



ENTRE FLORES E VISITANTES: ESTRATÉGIAS DE DISPONIBILIZAÇÃO E COLETA DE RECURSOS FLORAIS

Gudryan Jackson Barônio^{1,2}, Bárbara Matos da Cunha Guimarães¹, Larissa Chagas de Oliveira³, Lilian Rodrigues Ferreira Melo¹, Pedro Reis Antunes¹, Renan Kobal de Oliveira Alves Cardoso¹ & Thayane Nogueira Araújo¹

¹ Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação de Recursos Naturais, Campus Umuarama, R. Ceará, s/n, Bloco 2D, CEP 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil.

² Universidade Federal do ABC, Programa de Pós-Graduação em Evolução e Diversidade, Campus São Bernardo do Campo, R. Arcturus, n. 3, Jardim Antares, CEP 09606-070, São Bernardo do Campo, SP, Brasil.

³ Universidade Federal de Uberlândia, Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Campus Umuarama, R. Ceará, s/n, Bloco 2D, CEP 38400-902, Uberlândia, MG, Brasil.

E-mails: gudryan@gmail.com (*autor correspondente), bmatoscg@gmail.com, oliveiralarissach@gmail.com, lilianferreiramelo@gmail.com, ped_antunes@hotmail.com, renankcardoso@gmail.com, thayane.n.a@gmail.com

Resumo: Os recursos florais estão diretamente relacionados ao estabelecimento e manutenção de interações entre plantas e visitantes. Assim, os interagentes têm diferentes graus de dependência, que são definidos principalmente pelas estratégias das plantas em disponibilizar os recursos florais e pelas apresentadas pelos visitantes em coletar estes recursos. No entanto, as diferenças morfológicas e comportamentais dos visitantes permitem que eles assumam diferentes papéis - além de polinizadores - nas interações com as plantas, atuando como pilhadores ou ladrões de recurso. Nesse sentido, as plantas exibem diferentes estratégias de disponibilização de recursos enquanto os visitantes florais exibem diferentes estratégias de forrageamento para a obtenção desses recursos. Apresentamos aqui seções específicas sobre os principais recursos florais: néctar, pólen, óleo, resinas e perfumes florais com objetivo de revisar criticamente a literatura e apresentar: (1) as estratégias utilizadas pelas plantas para manter os polinizadores visitando suas flores e minimizar o desperdício de recursos, e (2) as estratégias utilizadas pelos visitantes para otimizar seu comportamento durante o forrageamento em função da disponibilidade de recursos florais. A manutenção da disponibilidade de recursos florais depende da manutenção de polinização, que por sua vez é condicionada ao modo como os visitantes se comportam durante a coleta e forrageio dos recursos nas flores. Dessa forma, as relações entre plantas e visitantes florais polinizadores são mutualísticas, embora os interesses sejam contrários, havendo a exploração mútua na qual os visitantes necessitam de recursos disponibilizados pelas plantas e estas necessitam de serviço de polinização efetuados pelos visitantes.

Palavras-chave: interação planta-polinizador; ladrão de recursos; pilhador de recursos; polinização; visitantes florais.

BETWEEN FLOWERS AND VISITORS: STRATEGIES OF AVAILABILITY AND COLLECTION OF FLORAL RESOURCES. Floral resources are strongly related to the establishment and maintenance of plant-pollinator interactions. Interacting species have different degrees of dependence, which are defined mainly by the strategies of plants to make available the floral resources and those presented by visitors in collecting these resources. However, morphological and behavioral differences among visitors allow them

to assume different roles - beyond the one of pollinators - in interactions with plants. For instance, floral visitors can act as resource thieves or robbers. Thus, plants exhibit different resource distribution strategies while the floral visitors exhibit different foraging strategies to obtain floral resources. We present specific sections on the main floral resources: nectar, pollen, oil, resins and perfumes with the purpose of critically review the literature in order to present: (1) the strategies used by plants to maintain pollinators visiting on flowers without waste floral resources, and (2) the strategies used by the animals to optimize their foraging as a function of the floral resources. The maintenance of the availability of floral resources depends on the maintenance of pollination, which in turn is conditioned to the way visitors behave during the visit in search of floral resources. Therefore, relationships between plants and floral visitors tend to be mutualistic, based relationships even when the individual interests are opposite. In this sense, there is some mutual exploration in which visitors explore resources made available by plants, which in their turn explore the pollination service done by visitors.

Keywords: floral rewards; floral visitor; plant-pollinator interaction; robber; thief.

INTRODUÇÃO

Os recursos florais modulam o estabelecimento e manutenção de algumas relações mutualísticas entre plantas e animais e são definidos como qualquer componente que seja utilizado pelos visitantes florais (Aronne *et al.* 2012, Agostini *et al.* 2014, Fowler *et al.* 2016). De acordo com a disponibilidade desses recursos, os custos e benefícios envolvidos nessas relações mutualísticas podem variar de acordo com o tipo de associação entre as espécies ou táxons interagentes, direcionando-as entre mutualismos e antagonismos (Bronstein 1994, Ness 2006, Pike 2010). No entanto, o custo das interações é que determina a manutenção da relação entre os interagentes, consequentemente supõe-se que em uma interação mutualística os custos da interação sejam inferiores aos benefícios adquiridos com ela, especialmente entre plantas e polinizadores onde há oferta de recursos florais em troca de serviços de polinização (Bronstein 1994, Pyke 2016). Assim, caso a oferta de recursos para os polinizadores não seja viável, a interação tem um potencial reduzido e consequentemente ocorrerá em menor frequência.

Nas interações planta-polinizador existem diferentes graus de dependência entre os organismos, bem como dos recursos florais disponíveis, que variam no tempo e espaço (Thompson & Fernandez 2006, Gómez *et al.* 2009, Blüthgen & Klein 2011, Vázquez *et al.* 2012). O modo como esses recursos são apresentados e disponibilizados

pelas plantas influencia o comportamento dos visitantes florais (Varassin 2001, Harder & Barret 2006). Assim, a disponibilidade dos recursos pode incrementar as visitas de polinizadores, devido às diferenças na quantidade e qualidade do recurso que está sendo oferecido/explorado (Gumbert 2000, Pellmyr 2002, Makino *et al.* 2007, Cappellari *et al.* 2011, 2012).

No entanto, de acordo com os diferentes comportamentos de coleta de recursos durante a visita floral e com características morfológicas de alguns visitantes, estes podem ou não gerar efeitos positivos à reprodução das plantas com as quais interagem. Além de atuarem como polinizadores, os visitantes também podem atuar como ladrões ou pilhadores de recursos – esgotando o que poderia ser direcionado aos polinizadores efetivos e consequentemente afetando a frequência de visitas destes a determinada planta (Irwin *et al.* 2010, Alves-dos-Santos *et al.* 2016). Dessa forma, quando a coleta do recurso sem o contato com as estruturas reprodutivas acontece sem prejuízo direto à flor, não comprometendo a antese, a viabilidade e a aparência, os visitantes são chamados de pilhadores – *thief*, em inglês. No entanto, é possível que o visitante obtenha os recursos ao mesmo tempo em que danifica os tecidos/peças florais causando prejuízos diretos à flor, principalmente no que se refere a atratividade aos outros visitantes, neste caso são chamados de ladrões de recurso – *robber*, em inglês (Inouye 1980, Irwin *et al.* 2010).

A disponibilidade temporal dos recursos florais aos diferentes visitantes pode ser alterada de acordo com os resultados das interações, mutualísticas ou antagonísticas, determinadas pelas características morfológicas e comportamentais de cada interagente (Biesmeijer *et al.* 1999, Dworschak & Blüthgen 2010), permitindo assim a competição por tais recursos. A manutenção da disponibilidade de recursos florais por uma espécie para os seus polinizadores depende da constante aptidão reprodutiva, que evolutivamente é garantida pela interação com os próprios polinizadores. Dessa forma, possíveis reduções nas interações entre plantas e polinizadores podem afetar diversas outras interações devido a uma redução na disponibilidade de recursos florais. Por exemplo, a presença de pilhadores na flor pode alterar o comportamento de visita dos polinizadores e levar a maiores taxas de polinização cruzada, favorecendo a qualidade das sementes formadas (Almeida-Soares *et al.* 2010). Em outros casos, a presença de pilhadores pode prejudicar o padrão de distribuição temporal de recursos ao longo da antese e a frequência de visitas dos polinizadores, causando redução na quantidade de frutos e sementes produzidas (Toresan-Silingardi & Del-Claro 1998, Zhang *et al.* 2014).

O forrageamento dos visitantes em busca de recursos florais permite que estes sejam obtidos e que as plantas recebam serviços de polinização, no entanto existem alguns conflitos de interesse na otimização da atividade de forrageamento (Ohashi & Thomson 2013). Por exemplo, para os polinizadores é interessante coletar o máximo possível do que é disponibilizado pelas plantas, no entanto, para as plantas não é interessante que um mesmo visitante colete todo o recurso, como o pólen, de uma só vez pois pode reduzir a probabilidade de sucesso reprodutivo (Sáez *et al.* 2014), especialmente o masculino. Assim, diversas estratégias são utilizadas pelo visitante, por exemplo: a pré-avaliação para determinação de uma rota de forrageamento (Ohashi *et al.* 2007), a competição devido à diferentes eficiências de coletas entre os visitantes (Ohashi *et al.* 2008, Barônio *et al.* 2017) ou ainda a remoção de competidores (Ohashi *et al.* 2013). No entanto, as plantas também possuem estratégias para evitar a

perda e/ou desperdício de recursos, em especial o pólen que é imprescindível à reprodução sexuada (Luo *et al.* 2008, Vallejo-Marín *et al.* 2009), ou ainda para exigir que os visitantes tenham comportamentos mais eficientes, de modo a garantir a polinização durante a visita para a coleta de recursos (Russell *et al.* 2017). Nesse sentido, a disponibilidade de recursos florais e o comportamento de forrageamento dos polinizadores estão fortemente ligados a aptidão reprodutiva das plantas.

Desta maneira, as abelhas são caracterizadas como o mais importante grupo de visitantes polinizadores, não somente pela sua diversidade e hábito alimentar, mas também devido aos diferentes comportamentos de visita, o que abrange comportamentos generalistas e especialistas e está relacionado também às estratégias reprodutivas das plantas visitadas. Apresentamos aqui seções específicas sobre os principais recursos florais alimentícios e não alimentícios utilizados por abelhas (pólen, néctar, óleos, resinas, perfumes) com objetivo de realizar levantamento da literatura e apresentar: (1) as estratégias utilizadas pelas plantas para manter os polinizadores visitando as flores sem desperdício dos recursos, e (2) as estratégias utilizadas pelos visitantes para otimizar seu forrageamento em função da disponibilidade dos recursos florais.

MATERIAL E MÉTODOS

As informações aqui apresentadas em seções próprias sobre cada tipo de recurso floral explorado pelos visitantes florais foram compiladas de artigos obtidos através das plataformas: Portal Periódicos CAPES, do *Web of Science* e Google Acadêmico. O levantamento destes trabalhos não foi necessariamente associado à um conjunto de palavras-chaves ou filtros, mas pautou-se na a intenção conjunta de caracterizar os recursos disponibilizados e seu modo de utilização. Assim, a busca de artigos científicos sobre os diferentes recursos florais abordados partiu *a priori* dos artigos clássicos e amplamente citados, mas incluiu também artigos recentes e relevantes sobre diferentes perspectivas dos interagentes: plantas e polinizadores.

