



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução



EFEITO DE PLANTAS EXÓTICAS SOBRE A FIDELIDADE DE POLINIZADORES E A QUALIDADE DO SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO

Cristiele Barbosa Valente

Orientador: Mário Almeida Neto

Goiânia, janeiro de 2014

**TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR VERSÕES ELETRÔNICAS
DE TESES E
DISSERTAÇÕES NA BIBLIOTECA DIGITAL DA UFG**

Na qualidade de titular dos direitos de autor, autorizo a Universidade Federal de Goiás (UFG) a disponibilizar, gratuitamente, por meio da Biblioteca Digital de Teses e Dissertações (BDTD/UFG), regulamentada pela Resolução CEPEC nº 832/2007, sem ressarcimento dos direitos autorais, de acordo com a Lei nº 9610/98, o documento conforme permissões assinaladas abaixo, para fins de leitura, impressão e/ou *download*, a título de divulgação da produção científica brasileira, a partir desta data.

1. Identificação do material bibliográfico: Dissertação [] Tese

2. Identificação da Tese ou Dissertação:

Nome completo do autor: CRISTIELE BARBOSA VALENTE

Título do trabalho: **EFEITO DE PLANTAS EXÓTICAS SOBRE A FIDELIDADE DE
POLINIZADORES E A QUALIDADE DO SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO**

3. Informações de acesso ao documento:

Concorda com a liberação total do documento SIM [] NÃO¹

Havendo concordância com a disponibilização eletrônica, torna-se imprescindível o envio do(s) arquivo(s) em formato digital PDF da tese ou dissertação.

Cristiele B. Valente

Assinatura do(a) autor(a)²

Ciente e de acordo:

Marino Almeida Neto

Assinatura do(a) orientador(a)²

Data: 30 / 08 / 2017

¹ Neste caso o documento será embargado por até um ano a partir da data de defesa. A extensão deste prazo suscita justificativa junto à coordenação do curso. Os dados do documento não serão disponibilizados durante o período de embargo.

Casos de embargo:

- Solicitação de registro de patente
- Submissão de artigo em revista científica
- Publicação como capítulo de livro
- Publicação da dissertação/tese em livro



UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia e
Evolução



EFEITO DE PLANTAS EXÓTICAS SOBRE A FIDELIDADE DE POLINIZADORES E A QUALIDADE DO SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO

Cristiele Barbosa Valente

Orientador: Mário Almeida Neto

Dissertação apresentada à Universidade
Federal de Goiás como parte das
exigências do Programa de Pós
Graduação em Ecologia e Evolução para
obtenção do título de Mestre.

Goiânia, janeiro de 2014

Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do Programa de Geração Automática do Sistema de Bibliotecas da UFG.

BARBOSA VALENTE, CRISTIELE
EFEITO DE PLANTAS EXÓTICAS SOBRE A FIDELIDADE DE
POLINIZADORES E A QUALIDADE DO SERVIÇO DE POLINIZAÇÃO
[manuscrito] / CRISTIELE BARBOSA VALENTE. - 2014.
LVI, 56 f.

Orientador: Prof. MÁRIO ALMEIDA NETO.
Dissertação (Mestrado) - Universidade Federal de Goiás, Instituto
de Ciências Biológicas (ICB), Programa de Pós-Graduação em Ecologia
e Evolução, Goiânia, 2014.
Bibliografia.
Inclui siglas, gráfico, tabelas.

1. Plantas exóticas. 2. Polinização. 3. Polinizadores. 4. Visitantes
florais. I. ALMEIDA NETO, MÁRIO, orient. II. Título.



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

1
2
3 ATA DA SESSÃO PÚBLICA DE DEFESA DE DISSERTAÇÃO DE Nº 116
4
5

6 Ata da reunião da banca examinadora da defesa de dissertação em nível de mestrado. Em
7 vinte e cinco de fevereiro de dois mil e quatorze, às quatorze horas da tarde, no Miniauditório
8 do ICB IV, Campus II, UFG, reuniram-se os componentes da banca examinadora: **Prof. Dr.**
9 **Mário Almeida Neto – ICB/UFG, Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli –**
10 **ICB/UFG e Profa. Dra. Marina Wolowski Torres – UNICAMP**, para em sessão pública,
11 presidida pelo primeiro examinador citado, procederem à avaliação da defesa de dissertação
12 intitulada: **“Efeito de plantas exóticas sobre a fidelidade de polinizadores e a qualidade**
13 **do serviço de polinização”**, em nível mestrado, área de concentração em Ecologia e
14 Evolução, de autoria de **Cristiele Barbosa Valente**, discente do Programa de Pós-Graduação
15 em Ecologia e Evolução da Universidade Federal de Goiás. A sessão foi aberta pelo
16 presidente que fez a apresentação formal dos membros da banca. A palavra a seguir foi
17 concedida ao autor da dissertação que, em cerca de.....40..... minutos procedeu à
18 apresentação de seu trabalho. Terminada a apresentação, cada membro da banca arguiu ao
19 examinado, tendo-se adotado o sistema de diálogo sequencial. Terminada a fase de arguição,
20 procedeu-se à avaliação da defesa. Tendo-se em vista o que consta na Resolução nº
21 0834/2007 do Conselho de Ensino, Pesquisa, Extensão e Cultura (CEPEC), que regulamenta o
22 Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Evolução e procedidas às correções
23 recomendadas, a dissertação foi.....APROVADA..... considerando-se integralmente
24 cumprido este requisito para fins de obtenção do título de Mestre em Ecologia e Evolução, na
25 área de concentração em Ecologia e Evolução pela Universidade Federal de Goiás. A
26 conclusão do curso dar-se-á quando da entrega na secretaria do programa da versão definitiva
27 da dissertação, com as devidas correções. A banca examinadora recomenda a publicação de
28 artigo (s) científico oriundo (s) dessa tese em periódicos de circulação nacional e, ou,

UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
UNIVERSIDADE FEDERAL DE GOIÁS
INSTITUTO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA E EVOLUÇÃO
Campus II (Samambaia), ICB IV, segundo piso, Goiânia, Goiás.
Tel/fax: 62 3521 1203
Email: ecoevol@gmail.com

29 internacional, depois de procedidas as modificações sugeridas. Cumpridas as formalidades de
30 pauta, às.....16..... horas e09.....minutos encerrou-se a sessão de defesa, e para
31 constar eu, Lorena Reis Pinho, Assistente em Administração - da Universidade Federal de
32 Goiás, lavrei a presente ata, que após lida e aprovada, será assinada pelos membros da banca
33 examinadora em três vias de igual teor.

34
35
36
37
38
39
40
41
42
43
44
45
46
47
48
49
50
51
52

Mário Almeida Neto
Prof. Dr. Mário Almeida Neto
ICB/UFG

Edivani Villaron Franceschinelli
Profa. Dra. Edivani Villaron Franceschinelli
ICB/UFG

Marina Torres
Profa. Dra. Marina Wolowski Torres
UNICAMP

UFG
UNIVERSIDADE
FEDERAL DE GOIÁS

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Mário pela ótima orientação durante esse trabalho. Obrigada pelo grande companheirismo, amizade, compreensão e todos os conhecimentos compartilhados.

Agradeço ao PPG Eco-Evol e a CAPES pelo auxílio financeiro que possibilitaram a execução desse trabalho e a minha formação enquanto mestrandanda;

Agradeço aos colegas e professores que contribuíram com minha formação compartilhando conhecimentos e produtivas discussões;

Agradeço aos meus pais e irmã por terem compreendido a necessidade da minha ausência e me apoiarem para que eu alcançasse meu objetivo;

Agradeço ao meu filhote que me ensinou a serenidade para lidar com todos os contratemplos, inclusive os relacionados à dissertação. Obrigada pelo beijo doce quando cheguei das minhas ausências, que tenho certeza, foram ainda maiores para ti. Agradeço aos meus grandes amigos que estão sempre prontos para dividir uma boa aventura e um papo de boteco sobre ciência. Durante esses anos, vocês foram minha grande inspiração.

Agradeço ao meu sempre companheiro, Uilson, pela disponibilidade em mudar de estado e de vida para que pudéssemos continuar a ser um trio. E por estar sempre disposto a cuidar do filhote enquanto eu precisei estar longe.

SUMÁRIO

RESUMO	9
ABSTRACT	11
INTRODUÇÃO	13
MÉTODOS	19
Redes de interações planta-polinizador.....	19
Métricas.....	20
Grau de especialização dos polinizadores	20
Fidelidade média	21
Fidelidade do polinizador mais importante	21
Risco de contaminação por pólen heteroespecífico	22
Conectância	23
Aninhamento	23
Análises	25
Especialização e fidelidade dos polinizadores	25
Porcentagem de plantas exóticas e estrutura das redes	25
Porcentagem de plantas exóticas e qualidade do serviço de polinização das plantas nativas	26
RESULTADOS.....	29
DISCUSSÃO	32
<i>Riqueza e fidelidade de polinizadores em plantas nativas e exóticas simpátricas</i>	32
<i>Efeito do aumento na proporção de plantas exóticas sobre o risco de contaminação por pólen heteroespecífico</i>	34
<i>Implicações e considerações finais</i>	36
REFERÊNCIAS	38

RESUMO

A invasão de habitats terrestres por plantas exóticas geralmente tem efeitos negativos sobre o crescimento e reprodução das plantas nativas. Além disso, plantas exóticas podem promover alterações no comportamento dos polinizadores e na dinâmica de interações das assembleias locais. Devido à ausência de uma história evolutiva entre plantas exóticas e polinizadores locais, é provável que as restrições morfológicas, fenológicas e comportamentais atuem de modo mais severo sobre interações envolvendo plantas exóticas e polinizadores nativos especialistas. Além disso, quando uma planta coloniza uma nova área, espera-se que ela interaja com maior probabilidade com os polinizadores generalistas devido, entre outros fatores, à maior abundância e menor seletividade dos mesmos. Assim, esperamos que: (a) em redes de interação planta-polinizador, os visitantes florais das plantas exóticas sejam mais generalistas do que aqueles que visitam plantas nativas; (b) a introdução de plantas exóticas promova alterações na conectividade das redes de interações planta-polinizador. Conseqüentemente, a introdução de plantas deve promover também um aumento no risco das plantas nativas receberem pólen heteroespecífico. Para avaliar as expectativas acima, compilamos 28 redes de interações planta-polinizador com 778 espécies de plantas (10% exóticas) e 3019 espécies de polinizadores, compreendendo 7919 interações. Em assembleias locais, as plantas exóticas e nativas não diferiram quanto ao grau de especialização de seus polinizadores. Além disso, um aumento na proporção de plantas exóticas não promoveu alterações na conectividade e estrutura das redes de interações. Por outro lado, há um aumento no risco das plantas nativas serem contaminadas por pólen heteroespecífico (R_{pnr}) quando a porcentagem de plantas exóticas aumenta até atingir cerca de 1/3 da flora polinizada por animais. Isso pode

ser uma consequência da diminuição progressiva na fidelidade dos polinizadores das plantas nativas em ambientes pouco invadidos. No entanto, acima desse percentual a relação é inversa, o que pode ser consequência da redução na quantidade de pólen compartilhado devido à perda de parte da fauna de polinizadores.

