



INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E POLINIZADORES SOB UMA PERSPECTIVA TEMPORAL

Mariana Scaramussa Deprá¹ & Maria Cristina Gaglianone¹*

¹ Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro, Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Recursos Naturais, Laboratório de Ciências Ambientais, Av. Alberto Lamego, 2000, CEP 28013-602, Campos dos Goytacazes, RJ, Brasil.

E-mails: marianadepra@gmail.com (*autora correspondente); mcrisgag@uenf.br

Resumo: O sucesso da polinização biótica depende da sincronização dos períodos de floração e da atividade dos polinizadores. O objetivo desta revisão foi compilar e analisar publicações abordando os principais efeitos da dinâmica temporal nas interações entre plantas e polinizadores em diferentes escalas, incluindo variações diárias, mensais, entre estações e entre anos. Fatores como período, intensidade e tempo de floração influenciam as interações planta-polinizadores e podem constituir estratégias para otimizar a atratividade e/ou diminuir a concorrência por polinizadores e, conseqüentemente, aumentar o sucesso reprodutivo. Estudos sobre polinizadores, principalmente insetos, concentram-se na sazonalidade ao longo do ano, principalmente apresentando variações e maior atividade de polinizadores na estação chuvosa. Tais variações podem ocorrer de acordo com as características dos ciclos biológicos das espécies, bem como em resposta à disponibilidade de recursos e variáveis climáticas. Importantes propriedades estruturais das redes de interações plantas-polinizadores, tais como aninhamento e conectância, permanecem constantes ao longo dos anos. Apesar disso, mudanças na composição e riqueza de espécies de plantas e polinizadores entre os anos alteram o número e a configuração das interações entre eles. Este fato sugere que a estrutura das redes de interação e a funcionalidade do sistema de polinização podem ser mantidas ao longo do tempo independente da composição das espécies e do arranjo entre elas. Estudos futuros devem investigar as causas das variações temporais nas interações entre plantas e polinizadores, principalmente as que podem estar relacionadas a alterações antrópicas, a fim de apontar ações que minimizem o impacto humano.

Palavras-chave: escalas temporais; fenologia de floração; insetos; redes de interação; sazonalidade.

INTERACTIONS BETWEEN PLANTS AND POLLINATORS IN A TEMPORAL PERSPECTIVE. The success of biotic pollination depends on the synchronization of flowering periods and activity of the pollinators. This review aimed to compile and analyze publications addressing the main effects of temporal dynamics on plant-pollinator interactions at different scales. Factors such as period, intensity, and flowering timing influence plant-pollinator interactions. These may constitute strategies to optimize attractiveness and/or decrease of the competition for pollinators, consequently enhancing reproductive success. Studies on pollinators, mostly insects, focus on the seasonality throughout the year, mainly showing variations and increased activity of pollinators in the rainy season. Such variations can occur according to the characteristics of the biological cycles of the species, as well as in response to the availability of resources and climatic variables. Important structural properties of the plant-pollinator networks such as nestedness and conectance remain constant over the years. Despite this changes in the composition and richness of

pollinator and plant species occur between years and alter the number and configuration of the links between them. This suggests that the structure of the pollination networks may be independent of species composition and the arrangement between them and the functionality of the pollination system can be maintained over time. Future research should investigate the causes of temporal variations in interactions between plants and pollinators. Especially those related to anthropic alterations aiming identify actions that can minimize human impact.

Keywords: ecological networks; flowering phenology; insects; seasonality; temporal scale.

INTRODUÇÃO

A polinização é um pré-requisito para a reprodução cruzada das angiospermas, podendo ser realizada pelo vento, pela água, mas principalmente por animais (Faegri & van Der Pijl 1979). O sucesso da polinização biótica depende da sincronia entre os horários de antese, o período de floração e a disponibilidade e o período de atividade dos polinizadores (Elzinga *et al.* 2007). Deste modo, as interações entre plantas e polinizadores se modificam temporalmente, moldadas principalmente por flutuações nos períodos de atividade dos polinizadores e de florescimento das plantas (Bourke & Alarcón 2011). Estas variações podem ocorrer em diferentes escalas temporais, como anos (Olesen *et al.* 2008), meses (Petanidou *et al.* 2008) e horas (Baldock *et al.* 2011). Importantes aspectos da interação como, por exemplo, o nível de especialização ou generalização, podem diferir no tempo de acordo com alterações na composição e abundância das espécies (Petanidou *et al.* 2008).

O contexto temporal nas relações plantas-polinizadores pode resultar em interações muito complexas, considerando que cerca de 90% das angiospermas em todo o mundo dependem de animais polinizadores, tais como abelhas, mariposas, besouros, borboletas e moscas, principais polinizadores em muitos ecossistemas (Ollerton *et al.* 2011). A relação entre as plantas e seus polinizadores é mediada por caracteres florais, como forma, cores, guias de néctar e glândulas de odor, que sinalizam a presença de um recurso floral. Grande parte dos recursos florais, tais como néctar, pólen, óleos e partes florais fazem parte da alimentação de muitos visitantes (Faegri & van Der Pijl 1979, Proctor *et al.* 1996, Willmer 2011, Agostini *et al.* 2014), enquanto que resinas e óleos florais são utilizados quase que

exclusivamente por abelhas para a construção de células de cria (Alves-dos-Santos *et al.* 2007, Pinheiro *et al.* 2014). Compostos aromáticos também são considerados recursos para machos de abelhas de orquídeas (Apidae, Tribo Euglossini) em comportamentos reprodutivos (Roubik & Hansen 2004). Dessa forma, a polinização pode ser entendida como um mutualismo no qual as plantas são beneficiadas pela reprodução e os animais pela aquisição dos recursos florais (Faegri & van Der Pijl 1979, Rech *et al.* 2014). A atratividade das flores e disponibilidade dos recursos florais, assim como as atividades dos animais, quando contextualizadas no tempo, possibilitam um melhor entendimento das interações entre plantas e polinizadores.

O objetivo deste artigo foi compilar os estudos sobre a dinâmica temporal nas interações entre plantas e polinizadores e analisar os principais fatores que a influenciam em diferentes escalas, abordando variações diárias, mensais, entre estações e entre anos.

MATERIAL E MÉTODOS

A revisão acerca dos trabalhos que abordaram as variações temporais nas interações entre planta e polinizadores foi realizada no conteúdo assinado disponível para acesso pelas instituições participantes no Portal Periódicos Capes (www.periodicos.capes.gov.br). A busca foi realizada por assunto e utilizando, isoladas e conjugadas, as seguintes palavras-chave e suas correspondentes em inglês: estação seca (“*dry season*”), estação chuvosa (“*wet season*”), dinâmica temporal (“*temporal dynamic*”), redes de interação (“*interaction networks*”/“*ecological networks*”), sazonalidade (“*seasonality*”) e variação temporal (“*temporal variation*”), além de

polinização (“*pollination*”) e polinizadores (“*pollinators*”). Também foram incluídas as referências cruzadas obtidas entre estudos.

Trabalhos publicados entre os anos de 2006 e 2017 foram preferencialmente selecionados, mas trabalhos importantes sobre o tema e anteriores a este período também foram incluídos. Além disso, estudos realizados na região Neotropical, principalmente no Brasil, também tiveram prioridade. A compilação dos resultados obtidos nos estudos foi apresentada de acordo com a escala temporal em que foram realizados: diária/ao longo do dia, mensal/dentro das estações, entre estações, entre anos.

FATORES ASSOCIADOS ÀS PLANTAS QUE INFLUENCIAM A DINÂMICA TEMPORAL DAS INTERAÇÕES ENTRE PLANTAS E POLINIZADORES

A fenologia da floração é um dos principais fatores que influenciam a dinâmica temporal das interações entre plantas e polinizadores (Elzinga *et al.* 2007) e pode ser abordada em nível do indivíduo, da população ou da comunidade (Newstrom *et al.* 1994). A fase reprodutiva de um indivíduo é aquela caracterizada pela produção de flores e desenvolvimento de frutos e sementes, e pode variar entre indivíduos da mesma espécie. Fatores como o balanço energético, estado nutricional, estágio de desenvolvimento e o clima podem determinar o momento de início da fase reprodutiva do indivíduo e também a ocorrência e repetição das fenofases ao longo do tempo (Borchert *et al.* 2005, Kudo 2006).