PÓLEN

O grão de pólen está presente em todas as fanerógamas e tem papel imprescindível na sua reprodução sexuada por conter no interior o gametófito masculino. Esse recurso é altamente nutritivo para a maioria dos visitantes que o forrageiam, sendo fonte de proteínas, lipídios, minerais e vitaminas (Herbert & Shimanuki 1978, Szczesna 2007, Avni *et al.* 2014). Além disso, a necessidade de nitrogênio de diversos animais que se alimentam de partes florais, como abelhas, besouros e ácaros, é provida pelo pólen, que também pode ser suplementar na dieta de mamíferos e aves (Roulston *et al.* 2000).

Do ponto de vista da espécie vegetal, oferecer grão de pólen como recurso alimentar principal ou secundário (Westerkamp 1996), implica em desenvolver estratégias para lidar com demandas conflitantes (*trade-offs*) entre atrair o visitante floral oferecendo o pólen como único recurso e garantir a deposição dos grãos nas superfícies estigmáticas (polinização), evitando que o visitante floral se alimente de todos os grãos de pólen sem realizar a polinização (pilhagem). As estratégias podem se basear na posição, formato ou ainda coloração das peças florais. O tamanho e a quantidade de grãos de pólen presentes nas anteras podem ser considerados estratégias de alocação de energia, ou estar relacionados às limitações morfológicas apresentadas pelas flores (Cruden 2000).

Uma forma de evitar a perda excessiva de grãos de pólen é através de anteras poricidas, nas quais estes são liberados através de um ou mais poros laterais. Aproximadamente 20.000 espécies de angiospermas apresentam anteras com este tipo de abertura (Buchmann 1983). A presença desse tipo de antera, que implica na necessidade de vibração para a coleta de pólen (*buzz-pollination*), evita grande remoção de grãos de pólen por pilhadores, que comumente não contribuem no sucesso reprodutivo das plantas (Hargreaves *et al.* 2009). A presença de anteras poricidas está fortemente relacionada à heteranteria, que se caracteriza pela diferenciação dos estames em tamanho, forma e cor (Luo *et al.* 2009). A hipótese da existência de um processo de divisão de trabalho (Müller 1881, Forbers 1882, Müller 1883), postula que um grupo de estames teria funções

reprodutivas, usualmente denominados estames de polinização, enquanto o outro grupo produziria e disponibilizaria pólen para a utilização como recurso pelas abelhas, denominados estames de alimentação (Luo *et al.* 2008, Vallejo-Marín *et al.* 2009). De fato, essa estratégia reduz os custos do consumo de pólen pelos polinizadores, favorecendo o sucesso reprodutivo das plantas (Luo *et al.* 2008, Vallejo-Marín *et al.* 2009, Ferreira & Araújo 2016). O conjunto de estames destinados à atração dos visitantes usualmente apresenta cores mais conspícuas e contrastantes em relação às pétalas, além de posição mais centralizada na flor, enquanto àqueles relacionados com a função de polinização, apresentam colorações mais inconspícuas e posições periféricas (Jesson & Barrett 2003). Devido à eficiência das abelhas na remoção dos grãos de pólen, as plantas devem desenvolver estratégias para evitar que esse recurso seja removido por completo. Em *Campanula rapunculoides*, por exemplo, a posição das pétalas induz a abelha a coletar pólen de partes limitadas da antera, diminuindo a quantidade de pólen retirado e aumentando a taxa de visitação (Schlindwein *et al.* 2005). Já a espécie *Desmocelis villosa*, apresenta, além da heteranteria, outras estratégias para a economia de recursos (Ferreira & Araújo 2016). Como consequência da diferença de coloração e posição das anteras, a quantidade de grãos de pólen removidos é maior em cerca de 80% e 38%, respectivamente, nas anteras de alimentação do que nas de polinização após a visita das abelhas a flores desta espécie. Além disso, apenas metade das anteras é utilizada para alimentação das abelhas, sendo as outras consideradas anteras de polinização, nas quais a disponibilidade de pólen é maior comparada às anteras de alimentação (Ferreira & Araújo 2016). Outro exemplo de deposição diferenciada por heteranteria está representado no gênero *Senna*, cujas espécies podem apresentar maior proporção de pólen viável nas anteras longas (anteras de polinização) em comparação com as anteras pequenas (anteras de alimentação) (Luo *et al.* 2009, Wolowski & Freitas 2010). No sentido de melhor sinalizar a flor, o pólen pode ainda ser uma pista sensorial para o forrageamento dos visitantes, apresentando além das funções de reprodução (plantas) e alimentação (visitantes), uma terceira função, de comunicação entre os interagentes

(planta-polinizador), na qual o pólen pode atuar como um sinal multimodal (*e.g.*, visual, olfativo, gustativo e tátil), estimulando os visitantes sensorialmente (Nicholls & Hempel-de-Ibarra 2017, Wilmsen *et al.* 2017).

Dentre os grupos que utilizam o grão de pólen como fonte alimentar, as abelhas são consideradas o principal, pois o pólen é o alimento fundamental dos imaturos (Michener 2007). A decisão de forrageamento dos animais que buscam por esse recurso pode ser influenciada pela concentração de proteínas (qualidade) nos grãos de pólen (Roulston *et al.* 2000). A composição química dos grãos de pólen, traduzido como a qualidade do recurso, por exemplo, influencia o comportamento das abelhas alterando a quantidade de pólen coletado e a probabilidade de visitas sequenciais a flores similares, ambos relevantes para o sucesso reprodutivo das plantas (Muth *et al.* 2016). Em contrapartida, abelhas generalistas podem apresentar condutas flexíveis, aumentando sua eficiência na coleta de pólen ao utilizarem comportamentos de acordo com a especificidade da morfologia floral (Russell *et al.* 2017). Essa flexibilidade comportamental tem consequências interessantes para as abelhas, que conseguem maior quantidade desse recurso ao final de um longo período de forrageamento. No entanto, há um problema para as plantas, pois se houver um maior número de espécies sendo visitadas ao mesmo tempo (sobreposição de floração), abelhas com comportamento de forrageamento flexível causariam maior deposição de pólen hetero-específico, o que desperdiça grãos de pólen e pode causar interferência negativa entre as distintas espécies de plantas (Carvalho & Medel 2016, Fonseca *et al.* 2016).

Abelhas apresentam estratégias de comportamento complementares às formas de disponibilização de recursos apresentadas pelas plantas. Dentre elas está o comportamento de vibração (*buzz-pollination*) realizado por algumas espécies de abelhas para a remoção dos grãos de pólen das anteras poricidas (Buchmann & Hurley 1978, Buchmann 1983). Nesse tipo de comportamento, a abelha visita a flor posicionando a parte ventral do corpo sobre as anteras, enquanto se prende a sua base com as mandíbulas e realiza a vibração dos músculos torácicos, resultando em uma grande liberação de grãos de pólen (De Luca & Vallejo-

Marín 2013). Algumas abelhas que não apresentam o comportamento de vibração para o forrageamento realizam a retirada do recurso de anteras poricidas através da remoção com as pernas, mandíbula e glossa no ápice dos cones (*milking*). Apesar da eficácia na remoção do recurso, a abelha passa muito mais tempo na flor e tem um gasto energético maior que aquela que apresenta o comportamento de polinização por vibração (Santos 2013, Zambon & Agostini 2017).

Além de adaptações morfológicas relacionadas com a liberação e a deposição diferencial de pólen no corpo das abelhas, algumas plantas apresentam ornamentações na parede do pólen (Lunau *et al.* 2015), como estratégia para diminuir a perda excessiva de grãos. A parede externa dos grãos de pólen pode apresentar diferentes padrões de ornamentações e estruturas, como espinhos e báculos (Salgado-Labouriau 1973), no entanto, não há informação suficiente para avaliar quais as implicações disso para as interações planta-polinizador. Apesar dos poucos estudos sobre o tema, conhece-se que algumas espécies de abelhas, após visitas em determinadas plantas, descartam os grãos de pólen ornamentados ou não os acondicionam no alimento larval (Azo'o *et al.* 2011). Dentre as ornamentações existentes, foi observado que algumas abelhas corbiculadas apresentaram dificuldade em armazenar e optam por não coletar os grãos com espinhos na superfície, como um mecanismo de defesa mecânica dos grãos à coleta de pólen (Lunau *et al.* 2015).

NÉCTAR

O néctar é o mediador mais importante nas interações planta-animal em relação aos demais recursos ofertados pelas flores (Heil 2011). Secretado por diferentes estruturas vegetais (*e.g.*, folhas, flores, caules) através dos nectários ou tecidos nectaríferos, o néctar é composto principalmente por água e açúcares como sacarose, glicose e/ou frutose, que variam em concentração e proporção (Nicolson & Thornburg 2007).

Ainda que seja incerta, alguns estudos baseados principalmente na filogenia das espermatófitas apontam para uma origem diversa

dos nectários, sendo mais comuns nas angiospermas e com surgimento provável no Cretáceo (Endress 1994, Pellmyr 2002). Neste grupo, o número de plantas que produzem o néctar como recurso aos visitantes florais é elevado, da mesma forma que também ocorre em algumas gimnospermas (Heil 2011). Apesar das pressões atuantes sobre as interações das plantas com seus polinizadores selecioná-las para a produção de néctar, esse recurso pode ter se originado inicialmente nas plantas independente das interações destas com animais (De la Barrera & Nobel 2004). Por obterem nitrogênio de outras fontes, como pólen e insetos, o néctar não é uma recompensa tão necessária aos animais nectarívoros (Thien *et al.* 2000). Devido a isso algumas hipóteses acerca da origem desse recurso giram em torno das propriedades do floema. Uma delas, a hipótese de vazamento do floema, aponta a secreção de néctar como resultado de um vazamento da solução devido à fraqueza das estruturas em desenvolvimento expostas à alta pressão hidrostática no floema. Já a hipótese da excreção de açúcar propõe a produção de néctar como estratégia de remoção do excesso de solutos presentes no floema. Embora difiram em alguns pontos, ambas as hipóteses se complementam e são importantes para explicar a origem do néctar em diferentes estágios de desenvolvimento da planta (De la Barrera & Nobel 2004).

Além de conferir função de nutrição aos visitantes, ao ofertar o néctar como recurso, a espécie vegetal pode manipular o comportamento de visita de seus polinizadores bem como pode inibir e proteger-se contra a atuação de pilhadores e microorganismos (Bailey *et al.* 2007, Nicolson & Thornburg 2007, Pyke 2016). A planta é capaz de realizar tais funções por meio do controle da composição química e da dinâmica de produção do néctar, definida pelos padrões de secreção, interrupção e reabsorção deste recurso (Galetto & Bernardello 1996, 2005), o que resulta em consequências visíveis ao seu sucesso reprodutivo. Além disso, numa via de mão dupla, tais parâmetros controlados pelas plantas podem influenciar e serem influenciados pelos polinizadores e seu comportamento de forrageamento (Baker & Baker 1990, Corbet 2003, Galetto & Bernardello 2005).