ABSTRACT

The invasion of terrestrial habitats by exotic plants often has negative effects on growth and fitness of native plants. Exotic plants may change the foraging behavior of pollinators and dynamics of interactions of local assemblages. Due to the lack of shared evolutionary history between exotic plants and native pollinators, it is likely that the morphological and phenological mismatches are especially important in determining the interactions involving exotic plants and specialist native pollinators. In addition, exotic plant species are expected to be pollinated by abundant generalist pollinators whose interactions are phylogenetically constrained compared to specialists pollinators. To evaluate these issues, we compiled 28 plant-pollinator networks with 778 plant species (10% alien) and 3019 pollinator species, comprising 7919 interactions. We expected that: (a) exotic plants tend to be visited by more generalist pollinator species compared to the co-occurring native plant species; (b) an increase in the proportion of exotic plants in the plant-pollinator networks promotes an increase in the global connectivity of the interactions. If these predictions are correct, then the introduction of plants should also promote an increase in the risk of heterospecific pollen deposition on native plants. We found that exotic and native plants did not differ in the average degree of specialization of their pollinators. Moreover, an increase in the proportion of alien plants did not affect either structure or the connectivity of networks. On the other hand, there was an increase in the risk of heterospecific pollen deposition on native plant stigmas when the proportion of exotic plants increases to about 1/3 of the flora pollinated by animals. However, above this percentage the relationship is reversed. This result may be a consequence of progressive decrease in pollinator fidelity of native plants

in habitats with low-levels of invasion by exotic species, reducing the amount of shared pollen due to the impoverished pollinator fauna.

INTRODUÇÃO

Apesar dos esforços globais de conservação, a pressão antrópica sobre os ecossistemas continua a crescer e a promover o declínio da biodiversidade. Sobre-exploração de espécies através da caça e pesca, poluição, mudanças climáticas, destruição de áreas selvagens e a invasão de habitats por espécies exóticas são apontados como os principais fatores que ameaçam a sobrevivência das espécies em seus habitats nativos (Butchart *et al.* 2010). Dentre esses fatores, a introdução de espécies possui consequências diretas sobre a organização das comunidades e ecossistemas, Isso acontece porque a integração de novas espécies promove mudanças na composição das comunidades uma vez que as mesmas podem alterar a dinâmica das interações entre os organismos, as condições abióticas e a disponibilidade de recursos para os organismos nativos (Levine *et al.* 2003, Strayer *et al.* 2006, Wardle *et al.* 2011).

Em ambientes terrestres, a invasão de habitats por plantas exóticas tem causado diversos efeitos negativos sobre as plantas nativas e também efeitos cascata sobre níveis tróficos superiores (Traveset & Richardson 2006, Bjerknes *et al.* 2007, Morales & Traveset 2009, Vilà *et al.* 2011). Os efeitos negativos da introdução de plantas exóticas sobre a flora nativa estão relacionados à redução do crescimento e do sucesso reprodutivo individual e populacional das plantas nativas (Hejda *et al.* 2009, Morales & Traveset 2009, Vilà *et al.* 2011). Consequentemente acontece a redução na abundância média e diversidade de plantas nativas (Heleno *et al.* 2009, Vilà *et al.* 2011). A invasão dos habitats por plantas exóticas e a gradual substituição da flora nativa por plantas exóticas que não compartilham uma história evolutiva com a fauna local também promovem diversos efeitos negativos

sobre os níveis tróficos superiores, causando alterações na estrutura da comunidade (Heleno *et al.* 2009, Vilà *et al.* 2011, van Hengstum *et al.* 2014)

Um dos aspectos determinantes da magnitude dos efeitos de plantas exóticas nas comunidades é a forma como interagem com a fauna mais diretamente associada às plantas, tais como herbívoros e polinizadores. Características como o hábito da planta (van Hengstum *et al.* 2014), grau de parentesco com as plantas nativas (Memmott & Waser 2002, Tallamy 2004, Morales & Aizen 2006), a abundância das plantas exóticas (Muñoz & Cavieres 2008, Morales & Traveset 2009), a similaridade funcional das flores de nativas e exóticas (Morales & Traveset 2009), tipo de sistema sexual (Barrett 2011) influenciam na forma como essas plantas irão interagir com a fauna local e se integrarem as comunidades. Em relação aos herbívoros, existe a hipótese de que plantas exóticas seriam menos consumidas pelos animais nativos do que a flora local. Assim, plantas exóticas com poucos inimigos naturais no novo ambiente teriam vantagens competitivas sobre as plantas nativas. No entanto, existem poucos estudos que avaliam o impacto das plantas exóticas nas populações de herbívoros (Tallamy 2004). A redução de biomassa é observada em ambientes com maior proporção de plantas exóticas (Heleno *et al.* 2009). Além disso, em ambientes restaurados onde as espécies de plantas exóticas foram removidas observa-se o aumento na abundância e biomassa de insetos herbívoros e pássaros consumidores de sementes (Heleno *et al.* 2010).

Quanto aos polinizadores, grande parte dos estudos avalia como as plantas exóticas afetam o comportamento dos mesmos e os efeitos disso para a visitaç o e produç o de sementes em plantas nativas. Enquanto pouco se sabe sobre os efeitos para as populaç es dos polinizadores (Bjerknes *et al.* 2007). A introduç o

de plantas no ambiente pode resultar em uma maior disponibilidade de recursos florais (Lopezaraiza-Mikel et al. 2007, Vilà et al. 2009). Em ambientes altamente impactados, plantas exóticas podem ter grande importância para a manutenção dos polinizadores locais (Graves & Shapiro 2003). Porém, pode ser que parte da fauna de polinizadores seja incapaz de acessar esses recursos devido a restrições morfológicas e comportamentais (Stout & Morales 2009) fazendo com que essas plantas sejam menos visitadas do que plantas nativas e provocando uma generalização nos sistemas de polinização em ambientes invadidos (Grass *et al.* 2013). Plantas exóticas também podem facilitar a invasão do ambiente por polinizadores que se associam preferencialmente as mesmas, alterando assim a composição da comunidade (Morales & Aizen 2006). Além disso, a presença de plantas exóticas pode levar a um efeito negativo indireto sobre as populações de polinizadores que dependem preferencialmente das plantas nativas. Isso acontece quando as plantas nativas têm sua reprodução e sobrevivência comprometidas devido à competição com plantas exóticas por polinizadores (Bjerknes *et al.* 2007) ou outros recursos (Vilà *et al.* 2011). Assim, pode ocorrer uma diminuição dos recursos florais disponíveis para os polinizadores que exploram preferencialmente plantas nativas, o que resultará em consequências negativas para suas populações. Embora algumas revisões apresentem essa ideia (Bjerknes *et al.*, 2007; Traveset and Richardson, 2006), não existem estudos que avaliem o efeito direto ou indireto da introdução de plantas exóticas para as populações de polinizadores.

Tendo em vista que aproximadamente 80% das angiospermas dependem em algum grau de animais para a reprodução (Brown, 1990), a invasão de habitats por plantas exóticas pode causar sérios efeitos sobre a estrutura e dinâmica das

redes de interações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores. Uma vez integradas às redes de interações, os efeitos exercidos por plantas exóticas na polinização de plantas nativas podem ser neutros, negativos ou positivos. Em alguns casos, a introdução de plantas exóticas não altera a dinâmica de interações mantidas entre as plantas nativas (Bartomeus et al. 2008, 2010, Vilà et al. 2009) e seus polinizadores bem com a produção de sementes das mesmas (Bartomeus et al. 2010). Como efeitos negativos, em algumas assembleias a invasão pode levar a diminuição no número de espécies nativas que os polinizadores visitam (Padrón et al. 2009), nas visitas em plantas nativas e da força de interações mantidas entre as mesmas e seus polinizadores (Aizen et al. 2008). Por outro lado, a presença de plantas exóticas pode provocar o aumento na riqueza e abundância de visitantes florais em plantas nativas (Lopezaraiza-Mikel et al., 2007) bem como nas taxas de visitas que os mesmos realizam. Isso acontece porque a invasão de organismos exóticos promove um aumento na generalização das redes de interações (Grass et al., 2013). No entanto, não foram avaliados os efeitos desse aumento no número de visitas para o sucesso reprodutivo das plantas nativas.

A introdução de plantas exóticas pode também potencializar a capacidade de invasão de polinizadores exóticos super-generalistas nas assembleias locais. Isso acontece quando organismos exóticos interagem preferencialmente entre si, levando a mudança na composição das comunidades (Morales & Aizen 2006, Traveset et al. 2013). A presença e uma maior quantidade de plantas exóticas não alteram a conectividade geral das redes de interações (Aizen et al. 2008, Padrón et al. 2009, Vilà et al. 2009). No entanto, pode haver uma diminuição na conectividade entre espécies nativas devido a transferência de interações entre espécies nativas generalistas para espécies exóticas super-generalistas durante a

invasão (Aizen *et al.* 2008). Quanto a estrutura das redes de interações, a presença de espécies exóticas pode promover um aumento no aninhamento quando se conectam preferencialmente com organismos generalistas (Traveset *et al.* 2013). Entretanto a maior parte dos estudos não detectou um maior aninhamento nas assembleias de plantas e polinizadores devido a presença de plantas exóticas (Bartomeus *et al.* 2008, Padrón *et al.* 2009, Vilà *et al.* 2009). Dessa forma, mesmo que alguns estudos tenham avaliado as consequências da introdução de plantas para a visitação e reprodução de plantas locais não está claro como as mesmas interferem na dinâmica das interações entre plantas nativas e seus polinizadores. Além disso, é preciso entender melhor quais são os efeitos da introdução de plantas para a estrutura das redes de interações. Assim fica evidente a necessidade de estudos que avaliem o efeito da introdução de plantas exóticas na qualidade do serviço de polinização da flora nativa.

