

REPRODUÇÃO DE PLANTAS EM UM ECÓTONO FLORESTA ATLÂNTICA-CERRADÃO: DEPENDÊNCIA DE AGENTES POLINIZADORES

Leandro Pereira Polatto¹

RESUMO: A polinização é crucial para a manutenção da estrutura e diversidade do ecossistema, embora a fecundação nem sempre ocorre quando as flores de uma determinada espécie vegetal são visitadas pelo polinizador efetivo. O objetivo deste estudo foi definir o nível de dependência de animais polinizadores em um conjunto de espécies vegetais abundantes com diferentes níveis de especialização floral em um ecótono Mata Atlântica-Cerradão. Foram selecionadas 16 espécies vegetais abundantes em um fragmento florestal de 355 ha e avaliadas as taxas de frutificação na presença e na ausência de polinizadores. As abelhas representaram o principal grupo de visitante floral em 15 das 16 espécies vegetais. A maioria das espécies de plantas se enquadrou na classe de dependência essencial de animais polinizadores. Os distintos atributos florais não foram significativamente relevantes para resultar em diferenças nas taxas reprodutivas. Contudo, espécies vegetais com elevado grau de especialização floral cujo principal visitante floral correspondeu ao polinizador efetivo apresentou taxa de frutificação superior às espécies de baixo a intermediário grau de especialização floral. Os animais polinizadores, especialmente as abelhas, são, portanto, fundamentais para a reprodução, especialmente das espécies com elevado grau de especialização floral e então podem ter um importante papel para a manutenção da diversidade e abundância da flora.

Palavras-chave: Abelhas, Especialização floral, Polinização natural, Taxa de frutificação.

PLANT REPRODUCTION IN AN ATLANTIC FOREST-CERRADÃO ECÓTONO: DEPENDENCE ON POLLINATING AGENTS

ABSTRACT: Pollination is crucial for maintaining the structure and diversity of the ecosystem, although fertilization does not always occur when the flowers of a particular plant species are visited by the effective pollinator. The objective of this study was to define the degree of dependence of pollinator animals on a set of very abundant plant species with different levels of floral specialization in an Atlantic Forest-Cerradão Ecotone. Sixteen very abundant plant species from a forest fragment of 355 ha were selected, and evaluated their rates of fruiting in the presence and absence of pollinators. In 15 of the 16 plant species, the main floral visitor group was represented by bees. Most of the plant species selected demonstrated essential dependence on pollinators for fruiting. The different floral attributes were not significantly relevant to result in differences in reproductive rates. However, plant species with a high degree of floral specialization whose main floral visitor corresponded to the effective pollinator presented a fruiting rate superior to the species of low to intermediate degree of floral specialization. Pollinator animals, especially bees, are therefore fundamental for reproduction, especially among species with high degrees of floral specialization, and therefore had important roles in the maintenance of the diversity and abundance of the flora.

Key words: Bees, Floral specialization, Natural pollination, Fruiting rate.

¹Doutor em Ciências Biológicas (Zoologia), Departamento de Biologia do Instituto de Biociências, Univ Estadual Paulista (UNESP), Rio Claro, SP, Brasil. E-mail: lppolatto@gmail.com

INTRODUÇÃO

A polinização é crucial para a manutenção da estrutura e diversidade do ecossistema, além de ter um papel fundamental na regeneração das comunidades naturais (KEARNS et al., 1998; PAN et al., 2017). Diversos animais são importantes polinizadores, mas as abelhas se destacam por dependerem de visitas diárias a um grande número de flores. Essas visitas destinam-se à extração dos recursos indispensáveis à sua alimentação individual e a estocagem no ninho para suprir o desenvolvimento da prole, bem como, a manutenção da colônia no caso das abelhas eussociais (ROUBIK, 1989; MICHENER, 2007).

Na maioria dos casos, contudo, as flores não são as únicas fontes de alimento para os demais polinizadores, que as visitam apenas para satisfazerem suas necessidades energéticas imediatas (WINFREE, 2011). Aves, por exemplo, têm importantes papéis como polinizadores em pelo menos 65 famílias de plantas (CRONK e OJEDA, 2008), especialmente em Acanthaceae, Bromeliaceae, Gesneriaceae, Marantaceae, Musaceae, Rubiaceae e Zingiberaceae (BAWA, 1990), mas complementam suas dietas com insetos (WAGNER, 1946). Morcegos, por sua vez, são polinizadores comuns de espécies de Malvaceae e dos gêneros *Passiflora* (Passifloraceae), *Parkia* e *Bauhinia* (Fabaceae) (BAWA, 1990), mas, igualmente aos beija-flores, eles também se alimentam de insetos e frutas (HEITHAUS et al., 1975). Alguns insetos na fase adulta podem se alimentar exclusivamente de recursos florais, incluindo muitas espécies de vespas, borboletas, mariposas, moscas e besouros (SCHOWALTER, 2006), mas diferentemente das abelhas, esses insetos são polinizadores eficientes de uma parcela reduzida de plantas (YAMAMOTO et al., 2007).

