

# RESSALVA

Atendendo solicitação do(a) autor(a), o texto completo desta tese será disponibilizado somente a partir de 15/08/2025.



**UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA**  
**“JÚLIO DE MESQUITA FILHO”**  
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro  
Seção Técnica de Pós-Graduação



---

## **PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)**

---

### **Recursos florais como mediadores das interações planta-polinizador: organização e distribuição espaço-temporal em múltiplas escalas**

**CAIO SIMÕES BALLARIN**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**BOTUCATU – SP**  
**2024**



UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA  
"JÚLIO DE MESQUITA FILHO"  
Instituto de Biociências – Câmpus de Botucatu/Rio Claro  
Seção Técnica de Pós-Graduação



---

## PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL (INTERUNIDADES)

---

### **Recursos florais como mediadores das interações planta-polinizador: organização e distribuição espaço-temporal em múltiplas escalas**

**CAIO SIMÕES BALLARIN**

**FELIPE W. AMORIM**

Tese apresentada ao Instituto de Biociências, Câmpus de Botucatu, UNESP, para obtenção do título de Doutor no Programa de Pós-Graduação em Biologia Vegetal, Interunidades entre o Instituto de Biociências do câmpus de Botucatu e Instituto de Biociências do câmpus de Rio Claro.

**BOTUCATU – SP  
2024**

B189r

BALLARIN, CAIO S.

Recursos florais como mediadores das interações  
planta-polinizador: organização e distribuição espaço-temporal em  
múltiplas escalas / CAIO S. BALLARIN. -- Botucatu, 2024  
290 p. : il., tabs., fotos, mapas

Tese (doutorado) - Universidade Estadual Paulista (UNESP),  
Instituto de Biociências, Botucatu

Orientador: Felipe Wanderley de Amorim

1. Ecologia da Polinização. 2. Interação planta-animal. 3. Recursos  
florais. 4. Redes de interação. 5. Abelhas. I. Título.

Sistema de geração automática de fichas catalográficas da Unesp. Biblioteca da Universidade  
Estadual Paulista (UNESP), Instituto de Biociências, Botucatu. Dados fornecidos pelo autor(a).

Essa ficha não pode ser modificada.

ATA DA DEFESA PÚBLICA DA TESE DE DOUTORADO DE CAIO SIMÕES BALLARIN, DISCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIOLOGIA VEGETAL, DO INSTITUTO DE BIOCIÊNCIAS - CÂMPUS DE BOTUCATU.

Aos 15 dias do mês de agosto do ano de 2024, às 14:00 horas, no(a) Anfiteatro - Herbário

- IBB, realizou-se a defesa de TESE DE DOUTORADO de CAIO SIMÕES BALLARIN, intitulada **Recursos florais como mediadores das interações planta-polinizador: organização e distribuição espaço-temporal em múltiplas escalas**. A Comissão Examinadora foi constituída pelos seguintes membros: Prof. Dr. FELIPE WANDERLEY DE AMORIM (Orientador(a) - Participação Presencial) do(a) Departamento de Biodiversidade e Bioestatística / Instituto de Biociências de Botucatu - UNESP, Profa. Dra. LEONOR PATRÍCIA CERDEIRA MORELLATO (Participação Presencial) do(a) Departamento de Biodiversidade / Instituto de Biociências - Unesp Rio Claro, Prof. Dr. PEDRO JOAQUIM BERGAMO (Participação Presencial) do(a) Departamento de Biodiversidade / Instituto de Biociências - UNESP Rio Claro, Dr. LEANDRO FREITAS (Participação Virtual) do(a) Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro., Profa. Dra. ISABELA GALARDA VARASSIN (Participação Virtual) do(a) Departamento de Botânica / Universidade Federal do Paraná. Após a exposição pelo doutorando e arguição pelos membros da Comissão Examinadora que participaram do ato, de forma presencial e/ou virtual, o discente recebeu o conceito final: APROVADO. Nada mais havendo, foi lavrada a presente ata, que após lida e aprovada, foi assinada pelo(a) Presidente(a) da Comissão Examinadora.



Prof. Dr. FELIPE WANDERLEY DE AMORIM

Felipe Wanderley de

Amorim:05687879609

Digitally signed by Felipe Wanderley de Amorim:05687879609  
DN: cn=Felipe Wanderley de Amorim:05687879609,  
mail=05687879609@unesp.br, o=Universidade Estadual Paulista Júlio de  
Mesquita Filho, ou=IBB, ou=UNESP  
Date: 2024.08.14 16:08:02 -03'00'

## AGRADECIMENTOS

Sou primordial e essencialmente grato à minha companheira e noiva, minha família, meus amigos e minha banda, que trouxeram leveza a todo este processo, preenchendo minha vida de amor e tranquilidade diante de um cenário desafiador.

Também agradeço à Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, à Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior e ao departamento de Biodiversidade e Bioestatística por fornecerem suporte financeiro e logístico para que esse projeto pudesse ser realizado.

Finalmente, sou grato ao Leandro Hachuy, Pedro Lacerda, Pablo Oliveira e a toda equipe do Laboratório de Ecologia de Polinização e Interações, liderado pelo professor Felipe W. Amorim, pelo qual tenho muita gratidão. Também agradeço imensamente à todos meus parceiros científicos, que por razões diretas e indiretas contribuíram para a condução deste trabalho. Destaco: Pedro Jordano por me instruir de maneira sempre amável, cordial e entusiasmada como coorientador, dentro de um ambiente de trabalho profícuo, produtivo, mas também descontraído e divertido; Patricia Morellato, Pietro Maruyama e Pedro Bergamo por comporem a banca examinadora; Jorge Isla, Elena Quintero, Blanca Arroyo-Correa, Pablo Villalba, Eva Moracho, Elena Valdes Correcher, Irene Mendoza, Miguel Jacóme-Flores, Gemma Calvo, Eduardo Santamaría García, Anna Stanworth, Liana Chesini Rossi, Daniel Parejo e toda equipe do *Integrative Ecology Group* por me concederem a oportunidade de visitá-los em Sevilha, Espanha, com tanta cordialidade; Francisco Fontúrbel, André Simões Ballarin, Tatiana Cornelissen, Jeferson Bugoni, André Rech, Paulo Oliveira, Ana Paula Moraes, Alessandra Fidelis, David Watson, Eduardo Almeida, Camila Souza, Anselmo Nogueira, Priscilla Loiola, Fernando Parré, Diego Podadera e Guilherme Mores por terem me auxiliado com as dúvidas, ideias, e processos durante este período.

## Resumo

BALLARIN, C, S. **Recursos florais como mediadores das interações planta-polinizador: organização e distribuição espaço-temporal em múltiplas escalas.** 2024. Defesa de Tese de Doutorado – Instituto de Biociências de Botucatu, Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho”, Botucatu, 2024.

Recursos florais são considerados atributos cruciais para a interação entre plantas e polinizadores. Contudo, independentemente do nível de organização biológica, há diversas lacunas do conhecimento relacionadas à influência dos recursos florais na interação planta-polinizador. Neste trabalho, utilizamos três abordagens em distintos níveis de organização biológica para determinar: 1) ao nível da biosfera, padrões biogeográficos de distribuição do néctar e da diversidade de recursos florais ao redor do globo. Ao nível da comunidade, avaliamos a fauna apícola e a flora visitada por abelhas de um fragmento de Cerrado em Botucatu, São Paulo, Brasil, a fim de investigar 2) a influência da variação espaço-temporal da diversidade de recursos florais na estrutura da rede de interação planta-abelha; 3) a influência de diferentes tipos de recurso floral na estrutura da rede de interação; 4) a influência de atributos funcionais apresentados por abelhas na conectividade de redes de interação montadas a partir de interações planta-abelha mediadas por diferentes recursos florais (*e.g.*, néctar, pólen e óleo); e 4) a influência do fogo, um importante distúrbio em ecossistemas inflamáveis, tal como o Cerrado, na distribuição espaço-temporal dos recursos florais oferecido pelas plantas aos polinizadores e seu potencial efeito na estrutura de interação planta-abelha. Ao nível da população, avaliamos 5) como a oferta de néctar ao longo do dia afeta a interação planta-polinizador no ecótipo anão do pequi, *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*. Esperamos, ao desvendar as questões supra elencadas, contribuir com a compreensão da importância dos recursos florais para a definição de padrões ecológicos na interação planta-polinizador em diferentes níveis e escalas de organização ecológica.

**Palavras-chave:** diversidade funcional, ecologia do fogo, interações planta-abelha, néctar, óleo, pólen, rede de interação, recursos florais, síndrome de polinização, troca de polinizador.

## Abstract

BALLARIN, C. S. **Floral resources as mediators of plant-pollinator interactions: organization and spatiotemporal distribution across multiple ecological scales.** 2024. PhD thesis defense– Institute of Biosciences of Botucatu, São Paulo State University “Júlio de Mesquita Filho,” Botucatu, 2024.