Assembleias locais de plantas e polinizadores interagem formando complexas redes de interações. A coevolução de características morfológicas e comportamentais dos parceiros mutualistas define com quem serão mantidas as interações e qual será a magnitude da interação entre eles, formando uma estrutura complexa. De forma geral, essa estrutura possui uma tendência ao aninhamento. Ou seja, especialistas interagem preferencialmente com um subconjunto de espécies as quais interagem com as espécies mais generalistas (Bascompte *et al.* 2003). Considerando assembleias locais de plantas e polinizadores, esse estudo visa avaliar (a) como as plantas exóticas interagem com polinizadores, uma vez estabelecidas no ambiente e integradas a comunidade local, e (b) qual é o efeito da integração das plantas para a organização e conectividade das redes de interações e sobre a qualidade do serviço de

polinização das plantas nativas. Devido à ausência de história coevolutiva entre plantas exóticas e os polinizadores locais, há grande chance de que uma parte expressiva da fauna de polinizadores não possua características morfológicas e comportamentais que permitam a exploração dessas plantas como recurso. Isso deve ser especialmente importante para polinizadores especializados com morfologia e comportamento adaptados a exploração restrita a um pequeno grupo de plantas local. Dessa forma, quando uma planta exótica invade ou é introduzida em um novo ambiente, espera-se ela seja polinizada basicamente por polinizadores mais generalistas, os quais tendem a ser mais abundantes e apresentar maior distribuição no tempo e no espaço (Memmott & Waser 2002, Padrón et al. 2009). Assim, esperamos que: (a) em redes de interação planta-polinizador, os visitantes florais das plantas exóticas sejam mais generalistas do que aqueles que visitam plantas nativas; (b) a introdução de plantas exóticas tenha consequências sobre a organização topológica das assembleias locais, promovendo alterações na conectividade das redes de interações planta-polinizador. Se nossas predições se confirmarem, então, a introdução de plantas exóticas nos ambientes deve levar a uma diminuição na fidelidade dos polinizadores e um aumento na quantidade de pólen heteroespecífico carregado pelos mesmos. Dessa forma, uma maior proporção de plantas exóticas na rede de interações deve levar a um aumento no risco das plantas nativas receberem pólen heteroespecífico e uma consequente diminuição na qualidade do serviço de polinização das mesmas.

MÉTODOS

Redes de interações planta-polinizador

Para o estudo, compilamos redes de interações locais planta-polinizador disponíveis na literatura de acordo com os seguintes critérios: a) frequência de interações ou dados de abundância disponível para todas as espécies; b) pelo menos cinco espécies de polinizadores e 10 espécies de plantas. Na maior parte das redes, a frequência de interações foi determinada como o número de visitas em cada planta por um determinado período de amostragem. No entanto, em três redes polinizador-planta da Argentina (R1, R2 e R3; veja Tab.1), a frequência de interações foi determinada como o número de visitas registradas em um período de 15 minutos em cada flor. No caso da rede R12 (Traveset et al 2013), a frequência de interações foi estimada através da ponderação do número de visitas registrado em uma única flor pelo número de flores presentes na planta.

Classificamos todas as plantas quanto à origem em nativas e exóticas. Essa classificação foi inicialmente determinada usando informações dos próprios estudos originais onde foram publicadas as redes de interações. Em muitos casos, no entanto, não havia informação alguma sobre a origem das plantas. Portanto, usamos bancos de dados locais dos países onde foram realizados os estudos para complementar as informações. No caso em que não existiam esses bancos, procuramos por publicações que pudessem conter a informação. Por fim, verificamos a disponibilidade da informação em bancos de dados globais (Tab. 1).

Somente as redes de interações com pelo menos três espécies de plantas exóticas foram incluídas nas análises sobre diferenças na riqueza e fidelidade de polinizadores entre plantas nativas e exóticas. Para avaliar o efeito da

porcentagem de espécies exóticas na conectividade, aninhamento e risco de contaminação por pólen heteroespecífico utilizamos dois modelos: um que incluiu todas as redes e outro apenas com as redes de interações com pelo menos uma planta exótica. Em ambos os casos, para minimizar possíveis vieses relacionados à raridade das plantas ou subamostragem de interações, não calculamos a fidelidade de polinizadores e o risco de contaminação por pólen heteroespecífico para as espécies de plantas com menos de cinco visitas registradas.

Métricas

Grau de especialização dos polinizadores

Para medir o grau de especialização dos polinizadores de cada planta, calculamos o grau médio (média do grau dos polinizadores de cada planta) e a média da distância padronizada de Kullback-Leibler (d' médio). O índice d' pode ser interpretado como o quanto as frequências de interações reais diferem de um modelo nulo que assume que todas as plantas são visitadas pelos polinizadores de acordo com a sua abundância na rede de interações. Esse índice é matematicamente derivado da entropia de Shannon e permite quantificar o grau de especialização com dados de frequência de interações, é independente da intensidade da amostragem e do tamanho da rede de interações. Além disso, leva em conta a utilização dos parceiros na rede de interações em relação a disponibilidade dos mesmos. De forma que se uma espécie interage com todos os parceiros na mesma proporção da sua disponibilidade no ambiente deve ser considerada mais generalista do que uma que interage com parceiros raros desproporcionalmente. Varia de 0 (polinizadores mais generalistas) a 1

(polinizadores mais especialistas) (Blüthgen *et al.* 2006). Calculamos o d' para cada polinizador utilizando o software R. O d' médio foi a média do d' para os polinizadores de cada planta.

Fidelidade média

A fidelidade média mede o quanto, em média, os polinizadores visitam cada planta em relação às outras plantas da rede. Em uma matriz de interações com plantas dispostas nas colunas e polinizadores nas linhas: a_{ij} é a frequência de interações entre plantas e polinizadores; A_i é o somatório da frequência de interações para cada polinizador; A_j é o somatório da frequência de interações para cada planta e g é o grau da planta (número de polinizadores de cada planta). A fidelidade média para cada planta (f_m) é dada por

$$f_m = \frac{A_j}{g}$$

Fidelidade do polinizador mais importante

Para cada planta, o polinizador mais importante foi aquele que teve um maior número de visitas registrado na rede de interações. Então, calculamos a medida de fidelidade para esse polinizador de acordo com

$$f = \frac{a_{ij}}{A_j}$$

Risco de contaminação por pólen heteroespecífico

O risco de contaminação por pólen heteroespecífico (Rph) mede a probabilidade de que a planta receba pólen de outras plantas de acordo com o padrão de visitaç o de seus polinizadores na rede de intera oes. O Rph   o complemento da probabilidade de receber p len coespec fico a qual re ne dois componentes:

a fidelidade de cada polinizador (f)

$$f = \frac{f_{ij}}{f_{i.}}$$

e a import ncia de cada polinizador (i)

$$i = \frac{f_{i.}}{f_{..}}$$

de forma que o Rph para cada planta   calculado por

$$R_{ph} = 1 - \sum_{i=1}^n i \cdot f_{ij}$$

O Rph varia de 0 (plantas com menor risco de contamina o por p len heteroespec fico) a 1 (plantas com maior risco de contamina o por p len heteroespec fico).

Tamb m foi calculado o risco m dio de contamina o por p len heteroespec fico para todas as plantas nativas de cada rede (Rphr). Esse   a m dia do Rph das plantas nativas de cada rede, ponderado pela propor o de intera oes que cada planta realizou. Dessa forma, evitamos um efeito

desproporcional das plantas raras ou com poucas visitas sobre o R_{phr}, minimizando possíveis efeitos de subamostragem sobre as medidas investigadas. Considerando uma matriz com n número total de interações e x plantas nativas, o R_{phr} é dado por

— —

Conectância

A conectância é a proporção de interações observadas em relação àquelas possíveis na rede de interações. Considerando que o número de interações possíveis aumenta com o número de parceiros nas redes de interações, a conectância está fortemente correlacionada com o tamanho da rede. Portanto, utilizamos o resíduo do modelo de regressão entre o logaritmo das interações possíveis e o logaritmo das interações observadas nas redes de interações para comparar a conectância entre redes de diferentes tamanhos. Essa medida é conhecida como conectância residual.

Aninhamento

Em redes de interações, o aninhamento é um padrão estrutural que surge quando os especialistas interagem preferencialmente com um subconjunto de espécies as quais interagem com as espécies mais generalistas (Bascompte *et al.* 2003). Para medir o aninhamento observado nas redes de interações utilizamos o

NODF (Almeida-Neto *et al.* 2008). O NODF considera as duas propriedades mais importantes do aninhamento: a) se os totais de cada coluna e linha diferem e b) se as presenças em colunas ou linhas com menor preenchimento correspondem às encontradas em colunas ou linhas com maior preenchimento. Dessa forma, esse índice está de acordo com o conceito de aninhamento e mede diretamente esse padrão. Considerando uma matriz com m colunas e n linhas, a soma das presenças para cada linha e coluna serão os totais marginais (MT). Nessa matriz, a linha inferior é representada por i e a superior por j . Da mesma forma, a coluna à esquerda é representada por k e à direita por l . Todos os totais marginais de linhas e colunas são comparados par a par, o que dará um valor de N_{par} . Então, para $MT_j < MT_i$, o N_{par} será igual a correspondência entre as linhas (C_n). C_n é a razão entre o número de presenças em i que correspondem a uma presença em j e MT_i ; se $MT_j \geq MT_i$, então o valor de N_{par} será zero. Da mesma forma, essa comparação é feita para as colunas onde para $MT_l < MT_k$, o N_{par} será igual a correspondência entre colunas (C_m). C_m é a razão entre o número de presenças em k que correspondem a uma presença em l e MT_k ; se $MT_l \geq MT_k$, então N_{par} será zero. Assim, o NODF é dado por

$$\frac{N_{par}}{m \cdot n}$$

Análogo ao NODF quanto ao conceito, o WNODF mede o aninhamento para redes quantitativas, considerando a frequência de interações na rede (Almeida-Neto & Ulrich 2011).