Mesmo quando as flores de uma determinada espécie vegetal são visitadas pelo polinizador efetivo, a fecundação nem sempre ocorre. Em um estudo realizado com *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae), cujas flores possuem características especializadas para a polinização por abelhas de tamanho corporal grande (especialmente as abelhas do gênero *Bombus*), mais de três mil visitas de polinizadores efetivos foram registradas para cada fruto formado (POLATTO e ALVES Jr., 2008). De acordo com Fenster et al. (2004), a transferência de pólen pelo polinizador é ainda menos eficiente nas plantas com flores generalistas, embora as pesquisas ainda sejam insipientes. Assim, o objetivo deste estudo foi definir o nível de dependência de animais polinizadores em uma gama de espécies vegetais com diferentes gradientes de especialização floral.

MATERIAL E MÉTODOS

O presente estudo foi conduzido em um fragmento florestal de 355 ha em Ivinhema-MS, Brasil (22°15'S x 53°48'W). A área era ocupada por vegetação em diferentes estágios sucessionais e representada por manchas com características de Cerradão e de Mata Atlântica. A região apresenta clima subtropical, variando de úmido a subúmido (ZAVATTINI, 1992).

As observações foram feitas por 12 meses consecutivos (de julho de 2010 a junho de 2011), no período de floração intensa de cada espécie vegetal. Foram escolhidas 16 espécies vegetais abundantes no fragmento florestal, de modo que havia um grande número de plantas da mesma espécie que cresciam próximas umas das outras, o que favorecia o fluxo de pólen entre indivíduos quando houvesse presença de polinizadores. Foram anotados o hábito da planta e alguns atributos florais (tipo de flor, duração da antese, coloração e síndrome de polinização) de cada espécie vegetal selecionada, baseado nos parâmetros de Faegri e Van Der Pijl (1979). Exsicatas das espécies vegetais estudadas foram incorporadas ao acervo do Herbário do Campus Universitário de Rio Claro (HRCB), da Universidade Estadual Paulista – UNESP.

A eficiência dos polinizadores nos mais variados ecossistemas pode ser avaliada por meio da proporção de sementes ou frutos produzidos (SCHEMSKE e HORVITZ, 1984). Assim sendo, vários botões florais em estágio de pré-antese de cada espécie selecionada foram isolados individualmente, com sacos de tecido filó no início do dia, para determinar a taxa de formação de frutos na ausência de vetores bióticos de pólen. Embora as flores estivessem ensacadas, o pólen transportado pelo vento ou

pela gravidade conseguia atravessar os orifícios do tecido isolante. Outras flores foram somente marcadas, para avaliar o sucesso na formação de frutos em condições naturais. Concomitantemente, foi determinado o visitante floral mais frequente de cada espécie vegetal por meio de visualizações focais nas flores. As observações foram realizadas durante 20 min de cada hora, das 6:00 h às 17:00 h, durante 3 dias não consecutivos. Durante as observações dos visitantes em cada espécie vegetal, alguns exemplares do visitante mais frequente foram coletados, submetidos à identificação e depositados na Coleção Camargo – RPSP, sediada no Departamento de Biologia da FFLCRP – USP.

O nível de dependência de polinizadores em cada espécie vegetal foi calculado a partir da relação entre a proporção de frutos formados na ausência de polinizadores e em condições naturais, de acordo com Klein et al. (2007). O valor obtido foi inserido em uma das referidas classes: (1) essencial, quando a redução média da produção de frutos foi entre 100% e 90% na ausência de animais polinizadores; (2) elevado, quando o nível de redução na produção de frutos foi entre 40 e < 90%; (3) modesto, quando o nível de redução na produção de frutos foi entre 10 e < 40%; (4) pouco, quando o nível de redução na produção de frutos esteve entre > 0 e < 10%; e (5) sem redução. Entre as espécies de plantas inseridas na última classe, foi observado minuciosamente se os visitantes florais registrados em visitas às flores tinham aptidão para transferir o pólen aos estigmas das flores.

