

ECOLOGY, BEHAVIOR AND BIONOMICS

Utilização dos Recursos Florais pelos Visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae)LEANDRO P. POLATTO^{1,2} E VALTER V. ALVES JR.¹¹Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais, Univ. Federal da Grande Dourados/Unidade II, Rodovia Dourados/Itahum, km 12, C. postal 533, 79804-970, Dourados, MS; valter_junior@ufgd.edu.br²Programa de Pós-Graduação em Entomologia e Conservação da Biodiversidade; lppolato@gmail.com*Neotropical Entomology* 37(4):389-398 (2008)The Use of Floral Resources by Visitors on *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae)

ABSTRACT - Aiming to estimate the rate of exploitation of the floral resources of *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. as well as the interaction with their floral visitors in the pollination, the number of visits by flower was sampled, according to the type of visitation, the collected resource and the visitor's behavior during the forage for flowers. The floral visitors were grouped into seven guilds, organized in decreasing order of benefit to the *S. leucanthum* flower's pollination: effective pollinator, occasional pollinator, endogamic pollinator, generalist visitor, thievery visitor, thievery-pillager ant and pillager visitor. The total of 48.2 ± 8.84 visits were recorded by flower. Nearly 50% of the visits resulted in nectar thief or pillage, which posed some problems to the reproduction of *S. leucanthum*, such as the drop in the attractiveness to pollinators and the harm to the flower's reproductive tissues. *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) was considered the most harmful species owing to the high frequency of pillage and forage. *Bombus* sp1, however, was probably the species that pollinated *S. leucanthum* flowers the most, making use of the crossed pollination.

KEY WORDS: Foraging behavior, foraging frequency, pollinator, nectar thief-pillage

RESUMO - Com o objetivo de estimar a taxa de exploração dos recursos florais de *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. e a interação com seus visitantes florais na polinização, foram amostradas as visitas realizadas por flor, agrupadas segundo o tipo de visitação e o recurso coletado, registrando-se o comportamento do visitante durante o forrageamento às flores. Os visitantes florais foram agrupados em sete guildas, em ordem decrescente de benefício à polinização das flores de *S. leucanthum*: polinizador efetivo, polinizador casual, polinizador endogâmico, visitante generalista, visitante furtador, formiga furtadora-pilhadora e visitante pilhador. Foram constatadas $48,2 \pm 8,84$ visitas por flor, sendo que a guilda polinizador efetivo respondeu por $16,1 \pm 8,43$ (33,3%) visitas por flor. Quase 50% das visitas resultaram no furto ou pilhagem de néctar, representando prejuízos à reprodução de *S. leucanthum*, como a redução da atratividade aos polinizadores e o dano aos tecidos reprodutivos da flor. *Trigona spinipes* (Fabr.) (Hymenoptera: Apidae) foi considerada a espécie mais prejudicial devido à alta frequência de pilhagem e de forrageamento, enquanto *Bombus* sp1 foi provavelmente a espécie que mais polinizou flores de *S. leucanthum* através da polinização cruzada.

PALAVRAS-CHAVE: Forrageamento, frequência, polinizador, furto-pilhagem de néctar

Sparattosperma leucanthum (Vell.) K. Schum. é uma planta nativa do Brasil, típica da Mata Atlântica e da floresta semidecídua da Bacia do Paraná, sendo que apenas no Mato Grosso do Sul tornou-se uma séria infestante de pastagens implantadas em área de antigas florestas (Lorenzi 2000a). Apresenta rápido crescimento, podendo ser empregada em plantios mistos para restauração da vegetação em áreas degradadas. Destaca-se por ser planta pioneira, preferindo as formações secundárias como capoeiras e produzindo grande quantidade de sementes (Lorenzi 2000b), características que favorecem a sua rápida proliferação nessas áreas degradadas

por processos antropogênicos. É uma árvore com flores hermafroditas que se enquadra na síndrome de melitofilia de acordo com a classificação de Faegri & van der Pijl (1979) e se reproduz exclusivamente por polinização cruzada, apesar de apenas uma pequena parte das visitas às flores serem realizadas pelos polinizadores efetivos (*in loco*).

As plantas dependentes dos visitantes florais para a realização da polinização têm controle limitado sobre o deslocamento polínico devido à presença de muitos fatores não controlados pelo indivíduo, tais como a densidade e a presença de outras espécies floridas (Stephenson & Bertin

1983). A transferência efetiva de pólen depende ainda, entre outros fatores, da adequação do formato do corpo ou determinados órgãos do visitante à morfologia floral, de como ele aborda a flor, e de seu comportamento durante a visitação (Proctor & Yeo 1972). Portanto, a contribuição dos diferentes tipos de polinizadores pode influenciar significativamente a dispersão e a estrutura genética das populações de plantas (Murawski & Gilbert 1986).

Apesar da carência de informações detalhadas sobre as relações entre polinizadores e espécies de plantas tropicais, Kay & Schemske (2003) destacam que essas relações têm sido assunto de muito interesse por causa de suas implicações para a evolução das características florais, dos padrões de fluxo de gene e do número, força e variação das interações entre as espécies nas comunidades. Ainda, segundo os mesmos pesquisadores, para entender melhor os sistemas de polinização é necessária informação sobre a identidade dos polinizadores, taxas de visitação e eficiências relativas da transferência de pólen, preferivelmente mensuradas ao longo do tempo.

Uma maneira prática de estudar as interações que envolvem inúmeras espécies de uma comunidade é através de estrutura das guildas, definida por Holmes & Recher (1986) como a soma dos padrões de uso de recursos entre espécies que ali coexistem, com ênfase nas similaridades e diferenças em como as espécies exploram os recursos. Tal estrutura inclui o número de guildas presentes em uma comunidade, a distribuição de tamanho das guildas (em termos de riqueza de espécies) e a natureza hierárquica de sua distribuição (quando houver) (Joern & Lawlor 1981).

Neste estudo objetivou-se estimar a taxa de exploração dos recursos florais em *S. leucanthum* através da análise da atividade de forrageamento dos visitantes florais, bem como avaliar a interação comportamental dos visitantes na polinização da planta.