A frequência e o tempo de visita dos poliniza-

dores nas plantas que oferecem néctar estão relacionados com as variações de concentração, volume e a composição do recurso nestas (Galetto & Bernardello 1996, Bernardello *et al.* 1999, Nicolson & Nepi 2005). Essa variabilidade não se detém ao nível da espécie, mas pode ocorrer entre populações, indivíduos, flores do mesmo indivíduo e até mesmo nectários das mesmas flores (Canto *et al.* 2007, Herrera *et al.* 2008). Assim, a forma como essas variações são distribuídas dentro de um indivíduo ou população pode apresentar padrões espaciais que influenciam o forrageamento dos polinizadores. Por exemplo, em plantas que apresentam padrões de distribuição agrupada do néctar entre indivíduos os polinizadores tendem a forragear também entre as flores vizinhas, estratégia que pode ou não ser interessante, pois favorece a troca de pólen entre diferentes flores de uma mesma planta ou a geitonogamia (Corbet 2003, Hanoteaux *et al.* 2013). Outros estudos têm mostrado que a produção diferencial de néctar em plantas com segregação sexual pode contribuir para a redução dos níveis de autogamia, como em *Dictamnus albus* (Fisogni *et al.* 2011). Nesta espécie com flores protândricas isso acontece devido à indução de um caminho de forrageamento aos polinizadores, partindo da base (com flores mais velhas e maiores recompensas) para o topo (com flores mais novas e menores recompensas), aumentando a probabilidade de visitarem flores funcionalmente masculinas (topo) após já terem passado pelas flores com função feminina (base) (Fisogni *et al.* 2011). Nestes exemplos de ajuste de recompensa pelas plantas, os polinizadores (abelhas) também têm seu *fitness* influenciado positivamente, uma vez que obtêm um lucro alto (coletando grandes quantidades de néctar) com poucos esforços e gastos energéticos, por não precisar percorrer grandes distâncias em busca do recurso.

Além da exposição a variações microclimáticas locais, nas plantas com longos períodos de apresentação de néctar, o forrageamento de diferentes visitantes também pode afetar as características desse recurso, como sua reabsorção, composição e concentração, que são adaptadas a cada tipo de polinizador (Galetto & Bernardello 2003, Agostini *et al.* 2011). A visita pode ser um estímulo para a planta continuar repondo esse recurso ao longo do dia e assim, manter a

atratividade dos polinizadores. Porém, quando a frequência de visitas é baixa ou ausente, essas plantas tendem a reabsorver o néctar para não perder o investimento energético (Benevides 2006). Por diferirem em suas preferências nutritivas, a composição do néctar também tem grande influência na determinação dos polinizadores e de seu comportamento (Petanidou *et al.* 2006, Nepi *et al.* 2009). Por exemplo, alcaloides como a cafeína, produzidos no néctar de algumas plantas, como em espécies de *Coffea* e *Citrus*, podem manipular o comportamento de seus polinizadores. Quando as abelhas e outros polinizadores aprendem a associar esse aroma floral com o alimento durante a coleta, eles são mais propensos a visitar flores com os mesmos sinais de perfume. Esse comportamento aumenta a eficiência de forrageamento desses animais, uma vez que o polinizador tem a substância emitida pelo néctar em sua memória cognitiva, o que leva a uma polinização mais efetiva das plantas, que é garantida pelo retorno dos polinizadores (Wright *et al.* 2013). Além de alcaloides, investindo em diferentes quantidades de proteínas e compostos fenólicos a planta confere certa toxicidade ao néctar de forma a driblar a redução do seu valor adaptativo conferida pelos pilhadores e outros microorganismos (Adler 2000, Galetto & Bernardello 2003).

ÓLEOS FLORAIS

Óleos florais são de “ocorrência” polifilética, sendo recursos menos comuns e registrado até o momento em apenas 11 famílias de angiospermas: Calceolariaceae, Cucurbitaceae, Iridaceae, Krameriaceae, Malpighiaceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae, Solanaceae, e Stilbaceae (Buchmann 1987, Vogel & Cocucci 1995, Alves-dos-Santos *et al.* 2007, Dumri *et al.* 2008, Renner & Schaefer 2010). Estes recursos possuem composições químicas distintas baseadas em ácidos graxos e acilgliceróis (Vinson *et al.* 1997, Reis *et al.* 2000, Cappellari *et al.* 2011, Barônio *et al.* 2017) e são disponibilizados em dois tipos de glândulas produtoras de óleo: (1) elaióforos tricomáticos, que consistem em placas com milhares de tricomas glandulares posicionados nas pétalas, que secretam óleo ativamente (Vogel 1974, Singer & Cocucci 1999, Mickeliunas *et*

al. 2006), e (2) elaióforos epiteliais, grupos de células epidérmicas recobertas por uma camada cuticular geralmente dispostos na base das sépalas, como em Malpighiaceae (Vogel 1974, 1990).

A coleta de óleo floral é particularmente mais conhecida em espécies de Malpighiaceae neotropicais, que apresentam síndrome de polinização própria devido ao comportamento bastante específico apresentado por algumas abelhas coletoras de óleo (e.g. Centridini, Tapinotaspidini) (Vogel 1974, 1988, Buchmann 1987, Mello *et al.* 2013, Neff & Simpson 2017). O óleo das flores de Malpighiaceae permanece disponível em maior proporção durante a antese floral e pode ser facilmente coletado pelas abelhas através de fricção, embora isso possa ser realizado do mesmo modo ainda na fase de botão (Vogel 1974, 1988, Alves-dos-Santos *et al.* 2007). Esse recurso é extremamente importante para a guilda de abelhas coletoras de óleo como alternativa a outros recursos floral – como néctar e pólen – (Simpson & Neff 1981), e uma estratégia que beneficia as plantas que disponibilizam esse recurso e atua na manutenção dos polinizadores locais é a floração sequencial (Vilela *et al.* 2014). Essa estratégia pode funcionar ainda como mecanismo de manutenção do mutualismo ao nível das comunidades de plantas e polinizadores no decorrer do tempo (Waser 1978). Desse modo, a disponibilidade de recursos aos visitantes durante grandes períodos funcionaria como pressão seletiva para a manutenção da atividade dos visitantes por períodos coincidentes (Waser & Real 1979, Vilela *et al.* 2014). A floração sequencial está presente em diversas comunidades vegetais e, particularmente em Malpighiaceae, permite que haja óleo floral disponível durante todo o ano, mantendo a atratividade dessas espécies às abelhas coletoras de óleo (Sigrist & Sazima 2004, Alves-dos-Santos *et al.* 2007, Vilela *et al.* 2014). A importância do óleo na manutenção das visitas ainda é reforçada, pois na família Malpighiaceae não há presença de néctar nas flores (Vogel 1974, Alves-dos-Santos *et al.* 2007).

De acordo com o grau de especialização desenvolvido para a coleta de óleo, algumas tribos de abelhas têm vantagem sobre outras na coleta desse recurso (Vogel 1974, Alves-dos-Santos 2007, Rüttgers *et al.* 2015). A morfologia desses visitantes, especialmente o tamanho corporal e a presença de

cerdas diferenciadas, está fortemente associada à capacidade e à eficiência durante a coleta desse recurso (Cocucci *et al.* 2000, Barônio & Torezan-Silingardi 2017). Dentro da guilda de abelhas coletoras de óleo, as abelhas Centridini são consideravelmente maiores (em tamanho corporal) que as Tapinotaspidini e as Tetrapediini, além de consideradas polinizadoras efetivas de Malpighiaceae (Vogel 1988, Sigrist & Sazima 2004, Barônio & Torezan-Silingardi 2017) e Plantaginaceae (Vogel & Machado 1991). As abelhas Centridini pousam sobre a flor posicionando a região ventral do abdômen sobre os estigmas e estames, fixando-se à flor mordendo a pétala estandarte, enquanto a coleta de óleo é feita pela raspagem das glândulas de óleo com os dois primeiros pares de pernas (Vogel 1974, 1988, Sigrist & Sazima 2004, Alves-dos-Santos *et al.* 2007). Assim, é importante enfatizar que há coleta e utilização tanto de óleo como de pólen, embora o pólen seja passivamente coletado devido à fricção do tórax sobre os estames (Vogel 1974, Sigrist & Sazima 2004, Alves-dos-Santos *et al.* 2007). Diferentemente das abelhas de grande porte, algumas abelhas menores das tribos Tapinotaspidini e Tetrapediini coletam óleo e pólen em momentos distintos durante a visita floral (Sigrist & Sazima 2004, Martins *et al.* 2015). Assim, podem ocorrer visitas onde apenas um dos recursos é coletado, pois estas abelhas de menor porte não conseguem abraçar a flor como um todo (Buchmann 1987, Sigrist & Sazima 2004, Cappellari *et al.* 2012, Neff & Simpson 2017). Além disso, as abelhas de grande porte fazem visitas rápidas devido a sua capacidade de voo e de coleta de recursos (Alves-dos-Santos *et al.* 2007). Nesse sentido, algumas espécies de Malpighiaceae podem exibir dimorfismo com indivíduos com presença e ausência de glândulas de óleo, como é o caso *Pterandra pyroidea*, que mantém os mesmos visitantes em ambos grupos de indivíduos (Cappellari *et al.* 2012). Essa estratégia permite que a população toda mantenha fluxo genético devido à visitação, no entanto há uma economia na produção de recursos, ainda que os polinizadores tenham prejuízo ao visitar as flores sem elaióforos em busca de óleo (Sazima & Sazima 1989, Cappellari *et al.* 2012). A otimização da coleta de óleo floral ocorre através da distribuição das visitas com picos de frequência entre as

espécies e diferenças na eficiência da coleta (Barônio & Torezan-Silingardi 2017). Em consequência disso, acredita-se que as abelhas de menor porte efetuem visitas em maior proporção como pilhadoras (Sigrist & Sazima 2004, Irwin *et al.* 2010, Barônio *et al.* 2017), entretanto, essas abelhas podem ser consideradas polinizadores efetivos de Iridaceae, devido ao tamanho reduzido das flores desta família. Embora as flores da maioria das espécies de Iridaceae que disponibilizam óleo floral recebem diversos visitantes que podem atuar como polinizadores, a coleta de óleo é realizada sempre por abelhas especializadas na utilização desse recurso (Silvério *et al.* 2012; Santos *et al.* 2016). A morfologia floral não impede visitantes não especializados de visitarem as flores, no entanto possui algumas características que propiciam às abelhas melhores condições de forrageio, como: antese diurna, coloração contrastante e plataforma de pouso em flores vistosas e planas (Chauveau *et al.* 2012). Essa visitação não especializada pode comprometer em parte o sucesso reprodutivo das espécies, no entanto, sabe que espécies simpátricas exibem antese em diferentes períodos do dia (Cocucci & Vogel 2001). Assim, há possibilidade de redução na perda de pólen por deposição heteroespecífica, uma vez que as flores visitadas em horários próximas seriam majoritariamente da mesma espécie (Cocucci & Vogel 2001, Santos *et al.* 2016).

Em outras famílias de plantas que disponibilizam óleo floral, como Orchidaceae, Plantaginaceae e Scrophulariaceae, Calceolariaceae, também existe forte acoplamento entre a morfologia floral e a morfologia das abelhas coletoras de óleo (Vogel & Machado 1991, Martins & Alves-dos-Santos 2013, Martins *et al.* 2013). No entanto, existe lacuna no estudo das interações entre visitantes coletores de óleo e outras famílias de plantas produtoras desse recurso (Iridaceae, Krameriaceae, Orchidaceae, Primulaceae, Scrophulariaceae), onde há menor conhecimento sobre quais os possíveis efeitos a variação comportamental/temporal durante a coleta de recursos pode induzir na aptidão reprodutiva das plantas.