Floral resources are considered crucial attributes for plant-pollinator interactions. However, regardless of the level of biological organization, there are numerous knowledge gaps related to the influence of floral resources on plant-pollinator interactions. In this work, we employed three approaches at distinct levels of biological organization to assess: 1) at the biosphere level, the biogeographic patterns of nectar distribution and the diversity of floral resources globally. At the community level, we assessed the bee fauna and bee-visited plants of a Cerrado fragment in Botucatu, São Paulo, Brazil, to investigate: 2) the influence of the spatiotemporal variation in floral resource diversity on the structure of the plant-bee interaction network; 3) the influence of different types of floral resources on the structure of plant-bee interaction network; 4) the influence of functional attributes presented by bees on the connectivity of plant-bee interaction networks mediated by different floral resources (e.g., nectar, pollen, and oil); and 5) the influence of fire, a significant disturbance in flammable ecosystems such as the Cerrado, on the spatiotemporal distribution of floral resources provided by plants to pollinators and its potential effect on the plant-bee interaction network structure. At the population level, we evaluated 6) how the daily nectar supply affects plant-pollinator interactions in the dwarf ecotype of *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*. By addressing these questions, we aim to contribute to the understanding of the importance of floral resources in defining ecological patterns in plant-pollinator interactions across different levels and scales of ecological organization.

**Keywords:** fire ecology, floral resources, functional diversity, interaction network, nectar, oil, plant-bee interactions, pollen, pollination syndrome, pollinator shift.

## LISTA DE FIGURAS PRINCIPAIS

**Figura 1.1** Abelha *Bombus morio* visitando a flor da espécie vegetal *Borreria poaya* (Rubiaceae). Na foto, é possível observar os dois cenários hipotéticos que poderiam servir como justificativas ao fato do observador ter obtido frequências de visita tão distintas de uma abelha a um mesmo indivíduo vegetal em dias consecutivos. No primeiro cenário, pode se observar que este indivíduo de *B. poaya* apresenta cicatrizes de botões florais (em roxo) com nectários sem néctar (centros esbranquiçados). Isso indica que em diferentes dias, este indivíduo de *B. poaya* pode exibir distintas quantidades de flores com nectários ativos. Já no segundo cenário, vê-se que a abelha *B. morio* está consumindo o néctar de uma flor de *B. poaya* de maneira tal que outros indivíduos de *B. morio* tenham menos néctar a sua disposição ao visitar esse mesmo indivíduo de *B. poaya*. Foto: Diego S. Podadera.

..... 25

**Figura 1.2** Exemplo de flores oferecendo diferentes tipos de recursos florais aos polinizadores. A: *Lippia lupulina* (Verbenaceae); B: *Borreria verticillata* (Rubiaceae); C: *Cuphea micrantha* (Lythraceae), D: *Oxypetalum aequaliflorum* (Apocynaceae), E: *Galactia decumbens* (Fabaceae), F: *Mandevilla longiflora* (Apocynaceae); e G: *Cayaponia espelina* (Cucurbitaceae) oferecendo néctar aos visitantes florais. H: *Sida ciliaris* (Malvaceae); I: *Mimosa gracilis* (Fabaceae); J: *Krapovickasia macrodon* (Malvaceae); e K: *Lessingianthus brevifolius* (Asteraceae) oferecendo néctar e pólen aos visitantes florais. L: *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae); M: *Solanum palinacanthum* (Solanaceae); N: *Tibouchina gracilis* (Melastomataceae); O: *Kielmeyera coriacea* (Calophyllaceae); P: *Psidium australe* (Myrtaceae); e Q: *Commelina erecta* (Commelinaceae) oferecendo pólen aos visitantes florais. R: *Duguetia furfuracea* (Annonaceae) oferecendo pólen e tecidos florais aos visitantes florais. S: *Sisyrinchium weirii* (Iridaceae); e T: *Banisteriopsis campestris* (Malpighiaceae) oferecendo pólen e óleo aos visitantes florais. Fotos: A, B, C, F, K, N e O: Diego S. Podadera; D, E, G, H, I, J, L, M, P, Q, R, S, T: Caio S. Ballarin..... 28

**Figura 1.3** Interações planta-abelha mediada por diferentes recursos florais. A abelha *Bombus pauloensis* visita as flores da espécie vegetal *Lippia lupulina* (Verbenaceae) em busca de néctar (A). Já a abelha *Xylocopa* sp., visita as flores da espécie vegetal *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) com intuito de obter o pólen alojado em suas anteras poricidas por meio de vibração (B). Apesar de representarem eventos similares (i.e., visita de uma abelha de porte grande a uma flor), estes eventos de interação planta-abelha refletem contextos ecológicos diferentes. No primeiro caso, embora esteja sendo visitada por *B. pauloensis*, a espécie vegetal *L. lupulina* também recebe a visita de diversas outras abelhas que buscam em suas flores um néctar nutritivo e de fácil acesso. Já no segundo caso, a espécie vegetal *O. spectabilis* oferece pólen para uma gama mais restrita de abelhas que são capazes de sonicar e remover o pólen de suas anteras poricidas. Torna-se uma questão relevante compreender a abundância relativa e a distribuição dessas plantas no espaço e no tempo, uma vez que a diversidade de recursos florais pode reconfigurar a identidade e a diversidade de interações entre plantas e abelhas, reconfigurando a rede de interação entre esses organismos (C). Na rede de interação esquemática (C), as diferentes cores representam o tipo de recurso oferecido pelas plantas (círculos) às abelhas (losangos): azul – néctar, amarelo – pólen, e vermelho – óleo. As interações entre cada tipo de planta e abelha são representadas pelas linhas pretas que conectam os círculos aos losangos. Fotos: Caio S. Ballarin..... 30

**Figura 1.4** Espécie vegetal *Byrsonima coccolobifolia* (Malpighiaceae) sendo visitada por abelhas em busca de recursos florais distintos. A espécie de abelha *Paratrigona* sp. se acerca da flor de *B. coccolobifolia* em busca de pólen (A). A abelha da tribo Tapinotaspidini raspando os elaióforos de *B. coccolobifolia* e alojando o óleo floral oferecido pela espécie vegetal em suas escopas corbiculares (B). Nota-se, neste conjunto de figuras, que em uma mesma flor, diferentes grupos de abelhas podem coletar distintos recursos florais, fazendo deste grupo de polinizadores aquele que usa o mais amplo

leque de recursos florais oferecidos pelas plantas aos seus visitantes. Nota-se, ainda, que uma mesma planta se apresenta como um recurso comum (i.e., pólen) ou raro (i.e., óleo) a depender da identidade da abelha que a visita. Faz-se portanto necessário não apenas identificar a identidade das espécies interagentes mas também o tipo de recursos mediador desta interação, uma vez que cada tipo de recurso floral, tal como pólen e óleo, podem mediar interações mais generalistas ou especializadas, respectivamente. Fotos: Caio S. Ballarin ..... **33**

**Figura 1.5** Ecótipo anão do pequi (*Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*, Caryocaraceae) e seu principal visitante floral. O ecótipo anão do pequi tem todo seu tronco escondido sob o solo (A). Após um evento de queimada, somente sua folhas e flores estão expostas sobre o solo. Sua parte aérea pode alcançar cerca de no máximo 1,5 metros de altura. Os principais visitantes do pequi-anão são abelhas de grande porte, tal como a espécie de *Xylocopa* sp. (B). Fotos: CSB (A); Felipe Amorim (B). ..... **35**

**Figura 1.6** Florestal Estadual de Botucatu (FEB). Abrigando três fitofisionomias – campo sujo, campo limpo úmido e mata de galeria inundável – a FEB é predominantemente ocupada por vegetação de hábito herbáceo-arbustivo. Foto: Diego S. Podadera ..... **37**

**Figura 1.7** Eventos de fogo e geada na FEB. Ambos os distúrbios ambientais (i.e., fogo e geada) afetam a vegetação. A recorrência destes definirá se eles representam uma pressão seletiva às plantas sujeitas a esses impactos. De maneira mais recorrente, o fogo influencia a comunidade vegetal (A). Algumas espécies de plantas apresentam cascas grossas que as permitem resistir ao fogo (C). Já outras, podem não possuir tecido de crescimento secundário e perdem sua parte aérea. Entretanto, são resilientes ao fogo pois logo rebrotam a partir da indução de crescimento de tecidos jovens (E). A geada por sua vez é um evento menos recorrente na FEB, ocorrendo em intervalos maiores de tempo. Ainda assim, ela também afeta a parte aérea da comunidade vegetal (B). Essa espécie de planta podem ter suas folhas cobertas por camadas de gelo (D). Ao depositar-se sobre o solo (F), camadas de gelo também podem atingir plantas herbáceas e rasteiras. Fotos: Felipe Amorim (B, D, e F); Diego S. Podadera (A); Caio S. Ballarin (C; E). ..... **39**