Material e Métodos

Área de estudo. O estudo foi conduzido em bordas de um fragmento de Floresta Secundária de 414,7 ha, pertencente à Sociedade de Melhoramentos e Colonização (SOMECO) e localizado lateralmente à estrada MS-395 (22°15'S, 53°48'W), a cerca de 3 km do perímetro urbano do município de Ivinhema, MS. Em meados da década de 90, a área era constituída por vegetação nativa rarefeita mesclada com plantação de eucalipto que por sua vez foi extraído comercialmente até o ano 2000, permanecendo apenas a vegetação nativa. Após a extração da madeira, a vegetação nativa desenvolveu-se rapidamente. Durante o período do estudo, em 2006, ela se apresentava em estado moderado de regeneração, conforme critérios sugeridos por Reis *et al.* (1999), exibindo uma estrutura vegetal composta principalmente por arbustos e lianas, mas ainda com pequena quantidade e diversidade de árvores de dossel.

Segundo a classificação de Zavattini (1992), o clima da região se enquadrava no tipo úmido a sub-úmido. Em 2006 a precipitação ocorrida no município foi equivalente a 1234 mm e a temperatura média mensal foi de $23,7 \pm 2,78^{\circ}\text{C}$ (dados do INMET).

Taxa de visitação às flores. Os visitantes florais foram observados em um conjunto de 10 árvores adultas de *S. leucanthum* com cerca de 6 m de altura, amostradas aleatoriamente em dias não consecutivos, durante o período de março e abril de 2006 [período de floração em alta intensidade, de acordo com a classificação de Fournier (1974)]. Em cada árvore, foi selecionada uma área próxima ao solo, de 2 a 3 m², com ramos floridos, registrando-se o número de visitação no período de 20 min para cada hora, das 6h00 às 17h00. Uma visitação foi definida como qualquer número de flores forrageadas antes de o visitante floral deixar a área focal amostrada. Os valores de temperatura, luminosidade, umidade relativa do ar e velocidade do vento foram aferidos no início de cada hora utilizando-se de termo-higrômetro modelo MTH-1361, luxímetro (MLM-1333) e anemômetro (MDA-II) respectivamente, todos da marca Minipa.

Para a observação dos visitantes florais, foi respeitada a distância de 3 a 5 m da área focal, adequada à identificação dos mesmos, tendo o observador se mantido estático, evitando não perturbar as atividades dos forrageadores. Para as espécies de beija-flores e Lepidoptera sp2 foi considerada como área focal toda a planta, buscando evitar perturbar suas atividades, o que resultou em uma distância maior de observação. Nesse caso, foi estimada a quantidade de flores disponíveis em toda a planta.

A estratégia adotada neste estudo para a amostragem dos visitantes florais levou em consideração o uso de uma metodologia que não resulta em sub-amostragem das visitas ao longo do dia. Sabe-se que o método de varredura nas flores com rede entomológica (Sakagami *et al.* 1967), adotado na maioria dos estudos, reduz o número dos visitantes florais conforme os mesmos são capturados. Contudo, o método utilizado neste estudo não permite a identificação precisa dos indivíduos visitantes, principalmente ao nível de espécie, podendo ocorrer assim, a omissão de espécies crípticas ocorrentes no local (ver Cane 2001).

Tentando minimizar as possíveis distorções, dois a três indivíduos de cada espécie foram capturados e posteriormente identificados, mas sem referência ao horário da captura, encontrando-se os espécimes voucher depositados no Museu de Entomologia do Programa de Pós-Graduação da FCBA/UFGD.

Utilizando-se um paquímetro digital, as abelhas foram classificadas de acordo com o tamanho, segundo Roubik (1989), como segue: tamanho grande (comprimento do corpo maior que 14 mm e largura do tórax maior que 6 mm); tamanho médio (comprimento do corpo entre 7 e 14 mm e largura do tórax entre 2 e 6 mm) e tamanho pequeno (tamanho do corpo menor que 7 mm e largura do tórax menor que 2 mm).

Em um segundo período de 10 min da mesma hora, foi observado para cada visitante floral a quantidade de flores forrageadas em uma única visitação e, quando possível, sua distância de forrageamento através do monitoramento da atividade de voo, determinando se a visita ficou geralmente restrita às flores de uma única planta ou abrangeu outras plantas. Com relação aos visitantes florais que coletaram tanto o pólen quanto o néctar, foi observada a quantidade de flores forrageadas por visitação em cada um dos dois tipos de coletas. Entretanto, em localidades com grandes

distâncias entre plantas de *S. leucanthum* foi impossível monitorar diretamente a atividade de vôo entre as árvores seqüencialmente visitadas que, segundo Murrawski & Gilbert (1986), é uma técnica empregada por muitos pesquisadores para estimar o fluxo de pólen entre plantas.

Para estimar o número de visitas ocorridas por flor de *S. leucanthum* que cada visitante floral efetuou em cada dia de observação foi desenvolvida uma equação aritmética simplificada como segue:

$$\text{nº de visitas por flor} = \frac{\text{nº de visitas nos ramos} \times \text{nº de flores visitadas por visitao}}{\text{nº de flores disponvel dos ramos}}$$

levando-se em conta: 1) o número total de visitao que o determinado visitante realizou por área amostrada em cada dia de observação (observação do primeiro período de 20 min e multiplicado por três, ampliando o período para 1h); 2) o número médio de flores visitadas pelo determinado visitante em cada visitao realizada (média observada no segundo período de 10 min) e, 3) o número médio de flores disponíveis aos visitantes florais nos ramos amostrados em cada dia de observação (contagem das flores nos ramos amostrados, realizada no início do primeiro período de 20 min). A aplicação da equação a todos os visitantes florais observados em um determinado dia correspondeu à quantidade estimada de visitaões ocorridas por flor.

Estratgia de forrageamento dos visitantes. Em um terceiro período de 10 min de cada hora foi registrado para cada visitante floral o tipo de visitao na flor [qual seja, por visitao legítima, agindo como possível polinizador ou apenas como furtador de néctar; ou por visitao ilegítima, através da pilhagem de néctar; de acordo com a classificao de Inouye (1980)] e o recurso floral coletado (somente néctar, somente pólen ou ambos). Paralelamente, foi verificada a ocorrência ou não de contato com as anteras e com o estigma da flor.

