

Status sucessional das florestas influenciam a frequência e diversidade de síndromes de polinização?

Does forest successional status influence the frequency and diversity of pollination syndromes?

Jacilene B Silva^{1,*}, Leonardo B Silva^{1,4}, Luciana GS Nascimento^{1,5}, André LB Nascimento^{1,6}, Geraldo JB Moura^{2,7} e Elcida L Araújo^{2,8}

1. Discentes do Mestrado em Ecologia, UFRPE, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos. CEP: 52171-900 – Recife/PE. 2. Programa de Pós-Graduação em Ecologia – UFRPE, Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Dom Manoel de Medeiros s/n, Dois Irmãos. CEP: 52171-900 – Recife/PE.

*Autor para correspondência: jacileneb_silva@yahoo.com.br

Resumo A polinização é um importante processo ecológico que afeta diretamente o sucesso reprodutivo das plantas, e o seu desequilíbrio pode levar à perda de espécies vegetais. Sabendo-se que as diferentes condições ambientais entre os estágios sucessionais das florestas, especialmente diferenças de umidade, iluminação e movimentação de ar, aumentam as diferenças entre nichos ecológicos dos polinizadores de modo que diferenças na diversidade e frequência de síndromes de polinização podem ocorrer em um mesmo ecossistema que apresente áreas em estágios sucessionais distintos, o presente estudo tem como objetivo determinar as síndromes de polinização ocorrentes no estrato herbáceo em duas áreas com estágios sucessionais distintos de uma Floresta Tropical, verificando possíveis diferenças entre as síndromes encontradas na Estação Ecológica do Tapacurá. Para tal foi realizado o método de caminhada percorrendo trilhas no interior da Estação e foram realizadas coletas de material botânico para posterior identificação. No local de estudo foram registradas 26 espécies de herbáceas floridas, das quais 14 ocorreram na área em estágio sucessional avançado, 18 ocorreram na área em estágio sucessional recente e cinco foram comuns a ambas as áreas. Comparando-se as espécies encontradas nas duas áreas observou-se uma baixa similaridade entre elas, no entanto a proporção de espécies por síndrome não apresentou diferenças significativas entre as duas áreas observadas. A melitofilia foi a síndrome de polinização predominante nas duas áreas estudadas, porém na área de sucessão mais avançada, algumas espécies vegetais apresentaram uma maior seletividade quanto ao seu polinizador, pois possuíam estruturas que limitavam a assembléia de polinizadores.

Palavras-chaves: polinização, florestas tropicais, estágios sucessionais.

Abstract Pollination is an important ecological process that directly affects the reproductive success of plants, and their imbalance can lead to loss of plant species. Knowing that different environmental conditions between the successional stages of forests, especially differences in

humidity, lighting and air movement, increases the differences between ecological niches of pollinators so that differences in diversity and frequency of pollination syndromes can occur in an ecosystem to provide the same areas in different successional stages, this study aims to determine the pollination syndromes occurring in the herbaceous layer in two areas with different successional stages of a Tropical Forest, verifying possible differences between the syndromes found in the Ecological Station of Tapacurá. To this was done through the method of hiking trails within walking from the station and were collected botanical material for further identification. In the study area were recorded 26 species of herbaceous flowering, of which 14 occurred in the area of advanced successional stage, 18 occurred in the area in recent successional stage, and five were common to both areas. Comparing the species found in both areas there was a low similarity between them, however the proportion of species per syndrome showed no significant differences observed between the two areas. The melittophily pollination syndrome was prevalent in two areas studied, but in the more advanced succession, some plant species showed a greater selectivity as to their pollinators, structures that have limited the assembly of pollinators.

Keywords: pollination, tropical forests, successional stages.

Introdução

Devido a uma condição de serem organismos sésseis as plantas desenvolveram, ao longo de sua história evolutiva, diferentes mecanismos para suprir necessidades vitais como, por exemplo, a reprodução (Raven *et al.* 2001). Desses mecanismos, destaca-se a produção de estruturas florais mais atrativas a diferentes classes de animais, os quais atuam como agentes polinizadores transportando

grãos de pólen para o estigma (Raven *et al.* 2001).

De modo que algumas famílias botânicas possuem características florais tão específicas que só podem ser exploradas por seus visitantes específicos como é o caso das famílias Fabaceae e Orchidaceae (Obermuller *et al.* 2008). Por tanto, a polinização se torna um importante processo ecológico que afeta diretamente o sucesso reprodutivo das plantas, e o seu desequilíbrio pode levar à perda de espécies vegetais (Machado e Lopes 2004).