A taxa de frutificação natural foi comparada com quatro atributos florais das espécies selecionadas: tipo de flor, grau de especialização floral, intensidade de floração e principal recurso coletado nas flores (néctar, pólen ou óleo). Os variados formatos florais (prato, pincel, campânula, goela, estandarte, tubular ou inconspícua; sensu FAEGRI e VAN DER PIJL, 1979) garantem diferentes níveis de exposição dos recursos florais aos visitantes, que outrora promovem distintos níveis de atratividade ao visitante floral. Quanto ao grau de especialização floral, plantas com sistemas de polinização especializados são aquelas cuja morfologia de suas flores favorece a transferência de pólen e, inversamente, desestimule ou impeça o acesso aos recursos florais por outros animais que não sejam os agentes de polinização mais eficientes (AIGNER, 2004). Por outro lado, os recursos florais das plantas generalistas são facilmente coletados por um grupo diversificado de visitantes florais, embora a eficiência de transferência do pólen entre as flores seja menor (JOHNSON e STEINER, 2000). A intensidade de floração foi definida em três classes: (1) escasso = presença de poucas flores por planta; (2) moderada = ocorrência de grande quantidade de flores nas plantas, embora estas não fossem mais evidentes do que o espaço ocupado pelas folhas; (3) intensa = disposição floral mais evidente que o preenchimento folhar na planta.

Cada um dos quatro atributos das espécies vegetais foi analisado utilizando ANOVA para determinar se o sucesso reprodutivo foi influenciado por esses traços vegetais. O teste de Mann Whitney foi aplicado para comparar se houve diferença significativa nas taxas de frutificação natural entre espécies com elevado grau de especialização floral cujo principal visitante floral correspondeu ao polinizador específico e espécies que apresentavam baixo ou intermediário grau de especialização floral. O programa BioEstat 5.0 foi utilizado para obter os valores do ANOVA e do teste de Mann Whitney, com níveis de significância de 0,05 (AYRES et al., 2007).

RESULTADOS

Dentre as 16 espécies vegetais selecionadas, o visitante floral mais frequente não foi representado por abelhas apenas em *Adenocalymma bracteatum* (Cham.) DC. (Bignoniaceae). Para esta espécie os dípteros foram os visitantes mais frequentes. As abelhas foram ainda os prováveis polinizadores efetivos em 12 espécies vegetais (Tabela 1). *Apis mellifera* L. 1758 (Apidae) foi o polinizador mais frequente em metade das espécies vegetais estudadas.

TABELA 1 - Atributos florais de 16 espécies vegetais abundantes em um ecótono Mata Atlântica-Cerradão e seus visitantes mais frequentes.

