



**GABRIELLA MELO OLIVEIRA**

**INFLUÊNCIA DE PADRÕES FILOGENÉTICOS E  
VARIAÇÕES SAZONAIS NA MONTAGEM DE UMA REDE  
DE INTERAÇÃO PLANTA-POLINIZADORES**

**LAVRAS-MG  
2023**

**GABRIELLA MELO OLIVEIRA**

**INFLUÊNCIA DE PADRÕES FILOGENÉTICOS E VARIAÇÕES SAZONAIS NA  
MONTAGEM DE UMA REDE DE INTERAÇÃO PLANTA-POLINIZADORES**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens fragmentadas e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria  
Orientador

Dr. Écio Souza Diniz  
Coorientador

**LAVRAS – MG  
2023**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

Oliveira, Gabriella Melo.

Influência de padrões filogenéticos e variações sazonais na montagem de uma rede de interação planta- polinizadores / Gabriella Melo Oliveira. - 2023.

45 p.

Orientador(a): Lucas Del Bianco Faria.

Coorientador(a): Écio Souza Diniz.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Interações plantas- polinizadores. 2. Variações Sazonais. 3. Diversidade e estrutura filogenética. I. Faria, Lucas Del Bianco. II. Diniz, Écio Souza. III. Título.

**GABRIELLA MELO OLIVEIRA**

**INFLUÊNCIA DE PADRÕES FILOGENÉTICOS E VARIAÇÕES SAZONAIS NA  
MONTAGEM DE UMA REDE DE INTERAÇÃO PLANTA-POLINIZADORES**

**INFLUENCE OF PHYLOGENETIC PATTERNS AND SEASONAL VARIATIONS  
ON THE ASSEMBLY OF A PLANT-POLLINATOR INTERACTION NETWORK**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, área de concentração em Ecologia e Conservação de Recursos em Paisagens fragmentadas e Agrossistemas, para obtenção do título de Mestre.

APROVADA em 20 de abril de 2023.  
Dra. Vanessa Leite Rezende, UEMG  
Dr. Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça, UFMG

Prof. Dr. Lucas Del Bianco Faria  
Orientador

Dr. Écio Souza Diniz  
Coorientador

**LAVRAS – MG  
2023**

## AGRADECIMENTOS

Gostaria de agradecer a oportunidade de realizar o mestrado em uma Universidade Pública, ocupar este lugar é um privilégio. Dar início a essa jornada em meio à uma pandemia certamente foi um dos maiores desafios que enfrentei nos últimos anos. Gostaria de agradecer a todos que estiveram comigo diante de todo o medo e das incertezas que passei nesse período, vocês deram um novo significado à presença e companheirismo.

Agradeço à toda minha família pelo amor, confiança e apoio, em especial à minha avó Marta e minha prima Alessandra que são minhas grandes protetoras e minhas inspirações como mulher, tenho muito de vocês em mim. Ao meu maior incentivador nos estudos, meu pai Rônei (em memória). Foi ele quem me levou à escola pela primeira vez e desde então sigo no caminho acadêmico, e por vezes foi pensando nele que tive forças para continuar essa jornada.

Agradeço às minhas amigas Alicia, Ana Carolina, Júlia e Wanda por compartilharem essa experiência comigo. Muito do que sei sobre amor e companheirismo aprendi com vocês. Obrigada por todo acolhimento, pelos cafézinhos, por todas as conversas e companhia diária. Agradeço aos demais amigos que fiz na Ecologia, sem dúvidas os meus dias passaram a ser mais leves na companhia de vocês.

Agradeço à Débora, pelo comprometimento e profissionalismo. Foi através dela que pude enxergar a vida com mais leveza e com a certeza de que era capaz de chegar até aqui.

Um agradecimento especial ao meu orientador Lucas Del Bianco Faria por todo conhecimento compartilhado ao longo desses anos, por toda confiança depositada em meu trabalho e pela disposição em sempre me escutar e me ajudar no que era preciso. Agradeço ao meu coorientador Écio Souza Diniz, que foi de fundamental importância para o desenvolvimento desse trabalho.

Por fim, gostaria de agradecer à Universidade Federal de Lavras e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada pelo ambiente de formação e por todo suporte prestado. O presente trabalho foi realizado com o apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de financiamento 001.

## RESUMO

Poucos estudos nas regiões Neotropicais abordam os aspectos filogenéticos das interações entre plantas e polinizadores aliados a influência das variações sazonais na montagem de comunidades e os seus impactos nas interações diante de um cenário de rápidas mudanças climáticas. O presente estudo propôs avaliar se as relações filogenéticas (diversidade e estrutura) de espécies de plantas influenciam as relações filogenéticas dos seus polinizadores entre as diferentes estações climáticas e períodos de seca e chuva. Os dados foram coletados ao longo de um ano na Reserva Biológica Unilavras – Boqueirão (RBUB)/MG. Calculamos a métrica de diversidade filogenética PD (phylogenetic diversity) e estrutura filogenética MPD (Mean pairwise distance) e MNTD (Mean nearest táxon distance) e suas versões padronizadas ses (standardized size effect) no ambiente R. Construímos modelos de regressão linear (LM) para avaliarmos se as espécies de plantas influenciam a diversidade e estrutura filogenética dos polinizadores e empregamos uma análise de redundância (RDA) para avaliarmos possíveis formações de gradientes climáticos sazonais (clima e estações) em função das métricas filogenéticas. Por fim, também realizamos análise de redundância (RDA) para avaliarmos possíveis formações de gradientes climáticos sazonais em função das métricas filogenéticas. Todas as nossas análises foram executadas no ambiente R. Não encontramos padrões significativos sobre a estrutura e diversidade filogenética das plantas, mas os insetos apresentaram um padrão de agrupamento e menor diversidade filogenética. Observamos um padrão de sobredispersão (sesMNTD) e uma maior diversidade filogenética quando comparamos a influência filogenética das plantas nas métricas dos insetos. Ambos os fatores ambientais influenciam a matriz filogenética dos insetos, mas não influenciam as plantas. As análises de a RDA parcial (RDAP) demonstraram que 14% da variação dos dados filogenéticos para os insetos conseguem ser explicados considerando as estações e 21% se considerarmos o clima (seca e chuva). Já para as plantas apenas 10% consegue ser explicado pelas estações e 4% para o clima (seca e chuva). Por fim, nossos resultados reiteram a importância de se integrar estudos filogenéticos junto aos dados das variações sazonais em busca de uma maior compreensão das influências dessas variações e como elas podem afetar as redes de interação, uma vez que interações entre espécies são determinantes da biodiversidade e do funcionamento dos ecossistemas.

**Palavras-chave:** Coevolução. Filogenia. Montagem de comunidades. Mutualismo. Variações Sazonais

## ABSTRACT

Few studies in the Neotropics address the phylogenetic aspects of interactions between plants and pollinators, combined with the influence of seasonal variations on community assembly and their impacts on interactions in a scenario of rapid climate change. The present study proposed to evaluate whether the phylogenetic relationships (diversity and structure) of plant species influence the phylogenetic relationships of their pollinators between different climatic seasons and periods of drought and rain. Data were collected over a year at the Unilavras Biological Reserve – Boqueirão (RBUB)/MG. We calculate the phylogenetic diversity metric PD (phylogenetic diversity) and phylogenetic structure MPD (Mean pairwise distance) and MNTD (Mean nearest taxon distance) and their standardized ses (standardized size effect) versions in the R environment. to assess whether plant species influence the diversity and phylogenetic structure of pollinators and we used a redundancy analysis (RDA) to assess possible formations of seasonal climate gradients (climate and seasons) as a function of phylogenetic metrics. Finally, we also performed redundancy analysis (RDA) to evaluate possible formations of seasonal climate gradients as a function of phylogenetic metrics. All of our analyzes were performed in the R environment. We did not find significant patterns on plant structure and phylogenetic diversity, but insects showed a clustering pattern and lower phylogenetic diversity. We observed a pattern of overdispersion (sesMNTD) and greater phylogenetic diversity when comparing the phylogenetic influence of plants on insect metrics. Both environmental factors influence the phylogenetic matrix of insects, but do not influence plants. The analysis of the partial RDA (RDAP) showed that 14% of the variation of the phylogenetic data for insects can be explained considering the seasons and 21% if we consider the climate (drought and rain). As for plants, only 10% can be explained by the seasons and 4% by the weather (drought and rain). Finally, our results reiterate the importance of integrating phylogenetic studies with data on seasonal variations in search of a greater understanding of the influences of these variations and how they can affect interaction networks, since interactions between species are determinants of biodiversity and of the functioning of ecosystems.

**Keywords:** Coevolution. Phylogeny. Assembly of communities. Mutualism. seasonal variations

## SUMÁRIO

<b>PRIMEIRA PARTE .....</b>	<b>9</b>
<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>9</b>
<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>12</b>
<b>SEGUNDA PARTE: Artigo para submissão na revista <i>Functional Ecology</i>.....</b>	<b>17</b>
<b>Introdução.....</b>	<b>18</b>
<b>Materiais e métodos.....</b>	<b>21</b>
<b>Área de estudo.....</b>	<b>21</b>
<b>Amostragem de dos dados.....</b>	<b>23</b>
<b>Reconstrução filogenética .....</b>	<b>25</b>
<b>Diversidade e estrutura filogenética.....</b>	<b>27</b>
<b>Análises dos dados.....</b>	<b>29</b>
<b>Resultados.....</b>	<b>30</b>
<b>Discussão .....</b>	<b>34</b>
<b>Conclusão.....</b>	<b>37</b>
<b>Agradecimentos.....</b>	<b>37</b>
<b>Referências.....</b>	<b>38</b>
<b>APÊNDICE .....</b>	<b>46</b>



## **PRIMEIRA PARTE**

### **1. INTRODUÇÃO GERAL**

Por definição, mutualismo é uma interação benéfica recíproca entre pares de espécies, cujos benefícios podem ser quantificados em aptidão ou dinâmica populacional (BEGON; TOWNSEND; HARPER, 2007). Tradicionalmente quando falamos de interações mutualísticas, as interações entre plantas e polinizadores são as mais abordadas (BASCOMPTE et al., 2003). Interações ecológicas variam ao longo de uma escala espaço-temporal e essas variações são importantes para compreendermos aspectos da estrutura e montagem de comunidades, e da dinâmica e manutenção dos ecossistemas (TRØJELSGAARD et al., 2015; ANDRESEN; ARROYORODRÍGUEZ; ESCOBAR, 2018). Interações mutualísticas são amplamente distribuídas ao longo dos ecossistemas e fornecem um sistema modelo para analisarmos os mecanismos ecológicos e evolutivos que estruturam comunidades biológicas (SANTOS et al., 2012; BRONSTEIN 2015; BASCOMPTE & JORDANO, 2007; TYLIANAKIS, 2013).

As interações entre espécies não ocorrem de forma isolada e sofrem a ação de diversos fatores abióticos externos (CASE; TAPER, 2000). Nos últimos anos há um esforço crescente para compreendermos os mecanismos que influenciam a composição das espécies em uma comunidade e suas interações, incluindo nesses estudos os aspectos bióticos, abióticos e evolutivos (WEBB et al., 2002). Fatores bióticos estão relacionados às interações entre espécies, que são de grande importância evolutiva, exercendo potencial de seleção, diversificação e especiação de linhagens (THOMPSON, 1994; CASE; TAPER, 2000; CLASSEN et al., 2020). Fatores abióticos, comumente são relacionados com a formação da paisagem, temperatura, precipitação, radiação solar e regime climático, ambos aspectos físico-químicos do ecossistema (KLEIN et al., 2017; CASE; TAPER, 2000; CLASSEN et al., 2020; PETANIDOU et al., 2018). Os fatores climáticos em especial, interferem em uma série de fatores como a distribuição dos organismos, atributos morfológicos, fisiológicos e comportamentais impactando nos padrões de visitação às plantas, trazendo consequências diretas para as interações, como por exemplo, a alteração na fenologia floral e o período de atuação dos polinizadores em decorrência das mudanças climáticas (CAVENDER-BARES et al., 2009; RICKLEFS, 1987; ROBERTS & HARRISON, 1999; SILVA-PEREIRA & SANTOS, 2006; SILVA & GIMENES 2014). Todos esses aspectos citados implicam nos

padrões de especiação, extinção, dispersão de espécies e montagem de comunidades (LAVOREL; GARNIER, 2002; VIOLLE et al., 2007; RAMÍREZ et al., 2015).

Ao longo dos últimos anos temos enfrentado o que os cientistas chamam de “emergência climática” devido as altas taxas de modificação de áreas naturais e emissão de gases do efeito estufa por atividades antropogênicas. Todas essas mudanças têm aumentado eventos climáticos extremos que possuem efeitos diretos e indiretos no funcionamento dos ecossistemas (AGUIRRE-GUTIÉRREZ et al., 2020). Nos últimos anos temos avançado nos estudos que buscam compreender como esses eventos afetam as interações. O uso de informações filogenéticas e das próprias informações ambientais do local de ocorrência dessas comunidades são ferramentas importantes para compreendermos como as interações mediadas pelos fatores ambientais atuam na montagem de comunidades, ampliando nossa visão de como as interações irão reagir diante desse cenário de mudanças (KATTSOV et al., 2005; MEMMOTT et al., 2007; WEBB, 2000; WEBB et al., 2002; TUCKER et al., 2017).