As características florais estão ligadas aos principais tipos de polinizadores (Riguete e Silva 2011). Estes conjuntos de características descrevem padrões de adaptações florais e são chamados de síndrome de polinização (Castellanos *et al.* 2003). As síndromes de polinização fornecem um excelente conjunto de informações que nos auxiliam a estabelecer relação entre o tipo de recurso produzido na flor, sua forma, tamanho, cor, perfume, momento de antese e liberação de recurso (pólen ou néctar), e quais seriam os vetores de pólen com maiores chances de reconhecer a flor, encontrar e coletar tal recurso com comportamento adequado à polinização (Torezan-Silingardi 2012).

Segundo Faegri e Pijl (1979), tais síndromes podem ser classificadas de acordo com o polinizador em: melitofilia (abelhas), cantarofilia (besouros), saprofilia (moscas), psicofilia (borboletas), esfingiofilia (esfingídeos), ornitofilia (pássaros), quiropterofilia (morcegos), falenofilia (mariposas) além da anemofilia (vento).

As principais pressões seletivas sobre as síndromes de polinização nas florestas decorrem dentre outros fatores do ambiente em que as plantas ocorrem (dossel, subbosque, floresta fechada, clareiras, borda, etc.), da forma da planta, da competição entre espécies que dependem dos mesmos polinizadores, bem como o estado sucessional em que a comunidade vegetal está inserida (Waller 1988; Drezner *et al.* 2001). As diferentes condições ambientais entre os estágios sucessionais das florestas, especialmente diferenças de umidade, iluminação e movimentação de ar, aumentam as diferenças entre as comunidades vegetais e também entre os nichos ecológicos dos polinizadores, de modo que podem ocorrer diferenças na frequência e na diversidade de síndromes de polinização em um mesmo ecossistema que apresente áreas em estágios sucessionais distintos (Roth 1987).

Neste contexto, o presente estudo teve como objetivo investigar as síndromes de polinização ocorrentes no estrato herbáceo em duas áreas em estágios sucessionais distintos de uma floresta Tropical, verificando possíveis diferenças entre as síndromes encontradas nas áreas amostradas. Tais informações contribuem para a compreensão da estrutura das comunidades vegetais naturais (Silberbauer-Gottsberger e Gottsberger 1988), fornecendo informações sobre o estado de conservação do ecossistema estudado.

Métodos

Área de estudo

O estudo foi desenvolvido na Estação Ecológica do Tapacurá, situada no município de São Lourenço da Mata (8°10'S. 35°11'W; 102

m de altitude), no estado de Pernambuco, durante o mês de setembro de 2011. A vegetação é formada por florestas secundárias, sendo classificada como Floresta Estacional Semidecidual de Terras Baixas (Veloso *et al.* 1991). Possui uma área com 776 ha, desse total 382 ha estão ocupados por remanescentes de floresta atlântica e 394 ha são ocupados pela área do açude que represa as águas do rio Tapacurá. A estação está dividida em dois fragmentos, ambos remanescentes de Floresta Atlântica, são eles: Mata do Toró, Mata do Camocim e Alto da Buchada, separadas pelas águas do açude de Tapacurá (Lyra-Neves *et al.* 2007). Tais áreas apresentam tempo de conservação distintos, de modo que uma área está em um estágio sucessional mais adiantado que a outra, recentemente perturbada. A Precipitação média anual da área é de 1300 mm ao ano possuindo cinco meses secos, compreendidos de setembro a janeiro com menos de 100 mm de precipitação (CONDEPE 2000).

Coleta de dados

Para o estudo das síndromes de polinização, foi realizado o método de caminhada percorrendo a trilha principal desde a mata do Camocim até o Alto da Buchada. Durante a caminhada, que ocorreu no período da estação seca, foram observadas quais as espécies vegetais do estrato herbáceo estavam florindo. Em seguida foram coletadas 10 flores de cada espécie para análise das características florais como o tamanho do tubo e da corola (medidos com ajuda de um paquímetro), verificação da coloração dominante, percepção da presença e a ausência de odor e qual era o recurso oferecido pela flor, se pólen ou néctar. Após a coleta dos dados sobre as características florais, as espécies vegetais foram enquadradas nas síndromes de polinização, seguindo a classificação sugerida por Faegri e Pijl (1979). Consecutivamente foram comparadas as síndromes observadas em cada uma das áreas amostradas.