Espécie vegetal	Hábito da planta	Tipo de flor ¹	Coloração da flor	Duração da flor (dias)	Especialização floral ¹	Síndrome de polinização ¹	Visitante mais frequente
BIGNONIACEAE							
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	Liana	Goela	Amarela	1	Elevado	Abelhas grandes ² (<i>Xylocopa</i> e <i>Bombus</i>)	Morfoespécies de Diptera
<i>Cuspidaria convoluta</i>	Liana	Goela	Rosa	1	Elevado	Abelhas grandes ²	<i>Ceratina</i> sp. (abelha pequena ²)
<i>Fridericia chica</i>	Liana	Goela	Violeta	1	Elevado	Abelhas grandes ²	<i>Oxaea flavescens</i> (abelha grande ² ; pilhadora)
<i>Fridericia florida</i>	Liana	Goela	Branca	1	Elevado	Abelhas grandes ²	<i>Apis mellifera</i> (abelha grande ²)*
<i>Pyrostegia venusta</i>	Liana	Tubular	Vermelha	1	Elevado	Beija-flores	<i>A. mellifera</i>
FABACEAE							
<i>Senegalia polyphylla</i>	Árvore	Pincel	Branca	2	Baixo	Insetos de qualquer tamanho	<i>A. mellifera</i> *
<i>Senegalia</i> sp.	Arbusto	Pincel	Branca	2	Baixo	Insetos de qualquer tamanho	<i>A. mellifera</i> *
<i>Senna obtusifolia</i>	Arbusto	Disco	Amarela	2	Elevado	Abelhas grandes ² (<i>Xylocopa</i> e <i>Bombus</i>)	<i>Xylocopa</i> sp.*
LAMIACEAE							
<i>Aegiphila integrifolia</i>	Arbusto	Tubular	Branca	1	Baixo	Insetos de tamanho médio e grande	<i>A. mellifera</i> *
MALPIGHIACEAE							
<i>Banisteriopsis cf. campestris</i>	Liana	Disco	Rosa	1	Elevado	Abelhas grandes ² coletoras de óleo	<i>Epicharis maculata</i> (abelha grande ² coletora de óleo)*
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	Liana	Disco	Amarela	2	Elevado	Abelhas grandes ² coletoras de óleo	<i>Centris scopipes</i> (abelha grande ² coletora de óleo)*
<i>Byrsonima intermedia</i>	Arbusto	Disco	Amarela		Elevado	Abelhas grandes ² coletoras de óleo	<i>Centris</i> sp. (abelha grande ² coletora de óleo)*
<i>Diplopterys pubipetala</i>	Liana	Disco	Amarela	3	Elevado	Abelhas grandes ² coletoras de óleo	<i>Centris tarsata</i> (abelha grande ² coletora de óleo)*
RHAMNACEAE							
<i>Gouania cf. latifolia</i>	Liana	Disco	Branca	3	Intermediário	Abelhas e vespas de qualquer tamanho	<i>A. mellifera</i> *
SAPINDACEAE							
<i>Matayba guianensis</i>	Árvore	Disco	Branca	3	Baixo	Insetos de qualquer tamanho	<i>A. mellifera</i> *
<i>Serjania caracasana</i>	Liana	Disco	Branca	2	Intermediário	Abelhas e vespas de tamanho médio e grande ²	<i>A. mellifera</i> *

Informações baseadas em: ¹FAEGRI & PIJL (1979); ²VIANA & KLEINERT (2005). *É um olinizador efetivo.

A maioria das espécies (n = 13) foi classificada na categoria de dependência essencial de animais polinizadores. Nessas espécies não houve produção de frutos na ausência de visitantes florais (Tabela 2). *Pyrostegia venusta* (Ker Gawl.) Miers (Bignoniaceae) foi classificada em dependência elevada de polinizadores, ao apresentar redução de 65,8% na produção de frutos quando os visitantes foram impedidos de forragearem as flores. Por sua vez, *Matayba guianensis* Aubl. (Sapindaceae) e *Aegiphila integrifolia* (Jacq.) Moldenke (Lamiaceae) apresentaram dependência nula de animais polinizadores, mesmo considerando que a maioria dos visitantes florais observados nas flores de ambas as espécies foi aparentemente capaz de transferir pólen aos estigmas. Algum fator intrínseco não compreendido nesse estudo impediu a formação de frutos em ambas às espécies vegetais.

TABELA 2 - Taxa de frutificação na presença e ausência de visitantes florais em 16 espécies vegetais abundantes em um ecótono Mata Atlântica-Cerradão.

Espécie vegetal	Taxa de frutificação (%)		Dependência de polinizadores
	(n. de flores amostradas no experimento)		
	Ausência de visitantes	Presença de visitantes	
BIGNONIACEAE			
<i>Adenocalymma bracteatum</i>	0 ⁽⁷³⁾	6,8 ⁽⁵¹⁾	Essencial
<i>Cuspidaria convoluta</i>	0 ⁽¹⁵⁰⁾	0,7 ⁽¹³¹⁾	Essencial
<i>Fridericia chica</i>	0 ⁽⁵⁰⁾	12,7 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Fridericia florida</i>	0 ⁽¹⁴⁸⁾	15,3 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Pyrostegia venusta</i>	3,8 ⁽⁸⁰⁾	11,1 ⁽⁴⁵⁾	Elevada
FABACEAE			
<i>Senegalia polyphylla</i>	0 ⁽¹⁴⁰⁾	2 ⁽¹²⁵⁾	Essencial
<i>Senegalia</i> sp.	0 ⁽¹³⁹⁾	14 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Senna obtusifolia</i>	0 ⁽⁴⁴⁾	10,7 ⁽⁷⁵⁾	Essencial
LAMIACEAE			
<i>Aegiphila integrifolia</i>	0 ⁽²⁰⁰⁾	0 ⁽⁶⁰⁰⁾	Sem redução
MALPIGHIACEAE			
<i>Banisteriopsis</i> cf. <i>campestris</i>	0 ⁽⁵⁰⁾	1,3 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Banisteriopsis laevifolia</i>	0 ⁽⁸⁷⁾	36,7 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Byrsonima intermedia</i>	0 ⁽²⁵⁷⁾	26 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
<i>Diplopterys pubipetala</i>	0 ⁽⁶⁰⁾	55,3 ⁽¹⁵⁰⁾	Essencial
RHAMNACEAE			
<i>Gouania</i> cf. <i>latifolia</i>	0 ⁽⁹⁴⁵⁾	2,3 ^(4.700)	Essencial
SAPINDACEAE			
<i>Matayba guianensis</i>	0 ^(1.000)	0 ⁽⁶⁸⁶⁾	Sem redução
<i>Serjania caracasana</i>	0 ⁽¹⁰⁰⁾	2 ⁽⁴⁶⁰⁾	Essencial