Análises

Especialização e fidelidade dos polinizadores

Para avaliar se as plantas exóticas e nativas diferem quanto ao grau de especialização (grau médio e d' médio), a fidelidade (fidelidade média e fidelidade do polinizador mais importante) e o Rph realizamos meta-análises utilizando o software MedCalc (v. 12.7.7). Todas as métricas foram ponderadas pela frequência de interações relativa das plantas (i.e. a razão entre o número de interações da planta pelo número de interações na rede). Dessa forma, evitamos um efeito desproporcional das plantas raras e/ou com poucas visitas sobre as medidas de especialização e fidelidade, minimizando possíveis efeitos de subamostragem sobre as medidas investigadas. Para cada comparação, calculamos a diferença entre as médias padronizadas para os grupos de plantas exóticas e nativas. Então, calculamos o tamanho do efeito médio utilizando modelos de efeito fixo e randômico.

Porcentagem de plantas exóticas e estrutura das redes

Os efeitos do incremento de plantas exóticas em relação às nativas sobre a estrutura e conectividade das redes planta-polinizador foram avaliados inicialmente por meio de análises de regressão simples. Dessa forma, fizemos quatro modelos de regressão relacionando a proporção de plantas exóticas na rede com: a) conectância residual; b) NODF e c) WNODF. Além disso, avaliamos o efeito da porcentagem, de plantas exóticas sobre a riqueza de polinizadores. Para fazer isso, utilizamos o resíduo do modelo de regressão entre a riqueza de plantas e

polinizadores das redes, devido à forte relação positiva entre as duas variáveis ($R^2=0.82$; $p<0.001$) (Fig. 1). Assim, podemos avaliar o efeito da proporção de plantas exóticas presentes na rede na riqueza de polinizadores desconsiderando o efeito da riqueza de plantas. Para atender os pressupostos de normalidade dos resíduos nos modelos, as variáveis riqueza de plantas e polinizadores passaram por transformação logarítmica.

Porcentagem de plantas exóticas e qualidade do serviço de polinização das plantas nativas

Inicialmente, avaliamos o efeito do aumento na proporção de plantas exóticas nas redes no Rphr através de um modelo de regressão simples. Além disso, utilizamos outros modelos para elucidar melhor como a organização e estrutura das redes podem afetar o Rphr. Isso porque o tamanho das redes (i.e. número total de espécies) tende a apresentar uma relação negativa intrínseca com a conectância (Dunne et al. 2002) e esta, por sua vez, apresenta uma relação unimodal com o grau de aninhamento (Almeida-Neto et al. 2008), usamos a riqueza de espécies como variável explanatória no presente estudo. O Rphr pode ser influenciado tanto pela riqueza de plantas na rede (quanto maior a riqueza, maior a quantidade de pólen heteroespecífico disponível para os polinizadores), quanto pela riqueza de polinizadores (quanto maior a riqueza de polinizadores, maior a chance de que uma fração expressiva dos mesmos seja especialista). Ocorre, no entanto, que essas duas variáveis explanatórias também tendem a ser positivamente correlacionadas. Sendo assim, avaliamos primeiramente a correlação entre a por meio de uma regressão linear simples. Devido à forte relação positiva entre riqueza de plantas e a riqueza de polinizadores (Fig. 1), o

efeito da riqueza de polinizadores sobre o RPhr foi avaliado usando a razão entre a riqueza de polinizadores e a riqueza de plantas em cada rede. Dessa forma, podemos investigar se uma maior riqueza de polinizadores em termos proporcionais promove algum efeito sobre o risco das plantas nativas serem contaminadas por pólen heteroespecífico. Assim, além do modelo de regressão que investiga a relação entre a proporção de plantas exóticas e o Rphr também fizemos modelos que relacionam: a) a riqueza de plantas (log) e o Rphr; b) a razão entre a riqueza de polinizadores e a riqueza de plantas e o Rphr; c) a conectância e o Rphr; d) o NODF e o Rphr e e) o WNODF e o Rphr.

Todas as variáveis que apresentaram relação significativa com o Rphr foram incluídas na seleção de modelos. Embora Rphr apresente um ajuste linear significativo em relação à porcentagem de plantas exóticas, notamos uma variação unimodal na distribuição dos pontos. Dessa forma contrastamos o ajuste linear com um ajuste quadrático da regressão entre porcentagem de plantas exóticas e Rphr. Usamos o Critério de Informação de Akaike (AIC) para selecionar o modelo mais adequado, Tendo em vista que o modelo quadrático apresentou melhor ajuste, realizamos uma linearização do efeito quadrático da variável porcentagem de exóticas sobre Rphr para que a mesma pudesse ser incluída em modelos de regressão linear múltipla. Dessa forma, a porcentagem de plantas exóticas foi primeiramente separada em duas variáveis: uma primeira variável correspondente ao componente quadrático (% de Plantas Exóticas a) e uma segunda variável correspondente ao componente linear (% de Plantas Exóticas b). Inicialmente consideramos para a análise todas as redes quantitativas planta-polinizador obtidas na compilação (28). Fizemos então, duas seleções de modelos: na primeira, usamos como variáveis explanatórias adicionais o logaritmo da riqueza

de plantas (realizamos uma transformação logarítmica pois a mesma não apresentava distribuição normal), a conectância residual e o NODF além da variável principal porcentagem de plantas exóticas; na segunda, substituímos o NODF pelo WNODF. Não usamos as duas métricas na mesma análise pois as mesmas estão altamente correlacionadas uma vez o WNODF nada mais é que uma derivação do NODF na qual os valores máximos são definidos pelos valores de NODF. Repetimos a seleção de modelos para as 14 redes de interações que possuíam pelo menos uma planta exótica. As análises de seleção de modelos foram realizadas no software SAM 4.0 (Rangel et. al, 2010).

RESULTADOS

As 28 redes planta-polinizador compiladas distribuem-se em 16 países (Tab. 2), totalizando 778 espécies de plantas e 3019 espécies de polinizadores compreendendo 7919 interações. Entre as plantas, 77(10%) foram classificadas como exóticas. Um total de 571 espécies de plantas apresentou mais de cinco visitas e foram utilizadas no estudo.

As espécies de plantas nativas e exóticas não apresentaram diferenças tanto em relação à frequência de visitação e fidelidade dos polinizadores: número médio de espécies de polinizadores (Fig. 2A, $Q_{entre} = 10.59$, $P_{aleat} = 0.22$); fidelidade média dos polinizadores: (Fig. 2B, $Q_{entre} = 7.42$, $P_{aleat} = 0.49$); d' médio dos polinizadores: (Fig. 2C, $Q_{entre} = 11.13$, $P_{aleat} = 0.19$); fidelidade do polinizador mais importante: (Fig. 2D, $Q_{entre} = 6.21$, $P_{aleat} = 0.62$). Consequentemente, também não observamos diferenças no risco de receber pólen heteroespecífico entre as plantas nativas e exóticas (Fig. 2E, $Q_{entre} = 11.71$, $P_{aleat} = 0.16$).

Considerando o efeito geral do incremento de plantas exóticas nas redes, não encontramos efeitos significativos da proporção de plantas exóticas sobre a riqueza de polinizadores ($F = 0.81$, $gl = 13$, $R^2 = 0.06$, $p = 0.61$), a conectância residual ($F = 0.86$, $gl = 13$, $R^2 = 0.07$, $p = 0.62$), ou com o grau de aninhamento independente da medida utilizada (NODF: $F = 0.90$, $gl = 13$, $R^2 = 0.07$, $p = 0.64$; WNODF: $F = 1.32$, $gl = 13$, $R^2 = 0.10$, $p = 0.27$) das redes de interações (Fig. 3A, 3B, 3C e 3D).

Em redes de interações com maior riqueza de plantas, as nativas possuem um menor risco de contaminação das plantas por pólen heteroespecífico (Rphr) (Fig. 4A; $F = 52.44$, $gl = 13$, $R^2 = 0.81$, $p < 0.01$). Um aumento proporcional do número de polinizadores em relação ao número de plantas não está relacionado

com um aumento no Rphr (Fig. 4B) ($F = 1.40$, $gl = 13$, $R^2 = 0.10$, $p = 0.26$). Para redes de interações com até aproximadamente 35% de plantas exóticas, observamos que o aumento na proporção de plantas exóticas está relacionado com um aumento no Rphr. No entanto, quando essas redes possuem uma proporção maior de plantas exóticas observamos o inverso. Ou seja, um aumento na proporção de plantas exóticas está relacionado com uma diminuição no Rphr (Fig. 4C) ($AICc = -80.92$, $R^2 = 0.71$). Quanto a conectividade e a estrutura das redes de interações, um aumento na conectância está relacionado com um aumento no Rphr (Fig. 4D) ($F = 9.81$, $gl = 13$, $R^2 = 0.45$, $p = 0.008$). Da mesma forma, redes com maior grau de aninhamento também possuem um maior Rphr. Isso acontece quando o aninhamento é medido através do NODF (Fig. 4E) ($F = 5.95$, $gl = 13$, $R^2 = 0.33$, $p = 0.03$) e do WNODF (Fig. 4F) ($F = 6.54$, $gl = 13$, $R^2 = 0.35$, $p = 0.02$).

As análises de seleção de modelos de regressão linear múltipla tendo o Rphr como variável resposta mostram a riqueza de plantas e a porcentagem de plantas exóticas são as principais variáveis preditoras (Tab. 3 e Tab. 4). Quando as relações entre a riqueza de plantas (log), proporção de plantas exóticas, conectância e o aninhamento das redes de interações e o Rphr foram avaliadas conjuntamente observamos como importantes para predizer o Rphr apenas a riqueza de plantas (log) e a porcentagem de plantas exóticas. Observamos o mesmo resultado para todas as redes e para as 14 que tinham pelo menos uma espécie de planta exótica. Quando consideramos o conjunto total de redes o modelo mais adequado continha os componentes que representam a relação linear e a quadrática entre a proporção de plantas exóticas e o Rphr. Para as redes de interações com pelo menos uma planta exótica, apenas o componente que

representa a relação quadrática foi selecionado. Os modelos selecionados foram os mesmos quando consideramos como medida de aninhamento o NODF ou o WNODF.

