



Quando um visitante floral é um polinizador?

When a floral visitor is a pollinator?

Isabel Alves-dos-Santos^{1,3}, Claudia Inês da Silva¹, Mardiore Pinheiro² & Astrid de Matos Peixoto Kleinert¹

Resumo

Os visitantes florais são animais que buscam, nas flores, recursos para si ou para sua prole. Às vezes uma mesma planta pode receber um espectro grande de visitantes, como é o caso de espécies cujas flores oferecem muito néctar. Porém, nem todo visitante floral realiza a polinização. Para ser um polinizador efetivo é necessário cumprir alguns requisitos, como: contato com a antera e o estigma, frequência de visita suficiente, fidelidade floral e a realização de uma rota adequada de visita. Em muitos trabalhos sobre a estrutura de comunidades e, principalmente, sobre a rede trófica (ex. animal-planta), os autores adotam o termo polinizador para todo e qualquer visitante floral, categorizando-os com o mesmo papel e função para a planta. Neste trabalho, relatamos casos de visitantes florais que são polinizadores legítimos e efetivos, dos quais a planta depende de seu serviço para produção de frutos e sementes, distinguindo-os daqueles visitantes que não efetuam a polinização, ou não se tem certeza que o façam. Assim, espera-se ilustrar as diferenças, dando à devida importância e o peso correto para os muitos visitantes. Utilizamos abelhas como modelo, mas a idéia pode ser extrapolada para qualquer outro grupo de polinizador.

Palavras-chave: flores, rede de interação mutualista, reprodução vegetal, transferência de pólen, visita legítima.

Abstract

Flower visitors are animals that generally seek resources in flowers for themselves or their offspring. Sometimes the same plant may receive a broad spectrum of visitors, such as nectar species. However not all floral visitors complete pollination. To be an effective pollinator is necessary to fulfill some requirements, such as: contact with the anther and stigma, enough frequency of visits, fidelity to the plant, and the realization of a suitable route of visitation. In many works on the structure of communities and especially of food webs (animal-plant), the authors adopt the term pollinator for each and every flower visitor categorizing them with the same role and function for the plant. In this work we report cases of floral visitors who are legitimate and effective pollinators of which the plant depends on its service for the production of fruits and seeds, distinguishing them from those visitors who do not pollinate, or are not sure to do so. Thus, it is expected to illustrate the differences, giving due importance and the correct weight for the many visitors. We used bees as a model, but the idea can be extrapolated to any other pollinator group.

Key words: flowers, mutualistic network, plant reproduction, pollen transfer, legitimate visit.

Entre as interações biológicas tipicamente mutualistas, as mais abordadas nos estudos de redes de interações são as relações entre plantas e seus dispersores, tanto de pólen, como de frutos e sementes (Bascompte *et al.* 2003). Os dispersores de pólen são denominados polinizadores, e têm um papel crucial no sucesso reprodutivo das plantas com flores e, portanto, na diversidade vegetal (Bascompte & Jordano 2007; Ollerton *et al.* 2011).

Ao amostrar uma comunidade de plantas e seus visitantes florais, os resultados podem ser organizados em uma matriz, e depois, graficamente, em figuras que ilustram as conexões tróficas (Memmott 1999). Essa matriz pode ser qualitativa (com presença e ausência da interação) ou quantitativa (com a frequência com que essa interação ocorreu durante o período amostrado). Cada espécie de planta e de visitante estará

¹ Universidade de São Paulo, Inst. Biociências, Depto. Ecologia, R. do Matão 321, Travessa 14, 05508-090, São Paulo, SP, Brasil.

² Universidade Federal da Fronteira Sul, Campus Cerro Largo, R. Major Antônio Cardoso 590, 97900-000, Cerro Largo, RS, Brasil.

³ Autor para correspondência: isabelha@usp.br

representada por um nó, e a linha que os une demonstra a interação entre eles. No caso das redes com dados quantitativos, a largura dos pontos e da linha que os une é proporcional as suas abundâncias verificadas no campo (Jordano *et al.* 2009).

Na literatura, no entanto, raramente os trabalhos com abordagem de rede de interação apontam diferenças no *status* dos vários visitantes, sendo comum a denominação de todos os visitantes como polinizadores (Elberling & Olesen 1999; Basílio *et al.* 2006; Olesen *et al.* 2008; Genini *et al.* 2010; Blüthgen & Klein 2011; King *et al.* 2013). Nossa experiência revela que, desta forma, ocorre uma valorização demasiada em relação aos polinizadores. Assim, os polinizadores efetivos podem acabar entre as espécies raras, com menor peso e importância na rede. Seria correto então, sempre que possível, avaliar a efetividade de cada visitante na reprodução das plantas associadas (Reynolds *et al.* 2009; King *et al.* 2013). Freitas (2013) providenciou esclarecimentos sobre a terminologia comumente utilizada nos trabalhos que tratam de polinização em termos de eficácia, frequência de visita, eficiência e efetividade dos polinizadores.

Os visitantes buscam recursos nas flores e, entre eles, temos aqueles que são esporádicos, frequentes, oportunistas, pilhadores, generalistas ou especialistas. Mas, para ser um polinizador efetivo, o visitante precisa realizar a transferência do pólen das anteras para o estigma da flor de uma mesma espécie de planta. Este processo é denominado polinização e pode ocorrer com o pólen e estigma de uma mesma flor (autopolinização), entre a antera e estigma de flores diferentes de um mesmo indivíduo (geitonogamia), entre antera e estigma de flores de indivíduos diferentes (xenogamia). Assim, há alguns requisitos para que se considere um visitante floral como um polinizador, como por exemplo: realizar visitas legítimas, carregar pólen e tocar o estigma. Além disso, alguns outros critérios qualificam ainda mais a eficiência do polinizador, como: ser frequente, ter fidelidade à planta, além de desenvolver uma rota de voo favorável entre as flores da mesma espécie. A seguir, comentaremos estes requisitos, ilustrando-os com exemplos conhecidos e, em sua maioria, estudados por nós.

Visita legítima

Acontece quando o visitante aborda a flor e entra diretamente na unidade de polinização. A consequência mais importante deste requisito é o contato com os órgãos reprodutivos da flor (anteras

e estigma) durante a visita (Fig. 1a-c). Muitas vezes adaptações morfológicas (em ambos os parceiros) ou comportamentais, auxiliam para que o contato ocorra (Alves dos Santos & Wittmann 2000; Silva *et al.* 2014b). As flores de muitas espécies possuem inclusive marcas e linhas, como por exemplo os guias de néctar (Fig. 1d-f), que induzem o visitante a realizar uma visita legítima (Leonard & Papaj 2011).