Dentro de uma população, os indivíduos diferem entre si quanto à idade e tamanho, sexo ou ainda quanto ao micro-habitat em que se estabelecem e estes fatores resultam na floração em momentos diferentes (Newstrom *et al.* 1994). Além disso, a floração, avaliada a partir da quantificação de flores produzidas, pode identificar picos que variam de intensidade e duração (Gentry 1974, Newstrom *et al.* 1994, Kudo 2006, Otárola & Rocca 2014). Tais variações podem reduzir a competição por polinizadores, que têm recursos disponíveis durante maior período de tempo, e aumentar a variabilidade genética, na medida em que provocam maior fluxo de

polinizadores, aumentando a chance de transporte de pólen entre plantas distintas da mesma espécie (Kudo 2006).

Em nível da comunidade, diferentes espécies em floração podem interagir na medida em que “*displays*” florais de múltiplas espécies atraem um maior número e/ou diversidade de polinizadores compartilhados, em um fenômeno descrito como facilitação ecológica (Brooker *et al.* 2008). A facilitação parece ser uma estratégia importante para espécies com populações muito pequenas, nas quais a floração isolada não atrairia um grande número de polinizadores (Rathcke 1983). Além da atração pela maior densidade de flores, “*displays*” florais de espécies que disponibilizam recursos diversos e complementares parecem ser ainda mais atrativos, pois permitem a obtenção ótima de múltiplos recursos florais pelos polinizadores (Ghazoul 2006).

Por outro lado, a competição por polinizadores pode ser uma das explicações para a separação temporal na floração entre espécies simpátricas, como uma forma adaptativa para a partilha de polinizadores (Araujo *et al.* 1994, Newstrom *et al.* 1994, Santana & Machado 2010). Um estudo realizado na Mata Atlântica no estado de São Paulo sobre o padrão fenológico de espécies de Bromeliaceae polinizadas por pássaros mostrou um padrão de floração sequencial ao longo do ano que, segundo os autores, seria um dos principais fatores que minimizaram a competição por polinizadores (Machado & Semir 2006). Floração sequencial também foi observada em espécies de diferentes famílias tais como Malvaceae (Gaglianone 2000) e Rubiaceae (Silva & Vieira 2015) polinizadas por insetos em regiões originalmente cobertas pela Mata Atlântica.

Diferentemente, a floração em comunidade muitas vezes ocorre de forma agregada, principalmente relacionada com limitações fisiológicas. Neste caso, condições abióticas desfavoráveis restringem a floração a um período ideal para a reprodução, resultando na sincronia entre os indivíduos de uma população e entre populações. Isto ocorre, sobretudo, em locais em que o período de condições favoráveis à reprodução das plantas, como precipitação, temperatura e inclusive a disponibilidade de polinizadores, é curto (Borchert *et al.* 2005, Elzinga *et al.* 2007, Mitchell *et al.* 2009).

O fogo também exerce grande influência sobre a fenologia reprodutiva das plantas em alguns ecossistemas savânicos, como o Cerrado (Coutinho 1976). O impacto do fogo sobre a floração depende da intensidade e periodicidade das queimadas e das adaptações das plantas às altas temperaturas (Brown *et al.* 2017). Em algumas espécies a floração parece ser estimulada pelo fogo, principalmente para espécies herbáceas e subarbutivas, ocorrendo intensificação e sincronização da produção de flores pós-fogo (Coutinho 1976, Brown *et al.* 2017). Na comunidade, uma importante vantagem para as primeiras espécies a florescerem pós-fogo seria a reduzida competição por polinizadores, considerando a baixa disponibilidade de recursos alimentares aos polinizadores neste momento.

O controle fotoperiódico da floração em regiões com baixa sazonalidade climática como, por exemplo, as florestas tropicais amazônicas, pode ter evoluído em resposta a diferentes fatores, como as baixas densidades populacionais, resultando na floração sincrônica e bimodal das espécies arbóreas nesta região, conforme discutido por Borchert *et al.* (2005). O florescimento sincrônico promoveria aumento da exposição floral para atração de polinizadores, possibilitando o fluxo dos polinizadores entre plantas esparçadamente distribuídas. A intensa exposição floral, entretanto, pode incrementar a competição por polinizadores e consequentemente aumentar a chance de deposição de pólen heteroespecífico, principalmente entre espécies vegetais que compartilham polinizadores com pouca fidelidade ou constância floral (Ashman & Arceo-Gómez 2013). O balanço entre a alta atratividade ou alta competição por polinizadores possivelmente atuou na evolução das estratégias de florescimento observadas atualmente.

Em cada um dos níveis abordados nesse tópico, individual, populacional ou na comunidade, fatores ecológicos como clima, disponibilidade de recursos, facilitação e competição podem influenciar a fenologia de floração, moldando padrões que vem sendo estudados ao longo do tempo. Importantes estudos sobre os padrões fenológicos de floração foram realizados por Gentry (1974), Bawa (1983) e Newstrom *et al.* (1994). Um dos primeiros trabalhos dedicados a

classificar os padrões fenológicos de floração foi realizado por Gentry (1974), com espécies da família Bignoniaceae na Costa Rica e Panamá. Nesse estudo, o autor identificou quatro tipos de floração em relação às populações, destacando a intensidade e duração dos períodos de floração, denominando-os “*cornucopia*”, “*steady state*”, “*big bang*” e “*multiple bang*” (Tabela 1). Outra classificação mais ampla foi feita por Newstrom *et al.* (1994), considerando o acompanhamento mais longo de espécies de 59 famílias na Costa Rica. Newstrom *et al.* (1994) descreveram quatro padrões básicos, enfatizando a periodicidade dos ciclos de floração: contínua, subanual, anual e supra-anual (Tabela 1).

Dos quatro padrões classificados por Gentry (1974) três poderiam ser classificados como anual ou supra-anual por Newstrom *et al.* (1994), apresentando no máximo um ciclo por ano, mas com diferentes intensidades e períodos de floração. Apenas o padrão “*multiple bang*” poderia ser classificado como subanual ou contínuo por Newstrom *et al.* (1994), apresentando mais de um evento de floração por ano. Associações desses padrões de floração com grupos de polinizadores e/ou estratégias de polinização (Tabela 1) são baseadas principalmente no menor gasto energético e maior atração de polinizadores.

A funcionalidade das estruturas florais reprodutivas pode ser variável em relação ao tempo, o que influencia nas interações com os polinizadores. Em algumas espécies com flores hermafroditas ocorre o amadurecimento do gineceu antes do androceu, conhecido como protoginia (ex. *Pouteria torta* (Mart.) Radlk. (Sapotaceae) Gama *et al.* 2011), ou o amadurecimento do androceu antes do gineceu, conhecido como protandria (ex. *Seemannia sylvatica* (Kunth) Hanst. (Gesneriaceae), Camargo *et al.* 2011). Em outras espécies ocorre a antese diferencial de flores femininas e masculinas no mesmo indivíduo como, por exemplo, *Jatropha curcas* L. (Euphorbiaceae) (Brasileiro *et al.* 2012). Todos esses casos diminuem a probabilidade de polinização entre flores do mesmo indivíduo e aumentam a possibilidade de polinização cruzada (Bertin & Newman 1993).

O amadurecimento assincrônico das flores dos indivíduos masculinos e femininos de uma população também foi descrito (Stephenson &

Bertin 1983, Rocca & Sazima 2006, Forrest 2014). Em *Citharexylum myrianthum* Cham. (Verbenaceae), típica da Mata Atlântica, o amadurecimento e pico de floração dos indivíduos masculinos ocorre antes dos femininos e se estende por mais tempo (Rocca & Sazima 2006). Essa estratégia reprodutiva pode favorecer espécies cujas flores femininas não produzem recursos, pois os polinizadores visitariam as flores com disponibilidade de pólen, e visitariam sem

sucesso as flores femininas na busca deste recurso (Renner & Feil 1993). Outras hipóteses levam em consideração a competição entre indivíduos masculinos pelo acesso aos óvulos não fertilizados (Stephenson & Bertin 1983) ou aos óvulos de alta qualidade, já que indivíduos femininos maiores tendem a florescer mais cedo e apresentar óvulos de melhor qualidade. Dessa forma, os indivíduos masculinos com flores precoces seriam favorecidos (Forrest 2014).