Concomitantemente às caminhadas, foram realizadas coletas de material botânico os quais foram processados de acordo com as técnicas usuais de coleta e processamento de vegetais (Santos *et al.* 2010), sendo identificadas com auxílio de bibliografia especializada (Gonçalves e Lorenzi 2007, Souza e Lorenzi 2008, Lorenzi 2008, APG III 2009) comparações em herbário (Professor Vasconcelos Sobrinho – PEUFR e Dárdano de Andrade Lima – IPA) e consulta a especialistas. Posteriormente as amostras foram herborizadas e incorporadas ao acervo do Herbário Professor Vasconcelos Sobrinho – PEUFR.

Análise dos dados

Para avaliar a similaridade entre as espécies encontradas nas duas diferentes áreas de estudo foi aplicado o teste de similaridade de Jaccard. Para observar diferenças na proporção de espécies por síndrome de polinização entre as duas localidades estudadas foi utilizado o teste G. As análises foram feitas usando o software BIOESTAT 5.0 (Ayres *et al.* 2007) e o Microsoft Office Excel.

Resultados

No local de estudo foram registradas 26 espécies de herbáceas floridas, das quais 14 ocorreram na área em estágio sucessional avançado (área 1), 18 ocorreram na área em estágio sucessional recente (área 2) e cinco foram comuns a ambas as áreas (Tabela 1).

Comparando-se as espécies encontradas nas duas áreas observou-se uma baixa similaridade entre elas ($J=0,23$). No entanto a proporção de espécies por síndrome não apresentou diferenças significativas entre as duas áreas observadas ($G=3,27$; $p=0,35$) (Figura 1).

Tabela 1 Lista das espécies vegetais do estrato herbáceo encontradas floridas durante o estudo na área 1 (vegetação em estágio sucessional avançado) e área 2 (vegetação em estágio sucessional recente) na Estação Ecológica de Tapacurá no município de São Lourenço da Mata, PE.

Família	Espécie	Área	Síndrome
Acanthaceae	<i>Ruellia</i> sp.	área 1	Psicofilia
Asteraceae	<i>Centratberum</i> sp.	área 2	Melitofilia
	<i>Vernonia cf. scorpioides</i> (Lam.) Pers.	área 2	Melitofilia
Boraginaceae	<i>Heliotropium angiospermum</i> Murray	área 2	Psicofilia
Caesalpinioideae	<i>Chamaecrista pilosa</i> (L.) Greene	área 1	Melitofilia
Faboideae	<i>Stylosanthes</i> sp.	área 1	Melitofilia
Gentianaceae	<i>Schultesia guianensis</i> (Aubl.) Malme.	área 2	Melitofilia
Iridaceae	<i>Cipura paludosa</i> Aubl.	área 1 e área 2	Melitofilia
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp.	área 2	Sapropfilia
	<i>Marsypianthes chamaedrys</i> (Vahl) Kuntze	área 2	Melitofilia
Lythraceae	<i>Cupbea prunellifolia</i> A.St.-Hil.	área 2	Melitofilia
Malvaceae	<i>Pavonia</i> sp.	área 1	Melitofilia
	<i>Sida rhombifolia</i> L.	área 1/área 2	Melitofilia
Melastomataceae	<i>Clidemia</i> sp.	área 1/área 2	Melitofilia
Mimosoideae	<i>Mimosa sensitiva</i> L.	área 1	Anemofilia
	<i>Mimosa</i> sp.	área 1	Anemofilia
Plantaginaceae	<i>Angelonia</i> sp.	área 2	Melitofilia
Rubiaceae	<i>Richardia grandiflora</i> (Cham. & Schltdl.) Steud.	área 2	Melitofilia
	<i>Spermacoce</i> sp.	área 1	Sapropfilia
Verbenaceae	<i>Lippia alba</i> (Mill.) N.E.Br.	área 1/área 2	Psicofilia
Turneraceae	<i>Turnera ulmifolia</i> L.	área 1/área 2	Melitofilia
	Não Identificada 1	área 2	Melitofilia
	Não Identificada 2	área 2	Melitofilia
	Não Identificada 3	área 2	Melitofilia
	Não Identificada 4	área 1	Melitofilia