RESINA FLORAL

As famílias Euphorbiaceae (gênero *Dalechampia*),

Calophyllaceae (gênero *Clausiella*) e Clusiaceae (gêneros *Clusia*, *Chrysochlamys* e *Tovomitopsis*), representam as principais fontes produtoras de resina floral coletadas por abelhas (Armbruster 1984, Gustafsson *et al.* 2007). Diferente do pólen e néctar, que possuem valor nutritivo, as resinas são consideradas tóxicas ou, pelo menos, resistentes ao apodrecimento e digestão, devido a presença de terpenóides (Justicia *et al.* 2005). Apesar disso, apresentam importância funcional para muitos táxons de insetos que utilizam este recurso para a construção de ninhos, sendo os mais representativos as abelhas das famílias Apidae (tribos Euglossini e Meliponini) e Megachilidae (Anthidiini) (Armbruster 1984).

Somente abelhas fêmeas coletam este recurso, uma vez que são utilizados apenas para construção de ninhos. A maioria das espécies coleta a resina com as mandíbulas, realizando a manipulação com as pernas anteriores e médias até a transferência para as corbículas/escopas, onde são transportadas até o ninho (Gastauer *et al.* 2011). Entretanto, as abelhas Anthidiini transportam este recurso preso às mandíbulas na forma de uma massa ainda maleável (Alves-dos-Santos 2004). As abelhas da família Apidae são impossibilitadas de coletar pólen e resina concomitantemente, pois a presença da resina impede o acúmulo de pólen nas corbículas ou escopa (Armbruster 1984, Bittrich & Amaral 1996, Delmas *et al.* 2016). A consequência disto é o acúmulo de grandes quantidades de pólen no seu corpo, depositados durante a coleta da resina, o que pode aumentar a sua eficiência como vetores de pólen e, portanto, aumentar a eficiência reprodutiva da planta (Armbruster 1984, Delmas *et al.* 2016). A quantidade de resina secretada controla quais espécies irão visitar a flor/inflorescência. Por exemplo, abelhas maiores (*e.g.*, *Eulaema* e *Eufriesea*) visitam somente espécies que oferecem grandes quantidades de resina, enquanto abelhas menores (*e.g.*, *Hypanthidium* e *Trigona*) são menos seletivas (Armbruster 1993).

A maioria das espécies de *Dalechampia* atrai polinizadores secretando resinas de um complexo modificado de bractéolas situado acima das flores estaminadas da inflorescência (Martins *et al.* 2016). Devido às flores masculinas e femininas estarem reunidas na inflorescência, quando as fêmeas de Euglossini (polinizador de maior eficiência do

gênero) pousam sobre as flores para a retirada de resina, tocam as estruturas reprodutivas com a região ventral e pernas, efetuando a polinização (Armbruster & Herzig 1984). As plantas do gênero *Clusia* são geralmente dióicas, com grande parte das espécies possuindo flores estaminadas com cachos centrais de estaminódios cercado por estames férteis, e as flores pistiladas com anéis de estaminoides (Armbruster 1984, Sá-Haidad *et al.* 2015). Neste tipo de flor, os estaminoides secretam grandes quantidades de resina, enquanto nas espécies que carecem dos cachos centrais, a resina é secretada do tecido conectado a uma antera expandida (Sá-Haidad *et al.* 2015). Em muitas espécies deste gênero, são secretados óleos dos estames e/ou estaminoides junto com a resina, o que diminui sua viscosidade (Porto *et al.* 2000).

Para as plantas, há várias vantagens em ofertar resina como recurso floral ao invés de néctar e pólen. A característica viscosa da resina torna difícil para as abelhas a extração de todo conteúdo de uma glândula (Armbruster 1984). As abelhas primeiramente coletam a porção solúvel da resina, e posteriormente acabam retornando às flores já visitadas, uma vez que ainda há possibilidade de coleta (Armbruster 1984, Waser 1986). Isto permite que mesmo possuindo baixas quantidades de resina secretada, as flores/inflorescências possam continuar ofertando o recurso durante a antese, aumentando a frequência das visitas através da contínua disponibilidade do recurso (Armbruster 1984). Um polinizador que apresenta maior eficiência e frequência relativas, provavelmente, exercerá a mais importante força de seleção (Fenster *et al.* 2004). Desta maneira, o surgimento da resina como recurso representa, através da interação planta-polinizador, o resultado de processos evolutivos, com interagentes específicos, fortemente exemplificado no gênero *Dalechampia*. Após o surgimento desta característica, houve um grande aumento na especiação da linhagem, e atualmente, 90% das espécies deste gênero ofertam a resina como recurso floral (Armbruster 1993).

Uma consequência da secreção de resina é que as flores dificilmente se esgotam desse recurso, devido à baixa quantidade de táxons de insetos que o utilizam (Armbruster 1984). Como resultado, poucas espécies e indivíduos são atraídos pela resina em comparação às plantas que oferecem

pólen e néctar, que atraem diversas ordens de insetos e até vertebrados, como beija-flores e morcegos (Rech *et al.* 2014). Esse baixo número de visitantes permite um estreitamento das relações planta-polinizador quando o recurso em questão é a resina, como no caso das Euglossini, que tocam os estames durante a coleta de resina, contribuindo de maneira eficaz para a reprodução da planta (Armbruster 1993, Kaminski & Absy 2006).

PERFUMES

Osmóforos são glândulas produtoras de fragrâncias perfumadas encontradas em diversas partes florais, como pétalas, sépalas e estames (Sazima *et al.* 1993, Piechulla *et al.* 2006). Diferentes compostos orgânicos voláteis (VOCs - *volatile organic compounds*, em inglês) são componentes dessas fragrâncias (Daly *et al.* 2006, Pichersky & Dudareva 2006), que são exaladas no ambiente majoritariamente durante a antese floral, atraindo animais que buscam por flores abertas (Evoy & Jones 1971, Kimsey 1980, Sazima *et al.* 1993). Dessa forma, esses ajudam os visitantes florais a perceberem possível presença de recurso alimentar. No entanto, os compostos voláteis podem mimetizar diferentes recursos procurados pelos animais, além daquele utilizado para necessidades nutricionais (Varassin & Amaral-Neto 2014). Algumas plantas polinizadas por moscas produzem odores fétidos e os polinizadores são enganados na busca por sítios de oviposição (Schiestl & Johnson 2013). Em alguns casos, as orquídeas liberam substâncias semelhantes à feromônios sexuais de abelhas e vespas, induzindo machos a realizar pseudo-cópulas nas flores (Schiestl *et al.* 1999, Schiestl *et al.* 2003). Por convergência evolutiva plantas de diferentes famílias ou linhagens dentro de uma família compartilham visitantes florais ao exalar odores semelhantes (Schiestl & Johnson 2013, veja um teste dessa hipótese em: Nunes *et al.* 2017). A capacidade dos polinizadores de rastrear um perfume depende da quantidade de odor exalado pelas flores e a presença de outros compostos voláteis no ambiente. Desse modo, perfumes florais de diferentes espécies exalados em locais próximos podem alterar a habilidade olfativa do

polinizador (Riffell *et al.* 2014). Assim, o processo associativo entre a fragrância e a recompensa pode aumentar com maiores quantidades de recursos e a presença de determinados compostos (Batson *et al.* 1992, Wright *et al.* 2013).

Alguns perfumes, que são utilizados como recurso, são produzidos por grupos mais específicos como as orquídeas (Dressler 1968, 1982), porém, espécies de Euphorbiaceae, Gesneriaceae, Bignoniaceae, Solanaceae e Araceae também disponibilizam o recurso (Williams & Dressler 1976, Dressler 1982). Há uma grande variação na composição dos voláteis que fazem parte dos perfumes florais, onde apenas em *Catasetum* - um gênero de Orchidaceae - foram encontrados mais de 120 tipos de compostos químicos nos perfumes (Milet-Pinheiro & Gerlach 2017). Apesar da variação química do odor floral, *Catasetum cernuum* e *Gongora bufonia* (Orquidaceae) atraem apenas machos de *Eufriesea violacea* (Euglossini), sugerindo convergência evolutiva das espécies para explorar um nicho em particular de polinizadores (Nunes *et al.* 2017).

No entanto, mesmo que esses compostos voláteis sejam majoritariamente utilizados pelas plantas para a atração de polinizadores, existem visitantes florais que utilizam os perfumes como recurso (Sazima *et al.* 1993, Florian *et al.* 2017). Esses visitantes coletam os perfumes diretamente dos osmóforos, as glândulas produtoras de fragrâncias, que são localizadas nos estames, pétalas e sépalas (Sazima *et al.* 1993, Piechulla *et al.* 2006). Recentemente, houve registro de moscas do gênero *Bactrocera* que se alimentam de um composto volátil específico - Zingerona, ou [4-(4-hidroxy-3-methoxyphenyl)-2-butanone] - presente em orquídeas do gênero *Bulbophyllum*. Assim, enquanto visitam diferentes flores em busca desse composto, as moscas transferem polinários entre flores e indivíduos da espécie. Adicionalmente, os indivíduos machos dessas moscas armazenam essa essência floral em uma glândula de feromônio com intuito de atrair fêmeas da mesma espécie (Tan & Nishida 2000, Teck & Hong 2012). Acreditava-se que apenas machos de abelhas Euglossini e Tapinotaspidini (Apidae) fossem coletores de perfumes florais através de estruturas especializadas (Sazima *et al.* 1993, Florian *et al.* 2017, Nunes *et al.* 2017) e utilizassem esses recursos com a finalidade de atrair fêmeas em

agregações de machos ou ainda para marcação de território (Schemske & Lande 1984, Peruquetti 2000, Eltz *et al.* 2005). Para coletar o perfume, machos de *Euglossini* raspam os osmóforos utilizando os tarsos do primeiro par de pernas e concomitantemente tocam de maneira rápida e repetida suas antenas, provavelmente para perceber as características (*e.g.*, concentração, viscosidade) da fragrância (Sazima *et al.* 1993). No momento da coleta, as abelhas podem depositar uma pequena quantidade de lipídios secretada pela glândula labial que pode servir como um solvente não polar. Assim há uma redução na volatilidade dos compostos, que juntamente com a elevada concentração, permite que as abelhas coletem esse recurso na forma líquida (Whitten *et al.* 1989). Após a coleta dos compostos responsáveis pelo odor, as abelhas os transferem das pernas dianteiras para uma cavidade morfológicamente adaptada (fenda pilosa) localizada na tíbia das pernas traseiras (Evoy & Jones 1971, Sazima *et al.* 1993). De acordo com a ideia de que diferentes partes florais podem emitir diferentes compostos voláteis, é possível hipotetizar que essas diferenças podem influenciar o comportamento dos visitantes de modo que ele seja mais eficiente. A polínia de algumas espécies de orquídeas encontra-se em regiões específicas das flores e é removida por contato apenas quando as abelhas, *Euglossini* no caso, passam por esse local (Nunes *et al.* 2017). Holland (2015), em um estudo observacional do comportamento de coleta de perfumes por abelhas *Euglossini*, sugere que a disponibilidade de fragrâncias não é contínua ou que a eficiência dessas abelhas é reduzida de acordo com o tempo de forrageamento, pois os esforços das abelhas para a coleta desse recurso são gradualmente elevados de acordo com tempo gasto nessas atividades.