Tabela 1. Padrões de floração descritos por Gentry (1974) e Newstrom *et al.* (1994) e sua associação com grupos de polinizadores e/ou estratégias de polinização.

Table 1. Flowering patterns described by Gentry (1974) and Newstrom *et al.* (1994) and their association with pollinator groups and/or pollination strategies.

Padrões de floração descritos por Gentry (1974)	Padrões de floração propostos por Newstrom <i>et al.</i> (1994) correspondentes aos descritos por Gentry (1974)	Associação dos padrões de floração com polinizadores e/ou estratégias de polinização
“ <i>Steady state</i> ”: poucas flores por dia, floração por longos períodos (um mês ou mais)	Anual (um ciclo de floração maior por ano) ou supra-anual (um ciclo superior a um ano)	Polinizadores “ <i>trap-liners</i> ”, menor gasto energético à procura de plantas floridas (Gentry 1974)
“ <i>Cornucopia</i> ”: grande número de flores durante algumas semanas	Anual ou supra-anual	Atração de ampla gama de polinizadores (Gentry 1974)
“ <i>Big bang</i> ”: florescimento intenso por curto período (aproximadamente uma semana)	Anual ou supra-anual	Polinizadores oportunistas, sem rotas fixas de recursos (Gentry 1974)
“ <i>Multiple bang</i> ”: curtos (dois ou três dias) e numerosos períodos de floração espalhados no ano	Subanual (mais de um ciclo por ano) ou contínua (floração com pequenas pausas esporádicas)	Principalmente abelhas (Gentry 1974); polinização por engano (Otárola & Rocca 2014)

A assincronia entre flores de espécies distintas na comunidade também se estende a casos em que uma das espécies não oferece nenhum tipo de recurso, mas se beneficia das visitas realizadas por polinizadores a flores de espécies que oferecem recursos (Elzinga *et al.* 2007). Este é o caso de algumas espécies de Orchidaceae, cujo período de florescimento está intimamente ligado ao florescimento das plantas com recursos. Por exemplo, *Dactylorhiza sambucina* (L.) Soó (Orchidaceae), amplamente distribuída na Europa, floresce mais cedo do que a maioria das espécies de plantas que oferecem recursos. Uma das hipóteses seria que essa antecipação evitaria a competição por polinizadores com as espécies que oferecem recursos. Outra hipótese, que não exclui a primeira, seria o aumento da chance de serem visitadas no início da estação de florescimento,

quando os visitantes recém emergentes ainda são inexperientes e não distinguem flores com e sem recursos (Internicola *et al.* 2006). Todos estes casos explicitam a alta interdependência entre a dinâmica temporal da floração das plantas nos diferentes níveis e suas interações com polinizadores.

VARIAÇÕES TEMPORAIS NAS POPULAÇÕES, COMUNIDADES E/OU GUILDAS DE POLINIZADORES

Os polinizadores também apresentam variações temporais específicas, as quais restringem sua interação com as plantas (Cane *et al.* 2005). As populações e comunidades dos polinizadores podem variar de acordo com as características dos

ciclos biológicos das espécies, bem como em resposta a disponibilidade de recursos e variáveis climáticas (Linsley 1958, Wolda 1988, Kishimoto-Yamada & Itioka 2015, Wolowski *et al.* 2017).

Variações nas populações de insetos ao longo do ano podem ser resultantes de características do ciclo biológico das espécies, que incluem o tempo de desenvolvimento do imaturo, a longevidade do adulto, a sincronização de machos e fêmeas, os períodos de diapausa (interrupção programada do desenvolvimento, expressa pela supressão do metabolismo em um estágio ontogenético) e o voltinismo (número de gerações que uma espécie apresenta em um ano). Além destes fatores intrínsecos, fatores extrínsecos, como flutuações na disponibilidade de recursos e características ambientais como temperatura, umidade e duração do dia também influenciam na atividade dos insetos (Wolda 1988, Kishimoto-Yamada & Itioka 2015).

A sazonalidade nas populações e comunidades de polinizadores, principalmente insetos, na região neotropical foi relatada em muitos estudos que evidenciaram maior atividade dos polinizadores na estação chuvosa (abelhas e vespas: Oliveira (1999), Lorenzon *et al.* (2003), Truylio & Harter-Marques (2007), Zanella (2008), Abrahamczyk *et al.* (2011), Silveira *et al.* (2011); borboletas: Devries *et al.* (1997), Anselmo *et al.* (2014); moscas: Souza-Silva *et al.* (2001) (Tabela 2). Isso ocorre provavelmente em resposta à maior disponibilidade de recursos florais decorrente dos maiores índices de precipitação pluviométrica nessa estação e é congruente com dados indicando maior intensidade de floração para muitas espécies vegetais, como no caso de plantas na Mata Atlântica (Morellato & Leitão-Filho 1990). Um padrão distinto, evidenciando maior atividade de polinizadores na estação seca também foi descrito para insetos como abelhas (Silva *et al.* 2009), e borboletas (Daily & Ehrlich. 1995, Barlow *et al.* 2007, Abrahamczyk *et al.* 2011). Estes dados divergentes estariam relacionados a fatores intrínsecos das populações de insetos ou plantas, ou ainda diferenças microclimáticas entre locais de estudo (Pozo *et al.* 2008).

Em todos estes casos estudados têm-se buscado explicações para a ocorrência destes padrões sazonais nos fatores intrínsecos e extrínsecos das populações, principalmente

climáticos, que estariam associados. Entretanto, estudos quantitativos sobre a disponibilidade de recursos florais e as flutuações populacionais dentro e entre os anos ainda são necessários a fim de elucidar os fatores que atuam na determinação destes padrões temporais. Há grandes dificuldades a serem vencidas nesta abordagem, tais como métodos eficientes de quantificação de pólen e néctar na comunidade e protocolos específicos para monitoramento das populações de insetos. Além disso, muitos estudos não coletam adequadamente as informações sobre microclima, o que dificulta análises mais robustas.

Observações detalhadas ao longo do tempo são capazes de detectar a ocorrência de variações na composição e frequência de polinizadores, mesmo em pequenas escalas de tempo, como horas (Oliveira 1999, Santos & Sofia 2002, Silva *et al.* 2007, Rodrigues 2008, Deprá 2012). A partilha de recursos em diferentes horários do dia, como estratégia para evitar a competição, é apontada como um fator de causa para tais variações. Dentre os polinizadores de *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) as abelhas maiores, como *Bombus* e *Xylocopa* (Apidae), visitam as flores principalmente nas primeiras horas do dia, antes das 9h. Já os polinizadores de porte pequeno, como *Exomalopsis* (Apidae), visitam as flores após esse horário. A diminuição da frequência das abelhas grandes no decorrer do dia provavelmente influencia o aumento da frequência das abelhas menores a partir das 9h, evitando a competição entre elas (Deprá 2012).

Beija-flores também podem partilhar recursos em períodos do dia. Na Mata Atlântica grupos distintos de beija-flores visitam as flores das mesmas espécies de plantas em períodos diferentes do dia (manhã e tarde), o que diminui a competição (Rodrigues 2008). É interessante notar que o compartilhamento como explicação para a disjunção temporal na utilização de recursos por espécies distintas pode ser usado como explicação tanto no caso de atividade sequencial de polinizadores, como no caso de floração sequencial discutida nesta revisão. Naquela situação, o recurso compartilhado são os próprios polinizadores, enquanto que para os polinizadores o recurso em questão são aqueles oferecidos pelas flores.