Estudos que integram abordagens de diversidade e estrutura filogenética, aliadas aos padrões de mudanças sazonais em redes de interação planta-polinizadores ainda são pouco explorados na região Neotropical (RENNER & SCHAEFER 2010). Plantas e insetos coexistem a aproximadamente 350 milhões de anos e essas interações entre angiospermas e polinizadores tiveram um papel importante ao longo da história evolutiva de ambos os grupos (BAKER & HURD 1968; KNOLL 1986). O surgimento de diversos grupos de plantas ocorreu paralelamente ao surgimento de visitantes que exploravam recursos florais, e a diversificação desses grupos são atribuídas em partes, a essas interações (BAKER & HURD, 1968; CREPET, 1983; RAVEN et al., 2001). Grande parte das angiospermas atuais dependem de insetos para a polinização, assim como os visitantes são dependentes dos recursos florais (eg., pólen, resinas, óleos). Várias das características morfológicas que observamos hoje, foram influenciadas pelos processos interativos entre plantas e visitantes, sendo fundamentais para o processo de coevolução e diversificação desses grupos (PANIZZI & PARRA, 2009; RAVEN et al., 2001).

Dentre os grupos de polinizadores os mais notáveis são os insetos da ordem Hymenoptera sendo importantes agentes da conservação dos ambientes naturais devido ao seu potencial de polinização (KLATT et al., 2013; KLEIN et al., 2007). A grande maioria se alimenta exclusivamente de recursos florais, estabelecendo relações estreitas com as angiospermas ao longo da evolução dos grupos (RECH, 2014). Parte da importância desse grupo se dá pela sua diversidade e ampla distribuição ao longo dos ecossistemas. Além disso,

esses organismos possuem diversos hábitos alimentares, adaptações morfológicas, e diversas estratégias reprodutivas e de visitação às plantas (PROCTOR et al., 1996).

A região Neotropical abriga uma alta diversidade de interações mutualísticas entre plantas e polinizadores, porém por muitos anos os estudos sobre essas interações foram baseados em levantamento de espécies (LAROCA et al., 1982; BORTOLI & LAROCA 1990; CARVALHO & BEGO 1997). Recentemente as prioridades vêm mudando e estudos que buscam promover uma visão mais ampla integrando diferentes abordagens para compreender os processos de montagem de comunidades, suas interações e a evolução desses grupos têm ganhado espaço (DEL-CLARO & TOREZAN-SILINGARDI, 2012). Desenvolver estudos de interações em regiões megadiversas é uma tarefa urgente devido o declínio na diversidade de polinizadores que têm consequências negativas para a biodiversidade como um todo, estando intimamente relacionado ao declínio da diversidade de plantas e a perda de serviços ecossistêmicos (BARLOW, 2018; CARREIRA et al., 2020; KEARNS et al., 1998). Além disso, prever os possíveis impactos diante das intensas mudanças climáticas acaba sendo fundamental para as tomadas de decisões futuras. Diante do que foi exposto nosso trabalho busca avaliar a influência das relações filogenéticas (diversidade e estrutura) das espécies de plantas influenciam as relações filogenéticas dos seus polinizadores em diferentes estações e períodos de seca e chuva.

## REFERÊNCIAS

- AGUIRRE-GUTIÉRREZ, J., MALHI, Y., LEWIS, S.L. *et al.* **Long-term droughts may drive drier tropical forests towards increased functional, taxonomic and phylogenetic homogeneity.** *Nat Commun* **11**, 3346 (2020).
- ANDRESEN, E.; ARROYO-RODRÍGUEZ, V.; ESCOBAR, F. **Tropical Biodiversity: The Importance of Biotic Interactions for Its Origin, Maintenance, Function, and Conservation.** In: *Ecological Networks in the Tropics*. Cham: Springer International Publishing. p. 1–13, 2018.
- BAKER, H. G. & P. D. HURD, JR. **Intrafloral ecology.** *Ann. Rev. Entomol.* **13**: 385-414, 1968.
- BARLOW, J., FRANÇA, F., GARDNER, T. A., HICKS, C. C., LENNOX, G. D., BERENQUER, E., CASTELLO, L., ECONOMO, E. P., FERREIRA, J., GUÉNARD, B., GONTIJO LEAL, C., ISAAC, V., LEES, A. C., PARR, C. L., WILSON, S. K., YOUNG, P. J., & GRAHAM, N. A. J. **The future of hyperdiverse tropical ecosystems.** *Nature*, **559**, 517526, 2018.
- BASCOMPTE, J. *et al.* **The nested assembly of plant-animal mutualistic networks.** - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* **100**: 9383–9387, 2003.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P. **Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity.** *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, p. 567-593, 2007.
- BEGON, M.; TOWNSEND, C. R.; HARPER, J. L. **Ecologia: De Indivíduos a Ecossistemas.** Porto Alegre: Artmed, 2007.
- BORTOLI, C. & S. LAROCA. **Estudo biocenótico em Apoidea (Hymenoptera) de uma área restrita em São José dos Pinhais (PR, Sul do Brasil), com notas comparativas.** *Dusenía* **15**: 1112, 1990.
- CARREIRA, D. C., DÁTILLO, W., BRUNO, D. L., PERCEQUILLO, A. R., FERRAZ, K. M. P. M. B., & GALETTI, M. **Small vertebrates are key elements in the frugivory networks of a hyperdiverse tropical forest.** *Scientific Reports*, **10**, 10594, 2020.
- CARVALHO, A. M. C. & L. R. BEGO. **Exploitation of available resources by bee fauna (Apoidea-Hymenoptera) in the Reserva Ecológica do Panga, Uberlândia, state of Minas Gerais, Brazil.** *Revista Brasileira de Entomologia* **41**: 101107, 1997.
- CASE, T. J.; TAPER, M. L. **Interspecific Competition, Environmental Gradients, Gene Flow, and the Coevolution of Species' Borders.** *The American Naturalist*, v. **155**, n. **5**, p. 583–605, 2000.
- CAVENDER-BARES J, KOZAK KH, FINE PVA, KEMBEL SW. **The merging of community ecology and phylogenetic biology.** *Ecol Lett* **12**:693–715, 2009.
- CLASSEN, A. *et al.* **Specialization of plant–pollinator interactions increases with temperature at Mt. Kilimanjaro.** *Ecology and Evolution*, p. 2182–2195, 2020.
- CREPET, W. L. **The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms.** Pp. 31-50. In L. REAL (ed.), *Pollination Biology*. Orlando, Flórida, Academic Press, 1983.

DEL-CLARO, K.; TOREZAN-SILINGARDI, H. M. **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva**. Rio de Janeiro: Technical Books Editora, 2012.

ELBERLING, H., AND J. M. OLESEN. **The structure of a highlatitude plant–pollinator system: the dominance of flies**. *Ecography* 22:314–323, 1999.

FREITAS, L. **Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology?** *Brazilian Journal of Botany* 36: 3-8, 2013.

KATTSOV, V., ET AL. **Future changes of climate: Modelling and scenarios for the Arctic region, in Arctic Climate Impact Assessment**, pp. 99– 150, Cambridge Univ. Press, New York, 2005.

KLATT BK, BUMEISTER C, WESTPHAL C, TSCHARNTKE T, VONFRAGSTEIN M. **Flower volatiles, crop varieties and bee responses**. *PLoS ONE* 8, e72724, 2013.

KLEIN A-M, VAISSIERE BE, CANE JH, STEFFAN-DEWENTERI, CUNNINGHAM SA, KREMEN C, TSCHARNTKE T. **Importance of pollinators in changing landscapes for world crops**. *Proc. R. Soc. B* 274, 303–313, 2007.

KNOLL, A.H. **Patterns of change in plant communities through geological time**. In: Diamond J. & T. J. Case (eds). *Community Ecology*, pp. 126-141. New York, Harper & How, 1986.

LAROCA, S. J. R. CURE & C. BORTOLI. **A associação das abelhas silvestres (Hymenoptera, Apoidea) de uma área restrita no interior da cidade de Curitiba (Brasil): uma abordagem biocenótica**. *Dusenía* 13: 93117, 1982.

LAVOREL, S., & GARNIER, E. **Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail**. 16: 545–556, 2002.

MEMMOTT, J., CRAZE, P. G., WASER, N. M., & PRICE, M. V. **Global warming and the disruption of plant pollinator interactions**. *Ecology Letters*, 10(8), 710–717, 2007.

PANIZZI, A. R.; PARRA, J. R. P. (Ed.). **Bioecologia e nutrição de insetos : base para o manejo integrado de pragas**. Brasília, DF : Embrapa Informação Tecnológica; Londrina : Embrapa Soja. 1164 p, 2009.

PETANIDOU, T. et al. **Climate drives plant-pollinator interactions even along small-scale climate gradients: the case of the Aegean**. *Plant Biology*, v. 20, p. 176–183, jan. 2018.

PROCTOR M. YEO P. & LACK A. **The natural history of pollination**. Timber Press, Portland, 479 p, 1996.

RAMÍREZ, S. R., HERNÁNDEZ, C., LINK, A., & LÓPEZ-URIBE, M. M. **Seasonal cycles, phylogenetic assembly, and functional diversity of orchid bee communities**. *Ecology and Evolution*, 5, 1896– 1907, 2015.

RAVEN, P. H.; R. F. EVERT & S. E. EICHHORN. **Biologia Vegetal**, 6ª ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan 906 pp, 2001.

RECH, A.R., AGOSTINI, K., OLIVEIRA, P.E., & MACHADO, I.C. **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro, Projeto Cultural. 532 p, 2014.

- RENNER, S.S., SCHAEFER, H. & KOCYAN, A. **Phylogenetics of Cucumis: Cucumber (*C. sativus*) belongs in an Asian/Australian clade far from melon (*C. melo*)**. *BMC Evol. Biol.* 7: 58. doi:10.1186/1471-2148-7-58, 2007.
- RICKLEFS, R. E. **Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes**. *Science*, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.
- ROBERTS, S. P., & HARRISON, J. F. **Mechanisms of thermal stability during flight in the honeybee *Apis mellifera***. *Journal of Experimental Biology*, 202(11), 1523-1533, 1999.
- SANTOS GMM, CARVALHO CAL, AGUIAR CML, MACÊDO LSSR, MELLO MAR. **Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest**. *Apidologie* 44:1–11, 2012.
- SILVA, W. P., & GIMENES, M. **Pattern of the daily flight activity of *Nannotrigona testaceicornis* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in the Brazilian semiarid region**. *Sociobiology*, 61(4), 547-553, 2014.
- SILVA-PEREIRA, V. D., & SANTOS, G. M. **Diversity in bee (Hymenoptera: Apoidea) and social wasp (Hymenoptera: Vespidae, Polistinae) community in "campos rupestres", Bahia, Brazil**. *Neotropical Entomology*, 35(2), 165-174, 2006.
- THOMPSON, J.N. **The Coevolutionary Process**. University of Chicago Press, Chicago. p. 3, 1994.
- TRØJELSGAARD, K. et al. **Geographical variation in mutualistic networks: similarity, turnover and partner fidelity**. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, v. 282, n. 1802, p. 20142925, 7, 2012.
- TUCKER, C. M., et al. **A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology**. *Biological Reviews*, v. 92, p. 698–715, 2017.
- TYLIANAKIS, J. M. et al. **The global plight of pollinators**. *Science*, 339(6127): 1532-1533, 2013.
- VIOLLE, C., NAVAS, M.L., VILE, D., KAZAKOU, E., FORTUNEL, C., HUMMEL, I., & GARNIER, E. **Let the concept of trait be functional!** *Oikos* 116: 882–892, 2007.
- WEBB, C.O. **Exploring the phylogenetic structure of ecological**, 2000.
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. **Phylogenies and community ecology**. *Annual Review of Ecology and Systematics*. vol. 33, 475– 505, 2002.

**SEGUNDA PARTE: Artigo para submissão na revista *Functional Ecology***

**(<https://besjournals.onlinelibrary.wiley.com/journal/13652435>)**

**Influência de padrões filogenéticos e variações sazonais na montagem de uma rede de interação planta-polinizadores**

Gabriella Melo Oliveira<sup>1</sup>; Écio Souza Diniz<sup>2</sup>; Lucas Del Bianco Faria<sup>3</sup>

Correspondência: gabriellamg97@hotmail.com

1 Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG,

2 Departamento de Engenharia Florestal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG,

3 Programa de Pós-Graduação em Ecologia Aplicada, Departamento de Ecologia e Conservação, Instituto de Ciências Naturais, Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG,

Brasil, CEP 37200-900

## **RESUMO**

1. Um exemplo clássico de mutualismo são as interações entre plantas e polinizadores. No entanto, poucos estudos na Região Neotropical buscam aliar estudos filogenéticos junto aos dados de variações ambientais para melhor compreender a influência dessas variações sazonais na montagem de comunidades e seus impactos nas interações.