Em contraposição a um visitante legítimo, temos aqueles visitantes que acessam o recurso por outras vias e não contatam os órgãos reprodutivos. Eles visitam as flores, coletam recursos e até podem ser frequentes, mas na verdade estão roubando o néctar e/ou pólen sem visitar a flor legitimamente (Fig. 2a-b) e promover a transferência dos grãos de pólen. Estes visitantes são denominados de visitantes ilegítimos, e muitas vezes como trapaceiros, pilhadores e oportunistas (Inouye 1983; Soberon Mainero & Martinez Del Rio 1985; Goulson *et al.* 2007; Genini *et al.* 2010; Amaral Neto 2015). Os exemplos mais clássicos são de insetos que perfuram a base da flor (cálice e/ou corola) por fora para roubar o néctar, sendo muito comum em flores de Bignoniaceae (ex. *Handroanthus*), Apocynaceae (ex. *Odontadenia*), Malvaceae (ex. *Hibiscus*) e Passifloraceae (ex. *Passiflora*) (Roubik 1982). Abelhas com mandíbulas fortes, como *Xylocopa* e *Trigona*, realizam visitas ilegítimas em algumas flores e rasgam a base da flor para este fim (Fig. 2c-e), o que possibilita que outras espécies de abelhas menores utilizem o mesmo furo e também roubem os recursos. Exemplos de abelhas pilhadoras e seus modos de pilhagem são apresentados por Roubik (1989). Ainda existem os visitantes que danificam partes da flor para se alimentar, como fazem alguns besouros (Werner *et al.* 1980). Estes, além de pilhar os recursos, predam as flores.

Por outro lado, embora uma espécie possa realizar visitas legítimas e polinizar as flores, nem sempre irá contribuir positivamente para a reprodução da planta. *Frieseomelitta varia*, por exemplo, um Meliponini de pequeno porte, visita flores tipicamente polinizadas por aves e morcegos, como *Ceiba speciosa* (A.St.-Hil.) Ravenna (Malvaceae) (Morelatto 1991; Yamamoto *et al.* 2007; Aleixo *et al.* 2013). Nessa espécie, as flores são grandes e as estruturas reprodutivas, anteras e estigmas, estão posicionadas longe da câmara nectarífera, onde fica armazenado o néctar, que é o principal recurso de atração dos visitantes. Ao coletar o pólen em *C. speciosa* (Fig. 2f), *F. varia*

faz movimentos circulares nas anteras e contata o estigma, promovendo assim a autopolinização, bem como a geitonogamia ao visitar as flores próximas da mesma planta. As forrageiras de *F. varia* podem coletar pólen o suficiente para encher as corbículas em uma única visita (C.I. Silva, observação pessoal) e em seguida retornar ao ninho, contribuindo muito pouco para a polinização cruzada em *C. speciosa*, que apresenta mecanismo de autoincompatibilidade de ação tardia (Gibbs & Bianchi 1993).

Os visitantes ilegítimos ou pilhadores, não deveriam constar como polinizadores nas redes mutualistas. Mas, ressaltamos que vários trabalhos avaliaram o papel dos pilhadores como positivo, já que ao diminuírem a oferta do recurso,

obrigam os polinizadores a realizar mais visitas, aumentando consequentemente o número de polinizações (Roubik 1982; Maloof & Inouye 2000; Navarro 2000; Richardson 2004; Milet-Pinheiro & Schlindwein 2009; Irwin *et al.* 2010). Há também exemplos onde pilhadores incidentalmente polinizam as flores e depositam pólen nos estigmas (Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007). Entretanto, o efeito da pilhagem de néctar pode ser muito negativo se os pilhadores causarem danos maiores nas flores, como ocorrem em *Passiflora alata* Curtis, onde *T. spinipes* ao perfurar a câmara nectarífera atinge os vasos condutores provocando a senescência da flor (Fig. 2c-d) (Silva *et al.* 2014b).

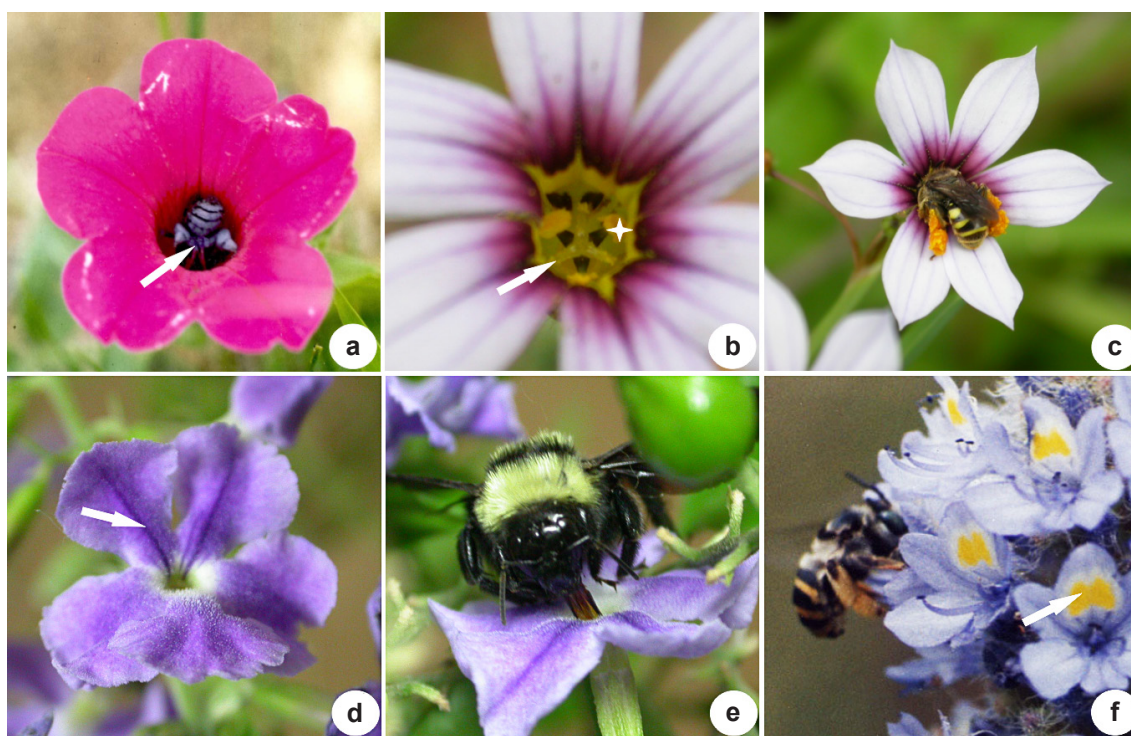


Figura 1 – Visitas legítimas e guias de néctar – a. *Hexanthera missionica* em visita legítima a flor de *Petunia integrifolia* (Solanaceae), a abelha contata as estruturas reprodutivas (seta) com o abdômen. b. flor de *Sisyrrinchium micranthum* (Iridaceae), com estigma (seta) e anteras (asterisco) na entrada do tubo da corola. c. *Lanthanomelissa betinae* em visita a flor de *Sisyrrinchium micranthum*, ao coletar recursos (pólen e óleo) a abelha poliniza a flor. d. guias de néctar (seta) na flor de *Duranta repens* (Verbenaceae). e. visita legítima de *Bombus atratus*, o guia de néctar direciona a abelha para a entrada da corola. f. *Florilegus fulvipes* em visita legítima às flores de *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae), note o guia de néctar (seta) na pétala superior.