A avaliação das guildas de polinizadores em

uma escala temporal maior, entre anos, revela que o espectro de polinizadores da mesma planta pode ser distinto entre os anos. *Asclepias tuberosa* Roxb. (Asclepiadaceae), por exemplo, teve as abelhas como os principais polinizadores ao longo de dois anos de estudo no estado do Arizona, EUA

(Fishbein & Venable 1996), enquanto que borboletas do gênero *Battus* foram o segundo principal polinizador no segundo ano de estudo, apesar das flores apresentarem características tipicamente de polinização por borboletas (psicófilas).

Tabela 2. Compilação dos resultados obtidos em estudos sobre variações temporais nas populações, comunidades ou guilda de polinizadores. Entre parênteses o(s) grupo(s) de polinizadores estudado(s).

Table 2. Compilation of the results obtained in studies on temporal variations in populations, communities or guild of pollinators. In parentheses the group(s) of pollinators studied.

Descritores	Variações temporais nos descritores e resultado (variável ou constante) obtido pelos autores		
	Período de avaliação	Variável	Constante
Composição de espécies	Diária	Rodrigues 2008 (beija-flores), Santos & Sofia 2002 (abelhas)	-
	Mensal/dentro das estações	Truylio & Harter-Marques 2007 (abelhas)	-
	Entre estações	Lorenzon <i>et al.</i> 2003 (abelhas sociais), Price <i>et al.</i> 2005 (abelhas de língua longa e beija-flores), Zanella 2008 (abelhas solitárias), Silva <i>et al.</i> 2009 (abelhas), Silveira <i>et al.</i> 2011 (abelhas)	-
	Entre anos	Price <i>et al.</i> 2005 (abelhas de língua longa e beija-flores)	-
Riqueza de espécies	Diária	Oliveira 1999 (abelhas), Santos & Sofia 2002 (abelhas)	-
	Mensal/dentro das estações	Truylio & Harter-Marques 2007 (abelhas)	-
	Entre estações	Oliveira 1999 (abelhas), Pozo <i>et al.</i> 2008 (borboletas), Silva <i>et al.</i> 2009 (abelhas), Abrahamczyk <i>et al.</i> 2011 (borboletas, abelhas e vespas, beija-flores), Silveira <i>et al.</i> 2011 (abelhas), Anselmo <i>et al.</i> 2014 (borboletas)	Orr & Haeuser 1996 (borboletas), Pinheiro <i>et al.</i> 2002 (borboletas)
Abundância/frequência	Diária	Oliveira 1999 (abelhas), Santos & Sofia 2002 (abelhas), Silva <i>et al.</i> 2007 (abelhas), Deprá 2012 (abelhas)	-
	Mensal/dentro das estações	Eckhart 1992 (insetos), Tuylio & Harter-Marques 2007 (abelhas), Souza-Silva <i>et al.</i> 2001 (moscas)	-
	Entre estações	Oliveira 1999 (abelhas), Souza-Silva <i>et al.</i> 2001 (moscas), Price <i>et al.</i> 2005 (abelhas de língua longa e beija-flores), Zanella 2008 (abelhas solitárias), Silva <i>et al.</i> 2009 (abelhas), Abrahamczyk <i>et al.</i> 2011 (borboletas), Silveira <i>et al.</i> 2011 (abelhas), Anselmo <i>et al.</i> 2014 (borboletas)	-
	Entre anos	Eckhart 1992 (insetos), Fishbein & Venable 1996 (insetos), Price <i>et al.</i> 2005 (abelhas de língua longa e beija-flores)	-

Alterações na composição de polinizadores ao longo dos anos em regiões temperadas têm sido discutidas como resultado de variações climáticas que estariam influenciando as populações dos polinizadores. Entretanto, a constatação destes fenômenos e de seus fatores associados na região neotropical ainda é pouco registrada, sendo necessários estudos de médio e longo prazo para o acompanhamento desta dinâmica.

Os aspectos abordados nos tópicos anteriores desta revisão mostram a intensa relação na dinâmica temporal entre plantas e polinizadores, abordando o tema com ferramentas analíticas tradicionais dos estudos populacionais e de comunidades. No próximo tópico, será abordada uma ferramenta mais recente para o estudo das interações e sua complexidade temporal: a rede de interações.

VARIAÇÃO TEMPORAL NAS REDES DE INTERAÇÕES PLANTAS-POLINIZADORES

As interações entre plantas e polinizadores podem formar uma complexa teia abrangendo grande número de espécies das comunidades (Waser *et al.* 1996). Uma ferramenta que tem sido cada vez mais utilizada para entender essas interações é a teoria de redes complexas, pois permite principalmente a visualização das conexões estabelecidas entre as espécies e a força dessas conexões, na perspectiva da comunidade como um todo (Bascompte 2008).

A maioria dos trabalhos de redes plantas-polinizadores estuda as interações em momentos específicos, como um retrato estático das interações em uma única estação, geralmente no período de maior número de espécies em florescimento e/ou em atividade (Burkle & Alarcón 2011). Outros trabalhos agrupam as amostragens ao longo de um ano ou mais e apresentam-nos em uma única rede (Jordano *et al.* 2006). Menos comuns são os estudos com descrições adequadas das redes de interações mutualísticas por meio do uso de redes sequenciais, que representam os padrões de interações durante períodos curtos de tempo, o que permite descrever as interações entre espécies com fenologias e períodos de atividades coincidentes e revelar as oscilações na composição de espécies e nas interações entre elas

(Lundgren & Olesen 2005, Basilio *et al.* 2006, Kaiser 2006, Medan *et al.* 2006, Olesen *et al.* 2008, Petanidou *et al.* 2008, Pradal *et al.* 2009, Baldock *et al.* 2011). Variações temporais nas redes de interações plantas-polinizadores foram detectadas por diferentes autores (Tabela 3).

A restrição das observações das redes de interações planta-polinizadores a qualquer intervalo de tempo, sejam horas (Baldock *et al.* 2011), dias (Olesen *et al.* 2008), meses (Medan *et al.* 2006), estações (Basilio *et al.* 2006) ou anos (Alarcón *et al.* 2008, Petanidou *et al.* 2008, Dupont *et al.* 2009, Pradal *et al.* 2009), pode resultar na incapacidade de detectar uma proporção de ligações que ocorrem em outros períodos e podem ser importantes para o entendimento do funcionamento desse sistema.

Modificações nas redes de interação plantas-polinizadores ao longo do dia podem ser exemplificadas pelo estudo a seguir, realizado em uma savana no Quênia. As flores de *Ipomoea kituiensis* Vatke (Convolvulaceae) abrem a partir das 08:00 h e murcham antes das 12:00 h, enquanto as flores de *Sida ovata* Cav. e *Sida schimperiana* Hochst ex A. Rich. (Malvaceae) abrem das 11:00 h às 15:00 h. Para estas espécies, a detecção de visitação por polinizadores fora desses intervalos de tempo é impossível (Baldock *et al.* 2011). Além disso, neste mesmo conjunto de dados, uma rede representando a soma dos dados de interações de um dia levaria a conclusões equivocadas, pois foi verificado que um mesmo visitante, *Apis mellifera* L. (Apidae), visitou quatro espécies de plantas em períodos distintos do dia. Se apresentadas em uma única rede, estas interações sugeririam competição potencial pelas visitas do mesmo polinizador e risco de transferência de pólen heteroespecífico, o que não ocorre devido aos horários distintos de antese e visita do polinizador (Baldock *et al.* 2011).

Comparação entre redes sequenciais de tempos específicos (redes mensais ou estacionais) e redes cumulativas (dados de um ano) indicam que redes cumulativas têm a desvantagem de incluir espécies que apresentam fenologias não sobrepostas (Basilio *et al.* 2006, Medan *et al.* 2006, Sajjad *et al.* 2017). Assim, a não-interação entre um dado par de espécies pode ser devida ao fato de que essas espécies não se encontram no tempo e não necessariamente à autêntica falta de

visitação. Esse fato é descrito como interações proibidas (“*forbidden links*”) (Jordano *et al.* 2003) e se reflete nos menores valores de conectância apresentados pelas redes das matrizes cumulativas (Basilio *et al.* 2006, Medan *et al.* 2006). Abordagens atuais utilizam o conceito de interações proibidas inclusive na construção de modelos preditivos de interações em determinados ecossistemas, tornando-os mais realísticos por restringir às ligações temporalmente possíveis na rede (Vizentin-Bugoni *et al.* 2014).