Os distintos tipos de flores florais (disco, goela, tubular e em forma de pincel) registrados nas plantas não foram significativamente relevantes ($p > 0,05$) para resultar em diferenças nas taxas reprodutivas (Figura 1A). O mesmo ocorreu para as distintas variações encontradas nos outros três atributos florais (principal recurso floral coletado, nível de especialização floral e intensidade de floração), não sendo constatadas diferenças significativas entre as variações de cada atributo ($p > 0,05$) (Figuras 1B-D).

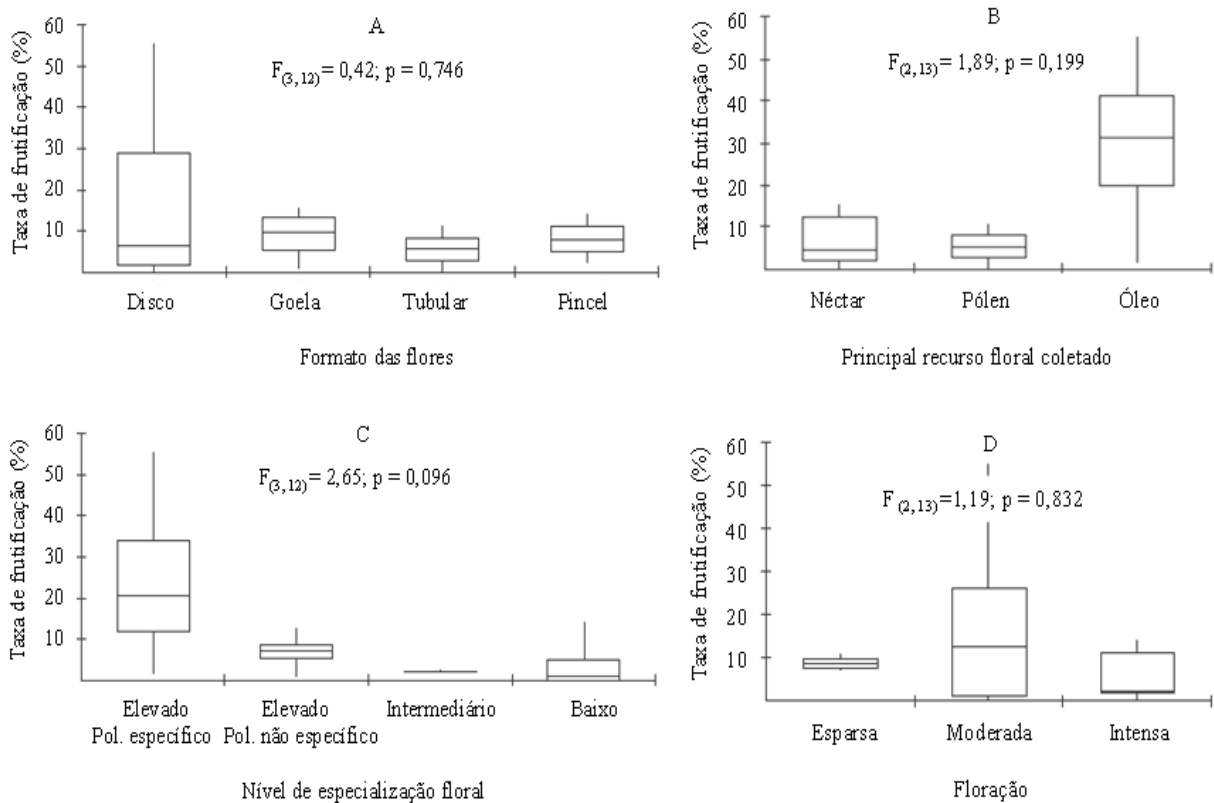


FIGURA 1 - Relação entre a taxa de frutificação e os atributos florais de 16 espécies vegetais abundantes em um ecótono Mata Atlântica-Cerradão. A. Formato floral. B. Principal tipo de recurso floral coletado. C. Nível de especialização floral. D. Intensidade de floração. A caixa representa 50% dos valores mais centrais; a linha central indica o valor mediano. As linhas acima e abaixo indicam os 25% dos valores mais elevados e 25% dos valores menores, respectivamente.