Apesar dessas abelhas coletarem uma grande diversidade de recursos florais além dos perfumes (Rocha-Filho *et al.* 2012), as características da relação entre os fornecedores de perfume e seus respectivos coletores mostram alta especialização, o que explica os visitantes serem muitas vezes apenas os machos de *Euglossini* (Mitko *et al.* 2016, Nunes *et al.* 2017). Assim, do ponto de vista do processo reprodutivo dessa relação entre flores perfumadas e seus visitantes, o mecanismo de deposição do pólen no corpo desses animais é

adaptado tanto para o tamanho corporal como para o comportamento das abelhas durante o forrageio nas flores (Evoy & Jones 1971, Sazima *et al.* 1993, Rocha-Filho *et al.* 2012). Um único macho de *Euglossini* pode apresentar cargas polínicas - polínias - de diferentes espécies aderidas em locais variados do corpo, como uma possível alternativa para evitar a competição entre as orquídeas (Nunes *et al.* 2017). No entanto, os componentes químicos dos perfumes florais podem ser fundamentais para selecionar determinados polinizadores, uma vez que pequenas variações nos odores produzidos por espécies simpátricas, mesmo que filogeneticamente próximas, pode significar seu isolamento reprodutivo e, conseqüentemente, especiação (Schiestl & Ayasse 2002).

CONSIDERAÇÕES FINAIS: COMO A OFERTA DE RECURSOS FLORAIS AFETA AS RELAÇÕES ENTRE PLANTAS E POLINIZADORES?

Nas interações planta-visitante floral há uma via de mão dupla que orienta as pressões seletivas, onde a disponibilidade de recursos florais permite que as plantas exerçam pressão sobre os visitantes florais, que evolutivamente tendem a otimizar o comportamento de coleta desses recursos. No entanto, a otimização da coleta e uso desses recursos pelos polinizadores torna-se pressão seletiva sobre as plantas. Essa otimização pode conduzir as plantas a elevarem ou reduzirem sua aptidão reprodutiva, obtendo dos visitantes maior ou menor transferência e deposição de pólen, respectivamente relacionados à polinização e a pilhagem de recursos.

Especialmente ao se tratar de recursos mais comuns, como o néctar, os efeitos gerados por pilhadores de recursos no sucesso reprodutivo das plantas podem ser diretos ou indiretos, além de variar de negativos a positivos. Esses insetos afetam negativamente a planta quando: (1) danificam as peças florais ao ponto de deixá-las não funcionais, (2) afetam as taxas de produção do recurso, e, portanto, os custos para a planta, além de (3) causar alterações nas funções masculina/feminina ou na longevidade floral (McDade & Kinsman 1980, Navarro 2001, Temeles

& Pan 2002, Zhang *et al.* 2007). Os efeitos diretos e positivos ocorrem quando, ao tocar as estruturas reprodutivas da flor, os insetos considerados pilhadores promovem alguma transferência de pólen, o que acontece esporadicamente ou em uma frequência muito baixa (Higashi *et al.* 1988, Fumero-Cabán & Meléndez-Ackerman 2007). Por vias indiretas, o efeito pode ser tanto negativo como positivo, uma vez que os pilhadores alteram o comportamento dos polinizadores efetivos através de mudanças provocadas nos atributos e recursos florais, como o volume/concentração de néctar (Roubik 1982, Irwin *et al.* 2010), inferindo então em um aumento da mobilidade ou da frequência de visitas dos polinizadores efetivos (Almeida-Soares *et al.* 2010).

Numa visão geral, a disponibilidade de recursos florais está fortemente relacionada ao sucesso reprodutivo das plantas, uma vez que a manutenção dessa disponibilidade de recursos depende da eficiência de polinização, que por sua vez é condicionada ao modo como os visitantes se comportam durante a visita em busca de recursos florais. No entanto, as relações mutualísticas entre plantas e polinizadores vivem um conflito de interesse, onde deve haver um balanço entre estes fatores, para que nem a planta deixe de receber serviços de polinização e nem o visitante deixe de ser recompensado, gerando implicações para ambos interagentes. De acordo com essa perspectiva, é mais razoável considerar as relações entre plantas e seus polinizadores como relações de exploração mútua (Bronstein 2001, Bronstein *et al.* 2006), onde cada um dos participantes é individualmente beneficiado ao obter o máximo de recursos ou serviços que seu parceiro de interação disponibiliza. Por outro lado, em termos evolutivos, a manutenção dessa obtenção de benefícios por ambos interagentes se mantém apenas enquanto é possível viabilizar isso gastando o mínimo de energia necessária, mantendo então uma associação de base exploratória, mas mutuamente benéfica.

AGRADECIMENTOS

Este trabalho foi desenvolvido a partir da disciplina “Fundamentos e Fronteiras da Ecologia da Polinização”, oferecida pelos Programas de Pós

Graduação em Biologia Vegetal e Ecologia e Conservação de Recursos Naturais da Universidade Federal de Uberlândia e ministrada pelos professores: Vinícius L. G. Brito, André R. Rech, Felipe Amorim, Pietro K. Maruyama Mendonça, Carlos Eduardo P. Nunes, Ana Paula S. Caetano, Jeferson Vizentin-Bugoni, Francismeire Telles, Ana Paula de Moraes, Marina Wolowski, Paulo Eugênio A. M. Oliveira. Todos os autores são gratos pela oportunidade de aprendizado durante a escrita e revisão deste trabalho. Agradecemos aos revisores anônimos do processo de revisão, que colaboraram com a versão final desse manuscrito, especialmente ao Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça, pelas considerações. GJB agradece pela bolsa PELD/CAPES/CNPq nº 88887.137914/2017-00. BMCG, LCO, LRFM, PRA e TNA agradecem a CAPES pelas respectivas bolsas de mestrado.

REFERÊNCIAS

- Adler, L. S. 2000. The ecological significance of toxic nectar. *Oikos*, 91(3), 409–420.
- Agostini, K., Sazima, M., & Galetto, L. 2011. Nectar production dynamics and sugar composition in two *Mucuna* species (Leguminosae, Faboideae) with different specialized pollinators. *Naturwissenschaften*, 98(11), 933–942. DOI: 10.1007/s00114-011-0844-6
- Agostini, K., Lopes, A. V., & Machado, I. C. 2014. Recursos Florais. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. A. M. Oliveira, & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. pp. 129–150. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural.
- Almeida-Soares, S., Polatto, L. P., Dutra, J. C. S., & Torezan-Silingardi, H. M. 2010. Pollination of *Adenocalymma bracteatum* (Bignoniaceae): floral biology and visitors. *Neotropical Entomology*, 39, 941–948. DOI: 10.1590/s1519-566x2010000600015
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I. C., & Gaglianone, M. C. 2007. História natural de abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4), 554–557. DOI: 10.4257/oeco.2007.1104.06
- Alves-dos-Santos, I., Silva, C. I. da, Pinheiro, M., & Kleinert, A. de M. P. 2016. Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguésia*, 67(2), 295–307. DOI: 10.1590/2175-7860201667202

- Aronne, G., Giovanetti, M., Guarracino, M. R., & de Micco, V. 2012. Foraging rules of flower selection applied by colonies of *Apis mellifera*: ranking and associations of floral sources. *Functional Ecology*, 26(5), 1186–1196. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2012.02017.x
- Armbruster, W. S. 1984. The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany*, 71(8), 1149–1160.
- Armbruster, W. S., & Herzig, A. L. 1984. Partitioning and Sharing of Pollinators by Four Sympatric Species of *Dalechampia* (Euphorbiaceae) in Panama. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 71(1), 1149–1160. DOI: 10.2307/2443391
- Armbruster, W. S. 1993. Evolution of Plant Pollination Systems: Hypotheses and Tests with the Neotropical Vine *Dalechampia*. *Evolution*, 47(5), 1480. DOI: 10.2307/2410162
- Avni, D., Hendriksma, H. P., Dag, A., Uni, Z., & Shafir, S. 2014. Nutritional aspects of honeybee-collected pollen and constraints on colony development in the eastern Mediterranean. *Journal of Insect Physiology*, 69(C), 65–73. DOI: 10.1016/j.jinsphys.2014.07.001
- Azo'o, E. M., Fohouo, F. N. T., & Messi, J. 2011. Influence of the foraging entomofauna on okra (*Abelmoschus esculentus*) seed yields. *International Journal of Agriculture and Biology*, 13, 761–765.
- Bailey, S. F., Hargreaves, A. L., Hechtenthal, S. D., Laird, R. A., Latty, T. M., Reid, T. G., Teucher, A. C., & Tindall, J. R. 2007. Empty flowers as a pollination-enhancement strategy. *Evolutionary Ecology Research*, 9(8), 1245–1262.
- Baker, H. G., & Baker, I. 1990. The predictive value of nectar chemistry to the recognition of pollinator types. *Israel Journal of Botany*, 39(1-2), 157–166. DOI: 10.1080/0021213X.1990.10677140
- Barônio, G. J., Haleem, M. A., Marsaioli, A. J., & Torezan-Silingardi, H. M. 2017. Characterization of Malpighiaceae flower-visitor interactions in a Brazilian savannah: How do floral resources and visitor abundance change over time. *Flora*, 234, 126–134. DOI: 10.1016/j.flora.2017.07.015
- Barônio, G. J., & Torezan-Silingardi, H. M. 2017. Temporal niche overlap and distinct bee ability to collect floral resources on three species of Brazilian Malpighiaceae. *Apidologie*, 48, 168–180. DOI: 10.1007/s13592-016-0462-6
- Batson, J. D., Hoban, J. S., & Bitterman, M. E. 1992. Simultaneous conditioning in honeybees (*Apis mellifera*). *Journal of Comparative Psychology*, 106(2), 114. DOI: 10.1037/0735-7036.106.2.114
- Benevides, C. R. 2006. Biologia floral e polinização de passifloraceae nativas e cultivadas na região norte Fluminense-RJ. Dissertação. Departamento de Ecologia e Recursos Naturais da Universidade Estadual do Norte Fluminense. p. 88.
- Bernardello, G., Anderson, G. J., Lopez, S. P., Cleland, M. A., Stuessy, T. F., & Crawford, D. J. 1999. Reproductive biology of *Lactoris fernandeziana* (Lactoridaceae). *American Journal of Botany*, 86(6), 829–840. DOI: 10.2307/2656704
- Biesmeijer, J. C., Richter, J. A. P., Smeets, M., & Sommeijer, M. J. 1999. Niche differentiation in nectar-collecting stingless bees: the influence of morphology, oral choice and interference competition. *Ecological Entomology*, 24, 380–388. DOI: 10.1046/j.1365-2311.1999.00220.x
- Bittrich, V., & Amaral, M. C. E. 1996. Flower Morphology and Pollination Biology of Some *Clusia* Species from the Gran Sabana (Venezuela). *Kew Bulletin*, 51(4), 681. DOI: 10.2307/4119722
- Blüthgen, N., & Klein, A. M. 2011. Functional complementary and specialization: the role of biodiversity in plant-pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, 12, 282–291. DOI: 10.1016/j.baae.2010.11.001
- Bronstein, J. 1994. Conditional outcomes in mutualistic interactions. *Trends in Ecology and Evolution*, 9, 214–217. DOI: 10.1016/0169-5347(94)90246-1
- Bronstein, J. L. 2001. The exploitation of mutualisms. *Ecology Letters*, 4(3), 277–287. DOI: 10.1046/j.1461-0248.2001.00218.x
- Bronstein, J. L., Alarcón, R., & Geber, M. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *The New Phytologist*, 172(3), 412–28. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2006.01864.x
- Buchmann, S. L. 1983. Buzz pollination in angiosperms. In: C. E. Jones, & R. J. Little (Eds.), *Handbook of Experimental Pollination Biology*. pp. 73-113. New York: Van Nostrand Reinhold