A complexidade das redes pode ser alterada ao longo dos dias durante uma estação. Em sistemas com curto período de atividade dos polinizadores e de florescimento das plantas, Olesen *et al.* (2008) observaram aumento na complexidade das redes ao longo dos dias, até atingir um pico máximo e posterior redução brusca do número de interações no final da estação. Além disso, novas plantas e polinizadores se ligaram preferencialmente aos parceiros mutualistas mais ligados já presentes no sistema no dia anterior. Estas observações indicam que estudos visando representar o maior número de interações possíveis em curto espaço de tempo devem escolher o período ideal para a obtenção de dados e não se ater ao registro das interações em qualquer momento ao longo da estação de atividade e de floração.

As variações na estrutura das redes de interação incluindo a configuração das ligações entre plantas e polinizadores podem ocorrer também entre os anos (Alarcón *et al.* 2008, Petanidou *et al.* 2008, Dupont *et al.* 2009, Pradal *et al.* 2009; Tabela 3). Dessa forma, é preciso ter cuidado em extrapolar interpretações ecológicas, como a generalização ou especialização das espécies, baseadas nas redes de interações em curtos períodos de tempo ou em um único ano. Por exemplo, em uma comunidade de prados montanhosos no sul da Califórnia, Estados Unidos, as espécies de polinizadores não formaram as mesmas ligações com as plantas ao longo dos três anos estudados e a identidade das espécies também foi distinta. Além disso, os núcleos generalistas das redes apresentaram uma composição de espécies com similaridade inferior a 50 % entre os anos, o que indica que até mesmo as espécies generalistas estão sujeitas a flutuações temporais no tamanho das suas populações.

Outro fato importante é que a maioria das plantas produziu menos flores no segundo ano, em comparação com os outros dois anos, e no mesmo ano foram observadas mais espécies de polinizadores formando o núcleo de generalistas na rede. Isso sugere que os polinizadores podem expandir sua amplitude de dieta quando os recursos florais são escassos (Alarcón *et al.* 2008).

Apesar da composição de espécies e das interações distintas entre anos, as propriedades estruturais das redes como conectância e aninhamento parecem não variar (Alarcón *et al.* 2008, Petanidou *et al.* 2008, Dupont *et al.* 2009, Pradal *et al.* 2009). Isto indica que as espécies podem ser substituídas por outras topologicamente semelhantes e que as redes de polinização são, em certa medida, robustas contra fatores que afetam a ocorrência de espécies.

A ferramenta de redes ecológicas também pode ser utilizada para avaliar como ocorre a distribuição de polinizadores dentro de uma população de plantas ao longo do seu período de florescimento. Durante dois anos, Valverde *et al.* (2016) pesquisaram a fenologia e a fauna de insetos polinizadores de uma população de *Erysimum mediohispanicum* Polatschek (Brassicaceae), no sudeste da Espanha. Os autores encontraram alta variação no valor da modularidade entre as redes temporais, sugerindo que os grupos de plantas que compartilham polinizadores são temporalmente instáveis, o que significa que os módulos de rede não são estáticos, mas se dividem e se fundem com o tempo.

A compilação e análise dos estudos de redes de interação nos leva a destacar que muitos sistemas plantas-polinizadores parecem ser mais generalizados quando a variação temporal não é levada em consideração, o que se deve principalmente às alterações temporais na composição e abundância das espécies e ao rearranjo das ligações entre elas. Neste sentido, é importante enfatizar a relevância de se considerar o fator temporal nas análises de redes ecológicas entre plantas e polinizadores. Além disso, embora os sistemas de polinização de plantas sejam dinâmicos, as propriedades das redes de interação são relativamente estáveis entre anos. Isto sugere que a estrutura das redes de polinização pode ser independente da composição de espécie e do arranjo das ligações entre elas e manter a

funcionalidade do sistema ao longo do tempo. A definição destes padrões nas diversas escalas temporais ainda carece de estudos. Os casos apresentados nesta revisão nos mostram um esforço importante para entendermos as variações

temporais na estrutura das redes plantas-polinizadores, sendo ainda necessário avançarmos neste assunto, principalmente para regiões tropicais.

Tabela 3. Compilação dos resultados obtidos em estudos sobre variações temporais nas métricas das redes interação plantas-polinizadores. Entre parênteses o/os grupo(s) de polinizadores estudado(s). *Trabalhos que avaliaram a variação ao longo do dia.

Table 3. Results obtained in studies on temporal variations in the metrics of plant-pollinator interaction networks. In parentheses the group(s) of pollinators studied. *Studies that evaluated the variation throughout the day.

Métricas/componentes de redes de interação (definidas conforme Mello <i>et al.</i> 2006)	Variações temporais nas métricas/componentes de redes		
	Período de avaliação	Variável	Constante
Identidade (composição) das plantas/polinizadores	Diária/ ao longo do dia*	Lundgren & Olesen 2005 (insetos), Olesen <i>et al.</i> 2008 (insetos), Baldock <i>et al.</i> 2011 (insetos)*	
	Mensal/dentro das estações	Kaiser 2006 (insetos, pássaros e lagartos), Petanidou <i>et al.</i> 2008 (insetos)	
	Entre anos	Pradal <i>et al.</i> 2009 (insetos), Alarcón <i>et al.</i> 2008 (insetos), Olesen <i>et al.</i> 2008 (insetos), Dupont <i>et al.</i> 2009 (insetos), Albrecht <i>et al.</i> 2010 (insetos)	
Aninhamento: as conexões dos vértices de menor grau representam um subconjunto das conexões dos vértices de maior grau.	Mensal/dentro das estações	Kaiser 2006 (insetos, pássaros e lagartos)	
	Entre anos		Alarcón <i>et al.</i> 2008 (insetos), Petanidou <i>et al.</i> 2008 (insetos), Burkle e Irwin 2009 (insetos), Dupont <i>et al.</i> 2009 (insetos)
Ausência/presença de compartimentos e número de compartimentos. Compartimentos: conjunto de vértices conectados entre si e não conectados a outros vértices da rede.	Entre estações	Basilio <i>et al.</i> 2006 (insetos)	
	Entre anos	Alarcón <i>et al.</i> 2008 (insetos), Valverde <i>et al.</i> 2016 (insetos)	
Especialização/generalização das espécies de plantas/polinizadores: nível de especialização de um vértice <i>i</i> é dado pelo seu grau ou grau relativo, comparado ao de outros vértices da mesma rede – quanto menor o grau, maior a especialização.	Diária/ ao longo do dia*	Baldock <i>et al.</i> 2011 (insetos)*	

Tabela 3. Continua na página seguinte...
Table 3. Continued on next page...

Tabela 3. ...continuação.
Table 3. ...continued.