**Figure 2.1** Diversity of diurnal (left panel) and nocturnal (right panel) pollinators that feed on floral nectar of different groups of plants. A) The oil-collecting bee, *Centris nitens*, approaching the nectar-producing flowers of *Palicourea rigida* Kunth (Rubiaceae). B) The Malachite sunbird, *Nectarinia famosa*, visiting the flowers of *Aloe striatula* Haw (Asphodelaceae). C) A long-tongued Nemestrinidae fly (possibly an undescribed *Prosoeca* species) visiting the flower of *Habenaria dives* Rchb.f. (Orchidaceae). D) The great fruit-eating bat, *Artibeus lituratus*, visiting the flower of *Pseudobombax longiflorum* (Mart.) A. Robyns (Malvaceae). E) The White-eared opossum, *Didelphis albiventris*, licking nectar on the inflorescence of the holoparasitic *Scybalium fungiforme* Schott & Endl. (Balanophoraceae). F) The long-tongued hawkmoth, *Manduca rustica* (proboscis 13 cm long), visiting the flower of *Tocoyena formosa* (Cham. & Schltdl.) K. Schum. (Rubiaceae). Photos: Felipe Amorim. .... **59**

**Figure 2.2** Overview of the spatial distribution of sampled plant species and communities globally and the representation of the sampling effort among angiosperm families in the dataset. A) Global map indicating the location of all plant species (dark grey circles) and plant communities (red triangles) sampled for this study, using both the taxonomic-based approach and the community-level (macroecological) approach. B) Sampling effort in each angiosperm plant family, represented by the percentage of species sampled per family. Plant families with more than 1% of total species samples are shown in blue, while those with less are shown in orange. Notably, sampling effort reached more than 1% in most plant families, including the five plant families that rely on animal pollination and have the largest number of species, such as Asteraceae, Orchidaceae, Fabaceae, Rubiaceae and Lamiaceae. There were only four families with a sampling below 1%, including Cyperaceae (0.4%), Fagaceae (0.9%), Juncaceae (0.2%), and Urticaceae (0.5%). ..... **62**

**Figure 2.3** Global distribution of nectar-producing animal-pollinated plants and Shannon's diversity ( $H'$ ) of floral resources. A) Distribution of nectar-producing plants ( $n = 162$  plant communities). B) Proportion of nectar-producing plants in response to variations in latitude and altitude. C) Distribution of floral resource diversity ( $n = 87$  plant communities). D) Floral resource  $H'$ 's diversity in response to variations in latitude and altitude. In both maps, point size represents the variation in altitude, and the colour gradient represents the proportion of nectar-producing plants (A) or the  $H'$ 's diversity of floral resources (C). ..... **68**

**Figure 2.4** Global trends in nectar production across world climatic zones and its correlation with the Shannon's diversity ( $H'$ ) of floral resources. A) Proportion of animal-pollinated nectar-producing plants in plant communities across the climatic zones worldwide. The mean proportion of biotic-pollinated plants that produce nectar progressively increases from the Tropical zone to the Arctic. In boxplots, the upper, central, and lower horizontal lines represent the upper quartile, the median, and the lower quartile, respectively. The whiskers extend to the maximum and minimum observed values. The violin plots overlaying the boxplots display the data density reflecting the distribution shape. B) Correlation between the proportion of nectar-producing plants and floral resource  $H'$ 's diversity ( $\rho = -0.98$ ;  $n = 87$ ). This analysis examines the co-variation between the proportion of nectar-producing in a sampled plant community and its floral resource  $H'$ 's diversity. As shown in Figure 1, the correlation plot also reveals clear patterns of variations in floral resources plants offer to pollinators across different latitudes and altitudes. Communities located at lower latitudes or elevations (presented by smaller and greenish points) generally exhibit a lower proportion of nectar-producing plants and higher floral resource diversity compared to communities located at higher latitudes and/or higher elevations (represented by bigger and reddish points). ..... **70**

**Figure 2.5** Influence of climatic variables on floral resource distribution in plant communities worldwide. A) Proportion of nectar-producing plants in response to variations in annual precipitation (AP; mm/year) and mean annual temperature (MAT; °C). B) Floral resource  $H'$ 's diversity in response to variations in annual precipitation (AP; mm/year) and mean annual temperature (MAT; °C). In both plots, point size represents the variation in AP, and the colour gradient represents the variation in MAT. .... **72**

**Figure 3.1** Variations in floral resource diversity through space and time in two consecutive flowering seasons. NMDS visualization of the floral resource diversity variations in space (A, among plots) and time (B, among fortnight censuses). Point dispersion depicts variations in the composition and Shannon ( $H'$ ) diversity of floral resources in different plots (A) and fortnights (B), discriminated by colour. Point shape depicts different flowering seasons. Variation in space (C, among plots) of  $H'$  diversity of floral resources, measured in each plot in a given fortnight. Variation in time (D, among fortnight censuses) of  $H'$  diversity of floral resources measured in each fortnight in a given plot. The colour gradient from blue to black represents  $H'$ 's diversity of floral resources (low levels in blue; high levels in black). ..... **112**

**Figure 3.2** Variation in nestedness (A) and modularity (B) in plant-bee interaction networks as a function of changes in floral resource diversity. Floral resource diversity was expressed as the Shannon ( $H'$ ) diversity of floral resources. Network nestedness (A) was expressed as the transformed weighted nestedness ( $\Delta wNODF$ ), while modularity (B) was expressed as the transformed weighted modularity ( $\Delta Q'_w$ ). Points correspond to raw data in each spatiotemporal sampling census (i.e., a plot in a specific fortnight period). ..... **113**

**Figure 3.3** Spatiotemporal influences of the floral resource diversity on interaction patterns within plant-bee interaction networks. Three networks in (A) and (B) depict examples of plant-bee interactions sampled in three spatiotemporal sampling censuses with very low (A) or high (B) Shannon ( $H'$ ) diversity of floral resources. Black nodes represent bees, and blue and beige nodes indicate plants offering generalised or specialised floral resources, respectively.  $H'$ 's diversity of floral

resources and network size (NS) are described in each network. Networks in (A) and (B) highlight the higher participation of plant species with specialised floral resources in scenarios where the diversity of floral resources is higher. Networks in (A) and (B) also highlight that network modules (i.e., interaction compartmentalisation) are more common in scenarios with higher floral resource diversity (in B). Figure (C) and (D) represents the relationship between floral resource richness (C) or floral resource diversity (D) and the number of interactions performed by plants offering generalised (blue) or specialised (beige) floral resources. ....114

**Figure 3.4** Relative frequency of plant species offering distinct types of floral resources in different motif classes. Positions in core–peripheral motifs (i.e., nested motif class; A) are more occupied by plant species offering generalised floral resources (in blue) in high floral resource diversity scenarios, where species offering specialised floral resources show a lower frequency of these interaction motifs. Fully-connected motifs (i.e., modular motif class; B) are more represented by plant species offering specialised floral resources (in beige) in high floral resource diversity scenarios. Both species groups respond differently to increases in Shannon ( $H'$ ) of floral resources by diverging in the type of motifs where they more frequently participate. Black dots in the right panels depict bee species. Blue dots depict plants offering generalised floral resources (GP), whereas beige dots depict plants offering specialised floral resources (SP). Adjacency matrices in (A) and (B) help to illustrate how the core–peripheral motif favours network nestedness, whereas the fully-connected motif favours network compartmentalisation (i.e., modularity). ....116

**Figure 3.5** Variation in nestedness and modularity contribution by plant species in relation to changes in Shannon ( $H'$ ) resource diversity. Blue lines represent changes in the nested (A) or modularity (B) contribution of plant species offering generalised types of floral resources (i.e., nectar- or non-buzz-pollinated-pollen plants). Beige lines represent the contribution of plant species offering specialised types to nestedness (A) and modularity (B). The dashed line in both graphs depicts that the contribution to nestedness or modularity equals zero. Values above this threshold represent a positive contribution to nestedness or modularity, whereas values below this threshold represent a negative contribution to both topological patterns. Within module degree was used as a proxy for modularity contribution. ....117

**Figure 3.6** Structural equation models (SEMs) depicting the influence of floral resource diversity on network structure and assembly at multiple levels of network organization. SEMs were built for each plant specialisation group. Blue (A) and beige (B) panels show the influence of floral resource diversity on plants providing generalised (e.g., nectar) or specialised floral resources (e.g., oil), respectively. The thickness and color intensity of each arrow illustrate the standardized path coefficients. Arrows in black and red indicate positive and negative correlations between variables, respectively. ....119

**Figure 4.1** Floral resource-mediated plant-bee interaction networks. Layers are color-coded in the schematic design (a) based on the resource type provided by plants to bees (nectar - blue; pollen - yellow; oil - red). Observed multilayer interaction network (b) illustrates plants (gray circles) linked to bees (black diamonds), depending on the resource that mediates the interaction between them. The discrete colors in links follow the same palette as the schematic design. Interaction frequency (i.e., number of links) and network size (i.e., the sum of plants and bees interacting mediated by a given floral resource) of each resource-mediated layer within the multilayer network are depicted in (c). Sampling completeness in all resource-mediated layers exceeded 70% (d). ....154