De acordo com a ocorrência ou não de contato com anteras e estigma, o número de flores visitadas por visitao e a ocorrência ou não de visitaões entre plantas, pode-se prever se o visitante é considerado polinizador ou não e ainda, o tipo mais provável de polinizao (autopolinizao, geitonogamia ou xenogamia). Os fatores aplicados levam em conta algumas das características que afetam a dispersão de pólen, baseando-se exclusivamente na atividade dos polinizadores, corroborando parcialmente outras pesquisas que relatam os mecanismos necessários para o fluxo de pólen em plantas de florestas tropicais (Roubik 1989, Harder & Barrett 1996, Richards 1997, Degen & Roubik 2004).

Agrupamento morfofuncional em guildas. Dado que o comportamento de forrageamento é muito diferente entre os visitantes florais (Waser 1982), a identificao de categorias morfofuncionais de visitantes florais é bastante útil no entendimento da relao visitante-flor (Viana & Kleinert 2006). Neste estudo foram utilizados agrupamentos de espécie com comportamentos similares através do uso de guildas, adotando-se o conceito original de Root (1967),

definidas como “conjuntos de espécies que exploram a mesma classe de recursos ambientais de maneira similar, agrupando espécies que apresentam sobreposio significativa nas dimenses do nicho que ocupam, independentemente das relaões taxonômicas”.

Por ainda não haver literatura existente para a classificao das diferentes guildas de visitantes florais, foram determinados, neste trabalho, como diviso de guildas a *posteriori*, quatro fatores primordiais na interao com as flores de *S. leucanthum*: 1) o recurso floral explorado, 2) a presena ou não de contato com as anteras e o estigma, 3) o tipo de visitao e 4) o forrageamento ou não entre plantas.

O sistema de guildas utilizado visa analisar especificamente os visitantes florais observados, no entanto é provável que outras espécies vegetais com flores similares apresentem guildas semelhantes às encontradas neste estudo. Tal sugestão é corroborada pelos trabalhos de Fontaine *et al.* (2006), que consideram a existncia de grupos fortemente funcionais de polinizadores com efeito único em grupos funcionais de plantas.

Com base nas categorias de comportamentos dos visitantes florais propostas por Inouye (1980) e nas similaridades morfofuncionais dos diferentes visitantes florais, no presente estudo foram propostas sete guildas, assim discriminadas: 1) *Polinizador efetivo*: realiza visitas legítimas entre várias plantas e freqüentemente faz contato com as estruturas masculinas e femininas promovendo a polinizao cruzada (xenogamia); 2) *polinizador casual*: realiza visitas legítimas entre várias plantas, mas ocasionalmente faz contato com os órgãos reprodutivos da planta; 3) *polinizador endogâmico*: realiza visitas legítimas sempre contactando com as anteras e ocasionalmente contactado com o estigma, além disso, geralmente mantém fidelidade a uma única planta, o que resulta em polinizao endogâmica; 4) *visitante generalista*: realiza visitas legítimas e por pilhagem de néctar e, 5) pilhadores, assim divididos: *visitante furtador*: visitante que embora realize visitao de forma legítima, durante as visitas não ocorre o contato entre o corpo do visitante e as anteras e estigma, impossibilitando a ocorrência de polinizao; *formiga furtadora-pilhadora*: realiza a suco de néctar em visitao legítima e por pilhagem secundária, sem contato com anteras e estigma; *visitante pilhador*: espécies que exploraram néctar por perfurao primária e secundária do cone corolar.

Resultados e Discussão

Estratgia de forrageamento dos visitantes e formao das guildas. Das 38 espécies observadas nas flores de *S. leucanthum* (Fig. 1a), 20 eram de abelhas, cinco de formigas, outras cinco entre borboletas e mariposas, quatro de vespas, três de beija-flores e uma de mosca.

Na Tabela 1 encontra-se a composio das sete guildas dos visitantes florais observados em flores de *S. leucanthum*, baseada na forma de utilizao dos recursos florais pelos diferentes visitantes.

A guilda polinizador efetivo foi composta por cinco espécies de abelhas grandes [comprimento total do corpo maior que 14 mm e tórax mais largo que 6 mm (Roubik, 1989)] e por uma espécie de mariposa. As espécies dessa



Fig. 1. a, Desenho ilustrativo frontal e lateral de *S. leucanthum*. b, *Bombus* sp1 sugando néctar; observa-se na indicação da seta I o contato entre o tórax da mamangava e os órgãos reprodutivos da planta. c, *Bombus* sp1 saindo da flor com grande quantidade de pólen no dorso do tórax (seta II: mancha branca). d, *T. spinipes* coletando pólen e e, realizando a pilhagem primária.

guildd visitaram grande quantidade de flores ao redor da árvore e também entre plantas quando localizadas em agrupamentos densos. Como exemplo da alta intensidade de visitas dos polinizadores efetivos pode-se citar a espécie *Lepidoptera* sp2, a qual forrageou uma média de $48,6 \pm 22,25$ flores por visitação e *Bombus* sp1, que explorou a média de $24,8 \pm 4,75$ flores por visitação em toda a árvore, além de ambas realizarem freqüentemente visitas entre plantas. Heinrich (1979) computou uma quantia de até 200 flores visitadas por *Bombus* numa única visitação antes do retorno ao ninho.

A ampla distância de forrageamento de até 1200 m do ninho para *Bombus* (Roubik 1989) e o comportamento aparentemente igual nas outras quatro espécies de mamangavas (*Bombus* sp1, *Bombus* sp2, *Bombus* sp3 e *Centris* sp.) foi atribuído às similaridades morfofisiológicas, fazendo-os agentes promovedores da polinização por xenogamia (*in loco*) (Fig. 1b). Outro fator favorável à polinização por

xenogamia foi atribuído à exploração exclusiva de néctar por esses visitantes nas flores de *S. leucanthum*, havendo conseqüentemente deposição acumulativa de pólen na parte superior do tórax dos mesmos (Fig. 1c) que, segundo Degen & Roubik (2004) intensifica a chance de transporte dos grãos de pólen ao estigma de flores em outras árvores, em visitações subseqüentes. A deposição de grãos de pólen no estigma das flores em visitações subseqüentes produz um efeito altamente benéfico à reprodução por xenogamia e aparentemente superior ao efeito da dispersão secundária de pólen entre abelhas eussociais [isto é, transferência de pólen entre abelhas na colônia (Hatjina *et al.* 1999)].

