeding systems in tropical forest plants". In: Dirzo, R.; Young, H. S.; Mooney, H. A.; Ceballos, G. (eds.), *Seasonally dry tropical forests: Ecology and conservation*, Island Press, London, p. 173-194, 2011.
4. Sánchez-Azofeifa, A.; Powers, S. J.; Fernandez, G. W.; Quesada, M. *Tropical dry forests in the Americas: Ecology, conservation, and management*. CRC Press, Taylor & Francis Group, Boca Raton, 2014.
5. Tabarelli, M.; Peres, C. A.; Melo, F. P. L. "The 'few winners and many losers' paradigm revisited: emerging prospects for tropical forest biodiversity". *Biological Conservation* 155:136-140, 2012.
6. Lopes, A. V.; Girão, L. C.; Santos, B. A.; Peres, C. A.; Tabarelli, M. "Long-term erosion of tree reproductive trait diversity in edge-dominated Atlantic forest fragments". *Biological Conservation* 142:1154-1165, 2009.
7. Leal, L. C.; Andersen, A. N.; Leal, I. R. "Anthropogenic disturbance reduces seed-dispersal services for myrmecochorous plants in the Brazilian Caatinga". *Oecologia* 174:173-171, 2011a.
8. Leal, L. C.; Andersen, A. N.; Leal, I. R. "Disturbance winners or losers? Plants bearing extrafloral nectaries in Brazilian Caatinga". *Biotropica* 47:468-474, 2015a.
9. Sobrinho, M. S.; Tabarelli, M.; Machado, I. C.; Sfair, J. C.; Bruna, E. M.; Lopes, A. V. "Land Use, fallow period and the recovery of a Caatinga forest". *Biotropica* 48:586-597, 2016.
10. Leal, I. R.; Wirth, R.; Tabarelli, M. "The multiple impacts of leaf-cutting ants and their novel ecological role in human-modified neotropical forests". *Biotropica* 46:516-528, 2014b.
11. Siqueira, F. F. S.; Ribeiro-Neto, J. D.; Tabarelli, M.; Andersen, A. N.; Wirth, R.; Leal, I. R. "Leaf-cutting ant populations also profit from human disturbances in dry forests". *Journal of Tropical Ecology* 33: 337-344, 2017.
12. Siqueira, F. F. S.; Ribeiro-Neto, J. D.; Tabarelli, M.; Andersen, A. N.; Wirth, R.; Leal, I. R. "Human disturbance promotes herbivory by leaf-cutting ants in the Caatinga dry forest". *Biotropica*, DOI 10.1111/btp.12599, 2018.
13. Forrest, J. K. R. "Plant-pollinator interactions and phenological change: what can we learn about climate impacts from experiments and observations?" *Oikos* 124:4-13, 2015.
14. Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. *Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America*. Springer International Publishing, Cham, 2017.
15. Machado, I. C.; Lopes, A. V. "Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian tropical dry forest". *Annals of Botany* 94:365-376, 2004.
16. Griz, L. M. S.; Machado, I. C. "Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil". *Journal of Tropical Ecology* 17:303-321, 2001.
17. Leal, I. R.; Wirth, R.; Tabarelli, M. "Seed dispersal by ants in semi-arid Caatinga of northeast Brazil". *Annals of Botany* 99:885-894, 2007.
18. Magrin, G. O.; Marengo, J. A.; Boulanger, J. P.; Buckeridge, M. S.; Castellan, E.; Poveda, G.; Scarano, F. R.; Vicuña, S. "Central and South America". In: *Climate change 2014: Impacts, adaptation, and vulnerability. Part B: Regional aspects. Contribution of working group II to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Barros, V. R.; Field, C. B.; Dokken, D. J.; Mastrandrea, M. D.; Mach, K. L.; Bilir, T. E. (eds) Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, p 1499-1566, 2014.
19. Gomes, V. G. N.; Quirino, Z. G. M.; Machado, I. C. "Pollination and seed dispersal of *Melocactus ernestii* Vaupel subsp. *ernestii* (Cactaceae) by lizards: an example of double mutualism". *Plant Biology* 16:315-322, 2014b.
20. Queiroz, J. A.; Quirino, Z. G.; Lopes, A. V.; Machado, I. C. "Vertebrate mixed pollination system in *Encholirium spectabile*: A bromeliad pollinated by bats, opossum and hummingbirds in a tropical dry forest". *Journal of Arid Environments* 125:21-30, 2016.
21. Domingos-Melo, A.; Nadia, T. L.; Machado, I. C. "Complex flowers and rare pollinators: Does ant pollination in *Ditassa* show a stable system in Asclepiadoideae (Apocynaceae)?" *Arthropod-Plant Interactions* 11: 339-349, 2017.
22. Leal, F. C.; Lopes, A. V.; Machado, I. C. "Polinização por beija-flores em uma área de Caatinga no município de Floresta, Pernambuco, nordeste do Brasil". *Revista Brasileira de Botânica* 29:379-389, 2006.
23. Queiroz, J.; Quirino, Z. G. M.; Machado, I. C. "Floral traits driving reproductive isolation of two co-flowering taxa that share vertebrate pollinators". *Annals of Botany Plants* 7:plv127, 2015.
24. Griz, L. M. S.; Machado, I. C. "Fruiting phenology and seed dispersal syndromes in Caatinga, a tropical dry forest in the northeast of Brazil". *Journal of Tropical Ecology* 17:303-321, 2001.
25. Moro, M. F. Lughadha, E. M.; Filer, D. L.; Araújo, F. S.; Martins, F. R. "A catalogue of the vascular plants of the Caatinga phytogeographical domain: A synthesis of floristic and phytosociological surveys". *Phytotaxa* 160:1-30, 2014.
26. Gomes, V. G. N.; Quirino, Z. G. M.; Araújo, H. F. P. "Frugivory and seed dispersal by birds in *Cereus jamacaru* DC. ssp. *jamacaru* (Cactaceae) in the Caatinga of northeastern Brazil". *Brazilian Journal of Biology* 74:32-40, 2014a.
27. Gomes, V. G. N.; Meiado, M. V.; Quirino, Z. G. M.; Machado, I. C. "Seed removal by lizards and effect of gut passage on germination in a columnar cactus of the Caatinga, a tropical dry forest in Brazil". *Journal of Arid Environments* 135:85-89, 2016.
28. Leal, I. R.; Wirth, R.; Tabarelli, M. "Seed dispersal by ants in semiarid Caatinga of northeastern Brazil". *Annals of Botany* 99:885-894, 2007.
29. Leal, I. R.; Leal, L. C.; Andersen, A. N. "The benefits of myrmecochory: a matter of stature". *Biotropica* 47:281-285, 2015b.
30. Melo, Y.; Machado, S. R.; Alves, M. "Anatomy of extrafloral nectaries in Fabaceae from dry-seasonal forest in Brazil". *Botanical Journal of the Linnean Society* 163:87-98, 2010.
31. Reis, D. "Influência de perturbações antrópicas e mudanças climáticas sobre plantas com nectários extraflorais em uma floresta tropical sazonalmente seca". Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2016.