- Company.
- Buchmann, S. L. 1987. The Ecology of Oil Flowers and their Bees. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18, 343–369. DOI: 10.1146/annurev.es.18.110187.002015
- Buchmann, S. L., & Hurley J. P. 1978. A Biophysical model for buzz pollination in Angiosperms. *Journal of Theoretical Biology*, 72(4), 639–657. DOI: 10.1016/0022-5193(78)90277-1
- Canto, A., Pérez, R., Medrano, M., Castellanos, M. C., & Herrera, C. M. 2007. Intraplant variation in nectar sugar composition in two *Aquilegia* species (Ranunculaceae): contrasting patterns under field and greenhouse conditions. *Annals of Botany*, 99(4), 653–660. DOI: 10.1093/aob/mcl291
- Cappellari, S.C., Haleem, M. A., Marsaioli, A. J., Tidon, R. & Simpson, B. B. 2011. *Pterandra pyroidea*: a case of pollination shift within Neotropical Malpighiaceae. *Annals of Botany*, 107, 1323–1334. DOI: 10.1093/aob/mcr084
- Cappellari, S. C., Melo, G. A. R., Aguiar, A. J. C. & Neff, J. L. 2012. Floral oil collection by male *Tetrapedia* bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie*, 43, 39–50. DOI: 10.1007/s13592-011-0072-2
- Carvalho, G. O., & Medel, R. 2016. Heterospecific pollen transfer from an exotic plant to native plants: assessing reproductive consequences in an Andean grassland. *Plant Ecology & Diversity*, 9(2), 151–157. DOI: 10.1080/17550874.2016.1140243
- Chauveau, O., Eggers, L., Souza-Chies, T. T., & Nadot, S. 2012. Oil-producing flowers within the Iridoideae (Iridaceae): evolutionary trends in the flowers of the New World genera. *Annals of Botany*, 110(3), 713–729. DOI: 10.1093/aob/mcs134
- Cocucci, A.A., Séric, A., & Roig-Alsina, A. 2000. Oil-collecting structures in Tapinotaspidiini: their diversity, function and probable origin. *Mitteilungen der Münchner Entomol Gesellschaft*, 90, 51–74.
- Cocucci, A. A., & Vogel, S. 2001. Oil-producing flowers of *Sisyrinchium* species (Iridaceae) and their pollinators in southern South America. *Flora*, 196(1), 26–46. DOI: 10.1016/S0367-2530(17)30010-5
- Corbet, S. A. 2003. Nectar sugar content: estimating standing crop and secretion rate in the field. *Apidologie*, 34(1), 1–10. DOI: 10.1051/apido:2002049
- Cruden, R. W. 2000. Pollen grains: Why so many? *Plant Systematics and Evolution*, 222(1–4), 143–165. DOI: 10.1007/BF00984100
- De la Barrera, E., & Nobel, P. S. 2004. Nectar: properties, floral aspects, and speculations on origin. *Trends in Plant Science*, 9, 65–69. DOI: 10.1016/j.tplants.2003.12.003
- Daly, K., Smith, B., & Wright, G. 2006. Learning-Based Recognition and Discrimination of Floral Odors. In: N. Dudareva & E. Pichersky (Eds.), *Biology of Floral Scent*. pp. 263–295. CRC Press.
- Delmas, C. E. L., Fort, T. L. C., Escaravage, N., & Pornon, A. 2016. Pollen transfer in fragmented plant populations: insight from the pollen loads of pollinators and stigmas in a mass-flowering species. *Ecology and Evolution*, 6(16), 5663–5673. DOI: 10.1002/ece3.2280
- De Luca, P. A., & Vallejo-Marín, M. 2013. What's the “buzz” about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current Opinion in Plant Biology*, 16(4), 429–435. DOI: 10.1016/j.pbi.2013.05.002
- Dressler, R. L. 1968. Pollination by euglossine bees. *Evolution*, 22(1), 202–210. DOI: 10.2307/2406664
- Dressler, R. L. 1982. Biology of the orchid bees (Euglossini). *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13(1), 373–394. DOI: 10.1146/annurev.es.13.110182.002105
- Dumri, K., Seipold, L., Schmidt, J., Gerlach, G., Dötterl, S., Ellis, A. G., & Wessjohann, L. A. 2008. Non-volatile floral oils of *Diascia* spp. (Scrophulariaceae). *Phytochemistry*, 69(6), 1372–1383. DOI: 10.1016/j.phytochem.2007.12.012
- Dworschak K, & Blüthgen, N. 2010. Networks and dominance hierarchies: does interspecific aggression explain flower partitioning among stingless bees? *Ecological Entomology*, 35(2), 216–225. DOI: 10.1111/j.1365-2311.2010.01174.x
- Eltz, T., Sager, A., & Lunau, K. 2005. Juggling with volatiles: exposure of perfumes by displaying male orchid bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 191(7), 575–581. DOI: 10.1007/s00359-005-0603-2
- Endress, P. K. 1994. Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. Oxford, Pergamon Press. Furness: p. 511.

- Evoy, W. H., & Jones, B. P. 1971. Motor patterns of male euglossine bees evoked by floral fragrances. *Animal Behaviour*, 19(3), 583–588. DOI:10.1016/S0003-3472(71)80115-X
- Fenster, C. B., Armbruster, W. S., Wilson, P., Dudash, M. R., & Thomson, J. D. 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(1), 375–403. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347
- Ferreira, Q. I. X., & Araújo, F. P. 2016. Economia de pólen favorecida pela heteranteria em *Desmocelis villosa* (Melastomataceae). *Rodriguésia*, 67(2), 347–355. DOI: 10.1590/2175-7860201667206
- Fisogni, A., Cristofolini, G., Rossi, M., & Galloni, M. 2011. Pollinator directionality as a response to nectar gradient: promoting outcrossing while avoiding geitonogamy. *Plant Biology*, 13(6), 848–856. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2011.00453.x
- Florian, E., Franschitz, A., Aguiar, A. J., Schönenberger, J., & Dötterl, S. 2017. A perfume-collecting male oil bee? Evidences of a novel pollination system involving *Anthurium acutifolium* (Araceae) and *Paratetrapedia chochoensis* (Apidae, Tapinotaspidini). *Flora*, 232, 7–15. DOI:10.1016/j.flora.2017.02.020.
- Fonseca, L. C. N. da Rech, A. R., Bergamo, P. J., Gonçalves-Esteves, V., & Sazima, M. 2016. Heterospecific pollen deposition among plants sharing hummingbird pollinators in the Brazilian Atlantic Forest. *Rodriguésia*, 67(2), 335–345. DOI: 10.1590/2175-7860201667205
- Fowler, R. E., Rotheray, E. L., & Goulson, D. 2016. Floral abundance and resource quality influence pollinator choice. *Insect Conservation and Diversity*, 9(6), 481–494. DOI: 10.1111/icad.12197
- Forbers, H. O. 1882. Two Kinds of Stamens with Different Functions in the Same Flower. *Nature*, 26(669), 386–386. DOI: 10.1038/026386b0
- Fumero-Cabán, J. J., & Meléndez-Ackerman, E. J. 2007. Relative pollination effectiveness of floral visitors of *Pitcairnia angustifolia* (Bromeliaceae). *American Journal of Botany*, 94(3), 419–424. DOI: 10.3732/ajb.94.3.419
- Galetto, L. & Bernardello, G. 1996. Characteristics of Nectar Secretion by *Lycium cestroides*, *L. ciliatum* (Solanaceae), and Their Hybrid. *Plant Species Biology*, 11, 157–163. DOI: 10.1111/j.1442-1984.1996.tb00141.x
- Galetto, L. & Bernardello, G. 2003. Nectar sugar composition in angiosperms from Chaco and Patagonia (Argentina): an animal visitor's matter? *Plant Systematics and Evolution*, 238(1–4), 69–86. DOI: 10.1007/s00606-002-0269-y
- Galetto, L., & Bernardello, G. 2005. Nectar. In: A. Dafni, & P. Kevan (Eds.), *Pollination ecology: a practical approach*. p. 156–212. Cambridge, Ontario, Canada: Enviroquest Ltd.
- Gastauer, M., Campos, L. A. O., & Wittmann, D. 2011. Handling sticky resin by stingless bees (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(2), 234–240. DOI: 10.1590/S0085-56262011005000018
- Gómez, J. M., Perfectti, F., Bosch, J., & Camacho, J. P. M. 2009. A geographic selection mosaic in a generalized plant–pollinator–herbivore system. *Ecological Monographs*, 79(2), 245–263. DOI: 10.1890/08-0511.1
- Gumbert, A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 48(1), 36–43. DOI: 10.1007/s002650000213
- Gustafsson, M. H. G., Winter, K., & Bittrich, V. 2007. Diversity, Phylogeny and Classification of *Clusia*. In: U. Lüttge (Ed.), *Clusia*. pp. 95–116. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Hanoteaux, S., Tielbörger, K., & Seifan, M. 2013. Effects of spatial patterns on the pollination success of a less attractive species. *Oikos*, 122(6), 867–880. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2012.20801.x
- Harder, L. D. & Barrett, S. C. H. 2006. *Ecology and evolution of flowers*. Oxford University Press, New York.
- Hargreaves, A. L., Harder, L. D., & Johnson, S. D. 2009. Consumptive emasculation: the ecological and evolutionary consequences of pollen theft. *Biological Reviews*, 84(2), 259–276. DOI: 10.1111/j.1469-185X.2008.00074.x
- Heil, M. 2011. Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, 16(4), 191–200.
- Herbert, E. W., & Shimanuki, H. 1978. Chemical Composition and Nutritive Value of Bee-Collected and Bee-Stored Pollen. *Apidologie*, 9(1), 33–40. DOI: 10.1051/apido:19780103
- Herrera, C. M., García, I. M., & Pérez, R. 2008. Invisible floral larcenies: microbial communi-