A guilda polinizador casual compreendeu três espécies de beija-flores, caracterizadas por realizarem visitações sempre por forrageamento entre plantas (Tabela 1). Em relação a esses polinizadores, por meio de observações comportamentais diretas, foi constatada ausência de fixação de grãos de pólen na região frontal da cabeça dos beija-flores,

Tabela 1. Composição de guildas dos visitantes florais observados em flores de *S. leucanthum*, baseada na forma de utilização dos recursos florais.

Visitante floral	Recurso utilizado	Contato		Visitação ¹	Visitas entre plantas	Guilda ²
		Antera	Estigma			
<i>Bombus</i> sp1						
<i>Bombus</i> sp2						
<i>Bombus</i> sp3	Néctar	Sim	Sim	P	Frequente	Polinizador efetivo ++
<i>Centris</i> sp1						
<i>Ancylocelis</i> sp						
Lepidoptera sp2						
<i>Hylocharis chrysura</i> *						
Throchilinae sp	Néctar	Ocasional	Ocasional	P e Pi*	Sempre	Polinizador casual +
<i>Phaethornis pretrei</i>						
<i>Exomalopsis</i> sp						
Halictidae sp3	Pólen	Sim	Ocasional	P	Ausente	Polinizador endogâmico 0
Halictidae sp5						
Halictidae sp7						
Megachilidae sp						
<i>Apis mellifera</i>						
<i>Trigona spinipes</i>	Néctar e pólen	Frequente	Ocasional	P, F e Pi	Ausente	Visitante generalista 0
Halictidae sp1						
Halictidae sp4						
Halictidae sp6						
<i>Centris</i> sp2						
<i>Euglossa</i> sp						
<i>Polybia</i> sp2	Néctar	Não	Não	F	-	Visitante furtador -
<i>Polybia</i> sp3						
<i>Polybia</i> sp4						
Hesperiidae sp1						
Pieridae sp						
Hesperiidae sp3						
<i>Camponotus</i> sp1						
<i>Camponotus</i> sp2	Néctar	Não	Não	F e Pi	Exclusivo à flor	Formiga furtadora-pilhadora --
<i>Cephalotes</i> sp						
<i>Pseudomyrmex</i> sp						
<i>Azteca</i> sp						
<i>Oxaea flavescens</i>						
<i>Xylocopa</i> sp	Néctar	Não	Não	Pi	-	Visitante pilhador --
Halictidae sp2						
<i>Polybia</i> sp1						
Hesperiidae sp2						
<i>Musca domestica</i>						

1P: polinizador; F: furtador; Pi: pilhador

2++: benéfico; +: aparentemente benéfico; 0: nulo; -: prejudicial e, --: altamente prejudicial

sugerindo-se uma provável fixação no bico. De modo geral, a fixação de pólen no bico dos beija-flores mostra baixa eficiência em efetuar a polinização (Grant & Grant 1968).

Dentre os beija-flores, *Phaethornis pretrei* Lesson & De Lattre teve maior eficiência em promover a polinização cruzada às flores visitadas devido a dois fatores: 1) forrageamento através de rotas de visita, propiciando maior área de forrageamento e, 2) bico grande e curvado, incrementando a possibilidade de contato com as anteras e o estigma. Já *Hylocharis chrysura* Sandy, por apresentar bico reto e curto, comportamento territorialista (Feinsinger & Colwell 1978) e, ainda, por sugar néctar em algumas visitas através da perfuração do cone corolar (pilhagem primária), reduziu a possibilidade de contatar com as anteras e o estigma nas flores de *S. leucanthum*.

A guilda polinizador endogâmico foi representada por três espécies de abelhas de tamanho pequeno [comprimento total do corpo menor que 7 mm e tórax mais estreito que 2 mm (Roubik 1989)] e por outras duas espécies de tamanho médio [comprimento total do corpo entre 7 e 14 mm e largura do tórax entre 2 e 6 mm (Roubik 1989)] que coletaram apenas pólen (Tabela 1). Indivíduos dessa guilda forragearam poucas flores e realizaram principalmente visitas geitonogâmicas.

Cinco espécies de abelhas que apresentaram comportamento generalista na exploração dos recursos, coletando tanto pólen quanto néctar, constituíram a guilda denominada visitante generalista (Tabela 1). Nessa guilda, a coleta de néctar foi realizada por visita legítima sem contatar os órgãos reprodutivos da flor e por pilhagem primária e/ou secundária, enquanto o processo de exploração de pólen ocorreu de maneira similar ao das espécies agrupadas na guilda polinizador endogâmico (Fig. 1d, e).

A guilda visitante furtador foi constituída por oito espécies, sendo duas de abelhas, três de vespas e três de borboletas (Tabela 1), as quais exploraram o néctar por visita legítima, mas sem contato entre o corpo dos visitantes e as anteras e estigma, impossibilitando a ocorrência de polinização.

Cinco espécies de formigas visitantes às flores de *S. leucanthum* constituíram a guilda formiga furtadora-pilhadora (Tabela 1), as quais realizaram a sucção de néctar por visita legítima e por pilhagem secundária, mas sem o contato com anteras e estigma.

Por fim, a guilda visitante pilhador foi constituída por seis espécies, sendo três de abelhas, uma de vespa, uma de borboleta e uma de mosca (Tabela 1). Os visitantes pilhadores representaram a guilda mais prejudicial, compreendendo espécies que exploraram néctar por pilhagem primária (*Oxaea flavescens* Klug e *Xylocopa* sp.) e secundária (abelhas, vespa, borboleta e mosca), inviabilizando qualquer chance de polinização durante a visita.

Interação dos visitantes com as flores de *S. leucanthum*.