32. Coelho, M. S.; Belmiro, M. S.; Santos, J. C.; Fernandes, G. W. "Herbivory among habitats on the Neotropical tree *Cnidoscolus quercifolius* Pohl. in a seasonally deciduous forest". *Brazilian Journal of Biology* 72:453-457, 2012.
33. Oliveira, K. N.; Espirito, M. M. S.; Silva, J. O.; Melo, G. A. "Ontogenetic and temporal variations in herbivory and defense of *Handroanthus spongiosus* (Bignoniaceae) in a brazilian tropical dry forest". *Environmental Entomology* 41:541-550, 2012.
34. Ribeiro, V. A.; Silva, R. N.; Sousa-Souto, L.; Neves, F. S. "Fluctuating asymmetry of and herbivory on *Poincianella pyramidalis* (Tul.) L.P. Queiroz (Fabaceae) in pasture and secondary tropical dry forest". *Acta Botanica Brasilica* 27: 21-25, 2013.
35. Dourado, A. C. P.; Sá-Neto, R. J.; Gualberto, S. A.; Corrêa, M. M. "Herbivoria e características foliares em seis espécies de plantas da Caatinga do nordeste brasileiro". *Revista Brasileira de Biociências* 14:145-151, 2016.
36. Jameli, D. "Área de vida de caprinos domésticos (*Capra hircus*, Bovidae) em uma paisagem de Caatinga antropizada". Dissertação de mestrado, Universidade Federal de Pernambuco, Recife, 2015.
37. Silva, J. M. C.; Barbosa, L. C. F. "Impact of human activities on the Caatinga". In: Silva, J. M. C.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. (eds.) *Caatinga. The largest tropical dry forest region in South America*. Springer International Publishing. Cham, p. 359-368, 2017.
38. Ribeiro, E. M. S.; Arroyo-Rodríguez, V.; Santos, B. A.; Tabarelli, M.; Leal, I. R. "Chronic anthropogenic disturbance drives the biological impoverishment of the brazilian Caatinga vegetation". *Journal of Applied Ecology* 52:611-620, 2015.
39. Rito, K. F.; Arroyo-Rodrigues, V.; Queiroz, R. T.; Leal, I. R.; Tabarelli, M. "Precipitation mediates the effect of human disturbance on the brazilian Caatinga vegetation". *Journal of Ecology* 105:828-838, 2017.
40. Leal, I. R.; Leal, L. C.; Oliveira, F. M. P.; Arcoverde, G. B.; Andersen, A. N. "Effects of human disturbance and climate change on myrmecochory in brazilian Caatinga". In: Oliveira, P. S.; Koptur, S. (eds.), *Ant-plant interactions: impacts of humans on terrestrial ecosystems*, Cambridge, Oxford, p 112-132, 2017.