2. Avaliamos se as relações filogenéticas (diversidade e estrutura) de espécies de plantas influenciam as relações filogenéticas dos seus polinizadores entre as diferentes estações climáticas e períodos de seca e chuva.

3. Observamos padrões significativos sobre a estrutura e diversidade filogenética das plantas, mas os insetos apresentaram um padrão de agrupamento e menor diversidade filogenética. Também foi observado um padrão de sobredispersão (sesMNTD) e uma maior diversidade filogenética quando compararmos a influência filogenética das plantas nas métricas dos insetos. Ambos os fatores ambientais influenciam a matriz filogenética dos insetos, mas não

influenciam as plantas. As análises de a RDA parcial (RDAP) mostraram que 14% da variação dos dados filogenéticos para os insetos conseguem ser explicados considerando as estações e 21% se considerarmos o clima (seca e chuva). Já para as plantas apenas 10% consegue ser explicado pelas estações e 4% para o clima (seca e chuva).

4. Por fim, há uma urgência em se compreender como as variações sazonais podem influenciar as interações e quais serão os impactos futuros. Aliar estudos filogenéticos à essa perspectiva é mais uma ferramenta que pode nos ajudar na conservação de ambientes megadiversos.

**Palavras-chave:** Coevolução. Filogenia. Montagem de comunidades. Mutualismo. Variações Sazonais

## INTRODUÇÃO

Compreender os processos ecológicos e evolutivos que moldam a estrutura de comunidades biológicas atuais é um dos principais objetivos da ecologia (LAVERGNE et al., 2010; SCHOENER 2011). Nessas comunidades, espécies se conectam umas às outras por meio de redes de interação, as quais concomitantemente com fatores abióticos atuantes em múltiplas escalas espaço-temporais estruturam o funcionamento dos ecossistemas (JORDANO 1987, BASCOMPTE et al. 2003; CARADONNA; WASER, 2020). Dentre os diversos tipos de interações, as redes mutualísticas são caracterizadas por interações positivas desempenhando importantes funções que envolvem um aumento na aptidão (e.g., crescimento, reprodução e longevidade) das espécies envolvidas, como por exemplo, relações planta-polinizadores (BRONSTEIN, 1994). Assim, no contexto de suas funções desempenhadas as redes mutualísticas apresentam ampla distribuição ao longo dos diferentes ecossistemas e são fundamentais na organização e manutenção da biodiversidade, influenciando nos processos ecológicos e evolutivos (e.g., dispersão, competição, coevolução de traços funcionais) das comunidades (BASCOMPTE & JORDANO, 2007; TYLIANAKIS, 2013).

A estruturação das interações em redes mutualísticas são o resultado de uma série de eventos compartilhados pelas espécies envolvidas, tais como o ciclo de vida interdependente (e.g., fenologia das plantas e períodos de atuação de polinizadores) e fatores ambientais comuns às espécies em seu local de ocorrência (CAVENDER-BARES et al., 2009; RICKLEFS, 1987). Os fatores bióticos estão relacionados com as interações entre as espécies, como por exemplo,



relações positivas como o mutualismo e a facilitação mutualística. Já os fatores abióticos refletem na estrutura e formação do ambiente como a heterogeneidade de habitats que varia em diferentes escalas espaciais influenciando outros fatores como a temperatura, precipitação e o regime climático (CASE; TAPER, 2000; CLASSEN et al., 2020; PETANIDOU et al., 2008). Fatores climáticos estão correlacionados com padrões de diversidade e distribuição dos organismos uma vez que essas variáveis afetam atributos como características morfológicas, fisiológicas, comportamentais e reprodutivas que estão atreladas a como os organismos respondem a diferentes condições climáticas e implicam diretamente nos padrões de especiação, extinção e dispersão e montagem de comunidades (LAVOREL; GARNIER, 2002; VIOLLE et al., 2011; RAMÍREZ et al., 2015). Na busca de um maior e mais claro entendimento sobre como essas interações entre espécies mediadas por fatores ambientais atuam na montagem de comunidades, pesquisadores têm devotado nas últimas décadas esforços crescentes na combinação de informações filogenéticas das espécies, representando suas histórias evolutivas compartilhadas, com informações do ambiente local das comunidades em que ocorrem (WEBB, 2000; WEBB et al., 2002; TUCKER et al., 2017).

Dentre os fundamentos principais da estrutura e diversidade filogenética de comunidades, assume-se que espécies filogeneticamente mais próximas compartilham maior similaridade em características ecológicas (e.g., nichos) e traços funcionais (WEBB et al., 2000; SCHWINNING & KELLY, 2013). Nesse contexto, podemos inferir, sob a pressuposição de conservação evolutiva de nichos, que filtros ambientais podem selecionar espécies próximas filogeneticamente e com adaptações funcionais similares, resultando em comunidade mais agrupadas e com reduzida diversidade filogenética (WEBB et al., 2002; HARDY & JOST, 2008). Contudo, a proximidade filogenética aliada à similaridade ecológica e funcional pode ser limitante e levar as espécies a interações que eventualmente resultam em exclusões competitivas, estruturando assim comunidade filogeneticamente sobredispersas, ou seja, predominantemente compostas por parentes distantes (CAVENDER-BARES et al. 2004; VIOLLE et al., 2011). Todavia, a sobredispersão filogenética também pode ser um produto de interações mutualísticas benéficas como a facilitação (VALIENTE-BANUET; VERDÚ, 2007; CAVENDER-BARES et al., 2009).

A filogenia de comunidades é um pano de fundo importante e uma ferramenta útil para auxiliar a responder questões importantes nos estudos de interações mutualísticas sob a óptica da coevolução das espécies envolvidas, visto que isso influencia nas suas distribuições nas comunidades locais (pool de espécies) (HEMBRY & ALTHOFF, 2016). Poucos trabalhos nas

regiões Neotropicais trazem abordagens filogenéticas juntamente com perspectivas sobre as interações mutualísticas entre plantas e seus polinizadores e a coevolução desses grupos. A rápida diversificação da história evolutiva das angiospermas e certas características florais que observamos tem sido atribuída, em partes, a relação mutualística entre plantas e seus visitantes florais (RAVEN et al., 2001; CREPET W. L. 2008). Essas interações são resultadas de uma longa relação de coevolução (HU et al., 2008; GAVINI et al., 2021), havendo indícios de que a diversidade das abelhas tenha ocorrido com a irradiação das angiospermas (BAKER & HURD, 1968; CREPET, 1983; RAVEN et al., 2001).

Os insetos da ordem Hymenoptera são importantes representantes do grupo de polinizadores e são considerados os invertebrados mais diversos que visitam flores na região Neotropical (OLLERTON, 2017), sendo considerados visitantes florais obrigatórios devido a utilização quase que exclusiva dos recursos florais, estabelecendo relações estreitas com as angiospermas ao longo da evolução de ambos os grupos (RECH et al., 2014; MICHENER, 2007; WASER E OLLERTON, 2006; HEITHAUS, 1979). Esses insetos são eficientes polinizadores e agentes da seleção natural devido suas especializações de hábitos alimentares (eg., néctar, pólen) e de forrageio, como por exemplo, espécies que buscam recurso em diversas plantas e outras que obtém pólen apenas de espécies de famílias e gêneros botânicos relacionados filogeneticamente, que possuem traços morfológicos similares (OLESEN et al., 2007). Além disso, esses insetos possuem adaptações às complexas estruturas florais (eg., órgãos reprodutores, estigmas, coloração) e estratégias de reprodução (RECH et al., 2014). Diversos táxons de plantas dependem desses polinizadores para sua reprodução (VAMOSI et al., 2006), mas nos últimos anos houve um declínio nas populações de Hymenoptera sendo atribuídos principalmente as rápidas mudanças climáticas, que apesar de afetarem os ecossistemas globais como um todo apresentam efeitos mais severos nas regiões Neotropicais (IPCC, 2014) Ainda não compreendemos como essas mudanças afetam as interações entre as plantas e seus polinizadores a longo prazo e as consequências sobre as comunidades.

Por muito tempo, os estudos nas regiões Neotropicais foram focados em inventários das espécies de visitantes florais e plantas visitadas, sendo discutidas as interações e padrões ecológicos baseadas em abordagens subjetivas, estudos descritivos que não buscavam as causas e consequências da composição das comunidades e de suas interações (MAGUIRE, 1991; PINHEIRO MACHADO et al., 2002). Nos últimos anos esse cenário vem mudando e a inclusão de abordagens filogenéticas vem sendo utilizadas juntamente com abordagens tradicionais para melhor compreender os processos ecológicos, históricos e evolutivos que estruturam as

comunidades biológicas e as forças atuantes nessas dinâmicas. O conhecimento sobre correlações filogenéticas entre espécies de plantas e seus polinizadores ainda são limitados, assim como as informações sobre como essas interações respondem a condições bióticas e ambientais diante do cenário de mudanças climáticas. Essas limitações dificultam a compreensão de como redes mutualísticas estão estruturadas em uma perspectiva filogenética, quais as possíveis perdas da biodiversidade e de possíveis serviços ecossistêmicos (KLEIN et al., 2007; BROWN & PAXTON, 2009). Portanto, esse estudo propôs avaliar se as relações filogenéticas (diversidade e estrutura) de espécies de plantas influenciam as relações filogenéticas dos seus polinizadores entre as diferentes estações e períodos de seca e chuva.

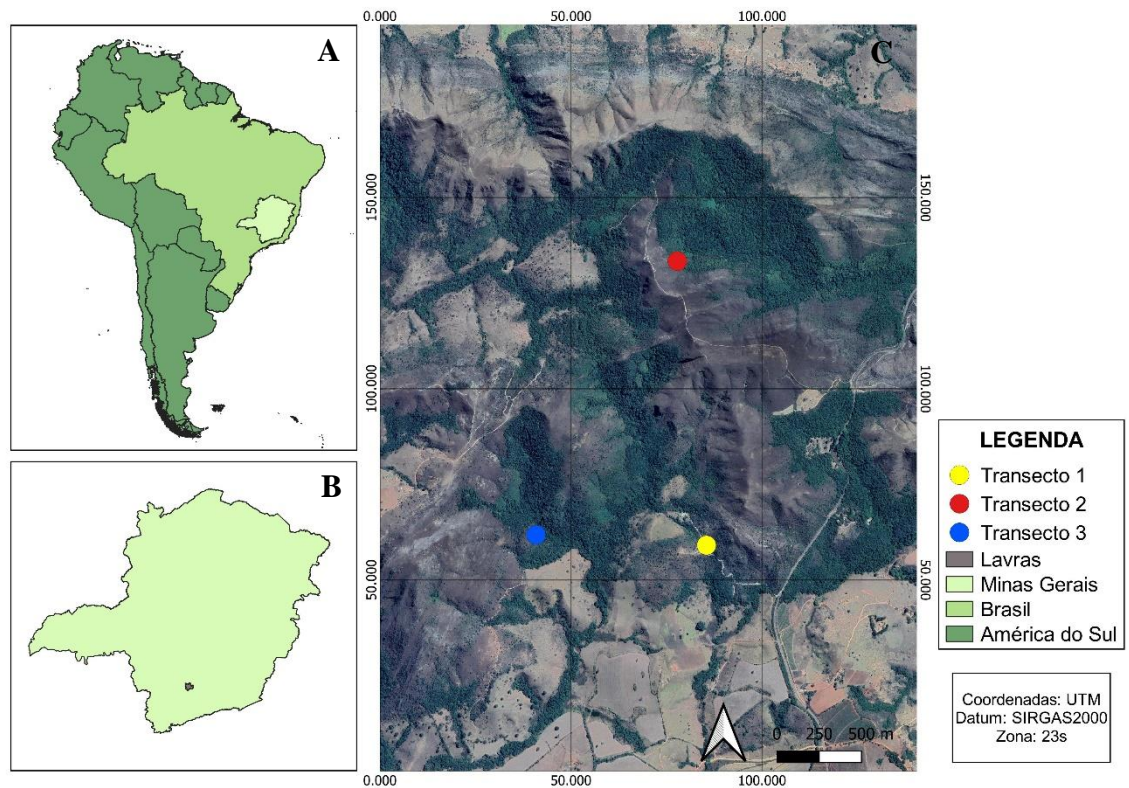
## MATERIAIS E MÉTODOS

### Área de estudo

O estudo foi realizado na Reserva Biológica Unilavras – Boqueirão (RBUB), localizada na região sul do estado de Minas Gerais (21°20'47" S, 44°59'27" W), Brasil (Figura 1) (DINIZ et al., 2021; DA SILVA ET AL., 2022). A reserva abrange cerca de 159 ha, com altitude variando entre 1100 e 1250 metros, o clima da região segundo a classificação proposta por Köppen é do tipo Cwb (mesotérmico com verões e invernos amenos e chuvosos) (PIRES; POMPEU; SOUZA-SILVA, 2012; DINIZ et al. 2010). A temperatura média anual registrada para essa região é de 20,4°C, podendo variar entre 17, 1°C no mês de julho (inverno) e 22,8°C em fevereiro (verão). A precipitação média anual é de 1517 mm, tendo sua maior incidência entre os meses de novembro a fevereiro, sendo concentradas ao final da primavera e ao longo de parte do verão (DANTAS et al., 2007). A caracterização do período de seca tem início no mês de maio e se estende até setembro, coincidindo com boa parte dos meses de inverno, com precipitações variando de 10 mm a 30 mm para essa região. Já o período de chuvoso tem início em outubro se estendendo até abril, abrangendo boa parte do verão (PIRES; POMPEU; SOUZA-SILVA, 2012)

A vegetação da RBUB apresenta majoritariamente fitofisionomias características do Cerrado *stricto sensu*, além de outras fitofisionomias como campos rupestres, fragmentos de matas de galeria, florestas semidecíduais e áreas de pastagem (DINIZ et al., 2010; SOUZA et al., 2020). Dentre as diferentes fisionomias predominantes encontradas nessa área, estudos demonstram uma maior diversidade de insetos da ordem Hymenoptera nidificando em áreas de cerrado *stricto sensu* (PIRES et al., 2012). Devido à proximidade da reserva com complexo montanhoso da serra da Bocaína, boa parte da área encontra-se preservada detendo fisionomias

de floresta de galeria e mata ciliar que juntas também apresentam altas diversidades de insetos, potenciais polinizadores desse estudo.