Figure 1 – Legitimate visits and nectar guides – a. *Hexanthera missionica* in legitimate visit to *Petunia integrifolia* flower (Solanaceae), bee contacts the reproductive structures (arrow) with the abdomen. b. *Sisyrrinchium micranthum* flower (Iridaceae), with stigma (arrow) and anthers (asterisk) on the corolla tube entrance. c. *Lanthanomelissa betinae* visiting *Sisyrrinchium micranthum* flower as it collects resources (pollen and oil) bee pollinates the flower. d. nectar guides (arrow) in *Duranta repens* flower (Verbenaceae). e. legitimate visit of *Bombus atratus*, nectar guide directs the bee to the entrance of the corolla. f. *Florilegus fulvipes* in legitimate visit to the flowers of *Pontederia lanceolata* (Pontederiaceae), note the nectar guide (arrow) in the upper petal.

Frequência

É o número de visitas florais realizadas por unidade de tempo. Ao acompanhar vários visitantes por um determinado período, em determinado número de flores, o pesquisador contabiliza a frequência relativa das espécies visitantes. Um visitante muito esporádico dificilmente será um polinizador efetivo, pois para a planta é importante que seu polinizador visite várias flores (principalmente para espécies auto-incompatíveis).

Em diversas espécies de plantas os visitantes mais frequentes podem ser os polinizadores efetivos. Mas, há casos em que polinizadores efetivos apresentam baixa frequência de visitas. Isto corre, por exemplo, em flores com mecanismo de polinização explosivo e que usualmente recebem uma única visita do polinizador (Alemán *et al.* 2014). Existem ainda casos em que o excesso de visitas pode resultar na remoção do pólen fixado no estigma e contribuir negativamente para o sucesso reprodutivo da planta (Avila Jr *et al.* 2015).

Herrera (1987, 1989) avaliou o papel dos polinizadores em *Lavandula latifolia* (Lamiaceae) utilizando uma combinação de componentes de qualidade, como a frequência de visita, distância de voo, tamanho da carga polínica e a deposição de pólen nos estigmas. Seus resultados apontaram a presença de dois grupos de polinizadores: os Hymenoptera que realizam vôos curtos, mas carregam muito pólen e são muito eficientes na deposição; e os Lepidopteras que realizam vôos longos, mas carregam pouco pólen e são pouco eficientes na transferência dos mesmos. Assim, abelhas realizam mais polinizações do que borboletas, no entanto, abelhas promovem mais geitonogamia e borboletas mais xenogamia, o que resulta em polinizações com efeito desigual na produção de sementes e variabilidade genética de *L. latifolia* (Herrera 1987).

Fidelidade floral

Engloba o que chamamos de constância floral, ou seja, a circulação dos visitantes entre as flores da uma mesma espécie, e a pureza da carga polínica transportada pelos visitantes (Amaya-Marquez 2009). Um polinizador ideal deve visitar flores de diferentes indivíduos da mesma espécie, garantindo assim que a transferência do pólen ocorra entre as plantas coespecíficas (Fig. 3a). Um visitante que realize uma visita e

se dirija a flores de outras espécies, ou mesmo que retorne para o ninho (no caso de abelhas), sem circular entre as flores, é considerado pouco eficiente na transferência dos grãos de pólen coespecíficos. Visitar flores de diferentes espécies durante uma rota de forrageamento pode implicar na transferência de pólen interespecífico para o estigma das flores e afeta negativamente a reprodução da planta (Wilcock & Neiland 2002). Além disso, quanto mais pura for a carga polínica no corpo do visitante, melhor e mais garantido para a planta que a transferência do pólen coespecífico ocorra. Visitantes florais que possuem certa preferência tendem a ser mais fiéis, como é o caso de abelhas oligoléticas, que dependem do recurso de uma ou poucas espécies de plantas (Schlindwein & Wittmann 1995). Um exemplo de preferência por pólen pode ser ilustrado com *Hexanthes missionica* (Fig. 3b-c), cuja carga polínica contém 100% de pólen de *Petunia*. Neste exemplo, a preferência pelo pólen também favorece a constância floral de *H. missionica*.

Por outro lado, mesmo visitantes generalistas, quando são fiéis às plantas durante sua rota de visita, podem carregar pólen puro ou dominante (> 45% da carga polínica), como ocorre em espécies de abelhas sem ferrão da tribo Meliponini (Aleixo *et al.* 2013) que neste caso podem ser categorizadas como especialistas temporárias (Rech & Absy 2011). A fidelidade floral é guiada por um comportamento inato resultante da interação especializada. No caso de visitantes generalistas outros fatores devem ser considerados, como a capacidade cognitiva (por exemplo, visual e olfativa), capacidade de memória à fonte de recurso, capacidade de aprendizagem e a própria disponibilidade do recurso (Amaya-Marquez 2009).

O pólen tem sido um marcador natural importante no entendimento das interações entre os visitantes e as plantas (Silva *et al.* 2012). Ao analisar os grãos de pólen depositados no corpo, nos ninhos e/ou fezes das abelhas é possível verificar o espectro de plantas visitadas. Pode haver espécies mais abundantemente representadas nas amostras, indicando uma constância floral e seletividade temporal na coleta dos recursos florais (Imperatriz-Fonseca *et al.* 1989; C.I. Silva, observação pessoal). A partir da identificação das plantas usadas na dieta dos visitantes é possível ir diretamente à planta e observar o comportamento de visita e assim avaliar a sua participação efetiva



Figura 2 – Pilhagem de recursos florais pelos visitantes – a. fêmea de *Augochlora* coletando pólen em *Ludwigia* sem contatar o estigma (seta) no centro da flor. b. *Frieseomelitta varia* retirando pólen de *Passiflora* sem contatar o estigma (asterisco). c. flor de *Passiflora alata* com perfuração na base feita para pilhagem de néctar (seta). d. indivíduos de *Trigona spinipes* roubando néctar de flor de *Passiflora alata*. e. *Xylocopa frontalis* perfurando o tubo da corola de *Odontadenia lutea* para pilhar de néctar. f. flor de *Ceiba speciosa* utilizada por *Frieseomelitta varia* para a coleta de pólen, a seta aponta a entrada da câmara nectarífera.