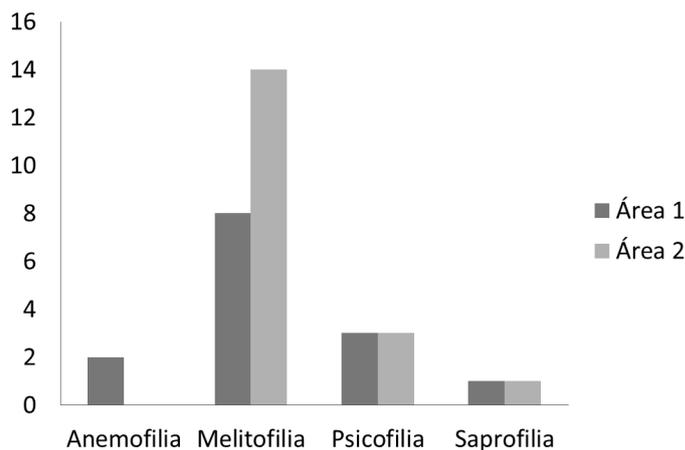


Figura 1 Quantitativo de espécies vegetais por síndrome de polinização em uma área em estado sucessional mais avançado (área 1) e em uma área em estado sucessional recente (área 2) na Estação Ecológica de Tapacurá no município de São Lourenço da Mata, PE

As síndromes encontradas foram melitofilia ($n=18$), psicofilia ($n=4$), sapropfilia ($n=2$) e anemofilia ($n=2$) (Figura 2). A melitofilia foi a síndrome de polinização predominante nas duas áreas estudadas, porém um processo de maior especiação ocorreu na área de sucessão mais avançada (área 1) onde algumas espécies vegetais apresentam anteras poricidas que liberam o pólen através de poros apicais, e guias de nectários importantes para determinados tipos de polinizadores. Outra síndrome encontrada em ambas as áreas foi a de sapropfilia, em contra partida a anemofilia foi encontrada apenas na área de sucessão mais avançada (Figura 1).



Figura 2 Representantes das espécies vegetais do estrato herbáceo da Estação Ecológica de Tapacurá no município de São Lourenço da Mata, PE, e suas respectivas síndromes de polinização. A) *Mimosa* sp.: síndrome de anemofilia; B) *Lantana camara* L.: síndrome de psicofilia; C) *Spermacoce* sp.: síndrome de sapropfilia e D) *Chamaecrista pilosa* (L.) Greene: síndrome de melitofilia. Fotos: Leonardo Barbosa da Silva.

Discussão

A grande quantidade de espécies vegetais com flores visitadas por insetos, nas áreas de estudo, deve-se ao fato de que nos ecossistemas em geral tais animais estão entre os principais agentes bióticos de polinização, seguidos por beija-flores e morcegos (Ehrensfield 1979).

Em relação à melitofilia, que foi a síndrome predominante nas duas áreas, a área em sucessão ecológica mais avançada (área 1) apresentou flores com anteras poricidas, de modo que para a coleta do recurso as abelhas usam sua musculatura torácica para vibrar as anteras e liberar o pólen, processo chamado de polinização por vibração (*buzz pollination*), e apenas algumas espécies de abelhas podem realizar tal processo (Buchmann e Hurley 1978), o que nos leva a constatar uma relação mais específica nesta área uma vez que o recurso está restrito a um grupo de abelhas especializado.

No que diz respeito a polinização pelo o vento, que foi a síndrome encontrada em menor proporção e restrita apenas a área 1, segundo Bawa (1990) relativamente poucas espécies são anemófilas em florestas tropicais e em muitas espécies de plantas pode ocorrer um sistema de polinização misto - ambofilia - incluindo correntes de vento e insetos como vetores obrigatórios de pólen. Em nosso estudo duas espécies vegetais apresentaram características da síndrome de anemofilia, no entanto não foram feitas observações suficientes para constatar se ocorria a presença de insetos visitando as flores das espécies em questão, o que caracterizaria a ambofilia.