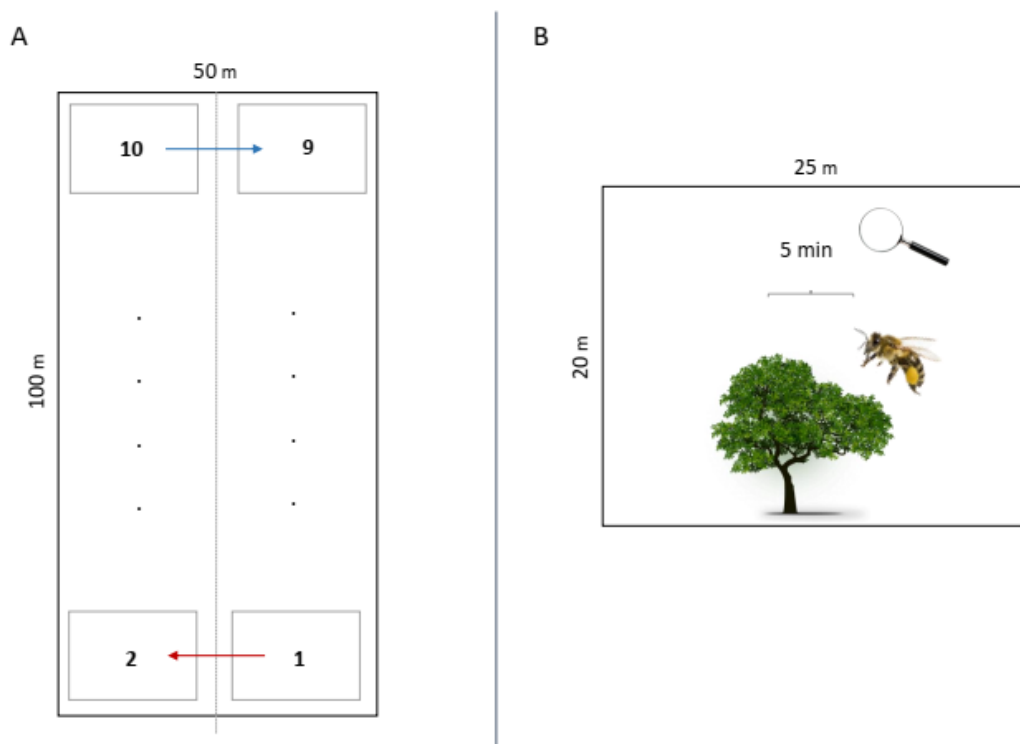
**Figura1** - Localização da área de estudo. A- Mapa da América do Sul com ênfase no Brasil. B- Mapa de Minas Gerais com ênfase na cidade de Lavras. C- Mapa da área onde foram realizados o estudo e a localização dos três transectos.

### Amostragem dos dados

A amostragem dos dados no presente estudos segue a metodologia utilizada por Pires et al., (2022). Os dados sobre as interações das espécies de plantas e polinizadores foram coletados de forma quinzenal de julho de 2015 a julho de 2016 na fitofisionomia de Cerrado *stricto sensu* e fragmento florestais. Apenas plantas floridas foram observadas no estudo, que em sua maioria eram de porte arbustivo, subarbustivo e herbáceo. A amostragem sobre diferentes estações teve como base o calendário de estações meteorológico para a região sudeste do Brasil, onde o clima se caracteriza como tropical sazonal. O uso de transectos lineares é um método utilizado para estimar populações (BURNHAM et al., 1980). O princípio desse método consiste em um observador conduzir a amostragem ao longo de uma série de linhas ou trilhas anteriormente selecionadas a procura do grupo de interesse. Os transectos devem preferencialmente cobrir a maior diversidade de habitats possíveis, evitando, se possível, áreas que possuem intensa

atividade antrópica (CULLEN JR; RUDRAN, 2003). Sendo assim, nossa amostragem foi executada ao longo de três transectos (T) de  $200 \times 50$  m: T1 ( $21^\circ 20'53''$  S /  $44^\circ 59'23''$  W), T2 ( $21^\circ 21'01''$  S /  $44^\circ 59'29''$  W) e T3 ( $21^\circ 20'51''$  S /  $44^\circ 59'58''$  W).

Cada um dos três transectos (T1-T3) foram divididos em 10 parcelas de  $20 \times 25$  m, numeradas de 1 a 10. Para conduzir a amostragem e coletar os dados, uma das parcelas alocadas no início ou ao final do transecto (ex: 1-2, 9-10) era escolhida de forma aleatória (Figura 2). Caso a parcela 1 fosse selecionada, a amostragem se daria em ordem crescente de 1 a 10, caso a parcela 10 fosse escolhida o inverso seria feito, em ordem decrescente de 10 a 1 (Figura 2). O método utilizado para a amostragem permitiu que todas as parcelas fossem visitadas em diferentes períodos. A coleta dos insetos seguiu as amostragens quinzenais sendo realizadas duas vezes ao dia no período de 07:30 às 16:30, uma pela manhã e outra pela tarde, seguindo o horário padrão de início entre 06:30 ou 7:00 horas e termino antes de anoitecer por volta das 18:00 horas (PERES et al., 1999). Dentro de cada transecto, o coletor se movia de acordo com a parcela pré-selecionada. Para cada indivíduo com flor o tempo de permanência pelo coletor foi de 5 minutos, capturando com o auxílio de uma rede entomológica apenas os insetos que faziam contato direto com as estruturas reprodutivas da flor (estames) (SOUZA et al., 2018; STEWART E WAITAYACHART 2020; MIELE et al., 2020). Os insetos coletados foram transportados em tubos falcon em solução de álcool 70.



**Figura 2-** Esquema da amostragem dos dados. A- Representação das parcelas dentro do transecto. Setas azuis representam o sorteio das parcelas 1 ou 2, setas vermelhas representam o sorteio das parcelas 9 ou 10. B- Parcela onde os dados foram coletados e esquema de como foi feita a observação e coleta dos polinizadores.

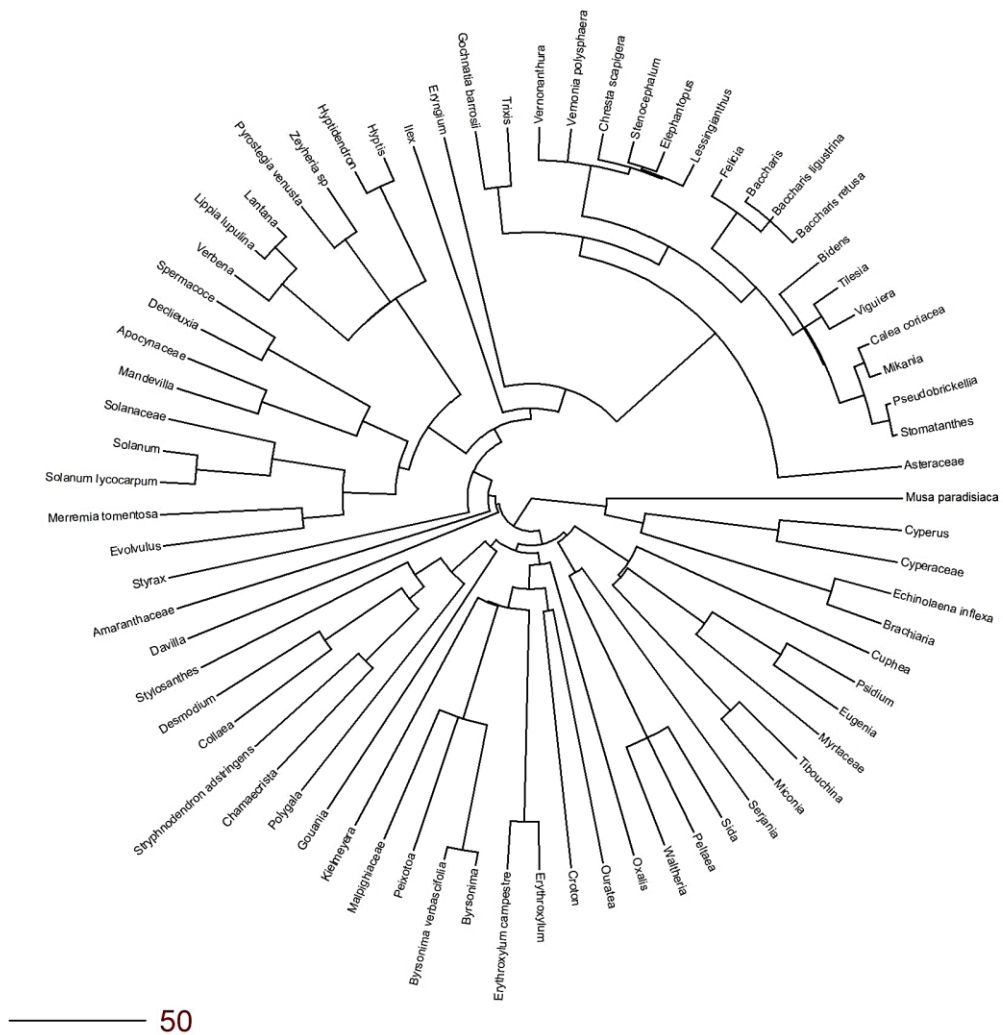
Todos os insetos coletados estão depositados na Coleção Entomológica da Universidade Federal de Lavras (CEUFLA). Para que o material florístico pudesse ser identificado, partes vegetativas e reprodutivas (flores) das plantas foram coletadas. Este material se encontra depositado no Herbário da mesma instituição (ESAL – UFLA). A identificação de insetos e plantas foi realizada por meio de consultas as chaves especializadas e literatura específica, além de contar com a ajuda de especialistas.

Para o presente estudos verificamos a grafia correta para as espécies vegetais através do serviço online TNRS (Taxonomic Name Resolution Service; <https://tnrs.biendata.org/>), usando como bases de verificação nas bases de dados como World Flora Online ([www.worldfloraonline.org](http://www.worldfloraonline.org)) e Tropicos (<https://www.tropicos.org/>). As classificações taxonômicas das plantas ao nível de família e gênero foram baseadas na revisão mais atual do Angiosperm Phylogeny Group (APG IV). Para os polinizadores a verificação da grafia e sinônimas das espécies de insetos foi feita com base nas informações de classificações filogenéticas contidas na base de dados Open Tree of Life ([tree.opentreeoflife.org](http://tree.opentreeoflife.org)).

### **Reconstrução filogenética**

Nós reconstruímos a filogenia para nossas espécies de plantas (Figura 3) através da inserção da nossa lista de espécies na mega-árvore GBOTB.extended (JIN e QIAN 2019). Para isso, nós utilizamos a função “phylo.maker” contida no algoritmo do pacote V.PhyloMaker executável no ambiente de programação R (JIN e QIAN 2019). Então, nós extraímos os dados de calibração da idade evolutiva das espécies usando a função build.nodes.1, que extrai as informações de raiz e nó basal aos no níveis de gênero ou família, levando em consideração suas relações monofiléticas na mega-árvore GBOTB.extended. Os dados filogenéticos da mencionada mega-árvore são derivados de robustas informações oriundas de DNA de registros fósseis e filogenias diversas contidas nas bases de dados GenBank e Open Tree of Life, sendo assim uma combinação expandida com correções e atualizações somadas as informações para plantas com sementes (SMITH E BROWN, 2018) e o clado na filogenia de Zanne et al. (2014) para pteridófitas. Essa extração foi feita utilizando a hipótese filogenética baseada no cenário

3, que liga cada espécie a um gênero considerando a distância filogenética entre o nó raiz da família e o nó basal até o ponto médio do ramo da família, o que auxilia na reconstrução de filogenias com maior resolução e menor nível de politomias (QIAN e JIN 2016).