Figure 2 – Pillage of floral resources by visitors – a. female of *Augochlora* collecting pollen on *Ludwigia* without contacting the stigma (arrow) in the center of the flower. b. *Frieseomelitta varia* removing *Passiflora* pollen without contacting the stigma (asterisk). c. *Passiflora alata* flower with drilling at the base made for nectar plunder (arrow). d. individuals of *Trigona spinipes* stealing nectar from *Passiflora alata* flower. e. *Xylocopa frontalis* drilling the corolla tube of *Odontadenia lutea* to plunder nectar. f. *Ceiba speciosa* flower used by *Frieseomelitta varia* for collecting pollen, the arrow points the entry of the nectar chamber.

na polinização da mesma. Uma palinoteca sobre a flora local ajuda na precisão da identificação dos tipos polínicos (Silva *et al.* 2010, 2014a)

Assim, mesmo em plantas generalistas, ou seja, aquelas que recebem um rol diverso de visitantes florais é possível distinguir os visitantes que possuem maior relevância para a planta. Krug *et al.* (2012) avaliaram o papel de 32 espécies de abelhas que visitaram as flores tristílicas de *Oxalis cytisoides* C. Mart. & Zucc. (Oxalidaceae) e consideraram polinizadoras potenciais aquelas mais frequentes e com carga polínica dominante da planta, no caso apenas 3 espécies.

Local de adesão dos grãos de pólen no corpo dos visitantes

O local de adesão dos grãos de pólen no visitante é muito importante e deve ser considerado. Obviamente, para que a transferência de pólen ocorra, o mesmo deve estar em uma parte do corpo do visitante que irá contatar o estigma da flor na próxima visita (Fig. 4a-d). Operárias de abelhas corbiculadas (ex. *Apis*, *Euglossa*, *Plebeia* e *Trigona*) concentram a carga polínica, de maneira aglutinada, na corbícula das tíbias posteriores (Fig. 4a). Para isso, utilizam substâncias de glândulas mandibulares que, por sua vez, evitam

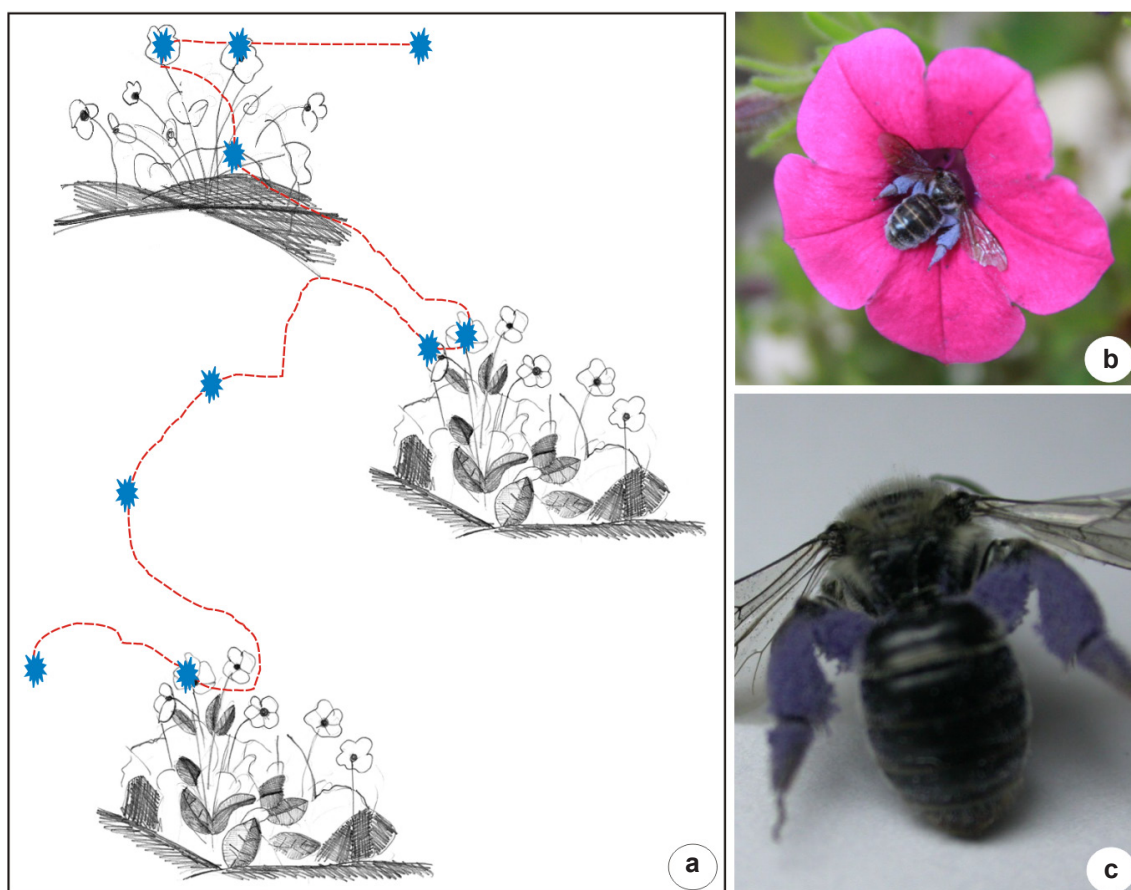


Figura 3 – Rota de visitação e fidelidade floral – a. esquema ilustrando uma rota de voo (linha vermelha) do visitante (asterisco azul) favorável à transferência de pólen coespecífico, já que o mesmo circula entre flores de diferentes indivíduos da mesma espécie; b. fêmea de *Hexanthes missionica* em visita à flor de *Petunia integrifolia*; c. *Hexanthes missionica* exibindo carga polínica pura de *Petunia integrifolia* em suas escopas (note a cor azul do pólen, característica da espécie).

Figure 3 – Visiting route and floral fidelity – a. diagram showing a flight route (red line) of the visitor (blue asterisk) suitable to conspecific pollen transfer, since it circulates among flowers of different individuals of the same species; b. female of *Hexanthes missionica* visiting the flower of *Petunia integrifolia*; c. *Hexanthes missionica* showing pure pollen load of *Petunia integrifolia* in their scopa (note the blue color of the pollen, characteristic of the species).



Figura 4 – Local de adesão dos grãos de pólen – a. operária de abelha sem ferrão com pólen aglutinado em forma de bolota na corbícula da tibia posterior (seta) - este pólen não está mais disponível para polinização (foto: Paulo César Fernandes); b. fêmea de *Peponapis fervens* (Eucerini) com grãos de pólen de *Cucurbita* (Cucurbitaceae) na pilosidade ventral de todo corpo (foto: Cristiane Krug); c. fêmea de *Monoeca* (Tapinostapidini) com polínea (seta) aderida na fronte (foto Mariana Taniguchi); d. vista ventral da probóscide de *Ancyloscelis gigas*, com grãos de pólen de *Eichhornia azurea* aderidos na parte do corpo que fará contato com o estigma das flores dentro da corola.