Algumas espécies com elevado grau de parentesco formaram guildas únicas como: polinizador casual, formiga furtadora-pilhadora, polinizador efetivo e visitante generalista, o que concorda com as observações de Den Boer (1985), segundo as quais as espécies taxonomicamente relacionadas apresentam grau significativo de similaridade ecológica. Outras pesquisas também encontraram o mesmo resultado quanto à ocorrência

de similaridade ecológica entre espécies aparentadas (e.g. Barbola *et al.* 2000, Viana & Kleinert 2005). Em razão disso, é esperada que espécies aparentadas possuam maior sobreposição em seus nichos tróficos. Contudo, a simples partilha de uma fonte de alimento explorada de maneira similar, ainda que principal, não implica na sobreposição do uso de recursos no sentido da teoria da competição (Barbola *et al.* 2000), cuja predição é de haver um limite na similaridade entre espécies competidoras para que elas possam coexistir, caso contrário ocorreria a exclusão de uma espécie por outra (MacArthur & Levins 1967, Pianka 1974). A coincidência na forma de utilização dos recursos florais é insuficiente para se afirmar algo em relação à sobreposição alimentar, uma vez que os horários de visita não foram aferidos. Segundo Barbola *et al.* (2000), algumas pesquisas informam a necessidade de outras condições mínimas para inferir algum grau de sobreposição alimentar, como por exemplo, a coincidência no período de atividade das espécies ao longo do ano e no horário de visita às flores de toda a comunidade.

Quanto à interação ecológica, a presença das guildas polinizador efetivo e polinizador casual foram fundamentais para promover a polinização por xenogamia; imprescindíveis ao desenvolvimento da reprodução de *S. leucanthum*. As guildas polinizador endogâmico e visitante generalista também trariam conseqüências importantes para a reprodução de *S. leucanthum*, uma vez que poderiam conferir resistência a perturbações como o declínio das espécies polinizadoras efetivas em determinados habitats. Fontaine *et al.* (2006) fizeram uma citação semelhante, atribuindo benefícios aos polinizadores generalistas em decorrência da perda dos polinizadores especialistas.

Entretanto, a exploração acentuada de pólen pelas guildas polinizador endogâmico e visitante generalista, em condições normais, provavelmente resulta em menor taxa de flores polinizadas na população de *S. leucanthum*. Segundo Degen & Roubik (2004), se a fração de pólen removido da flor para o corpo do polinizador for baixa, a proporção de deposição no estigma também será baixa, resultando na necessidade de a flor ser visitada várias vezes para ser depositada uma quantidade suficiente do pólen no estigma. Nessas condições, apenas as flores visitadas várias vezes pelos polinizadores efetivos receberiam carga polínica suficiente para se desenvolverem em frutos, sendo que as demais flores pouco visitadas provavelmente seriam abortadas devido à baixa quantidade de óvulos fecundados.

Outro fator favorável à polinização eficiente pela maioria dos polinizadores corporalmente grande, representado principalmente pelos polinizadores efetivos, é a potencial mobilidade entre plantas. Em contraste, abelhas sociais ou polinizadores pequenos geralmente forrageiam em apenas uma árvore e então voltam ao ninho (Nagamitsu & Inoue 1997).

Para as guildas que furtaram ou pilharam néctar, pesquisas indicam que esse comportamento tem um impacto potencialmente negativo nas plantas por vários mecanismos, incluindo o dano aos tecidos reprodutivos (Traveset *et al.* 1998), redução da atratividade de flores furtadas-pilhadas aos polinizadores realmente eficientes (Roubik 1982, Irwin & Brody 1998, Traveset *et al.* 1998, Cotton 2001), o investimento em recursos para repor o néctar removido (Pyke

1991, Navarro 1999) e até mesmo a interferência agressiva de alguns furtadores ou pilhadores sobre os polinizadores (Roubik 1982).

Contrariamente, se o néctar removido pelos furtadores ou pilhadores resultar em menos néctar disponível aos polinizadores, o resultado poderia ser o aumento reprodutivo da planta, uma vez que estando o recurso reduzido por flor, o fato pode acarretar visitas em mais flores pelo polinizador (Cushman & Beattie 1991). O furto ou a pilhagem pode também aumentar o nível de polinização por xenogamia se o polinizador responder ao recurso reduzido por vôos mais distantes entre plantas (Maloof 2001).

Neste estudo, sugere-se que a pilhagem de néctar produziu impacto negativo por torná-lo escasso principalmente após o meio-dia e, conseqüentemente, reduziu a atividade dos visitantes florais após esse período. Outro impacto negativo, semelhante ao mecanismo constatado por Traveset *et al.* (1998), foi o dano produzido no tecido reprodutivo feminino da flor de *S. leucanthum* pelos pilhadores de néctar. A perfuração do cone corolar, quando realizada por *T. spinipes*, freqüentemente danificou o estilete (órgão conector do estigma aos ovários), sendo que em alguns casos o dano foi tão intenso que produziu a ruptura desse órgão.

Por fim, a presença de várias guildas de visitantes florais foi interpretada como um baixo grau de especialização das flores de *S. leucanthum*. Contrariamente, espécies que possuem flores com alto grau de especialização apresentam menor número de guildas, influenciadas pela especificidade das espécies na exploração dos recursos florais (Bezerra & Machado 2003).

Taxa de visitação às flores. Foi estimada uma média de $48,2 \pm 8,84$ visitas por flor de *S. leucanthum* (Tabela 2). A guilda polinizador efetivo foi o segundo grupo mais freqüente com média de $16,1 \pm 8,43$ (33,3%) visitas por flor; valor semelhante em média, ao encontrado por Fischer & Leal (2006), de $16,1 \pm 5,28$ em flores de *Passiflora coccinea* Aubl., cuja polinização foi realizada pelo beija-flor *Phaethornis superciliosus margarettae* (Ruschi).

Dentre as visitas ocorridas nas flores de *S. leucanthum*, a média de $25,8 \pm 8,11$ (53,5%) visitas poderia resultar em polinização, tanto por xenogamia como por polinização endogâmica (Tabela 2). Portanto, quase metade das visitas ocorridas por flor foi considerada prejudicial por ter sido realizada através do furto e/ou pilhagem de néctar. Esse fato pode sugerir a geração de hipótese de coevolução imperfeita

Tabela 2. Número total médio de visitas realizadas por flor de *S. leucanthum*, utilizando-se a equação descrita na metodologia.