Autores como Roth (1987), Killeen *et al.* (1998) entre outros, observaram que o tipo predominante e a frequência de sistema de polinização difere entre áreas com graus de perturbação distintos nas florestas tropicais. De acordo com Roth (1987) fatores ambientais provenientes de diferentes estágios sucessionais como umidade, iluminação e temperatura exercem influência sobre a variedade de espécies vegetais bem como de animais polinizadores e seus respectivos nichos. Para Smith (1973) graus distintos de perturbação na vegetação resultam em mudanças na disponibilidade de recursos alimentares e do microclima, por sua vez a comunidade de animais também é diferenciada, de modo que cada estágio da vegetação tem seus polinizadores e dispersores característicos.

Por tanto áreas em estágios de perturbação mais recentes tendem a apresentar sistemas de polinização mais generalistas, onde a alta variedade de pequenos insetos é responsáveis pela polinização, principalmente pequenas abelhas sociais e moscas (Bawa, 1990). Em nosso estudo, mesmo não havendo grandes diferenças estatísticas em relação à frequência das síndromes nas duas áreas, as interações animal-planta dentro do sistema de polinização como a melitofilia foi mais específica na área em que o processo de sucessão está mais adiantado, indicando uma ligação mais próxima entre o vegetal e seu vetor de polinização, contrastando com a área recentemente perturbada, onde foi encontrado um maior número de espécies vegetais no estrato herbáceo que apresentavam sistemas de polinização mais generalistas.

De acordo com Faegri e Pijl (1979) e Dafni (1982) o conceito de síndromes de polinização é especialmente interessante quando

aplicado às comunidades, e constitui uma importante ferramenta para uma abordagem nesse tipo de estudo. Embora existam evidências para uma ampla generalização dos sistemas de polinização (Roubik 1989, Endress 1994, Waser *et al.* 1996 e Mayfield *et al.* 2001), autores como Momose *et al.* (1998), Dicks *et al.* (2002), Machado & Lopes (2004) apontam que a comunidade de polinizadores converge com as síndromes de polinização, de modo que a abordagem por síndromes e um importante meio para se compreender os mecanismos de diversificação das características vegetais.

De tal forma podemos concluir que a abordagem sobre síndromes de polinização em nível de comunidades se torna uma importante ferramenta para inferir sobre o grau de conservação da área estudada, sendo necessária a produção de novos estudos que revelem mais informações científicas sobre tais evidências.

Agradecimentos

Os autores agradecem ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia da UFRPE, pelo apoio, à Estação Ecológica de Tapacurá da Universidade Federal Rural de Pernambuco pelo suporte que possibilitou o desenvolvimento da pesquisa, ao Laboratório de Taxonomia (LATAX-UFRPE) pelo auxílio nas identificações botânicas e ao Herbário Professor Vasconcelos Sobrinho (PEUFR).

Referências

- APG III (2009). Compiled by Bremer B, Bremer K, Chase MW, Fay MF, Reveal JL, Soltis DE, Soltis PS, Stevens PF. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG III. **Botanical Journal of the Linnean Society** 161:105-121.
- Ayres M, Ayres JRM, Ayres DL, Santos AS (2007) Bioestat 5.0. Belém, PA, Brasil.
- Bawa KS, Bulloch SH, Perry DR, Coville RE, Grayum MH (1985) Reproduction biology of tropical lowland rain forest tree. II. Pollination system. **American Journal of Botany** 72: 346-356.
- Bawa KS (1990) Plant-pollinator interactions in tropical rain forest **Annual Review of Ecology and Systematics** 21: 399-422.
- Buchmann SL, Hurley JP (1978) A biophysical model for buzz pollination in angiosperms. **Journal of Theoretical Biology** 72: 639-657.
- Castellanos MC, Wilson P, Thomson JD (2003) Pollen transfer by hummingbirds and bumblebees, and the divergence of pollination modes in *Penstemon*. **Evolution** 57: 2742-2752.
- CONDEPE (2000) **Base de dados do Estado - Climatologia**: Descrição dos tipos. Recife: Governo do Estado de Pernambuco. Instituto de planejamento de Pernambuco.
- Dafni A (1982). **Pollination ecology**: a practical approach. Oxford, IRL Press.
- Dicks LV, Corbet SA, Pywell RF (2002) Compartmentalization in plant-insect flower visitor webs. **Journal of Animal Ecology** 71: 32-43.
- Ehrensfield JG (1979) Pollination of three species of *Euphorbia* subgenus *chamaesyce*, with special reference to bees. **American Midland Naturalist** 101: 87-98.