DISCUSSÃO

Riqueza e fidelidade de polinizadores em plantas nativas e exóticas simpátricas

Diferentemente do que se poderia esperar devido à ausência de história evolutiva partilhada entre plantas exóticas e polinizadores nativos, a origem das plantas (nativas vs. exóticas) parece não ser um fator que influencie de forma consistente a riqueza de polinizadores e também o grau de especialização e fidelidade destes às plantas. Dessa forma, a ausência de adaptação recíproca parece não ser um fator importante na determinação de diferenças fundamentais da fauna de polinizadores de plantas nativas e exóticas, indicando que as restrições morfológicas, fenológicas e comportamentais nas interações planta-polinizador aparentemente não são severas em plantas exóticas quando comparadas às plantas nativas.

A ausência de diferenças consistentes na riqueza e fidelidade dos polinizadores está certamente associada à ausência de diferença no risco de contaminação por pólen heteroespecífico entre as plantas nativas e exóticas. Isso indica que, uma vez integradas às assembleias locais, plantas exóticas não interagem preferencialmente com polinizadores generalistas e, portanto, com menor grau de fidelidade às plantas que polinizam. Na verdade, as plantas exóticas parecem constituir um importante recurso para os polinizadores de um modo geral, pois são tão visitadas quanto às plantas nativas até mesmo pelos polinizadores mais especialistas. Isso significa que as plantas exóticas podem ter um efeito positivo direto para diversas populações de polinizadores, tendo um vista, que podem representar um incremento na disponibilidade de recursos. No

entanto, a ausência de processos coevolutivos entre plantas introduzidas e polinizadores locais pode implicar em uma interação de menor qualidade entre os mesmos. Dessa forma, para avaliar com maior rigor se as plantas exóticas realmente têm efeito positivo sobre as populações de plantas nativas seriam necessários estudos experimentais que medissem a qualidade do recurso fornecido pelas plantas exóticas para avaliar se a qualidade de tais recursos corresponde ao oferecido pelas plantas nativas.

A interação preferencial de plantas exóticas com polinizadores mais generalistas (Memmott & Waser 2002, Padrón et al. 2009, Traveset et al. 2013) é o mecanismo sugerido para suportar a hipótese de efeitos negativos indiretos da introdução de plantas para a fauna local (Traveset & Richardson 2006, Bjerknes et al. 2007). Partindo do pressuposto de que as plantas exóticas interagem preferencialmente com polinizadores generalistas e causam um impacto negativo sobre a flora local em termos de aumento do risco de polinização heteroespecífica, esta hipótese propõe que os polinizadores mais especialistas, e, portanto mais dependentes das plantas nativas, seriam negativamente afetados pela introdução de plantas exóticas. No entanto, uma vez que plantas exóticas não são visitadas por um número maior de espécies de polinizadores e que os polinizadores que as visitam aparentemente não são mais generalistas do os polinizadores de plantas nativas, os efeitos negativos indiretos sobre polinizadores locais mais especializados talvez sejam menos importantes do que se imagina.

O fato de que plantas exóticas interagem de forma semelhante às plantas nativas com a fauna de polinizadores indica que plantas introduzidas em um novo ambiente são capazes de se integrarem as redes compartilhando polinizadores com grande parte da flora local. Dessa forma, o manejo para a restauração de

áreas naturais através da exclusão da flora exótica pode ter impactos importantes na organização e dinâmica das interações em assembleias locais. Assim, tais plantas deveriam ser substituídas por plantas nativas com papéis funcionais equivalentes no que diz respeito às interações com os polinizadores. Uma exclusão não criteriosa das plantas exóticas poderia ter consequências diretas para as populações de plantas e polinizadores nativos. Fica evidente, portanto, a necessidade de ampliar nosso conhecimento sobre os sistemas de polinização das comunidades para manejar e conservar os ambientes.

Efeito do aumento na proporção de plantas exóticas sobre o risco de contaminação por pólen heteroespecífico

De forma geral, a introdução de plantas exóticas não tem efeito sobre a conectividade e a estrutura das redes de interações mantidas entre plantas e polinizadores. Isso indica que as plantas exóticas são capazes de se integrar as redes de interações sem promover alterações significativas na organização estrutural das assembleias locais. Assim, diferentemente do que se costuma pressupor (Traveset & Richardson 2011), é provável que diversos processos ecológicos dependentes das propriedades emergentes das assembleias locais não estejam sendo severamente comprometidos como resultado da introdução de plantas exóticas. A preservação da estrutura e conectividade das redes de interações mesmo em ambientes altamente invadidos pode ser resultado do fato que plantas exóticas e nativas não diferem quanto ao grau de especialização nos seus sistemas de polinização.

Embora não tenhamos encontrado diferenças entre plantas nativas e exóticas simpátricas, as plantas nativas em redes planta-polinizador apresentam

uma resposta unimodal no risco de contaminação por pólen heteroespecífico (Rphr) em função do aumento da proporção de plantas exóticas. O risco aumenta até níveis de invasão por exóticas próximos de 35% e depois ele diminui em redes com uma proporção de plantas exóticas acima de 40%. Esse efeito é independente da riqueza plantas nas redes. Portanto, a variação unimodal no Rphr em função da proporção de plantas exóticas não ocorre devido à relação entre o aumento no número de plantas das assembléias locais e a introdução de espécies exóticas.

O aumento do Rphr em ambientes com níveis baixos e intermediários de invasão por plantas exóticas pode ser explicado pelo impacto da introdução de plantas exóticas nas interações mantidas entre plantas nativas e polinizadores mais especialistas e com maior fidelidade (Aizen et al. 2008, Grass et al. 2013). Em ambientes com uma pequena proporção de plantas exóticas, o grau de especialização das plantas nativas seria maior já que seus polinizadores se manteriam fiéis e conseqüentemente, o Rphr seria mais baixo. A medida que a proporção de exóticas vai aumentando nas assembléias, as plantas nativas teriam uma diminuição na fidelidade de seus polinizadores o que por sua vez, resultaria em um maior Rphr para essas plantas. No entanto, quando a proporção de plantas exóticas ultrapassa 1/3 da flora local, as plantas nativas podem vir a perder parte de sua fauna de polinizadores, os quais passariam a utilizar como principal recurso as plantas exóticas. Assim, as plantas nativas passariam a ter um número menor de polinizadores, receberiam menos visitas e compartilhariam uma quantidade menor de pólen. A medida que essa perda fosse se tornando mais intensa devido a um incremento na proporção de exóticas, haveria uma diminuição no Rphr simplesmente porque as nativas estariam compartilhando um número menor de polinizadores nesses ambientes.

Implicações e considerações finais

Mais de 60% das angiospermas tem sua reprodução limitada pela disponibilidade de pólen (Burd 1994, Knight et al. 2005). Essa limitação pode estar relacionada a qualidade e a quantidade do pólen depositado no estigma das plantas. No que diz respeito a qualidade, a chegada do pólen heteroespecífico à superfície do estigma impede a deposição de gametas da própria planta. Além disso, o pólen exógeno causa a obstrução do tubo polínico impedindo a fecundação e comprometendo a reprodução. Por outro lado, os visitantes florais podem não ser capazes de garantir a chegada de uma quantidade adequada de pólen endógeno para a reprodução (Morales & Traveset 2008). De acordo com os resultados do presente estudo, em ambientes com baixos níveis de invasão por plantas exóticas a reprodução das plantas nativas pode ser comprometida pela flora exótica devido a limitação gerada pela baixa qualidade do pólen que chega ao estigma das plantas nativas, como resultado de um aumento no R_{phr}. Por outro lado, em ambientes altamente invadidos, a transferência das visitas dos polinizadores das plantas nativas para a flora exótica pode resultar em uma diminuição no sucesso reprodutivo das plantas locais devido a pouca quantidade de pólen da própria planta disponível para a fecundação. Dessa forma, a reprodução de plantas nativas pode vir a ser comprometida devido a diminuição na qualidade do serviço de polinização como resultado da introdução de plantas exóticas nos ambientes.

Além disso, é importante considerar que a invasão de plantas exóticas pode provocar diminuição na disponibilidade de outros recursos necessários para a sobrevivência das plantas nativas além de alterações nas condições ambientais (Levine et al. 2003, Vilà et al. 2011). Isso pode afetar indiretamente a interação das

plantas nativas com seus polinizadores, potencializando os efeitos negativos causados como consequência direta da competição por vetores de pólen. Isso acontece uma vez que os recursos se tornem menos disponíveis para alocação em estruturas reprodutivas das plantas nativas. De forma que essas reduziriam a quantidade e o tamanho das flores se tornando menos atrativas já que oferecerão uma menor quantidade de recursos para os polinizadores.

De forma geral, não há diferença na riqueza e fidelidade de polinizadores entre plantas nativas e exóticas, e isto parece resultar na ausência de um efeito significativo na modificação e organização estrutural das assembleias locais na medida em que são invadidas por plantas exóticas. Ainda assim, a introdução de plantas exóticas está associada à redução na qualidade do serviço de polinização para a flora nativa local. Dessa forma, a possível competição por polinizadores entre plantas exóticas e nativas deve ter um papel importante para a diminuição do sucesso reprodutivo geral da flora local decorrente da invasão de habitats por plantas exóticas.