**Figure 4.2**  $\beta$ -diversity of bee assemblages that use different floral resources. Dissimilarities among bee assemblages are higher when comparing bee intraguild that collect oil or nectar and oil or pollen. Bee assemblages collecting nectar or pollen show higher taxonomical similarity. The compact letter displays significant differences among the  $\beta$ -diversity of bee assemblages after a Tukey *posthoc* test. ....160

**Figure 4.3** Patterns of resource use and network structure in bee assemblages that collect different floral resources within floral resource-mediated plant-bee interaction networks. Resource-mediated plant-bee interaction network presents different topology, size, and interaction frequency (a). Oil-mediated plant-bee interaction networks show higher niche overlap among bees (b). Community-wide specialization degree (c) did not differ among different floral resource-mediated plant-bee interaction networks, whilst there is a noticeable trend pointing to the low level of specialization in the network built with oil-mediated plant-bee interactions. Oil-mediated plant-bee interaction networks show low levels of network compartmentalization (i.e., modularity;  $\Delta Q'_w$ ; d). Despite not significantly differing, oil-mediated plant-bee interaction networks show marginally higher levels of network nestedness ( $\Delta wNODF$ ; e). The compact letter displays significant differences among network metrics extracted for each network after a Tukey posthoc test. “n.s.” depicts no significant differences among floral resource-mediated plant-bee interaction networks.....161

**Figure 4.4** Multilayer metrics of the floral resource-mediated multilayer plant-bee network. Ranking of bee species (left panel) and the influence of bee traits on their role in connecting layers and maintaining stable the multilayer resource-mediated plant-bee interaction network (right panel). The multilayer metrics are: multilayer multidegree (a and b), node versatility (PageRank; c and d), closeness centrality (e and f),  $k$ -coreness (g and h), and standard deviation degree (i and j). Black bars in the left panel represent bee species' roles in the entire multilayer network. The blue, yellow, and red colors represent bee species' role in the nectar-mediated, pollen-mediated, and oil-mediated layers, respectively. Green and purple colors in the right panel represent bee types according to their partner flexibility (i.e., oligolectic and polylectic). The size and the shape of the points in the right panel depict, respectively, the bee size (i.e., small, medium, and large), and the range of their resource use, i.e., whether they are able to sonicate for pollen collection, if they are able to collect oil, both types of resources or do not exhibit any different behavior during floral resource collection .....165

**Figure 4.5** Variations in bee species' role in the multilayer network based on bee functional traits. NMDS visualization of the variations of bee species' role on the resource-mediated plant-bee multilayer network. Point colors and shapes differ bees according to their type based on partner flexibility and resource-use breadth, respectively. Point size illustrates bee size. ....166

**Figure 5.1** Community-wide floral production before and after a fire event in burned and unburned plots. Floral abundance (A), plant species richness (B) and Shannon ( $H'$ ) diversity of flora resources (C) before and after the fire event that burned half of the plots Compact letter displays depicts differences among plots in the before-after-impact-control experiment after a Tukey *posthoc* comparisons of pair of means. Red and beige boxplots refer to burned and unburned plots, respectively. Red boxplots in before panels refer to plots in pre-burned situations. “n.s.” means no significant differences among treatments.....200

**Figure 5.2**  $\beta$ -diversity of floral resources in burned and unburned plots across space and time. Sorensen  $\beta$ -diversity of floral resources was divided into two components: the component informing whether  $\beta$ -diversity was caused due to the turnover of floral resources ( $\beta_{turn}$ ) or the component informing whether  $\beta$ -diversity was caused due to nested assembling of floral resources within communities ( $\beta_{nest}$ ). The summation of both components gives the entire value of  $\beta$ -diversity of floral resources ( $\beta_{total}$ ). (A) depicts the spatial dissimilarities in floral resources among burned (red) and unburned (beige) plots. (B) depicts the representativeness in percentage of  $\beta_{nest}$  and  $\beta_{turn}$  in composing the spatial dissimilarities (i.e.,  $\beta_{total}$ ) among floral resources in burned and unburned plots. (C) depicts the temporal dissimilarities in floral resources among burned and unburned plots. (D) depicts the representativeness in percentage of  $\beta_{nest}$  and  $\beta_{turn}$  in composing the temporal dissimilarities (i.e.,  $\beta_{total}$ ) among floral resources in burned and unburned plots.....203

**Figure 5.3** Floral resource-mediated plant-bee interactions network structure before and after a fire event in burned and unburned plots. Plant-bee interaction network (A) polling data on unburned and burned plots during the second year of sampling, when the fire took place. Circles in beige (unburned plots) or red (burned plots) represent plant species whereas circles in black represent bee species. The thickness of gray arrows represent pairwise plant-bee interaction frequency. Community-wide specialization degree (B), transformed-weighted nestedness (C), transformed-weighted modularity (D), and network robustness to plant species loss (E) before and after the fire event that burned half of the plots. Compact letter displays the differences among plots in the before-after-impact-control experiment after a Tukey *posthoc* comparisons of pair of means. Red boxplots before panels refer to plots in pre-burned situations. “n.s.” means no significant differences among treatments. ....205

**Figure 5.4**  $\beta$ -diversity of plant-bee interactions in burned and unburned plots. Interaction  $\beta$ -diversity of plant-bee interactions was divided into two components: the component informing whether  $\beta$ -diversity was caused due to the rewiring of plant-bee interactions ( $\beta_{OS}$ ) or the component informing whether  $\beta$ -diversity was caused due to turnover of plant-bee interaction ( $\beta_{ST}$ ). The summation of both components gives the entire value of interaction  $\beta$ -diversity ( $\beta_{WN}$ ). (A) depicts the decomposition of plant-bee  $\beta$ -diversity in burned (red) and unburned (beige) plots. (B) depicts the representativeness in percentage of  $\beta_{OS}$  and  $\beta_{ST}$  in composing the plant-bee interaction dissimilarities (i.e.,  $\beta_{WN}$ ) in burned and unburned plots. ....206

**Figure 5.5** Spatiotemporal  $\beta$ -diversity of plant-bee pairwise interactions in burned and unburned plots across space and time. Spatial (A) and temporal (B) dissimilarities among plant-bee pairwise interactions was divided into two components: the component informing whether  $\beta$ -diversity was caused due to the spatiotemporal movement of pairwise interactions present in both flowering seasons ( $\beta_{OS}$ ) or the component informing whether  $\beta$ -diversity of pairwise interaction was caused by the entrance or exit the new pairwise interactions, subplots or pairwise weeks ( $\beta_{ST}$ ). The summation of both components gives the entire value of pairwise interaction  $\beta$ -diversity ( $\beta_{WN}$ ). Burned plots are presented in red, and unburned plot, in beige.....207

**Figure 6.1** Location of the study sites where *Caryocar brasiliense* were studied. Botucatu - BTU: the southernmost region of Cerrado, where *C. brasiliense* present the dwarf ecotype (green circle) and Caldas Novas - CD and Uberlândia - UB, sites in the core region of the Cerrado, where *C. brasiliense* present the arboreal ecotype (purplish diamonds). The polygon in beige represents the Cerrado domain. ....236

**Figure 6.2** Floral attributes of the flowers of *Caryocar brasiliense* ecotypes. Floral dimensions of the dwarf (green) and arboreal (purplish) ecotypes (a). In the non-metric MultiDimensional Scaling (NMDS; b), green circles represent the dwarf ecotype, located in Botucatu (BTU), within, the southernmost region of Cerrado, and purplish diamonds represent the arboreal ecotype, located in Uberlândia (UB) and Caldas Novas (CD), within the core region of the Cerrado.....241

**Figure 6.3** Nectar secretion pattern of the dwarf ecotype of *Caryocar brasiliense* over flower lifespan in the southernmost region of the Brazilian Cerrado. (a) amount of sugar (in milligrams), (b) nectar volume (in microliters) and (c) sugar concentration (percentual of mass/mass). Different letters above the boxplot represent significant differences ( $P < 0.05$ ) among each period of nectar sampling after the Tukey *post hoc* test for multiple comparisons among pairs of means. ....242

**Figure 6.4** Bee visits on *Caryocar brasiliense* throughout the day. Bee visits per hour on the dwarf ecotype of *C. brasiliense* (a). Visits by bees are grouped according to their sizes: large (black), medium (brown) and small (light blue). Relationship between daily rhythm of nectar production (in terms of mass) by the dwarf ecotype of *C. brasiliense* and the number of bee visits on its flowers (b). Black, brown and light blue circles depict the frequency of large, medium and small bees, respectively. ....244