- ties degrade floral nectar of bumble bee-pollinated plants. *Ecology*, 89(9), 2369–2376. DOI: 10.1890/08-0241.1
- Higashi, S., Ohara, M., Arai, H., & Matsuo, K. 1988. Robber-like pollinators: overwintered queen bumblebees foraging on *Corydalis ambigua*. *Ecological Entomology*, 13(4), 411–418. DOI: 10.1111/j.1365-2311.1988.tb00373.x
- Holland, P. W. H. 2015. Observations on fragrance collection behaviour of euglossine bees (Hymenoptera, Apidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 59(1), 62–64. DOI: 10.1016/j.rbe.2015.02.008
- Inouye, D. W. 1980. The Terminology of Floral Larceny. *Ecology*, 61(5), 1251–1253. DOI: 10.2307/1936841
- Irwin, R. E., Bronstein, J. L., Manson, J. S. & Richardson, L. 2010. Nectar Robbing: Ecological and Evolutionary Perspectives. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematics*, 41, 271–292. DOI: 10.1146/annurev.ecolsys.110308.120330
- Jesson, L. K., & Barrett, S. C. H. 2003. The Comparative Biology of Mirror-Image Flowers. *International Journal of Plant Sciences*, 164(S5), S237–S249. DOI: 10.1086/378537
- Justicia, J., Oltra, J. E., Barrero, A. F., Guadaño, A., González-Coloma, A., & Cuerva, J. M. 2005. Total synthesis of 3-Hydroxydrimanes mediated by Titanocene III - Evaluation of their antifeedant activity. *European Journal of Organic Chemistry*, 2005(4), 712–718. DOI: 10.1002/ejoc.200400634
- Kaminski, A. C., & Absy, M. L. 2006. Bees visitors of three species of *Clusia* (Clusiaceae) flowers in Central Amazonia. *Acta Amazonica*, 36(2), 259–263. DOI: 10.1590/S0044-59672006000200016
- Kimsey, L. S. 1980. The behaviour of male orchid bees (Apidae, Hymenoptera, Insecta) and the question of leks. *Animal Behaviour*, 28(4), 996–1004. DOI: 10.1016/S0003-3472(80)80088-1
- Luo, Z., Zhang, D., & Renner, S. S. 2008. Why two kinds of stamens in buzz-pollinated flowers? Experimental support for Darwin's division-of-labour hypothesis. *Functional Ecology*, 22(5), 794–800. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2008.01444.x
- Luo, Z.-L., Gu, L., & Zhang, D. X. 2009. Intrafloral differentiation of stamens in heterantherous flowers. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(1), 43–56. DOI: 10.1111/j.1759-6831.2009.00002.x
- Lunau, K., Piorek, V., Krohn, O., & Pacini, E. 2015. Just spines—mechanical defense of malvaceous pollen against collection by corbiculate bees. *Apidologie*, 46(2), 144–149. DOI: 10.1007/s13592-014-0310-5
- Makino, T. T., Ohashi, K., & Sakai, S. 2007. How do floral display size and the density of surrounding flowers influence the likelihood of bumble bee revisitation to a plant? *Functional Ecology*, 21(1), 87–95. DOI: 10.1111/j.1365-2435.2006.01211.x
- Martins, A. C., & Alves-dos-Santos, I. 2013. Floral-oil-producing Plantaginaceae species: geographical distribution, pollinator rewards and interactions with oil-collecting bees. *Biota Neotropica*, 13(4), 77–89. DOI: 10.1590/S1676-06032013000400008
- Martins, A. C., Aguiar, A. J. C., & Alves-dos-Santos, I. 2013. Interaction between oil-collecting bees and seven species of Plantaginaceae. *Flora*, 208(7), 401–411. DOI: 10.1016/j.flora.2013.07.001
- Martins, A. C., Melo, G. A. R., & Renner, S. S. 2015. Gain and loss of specialization in two oil-bee lineages, *Centris* and *Epicharis* (Apidae). *Evolution*, 69(7), 1835–1844. DOI: 10.1111/evo.12689
- Martins, F. M., Cunha-Neto, I. L., & Pereira, T. M. 2016. Floral morphology and anatomy of *Dalechampia alata* Klotzsch ex Baill. (Euphorbiaceae), with emphasis on secretory structures. *Brazilian Journal of Biology*, 76(1), 233–244. DOI: 10.1590/1519-6984.19514
- McDade, L. A., & Kinsman, S. 1980. The impact of floral parasitism in two Neotropical Hummingbird-Pollinated plant species. *Evolution*, 34(5), 944. DOI: 10.2307/2408000
- Mello, M. A. R., Bezerra, E. L. S., & Machado, I. C. 2013. Functional Roles of Centridini Oil Bees and Malpighiaceae Oil Flowers in Biome-wide Pollination Networks. *Biotropica*, 45, 45–53. DOI: 10.1111/j.1744-7429.2012.00899.x
- Michener, C. D. 2007. *The Bees of the World*. Johns Hopkins University Press, Baltimore. p: 913
- Mickeliunas, L.; Pansarin, E.R. & Sazima, M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica*,

- 29(2): 251-258.
- Milet-Pinheiro, P., & Gerlach, G. 2017. Biology of the Neotropical orchid genus *Catasetum*: a historical review on floral scent chemistry and pollinators. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 27, 23–34. DOI: 10.1016/j.ppees.2017.05.004
- Mitko, L., Weber, M. G., Ramirez, S. R., Hedenström, E., Wcislo, W. T., & Eltz, T. 2016. Olfactory specialization for perfume collection in male orchid bees. *The Journal of Experimental Biology*, 219(10), 1467–1475. DOI: 10.1242/jeb.136754
- Müller, H. 1881. Two Kinds of Stamens with Different Functions in the Same Flower. *Nature*, 24(614), 307–308. DOI: 10.1038/024307c0
- Müller, F. 1883. Two Kinds of Stamens with Different Functions in the Same Flower. *Nature*, 27(694), 364–365. DOI: 10.1038/027364b0
- Muth, F., Francis, J. S., & Leonard, A. S. 2016. Bees use the taste of pollen to determine which flowers to visit. *Biology Letters*, 12(7), 20160356. DOI: 10.1098/rsbl.2016.0356
- Navarro, L. 2001. Reproductive biology and effect of nectar robbing on fruit production in *Macleania bullata* (Ericaceae). *Plant Ecology*, 152(1), 59–65. DOI: 10.1023/A:1011463520398
- Neff, J. L. & Simpson, B. B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae morphology, function and use in systematics. *Journal of Kansas Entomological Society*, 54, 95–123.
- Neff, J. L. & Simpson, B. B. 2017. Vogel's great legacy: The oil flower and oil-collecting bee syndrome. *Flora*, 232, 104–116. DOI: 10.1016/j.flora.2017.01.003
- Nepi, M., von Aderkas, P., Wagner, R., Mugnaini, S., Coulter, A., & Pacini, E. 2009. Nectar and pollination drops: how different are they? *Annals of Botany*, 104(2), 205–219.
- Ness, J. H. 2006. A mutualism's indirect costs: the most aggressive plant bodyguards also deter pollinators. *Oikos*, 113, 506–514. DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.14143.x
- Nicholls, E., & Hempel de Ibarra, N. 2017. Assessment of pollen rewards by foraging bees. *Functional Ecology*, 31(1), 76–87. DOI: 10.1111/1365-2435.12778
- Nicolson, S. W., & Nepi, M. 2005. Dilute nectar in dry atmospheres: Nectar secretion patterns in *Aloe castanea* (Asphodelaceae). *International Journal of Plant Sciences*, 166(2), 227–233. DOI: 10.1086/427616
- Nicolson, S. W., & Thornburg, R. W. 2007. Nectar chemistry. In: S. W. Nicolson, M. Nepi, & E. Pacini (Eds.), *Nectaries and Nectar*. pp. 215–264. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Nunes, C. E. P., Gerlach, G., Bandeira, K. D. O., Gobbo-Neto, L., Pansarin, E. R., & Sazima, M. 2017. Two orchids, one scent? Floral volatiles of *Catasetum cernuum* and *Gongora bufonia* suggest convergent evolution to a unique pollination niche. *Flora*, 232, 207–216. DOI: 10.1016/j.flora.2016.11.016
- Ohashi, K., Thomson, J. D., & D'Souza, D. 2007. Trapline foraging by bumble bees: IV. Optimization of route geometry in the absence of competition. *Behavioural Ecology*, 18, 1–11. DOI: 10.1093/beheco/arl053
- Ohashi, K., Leslie, A., & Thomson, J. D. 2008. Trapline foraging by bumble bees: V. Effects of experience and priority on competitive performance. *Behavioural Ecology*, 19, 936–948. DOI: 10.1093/beheco/arn048
- Ohashi, K., & Thomson, J. D. 2013. Trapline foraging by bumble bees: VI. Behavioral alterations under speed-accuracy trade-offs. *Behavioural Ecology*, 24, 182–189. DOI: 10.1093/beheco/ars152
- Ohashi, K., Leslie, A., & Thomson, J. D. 2013. Trapline foraging by bumble bees: VII. Adjustments for foraging success following competitor removal. *Behavioural Ecology*, 24, 768–778. DOI: 10.1093/beheco/ars200
- Pellmyr, O. 2002. Pollination by animals. In: C. M. Herrera, & O. Pellmyr (Eds.), *Plant animal interactions: an evolutionary approach*. pp. 313. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Peruquetti, R. C. 2000. Function of Fragrances Collected by Euglossini Males (Hymenoptera: Apidae). *Entomologia Generalis* 25(1), 33–37.
- Petanidou, T., Van Laere, A., N Ellis, W., & Smets, E. 2006. What shapes amino acid and sugar composition in Mediterranean floral nectars? *Oikos*, 115(1), 155–169. DOI: 10.1111/j.2006.0030-1299.14487.x
- Piechulla, B., Effmert, U., Rohrbeck, D., & Buss, D. 2006. Localization of the synthesis and emission of scent compounds within the flower. In: N. Dudareva, & E. Pichersky (Eds.), *Biology of floral scent*. pp. 105–124. Boca Raton: CRC Press,

- Taylor & Francis Group.
- Porto, A. L. M., Machado, S. M. F., de Oliveira, C. M. A., Bittrich, V., Amaral, M. do C. E., & Marsaioli, A. J. 2000. Polyisoprenylated benzophenones from *Clusia* floral resins. *Phytochemistry*, 55(7), 755–768. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00292-2
- Pichersky, E., & Dudareva, N. 2006. *Biology of Floral Scent*. CRC Press. p. 360. DOI: 10.1201/9781420004007
- Pyke, G. H. 2016. Plant-pollinator Co-evolution: It's time to reconnect with Optimal Foraging Theory and Evolutionarily Stable Strategies. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 19, 70–76. DOI: 10.1016/j.ppees.2016.02.004
- Rech, A. R., Agostini, K., Oliveira, P. E., & Machado, I. C. 2014. *Biologia da polinização*. Editora Projeto Cultural, Rio de Janeiro: p. 524.
- Reis, M. G., Faria, A. D. de, Bittrich, V., Amaral, M. do C. E., & Marsaioli, A. J. 2000. The chemistry of flower rewards - *Oncidium* (Orchidaceae). *Journal of the Brazilian Chemical Society*, 11(6), 600–608. DOI: 10.1590/S0103-5053200000060008
- Renner, S. S., & Schaefer, H. 2010. The evolution and loss of oil-offering flowers: new insights from dated phylogenies for angiosperms and bees. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1539), 423–435. DOI: 10.1098/rstb.2009.0229
- Riffell, J. A., Shlizerman, E., Sanders, E., Abrell, L., Medina, B., Hinterwirth, A. J., & Kutz, J. N. 2014. Flower discrimination by pollinators in a dynamic chemical environment. *Science*, 344(6191), 1515–1518. DOI: 10.1126/science.1251041
- Rocha-Filho, L. C., Krug, C., Silva, C. I., & Garófalo, C. A. 2012. Floral Resources Used by Euglossini Bees (Hymenoptera: Apidae) in Coastal Ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 1–13. DOI: 10.1155/2012/934951
- Roulston, T. H., Cane, J. H., & Buchmann, S. L. 2000. What Governs Protein Content of Pollen: Pollinator Preferences, Pollen – Pistil Interactions, or Phylogeny? *Ecological Monographs*, 70(4), 617–643. DOI: 10.1890/0012-9615
- Roubik, D. W. 1982. *The Ecological Impact of Nectar-Robbing Bees and Pollinating Hummingbirds on a Tropical Shrub*. *Ecology*, 63(2), 354–360. DOI: 10.2307/1938953
- Russell, A. L., Buchmann, S. L., & Papaj, D. R. 2017. How a generalist bee achieves high efficiency of pollen collection on diverse floral resources. *Behavioral Ecology*, 28(4), 991–1003. DOI: 10.1093/beheco/ax058
- Rüttgers, A., Griebel, M., Pastrik, L., Schmied, H., Wittmann, D., Scherrieble, A., Dinkelmann, A., & Stegmaier, T. 2015. Simulation of the oil storage process in the scopa of specialized bees. *Computers & Fluids*, 119, 115–130. DOI: 10.1016/j.compfluid.2015.06.029
- Sá-Haiad, B., Silva, C. P., Paula, R. C. V., Rocha, J. F., & Machado, S. R. 2015. Androecia in two *Clusia* species: development, structure and resin secretion. *Plant Biology*, 17(4), 816–824. DOI: 10.1111/plb.12314
- Sáez, A., Morales, C. L., Ramos, L. Y., & Aizen, M. A. 2014. Extremely frequent bee visits increase pollen deposition but reduce drupelet set in raspberry. *Journal of Applied Ecology*, 51(6), 1603–1612. DOI: 10.1111/1365-2664.12325
- Salgado-Labouriau, M. L. 1973. *Contribuição à Palinologia dos Cerrados*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 291 p.
- Santos, A. O. R. 2013. *Polinizadores potenciais de *Lycopersicon esculentum* Mill. (Solanaceae) em áreas de cultivo aberto*. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia. p. 21.
- Santos, J. S. dos, Athiê-Souza, S. M., Almeida, N. M., & Castro, C. C. de. 2016. *Biologia reprodutiva e flores de óleo em *Cipura paludosa* (Iridaceae)*. *Rodriguésia*, 67(2), 387–393. DOI: 10.1590/2175-7860201667210
- Sazima, M., & Sazima, I. 1989. Oil-gathering bees visit flowers of glandular morphs of the Oil-producing Malpighiaceae. *Botanica Acta*, 102(1), 106–111. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1989.tb00073.x
- Sazima, M., Vogel, S., Cocucci, A., & Hausner, G. 1993. The perfume flowers of *Cyphomandra* (Solanaceae): Pollination by euglossine bees, bellows mechanism, osmophores, and volatiles. *Plant Systematics and Evolution*, 187(1), 51–88. DOI:10.1007/BF00994091
- Schemske, D. W., & R. Lande. 1984. Fragrance collection and territorial display by male orchid bees. *Animal Behaviour* 32, 935–937. DOI:

- 10.1016/S0003-3472(84)80184-0
- Schiestl, F. P., Ayasse, M., Paulus, H. F., Löfstedt, C., Hansson, B. S., Ibarra, F., & Francke, W. 1999. Orchid pollination by sexual swindle. *Nature*, 399(6735), 421–421. DOI: 10.1038/20829
- Schiestl, F. P., & Ayasse, M. 2002. Do changes in floral odor cause speciation in sexually deceptive orchids? *Plant Systematics and Evolution*, 234(1), 111–119. DOI:10.1007/s00606-002-0187-z
- Schiestl, F. P., Peakall, R., Mant, J. G., Ibarra, F., Schulz, C., Franke, S., & Francke, W. 2003. The chemistry of sexual deception in an orchid-wasp pollination system. *Science*, 302(5644), 437–438. DOI:10.1126/science.1087835
- Schiestl, F. P., & Johnson, S. D. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(5), 307–315. DOI: 10.1016/j.tree.2013.01.019
- Schindwein, C., Wittmann, D., Martins, C. F., Hamm, A., Siqueira, J. A., Schiffler, D., & Machado, I. C. 2005. Pollination of *Campanula rapuncululus* L. (Campanulaceae): How much pollen flows into pollination and into reproduction of oligolectic pollinators? *Plant Systematics and Evolution*, 250(3–4), 147–156. DOI: 10.1007/s00606-004-0246-8
- Sigrist, M. R., & Sazima, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of neotropical Malpighiaceae: Stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany*, 94, 33–41. DOI: 10.1093/aob/mch108
- Silvério, A., Nadot, S., Souza-Chies, T. T., & Chauveau, O. 2012. Floral rewards in the tribe Sisyrinchieae (Iridaceae): oil as an alternative to pollen and nectar? *Sexual Plant Reproduction*, 25(4), 267–279. DOI: 10.1007/s00497-012-0196-1
- Simpson, B. B., & Neff, J. L. 1981. Floral reward: Alternatives to pollen and nectar. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 68(2), 301. DOI: 10.2307/2398800
- Szczęsna, T. 2007. Concentration of Selected Elements in Honeybee-Collected Pollen. *Journal of Apicultural Science*, 51(1), 5–13.
- Tan, K., & Nishida, R. 2000. Mutual Reproductive Benefits Between a Wild Orchid, *Bulbophyllum patens*, and *Bactrocera* Fruit Flies via a Floral Synomone. *Journal of Chemical Ecology*, 26(2), 533–546. DOI: 10.1023/A:1005477926244
- Teck, O. P., & Hong, T. K. 2012. Three species of *Bulbophyllum* section *Racemosae* pollinated by *Drosophila* flies. *Malesian Orchid Journal*, 9, 1–6.
- Temeles, E. J., & Pan, I. L. 2002. Effect of nectar robbery on phase duration, nectar volume, and pollination in a protandrous plant. *International Journal of Plant Science*, 163(5), 803–808. DOI: 10.1086/342033
- Thien L. B., Azuma H., & Kawano S. 2000. New perspectives on the pollination biology of basal angiosperms. *International Journal of Plant Sciences*, 161(S6), S225–S235. DOI: 10.1086/317575
- Thompson, J. N., & Fernandez, C. C. 2006. Temporal dynamics of antagonism and mutualism in a geographically variable plant-insect interaction. *Ecology*, 87(1), 103–112. DOI: 10.1890/05-0123
- Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. 1998. Behaviour of visitors and reproductive biology of *Campomanesia pubescens* (Myrtaceae) in Cerrado vegetation. *Ciência Hoje*, 50, 281–284.
- Vallejo-Marín, M., Manson, J. S., Thomson, J. D., & Barrett, S. C. H. 2009. Division of labour within flowers: Heteranthery, a floral strategy to reconcile contrasting pollen fates. *Journal of Evolutionary Biology*, 22(4), 828–839. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2009.01693.x
- Varassin, I. 2001. The role of nectar production, flower pigments and odour in the pollination of four species of *Passiflora* (Passifloraceae) in south-eastern Brazil. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 136(2), 139–152. DOI: 10.1006/boj.2000.0438
- Varassin, I. G., & Amaral-Neto, L. P. do. 2014. Atrativos. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. A. M. Oliveira, & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da Polinização*. pp. 185–211. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural
- Vázquez, D. P., Lomáscolo, S. B., Maldonado, M. B., Chacoff, N. P., Dorado, J., Stevani, E. L., & Vitale, N. L. 2012. The strength of plant–pollinator interactions. *Ecology*, 93(4), 719–725. DOI: 10.1890/11-1356.1
- Vilela, A. A., Torezan-Silingardi, H. M., & Del-Claro, K. 2014. Conditional outcomes in ant–plant–herbivore interactions influenced by sequential flowering. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 209(7), 359–366. DOI: 10.1016/j.flora.2014.04.004

- Vinson, S. B., Williams, H. J., Frankie, G. W., & Shrum, G. 1997. Floral Lipid Chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpigheaceae) and a Use of Floral Lipids by *Centris* Bees (Hymenoptera: Apidae). *Biotropica*, 29(1), 76–83. DOI: 10.1111/j.1744-7429.1997.tb00008.x
- Vogel, S. 1974. Ölblumen und ölsammelnde Bienen. *Tropical und Subtropical Pflanzenwelt*, 7, 285–547. DOI: 10.1002/fedr.19770880110
- Vogel, S. 1988. The oil-bee oil-flower relationships - parallelism and other aspects of their evolution in space and time. *Zeitschrift für Zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, 26, 341–362.
- Vogel, S. 1990. History of the Malpighiaceae in the light of pollination ecology. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 55, 130–142.
- Vogel, S., & Cocucci, A. 1995. Pollination of *Basistemon* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in Argentina. *Flora*, 190, 353–363.
- Vogel, S., & Machado, I. C. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution*, 178(3–4), 153–178. DOI: 10.1007/BF00937962
- Waser, N. M. 1978. Competition for Hummingbird Pollination and Sequential Flowering in Two Colorado Wildflowers. *Ecology*, 59(5), 934. DOI: 10.2307/1938545
- Waser, N. M. 1986. Flower Constancy: Definition, Cause, and Measurement. *The American Naturalist*, 127(5), 593–603. DOI: 10.1086/284507
- Waser, N. M. & Real, L. A. 1979. Effective mutualism between sequentially flowering plant species. *Nature* 281:670–672. DOI: 10.1038/281670a0
- Westerkamp, C. 1996. Pollen in bee-flower relations - Some considerations on melittophily. *Botanica Acta*, 109(4), 325–332. DOI: 10.1111/j.1438-8677.1996.tb00580.x
- Whitten, W. M., Young, A. M., & Williams, N. H. 1989. Function of glandular secretions in fragrance collection by male euglossine bees (Apidae: Euglossini). *Journal of Chemical Ecology*, 15(4), 1285–1295. DOI: 10.1007/BF01014830
- Williams, N. H., & Dressler, R. L. 1976. Euglossine pollination of *Spathiphyllum* (Araceae). *Selbyana*, 1(4), 349–356
- Wilmsen, S., Gottlieb, R., Junker, R. R., & Lunau, K. 2017. Bumblebees require visual pollen stimuli to initiate and multimodal stimuli to complete a full behavioral sequence in close-range flower orientation. *Ecology and Evolution*, 7(5), 1384–1393. DOI: 10.1002/ece3.2768
- Wolowski, M., & Freitas, L. 2010. Sistema reprodutivo e polinização de *Senna multijuga* (Fabaceae) em Mata Atlântica Montana. *Rodriguésia*, 61(2), 167–179. DOI: 10.1590/2175-7860201061202
- Wright, G. A., Baker, D. D., Palmer, M. J., Stabler, D., Mustard, J. A., Power, E. F., & Stevenson, P. C. 2013. Caffeine in floral nectar enhances a pollinator's memory of reward. *Science*, 339(6124), 1202–1204. DOI:10.1126/science.1228806
- Zambon, V. & Agostini K. 2017. Polimorfismo floral e suas implicações em sistemas sexuais: o caso de *Solanum melongena* (Solanaceae). *Rodriguésia*, 68(4), 1187–1199. DOI: 10.1590/2175-7860201768403
- Zhang, Y.-W., Robert, G. W., Wang, Y., & Guo, Y.-H. 2007. Nectar robbing of a carpenter bee and its effects on the reproductive fitness of *Glechoma longituba* (Lamiaceae). *Plant Ecology*, 193(1), 1–13. DOI: 10.1007/s11258-006-9244-y
- Zhang, Y.-W., Zhao, J.-M., & Inouye, D. W. 2014. Nectar thieves influence reproductive fitness by altering behaviour of nectar robbers and legitimate pollinators in *Corydalis ambigua* (Fumariaceae). *Journal of Ecology*, 102(1), 229–237. DOI: 10.1111/1365-2745.12166

Submetido em: 14/07/2017

Aceito em: 23/05/2018

Editores Associados: Marina Wolowski & Vinícius L.G. Brito