REFERÊNCIAS

- AIZEN, M. A, MORALES, C. L. & MORALES, J. M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS biology* 6:396–403.
- ALMEIDA-NETO, M., GUIMARÃES, P., GUIMARÃES JR, P. R. & ULRICH, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239.
- ALMEIDA-NETO, M. & ULRICH, W. 2011. A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling & Software* 26:173–178. Elsevier Ltd.
- BARRETT, S. C. H. 2011. Why Reproductive Systems Matter for the Invasion Biology of Plants. Pp. 195–210 in Richardson, D. M. (ed.). *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* (1^a edition). Blackwell Publishing Ltd, Canada.
- BARTOMEUS, I., VILÀ, M. & SANTAMARÍA, L. 2008. Contrasting effects of invasive plants in plant – pollinator networks. *Oecologia* 155:761–770.
- BARTOMEUS, I., VILÀ, M. & STEFFAN-DEWENTER, I. 2010. Combined effects of *Impatiens glandulifera* invasion and landscape

structure on native plant pollination. *Journal of Ecology* 98:440–450.

BASCOMPTE, J., JORDANO, P., MELIÁN, C. J. & OLESEN, J. M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 100:9383–9387.

BJERKNES, A.-L., TOTLAND, Ø., HEGLAND, S. J. & NIELSEN, A. 2007. Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? *Biological Conservation* 138:1–12.

BLÜTHGEN, N., MENZEL, F. & BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC ecology* 6:9.

BURD, M. 1994. Bateman's principle and Plant Reproduction: the role of pollen limitation in fruit and seed set. *The Botanical Review* 60:83–139.

BUTCHART, S. H. M., WALPOLE, M., COLLEN, B., VAN STRIEN, A., SCHARLEMANN, J. P. W., ALMOND, R. E. A, BAILLIE, J. E. M., BOMHARD, B., BROWN, C., BRUNO, J., CARPENTER, K. E., CARR, G. M., CHANSON, J., CHENERY, A. M., CSIRKE, J., DAVIDSON, N. C., DENTENER, F., FOSTER, M., GALLI, A., GALLOWAY, J. N., GENOVESI, P., GREGORY, R. D., HOCKINGS, M., KAPOS, V., LAMARQUE, J.-F., LEVERINGTON,

- F., LOH, J., MCGEOCH, M. A, MCRAE, L., MINASYAN, A., HERNÁNDEZ MORCILLO, M., OLDFIELD, T. E. E., PAULY, D., QUADER, S., REVENGA, C., SAUER, J. R., SKOLNIK, B., SPEAR, D., STANWELL-SMITH, D., STUART, S. N., SYMES, A., TIERNEY, M., TYRRELL, T. D., VIÉ, J.-C. & WATSON, R. 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science* 328:1164–1168.
- DUNNE, J.A., WILLIAMS, R.J. AND MARTINEZ, N.D. 2002. Food-web structure and network theory: The role of connectance and size. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 99: 12917–12922.
- GRASS, I., BERENS, D. G., PETER, F. & FARWIG, N. 2013. Additive effects of exotic plant abundance and land-use intensity on plant-pollinator interactions. *Oecologia* 173:913–923.
- GRAVES, S. D. & SHAPIRO, A. M. 2003. Exotics as host plants of the California butterfly fauna. *Biological Conservation* 110:413–433.
- HEJDA, M., PYŠEK, P. & JAROŠÍK, V. 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology* 97:393–403.
- HELENO, R. H., CEIA, R. S., RAMOS, J. A & MEMMOTT, J. 2009. Effects of alien plants on insect abundance and biomass: a food-web approach. *Conservation biology* 23:410–419.

- HELENO, R., LACERDA, I., RAMOS, J. A & MEMMOTT, J. 2010. Evaluation of restoration effectiveness: community response to the removal of alien plants. *Ecological applications* 20:1191–1203.
- VAN HENGSTUM, T., HOOFTMAN, D. A. P., OOSTERMEIJER, J. G. B. & VAN TIENDEREN, P. H. 2014. Impact of plant invasions on local arthropod communities: a meta-analysis. *Journal of Ecology* 102:4–11.
- KNIGHT, T. M., STEETS, J. A., VAMOSI, J. C., MAZER, S. J., BURD, M., CAMPBELL, D. R., DUDASH, M. R., JOHNSTON, M. O., MITCHELL, R. J. & ASHMAN, T.-L. 2005. Pollen limitation of plant reproduction: pattern and process. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36:467–497.
- LEVINE, J. M., VILÀ, M., D'ANTONIO, C. M., DUKES, J. S., GRIGULIS, K. & LAVOREL, S. 2003. Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proceedings of The Royal Society B* 270:775–781.
- LOPEZARAIZA-MIKEL, M. E., HAYES, R. B., WHALLEY, M. R. & MEMMOTT, J. 2007. The impact of an alien plant on a native plant-pollinator network: an experimental approach. *Ecology letters* 10:539–550.

- MEDCALC STATISTICAL SOFTWARE VERSION 12.7.7 (MedCalc Software bvba, Ostend, Belgium; <http://www.medcalc.org>; 2013)
- MEMMOTT, J. & WASER, N. M. 2002. Integration of alien plants into a native flower-pollinator visitation web. *Proceedings of The Royal Society B* 269:2395–2399.
- MORALES, C. L. & AIZEN, M. A. 2006. Invasive mutualisms and the structure of plant-pollinator interactions in the temperate forests of north-west Patagonia, Argentina. *Journal of Ecology* 94:171–180.
- MORALES, C. L. & TRAVESET, A. 2008. Interspecific Pollen Transfer: Magnitude, Prevalence and Consequences for Plant Fitness. *Critical Reviews in Plant Sciences* 27:221–238.
- MORALES, C. L. & TRAVESET, A. 2009. A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecology letters* 12:716–28.
- MUÑOZ, A. A. & CAVIERES, L. A. 2008. The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology* 96:459–467.
- PADRÓN, B., TRAVESET, A., BIEDENWEG, T., DÍAZ, D., NOGALES, M. & OLESEN, J. M. 2009. Impact of alien plant invaders on pollination networks in two archipelagos. *PloS one* 4:1–11.

- RANGEL, T.F., DINIZ-FILHO, J.A.F., BINI, L.M. 2010. SAM: A comprehensive application for Spatial Analysis in Macroecology. *Ecography*, 33: 1-5.
- STOUT, J. C. & MORALES, C. L. 2009. Ecological impacts of invasive alien species on bees. *Apidologie* 40:388–409.
- STRAYER, D. L., EVINER, V. T., JESCHKE, J. M. & PACE, M. L. 2006. Understanding the long-term effects of species invasions. *Trends in ecology & evolution* 21:645–51.
- TALLAMY, D. W. 2004. Do Alien Plants Reduce Insect Biomass? *Diversity* 18:1689–1692.
- TRAVESET, A., HELENO, R., CHAMORRO, S., VARGAS, P., MCMULLEN, C. K., CASTRO-URGAL, R., NOGALES, M., HERRERA, H. W., OLESEN, J. M. & MCMULLEN, K. 2013. Invaders of pollination networks in the Galápagos Islands: emergence of novel communities. *Proceedings of The Royal Society B* 280.
- TRAVESET, A. & RICHARDSON, D. M. 2006. Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in ecology & evolution* 21:208–16.
- TRAVESET, A. & RICHARDSON, D. M. 2011. Mutualisms: Key Drivers of Invasions ... Key Casualties of Invasions. Pp. 143–160 in

Richardson, D. M. (ed.). *Fifty Years of Invasion Ecology: The Legacy of Charles Elton* (1st edition). Blackwell Publishing Ltd.

VILÀ, M., BARTOMEUS, I., DIETZSCH, A. C., PETANIDOU, T., STEFFAN-DEWENTER, I., STOUT, J. C. & TSCHEULIN, T. 2009. Invasive plant integration into native plant-pollinator networks across Europe. *Proceedings of The Royal Society B* 276:3887–3893.

VILÀ, M., ESPINAR, J. L., HEJDA, M., HULME, P. E., JAROŠÍK, V., MARON, J. L., PERGL, J., SCHAFFNER, U., SUN, Y. & PYŠEK, P. 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology letters* 14:702–8.

WARDLE, D. A, BARDGETT, R. D., CALLAWAY, R. M. & VAN DER PUTTEN, W. H. 2011. Terrestrial ecosystem responses to species gains and losses. *Science* 332:1273–7.

Tabela 1. Fontes utilizadas para classificação das plantas em exóticas ou nativas nos locais das redes de interação planta-polinizador utilizadas no estudo. Inicialmente foram consultadas as próprias publicações das redes de interação, depois bancos de dados de cada país e artigos e, por último, bancos de dados globais.

Rede	Estudo original	Principal fonte sobre a origem das plantas	Sítio de publicação
R1	Aizen et al. 2008	Aizen et al. 2008	
R2	Aizen et al. 2008	Aizen et al. 2008	
R3	Aizen et al. 2008	Aizen et al. 2008	
R4	Olesen et al 2002	Olesen et al 2002	
R5	Hagen & Kraemer 2010	Global Invasive Species Database	http://data.gbif.org
R6	Hagen & Kraemer 2010	Global Invasive Species Database*	http://data.gbif.org
R7	Hagen & Kraemer 2010	Global Invasive Species Database*	http://data.gbif.org
R8	Inouye & Pyke 1988	Australia's Virtual Herbarium*	http://avh.ala.org.au/
R9	Junker et al 2010	Floraweb – Flora da Alemanha	http://www.floraweb.de
R10	Olesen et al 2002	Olesen et al 2002	
R11	Small 1976	Database of Vascular Plants of Canada (VASCAN)	http://data.canadensys.net/vascan
R12	Traveset et al 2013	Traveset et al 2013	
R13	Vazquez 2002	Vazquez 2002	
R14	Weiner et al 2011	Floraweb – Flora da Alemanha	http://www.floraweb.de

*Foram utilizadas artigos como fontes adicionais para algumas plantas.

Tabela 2. Redes de interações com frequência de visitas entre plantas e polinizadores, as quais possuem pelo menos duas plantas exóticas. Lat: latitude em graus; Long: longitude em graus; Alt: altitude em metros; P: número de plantas; A: número de polinizadores; PE: número de plantas exóticas; RiscoMédio: risco médio de contaminação por pólen heteroespecífico calculado apenas para plantas nativas; C: conectância (número de links realizados/número de links possíveis); NODF: medida de aninhamento utilizando presenças e ausências; WNODF: medida de aninhamento utilizando a frequência de interações na rede.