Figure 4 – Adhesion site of pollen grains – a. Worker of stingless bees with pollen clumped in acorn form in the corbicula on the posterior tibia (arrow) - this pollen is no longer available for pollination (photo by Paulo César Fernandes); b. female of *Peponapis fervens* (Eucerini) with *Cucurbita* (Cucurbitaceae) pollen grains in the ventral pilosity of the whole body (photo by Cristiane Krug); c. female of *Monoeca* (Tapinostapidini) with pollinium (arrow) attached on the forehead (photo by Mariana Taniguchi); d. Ventral view of the proboscis of *Ancyloscelis gigas*, with pollen of *Eichhornia azurea* adhered to the body part that will make contact with the stigma of the flowers inside the corolla.

a germinação do pólen (Salles & Gracioli 2002). Os grãos de pólen da corbícula dificilmente farão contato com o estigma devido à posição em que se encontram no corpo destas abelhas. Por outro lado, a probabilidade de transferência de pólen para o estigma das flores, durante as rotas de visita, é maior entre os visitantes que estejam “sujos” de pólen (i.e. com pólen em várias regiões do corpo), mesmo com uma pequena quantidade entre os pelos (Fig. 4b). Neste caso, estes grãos de pólen espalhados pelo corpo são os mais importantes para polinização (Schlindwein & Medeiros 2006; Krug *et al.* 2012).

As plantas obviamente possuem várias estratégias que atuam na promoção de uma polinização eficiente, ou seja, para que o local de adesão do pólen no corpo do visitante seja exatamente na região que fará contato com o estigma da flor. Exemplos elegantes e bem ilustrativos ocorrem entre flores de Orchidaceae e seus polinizadores (Nilsson *et al.* 1985; Johnson & Steiner 1997; Singer & Sazima 1999; Pauw 2006; Pansarin 2003), onde a planta “arrisca” todo o conteúdo polínico de uma só vez na polínia, que adere ao corpo dos visitantes no local que irá contatar o estigma (Fig. 4c).

Aspectos morfológicos e comportamentais

Entre os visitantes florais temos animais de diferentes portes, morfologias, modo e horário de visita, necessidades nutritivas, entre outros. Animais com probóscides longas e finas (Fig. 5a) podem explorar facilmente flores tubulares, o que seria mais difícil para animais com aparelhos bucais truncados e curtos (Fig. 5b), ou ainda de grande porte (Fig. 5c), que os impede, respectivamente, de alcançar o néctar em corolas tubulares longas, ou entrar em flores estreitas. Assim, para acessar o recurso neste tipo de flor são necessárias dimensões do corpo, da língua e comportamento intrafloral adequados, atributos geralmente associados com o mecanismo de polinização em flores tubulares (Pinheiro *et al.* 2014; Shimizu *et al.* 2014). Anteras poricidas são exemplos de características florais que exigem comportamentos específicos para retirada dos grãos de pólen (neste caso, a vibração das anteras), sendo exploradas por certas abelhas (Fig. 5d), capazes de tal *performance* (Pinheiro *et al.* 2014). Por outro lado, às vezes, mesmo tendo acesso fácil ao pólen, este pode ser de difícil manuseio, como é o caso das tétrades de *Ludwigia* (Onagraceae), unidas por fios de viscina (Fig. 5e), que “atrapalham” o visitante que não possui habilidade para manuseá-los (Gimenes 1991).

Existem ainda interações muito estreitas e sistemas altamente especializados, onde os visitantes e suas plantas preferenciais ou específicas possuem ajustes precisos (morfológico, comportamental ou fisiológico) e sincrônicos nos quais ambos os parceiros obtêm sucesso na interação. Algumas espécies de anonáceas e aráceas possuem flores em forma de câmara floral, que apresentam elevação da temperatura no seu interior ao entardecer (a temperatura no interior da câmara floral pode chegar até 15°C acima da temperatura ambiente), favorecendo a liberação de odores característicos para atrair besouros específicos (Gottsberger 1989; Gottsberger *et al.* 2013; Maia *et al.* 2013; Paulino-Neto 2014). Flores de *Cajophora* e *Blumembachia* (Loasaceae) liberam pequenas quantidades de pólen após o estímulo com a visita de *Bicolletes* (Colletidae), sendo que os intervalos da apresentação do pólen correspondem com a re-visita da abelha (Schlindwein & Wittmann 1997). Há ainda as interações consideradas altamente especializadas (Rech & Brito 2012), nas chamadas polinização berçário, onde os agentes polinizadores dependem da planta para completar o seu desenvolvimento. Os exemplos mais estudados são das flores de *Yucca* (Agaveaceae), na América do Norte, que são polinizadas exclusivamente por mariposas do gênero *Tegeticula* (Thompson & Pellmyr 1992), e as flores diminutas de *Ficus* (Moraceae), polinizadas por vespas da família Agaonidae. Em casos como estes, há uma congruência filogenética entre os parceiros (Weiblen & Bush 2002) e um sistema altamente sofisticado de interação.

Sabemos que o certificado de um polinizador efetivo requer estudo detalhado do comportamento dos visitantes florais e da planta, envolvendo testes de polinização, e acompanhamento a longo prazo e em diferentes locais, caso os visitantes variem em escala espaço-temporal (Reynolds *et al.* 2009). Análises mais detalhadas envolvem, ainda, a taxa de deposição de pólen, formação de tubo polínico, fecundação dos óvulos, taxa de frutificação e germinação, entre outros (Herrera 1987; King *et al.* 2013). Ou seja, o processo requer o acompanhamento da visita até a suas consequências para a planta.

Este diagnóstico preciso é mais demorado e seria impossível fazê-lo para toda a comunidade de um determinado local. Mas é possível uma avaliação rápida sobre os itens mencionados acima. Ao observar a movimentação dos visitantes nas flores, pode-se distinguir o modo de visita das morfoespécies (por exemplo, se visitam as flores