Contudo, espécies vegetais com elevado grau de especialização floral cujo principal visitante correspondeu ao polinizador efetivo apresentaram taxa de frutificação superior às espécies de baixo a intermediário grau de especialização floral (Figura 2). Em *Fridericia florida* (DC.) L.G.Lohmann, por exemplo, a única espécie da família Bignoniaceae cuja principal visitante registrado foi representado pelo polinizador efetivo, a taxa de frutificação foi superior às das demais espécies dessa família. Em situação inversa, nas flores de *Cuspidaria convoluta* (Vell.) A.H. Gentry (Bignoniaceae), a ausência de polinizadores efetivos resultou na menor taxa de frutificação entre as espécies com elevado nível de especialização floral.

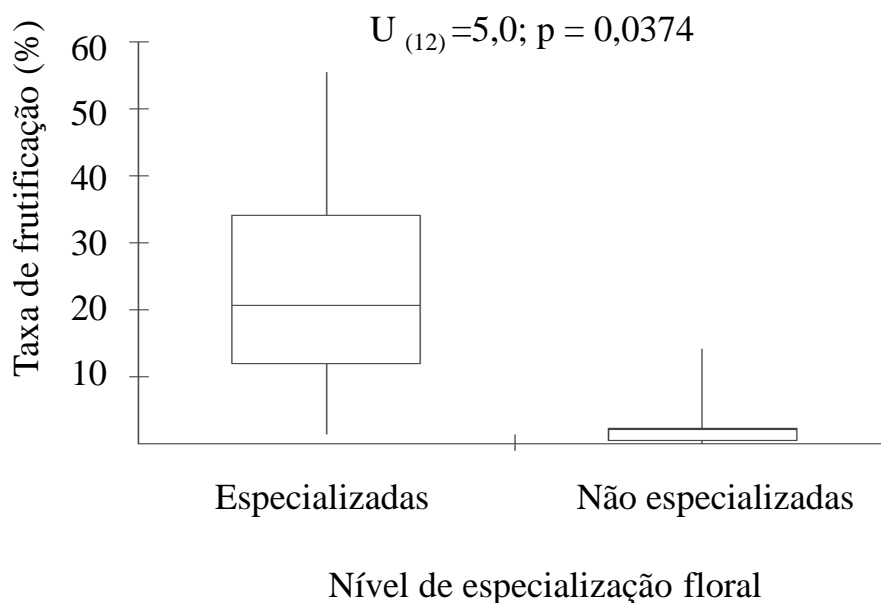


Figura 2 - Relação entre taxas de frutificação entre espécies com elevado grau de especialização floral cujo principal visitante floral correspondeu ao polinizador específico e espécies que apresentavam baixo ou intermediário grau de especialização floral.

DISCUSSÃO

A predominância de espécies vegetais totalmente dependentes de animais polinizadores é atribuída à importância da comunidade de abelhas na manutenção da estrutura vegetal no ecossistema (BALLANTYNE et al., 2015). Contudo, *A. mellifera* representa um exemplo clássico de espécie dominante de acordo com a definição de Kato et al. (1952), por possuir a capacidade de modificar o ambiente, em seu benefício, podendo assim, provocar o aparecimento ou o desaparecimento de outros organismos. Neste caso específico, por ser uma espécie muito abundante na região de estudo, conforme registrado por Polatto e Chaud-Netto (2013), parece que a referida abelha incrementou a capacidade reprodutiva das espécies vegetais que apresentavam síndrome de melitofilia. Em situação inversa, as espécies vegetais que se desviavam da síndrome de melitofilia tenderiam a ficar em desvantagem reprodutiva, pois o ambiente alterado possivelmente suporta uma comunidade menor de outros animais polinizadores.