Rede	Fonte	Lat	Long	Alt	País	P	A	PE	Risco Médio	C	NODF	WNODF
R1	Aizen et al.2008	-41.14	-71.32	932	Argentina	12	34	4	0.64	0.19	27.96	16.99
R2	Aizen et al. 2008	-41.05	-71.55	859	Argentina	17	53	9	0.56	0.16	26.45	13.98
R3	Aizenetal. 2008	-41.03	-71.81	804	Argentina	16	37	8	0.61	0.16	21.88	12.48
R4	Albrecht et al 2010	46.43	9.93	1955	Suíça	20	29	0	0.43	0.10	21.69	8.97
R5	Barret&Helenium 1987	46.56	-66.14	37	Canadá	12	102	0	0.47	0.14	30.78	13.50
R6	Devoto et al 2012	57.17	-3.73	323	Escócia	14	27	0	0.57	0.14	35.05	16.44
R7	Elberling&Olesen 1999	68.35	18.50	985	Suécia	23	118	0	0.55	0.09	15.28	4.90
R8	Olesen et al 2002	39.46	-31.13	913	Portugal	10	12	3	0.63	0.25	35.96	23.27
R9	Hagen & Kraemer 2010	0.28	34.90	1600	Kênia	34	65	14	0.75	0.07	31.07	17.68
R10	Hagen & Kraemer 2010	0.28	34.90	1602	Kênia	17	50	5	0.74	0.08	18.82	11.68
R11	Hagen & Kraemer 2010	0.28	34.90	1601	Kênia	36	85	12	0.81	0.06	32.87	16.85
R12	Hickling& Dicks et al 2002	52.74	1.58	0	Inglaterra	17	61	0	0.76	0.14	52.27	34.18
R13	Inouye &Pyke 1988	-36.43	148.34	1768	Austrália	39	83	2	0.66	0.08	16.89	7.90

R14	Johnson et al 2009	-29.32	30.28	1337	África do Sul	18	94	0	0.52	0.09	12.94	6.03
R15	Junker et al 2010	49.77	9.97	262	Alemanha	35	164	3	0.66	0.05	17.88	8.99
R16	Kaiser-Bunburyetal. 2010	-20.32	57.58	353	Ilhas Maurício	73	135	0	0.88	0.08	25.94	15.35
R17	Kato et al 1990	35.33	135.81	789	Japão	91	679	3	0.55	0.02	7.67	3.03
R18	Kevan 1972	81.82	-71.30	236	Canadá	30	113	0	0.73	0.09	36.60	23.31
R19	Lungdren&Olesen 2005	71.00	-52.00	615	Groelândia	17	26	0	0.51	0.14	32.22	12.56
R20	Memmott1999	51.46	-2.59	25	Inglaterra	25	79	0	0.80	0.15	42.84	27.03
R21	Mosquin& Martin 1967	75.00	-114.97	87	Canadá	11	18	0	0.33	0.19	32.07	17.29
R22	Motten 1982/86	36.01	-78.98	140	EstadosUnidos	13	44	0	0.70	0.25	51.26	32.33
R23	Olesen et al 2002	-20.42	57.73	13	IlhasMaurício	14	13	5	0.79	0.29	51.87	26.84
R24	Dicks et al2002	52.41	1.10	40	Inglaterra	16	36	0	0.64	0.15	35.66	21.01
R25	Small 1976	45.41	-75.53	72	Canadá	13	34	1	0.53	0.32	40.96	15.38
R26	Traveset et al 2013	-0.27	-90.77	6	Ilhas Galápagos - Equador	60	220	3	0.76	0.06	18.48	11.87
R27	Vazquez 2002	-41.00	-71.50	850	Argentina	14	90	2	0.59	0.13	30.01	21.41
R28	Weiner et al 2011	48.43	9.47	745	Alemanha	81	518	3	0.82	0.04	31.74	18.73

Tabela 3. Modelos adequados (Delta AICc<2) das relações entre o Risco de contaminação por pólen heteroespecífico (Rphr) das plantas nativas nas redes de interações e os preditores. 1: Log Riqueza de Plantas; 2: % Plantas Exóticas a (componente que representa a relação quadrática entre a proporção de plantas exóticas na rede de interação e o Rphr); 3: % Plantas Exóticas b (componente que representa a relação linear entre a proporção de plantas exóticas na rede de interação e o Rphr).

Redes	Variáveis	R²
Todas (n=28)	1,2,3	0.76
	1,2	0.73
Com pelo menos uma planta exótica (n=14)	1,2	0.92

Tabela 4. Parâmetros (coeficientes e valor do teste t) das variáveis selecionadas nos melhores modelos para explicar a relação entre o Risco de contaminação por pólen heteroespecífico (Pphr) das plantas nativas nas redes de interações e os preditores. A riqueza de plantas foi logaritmizada e a % de plantas exóticas dividida em dois componentes: % Plantas exóticas a representa a relação quadrática entre a proporção de plantas exóticas na rede de interação e o Rphr e % Plantas exóticas b representa a relação linear entre a proporção de plantas exóticas na rede de interação e o Rphr.

Preditor	β	t
Redes com pelo menos uma planta exótica (n=14, R²=0.92, ΔAICc=0)		
Log Riqueza de plantas	-0.626	-5.752
% Plantas exóticas a	-0.431	-3.964
Todas as redes de interações (n=28, R²=0.76, ΔAICc=0)		
Riqueza de plantas	-0.769	-7.643
% Plantas exóticas a	-0.576	-3.717
% Plantas exóticas b	-0.268	-1.731

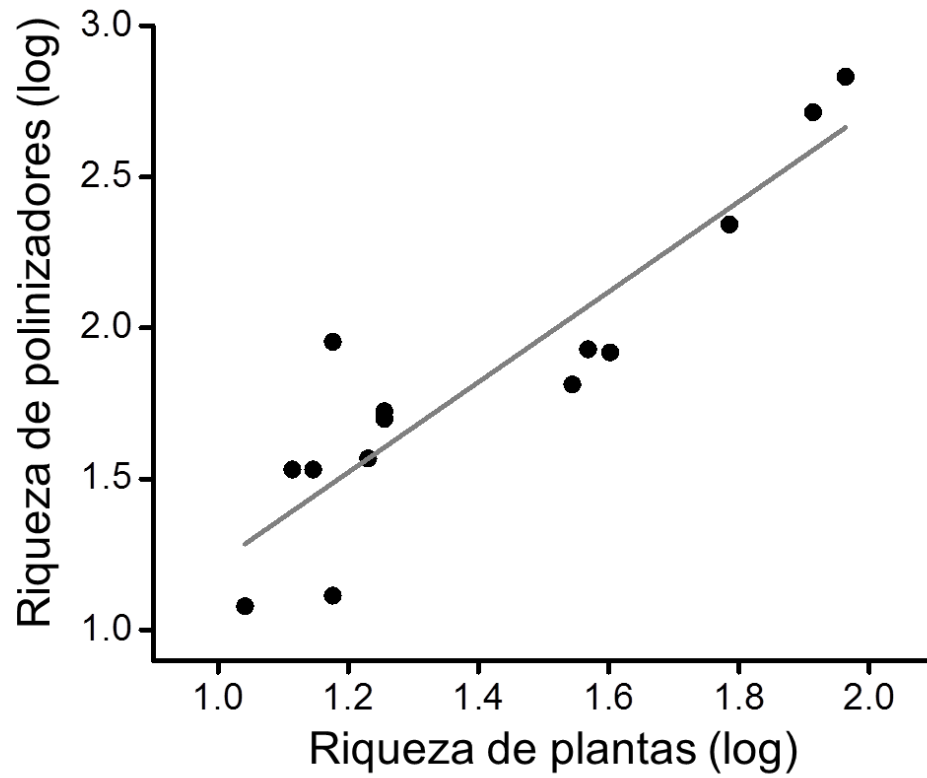


Figura 1. Relação entre a riqueza de plantas e a riqueza de polinizadores das redes de interações planta-polinizador que possuem pelo menos uma planta exótica.