	Mensal/dentro das estações	Kaiser 2006 (insetos, pássaros e lagartos), Petanidou <i>et al.</i> 2008 (insetos)	
	Entre anos	Alarcón <i>et al.</i> 2008 (insetos), Albrecht <i>et al.</i> 2010 (insetos)	
Conectância: proporção de interações estabelecidas na rede em relação ao número de interações possíveis.	Diária/ao longo do dia*	Lundgren & Olesen 2005 (insetos), Baldock <i>et al.</i> 2011 (insetos)*	
	Mensal/dentro das estações	Medan <i>et al.</i> 2006 (insetos)	
	Entre estações	Basilio <i>et al.</i> 2006 (insetos)	
	Entre anos	Pradal <i>et al.</i> 2009 (insetos), Olesen <i>et al.</i> 2008 (insetos), Petanidou <i>et al.</i> 2008 (insetos), Dupont <i>et al.</i> 2009 (insetos)	
Centralização: variabilidade na centralidade dos vértices (plantas/polinizadores). A rede possui núcleo de vértices altamente conectados e rodeado por vértices menos conectados.	Entre anos	Valverde <i>et al.</i> 2016 (insetos)	Petanidou <i>et al.</i> 2008 (insetos), Dupont <i>et al.</i> 2009 (insetos)
	Modularidade: número de módulos e conectividade entre eles; módulo = subconjunto de vértices, onde a densidade de conexões é maior entre vértices do módulo do que entre estes e outros vértices.	Entre anos	Valverde <i>et al.</i> 2016 (insetos)

CONCLUSÕES

A composição e abundância de espécies de plantas em floração e polinizadores em atividade variam em diferentes escalas temporais e alteram as interações entre plantas e polinizadores. Essas variações podem ocorrer de acordo com ciclos e flutuações naturais nos padrões de floração das plantas e nas populações de polinizadores e também podem ser influenciadas por mudanças ambientais. Entretanto, variações ambientais causadas por ações antrópicas também devem ser consideradas, já que alterações climáticas podem influenciar diretamente na atividade dos polinizadores e floração das plantas. A supressão da vegetação nativa de florestas, por exemplo, leva ao aumento da temperatura e diminuição da umidade relativa, podendo acarretar em

alterações na história de vida das plantas e animais, como tempo de maturação reprodutiva, número de gerações ao ano e tamanho populacional. Estes fatores provavelmente influenciarão na dinâmica temporal das interações entre plantas e polinizadores. Outro exemplo seria a redução de locais disponíveis para a construção de ninhos de polinizadores, como troncos de árvores, ou a escassez de outros recursos, causada pela retirada da vegetação. A súbita diminuição nesta oferta tende a modificar a estrutura das comunidades e, conseqüentemente, das interações ecológicas.

Assim, a amostragem das interações plantas-polinizadores deve se aproximar ao máximo possível da escala de tempo do sistema, isto é, levar em consideração a fenologia de floração das plantas e períodos de atividade dos polinizadores.

Por exemplo, amostragens realizadas apenas nos horários do dia em que a maioria dos polinizadores está ativa podem impedir a detecção das interações com plantas que estão com flores disponíveis em outros horários. Além disso, a interpretação ecológica dos dados de interações plantas-polinizadores deve ser cautelosa, e deve considerar o período de amostragem, para que não ocorram sub ou superestimativas nas interações amostradas em períodos relativamente restritos.

Apesar da identidade das plantas e polinizadores que compõem as redes de interações variar temporalmente, importantes propriedades estruturais das redes como aninhamento e conectância se mantêm constantes entre anos. Isto indica que os sistemas de polinização podem ser estáveis, independentemente da composição das espécies, e que diferentes espécies podem desempenhar o mesmo papel funcional na rede de interações. Essas métricas podem ser importantes para avaliar a estabilidade no funcionamento dos sistemas de polinização e servir, por exemplo, como parâmetros comparativos para avaliação da restauração das interações entre plantas e polinizadores em áreas de recuperação ambiental.

Diante dessas considerações, estudos futuros devem investigar as causas das variações temporais nas interações entre plantas e polinizadores, principalmente as que podem estar relacionadas a alterações antrópicas, a fim de apontar ações que minimizem o impacto humano. Além disso, a maioria dos estudos aborda as variações temporais nas interações entre plantas e insetos polinizadores, sendo importante que os próximos se dediquem a avaliar essas alterações também para outros grupos de polinizadores.

AGRADECIMENTOS

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior pela bolsa de doutorado à MSD. Aos professores Ana Maria Matoso Viana Bailez, Ana Paula Madeira Di Benedetto e Marcelo Trindade Nascimento, pelas sugestões no trabalho de qualificação do doutorado, que deu origem a esta revisão. MCG é bolsista de Produtividade em Pesquisa do Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico.

REFERÊNCIAS

- Abrahamczyk, S., Kluge, J., Gareca, Y., Reichle, S., & Kessler, M. 2011. The Influence of climatic seasonality on the diversity of different tropical pollinator groups. *PLoS ONE*, 6(11), e27115. DOI: 10.1371/journal.pone.0027115
- Agostini, K., Lopes, A. V., & Machado, I. C. 2014. Recursos florais. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. pp. 130–150. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural.
- Alarcón, R., Waser, N. M., & Ollerton, J. 2008. Year-to-year variation in the topology of a plant pollinator interaction network. *Oikos*, 117(12), 1796–1807. DOI: 10.1111/j.0030-1299.2008.16987.x
- Albrecht, M., Riesen, M., & Schmid, B. 2010. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos*, 119(10), 1610–1624. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18376.x
- Alves-dos-Santos, I., Machado, I. C., & Gaglianone, M. C. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis*, 11(4), 544–557. DOI: 10.4257/oeco.2007.1104.06
- Anselmo, A. F., Kerpel, S. M., Junior, A. F., & Zanella, F. C. V. 2014. Abundância, riqueza de espécies e sazonalidade de borboletas (Lepidoptera: Hesperioidea e Papilionoidea) visitantes florais em área de Caatinga e Floresta Ciliar no semiárido paraibano. *BioFarm*, 10(01), 97–110.
- Araujo, A. C., Fischer, E. A., & Sazima, M. 1994. Floração sequencial e polinização de três espécies de *Vriesea* (Bromeliaceae) na região da Jureia, Sudeste do Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 17(2), 113–118.
- Ashman, T. L., & Arceo-Gómez, G. 2013. Toward a predictive understanding of the fitness costs of heterospecific pollen receipt and its importance in co-flowering communities. *American Journal of Botany*, 100(6), 1061–1070. DOI: 10.3732/ajb.1200496
- Baldock, K. C. R., Memmott, J., Ruiz-Guajardo, J. C., Roze, D., & Stone, G. N. 2011. Daily temporal structure in African savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. *Ecology*, 92(3), 687–698. DOI: 10.1890/10-1110.1
- Barlow, J., Overal, W. L., Araujo, I. S., Gardner, T. A., & Peres, C. A. 2007. The value of primary, secondary and plantation forests for fruit-feeding butterflies in the Brazilian Amazon. *Journal of Applied Ecology*, 44(5), 1001–1012. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2007.01347.x
- Bascompte, J. 2008. Networks in ecology. *Basic*