- Endress PK (1994) **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 407pp.
- Faegri K, Pijl L (1979) **The principles of pollination ecology**. New York, Pergamon Press.
- Gonçalves EG, Lorenzi H (2007) **Morfologia Vegetal – Organografia e dicionário ilustrado de morfologia das plantas vasculares**. São Paulo, Instituto Plantarum de Estudos da Flora.
- Killeen TJ, Jardim A, Mamani F, Rojas N (1998) Diversity, composition and structure of a tropical semideciduous forest in the Chiquitania region of Santa Cruz, Bolivia. *Journal of Tropical Ecology* 14: 803-827.
- Lorenzi H (2008) **Plantas Daninhas do Brasil – Terrestres, aquáticas, parasitas e tóxicas**. 4 ed. Ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Lyra-Neves RM, Oliveira MAB, Telino - Júnior WR, Santos EM (2007) Comportamentos interespecíficos entre *Callitrichus jacchus* (Linnaeus) (Primates; Callitrichidae) e algumas aves de Mata Atlântica, Pernambuco, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 3: 709-716.
- Machado IC, Lopes AV (2004) Floral traits and pollination systems in the Caatinga, a Brazilian Tropical dry Forest. *Annals of Botany* 94: 365-376
- Mayfield MM, Waser N, Price M (2001) Exploring the most effective pollinator principle with complex flowers: bumblebees and *Ipomopsis aggregata*. *Annals of Botany* 88: 591-596.
- Momose K, Yumoto T, Nagamitsu T, Kato M, Nagamasu H, Sakai S, Harrison RD, Itioka T, Hamid AA, Inoue T (1998) Pollination biology in a lowland Dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia. I. Characteristic of the plant-pollinator community in a lowland Dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85: 477-1501
- Obermüller EA, Nascimento GB, Gava HZ, Ribeiro LF, Silva AG (2008) O contraste entre síndromes de polinização e sistemas efetivos de polinização e suas perspectivas para ecossistemas associados à Mata Atlântica. *Natureza on line* 6: 42-47.
- Proctor M, Yeo P, Lack A (1996) **The natural history of pollination**. London, the Bath Press.
- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE (2001) **Biologia Vegetal**. 6 ed. Rio de Janeiro, Guanabara Koogan.
- Riguete JR, Silva AG (2011) Restrições de acesso à polinização em *Centrosema vexillatum* Benth. (Fabaceae) no Pantanal de Poconé, Mato Grosso, centro-oeste do Brasil. *Natureza on line* 9: 106-108.
- Roth I (1987) **Stratification of a tropical forest as seen in dispersal types**. Dordrecht, Dr W. Junk Publishers.
- Roubick DW (1989) **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge, Cambridge University Press.
- Santos LL, Vieira FJ, Nascimento LGS, Silva ACO, Sousa GM (2010) Técnicas para coleta e processamento de material botânico e suas aplicações na pesquisa etnobotânica. In: Albuquerque UP, Lucena RFP, Cunha LVFC (org.) **Métodos e técnicas na pesquisa etnobiológica e etnoecológica**. Recife, Nuppea, pp. 277-295.
- Silberbauer-Gottsberger I, Gottsberger G (1988) A polinização de plantas do cerrado. *Revista Brasileira de Biologia* 48: 651-663.
- Smith AP (1973) Stratification of temperate and tropical forest. *American Naturalist* 107: 671-683.
- Souza VC, Lorenzi H (2008) **Botânica Sistemática – Guia ilustrado para identificação das famílias de Fanerógamas nativas e exóticas no Brasil, baseado em APG II**. 2ª edição. Ed. Nova Odessa, SP: Instituto Plantarum.
- Torezan – Silingardi HM (2012) Flores e animais: uma introdução à história natural da polinização. In: Del- Claro K, Torezan-Silingardi HM (org) **Ecologia das interações Plantas-Animais** uma abordagem ecológico-evolutiva. Rio de Janeiro, Technical Books Editora, pp 336.
- Veloso HP, Rangel-Filho ALR, Lima JCA (1991) **Classificação da vegetação brasileira, adaptada a um sistema universal**. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística.
- Waller DM (1988) Plant morphology and reproduction. In: Doust JL, Doust LL (org.) **Plant reproductive ecology-patterns and strategies**. New York, Oxford University Press, pp.203-227.
- Waser NM, Chittka L, Price MV, Willians NM, Ollerton J (1996) Generalization in pollination systems, and why it matters. *Ecology* 77: 1043-1060