Visitante floral	Vção	F/ramos	V/flor	P	NP	Po	Ne
<i>Bombus</i> sp1	36,6	6,50 (10)	8,12	8,12	-	-	8,12
<i>Bombus</i> sp2	13,2	6,50 (5)	2,95	2,95	-	-	2,95
<i>Bombus</i> sp3	1,8	6,50 (4)	0,40	0,40	-	-	0,40
<i>Centris</i> sp1	16,2	7,22 (27)	4,30	4,30	-	-	4,30
<i>Ancylocelis</i> sp.	0,3	3,00 (1)	0,02	0,02	-	-	0,02
Lepidoptera sp2	1,2	48,60 (5)	0,28	0,28	-	-	0,28
Subtotal	69,3	-	16,07	16,07	-	-	16,07
<i>Hylocharis chrysur</i>	26,4	12,00 (32)	1,90	1,18	0,72	-	1,90
Throchilinae sp	6,3	12,92 (12)	1,24	1,24	-	-	1,24
<i>Phaethornis pretrei</i>	2,4	4,67 (3)	0,07	0,07	-	-	0,07
Subtotal	35,1	-	3,21	2,49	0,72	-	3,21
<i>Exomalopsis</i> sp.	9,6	4,50 (2)	1,21	1,21	-	1,21	-
Halictidae sp3	2,4	2,00 (4)	0,15	0,15	-	0,15	-
Halictidae sp5	2,1	1,67 (3)	0,16	0,16	-	0,16	-
Halictidae sp7	0,3	2,40 (5)	0,04	0,04	-	0,04	-
Megachilidae sp.	0,3	4,00 (1)	0,04	0,04	-	0,04	-
Subtotal	14,7	-	1,60	1,60	-	1,60	-
<i>Apis mellifera</i>	97,5	5,61 (8)	13,21	3,11	10,10	3,11	10,10
<i>Trigona spinipes</i>	89,4	3,49 (7)	8,87	1,02	7,85	1,02	7,85
Halictidae sp1	24,9	3,53 (3)	2,28	1,36	0,92	1,36	0,92
Halictidae sp4	2,4	3,00 (1)	0,21	-	0,21	-	0,21
Halictidae sp6	1,8	6,33 (2)	0,32	0,13	0,19	0,13	0,19
Subtotal	216	-	24,89	5,62	19,27	5,62	19,27

Continua

Tabela 2. Continuação.

Visitante floral	Vção	F/ramos	V/flor	P	NP	Po	Ne
<i>Centris</i> sp2	1,8	4,50 (2)	0,39	-	0,39	-	0,39
<i>Euglossa</i> sp.	1,8	2,75 (4)	0,23	-	0,23	-	0,23
<i>Polybia</i> sp2	0,6	2,00 (1)	0,04	-	0,04	-	0,04
<i>Polybia</i> sp3	0,3	1,00 (1)	0,01	-	0,01	-	0,01
<i>Polybia</i> sp4	0,3	1,00 (1)	0,01	-	0,01	-	0,01
Hesperiidae sp1	0,9	2,00 (1)	0,05	-	0,05	-	0,05
Pieridae sp.	0,3	4,00 (2)	0,04	-	0,04	-	0,04
Hesperiidae sp3	0,3	2,00 (1)	0,02	-	0,02	-	0,02
Subtotal	6,3	-	0,79	-	0,79	-	0,79
<i>Camponotus</i> sp1	5,4	1,00	0,12	-	0,12	-	0,12
<i>Camponotus</i> sp2	3,3	1,00	0,10	-	0,10	-	0,10
<i>Cephalotes</i> sp.	9,6	1,00	0,27	-	0,27	-	0,27
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	13,2	1,00	0,37	-	0,37	-	0,37
<i>Azteca</i> sp.	0,9	1,00	0,04	-	0,04	-	0,04
Subtotal	32,4	-	0,90	-	0,90	-	0,90
<i>Oxaea flavescens</i>	4,2	1,63 (8)	0,20	-	0,20	-	0,20
<i>Xylocopa</i> sp.	1,2	8,00 (5)	0,21	-	0,21	-	0,21
Halictidae sp2	3,9	2,00 (3)	0,21	-	0,21	-	0,21
<i>Polybia</i> sp1	1,2	2,00 (1)	0,07	-	0,07	-	0,07
Hesperiidae sp2	0,3	3,00 (1)	0,02	-	0,02	-	0,02
<i>Musca domestica</i>	0,3	2,00 (1)	0,02	-	0,02	-	0,02
Subtotal	11,1	-	0,73	-	0,73	-	0,73
Total	384,9	-	48,19	25,78	22,41	7,22	40,97

Vção: número médio de visitas por dia em 2-3 m² de ramos floridos; F/Ramos: número aproximado de flores visitadas por visita dentro da área de 2-3 m² de ramos floridos; V/flor: número de visitas realizadas por flor; número de visitas com possibilidade (P) ou não (NP) de promover a polinização; número de visitas para cada tipo de recurso coletado (Po: pólen; Ne: néctar). Valores em parênteses correspondem o total de indivíduos analisados.

na relação visitante-flor em *S. leucanthum*, relatada por Navarro (1999) como a incidência alta de visitantes furtadores e pilhadores de néctar. Por outro lado, sugere-se que a exploração de recursos por várias guildas de visitantes florais desenvolveu-se como uma maneira de conferir resistência à extinção da planta em função do declínio dos polinizadores efetivos (Fontaine *et al.* 2006).

Em condições de polinização natural, apenas 0,5% das flores se desenvolveram em frutos maduros (*in loco*). Dessa forma, estima-se que para cada fruto maduro ocorreram 9638 ± 1768 visitas às flores dentre todos os visitantes florais, ou então 3215 ± 1680 visitas pelas espécies da guilda polinizador efetivo. A elevada quantidade de visitas por fruto maduro evidencia a baixa eficiência dos polinizadores efetivos, refletindo em alto custo energético imposto à planta.

A comunidade nectarífera respondeu pela média de 41,0 ± 8,01 (85%) visitas por flor, restando uma média de 7,2 ± 2,00 (15%) visitas por flor aos visitantes coletores de pólen (Tabela 2). Tal resultado corrobora as características de flores melitófilas (Faegri & van der Pijl 1979), as quais oferecem principalmente néctar aos visitantes florais.