- and Applied Ecology, 8(6), 485–490. DOI: 10.1016/j.baae.2007.06.003
- Basilio, A. M., Medan, D., Torretta, J. P., & Bartoloni, N. J. 2006. A year-long plant-pollinator network. *Austral Ecology*, 31(8), 975–983. DOI: 10.1111/j.1442-9993.2006.01666.x
- Bawa, K. S. 1983. Patterns of flowering in tropical plants. In: C. E. Jones & R. J. Little (Eds.), *Handbook of experimental pollination biology*. pp. 394–410. New York: Van Nostrand Reinhold.
- Bertin, R. I., & Newman, C. M. 1993. Dichogamy in angiosperms. *The Botanical Review*, 59(2), 112–152. DOI: 10.1007/BF02856676
- Borchert, R., Renner, S. S., Calle, Z., Navarrete, D., Tye, A., Gautier, L., Spichiger, R., & von Hildebrand, P. 2005. Photoperiodic induction of synchronous flowering near the Equator. *Nature*, 433(7026), 627–629. DOI: 10.1038/nature03259
- Brasileiro, B. G., Dias, D. C. F. S., Bhering, M. C., & Dias, L. A. S. 2012. Floral biology and characterization of seed germination in physic nut (*Jatropha curcas* L.). *Revista Brasileira de Sementes*, 34(4), 556–562. DOI: 10.1590/S0101-31222012000400005
- Brooker, R. W., Maestre, F. T., Callaway, R. M., Lortie, C. L., Cavieres, L. A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J. M. J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, J., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C. L., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, 96(1), 18–34. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01295.x
- Brown, J., York, A., Christie, F., & McCarthy, M. 2017. Effects of fire on pollinators and pollination. *Journal of Applied Ecology*, 54(1), 313–322. DOI: 10.1111/1365-2664.12670
- Burke, L., & Irwin, R. 2009. The importance of interannual variation and bottom-up nitrogen enrichment for plant-pollinator networks. *Oikos*, 118(12), 1816–1829. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17740.x
- Burke, L. A., & Alarcón, R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. *American Journal of Botany*, 98(3), 528–538. DOI: 10.3732/ajb.1000391
- Camargo, E., Rodrigues, L. C., & Araujo, A. C. 2011. Pollination biology and reproduction of *Seemannia sylvatica* (Kunth) Hanstein (Gesneriaceae) in the Serra da Bodoquena National Park, Mato Grosso do Sul. *Biota Neotropica*, 11(4), 125–130. DOI: 10.1590/S1676-06032011000400013
- Cane, J. H., Minckley, R., Kervin, L., & Roulston, T. 2005. Temporally persistent patterns of incidence and abundance in a pollinator guild at annual and decadal scales: the bees of *Larrea tridentate*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 85(3), 319–329.
- Coutinho, L. M. 1976. Contribuição ao conhecimento do papel ecológico das queimadas na floração de espécies do Cerrado. Doctoral thesis. Departamento de Botânica da Universidade de São Paulo. p.181.
- Daily, G. C., & Ehrlich, P. R. 1995. Preservation of biodiversity in small rainforest patches: rapid evaluations using butterfly trapping. *Biodiversity & Conservation*, 4(1), 35–55. DOI: 10.1007/BF00115313
- Devries, P. J., Murray, D., & Lande, R. 1997. Species diversity in vertical, horizontal, and temporal dimensions of a fruit-feeding butterfly community in an Ecuadorian rainforest. *Biological Journal of the Linnean Society*, 62(3), 343–364. DOI: 10.1111/j.1095-8312.1997.tb01630.x
- Deprá, M. S. 2012. Abelhas polinizadoras de *Solanum lycopersicum* L. (Solanaceae) em áreas de plantio inseridas em diferentes paisagens no município de São José de Ubá, RJ. Master thesis. Centro de Biociências e Biotecnologia da Universidade Estadual do Norte Fluminense. p. 67.
- Dupont, Y. L., Padrón, B., Olesen, J. M., & Petanidou, T. 2009. Spatio-temporal variation in the structure of pollination networks. *Oikos*, 118(8), 1261–1269. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17594.x
- Eckhart, V. M. 1992. Spatio-temporal variation in abundance and variation in foraging behavior of the pollinators of gynodioecious *Phacelia linearis* (Hydrophyllaceae). *Oikos*, 64(3), 573–586. DOI: 10.2307/3545177
- Elzinga, J. A., Atlan, A., Biere, A., Gigord, L., Weis, A. E., & Bernasconi, G. 2007. Time after time: flowering phenology and biotic interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(8), 43–439. DOI: 10.1016/j.tree.2007.05.006
- Forrest, J. R. K. 2014. Plant size, sexual selection, and the evolution of protandry in dioecious plants. *The American Naturalist*, 184(3), 338–351. DOI: 10.1086/677295
- Faegri, K., & van Der Pijl, L. 1979. *The principles of pollination ecology*. 3rd ed. Oxford, ENG: Pergamon Press: p. 256.
- Fishbein, M., & Venable, D. L. 1996. Diversity and temporal change in the effective pollinators of *Asclepias tuberosa*. *Ecology*, 77(4), 1061–1073. DOI: 10.2307/2265576
- Gama, L. U., Barbosa, A. A. A., & Oliveira, P. E. A. M. 2011. Sistema sexual e biologia floral de *Pouteria ramiflora* e *P. torta* (Sapotaceae).

- Revista Brasileira de Botânica, 34(3), 375–387. DOI: 10.1590/S0100-84042011000300011
- Ghazoul, J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*, 94(2), 295–304. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2006.01098.x
- Gaglianone, M. C. 2000. Biologia floral de espécies simpátricas de Malvaceae e suas abelhas visitantes. *Biociências*, 8(1), 13–31.
- Gentry, A. H. 1974. Flowering phenology and diversity in tropical Bignoniaceae. *Biotropica*, 6(1), 64–68. DOI: 10.2307/2989698
- Internicola, A. I., Juillet, N., Smithson, A., & Gigord, L. D. B. 2006. Experimental investigation of the effect of spatial aggregation on reproductive success in a rewardless orchid. *Oecologia*, 150(3), 435–441. DOI: 10.1007/s00442-006-0530-0
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters*, 6(1), 69–81.
- Jordano, P., Bascompte, J., & Olesen, J. M. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: N. M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Specialization and generalization in plant–pollinator interactions*. pp. 173–199. Chicago: University Chicago Press.
- Kaiser, C. N. 2006. Functional integrity of plant–pollinator communities in restored habitats in mauritius. Master thesis. Faculdade de Matemática e Ciências Naturais da Universidade de Zurique. p. 253.
- Kishimoto-Yamada, K., & Itioka, T. 2015. How much have we learned about seasonality in tropical insect abundance since Wolda (1988)? *Entomological Science*, 18(4), 407–419. DOI: 10.1111/ens.12134
- Kudo, G. 2006. Flowering phenologies of animal-pollinated plants: reproductive strategies and agents of selection. In: L. D. Harder & S. C. H. Barrett (Eds.), *Ecology and Evolution of Flowers*. pp. 139–158. Oxford: Oxford University Press.
- Linsley, E. G. 1958. The ecology of solitary bees. *Hilgardia*, 27(19), 543–599. DOI: 10.3733/hilg.v27n19p543
- Lorenzon, M. C. A., Matrangolo, C. A. R., & Schoereder, J. H. 2003. Flora visitada pelas abelhas eussociais (Hymenoptera, Apidae) na Serra da Capivara, em Caatinga do Sul do Piauí. *Neotropical Entomology*, 32(1), 27–36. DOI: 10.1590/S1519-566X2003000100004
- Lundgren, R., & Olesen, J. M. 2005. The dense and highly connected world of Greenland's plants and their pollinators. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 37(4), 514–520. DOI: 10.1657/15230430(2005)037[0514:TDA10.4257/oeco.2018.2201.01HCW]2.0.CO;2
- Machado, C. G., & Semir, J. 2006. Fenologia da floração e biologia floral de bromeliáceas ornitófilas de uma área da Mata Atlântica do Sudeste brasileiro. *Revista Brasileira de Botânica*, 29(1), 163–174. DOI: 10.1590/S0100-84042006000100014
- Mello, M. A. R., Muylaert, R. L., Pinheiro, R. B. P., & Ferreira, G. M. F. 2016. Guia para análise de redes ecológicas. Belo Horizonte: Edição dos autores: p. 112.
- Medan, D., Basilio, A. M., Devoto, M., Bartoloni, N. J., Torretta, J. P., & Petanidou, T. 2006. Measuring generalization and connectance in temperate, year-long active systems. In: N. M. Waser & J. Ollerton (Eds.), *Plant – pollinator interactions: from specialization to generalization*. pp. 245–259. Chicago: University of Chicago Press.
- Mitchell, R. J., Flanagan, R. J., Brown, B. J., Waser, N. M., & Karron, J. D. 2009. New frontiers in competition for pollination. *Annals of Botany*, 103(9), 1403–1413. DOI: 10.1093/aob/mcp062
- Morellato, L. P. C., & Leitão-Filho, H. F. 1990. Estratégias fenológicas de espécies arbóreas em floresta mesófila na Serra do Japi, Jundiaí, SP. *Revista Brasileira de Biologia*, 50(1), 163–173.
- Newstrom, L. E., Frankie, G. W., & Baker, H. G. 1994. A new classification for plant phenology based on flowering patterns in lowland tropical rain forest trees at La Selva, Costa Rica. *Biotropica*, 26(2), 141–159. DOI: 10.2307/2388804
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. 2008. Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, 89(6), 1573–1582. DOI: 10.1890/07-0451.1
- Oliveira, M. L. 1999. Sazonalidade e horário de atividade de abelhas Euglossinae (Hymenoptera, Apidae), em florestas de terra firme na Amazônia Central. *Revista Brasileira de Zoologia*, 16(1), 83–90. DOI: 10.1590/S0101-81751999000100003
- Ollerton, J., Winfree, R., & Tarrant, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos*, 120(3), 321–326. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x
- Orr, A. G., & Haeuser, C. L. 1996. Temporal and spatial patterns of butterfly diversity in a lowland tropical rainforest. In: D. S. Edwards, W. E. Booth & S. C. Choy (Eds.), *Tropical rainforest reserach: current issues*. pp. 125–138. Dordrecht: Springer.
- Otárola, M. F., & Rocca, M. A. 2014. Flores no tempo: a floração como uma fase da fenologia reprodutiva. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E.