**Figura 3** - Filogenia das espécies vegetais amostradas na Reserva Biológica Unilavras – Boqueirão, Minas Gerais, Brasil.

Nós reconstruímos a filogenia para as espécies de polinizadores (espécies de insetos Hymenoptera) (Figura 4) no ambiente R combinando os seus nomes com informações filogenéticas derivadas da base de dados do ‘Open Tree of Life’ usando a função “tnrs\_match\_names” do pacote rotl (MICHONNEAU et al. 2016). Então, nós extraímos a







Avaliamos as métricas de estrutura e diversidade filogenética para 73 espécies de plantas (Apêndice B) e 69 espécies de insetos pertencentes a ordem Hymenoptera (Apêndice A). Os percentuais de resolução para as árvores filogenéticas calibradas reconstruídas (ver seção 2.3 Reconstrução filogenética para detalhes) para as plantas foi de 94% e para os insetos de 71% dos ramos das árvores geradas bem resolvidas. A partir dessas filogenias calibradas para plantas e insetos, nós calculamos no ambiente R as métricas de diversidade filogenética PD (phylogenetic diversity) observada e sua versão padronizada (sesPD – standardized size effect) usando a função “sespd” do pacote picante (KEMBEL et al. 2010). O PD representa a soma dos comprimentos dos ramos da árvore filogenética relativa a grupos de espécies em uma unidade amostral ou comunidade, e quanto maior seu valor, maior a diversidade filogenética (FAITH, 1992). O PD é naturalmente correlacionado com a riqueza de espécies, então, também é calculado o sesPD, que compara os valores observados de PD com os valores randomizados de comunidades aleatórias geradas por modelos nulos (SWENSON, 2014). Então, valores positivos significativos ( $<0.05$ ) de sesPD indicam maior diversidade filogenética na amostra do que o esperado ao acaso, enquanto valores negativos significativos indicam menor diversidade na amostra ou comunidade que o esperado ao acaso (SWENSON, 2014). Nós calculamos o sesPD utilizando modelo nulo “phylogeny.pool”, sem restrição (unconstrained) com 10.000 randomizações (KEMBEL & HUBBELL, 2006). Esse modelo nulo seleciona aleatoriamente as espécies de todo o pool (metacomunidade – toda árvore filogenética) com igual probabilidade de serem incluídas nas comunidades randomizadas (KEMBEL et al. 2010). Assim, o uso desse modelo nulo permite inferências estatisticamente mais robustas acerca dos padrões filogenéticos de diversidade e estrutura das comunidades biológicas estudadas, permitindo consequentemente inferências mais sólidas acerca dos fatores modeladores da dessas comunidades (SWENSON, 2014). Nós calculamos o PD e sesPD considerando quinzenas como unidades amostrais e também atribuindo essas quinzenas a representações de estações climáticas (seca e chuva).

A estrutura filogenética das comunidades de plantas e insetos amostradas nas mesmas unidades amostrais (quinzenas) foi avaliada calculando as métricas MPD (Mean pairwise distance) e MNTD (Mean nearest taxon distance). O MPD representa as distâncias médias aos pares entre todas as espécies co-ocorrentes nas unidades amostrais, enquanto o MNTD as distâncias médias entre os táxons mais próximos co-ocorrentes nas mesmas unidades (WEBB 2000; WEBB et al. 2002). Quanto maior os valores de MPD e MNTD, maior o distanciamento (sobredispersão) evolutivo entre os táxons (WEBB 2000). O MPD e MNTD são métricas

complementares, visto que o primeiro fornece informações de informações de estrutura filogenética (agrupamento ou sobredispersão), considerando a árvore filogenética como um todo (de clados e nós mais basais aos mais rasos e recentes), e o segundo é mais sensível para extrair informações de clados mais recentes na história evolutiva (WEBB et al. 2002). Para calcular ambos os valores observados e o ses (Standardized size effect) do MPD e MNTD nós utilizamos, respectivamente, as funções “sesmpd” e “sesmntd” do pacote picante e o modelo nulo “phylogeny.pool” com 10.000 randomizações (KEMBEL et al. 2010). Os valores positivos significativos de sesMPD e sesMNTD indicam uma amostra ou comunidade estruturada sob predominante sobredispersão filogenética, enquanto valores negativos indicam predominante agrupamento filogenético.

### **Análise de dados**

Para testar a significância de possíveis padrões filogenéticos para plantas e insetos demonstrados pelas métricas de diversidade e estrutura filogenética (PD, MPD, MNTD), nós testamos a significância das médias (positivas ou negativas) dos seus valores Ses (standardized effect size). Para isso, primeiro testamos a normalidade dos dados através do teste de Shapiro-Wilk, e para valores Ses com distribuição normal testamos a significância com teste T- Uma amostra e para não normais com teste Wilcoxon – Uma amostra. Para avaliar se as espécies de plantas influenciam a diversidade e estrutura filogenética dos polinizadores foram construídos e testados modelos de regressão linear (LM). As métricas de diversidade (observado e ses-PD) e estrutura (observados e ses do MPD e MNTD) das espécies de plantas foram usados como variáveis explicativas das relações filogenéticas entre os polinizadores, expressas pelas mesmas métricas. Os modelos lineares foram executados usando a função lm do pacote stats nativo do R. Para cada modelo LM executado, utilizamos a função “anova” do pacote stats para a calcular a significância geral das relações entre as métricas filogenéticas contidas nos modelos.

Para avaliar de forma direta possíveis formações de gradientes climáticos sazonais (clima e estações do ano) em função das métricas filogenéticas, nós empregamos uma análise de redundância (RDA) para a matriz de dados das plantas e dos polinizadores. A RDA consiste numa vertente multivariada de uma regressão linear múltipla, que permite entender de forma direta as influências de fatores explicativos na formação desses gradientes no espaço multidimensional, ampliando assim informações não captadas por análises bi-dimensionais como, por exemplo, regressões LM típicas (TER-BRAAK; SMILAUER, 2002; BORCARD et al., 2011). Nesta análise, utilizou-se como variáveis na matriz explicativa a estação (primavera, verão, outono, inverno) e o clima (seca e chuva), e as métricas filogenéticas (baseadas no PD,

MPD, MNTD) como matriz dependente. Executamos uma ANOVA Terms para analisar a importância das restrições (variáveis explicativas). Essa análise consiste na realização de um teste de significância separado para cada termo marginal da matriz explicativa, sendo conhecidos como efeitos do tipo III (BORCARD et al., 2011). Da variação total existente na matriz dos dados das métricas filogenéticas, aproximadamente 24% foi explicado pelas variáveis ambientais para os insetos e 13% para as plantas.

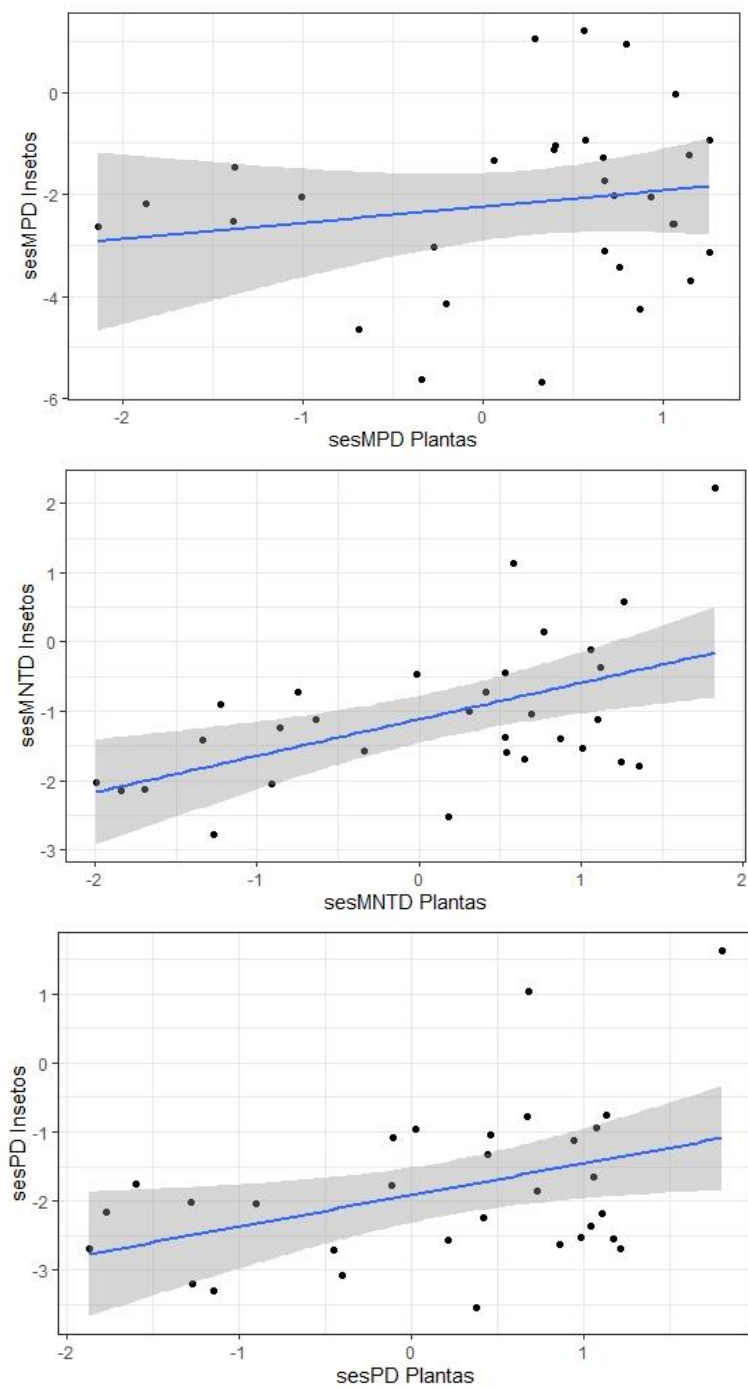
Por fim, também foi realizado uma RDA parcial (RDAP) para identificarmos a contribuição individual de cada variável (clima e estações) da matriz explicativa para a explicação das métricas filogenéticas. Para executar modelos RDA global (com matriz explicativa incluindo ambos clima e estação) e RDA parciais nós utilizamos a função `rda` do pacote “vegan” (OKSANEN et al., 2011), assim como a função `anova.cca` do mesmo pacote para calcular as significâncias dos termos nesses modelos. Também utilizamos o pacote “tidyverse” para a exploração e manipulação dos dados (WICKHAM et al., 2019) e para a construção dos gráficos foi utilizado o pacote “ggrepel” (KAMIL SLOWIKOWSKI, 2021). O `ggrepel` auxilia nos rótulos dos textos sem sobreposições para gráficos criados através do pacote “ggplot2” (WICKHAM, H., 2016).

## RESULTADOS

Embora tenha sido encontrada médias positivas para o `sesMPD` (0.23) e `sesMNTD` (0.104) das plantas indicativas de sobredispersão filogenética, elas não foram significativas, portanto não diferindo do esperado ao acaso. O mesmo ocorreu para o `sesPD` (diversidade filogenética), que apesar do valor positivo encontrado (0.174), indicando maior diversidade filogenética, o padrão não foi significativo ( $p > 0.05$ ), não diferindo essa diversidade do esperado ao acaso. Para os insetos obtivemos resultados significativos para as médias de `sesMPD` (-2.17) e `sesMNTD` (-1.06), indicando significativo agrupamento filogenético. Congruentemente com esses resultados do `sesMPD` e `sesMNTD`, também encontramos para os insetos uma média negativa significativa de `sesPD` (-1.83), indicando uma menor diversidade filogenética do que o esperado ao acaso.

Ao verificarmos se havia influência filogenética das plantas nas mesmas métricas filogenéticas dos insetos (Figura 5), observamos que não houve influência significativa do `sesMPD` das plantas no `sesMPD` dos insetos ( $p$ -valor = 0.352). Isto é, considerando a filogenia como um todo (ambos nós e clados mais basais e mais rasos), a relação filogenética das plantas não influencia a relação filogenética de seus polinizadores. Já para o `sesMNTD` que avalia as

relações filogenéticas entre clados mais recentes na história evolutiva das plantas e insetos, observamos uma relação positiva significativa (Coeficiente = 0.52;  $F = 11.14$ ;  $p$ -valor = 0.0023). Essa relação positiva significativa entre os dois sesMTND sugere que o aumento da sobredispersão filogenética das plantas aumenta a sobredispersão entre os insetos. Nós também encontramos uma relação positiva significativa entre o sesPD das plantas e dos insetos (Coeficiente = 0.45;  $F = 5.60$ ;  $p$ -valor = 0.0248), que congruente com o resultado do sesMNTD, indica que aumento na diversidade filogenética das plantas leva ao aumento na mesma diversidade para os insetos.