A presença de guia-de-néctar nas flores de *S. leucanthum* também pode ter facilitado sua exploração pelos visitantes florais (Sprengel 1793). Flores com guia-de-néctar suportam algumas condições, como a redução do custo calórico e do tempo requerido para o polinizador manusear uma flor. Uma vez que o polinizador escolhe as flores baseadas em seus valores esperados em termos de taxa líquida de produção calórica, além de os mesmos poderem aprender a associar o guia-de-néctar com o recurso esperado e discriminar as flores carentes de guia, pelo menos uma vez eles tiveram acesso a tais flores (Waser 1983).

Em experimentos com beija-flores e mamangavas na polinização de *Delphinium nelsonii* Greene, Waser & Price (1981) determinaram que plantas raras com flores albinas não são visitadas porque elas não apresentam o guia-de-néctar, encontrado nas flores azuis normais.

Dentre as espécies que coletaram tanto o pólen quanto o néctar e comportaram-se como visitantes legítimos e furtadores-pilhadores, a Tabela 3 mostra a frequência de forrageamento para cada tipo de visita e recurso coletado. A abelha *T. spinipes* foi a espécie que apresentou a maior

Tabela 3. Número e frequência de flores visitadas pelos visitantes que exploraram mais de um recurso e/ou exploraram por mais de uma maneira, dentro da área de 2-3 m² de ramos floridos de *S. leucanthum*.

Visitante floral	Flores visitadas		Frequência (%)			
	Pólen	Néctar	Pólen	Néctar	Pilhagem	Visitação legítima
<i>H. chrysur</i>	-	12 (32)	-	100	37,9	62,1
<i>Apis mellifera</i>	5 (2)	5,8 (6)	26,4	73,6	23,6	76,4
<i>T. spinipes</i>	5,5 (4)	3,3 (3)	7,3	92,7	90,4	9,6
Halictidae sp1	4 (2)	3 (1)	52,6	47,4	15,9	84,1
Halictidae sp4	-	3 (1)	-	100	75	25
Halictidae sp6	4	11 (1)	66,7	33,3	13,3	86,7
<i>Camponotus</i> sp1	-	1	-	100	82,2	17,8
<i>Camponotus</i> sp2	-	1	-	100	78,8	21,2
<i>Pseudomyrmex</i> sp.	-	1	-	100	13	87

Valores em parênteses correspondem ao total de indivíduos analisados.

freqüência de pilhagem de néctar o que, juntamente com sua alta predominância na atividade de forrageamento, fez dela a espécie que mais danificou flores de *S. leucanthum*.

Apenas as abelhas *T. spinipes*, *O. flavescens* e *Xylocopa* sp foram capazes de efetuar pilhagem primária; comportamento descrito por Inouye (1980) como o de perfurar a corola das flores para coletar néctar. Todas as demais espécies pilhadoras utilizaram os orifícios produzidos por essas abelhas, sendo denominadas segundo Inouye (1980) de pilhadores secundários. Portanto, na ausência das três espécies pilhadoras primárias no local de estudo, todas as demais espécies pilhadoras deixariam de sugar néctar das flores de *S. leucanthum*.

O beija-flor *H. chrysur* também realizou pilhagem primária nas flores de *S. leucanthum*, mas a perfuração ocorreu muito acima do reservatório de néctar, o que inviabilizou o uso dessa perfuração pelas demais espécies pilhadoras secundárias.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Dr José Benedito Perrella Balestieri pela identificação das abelhas, ao Dr Rogério Silvestre pela identificação das formigas e ao Dr Alan Sciamarelli pela identificação da espécie vegetal estudada, todos pertencentes à Faculdade de Ciências Biológicas e Ambientais da Universidade Federal da Grande Dourados. Ao doutorando José Milton Longo, da Universidade Federal de Mato Grosso do Sul pela identificação dos beija-flores. A Emilio Colzani pela confecção da Fig. 1. À SOMECO pela permissão do desenvolvimento do estudo na área e fornecimento de dados métricos da mesma. Ao INMET pelo fornecimento dos dados ambientais de 2006 (precipitação, temperatura e velocidade do vento). À Universidade Estadual de Mato Grosso do Sul/Unidade Universitária de Ivinhema pelo empréstimo do luxímetro e ao CNPq pela bolsa concedida ao primeiro autor.

Referências

- Barbola, I.F., S. Laroca & M.C. Almeida. 2000. Utilização de recursos florais por abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) da Floresta Estadual Passa Dois (Lapa, Paraná, Brasil). Rev. Bras. Entomol. 44: 9-19.
- Bezerra, E.L.S. & I.C. Machado. 2003. Biologia floral e sistema de polinização de *Solanum stramonifolium* Jacq. (Solanaceae) em remanescente de Mata Atlântica, Pernambuco. Acta Bot. Brasil. 17: 247-257.
- Cane, J.H. 2001. Habitat fragmentation and native bees: A premature verdict? Cons. Ecol. 5: 3. Disponível em: <<http://www.consecol.org/vol5/iss1/art3>>, acesso em 18/12/2007.
- Cotton, P.A. 2001. The behavior and interactions of birds visiting *Erythrina fusca* flowers in the Colombian Amazon. Biotropica 33: 662-669.
- Cushman, J.H. & A.J. Beattie. 1991. Mutualisms: Assessing the benefits to hosts and visitors. Trends Ecol. Evol. 6: 191-195.
- Degen, B. & D.W. Roubik. 2004. Effects of animal pollination on pollen dispersal, selfing, and effective population size of tropical trees: A simulation study. Biotropica 36: 165-179.
- Den Boer, P.J. 1985. Exclusion, competition or coexistence? A question of testing the right hypothesis. Z. Zool. Syst. Evol. 23: 259-274.
- Faegri, K. & L. van der Pijl. 1979. The principles of pollination ecology. 3 ed. London, Pergamon Press, 244p.
- Feinsinger, P. & R.K. Colwell. 1978. Community organization among Neotropical nectar-feeding bird. Am. Zool. 18: 779-795.
- Fischer, E. & I.R. Leal. 2006. Effect of nectar secretion rate on pollination success of *Passiflora coccinea* (Passifloraceae) in the Central Amazon. Braz. J. Biol. 66: 747-754.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet & M. Loreau. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. Plos Biol. 4: 129-135.