- Oliveira & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. pp. 113–126. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural.
- Petanidou, T., Kallimanis, A. S., Tzanopoulos, J., Sgardelis, S. P., & Pantis, J. D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. *Ecology Letters*, 11(6), 564–575. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2008.01170.x
- Pinheiro, M., Gaglianone, M. C., Nunes, C. E. P., Sigris, M. R., & Alves-dos-Santos, I. 2014. Polinização por abelhas. In: A. R. Rech, K. Agostini, P. E. Oliveira & I. C. Machado (Eds.), *Biologia da polinização*. pp. 205–233. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural.
- Pinheiro, F., Diniz, I. R., Coelho, D., & Bandiera, M. P. S. 2002. Season pattern of insect abundance in the Brazilian cerrado. *Austral Ecology*, 27(2), 132–136. DOI: 10.1046/j.1442-9993.2002.01165.x
- Pozo, C., Luis-Martínez, A., Llorente-Bousquets, J., Salas-Suárez, N., Maya-Martínez, A., Vargas-Fernández, I., & Warren, A. D. 2008. Seasonality and phenology of the butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidea) of Mexico's Calakmul region. *The Florida Entomologist*, 91(3), 407–422.
- Pradal, C., Olesen, J. M., & Wiuf, C. 2009. Temporal development and collapse of an Arctic plant-pollinator network. *BMC Ecology*, 9(1), 1–10. DOI: 10.1186/1472-6785-9-24
- Price, M. V., Waser, N. M., Irwin, R. E., Campbell, D. R., & Brody, A. K. 2005. Temporal and spatial variation in pollination of a montane herb: a seven-year study. *Ecology*, 86(8), 2106–2116. DOI: 10.1890/04-1274
- Proctor, M., Yeo, P., & Lack, A. 1996. *The natural history of pollination*. 2nd ed. London, UK: HarperCollins Publishers: p. 479.
- Rathcke, B. 1983. Competition and facilitation among plants for pollination. In: L. Real (Ed.), *Pollination biology*. pp. 305–325. London: Academic Press.
- Rech, A. R., Agostini, K., Oliveira, P. E., & Machado, I. C. (Eds.). 2014. *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural: p. 527.
- Renner, S. S., & Feil, J. P. 1993. Pollinators of tropical dioecious angiosperms. *American Journal of Botany*, 80(9), 1100–1107.
- Roubik, D. W., & Hansen, P. E. 2004. *Orchid bees of tropical America: biology and field guide*. Costa Rica: INBio: p. 370.
- Rocca, M. A., & Sazima, M. 2006. The dioecious, sphingophilous species *Citharexylum myrianthum* (Verbenaceae): pollination and visitor diversity. *Flora*, 201(6), 440–450. DOI: 10.1016/j.flora.2006.02.001
- Rodrigues, M. S. 2008. *Partilha de recursos florais por beija-flores em uma área de Mata Atlântica na Ilha da Marambaia, RJ*. Master thesis. Instituto de Biologia da Universidade Federal Rural do Rio de Janeiro. p. 64.
- Sajjad, A., Saeed, S., Ali, M., Khan, F. Z. A., Kwon, Y. J., & Devoto, M. 2017. Effect of temporal data aggregation on the perceived structure of a quantitative plant-floral visitor network. *Entomological Research*, 47(6), 380–387. DOI: 10.1111/1748-5967.12233
- Santana, C. S., & Machado, C. G. 2010. Fenologia de floração e polinização de espécies ornitófilas de bromeliáceas em uma área de campo rupestre da Chapada Diamantina, BA, Brasil. *Revista Brasileira de Botânica*, 33(3), 469–477. DOI: 10.1590/S0100-84042010000300009
- Santos, A. M., & Sofia, S. H. 2002. Horário de atividade de machos de Euglossinae (Hymenoptera, Apidae) em um fragmento de floresta semidecídua no Norte do Estado do Paraná. *Acta Scientiarum*, 24(2), 375–381. DOI: 10.4025/actascibiolsci.v24i0.2297
- Silva, C. A., & Vieira, M. F. 2015. Flowering and pollinators of three distylous species of *Psychotria* (Rubiaceae) co-occurring in the Brazilian Atlantic Forest. *Revista Árvore*, 39(5), 779–789. DOI: 10.1590/0100-6762201500050001
- Silva, O., Rego, M. M. C., Albuquerque, P. M. C., & Ramos, M. C. 2009. Abelhas Euglossina (Hymenoptera: Apidae) em área de restinga do nordeste do Maranhão. *Neotropical Entomology*, 38(2), 186–196. DOI: 10.1590/S1519-566X2009000200004
- Silva, C. I., Augusto, S. C., Sofia, S. H., & Moscheta, I. S. 2007. Diversidade de abelhas em *Tecoma stans* (L.) Kunth (Bignoniaceae): importância na polinização e produção de frutos. *Neotropical Entomology*, 36(3), 331–341. DOI: 10.1590/S1519-566X2007000300002
- Silveira, G. C., Nascimento, A. M., Sofia, S. H., & Augusto, S. C. 2011. Diversity of the euglossine bee community (Hymenoptera, Apidae) of an Atlantic Forest remnant in southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 55(1), 109–115. DOI: 10.1590/S0085-56262011000100017
- Souza-Silva, M., Fontenelle, J. C. R., & Martins, R. P. 2001. Seasonal abundance and species composition of flower-visiting flies. *Neotropical Entomology*, 30(3), 351–359. DOI: 10.1590/S1519-566X2001000300002
- Stephenson, A. G., & Bertin, R. I. 1983. Male competition, female choice, and sexual selection in plants. In: L. Real (Ed.), *Pollination*

- biology. pp. 110–140. London: Academic Press.
- Truylio, B., & Harter-Marques, B. 2007. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em áreas florestais do Parque Estadual de Itapuã (Viamão, RS): diversidade, abundância relativa e atividade sazonal. *Iheringia Série Zoologia*, 97(4), 392–399. DOI: 10.1590/S0073-47212007000400006
- Valverde, J., Gómez, J. M., & Perfectti, F. 2016. The temporal dimension in individual-based plant pollination networks. *Oikos*, 125(4), 468–479. DOI: 10.1111/oik.02661
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P. K., & Sazima, M. 2014. Processes entangling interactions in communities: forbidden links are more important than abundance in a hummingbird–plant network. *Proceedings of the Royal Society B*, 281(1780), 1–8. DOI: 10.1098/rspb.2013.2397
- Waser, N. M., Chittka, L., Price, M. V., Willians, N. M., & Ollerton, J. 1996. Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology*, 77(4), 1043–1060. DOI: 10.2307/2265575
- Willmer, P. 2011. *Pollination and floral ecology*. Princeton: Princeton University Press: p. 792.
- Wolowski, M., Carvalheiro, L. G., & Freitas, L. 2017. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*, 105(2), 332–344. DOI: 10.1111/1365-2745.12684
- Wolda, H. 1988. Insect seasonality: why? *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19(1), 1–18. DOI: 10.1146/annurev.es.19.110188.000245
- Zanella, F. C. V. 2008. Dinâmica temporal e espacial de abelhas solitárias no semi-árido do Nordeste do Brasil. In: D. D. Jong, T. M. Francoy & W. C. Santana (Eds.), *VIII encontro sobre abelhas: biodiversidade e uso sustentado de abelhas*. pp. 284–291. Ribeirão Preto: FUNPEC Editora.

Submetido em: 06/06/2017

Aceito em: 08/11/2017

Editor Associado: Marcel Coelho