A deposição de grande quantidade de pólen nos estigmas das flores só é possível quando há polinizadores eficientes envolvidos nessa atividade (SCHUSTER et al., 1993; AIZEN e HARDER, 2007). Em *F. florida*, uma espécie vegetal que apresenta flores com nível de especialização elevada e cujo polinizador efetivo não coletava pólen, a maior taxa de frutificação entre as espécies de Bignoniaceae é fundamentada pela ausência de limitação polínica na referida população vegetal. Como o polinizador efetivo coletava apenas néctar, os grãos de pólen que aderiam ao corpo de *A. mellifera* não eram depositados na colmeia, e a atividade de forrageio ao longo do dia provavelmente aumentou a quantidade de grãos de pólen xenogâmico aderido aos corpos da abelha. Nesta situação, há um favorecimento para maior deposição de pólen nos estigmas das flores visitadas posteriormente.

A alta taxa de frutificação observada entre as flores que secretavam óleo, com exceção de *Banisteriopsis cf. campestris* (A. Juss.) (Malpighiaceae), também se relacionou com um alto grau de especialização floral e, concomitantemente, predominância de polinizadores eficientes que forrageiam nas flores. Essas observações estão de acordo com os argumentos de Larson e Barrett (2000), que registraram elevadas taxas de deposição de pólen em flores especializadas quando o polinizador efetivo estava presente. Do mesmo modo, de acordo com Schuster et al. (1993), a polinização de alta qualidade está relacionada não apenas com a presença de polinizadores que visitam apenas algumas flores por planta (e, portanto, cobrem grandes áreas de forrageamento), mas também a ocorrência de muitas plantas da mesma espécie em uma área pequena. Quando as flores são escassamente distribuídas, os polinizadores tendem a visitar mais flores por planta e concentrar sua busca em apenas um pequeno número de plantas (CUNNINGHAM, 2000; MELENDEZ-ACKERMAN e ACKERMAN, 2001; CARABALLO-ORTIZ et al., 2011).

Por outro lado, as plantas com flores generalistas podem ser polinizadas por muitos polinizadores diferentes, embora a eficiência dos polinizadores seja reduzida (HEGLAND e TOTLAND, 2008). De nada adianta um número elevado de polinizadores pouco eficientes forrageando as flores, porque o pólen rapidamente se esgotaria das anteras sem ter sido depositado em quantidade suficiente nos estigmas para permitir o desenvolvimento de frutos.

CONCLUSÃO

Os resultados do presente estudo reforçam a hipótese de que os polinizadores especializados, ou seja, aqueles que demonstram ajustes corporais e comportamentais em sintonia com traços florais são fundamentais para a reprodução bem-sucedida (frutificação), especialmente entre espécies com elevados graus de especialização floral.

AGRADECIMENTOS

Os autores agradecem ao Prof. Dr. Júlio Antonio Lombardi e Daniela de Oliveira Dinato, ambos do Departamento de Botânica do Instituto de Biociências de Rio Claro, da Universidade Estadual Paulista, pela identificação das espécies vegetais e preparação das exsiccatas depositadas no Herbário de Rio Claro. À Silvia Regina de Menezes Pedro, do laboratório da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto – USP, pela identificação das espécies de abelhas e deposição na Coleção Camargo – RPSP.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AIGNER, P. A. Floral specialization without trade-offs: optimal corolla flare in contrasting pollination environment. **Ecology**, v. 85, n. 9, p. 2560-2569, 2004.
- AIZEN, M. A.; HARDER, L. D. Expanding the limits of the pollen limitation concept: effects of pollen quantity and quality. **Ecology**, v. 88, n. 2, p. 271-281, 2007.
- AYRES, M.; AYRES Jr., M.; AYRES, D. L.; SANTOS, A. A. S. **BioEstat: aplicações estatísticas nas áreas das ciências bio-médicas**. Belém, Sociedade Civil Mamirauá, MCT - CNPq, 2007.
- BALLANTYNE, G.; BALDOCK, K. C. R.; WILLMER, P. G. Constructing more informative plant-pollinator networks: visitation and pollen deposition networks in a heathland plant community. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, n. 1814, p. 20151130, 2015.
- BAWA, K. S. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 21, n. 1, p. 399-422, 1990.
- CARABALLO-ORTIZ, M. A.; SANTIAGO-VALENTIN, E.; CARLO, T. A. Flower number and distance to neighbours affect the fecundity of *Goetzea elegans* (Solanaceae). **Journal of Tropical Ecology**, v. 27, n. 5, p. 521-528, 2011.
- CRONK, Q.; OJEDA, I. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context. **Journal of Experimental Botany**, v. 59, n. 4, p. 715-727, 2008.
- CUNNINGHAM, S. A. Depressed pollination in habitat fragments causes low fruit set. **Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences**, v. 267, n. 1448, p. 1149-1152, 2000.
- FAEGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The principles of pollination ecology**. 3rd ed. London, Pergamon Press. 1979.
- FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; DUDASH, M. R.; THOMSON, J. D. Pollination syndromes and floral specialization. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 35, p. 375-403, 2004.
- HEGLAND, S. J.; TOTLAND, Ø. Is the magnitude of pollen limitation in a plant community affected by pollinator visitation and plant species specialisation levels? **Oikos**, v. 117, n. 6, p. 883-891, 2008.
- HEITHAUS, E. R.; FLEMING, T. H.; OPLER, P. A. Foraging patterns and resource utilization in seven species of bats in a seasonal Tropical Forest. **Ecology**, v. 56, n. 4, p. 841-854, 1975.
- JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology and Evolution**, v. 15, n. 4, p. 140-143, 2000.