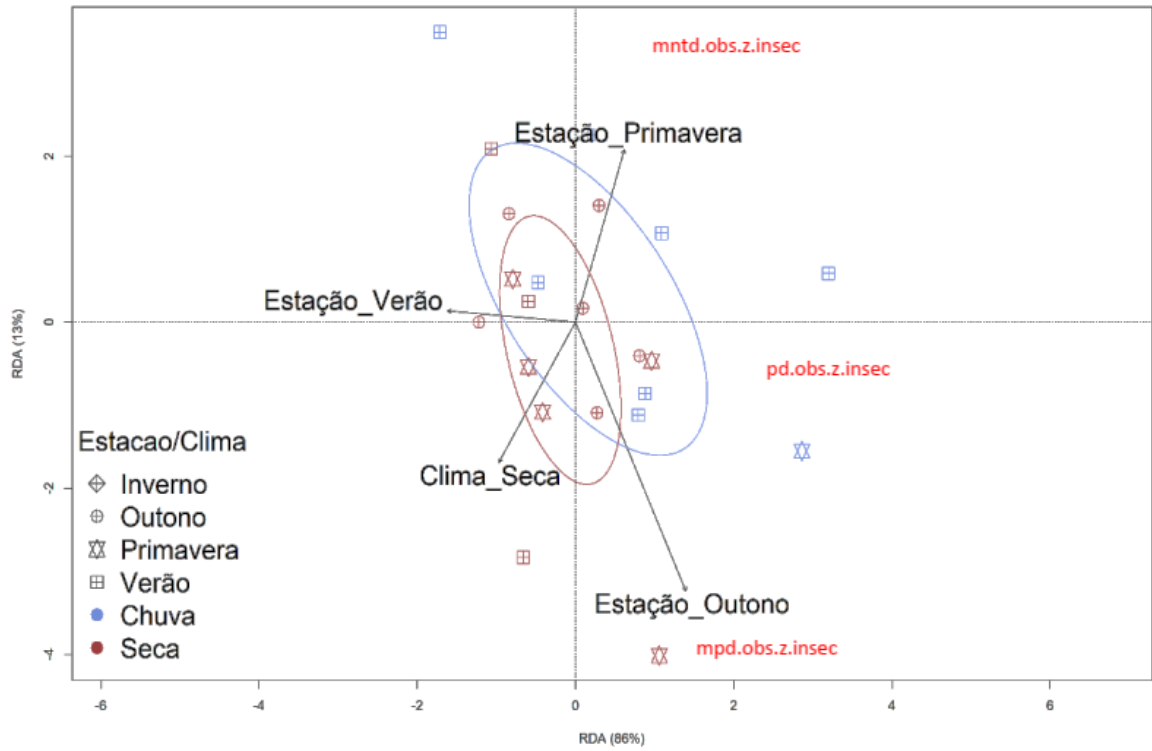


**Figura 5** – Diagrama de dispersão demonstrando a influência das métricas filogenéticas das plantas em seus polinizadores. Em (A) representação da métrica sesMPD, em (B) representação do sesMNTD e em (C) representação do sesPD.

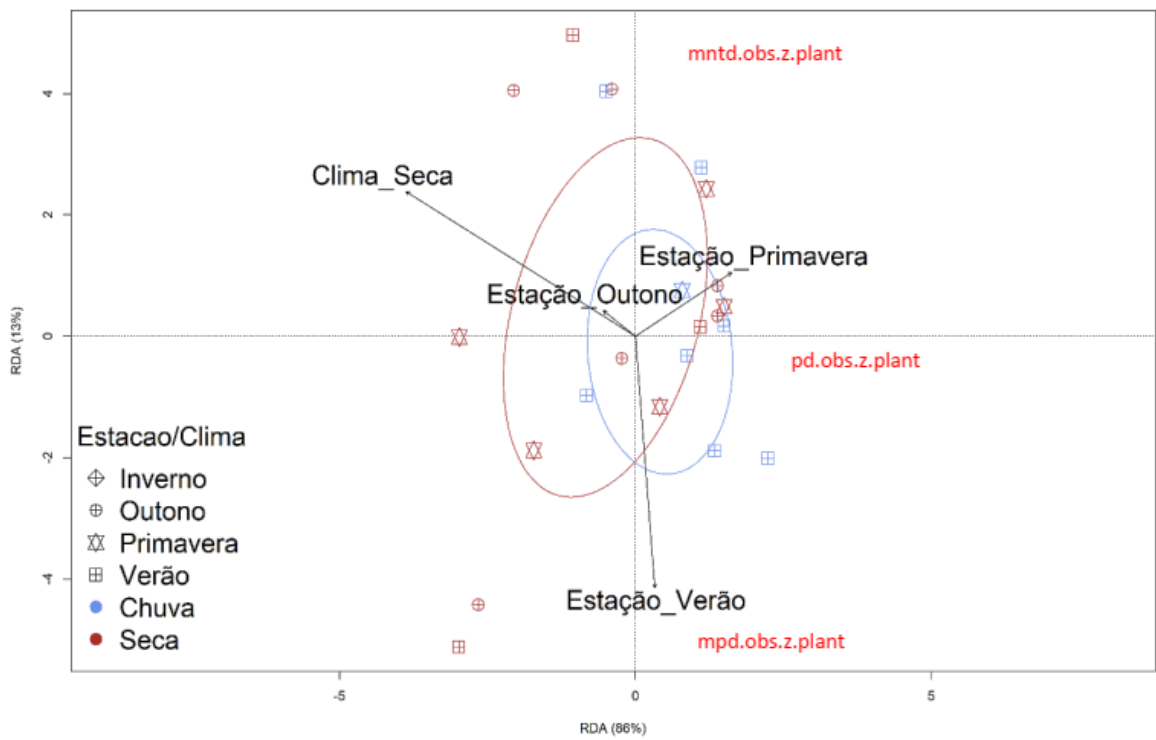
Os modelos de RDA mostraram que as estações e o clima (seca e chuva) possuem influência significativa na matriz filogenética dos insetos, mas não influenciam significativamente as relações filogenéticas das plantas (Tabela 1; Figuras 6 e 7).

**Tabela 1** – Significância da influência de clima e estação nas relações filogenéticas nos modelos RDA para insetos e plantas.

	Graus de liberdade (Df)	F	p-valor
<b>Insetos</b>			
Estações	3	2.4953	0.047 *
Clima	1	5.1104	0.023 *
<b>Plantas</b>			
Estações	3	0.4321	0.762
Clima	1	3.0195	0.085



**Figura 6-** RDA demonstrando gradientes de influência das estações e do clima nas relações filogenéticas dos insetos.



**Figura 7-** RDA demonstrando gradientes de influência das estações e do clima nas relações filogenéticas das plantas.

Foram realizadas duas análises para a RDA parcial (RDAP) testando individualmente as contribuições das estações e do clima (seca e chuva) para plantas e insetos. Os resultados obtidos nos mostraram que 14% da variação dos dados filogenéticos para os insetos conseguem ser explicados considerando as estações e 21% se considerarmos o clima (seca e chuva). Já para as plantas apenas 10% consegue ser explicado pelas estações e 4% para o clima (seca e chuva).

## DISCUSSÃO

Nossos resultados demonstram padrões de *sesMPD*, *sesMNTD* e *sesPD* que indicaram o agrupamento e redução na diversidade filogenética dos polinizadores. Entretanto, essa diversidade filogenética dos insetos aumenta com a maior diversidade filogenética das plantas. O agrupamento e a redução da diversidade filogenética pode ser um produto da observada influência significativa das estações do ano e do clima (seca e chuva) atuando como forte filtro ambiental. Todavia, o aumento da diversidade filogenética de plantas pode potencialmente prover maiores ofertas de recursos para uma maior diversidade filogenética de polinizadores.

As métricas de *sesMNTD* e *sesPD* das plantas influenciaram as mesmas métricas dos insetos, ambas com valores positivos, indicando respectivamente padrões de sobredispersão e de maior diversidade filogenética. A coevolução entre traços morfológicos florais e insetos podem levar a convergência evolutiva, onde linhagens de plantas díspares possuem arranjos florais semelhantes resultando em adaptações a uma ampla gama de grupos de polinizadores (FENSTER et al., 2004). As adaptações morfológicas tanto das espécies vegetais quanto dos insetos podem resultar em restrições assimétricas (ex: tamanho da flor e das peças bucais dos insetos) favorecendo a evolução adaptativa direcionada para a estruturação de redes de polinização regidas por polinizadores generalistas, onde há poucas restrições filogenéticas em relação as plantas que serão visitadas.

O estudo realizado por Fontaine et al., (2009) revelou que as redes mutualísticas de polinização tendem a ser mais generalistas e não possuem relações estritas com espécies de plantas mais relacionadas filogeneticamente. Assim, a formação dessas redes pode estar relacionada a pressão ecológica para especialização, uma vez que o tempo real de visita e

exploração de recursos florais por um visitante ou polinizador é curto quando comparado ao dos herbívoros fitófagos, estes últimos mais especializados devido a pressão de predação (FONTAINE et al., 2009). Outras explicações sobre a influência das plantas na diversidade dos polinizadores estão no fato de que a diversidade das comunidades vegetais (diversidade funcional) são preditoras da diversidade de insetos que utilizam recursos florais (BIESMEIJER et al., 2006; FRU"ND et al., 2010). Uma maior diversidade funcional pode oferecer nichos que serão ocupados por um conjunto de polinizadores mais ricos em espécie e especializados a um conjunto de características florais (JUNKER et al., 2013). Alinhada a essa ideia, Junker et al., (2015) acredita que o aumento da diversidade filogenética das plantas pode ampliar os grupos de polinizadores, levando a generalização. Essas informações trazem luz aos padrões de diversidade e estrutura filogenética aqui encontrados e fornecem insights sobre o processo de coevolução entre plantas e polinizadores (Hymenopteras) em um ambiente megadiverso e ainda pouco explorado.

Nossos resultados derivados dos modelos de RDA sugeriram que os filtros ambientais representados aqui pela estação e clima (seca e chuva), representam outro conjunto de fatores que influenciam as relações filogenéticas dos polinizadores. As condições climáticas podem afetar a atividade dos insetos impactando diretamente nas redes de interações entre plantas e polinizadores, como foi demonstrado no trabalho de Goodwin et al., (2021), onde diferenças na umidade tiveram efeitos negativos na interação de Hymenoptera sobre as plantas visitadas. O estudo realizado por Ramírez et al., (2015) com abelhas da tribo Euglossini, também revelou a influência de mudanças sazonais durante a transição da estação seca para a estação úmida e vice-versa na estrutura filogenética das comunidades de polinizadores que foram estudadas. Essas mudanças podem estar relacionadas aos recursos florais (néctar e tecidos florais), uma vez que nas áreas de florestas úmidas neotropicais a fenofase de floração pode ser afetada por mudanças sutis na disponibilidade de luz e duração do período diurno (RAMÍREZ et al. 2015) afetando diretamente o comportamento dos insetos. Além disso, as plantas podem exibir diferentes respostas morfológicas tais como coloração e aromas quando expostas a diferentes condições climáticas (e.g., radiação) afetando sua atratividade, tendo possíveis consequências na estruturação de comunidades de visitantes que usam essas plantas como recurso (ZIMMERMAN et al. 2007; HEITHAUS, 1979; ESPÍNDOLA E PLISCOFF, 2019). É importante que novos estudos incluam análises sobre a influência das variações sazonais na montagem de comunidades e quais as consequências para as redes de interações, para que assim



possamos vislumbrar os potenciais efeitos que as mudanças climáticas podem ter sobre as comunidades.

Nos últimos anos estudos incluindo abordagens filogenéticas e os efeitos das variações ambientais diante das rápidas mudanças climáticas vêm despertado o interesse dos pesquisadores (HEMBRY & ALTHOFF, 2016). Compreender as relações de parentesco e como interações são afetadas e variam no espaço e no tempo diante do cenário de constantes mudanças são importantes para prevermos possíveis perdas de biodiversidade e de funções ecossistêmicas, além de nos dar insights sobre a coevolução entre angiospermas e Hymenopteras. Tais estudos são uteis para auxiliar em estratégias conservacionistas em ambientes hiperdiversos como o Brasil, além de nos dar pistas sobre como as relações filogenéticas estão estruturadas em redes mutualísticas. Desenvolver estudos a longo prazo que acompanhem como as variáveis ambientais afetam essas comunidades na região neotropical em um cenário de mudanças climáticas é de fundamental importância, uma vez que essas áreas são afetadas de formas severas a essas mudanças e porque os estudos ainda são incipientes. Então, aumentar as informações ecológicas sobre interações mutualísticas nos Neotrópicos, aqui focados no Brasil, é importante para futuras tomadas de decisão na identificação de níveis de vulnerabilidade da diversidade filogenética de comunidades alvo deste estudo.