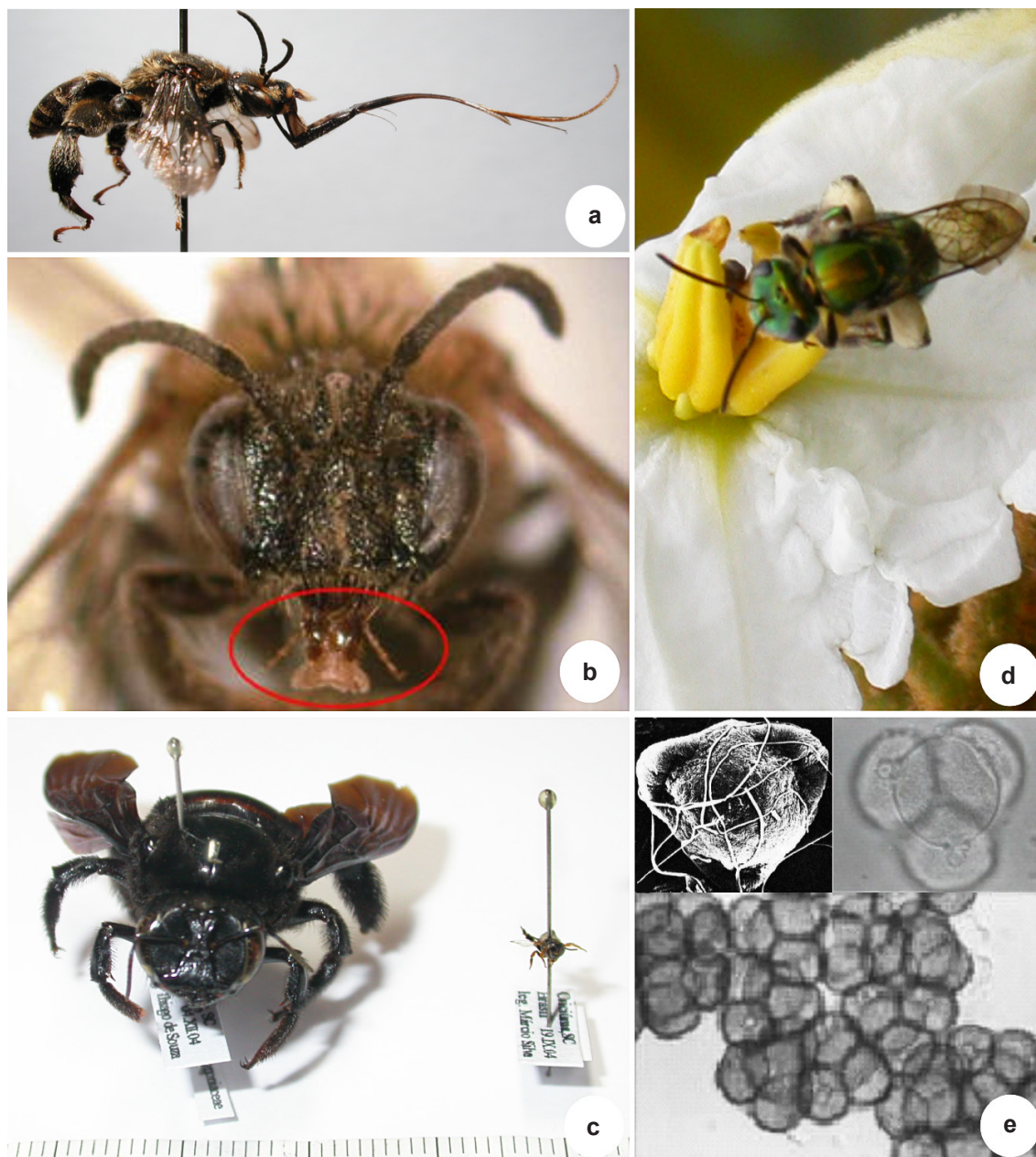


Figura 5 – Adaptações visitante-planta – a. macho de *Ancyloscelis* (Emphorini) exibindo o aparelho bucal formado pela glossa e palpos extremamente alongados, uma adaptação para tomar néctar em flores com corolas tubulares longas; b. probóscide curta e truncada (elipse vermelha) de uma Colletidae, neste caso impedida de visitar flores com corolas tubulares longas; c. contraste entre uma abelha de grande porte (*Xylocopa*) e uma de pequeno porte (*Tetragonisca*), neste caso o tamanho pode ser limitante ao tentar adentrar uma flor; d. fêmea de *Augochlora* (Halictidae) capaz de vibrar as anteras poricidas de flores de *Solanum* (Solanaceae); e. grãos de pólen de *Ludwigia* (Onagraceae) em tétrades unidas por filamentos de viscina.

Figure 5 – Visitor-plant adaptations – a. male of *Ancyloscelis* (Emphorini) showing the mouthparts formed by extremely elongated glossa and palps, an adaptation for taking nectar in flowers with long corolla tube; b. short or truncated proboscis (red ellipse) of a Colletidae, in this case prevented from visiting flowers with long tubular corolla; c. contrast between a large bee (*Xylocopa*) and a small one (*Tetragonisca*), in this case the size can be limiting when trying to enter a flower; d. female of *Augochlora* (Halictidae) capable of vibrating the poricidal anthers of *Solanum* flowers (Solanaceae); e. pollen of *Ludwigia* (Onagraceae) in tetrads held together by viscin filaments.

legitimamente, se contatam os órgãos reprodutivos, e se visitam várias flores da mesma espécie), atribuindo valor 1 para aqueles com modo positivo e zero para aqueles com modo negativo. Com isso seria criado um índice de importância para distinguir os visitantes (R. Shimizu, comunicação pessoal). Quando a qualificação do visitante em termos de sua eficiência como polinizador não for feita, por precaução, seria mais correto denominá-los visitantes florais ou apenas registrar os eventos de interação.

Nossa preocupação é compartilhada por outros autores, como Memmott (1999) e Stang *et al.* (2009), que também reconhecem que distinguir polinizadores, visitantes, ou oportunistas pode ser uma tarefa demorada. Trabalhos recentes começam a separar os pilhadores e trapaceiros nas redes mutualistas (Irwin *et al.* 2001, 2010; Genini *et al.* 2010). Um belíssimo exemplo de trabalho com esta preocupação foi apresentado por Amaral-Neto (2015) tratando das inferências sobre a estrutura e propriedade das redes de interações ao se identificar os pilhadores e as interações proibidas (i.e., as interações podem não acontecer por desacoplamento fenotípico ou temporal, onde simplesmente as espécies não se encontram no tempo ou espaço).

Vários autores reconhecem que as interpretações sobre as redes de interação de determinada comunidade devem considerar os fatores temporais, espaciais e até mesmo a variação no esforço amostral (Chacoff *et al.* 2012; Falcão *et al.* 2016). Muitos ainda concordam que todas as informações adicionais sobre os traços e atributos biológicos das espécies nas interações observadas auxiliam para um melhor entendimento sobre a força das interações entre os parceiros, o grau de dependência entre eles e a própria estrutura e dinâmica da rede de interação resultante (Vasquez & Aizen 2004; Bascompte *et al.* 2006; Stang *et al.* 2009; Blüthgen 2010; Blüthgen & Klein 2011; Chamberlain *et al.* 2014). Desta forma, compartilhamos todas estas precauções quanto à interpretação das interações observadas e reiteramos que o uso do termo visitante floral seria mais adequado.

Agradecimentos

Aos órgãos CNPQ, Capes e Fapesp, o financiamento de nossas pesquisas e o apoio aos diversos projetos de pesquisa. Aos revisores anônimos, as diversas correções pertinentes e sugestões valiosas.