KATO, M.; MATSUDA, T.; YAMASHITA, Z. Associative ecology of insects found in paddy field cultivated by various planning forms. **Science Reports Tohoku University, IV (Biology)**, v. 19, p. 291-301, 1952.

KEARNS, C. A.; INOUE, D. W.; WASER, N. M. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 29, n. 1, p. 83-112, 1998.

KLEIN, A. M.; VAISSIÈRE, B. E.; CANE, J. H.; STEFFAN-DEWENTER, I.; CUNNINGHAM, S. A.; KREMEN, C.; TSCHARNTKE, T. Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proceedings of the royal society B: biological sciences**, v. 274, n. 1608, p. 303-313, 2007.

LARSON, B. M. H.; BARRETT, S. C. H. A comparative analysis of pollen limitation in flowering plants. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 69, n. 4, p. 503-520, 2000.
MELENDEZ-ACKERMAN, E. J.; ACKERMAN, J. D. Density-dependent variation in reproductive success in a terrestrial orchid. **Plant Systematics and Evolution**, v. 227, n. 1-2, p. 27-36, 2001.

MICHENER, C. D. **The bees of the world**. 2nd ed. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, 2007.

PAN, C. C.; QU, H.; FENG, Q.; LIU, L. D.; ZHAO, H. L.; LI, Y. L.; LI, Y. Q.; ZHANG, T. H.; LIU, X. P. Increased pollinator service and reduced pollen limitation in the fixed dune populations of a desert shrub. **Scientific Reports**, v. 7, n. 1, p. 1-8, 2017.

POLATTO, L. P.; ALVES Jr, V. V. Utilização dos recursos florais pelos visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). **Neotropical Entomology**, v. 37, n. 4, p. 389-398, 2008.

POLATTO, L. P.; CHAUD-NETTO, J. Influence of *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae) on the use of the most abundant and attractive floral resources in a plant community. **Neotropical Entomology**, v. 42, n. 6, p. 576-587, 2013.

ROUBIK, D. W. **Ecology and natural history of tropical bees**. New York, Cambridge University Press, 1989.

SCHEMSKE, D. W.; HORVITZ, C. C. Variation among floral visitors in pollination ability: a precondition for mutualism specialization. **Science**, v. 225, n. 4661, p. 519-521, 1984.

SCHOWALTER, T. D. **Insect ecology: an ecosystem approach**. 2nd ed. Burlington, Elsevier, 2006.

SCHUSTER, A.; NOY-MEIR, I.; HEYN, C. C.; DAFNI, A. Pollination-dependent female reproductive success in a self-compatible outcrosser, *Asphodelus aestivus* Brot. **New Phytologist**, v. 123, n. 1, p. 165-174, 1993.

WAGNER, H. O. Food and feeding habits of Mexican hummingbirds. **The Wilson Bulletin**, v. 58, p. 69-93, 1946.

WINFREE, R.; BARTOMEUS, I.; CARIVEAU, D. P. Native pollinators in anthropogenic habitats. **Annual Review of Ecology Evolution and Systematics**, v. 42, p. 1-22, 2011.

YAMAMOTO, L. F.; KINOSHITA L. S.; MARTINS, F. R. Síndromes de polinização e de dispersão em fragmentos da Floresta Estacional Semidecídua Montana, SP, Brasil. **Acta Botanica Brasilica**, v. 21, n. 3, p. 553-573, 2007.

ZAVATTINI, J. A. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. **Geografia**, v. 17, n. 2, p. 65-91, 1992.