**Figure 6.5** Reproductive output of the dwarf ecotype of *Caryocar brasiliense* after exclusion experiment. Fruit set (a) is represented as the percentage of flowers converted into fruits. Seed set (b) is represented as number of seeds in each flower. Blue and yellow circles depict nocturnal and daily excluded treatments, respectively. Different letters above the boxplot represent significant differences ( $P < 0.05$ ) among each period of nectar sampling after the Tukey *post hoc* test for multiple comparisons among pairs of means. ....245

**Figure 6.6** Genome size and chromosome number of *Caryocar brasiliense*. (a) Representative histogram of an arboreal individual from core Cerrado. (b) Overlay of histograms (a in purple) and (c in blue). (c) Representative histogram of a dwarf individual from southernmost Cerrado. The insert in (c) shows metaphase I and the below bar represents 10 $\mu$ m. (d) Detail of metaphase I showing the 23 chromosome pairs. ....246

**Figure 7.1** Modelo exemplificado de “redes dentro de redes”. Diferentes abordagens de avaliação da rede de interação (e.g., espaço-temporal ou trófico funcional) podem revelar diferentes aspectos topológicos da rede. Na perspectiva espaço-temporal (a), observa-se que recursos de uso restrito (i.e., mediando interações especializadas) tal como óleo, perfume e resinas são importantes para criação de compartimentos (i.e., módulos). Já na perspectiva trófico-funcional (b), observa-se que redes construídas pela interação planta-polinizador mediadas por recursos de uso comum (e.g., néctar e pólen) são também capazes de gerar compartimentos quando estudadas separadamente. Em contrapartida, interações mediadas por óleo, recurso floral de uso restrito, quando estudadas isoladamente, geram redes aninhadas, generalistas e sem compartimentalização. Isso exemplifica o potencial da formação de redes dentro de redes (c). ....270

**Figura 7.2** O fogo como fonte de variabilidade espacial e temporal na disponibilidade de recursos e interações. Mesmo não apresentando influência na estabilidade estrutural e na robustez da rede de interações planta-abelha à perda de espécies (a), o fogo traz mobilidade espaço-temporal para interações pareadas planta-abelha (b). A previsibilidade de encontrar um mesmo par de espécies de plantas e abelhas interagindo em um mesmo lugar e em um mesmo período em parcelas não queimadas é maior que em parcelas queimadas, uma vez que há, nestas últimas maior deslocamento espaço-temporal da interação pareada entre plantas e abelhas. ....273

## LISTA DE TABELAS PRINCIPAIS

**Table 2.1** Model selection of the multi-predictor additive mixed-models explaining the variation of the proportion of nectar-producing plants and Shannon's diversity of floral resources ( $H'$ ) within sampled communities following variations in biogeographical predictors. Evaluation of the multiple predictor variables is indicated through  $\Sigma\omega_i$ . Variables with  $\Sigma\omega_i > 0.8$  are in bold and represent the most probable predictors in explaining variations in nectar production and floral resource diversity across plant communities worldwide.  $\omega_i$  depicts the probability of the model with the lowest Akaike information criterion corrected for small samples (AICc) being the best fit. .... **69**

**Table 2.2** Model selection of the multi-predictor additive mixed-models explaining the variation of the proportion of nectar-producing plants and Shannon's diversity of floral resources ( $H'$ ) within sampled communities following variations in environmental predictors. Evaluation of the multiple predictor variables is indicated through  $\Sigma\omega_i$ . Variables with  $\Sigma\omega_i > 0.8$  are in bold and represent the most probable predictors in explaining variations in nectar production and floral resource diversity across plant communities worldwide.  $\omega_i$  depicts the probability of the model with the lowest Akaike information criterion corrected for small samples (AICc) being the best fit. MAT is the mean annual precipitation; AP is the annual precipitation; ET is the evapotranspiration; VI is the vegetation coverage. .... **71**

**Table 4.1** Model selection and averaging for linear models explaining the variation bee species role in connecting layers in the floral resource-mediated multilayer network. The likelihood of the predictor variables in explaining multilayer metrics is indicated by  $\Sigma\omega_i$ . Superscripted number in each explanatory variable indicate the linear model in which it was found to significant after AICc model selection. Variables with  $\Sigma\omega_i > 0.5$  are shown in bold and represent the most probable predictors in explaining variations in bee species role in connecting floral resource-mediated layers.  $\chi^2$  goodness of fit and p-value (p) for each variable in linear models are provided. In each model, variables with p-value  $< 0.05$  are shown in bold.  $\omega_i$  depicts the probability of the model with the lowest AICc to be the best fit. AICc and  $R^2$  are also provided. .... **163**

**Table 5.1** Floral resource production before and after the fire event in burned and unburned plots. P-values indicate significant differences through means pairwise comparisons among plots before (*i.e.*, unburned S1 and pre-burned plots) and after (*i.e.*, unburned S2 and burned) the fire event. ... **201**

**Table 6.1** Flower morphometric traits of the dwarf and the arboreal ecotypes of *Caryocar brasiliense*. Letters after Mean  $\pm$  SD values depicts multiple comparisons among ecotypes with a Tukey post-hoc test. Numbers subscript before F values represent degrees of freedom. .... **243**

## LISTA DE FIGURAS SUPLEMENTARES

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                          |            |
|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Supplementary Figure S2.1</b> Flow diagram of the search routine to estimate how many animal-pollinated plants are nectar-producing. The red box shows an example of the keywords used in this study. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                            | <b>95</b>  |
| <b>Supplementary Figure S2.2</b> Spatial autocorrelation in generalised additive mixed models related to the biogeographical predictor variables. In (a) spline correlograms and in (b) Partial Mantel correlogram showing autocorrelation in the first 2 of 15 distance classes for the proportion of nectar-producing angiosperms. In (c) spline correlograms and in (d) Partial Mantel correlogram showing no autocorrelation in any of the 14 distance classes for the Shannon diversity of floral resources. ....                                                                                                                                                                                                                                                                   | <b>96</b>  |
| <b>Supplementary Figure S2.3</b> Spatial autocorrelation in generalised additive mixed models related to the environmental predictor variables. In (a) spline correlograms and in (b) Partial Mantel correlogram showing autocorrelation in the 4 of 15 distance classes for the proportion of nectar-producing angiosperms. In (c) spline correlograms and in (d) Partial Mantel correlogram showing no autocorrelation in any of the 14 distance classes for the Shannon diversity of floral resources. Acronyms “MAT” refers to mean annual temperature, and “AP” refers to annual precipitation. ....                                                                                                                                                                                | <b>97</b>  |
| <b>Supplementary Figure S3.1</b> Framework for data collection and plant-bee network construction. Plots (A) as spatial series of sampling units (n = 12 plots) in which data regarding floral resource diversity and plant-bee interactions was collected. Fortnights (B) defining a temporal series of sampling units (n = 30 fortnights) in which data regarding floral resource diversity and plant-bee interactions were obtained. Plot and fortnight units were joined as spatiotemporal sampling censuses (C) to evaluate floral resource diversity and plant-bee interaction networks. ....                                                                                                                                                                                      | <b>141</b> |
| <b>Supplementary Figure S3.2</b> Sampling completeness of plant-bee interaction networks. The overall plant-bee interaction network, i.e., merging all temporal interaction matrices (n= 180 matrices per year) built for each spatiotemporal census (n= 12 plots in space) in each flowering season, presented high values of sampling completeness both in the first (A) and second (B) flowering seasons. The frequency distribution of sampling completeness values for plant-bee networks constructed in each spatiotemporal sampling census (the finest-scale sampling resolution used in this study, C) varied but generally presented values above 65% completeness (a modal completeness of $66.1 \pm 22.4$ ). ....                                                             | <b>142</b> |
| <b>Supplementary Figure S3.3</b> Sampling completeness comparisons among different plots and fortnights. Sampling completeness of plant-bee interaction networks in spatiotemporal sampling censuses was compared to evaluate if they differ between plots (A) and fortnights (B) by performing two generalized linear models (GLM) with quasibinomial error distribution. Sampling completeness did not differ among plots (i.e., with all the temporal censuses pooled for the same plot; $\chi^2_{11, 327} = 14.05$ ; $R^2 = 0.04$ ; $p = 0.23$ ). Still, sampling completeness differed in a minor fraction (4 out of 15) of the fortnights (i.e., with all the plot-census data pooled for a given fortnight period; $\chi^2_{14, 324} = 54.37$ ; $R^2 = 0.15$ ; $p < 0.01$ ). .... | <b>143</b> |
| <b>Supplementary Figure S4.1</b> Sampling completeness among different resource-mediated network built in each plot. Differences among sampling completeness for each resource-mediated plant-bee interaction networks in plots was compared through a generalized linear model (GLM) with quasibinomial error distribution. Sampling completeness were higher in oil-mediated plant-bee interactions networks; $\chi^2_{1, 35} = 25.83$ ; $R^2 = 0.48$ ; $p < 0.01$ ). Nevertheless, nectar-mediated and pollen-mediated networks also exhibited consistently high levels of sampling completeness ( $70.9\% \pm 12.7$ ; and $59.9\% \pm 15.7$ , respectively). ....                                                                                                                    | <b>184</b> |