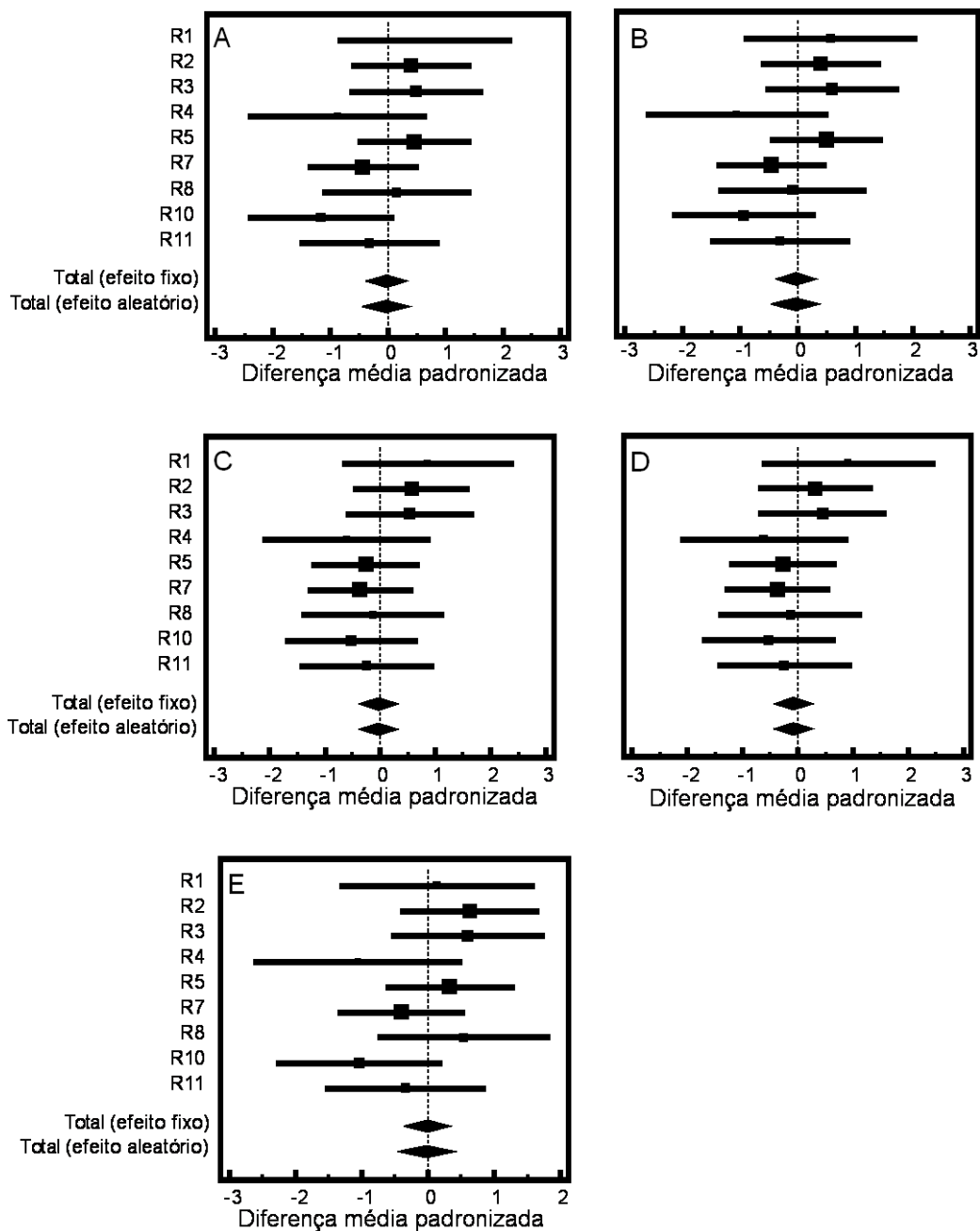


Figura 2. Tamanho do efeito das diferenças das médias padronizadas entre plantas exóticas e nativas em cada rede de interação para A: grau médio (log) dos polinizadores, B: fidelidade média dos polinizadores, C: d' médio dos polinizadores (média da distância padronizada de Kullback-Leibler), D: fidelidade do polinizador mais importante e E: risco de contaminação por pólen heteroespecífico. As caixas representam os valores médios e as barras representam o intervalo de confiança a 95%. Os losangos representam o tamanho do efeito geral para o conjunto de dados considerando modelos e efeitos fixos e randômicos, respectivamente. A linha pontilhada representa o tamanho de efeito zero.

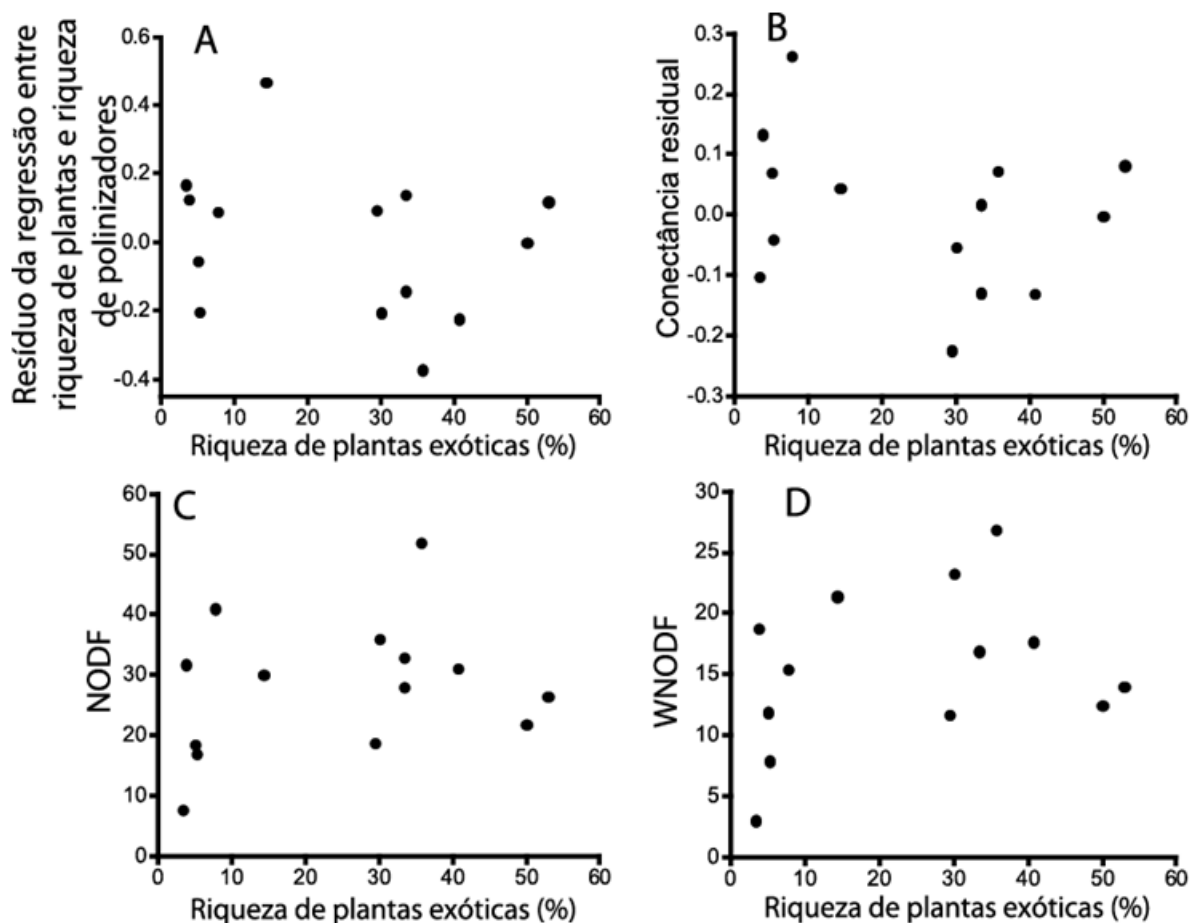


Figura 3. Relações entre a proporção de plantas exóticas das redes de interações e A: riqueza de polinizadores (foi utilizada o resíduo da regressão entre a riqueza de planta e de polinizadores para considerar o efeito do incremento de plantas exóticas na rede em relação as nativas apenas na riqueza de polinizadores, uma vez que a mesma está altamente correlacionada com a riqueza de plantas; B: conectância residual e medidas de aninhamento (C: NODF e D: WNODF).

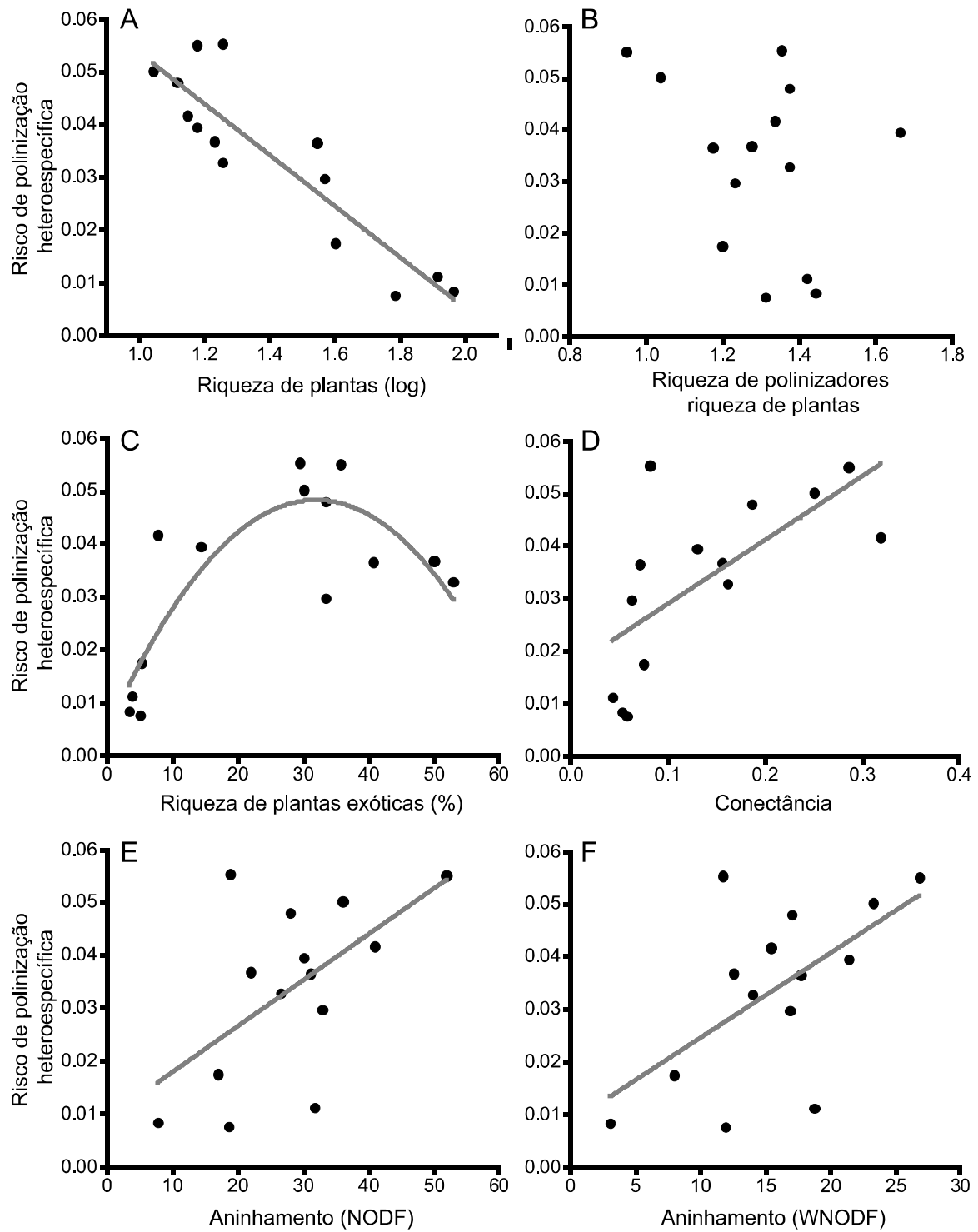


Figura 4. Relações entre a proporção de plantas exóticas, riqueza de plantas, riqueza proporcional de polinizadores em relação a riqueza de plantas, conectância e aninhamento (NODF e WNODF) das redes de interações e o risco de contaminação das plantas nativas por pólen heteroespecífico (risco de polinização heteroespecífica).