- Fournier, L. 1974. Un método cuantitativo para la medición de características fenológicas en árboles. *Turrialba* 24: 422-423.
- Grant, K. & V. Grant. 1968. *Hummingbirds and their flowers*. New York, Columbia University Press, 115p.
- Harder, L.D. & S.C.H. Barrett. 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants, p.140-190. In D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.), *Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants*. New York, Chapman and Hall, 410p.
- Hatjina, F., J.B. Free & R.J. Paxton. 1999. Hive-entrance pollen transfer devices to increase the cross-pollination potential of honey bees. II. Examination of three materials and pollen viability. *J. Apic. Res.* 38: 3-9.
- Heinrich, B. 1979. *Bumblebee economics*. Cambridge, Massachusetts, Harvard University Press, 245p.
- Hoelmes, R.T. & H.F. Recher. 1986. Determinants of guilds structure in Forest bird communities: an intercontinental comparasion. *Condor* 88: 427-439.
- Inouye, D.W. 1980. The terminology of floral larceny. *Ecology* 61: 1251-1253.
- Irwin, R.E. & A.K. Brody. 1998. Nectar robbing in *Ipomopsis aggregata*: Effects on pollinator behavior and plant fitness. *Oecologia* 116: 519-527.
- Joern, A. & R. Lawlor. 1981. Guild structure in grasshopper assemblages based on food and microhabitat resources. *Oikos* 37: 93-104.
- Kay, K.M. & D.W. Schemske. 2003. Pollinator assemblages and visitation rates for 11 species of Neotropical *Costus* (Costaceae). *Biotropica* 35: 198-207.
- Lorenzi, H. 2000a. *Plantas daninhas do Brasil: Terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas*. 3. ed. Nova Odessa, SP, Instituto Plantarum, 608p.
- Lorenzi, H. 2000b. *Árvores brasileiras: Manual de identificação e cultivo de plantas arbóreas nativas do Brasil*. 3.ed., vol. I, Nova Odessa, SP, Instituto Plantarum, 352p.
- MacArthur, R.H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *Am. Nat.* 101: 337-385.
- Maloof, J.E. 2001. The effects of a bumble bee nectar robber on plant reproductive success and pollinator behavior. *Am. J. Bot.* 88: 1960-1965.
- Murawski, D.A. & I.E. Gilbert. 1986. Pollen flow in *Psiguria warscewiczii*: A comparison of *Heliconius* butterflies and hummingbirds. *Oecologia* 68: 161-167.
- Nagamitsu, T. & T. Inoue. 1997. Aggressive foraging of social bees as a mechanism of floral resource partitioning in an Asian tropical rainforest. *Oecologia* 110: 432-439.
- Navarro, L. 1999. Pollination ecology and effect of nectar removal in *Macleania bullatu* (Ericaceae). *Biotropica* 31: 618-625.
- Pianka, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 71: 2141-2145.
- Pyke, G.H. 1991. What does it cost a plant to produce floral nectar? *Nature* 350: 58-59.
- Proctor, M. & P. Yeo. 1972. *The pollination of flowers*. New York, Taplinger Publ. Company, 418p.
- Reis, A., R.M. Zambonin & E.M. Nakazono. 1999. Recuperação de áreas florestais degradadas utilizando a sucessão e as interações planta-animal, 42p. In J.P.O. Costa (ed.). *Série Cadernos da Reserva da Biosfera da Mata Atlântica*. São Paulo: Cetesb.
- Richards, A.J. 1997. *Plant breeding systems*. London, George Allen & Unwin Ltd., 529p.
- Root, R.B. 1967. The niche exploitation pattern of the Blue-gray Gnatcatcher. *Ecol. Monogr.* 37: 317-350.
- 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*. New York, Cambridge University Press, 514p.
- Sakagami, S.F., S. Laroca & J.S. Moure. 1967. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (Pr), south Brazil. Preliminary report. *J. Fac. Sci. Hokkaido Univ.* 6 19: 190-250.
- Sprengel, C.K. 1793. *Das entdeckte Geheimniss der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen*, p.3-43. Berlin, Vieweg. (Translated into English by P. Haase, 1996): In D.G. Lloyd & S.C.H. Barrett (eds.), *Floral biology*. New York, Chapman & Hall, 410p.
- Stephenson, A.G. & R.I. Bertin. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants, p.109-149. In L. Real (ed.), *Pollination biology*. Orlando, Florida, Academic Press, Inc., 338p.
- Traveset, A., M.F. Willson & G. Sabag. 1998. Effect of nectar-robbing birds on fruit set of *Fuchsia magellanica*: A disrupted mutualism. *Funct. Ecol.* 12: 459-464.
- Viana, B.F. & A.M.P. Kleinert. 2005. A community of flower-visiting bees (Hymenoptera: Apoidea) in the coastal sand dunes of northeastern Brazil. *Biota Neotrop.* 5: 1-14. Disponível em: <<http://www.biotaneotropica.org.br/v5n2/pt/-abstract>>. Acesso em: 12 mar. 2006.
- Viana, B.F. & A.M.P. Kleinert. 2006. Structure of bee-flower system in the coastal sand dune of Abaeté, northeastern Brazil. *Rev. Bras. Entomol.* 50: 53-63.
- Waser, N.M. 1982. A comparison of distances flown by different visitors to flowers of the same species. *Oecologia* 55: 251-257.
- Waser, N.M. 1983. The adaptive nature of floral traits: Ideas and evidence, p.241-285. In L. Real (ed.), *Pollination biology*. Orlando, Florida, Academic Press, Inc., 338p.
- Waser, N. M. & M.V. Price. 1981. Pollinator choice and stabilizing selection for flower color in *Delphinium nelsonii*. *Evolution* 35: 376-390.
- Zavatini, J.A. 1992. Dinâmica climática no Mato Grosso do Sul. *Geografia*. Rio Claro: IGCE/UNESP 17: 65-91.