|                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                     |            |
|---------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| <b>Supplementary Figure S4.2</b> Correlations between multilayer network metrics revealing bee roles in the resource-mediated multilayer network. Graphs in purple depict the correlation in scatterplots. Pink density plots depicts the distribution of values obtained by each bee species. Values represent correlation after Spearman's correlation tests and significance (*, $p < 0.05$ ; **, $p < 0.01$ ; ***, $p < 0.001$ ). .....                                                                                                                                                                                                                                                                         | <b>185</b> |
| <b>Supplementary Figure S5.1</b> Study site and fire documentation. Botucatu Forest State (BSF) and the region where the fire took place, burning half of the plots (A). Burned (B) and unburned (C) plot profiles two weeks after the fire event. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                             | <b>225</b> |
| <b>Supplementary Figure S5.2</b> Vegetation responses to the fire event. Vegetation profile two weeks (A), one month (B), and three months (C) after the fire event. ....                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                                           | <b>226</b> |
| <b>Supplementary Figure S5.3</b> Framework for evaluating changes in floral resource presentation and plant-bee interactions after the fire event. Figure (A) represents one of the 12 plots we used in this study, of which six plot were burned in the second flowering season while other six plots remained unburned. We evaluated whether fire influenced the floral abundance, and plant species composition (A) and the Shannon diversity of floral resources (B). We also evaluated if fire influenced the patterns of resource use and the structure of the plant-bee interaction network (D). ....                                                                                                        | <b>227</b> |
| <b>Supplementary Figure S5.4</b> Framework for evaluating spatiotemporal changes in floral resource diversity triggered by fire. Figure (A) represents the spatial evaluation of the changes in floral resource $\beta$ -diversity in the grain scale ( <i>i.e.</i> , among pairwise grids). Spatial $\beta$ -diversity was assessed by the mean $\beta$ -diversity (Sorensen index) of floral resources per plot. Figure (B) represents the temporal evaluation of the changes in floral resource $\beta$ -diversity in the fine-temporal scale ( <i>i.e.</i> , among pairwise weeks). Temporal $\beta$ -diversity was assessed by the mean $\beta$ -diversity (Sorensen index) of floral resources per week. .... | <b>228</b> |

## LISTA DE TABELAS SUPLEMENTARES

**Supplementary Table S2.1** Concurvity between latitude and altitude. Summary values of concurvity among the numerical predictors. Concurvity measures the multicollinearity between variables in additive models. That is, to what extent smooth terms can be approximated or equaled to other smooth terms in the model. Values lower than 0.8 indicates low levels of concurvity. ....**93**

**Supplementary Table S2.2** Concurvity between mean annual temperature (MAT) and annual precipitation (AP). Summary values of concurvity among the numerical predictors. Concurvity measures the multicollinearity between variables in additive models. That is, to what extent smooth terms can be approximated or equaled to other smooth terms in the model. Values lower than 0.8 indicates low levels of concurvity. ....**94**

**Supplementary Table S3.1** Plant species sampled in the study. Taxonomic identity, and floral resource offered are provided. Moreover, plant species were classified according to its floral resource specialisation. Plants species offering nectar, “regular” pollen (i.e., pollen of non-buzz-pollinated plant species), both were grouped in the generalised floral resource group. Plant species providing pollen (exclusively removable by vibration-producing bee species), oil, fragrances or floral tissues were grouped in the specialised floral resource group. ....**137**

**Supplementary Table S6.1** Study sites. Localities of the study sites for the study with *Caryocar brasiliense* ecotypes. ....**259**

**Supplementary Table S6.2** Sampling effort and visitation frequency. Sampling effort and floral visitation in the dwarf ecotype of *Caryocar brasiliense* during the day and the night. ....**260**

**Supplementary Table S6.3** Bee visitors. Species of bees visiting the dwarf ecotype of *Caryocar brasiliense*. ....**261**

# SUMÁRIO

|          |                                                                                                                                                            |           |
|----------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>1</b> | <b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>                                                                                                                               | <b>20</b> |
| 1.1      | INTRODUÇÃO.....                                                                                                                                            | 22        |
| 1.1.1    | <i>Interação planta-polinizador mediada por recursos florais como modelo de estudos ecológicos</i> .....                                                   | 22        |
| 1.1.2    | <i>Recursos florais como mediadores de interações consumidor-recurso</i> .....                                                                             | 23        |
| 1.1.3    | <i>Variações qualitativas de recursos florais</i> .....                                                                                                    | 27        |
| 1.1.4    | <i>Influência dos recursos florais na organização de interações planta-polinizador em múltiplas escalas ecológicas: questões em aberto</i> .....           | 28        |
| 1.1.5    | <i>Abelhas, sua ampla gama de utilização dos recursos florais, e importância para o funcionamento do ecossistema</i> .....                                 | 31        |
| 1.1.6    | <i>O Cerrado como ecossistema modelo para investigar interação entre plantas e abelhas em diferentes níveis de organização biológica</i> .....             | 33        |
| 1.1.7    | <i>A preciosidade da Floresta Estadual de Botucatu (FEB): um mosaico fitofisionômico de Cerrado preservado no município</i> .....                          | 35        |
| 1.1.8    | <i>Implicações do estudo sobre recursos florais para o avanço epistemológico e aplicado da Ecologia em múltiplos níveis de organização biológica</i> ..... | 39        |
| 1.2      | OBJETIVOS E HIPÓTESES .....                                                                                                                                | 41        |
| 1.3      | REFERÊNCIAS.....                                                                                                                                           | 45        |
| <b>2</b> | <b>CAPÍTULO I .....</b>                                                                                                                                    | <b>56</b> |
| 2.1      | INTRODUCTION .....                                                                                                                                         | 58        |
| 2.2      | MATERIALS AND METHODS.....                                                                                                                                 | 60        |
| 2.2.1    | <i>Floral nectar production in flowering plants</i> .....                                                                                                  | 60        |
| 2.2.2    | <i>Focal-species and community-level datasets</i> .....                                                                                                    | 61        |
| 2.2.3    | <i>Data analyses</i> .....                                                                                                                                 | 63        |
| 2.3      | RESULTS .....                                                                                                                                              | 67        |
| 2.4      | DISCUSSION.....                                                                                                                                            | 73        |
| 2.5      | CONCLUSION.....                                                                                                                                            | 78        |
| 2.6      | ACKNOWLEDGEMENTS .....                                                                                                                                     | 78        |
| 2.7      | REFERENCES.....                                                                                                                                            | 80        |
| 2.8      | SUPPLEMENTARY MATERIAL .....                                                                                                                               | 93        |
| <b>3</b> | <b>CAPÍTULO II .....</b>                                                                                                                                   | <b>98</b> |
| 3.1      | INTRODUCTION .....                                                                                                                                         | 101       |
| 3.2      | MATERIAL AND METHODS.....                                                                                                                                  | 103       |
| 3.2.1    | <i>Study site</i> .....                                                                                                                                    | 103       |
| 3.2.2    | <i>Floral resource diversity and plant–bee interactions in spatiotemporal units</i> .....                                                                  | 104       |
| 3.2.3    | <i>Spatiotemporal changes in floral resource diversity</i> .....                                                                                           | 105       |
| 3.2.4    | <i>Floral resource diversity and network structure</i> .....                                                                                               | 106       |
| 3.2.5    | <i>Floral resource diversity and interaction configuration</i> .....                                                                                       | 107       |
| 3.2.6    | <i>Plant assembling roles</i> .....                                                                                                                        | 108       |
| 3.2.7    | <i>Integrating network assembly and structure across levels of network organization</i> .....                                                              | 110       |
| 3.3      | RESULTS .....                                                                                                                                              | 111       |
| 3.3.1    | <i>Spatiotemporal changes in floral resource diversity</i> .....                                                                                           | 111       |
| 3.3.2    | <i>Floral resource diversity and network structure</i> .....                                                                                               | 112       |
| 3.3.3    | <i>Floral resource diversity and interaction configuration</i> .....                                                                                       | 113       |
| 3.3.4    | <i>Plant assembling roles</i> .....                                                                                                                        | 115       |
| 3.3.5    | <i>Integrating network assembly and structure across levels of network organization</i> .....                                                              | 118       |
| 3.4      | DISCUSSION.....                                                                                                                                            | 119       |
| 3.5      | CONCLUSION.....                                                                                                                                            | 124       |