## **CONCLUSÃO**

Podemos concluir que nosso trabalho traz evidências sobre a influência das espécies vegetais na estrutura e diversidade filogenética dos polinizadores, além de demonstrar a influência dos filtros ambientais nessas relações filogenéticas. Os resultados que obtivemos possibilitam importantes inferências sobre os padrões de organização e montagem de comunidades em um sistema megadiverso como a região Neotropical, uma vez que esses aspectos ainda são pouco explorados. Nosso estudo traz insights de como as relações mutualísticas podem ser afetadas por mudanças sazonais do ambiente local onde ocorrem, trazendo perspectivas futuras onde poderemos prever com maior precisão como a crise climática afeta essas redes e como lidaremos com essas mudanças. Dessa forma, é importante que estudos à longo prazo sejam realizados considerando esses e outros fatores climáticos, para que tenhamos mais detalhes sobre as interações e o meio abiótico e como poderemos lidar com políticas de conservação no futuro.

**AGRADECIMENTOS**

Agradecemos à Universidade Federal de Lavras pela estrutura concedida para o desenvolvimento da pesquisa e à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela bolsa de estudos concedida.

## REFERÊNCIAS

- ALVES-DOS-SANTOS, I. et al. (2016). Quando um visitante floral é um polinizador? *Rodriguesia*, v. 67, n. 2, p. 295–307,
- BAKER, H. G. & P. D. HURD, JR. (1968). Intrafloral ecology. *Ann. Rev. Entomol.* 13 : 385-414.
- BASCOMPTE, J. ET AL. (2003). The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. - *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 100: 9383–9387.
- BASCOMPTE, J.; JORDANO, P (2007). Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, p. 567-593.
- BIESMEIJER, J.C., ROBERTS, S.P.M., REEMER, M., OHLEMÜLLER, R., EDWARDS, M., SCHAFFERS, A.P., POTTS, S.G., KLEUKERS, R., THOMAS, C.D., SETTELE, J. & KUNUN, W.E. (2006). Parallel declines in pollinators and insect-pollinated plants in Britain and the Netherlands. *Science*, **313**, 351– 354.
- BORCARD, D., GILLET, F., & LEGENDRE, P. (2011). *Numerical Ecology with R*. Springer New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4419-7976-6>
- BURNHAM, M.P., D. R. ANDERSON AND J. L. LAAKE. (1980). Estimation of density from line transect sampling of biological populations. *Wildl. Monogr. No. 72*. 202 pp.
- BROWN, M. J. F; PAXTON, R. J. The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, v. 40, n. 3, p. 410-416, 2009.
- CARADONNA, P. J.; WASER, N. M (2020). Temporal flexibility in the structure of plant–pollinator interaction networks. *Oikos*, v. 129, n. 9, p. 1369–1380.
- CASE, T. J.; TAPER, M. L. (2000). Interspecific Competition, Environmental Gradients, Gene Flow, and the Coevolution of Species' Borders. *The American Naturalist*, v. 155, n. 5, p. 583–605.
- CAVENDER-BARES, J., KOZAK, K. H., FINE, P. V. A., & KEMBEL, S. W. (2009). The merging of community ecology and phylogenetic biology. *Ecology Letters*, 12(7), 693–715. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2009.01314.x>
- CAVENDER-BARES, J. et al., (2004). Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, v. 163, n. 6, p. 823–843,

- CLASSEN, A. et al. Specialization of plant–pollinator interactions increases with temperature at Mt. Kilimanjaro. *Ecology and Evolution*, p. 2182–2195, 2020.
- CREPET, W. L. (1983). The role of insect pollination in the evolution of the angiosperms. Pp. 31-50. In L. REAL (ed.), *Pollination Biology*. Orlando, Flórida, Academic Press.
- CREPET, W. L. (2008). The fossil record of angiosperms: requiem or renaissance? *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 95:3-33.
- CULLEN JR., L.; RUDRAN, R. (2003). Transectos Lineares na Estimativa de densidade de mamíferos e aves de médio e grande porte. In: *Métodos de estudos em biologia da conservação e manejo de vida silvestre*. Curitiba: Ed. da UFPR; Fundação O Boticário de Proteção à Natureza. p. 169-179.
- DA SILVA, V.H.D., BAUMGARTNER, M.T., HERMES, M.G. et al. (2022). How short are we on the goal line of estimating insect-plant interaction in a hyperdiverse tropical environment?. *J Insect Conserv.* <https://doi.org/10.1007/s10841-022-00424-0>
- DANTAS, A. A. A., CARVALHO, L. G. DE, & FERREIRA, E. (2007). Classificação e tendências climáticas em Lavras, MG. *Ciência e Agrotecnologia*, 31(6), 1862–1866. <https://doi.org/10.1590/S1413-70542007000600039>
- DINIZ, E.S.; COSTA, R.O.; MÜLLER, L.A.C.; THIELE, J.; SILVA, M.S. (2021): Phenology, reproductive biology and spatial distribution of *Chresta scapigera* (Less.) Gardner (Asteraceae). In: *Oecologia Australis* 25, S. 710–721. <https://doi.org/10.4257/oeco.2021.2503.07>
- DINIZ, E.S.; PAVANELLI, A.P.; SOARES JÚNIOR, F.J. (2010). A análise da estrutura de uma população de *Lychnophora pinaster* Mart. de um campo rupestre do sul de Minas Gerais, Brasil, por meio da estatística multivariada. *Ecología Aplicada*, 9 (2): 141-149. DOI: <http://dx.doi.org/10.21704/rea.v9i1-2.404>
- ESPÍNDOLA A., PLISCOFF P. (2019). The relationship between pollinator visits and climatic suitabilities in specialized pollination interactions. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 112 ,150–157. <https://doi.org/10.1093/aesa/say042>
- FAITH, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, v. 61, p. 1–10.
- FENSTER, C. B., ARMBRUSTER, W. S., WILSON, P., DUDASH, M. R., & THOMSON, J. D. (2004). Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology*,

Evolution, and Systematics, 35(1), 375–403.  
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

FONTAINE, C., THE BAULT, E. & DAJOZ, I. (2009). Are insect pollinators more generalist than insect herbivores? *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.*, 276, 3027–3033.

FREITAS, L. (2013). Concepts of pollinator performance: is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Brazilian Journal of Botany* 36: 3-8.

FRÜND, J.; MCCANN, K. S.; WILLIAMS, N. M. (2016). Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: lessons from a quantitative niche model. *Oikos*, v. 125, n. 4, p. 502–513.

GAVINI, S.S., SÁEZ, A., TUR, C. *et al* (2021). Pollination success increases with plant diversity in high-Andean communities. *Sci Rep* 11, 22107. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-01611-w>

GOODWIN, E. K., RADER, R., ENCINAS-VISO, F., & SAUNDERS, M. E. (2021). Weather Conditions Affect the Visitation Frequency, Richness and Detectability of Insect Flower Visitors in the Australian Alpine Zone. *Environmental Entomology*, 50(2), 348–358.  
<https://doi.org/10.1093/ee/nvaa180>

GRAFEN, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 326, 119–157

HARDY OJ, JOST L (2008). Interpreting and estimating measures of community phylogenetic structuring. *J Ecol* 96:849–852

HEITHAUS, E.R. (1979). Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. *Ecology* 60: 190-202.

HU, S., D. L. DILCHER, D. M. JARZEN, AND D. W. TAYLOR . (2008) . Early steps of angiosperm – pollinator coevolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 105 : 240 – 245 .

JIN Y, QIAN H (2019). V.PhyloMaker: an R package that can generate very large phylogenies for vascular plants. *Ecography* 42:1353–1359. <https://doi.org/10.1111/ecog.04434>

JORDANO, P. (1987). Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. - *Am. Nat.* 129: 657–677

JUNKER, R. R., BLÜTHGEN, N., BREHM, T., BINKENSTEIN, J., PAULUS, J., MARTIN SCHAEFER, H., & STANG, M. (2013). Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology*, 27(2), 329–341. DOI: 10.1111/1365-2435.12005

KAMIL SLOWIKOWSKI (2021). *ggrepel: Automatically Position Non-Overlapping Text Labels with 'ggplot2'*. R package version 0.9.1.

KEMBEL SW, COWAN PD, HELMUS MR, et al.(2010). *Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology*. *Bioinformatics* 26: 1463-1464.

KEMBEL SW, HUBBELL SP. (2006). The phylogenetic structure of a neotropical tree community. *Ecology* 87: S86-S99.

KEMBEL, S. W., et al , (2010). *Picante: R tools for integrating phylogenies and ecology*. *Bioinformatics*, v. 26, p. 1463–1464,

KLEIN AM, VAISSIERE BE, CANE JH, STEFFAN-DEWENTER I, CUNNINGHAM SA, ET AL. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *P R Soc B* 274: 303–313.

LAVERGNE, S., MOUQUET, N., THUILLER, W., & RONCE, O. (2010). Biodiversity and Climate Change: Integrating Evolutionary and Ecological Responses of Species and Communities. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(1), 321–350. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144628>

LAVOREL, S.; GARNIER, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, v. 16, n. 5, p. 545–556.

MAGUIRE, L.A. (1991). Risk analysis for conservation biologists. *Conserv. Biol.* 50: 239-261.

MIELE V, RAMOS-JILIBERTO R, VÁZQUEZ DP (2020). Core–periphery dynamics in a plant–pollinator network. *J Anim Ecol* 89:1670–1677. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13217>

MICHENER C. D. (2007). *The Bees of the World* (2nd ed.), The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

MICHONNEAU, F., BROWN, J. W. AND WINTER, D. J. (2016), *rotl: an R package to interact with the Open Tree of Life data*. *Methods in Ecology and Evolution*. 7(12):1476-1481. doi:10.1111/2041-210X.12593

OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. (2010) *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-4. <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan>.

OLLERTON, J. (2017). Pollinator Diversity: Distribution, Ecological Function, and Conservation. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 48(1), 353–376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>

OLESEN JM, BASCOMPTE J, DUPONT YL, JORDANO P (2007). The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci U S A* 104:19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>

PARADIS, E., & SCHLIEP, K. (2019). ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. *Bioinformatics*, 35(3), 526–528. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bty633>

PERES, C. A. (1999). General guidelines for standardizing line-transect surveys of tropical forest primates. *Neotropical Primates*. v. 7, n. 1, p. 11-16, mar.

PETANIDOU, T. et al (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*, v. 11, n. 6, p. 564–575,

PINHEIRO-MACHADO, C.A., I. ALVES-DOS-SANTOS, F.A. SILVEIRA, A.M.P. KLEINERT & V.L. IMPERATRIZ-FONSECA. (2002). Brazilian bee surveys: State of knowledge, conservation and sustainable use. In P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca (eds.). *Pollinating bees: The conservation link between agriculture and nature*. Brasília, Ministério do Meio Ambiente, p.115-129.