SOCIOECOLOGIA DA CAATINGA

Ulysses Paulino de Albuquerque e Felipe P. L. Melo

A CAATINGA PARA ALÉM DA POBREZA No primeiro capítulo do livro *Vidas secas*, Graciliano Ramos introduz ao leitor o imaginário mais comum que se tem sobre a Caatinga nordestina:

"Na planície avermelhada os juazeiros alargavam duas manchas verdes. Os infelizes tinham caminhado o dia inteiro, estavam cansados e famintos. Ordinariamente andavam pouco, mas como haviam repousado bastante na areia do rio seco, a viagem progredira bem três léguas. Fazia horas que procuravam uma sombra. A folhagem dos juazeiros apareceu longe, através dos galhos pelados da catinga rala." [1]

O autor representa o desafio da convivência com o semiárido na sua principal e marcante característica, o difícil acesso à água e suas consequências. Durante a evolução da humanidade, a nossa espécie ocupou, se adaptou culturalmente e "domesticou" vários e diferentes ambientes. Essa domesticação dos sistemas naturais demandou ajustes para viver nas mais diversas situações — tanto que somos a espécie dominante e que habita praticamente todos os lugares do planeta. A nossa capacidade de produzir cultura e de transmitir informações, dentre outras habilidades, colaborou para esse sucesso ecológico. Nos diferentes ambientes, os seres humanos desenvolveram diversas estratégias para dar conta das adversidades e explorar as potencialidades de cada local. Isso não é diferente na Caatinga, ou em qualquer outro ecossistema.

Entender essa relação dos seres humanos com o seu ambiente tem sido a motivação de muitos pesquisadores, particularmente no que se refere à forma como nos apropriamos da natureza. Acumulamos muita informação sobre a utilidade de plantas e de animais da Caatinga, partindo de uma abordagem mais descritiva desse tipo de informação. Recentemente, uma grande mudança de abordagem é representada pelo conceito de socioecossistema, que considera os diversos elementos humanos, inclusive seus sistemas de uso e exploração dos recursos naturais, como parte da paisagem. Os socioecossistemas oferecem propriedades emergentes muito inspiradoras para entender as relações pessoas-natureza, frutos da combinação dos sistemas sociais e dos ecossistemas, e como um influencia o outro. Portanto, entender a presença do ser humano na Caatinga implica compreender todos os processos que mantêm, geram e regulam essa complexa relação.

O SOCIOECOSSISTEMA FORMADO PELO CAATINGUEIRO (O POVO DA CAATINGA) E A CAATINGA As regiões semiáridas do mundo são muito populosas, o que parece contrariar o senso comum, uma vez que tais regiões são culturalmente associadas com limitação e escassez de