|       |                                                                                                 |            |
|-------|-------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 3.6   | ACKNOWLEDGMENTS .....                                                                           | 124        |
| 3.7   | REFERENCES.....                                                                                 | 125        |
| 3.8   | SUPPLEMENTARY MATERIAL .....                                                                    | 137        |
| 4     | <b>CAPÍTULO III.....</b>                                                                        | <b>144</b> |
| 4.1   | INTRODUCTION .....                                                                              | 147        |
| 4.2   | MATERIAL AND METHODS .....                                                                      | 150        |
| 4.2.1 | <i>Study site.....</i>                                                                          | 150        |
| 4.2.2 | <i>Plant community composition and interaction sampling.....</i>                                | 151        |
| 4.2.3 | <i><math>\beta</math>-diversity of bee assemblage and network structure.....</i>                | 152        |
| 4.2.4 | <i>Multilayer network and bee species' role in connecting layers.....</i>                       | 153        |
| 4.2.5 | <i>Data analysis.....</i>                                                                       | 157        |
| 4.3   | RESULTS .....                                                                                   | 159        |
| 4.4   | DISCUSSION .....                                                                                | 166        |
| 4.5   | CONCLUSION .....                                                                                | 170        |
| 4.6   | ACKNOWLEDGMENTS .....                                                                           | 171        |
| 4.7   | REFERENCES.....                                                                                 | 171        |
| 4.8   | SUPPLEMENTARY MATERIAL .....                                                                    | 184        |
| 5     | <b>CAPÍTULO IV .....</b>                                                                        | <b>186</b> |
| 5.1   | INTRODUCTION .....                                                                              | 189        |
| 5.2   | MATERIAL AND METHODS .....                                                                      | 191        |
| 5.2.1 | <i>Study site.....</i>                                                                          | 191        |
| 5.2.2 | <i>Floral resource landscape and plant-bee interactions sampling .....</i>                      | 192        |
| 5.2.3 | <i>Spatiotemporal influence of fire on floral resource landscape.....</i>                       | 193        |
| 5.2.4 | <i>Spatiotemporal influence of fire on plant-bee interactions structure and stability .....</i> | 194        |
| 5.2.5 | <i>Spatiotemporal influence of fire on plant-bee interaction organization.....</i>              | 196        |
| 5.2.6 | <i>Data analysis.....</i>                                                                       | 197        |
| 5.3   | RESULTS .....                                                                                   | 199        |
| 5.3.1 | <i>Spatiotemporal influence of fire on floral resource landscape.....</i>                       | 199        |
| 5.3.2 | <i>Spatiotemporal influence of fire on plant-bee interactions structure and stability .....</i> | 203        |
| 5.3.3 | <i>Spatiotemporal influence of fire on plant-bee interaction organization.....</i>              | 206        |
| 5.4   | DISCUSSION.....                                                                                 | 207        |
| 5.5   | CONCLUSION .....                                                                                | 211        |
| 5.6   | ACKNOWLEDGMENTS .....                                                                           | 211        |
| 5.7   | REFERENCES.....                                                                                 | 212        |
| 5.8   | SUPPLEMENTARY MATERIAL .....                                                                    | 225        |
| 6     | <b>CAPÍTULO V.....</b>                                                                          | <b>229</b> |
| 6.1   | INTRODUCTION .....                                                                              | 232        |
| 6.2   | MATERIAL AND METHODS .....                                                                      | 235        |
| 6.2.1 | <i>Study species and sites.....</i>                                                             | 235        |
| 6.2.2 | <i>Floral traits .....</i>                                                                      | 237        |
| 6.2.3 | <i>Pollinators' frequency and efficiency .....</i>                                              | 238        |
| 6.2.4 | <i>Cytogenetic analysis: genome size estimation and chromosome number.....</i>                  | 239        |
| 6.3   | RESULTS .....                                                                                   | 240        |
| 6.3.1 | <i>Floral traits .....</i>                                                                      | 240        |
| 6.3.2 | <i>Pollinators' frequency and efficiency .....</i>                                              | 243        |
| 6.3.3 | <i>Genome size and chromosome number .....</i>                                                  | 245        |
| 6.4   | DISCUSSION.....                                                                                 | 246        |
| 6.5   | CONCLUSION .....                                                                                | 250        |
| 6.6   | ACKNOWLEDGEMENTS .....                                                                          | 251        |
| 6.7   | REFERENCES.....                                                                                 | 251        |

|       |                                                                                                                              |            |
|-------|------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|------------|
| 6.8   | SUPPLEMENTARY MATERIAL .....                                                                                                 | 259        |
| 7     | <b>CONSIDERAÇÕES FINAIS E CONCLUSÃO.....</b>                                                                                 | <b>262</b> |
| 7.1   | DISCUSSÃO GERAL .....                                                                                                        | 263        |
| 7.1.1 | <i>Sobre a distribuição global dos sistemas de interação planta-polinizador.....</i>                                         | 264        |
| 7.1.2 | <i>Sobre a organização e o funcionamento das interações planta-polinizador no espaço e tempo</i><br>267                      |            |
| 7.1.3 | <i>Sobre os aspectos funcionais dos órgãos reprodutivos responsáveis pelo acoplamento</i><br><i>planta-polinizador .....</i> | 273        |
| 7.2   | LINHAS DE PESQUISA ABERTAS .....                                                                                             | 276        |
| 7.3   | SUMÁRIO DOS PRINCIPAIS ACHADOS DA TESE.....                                                                                  | 278        |
| 7.4   | REFERÊNCIAS.....                                                                                                             | 279        |

# 1 INTRODUÇÃO GERAL

---

## 1.1 INTRODUÇÃO

### 1.1.1 *Interação planta-polinizador mediada por recursos florais como modelo de estudos ecológicos*

Um dos objetivos centrais da ecologia é entender como as interações entre as espécies e o meio no qual habitam moldam seus nichos ecológicos, influenciando a estrutura e o funcionamento das comunidades às quais pertencem (Vandermeer, 1972; Wiens, 2011). Uma questão chave para aprimorar tal entendimento é investigar os motivos pelos quais espécies desempenham papéis ecológicos distintos dentro de uma comunidade ecológica (*e.g.*, Shmida & Wilson, 1985; Tilman et al. 1997; Tilman, 2001; Rundle & Nosil, 2005). A polinização biótica apresenta uma particularidade interessante para a investigação dos distintos papéis ecológicos das espécies dentro da comunidade onde elas encontram-se inseridas, haja vista que ela compreende uma relação na qual organismos móveis (*i.e.*, animais) são responsáveis pela dispersão do pólen, componente crucial para reprodução de organismos sésseis (*i.e.*, as plantas; Ghazoul 2005). Esse fenômeno oferece pressões seletivas responsáveis por moldar os caracteres das flores, órgãos reprodutivos das plantas, de modo que elas apresentem atributos funcionais responsáveis pela atração e manutenção dos polinizadores (*i.e.*, atributos funcionais mediadores da interação planta-polinizador; Schaefer et al. 2004; Harder & Johnson 2009). Sendo assim, o papel ecológico das espécies de plantas pode ser investigado através de como, e com que frequência no espaço e no tempo, determinada espécie vegetal interage com polinizadores mediante a presença de determinados atributos florais.

Dentre tais atributos, os atrativos e recursos florais se destacam uma vez que o primeiro é responsável por sinalizar o potencial de interação ao visitante floral e, o segundo, responsável por promover a manutenção da interação no espaço e no tempo, dado que este representa uma recompensa ao visitante floral. Enquanto os atrativos florais estabelecem a comunicação entre plantas e polinizadores por meio de sinais químicos e visuais emitidos pelas flores e interpretados pelos polinizadores, recursos florais contribuem para a sobrevivência e reprodução das espécies de animais interagentes, uma vez que, invariavelmente, os alimentam, os protegem, ou os permitem se reproduzir. Deste modo,

recursos florais, o foco desta tese de Doutorado, tem fundamental importância para as interações planta-polinizador, pois permite que essas interações sejam consideradas interações ecológicas mediadas por recurso.

### **1.1.2 Recursos florais como mediadores de interações consumidor-recurso**

Indivíduos conseguem colonizar determinada comunidade biológica somente quando suas tolerâncias e seus requerimentos são atendidos (Hutchinson, 1957). Isso implica que tais organismos precisam não apenas ser capazes de superar filtros ambientais, mas também de adquirir recursos para sobreviver e se reproduzir em tal habitat (Laliberté et al. 2014). Assim sendo, indivíduos que não encontrem recursos disponíveis para sobreviver e se reproduzir não estarão presentes nestas comunidades, mesmo que as condições ambientais virtualmente os permitissem existir neste meio. Deste modo, a base de recursos que uma comunidade pode oferecer tem papel significativo na definição da identidade e distribuição das espécies que estarão presentes neste meio (Ollerton, 2006). Para além de definir a identidade de espécies presentes na comunidade, a base de recursos que uma comunidade oferece também determina a configuração e frequência das interações entre espécies, uma vez que grande parte dos recursos consumidos por uma determinada espécie é adquirido através da exploração de uma outra espécie (*e.g.*, interações consumidor-recurso, veja Worm et al. 2002).