PIRES, E. P.; POMPEU, D. C.; SOUZA-SILVA, M (2012). Nidificação de vespas e abelhas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) na reserva biológica Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais. *Bioscience Journal*, v. 28, n. 2, p. 302–311,

PIRES, E.P., FARIA, L.D.B., MONTEIRO, A.B. et al (2022). Insect sociality plays a major role in a highly complex flower-visiting network in the neotropical savanna. *Apidologie* 53, 14. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00923-8>

- QIAN H, JIN Y (2016). An updated megaphylogeny of plants, a tool for generating plant phylogenies and an analysis of phylogenetic community structure. *J Plant Ecol* 9:233–239. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtv047>
- RAMÍREZ, S. R., HERNÁNDEZ, C., LINK, A., & LÓPEZ-URIBE, M. M. (2015). Seasonal cycles, phylogenetic assembly, and functional diversity of orchid bee communities. *Ecology and Evolution*, 5, 1896–1907. <https://doi.org/10.1002/ece3.1466>
- RAVEN, P. H.; R. F. EVERT & S. E. EICHHORN. (2001). *Biologia Vegetal*, 6ª ed., Rio de Janeiro: Guanabara Koogan 906 pp.
- RECH, A.R., AGOSTINI, K., OLIVEIRA, P.E., & MACHADO, I.C. (2014). *Biologia da polinização*. Rio de Janeiro, Projeto Cultural. 532 p.
- RICKLEFS, R. E. *Community Diversity: Relative Roles of Local and Regional Processes*. *Science*, v. 235, n. 4785, p. 167–171, 1987.
- SANTOS, B. A. et al. (2010). Edge-related loss of tree phylogenetic diversity in the severely fragmented brazilian atlantic forest. *PLoS ONE*, v. 5, n. 9, p. 1–7.
- SOUZA CS, MARUYAMA PK, AOKI C et al., (2018) Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: higher specialization when resources are scarce. *J Ecol* 106:2409–2420. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12978>
- SCHOENER, T. W. (2011). The Newest Synthesis: Understanding the Interplay of Evolutionary and Ecological Dynamics. *Science*, 331(6016), 426–429. <https://doi.org/10.1126/science.1193954>.
- SCHWINNING S, KELLY CK (2013). Plant competition, temporal niches and implications for productivity and adaptability to climate change in water-limited environments. *Funct Ecol* 27:886–897. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12115>
- SMITH, S.A., BROWN, J.W., (2018). Constructing a broadly inclusive seed plant phylogeny. *Am. J. Bot.* 105, 302–314.
- STEWART AB, WAITAYACHART P (2020). Year-round temporal stability of a tropical, urban plant-pollinator network. *PLoS ONE* 15:1–12. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0230490>



- SWENSON, N. G. (2014). *Functional and Phylogenetic Ecology in R*. Springer UseR! Series, Springer, New York, New York, U.S.A.
- TANQUE, R. L., & FRIEIRO-COSTA, F. A. (2011). Pimplinae (Hymenoptera, Ichneumonidae) em um fragmento de Cerrado na Reserva Biológica Unilavras/Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais, Brasil. *Biota Neotropica*, 11(4), 169–171. <https://doi.org/10.1590/S1676-06032011000400017>
- TER BRAAK, C.J.F. AND SMILAUER, P. (2002) CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5). Biometris, Wageningen.
- TUCKER, C. M., et al (2017). A guide to phylogenetic metrics for conservation, community ecology and macroecology. *Biological Reviews*, v. 92, p. 698–715,
- TYLIANAKIS, J. M. et al (2013). The global plight of pollinators. *Science*, 339(6127): 1532-1533
- VAMOSI, J. C., KNIGHT, T. M., STEETS, J. A., MAZER, S. J., BURD, M., & ASHMAN, T.-L. (2006). Pollination decays in biodiversity hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(4), 956–961. <https://doi.org/10.1073/pnas.0507165103>
- VIOLLE C, NEMERGUT DR, PU Z, JIANG L (2011). Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion. *Ecol Lett* 14:782–787. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01644.x>
- WASER N. M., OLLERTON J. (2006). *Plant–Pollinator Interactions: From Specialization to Generalization* University of Chicago Press, Chicago.
- WEBB, C.O. (2000). Exploring the phylogenetic structure of ecological
- WEBB, C.O., ACKERLY, D.D., MCPEEK, M.A. & DONOGHUE, M.J. (2002) Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33, 475– 505.
- WICKHAM H (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York. ISBN 978-3-319-24277-4, <https://ggplot2.tidyverse.org>.
- WICKHAM, H., AVERICK, M., BRYAN, J., CHANG, W., MCGOWAN, L. D. A., FRANÇOIS, R. ET AL. (2019). Welcome to the Tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>

ZANNE, A. E. et al. (2014). Three keys to the radiation of angiosperms into freezing environments. – *Nature* 506: 89–92.

ZIMMERMAN, J. K., ET AL. (2007). Flowering and fruiting phenologies of seasonal and aseasonal neotropical forests: the role of annual changes in irradiance. *J. Trop. Ecol.* 23: 231.

## APÊNDICE

Apêndice A- Gêneros e espécies de polinizadores usados para gerar as árvores filogenéticas do estudo.

<b>Gênero</b>	<b>Espécie</b>
<i>Agelaia</i>	<i>Agelaia_multipicta</i>
<i>Alphamenes</i>	<i>Alphamenes_campanulatus</i>
<i>Augochlora</i>	<i>Augochlora</i> sp.
<i>Bicyrtes</i>	<i>Bicyrtes</i> sp.
<i>Braconidae</i>	<i>Braconidae</i> sp.
<i>Brachygastra</i>	<i>Brachygastra_lecheguana</i>
<i>Brachymenes</i>	<i>Brachymenes_dyscherus</i>
<i>Chalcididae</i>	<i>Chalcididae</i> sp.
<i>Centris</i>	<i>Centris</i> sp.
<i>Cephalotrigona</i>	<i>Cephalotrigona_capitata</i>
<i>Clypearia</i>	<i>Clypearia_angustior</i>
<i>Coelioxys</i>	<i>Coelioxys</i> sp.
<i>Epicharis</i>	<i>Epicharis</i> sp.
<i>Eufriesea</i>	<i>Eufriesea_violacea</i>
<i>Euglossa</i>	<i>Euglossa</i> sp.
<i>Eucharitidae</i>	<i>Eucharitidae</i> sp.
<i>Eulaema</i>	<i>Eulaema_nigrata</i>

---

<i>Exaerete</i>	<i>Exaerete_smaragdina</i>
<i>Exomalopsis</i>	<i>Exomalopsis</i> sp.
<i>Hypalastoroides</i>	<i>Hypalastoroides_brasiliensis</i>
<i>Hypancistrocerus</i>	<i>Hypancistrocerus</i> sp.
<i>Hypanthidium</i>	<i>Hypanthidium</i> sp.
<i>Ichneumonidae</i>	<i>Ichneumonidae</i> sp.
<i>Ipsiura</i>	<i>Ipsiura</i> sp.
<i>Isodontia</i>	<i>Isodontia_costipennis</i>
<i>Melipona</i>	<i>Melipona_quadrifasciata</i>
<i>Mesocheira</i>	<i>Mesocheira</i> sp.
<i>Minixi</i>	<i>Minixi_brasilianum</i>
<i>Mischocyttarus</i>	<i>Mischocyttarus</i> sp.
<i>Montezumia</i>	<i>Montezumia_nigriceps</i> ; <i>Montezumia_infernalis</i> ; <i>Montezumia_pelagica</i>
<i>Mutilidae</i>	<i>Mutilidae</i> sp.
<i>Neocorynura</i>	<i>Neocorynura</i> sp.
<i>Neochrysis</i>	<i>Neochrysis</i> sp.
<i>Omicron</i>	<i>Omicron_spegazzinii</i> ; <i>Omicron_gondwanianum</i> ; <i>Omicron_paranympum</i> , <i>Omicron</i> sp.

---

---

<i>Oxaea</i>	<i>Oxaea_flavescens</i>
<i>Oxytrigona</i>	<i>Oxytrigona_tataira</i>
<i>Pachodynerus</i>	<i>Pachodynerus</i> sp.
<i>Pachymenes</i>	<i>Pachymenes_picturatus</i>
<i>Parachartergus</i>	<i>Parachartergus_fraternus</i>
<i>Parancistrocerus</i>	<i>Parancistrocerus</i> sp.
<i>Paratetrapedia</i>	<i>Paratetrapedia</i> sp.
<i>Penepodium</i>	<i>Penepodium</i> sp.
<i>Pepsis</i>	<i>Pepsis</i> sp.
<i>Pirhosigma</i>	<i>Pirhosigma_superficiale</i>
<i>Platygastridae</i>	<i>Platygastridae</i> sp.
<i>Podium</i>	<i>Podium</i> sp.
<i>Polistes</i>	<i>Polistes_actaeon</i> ; <i>Polistes_versicolor</i> ; <i>Polistes_simillimus</i>
<i>Polybia</i>	<i>Polybia_platycephala</i> ; <i>Polybia_jurinei</i> ; <i>Polybia_fastidiosuscula</i> ; <i>Polybia_chrysothorax</i>
<i>Protonectarina</i>	<i>Protonectarina_sylveirae</i>
<i>Protopolybia</i>	<i>Protopolybia_sedula</i>

---

---

<i>Pseudaugochlora</i>	<i>Pseudaugochlora</i> sp.
<i>Pseudopolybia</i>	<i>Pseudopolybia_vespiceps</i>
<i>Scapotrigona</i>	<i>Scapotrigona_tubiba</i>
<i>Sceliphron</i>	<i>Sceliphron</i> sp.
<i>Scoliidae</i>	<i>Scoliidae</i> sp.
<i>Schwaziana</i>	<i>Schwaziana_quadripunctata</i>
<i>Stenodynerus</i>	<i>Stenodynerus</i> sp.
<i>Stenonartonia</i>	<i>Stenonartonia_apicipennis</i>
<i>Synoeca</i>	<i>Synoeca_cyanea</i>
<i>Tetragona</i>	<i>Tetragona_clavipes</i>
<i>Tetragonisca</i>	<i>Tetragonisca_angustula</i>
<i>Tetrapedia</i>	<i>Tetrapedia</i> sp.
<i>Trigona</i>	<i>Trigona_spinipes</i>
<i>Trimeria</i>	<i>Trimeria_howardi</i>
<i>Trypoxylon</i>	<i>Trypoxylon</i> sp.
<i>Xylocopa</i>	<i>Xylocopa</i> sp.
<i>Zethus</i>	<i>Zethus_brasiliensis</i>

---

Apêndice B – Famílias e espécies de plantas utilizadas para gerar a árvore filogenética do trabalho.

<b>Família</b>	<b>Espécies de plantas</b>
Amaranthaceae	Amaranthaceae
Apiaceae	<i>Eryngium</i> sp.
Apocynaceae	<i>Apocynaceae</i>
Apocynaceae	<i>Mandevilla</i> sp.
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i> sp.
Asteraceae	Asteraceae
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp.
Asteraceae	<i>Baccharis_ligustrina</i>
Asteraceae	<i>Baccharis_retusa</i>
Asteraceae	<i>Bidens</i> sp.
Asteraceae	<i>Calea_coriacea</i>
Asteraceae	<i>Chresta_scapigera</i>
Asteraceae	<i>Elephantopus</i>
Asteraceae	<i>Felicia</i> sp.
Asteraceae	<i>Gochnatia_barrosii</i>
Asteraceae	<i>Lessingianthus</i> sp.
Asteraceae	<i>Mikania</i> sp.

---

Asteraceae	<i>Pseudobrickellia</i> sp.
Asteraceae	<i>Stenocephalum</i> sp.
Asteraceae	<i>Stomatanthes</i> sp.
Asteraceae	<i>Tilesia</i> sp.
Asteraceae	<i>Trixis</i> sp.
Asteraceae	<i>Vernonanthura</i> sp.
Asteraceae	<i>Vernonia_polysphaera</i>
Asteraceae	<i>Viguiera</i> sp.
Bignoniaceae	<i>Pyrostegia_venusta</i>
Bignoniaceae	<i>Zeyheria</i> sp.
Calophyllaceae	<i>Kielmeyera</i> sp.
Convolvulaceae	<i>Evolvulus</i> sp.
Convolvulaceae	<i>Merremia</i> sp.
Convolvulaceae	<i>Merremia_tomentosa</i>
Cyperaceae	Cyperaceae
Cyperaceae	<i>Cyperus</i> sp.

---



---

Dilleniaceae	<i>Davilla</i> sp.
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum</i>
Erythroxylaceae	<i>Erythroxylum_campestre</i>
Euphorbiaceae	<i>Croton</i> sp.
Fabaceae	<i>Chamaecrista</i> sp.
Fabaceae	<i>Collaea</i> sp.
Fabaceae	<i>Desmodium</i> sp.
Fabaceae	<i>Stryphnodendron_adstringens</i>
Fabaceae	<i>Stylosanthes</i> sp.
Lamiaceae	<i>Hyptidendron</i> sp.
Lamiaceae	<i>Hyptis</i> sp.
Lythraceae	<i>Cuphea</i> sp.
Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i> sp.
Malpighiaceae	<i>Byrsonima_verbascifolia</i>
Malpighiaceae	Malpighiaceae
Malpighiaceae	<i>Peixotoa</i> sp.
Malvaceae	<i>Peltaea</i> sp.
Malvaceae	<i>Sida</i> sp.
Malvaceae	<i>Waltheria</i> sp.

---

---

Melastomataceae	<i>Miconia</i> sp.
Melastomataceae	<i>Tibouchina</i> sp.
Musaceae	<i>Musa_paradisiaca</i>
Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp.
Myrtaceae	Myrtaceae
Myrtaceae	<i>Psidium</i> sp.
Ochnaceae	<i>Ouratea</i> sp.
Oxalidacea	<i>Oxalis</i> sp.
Poaceae	<i>Brachiaria</i> sp.
Poaceae	<i>Echinolaena_inflexa</i>
Polygalaceae	<i>Polygala</i> sp.
Rhamnaceae	<i>Gouania</i> sp.
Rubiaceae	<i>Declieuxia</i> sp.
Rubiaceae	<i>Spermacoce</i> sp.
Sapindaceae	<i>Serjania</i> sp.
Solanaceae	Solanaceae
Solanaceae	<i>Solanum</i> sp.

---

---

Solanaceae	<i>Solanum_lycocarpum</i>
Styracaceae	<i>Styrax</i> sp.
Verbenacea	<i>Lantana</i> sp.
Verbenacea	<i>Verbena</i> sp.
Verbenaceae	<i>Lippia lupulina</i>

---