Referências

- Alemán, M.; Figueroa-Fleming, T.; Etcheverry, A.; Sühling, S. & Ortega-Baes, P. 2014. The explosive pollination mechanism in Papilionoideae (Leguminosae): an analysis with three *Desmodium* species. *Plant Systematics and Evolution* 300: 177-186.
- Aleixo, K.P.; Biral, L.F.; Imperatriz Fonseca, V.F.; Garófalo, C.A. & Silva, C.I. 2013. Pollen collected and foraging activities of *Friezeomelitta varia* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in an urban landscape. *Sociobiology* 60: 266-276.
- Alves dos Santos, I. & Wittmann, D. 2000. Legitimate pollination of the trimorphic flowers of *Eichhornia azurea* (Pontederiaceae) by *Ancylloscelis gigas* bees (Anthophoridae, Apoidea). *Plant Systematic and Evolution* 223: 127-137.
- Amaral-Neto, L.P. 2015. Como interações proibidas, presença de pilhadores e dinâmica sazonal da comunidade afetam as redes de abelhas e plantas? Tese de Doutorado. Universidade Federal do Paraná, Curitiba. 114p.
- Amaya-Marquez, M. 2009. Floral constancy in bees: a revision of theories and a comparison with other pollinators. *Revista Colombiana de Entomología* 35: 206-216.
- Avila Jr., R.; Pinheiro, M. & Sazima, M. 2015. The generalist *Inga subnuda* subsp. *Luschnathiana* (Fabaceae): negative effect of floral visitors on reproductive success? *Plant Biology* 17: 728-733.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melian, C.J. & Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 100: 9383-9387.
- Bascompte, J.; Jordano, P. & Olesen, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433.
- Bascompte, J. & Jordano, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38: 567-593.
- Basilio, A.M.; Medan, D.; Torretta J.P. & Bartoloni, N.J. 2006. A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology* 31: 975-983.
- 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.
- Blüthgen, N. & Klein, A.M. 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 12: 282-291.
- Chacoff, N.P.; Vázquez D.P.; Lomáscolo, S.B.; Stevani E.L.; Dorado J. & Padrón, B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology* 81: 190-200.

- Chamberlain, S.A.; Bronstein, J.L. & Rudgers, J.A. 2014. How context dependent are species interactions? *Ecology Letters* 17: 881-890.
- Elberling, H. & Olesen, J.M. 1999. The structure of a high latitude plant-flower visitor system: the dominance of flies. *Ecography* 22: 314-323.
- Falcão, J.C.F.; Dáttilo, W. & Rico-Gray, V. 2016. Sampling effort differences can lead to biased conclusions on the architecture of ant-plant interaction networks. *Ecological Complexity* 25: 44-52.
- Freitas, L. 2013. Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Brazilian Journal of Botany* 36: 3-8.
- Fumero-Cabán, J.J. & Meléndez-Ackerman, E.J. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany* 94: 419-424.
- Genini, J.; Morellato, L.P.C.; Guimarães, P.R. & Olesen, J.M. 2010. Cheaters in mutualism networks. *Biology Letters* 6: 494-497.
- Gibbs, P.E. & Bianchi, A. 1993. Post-pollination events in species of *Chorisia* (Bombacaceae) and *Tabebuia* (Bignoniaceae) with late-acting self-incompatibility. *Botanica Acta* 106: 64-71.
- Gimenes, M. 1991. Some morphological adaptations in bees (Hymenoptera, Apoidea) for collecting pollen from *Ludwigia elegans* (Onagraceae). *Revista Brasileira de Entomologia* 35: 414-422.
- Gottsberger, G. 1989. Beetle pollination and flowering rhythm of *Annona* spp. (Annonaceae) in Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 167: 165-187.
- Gottsberger, G.; Silberbauer-Gottsberger, I. & Dötterl, S. 2013. Pollination and floral scent differentiation in species of the *Philodendron bipinnatifidum* complex (Araceae). *Plant Systematics and Evolution* 299: 793-809.
- Goulson, D.; Cruise J.L.; Sparrow K.R.; Harris A.J.; Park K.J.; Tinsley, M.C. & Gilburn, A.S. 2007. Choosing rewarding flowers; perceptual limitations and innate preferences influence decision making in bumblebees and honeybees. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61: 1523-29.
- Herrera, C.M. 1987. Components of pollination "quality": comparative analysis of a diverse insects assemblage. *Oikos* 50: 79-90.
- Herrera, C.M. 1989. Pollinator abundance, morphology, and visitation rate: analysis of the "quantity" component in a plant-pollinator system. *Oecologia* 80: 241-248.
- Imperatriz-Fonseca, V.L.; Kleinert-Giovannini, A. & Ramalho, M. 1989. Pollen harvest by eusocial bees in a non-natural community in Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 239-242.
- Inouye, D.W. 1983. The ecology of nectar robbing. *In: Bentley, B. & Elias, T.S. (eds.). The biologies of nectaries.* Columbia University Press, New York. Pp. 153-173.
- Irwin, R.E.; Brody, A.K. & Waser, N.M. 2001. The impact of floral larceny on individuals, populations, and communities. *Oecologia* 129: 161-168.
- Irwin R.E.; Bronstein J.L.; Manson J.S. & Richardson L. 2010. Nectar robbing: ecological and evolutionary perspectives. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 41: 271-292.
- Johnson, S.D. & Steiner, K.E. 1997. Long-tongued fly pollination and evolution of floral spur length in the *Disa draconis* complex (Orchidaceae). *Evolution* 51: 45-53.
- Jordano, P.; Vázquez, D. & Bascompte, J. 2009. Redes complejas de interacciones mutualistas planta-animal. *In: Mendel, R. Aizen, M.A. & Zamora, R. (eds.). Ecología y evolución de interacciones planta-animal.* Universitaria, Santiago de Chile. Pp. 17-41.
- King, C.; Ballantyne, G. & Willmer, P.G. 2013. Why flower visitation is a poor proxy for pollination: measuring single-visit pollen deposition, with implications for pollination networks and conservation. *Methods in Ecology and Evolution* 4: 811-818.
- Krug, C.; Silva, C.I. & Alves dos Santos, I. 2012. The interaction between bees and the tristylous flowers of *Oxalis cytisoides* Mart. & Zucc. (Oxalidaceae). *Psyche* 2012: 1-8.
- Leonard, A.S. & Papaj, D.R. 2011. X' marks the spot: The possible benefits of nectar guides to bees and plants. *Functional Ecology* 25: 1-9
- Maia, A.C.; Gibernau, M.; Dötterl, S.; Navarro, D.M.; Seifert, K.; Müller, T. & Schlindwein, C. 2013. The floral scent of *Taccarum ulei* (Araceae): attraction of scarab beetle pollinators to an unusual aliphatic acyloin. *Phytochemistry* 93: 71-78.
- Maloof J.E. & Inouye, D.W. 2000. Are nectar robbers cheaters or mutualists? *Ecology* 81: 2651-2661.
- Memmott, J. 1999. The structure of a plant-pollinator food web. *Ecology Letters* 2: 276-280.
- Milet-Pinheiro, P. & Schlindwein, C. 2009. Pollination in *Jacaranda rugosa* (Bignoniaceae): euglossine pollinators, nectar robbers and low fruit set. *Plant Biology* 11: 131-141.
- Morellato, L.P.C. 1991. Fenologia de árvores, arbustos e lianas em uma floresta semidecídua no sudeste do Brasil. Tese de Doutorado. Universidade de Campinas, Campinas. 176p.

- Navarro, L. 2000. Pollination ecology of *Anthyllis vulneraria* subsp. *vulgaris* (Fabaceae): nectar robbers as pollinators. *American Journal of Botany* 87: 980-985.
- Nilsson, L.A.; Jonsson, L.; Rason, L. & Randrianjohany, E. 1985. Monophily and pollination mechanisms in *Angraecum arachnites* Schltr. (Orchidaceae) in a guild of long-tongued hawk-moths (Sphingidae) in Madagascar. *Biological Journal of the Linnean Society* 91: 1-19.
- Olesen, J.M.; Bascompte, J.; Elberling, H. & Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology* 89: 1573-1582.
- Pansarin, E.R. 2003. Biologia reprodutiva e polinização em *Epidendrum paniculatum* Ruiz & Pavón (Orchidaceae). *Revista Brasileira de Botânica* 26: 203-211.
- Pauw A. 2006. Floral syndromes accurately predict pollination by a specialized oil-collecting bee (*Rediviva peringueyi*, Melittidae) in a guild of South African orchids (Coryciinae). *American Journal of Botany* 93: 917-926.
- Paulino-Neto, H.F. 2014. Polinização por besouros. In: Rech, A.R.; Agostini, K.; Oliveira, P.E.A.M. & Machado, I.C.S. (orgs.). *Biologia da Polinização*. Editora Projeto Cultural, Rio de Janeiro. Pp. 259-275.
- Pinheiro, M.; Gaglianone, M.C.; Nunes, C.E.P. & Sigrist, M.R. 2014. Polinização por abelhas. In: Rech, A.R.; Agostini, K.; Machado, I.C.S. & Oliveira, P.E.A.M. (orgs.). *Biologia da polinização*. Projeto Cultural, Rio de Janeiro. Pp. 226-264.
- Rech, A.R. & Absy, M.L. 2011. Pollen sources used by species of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) along the Rio Negro channel in Amazonas, Brazil. *Grana* 50: 150-161.
- Rech, A.R. & Brito, V.L.G. 2012. Mutualismos extremos de polinização: história natural e tendências evolutivas. *Oecologia Australis* 16: 297-310.
- Reynolds R.J.; Westbrook M.J.; Rohde A.S.; Cridland J.M.; Fenster C.B. & Dudash M.R. 2009. Pollinator specialization and pollination syndromes of three related North American *Silene*. *Ecology* 90: 2077-2087.
- Roubik, D.W. 1982. The ecological impact of nectar-robbing bees and pollinating hummingbirds on a tropical shrub. *Ecology* 63: 354-360.
- Roubik, D.W. 1989. *Ecology and natural history of tropical bees*. University Press, Cambridge. 514p.
- Salles, H.C. & L.F. Gracioli. 2002. Glândulas mandibulares e intramandibulares. In: Cruz-Landim, C. & Abdalla, F.C. (eds.). *Glândulas exócrinas das abelhas*. FUNPEC, Ribeirão Preto. Pp. 71-90.
- Schlindwein, C. & Medeiros, P.C.R. 2006. Pollination in *Turnera subulata* (Turneraceae): Unilateral reproductive dependence of the narrowly oligolectic bee *Protomeliturga turnerae* (Hymenoptera, Andrenidae). *Flora* 201: 178-188.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1995. Specialized solitary bees as effective pollinators of South Brazilian species of *Notocactus* and *Gymnocalycium* (Cactaceae). *Bradleya* 13: 25-34.
- Schlindwein, C. & Wittmann, D. 1997. Micro foraging routes of *Bicolletes pampeana* (Colletidae) and bee induced pollen presentation in *Cajophora arechavaletae* (Loasaceae). *Botanica Acta* 110: 177-183.
- Shimizu, A.; Dohzono, I.; Nakajiri, M.; Roff, D.A.; Miller, D.G.; Osato, S.; Yajima, T.; Niitsu, S.; Utsugi, N.; Sugawara, T. & Yoshimura, J. 2014. Fine-tuned bee-flower coevolutionary state hidden within multiple pollination interactions. *Scientific Reports* 4: 3988. DOI: 10.1038/srep03.
- Silva, C.I.; Ballesteros, P.L.O.; Palmero, M.A.; Bauermann, S.G.; Evaldit, A.C.P. & Oliveira, P.E.A.M. 2010. Catálogo polínico - Palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa*. EDUFU, Uberlândia. 154p.
- Silva, C.I.; Maia-Silva, C.; Santos, F.A.R. & Bauermann, S.G. 2012. O uso da palinologia como ferramenta em estudos sobre ecologia e conservação de polinizadores no Brasil. In: Imperatriz-Fonseca, V.L.; Canhos, D.A.L.; Alves, D.A. & Saraiva, A.M. (eds.). *Polinizadores no Brasil: Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. Vol. 1. EDUSP, São Paulo. Pp. 369-384.
- Silva, C.I.; Imperatriz-Fonseca, V.L.; Groppo, M.; Bauermann, S.G.; Saraiva, A.A.; Queiroz, E.P.; Evaldit, A.C.P.; Aleixo, K.P.; Castro, M.M.N.; Faria, L.B.; Ferreira-Caliman, M.J.; Wolff, J.L.; Paulino-Neto, H.F. & Garofalo, C.A. 2014a. Catálogo polínico das plantas usadas por abelhas no campus da USP de Ribeirão Preto. *Holos, Ribeirão Preto*. 153p.
- Silva, C.I.; Marchi, P.; Aleixo, K.P.; Nunes-Silva, B.; Freitas, B.M.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L.; Oliveira, P.E.A.M. & Alves-Dos-Santos, I. 2014b. Manejo dos polinizadores e polinização de flores do maracujazeiro. Instituto de Estudos Avançados da Universidade de São Paulo / Ministério do Meio Ambiente, São Paulo. 60p.
- Singer, R.B. & Sazima, M. 1999. The pollination mechanism in the *Pelexia alliance* (Orchidaceae: Spiranthinae). *Botanical Journal of the Linnean Society* 131: 249-262.

- Soberon Mainero, J. & Martinez del Rio, C. 1985. Cheating and taking advantage in mutualistic associations. *In*: Boucher, D.H. (ed.). The biology of mutualism. Oxford University Press, Oxford. Pp. 192-216.
- Stang, M.; Klinkhamer, P.G.L.; Waser, N.M.; Stang, I. & van der Meijden, E. 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of Botany* 103: 1459-1469.
- Thompson, J.N. & O. Pellmyr. 1992. Mutualism with pollinating seed parasites amid co-pollinators: constraints on specialization. *Ecology* 73: 1780-1791.
- Vazquez, D.P. & Aizen, M.A. 2004. Asymmetric specialization: A pervasive feature of plant-pollinator interactions. *Ecology* 85: 1251-1257.
- Weiblen G.D. & Bush, G.L. 2002. Speciation in fig pollinators and parasites. *Molecular Ecology* 11: 1573-1578.
- Werner, P.A.; Bradbury, I.K. & Gnos, R.S. 1980. The biology of Canadian weeds. 45. *Solidago canadensis* L. *Canadian Journal Plant Science* 60: 1393-1409.
- Wilcock, C. & Neiland, R. 2002. Pollination failure in plants: why it happens and when it matters. *Trends in Plant Science* 7: 2070-277.
- Yamamoto L.F.; Kinoshita L.S. & Martins, F.R. 2007. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da floresta estacional semidecídua Montana, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 21: 553-573.