Uma vez mediadas por recursos florais que são finitos no espaço e tempo, e que atendem à demandas impreteríveis para os animais interagentes sobreviverem e se reproduzirem, interações planta-polinizadores podem ser entendidas também como clássicas interações consumidor-recurso (Holland et al. 2005; Valdovinos & Marsland III, 2021). A abordagem consumidor-recurso apresenta uma base teórica e mecanicista sólida, fundamentada no amplo estudo das relações ecológicas antagonistas, como predação e competição (Lotka, 1926; Volterra, 1926; Gause, 1934; Elton, 1946; MacArthur & Levins, 1967; Abrams, 1987; Murdoch et al. 2003; Turchim et al. 2003). Desbruchar-se nesta base teórica se mostra relevante para melhor compreensão de interações mutualísticas e, em especial, interações planta-polinizador, pois esta leva em consideração que tanto a disponibilidade de espécies consumidoras (*e.g.*, predadores) quanto a de recursos (*e.g.*, presas) são dinâmicas, ou seja, flutuam no espaço e no tempo (Abrams, 1987; Ballarin et al.

2022a; Sponsler et al. 2023). Igualmente, interações planta-polinizadores mediadas por recurso também possuem dois componentes cujas disponibilidades flutuam no espaço e no tempo: espécies interagente e recursos florais mediadores (Sponsler et al. 2023). A oscilação destes dois componentes implica que a organização das interações entre as espécies envolvidas, por consequência, também oscilará espaço-temporalmente (Ballarin et al. 2022b; Hervías-Parejo et al. 2023; Sponsler et al. 2023).

O desafio de antecipar padrões de interações planta-polinizador se torna mais complexo quando estas são entendidas como dinâmicas e não estáticas. Em contrapartida, por debruçar-se em uma base mecanicista sólida, exaustivamente explorada no estudo de interações antagonísticas, investigar os padrões de interação planta-polinizador através da abordagem consumidor-recurso pode oferecer justificativas amplamente conhecidas, porém pouco empregadas no estudo deste modelo ecológico (i.e., polinização). Por exemplo, como explicar o fato de que, em dias consecutivos, um observador enfocado em coletar a frequência de interações entre um determinado indivíduo arbóreo em floração e uma determinada espécie de abelha pode obter frequências de interação drasticamente diferentes? A consideração deste tipo de interação mutualística como uma interação consumidor-recurso pode oferecer potenciais explanações para este fato. Em dias diferentes, este mesmo indivíduo arbóreo pode exibir quantias dramaticamente diferentes de flores, e isso influenciará a quantidade de abelhas capazes de visitar essas flores antes que o recurso seja deplecionado por completo (veja Ballarin et al. 2022b como exemplo). De modo similar, mesmo se o indivíduo arbóreo exibisse quantidade de flores semelhantes em dias consecutivos, o conteúdo de néctar que cada flor abriga pode variar naturalmente (Lanza et al. 1995; Guimarães et al. 2018; Maldonado et al. 2023), ou de acordo com a taxa de visitação de abelhas – quanto mais abelhas consumindo esse recurso, menos néctar cada uma destas flores abrigará (Ballarin et al. 2022b; Figura 1.1).



**Figura 1.1** Abelha *Bombus morio* visitando a flor da espécie vegetal *Borreria poaya* (Rubiaceae). Na foto, é possível observar os dois cenários hipotéticos que poderiam servir como justificativas ao fato do observador ter obtido frequências de visitação tão distintas de uma abelha a um mesmo indivíduo vegetal em dias consecutivos. No primeiro cenário, pode se observar que este indivíduo de *B. poaya* apresenta cicatrizes de botões florais (em roxo) com nectários sem néctar (centros esbranquiçados). Isso indica que em diferentes dias, este indivíduo de *B. poaya* pode exibir distintas quantidades de flores com nectários ativos. Já no segundo cenário, vê-se que a abelha *B. morio* está consumindo o néctar de uma flor de *B. poaya* de maneira tal que outros indivíduos de *B. morio* tenham menos néctar a sua disposição ao visitar esse mesmo indivíduo de *B. poaya*. Foto: Diego S. Podadera.

Embora a aplicação de teorias fundamentadas a partir de modelos de interações ecológicas antagonistas seja profícua para o melhor entendimento sobre interações mutualísticas, somente em períodos recentes o estudo de relações consumidor-recurso foi aplicado à mutualismos (Chase & Leibold, 2003; Holland et al. 2005; Holland & DeAngelis, 2010), e, em particular, às interações planta-polinizador (Valdovinos et al. 2013; Valdovinos, 2019; Sponsler et al. 2023). Ainda assim, neste espaço de duas décadas, observa-se que diversos são os ecólogos que adotam uma perspectiva dinâmica ao estudar os mutualismos entre plantas e animais (Bascompte & Jordano, 2014), levando em conta variações nessas relações ao longo do espaço e do tempo (Olesen et al. 2007, 2010; CaraDonna & Waser, 2020; Hervías-Parejo et al. 2023). Entretanto, embora este avanço seja perceptível em

número de estudos, diversas questões relacionadas ao dinamismo das interações planta-polinizador persistem. Deste modo, ainda não é possível antecipar de maneira completamente acurada como essas interações se configuram e como se modulam no espaço e no tempo.

Um dos fatores que contribui para dificultar o acréscimo de acurácia de modelos preditivos empenhados em antecipar padrões configuracionais de interação planta-polinizador é o fato de que, para além das flutuações das espécies interagentes taxonomicamente distintas e das flutuações quantitativas na disponibilidade de recursos, há que se levar em conta as flutuações qualitativas na disponibilidade de recursos. Em outras palavras, um observador não somente pode notar diferenças na frequência de interação entre abelhas e um indivíduo arbóreo devido as variações na disponibilidade de flores ou néctar. Além disso, diferenças marcantes na taxa de visitação de uma abelha a um indivíduo arbóreo podem se dar pelo comportamento da abelha ao coletar diferentes tipos de recursos. Por exemplo, esta determinada espécie de abelha pode estar empenhada em coletar recursos diferentes que esta planta oferece, tal como pólen ou néctar, nos diferentes dias em que a frequência de interação foi aferida pelo observador (veja Hagbery & Nieh, 2012). Finalmente, mesmo coletando o mesmo recurso, esta abelha pode exibir frequências de visitação diferentes uma vez que, em uma mesma árvore, o conteúdo químico deste recurso, tal como néctar, pode variar entre diferentes flores (veja Herrera et al. 2006) e entre diferentes períodos do dia (Amorim et al. 2013; Ballarin et al. 2022b).

Ampliando a escala de interações pareadas (*i.e.*, interação entre uma espécie de planta e uma espécie abelha) para redes de interação entre comunidade de plantas e abelhas ou mesmo para o conjunto de interações planta-abelha em diferentes ecossistemas no globo, vê-se que se torna gradativamente mais complexo compreender todos os fatores subjacentes à configuração e reconfiguração de interações mutualísticas, tal como a polinização, no espaço e tempo. Deste modo, faz-se necessário compreender como variações na: i) identidade de espécies de plantas e polinizadores (*i.e.*, flutuação taxonômica); ii) na quantidade de recursos florais mediadores, e, sobretudo; iii) na qualidade dos recursos florais, atuam em conjunto para organizar a composição e diversidade de interação entre plantas e polinizadores.

### **1.1.3 *Variações qualitativas de recursos florais***

Néctar, pólen, óleo, tecidos vegetais, fragrâncias e resinas são típicos recursos florais oferecidos pelas plantas aos polinizadores (Figura 1.2). Entretanto, pelo fato de atenderem de maneira distinta as demandas de diferentes visitantes florais, a produção e a apresentação destes recursos florais pode variar amplamente entre as angiospermas (i.e., plantas com flores), uma vez que estas estão sujeitas às pressões seletivas mediadas pelos principais polinizadores que os acessam (Bernardello et al. 2007; Armbruster, 2012). Deste modo, a composição e a apresentação no espaço e no tempo de um recurso floral por uma determinada espécie de planta estão relacionadas com a disponibilidade de polinizadores na paisagem onde ela está inserida (Caruso et al. 2019; Sletvold 2019). Por outro lado, a presença de determinados grupos de polinizadores também é influenciada pelo conjunto de recursos florais oferecido pela comunidade de plantas (Ollerton, 2006; Armbruster, 2012). Assim, da mesma maneira que o tipo, a quantidade, e a qualidade de recursos florais que uma espécie vegetal oferece é influenciado pelo conjunto de polinizadores que a visita, a assembleia local de polinizadores é também fortemente influenciada pela abundância, composição química e acessibilidade de recursos florais que o conjunto de espécies vegetais apresenta (Woodard & Jha, 2017; Kelly & Elle, 2021). Em outras palavras, recursos florais intermediam a interação entre plantas e polinizadores, sendo, portanto, fundamentais para configurar a composição e diversidade de: i) plantas; ii) polinizadores e, iii) interações planta-polinizador. Portanto, indivíduos de diferentes populações de uma mesma espécie vegetal, populações de diferentes espécies vegetais em uma mesma comunidade, e comunidades vegetais de diferentes ecossistemas na biosfera apresentam padrões de produção e apresentação de recursos florais que refletem o contexto ecológico presente nestes diferentes níveis de organização biológica.

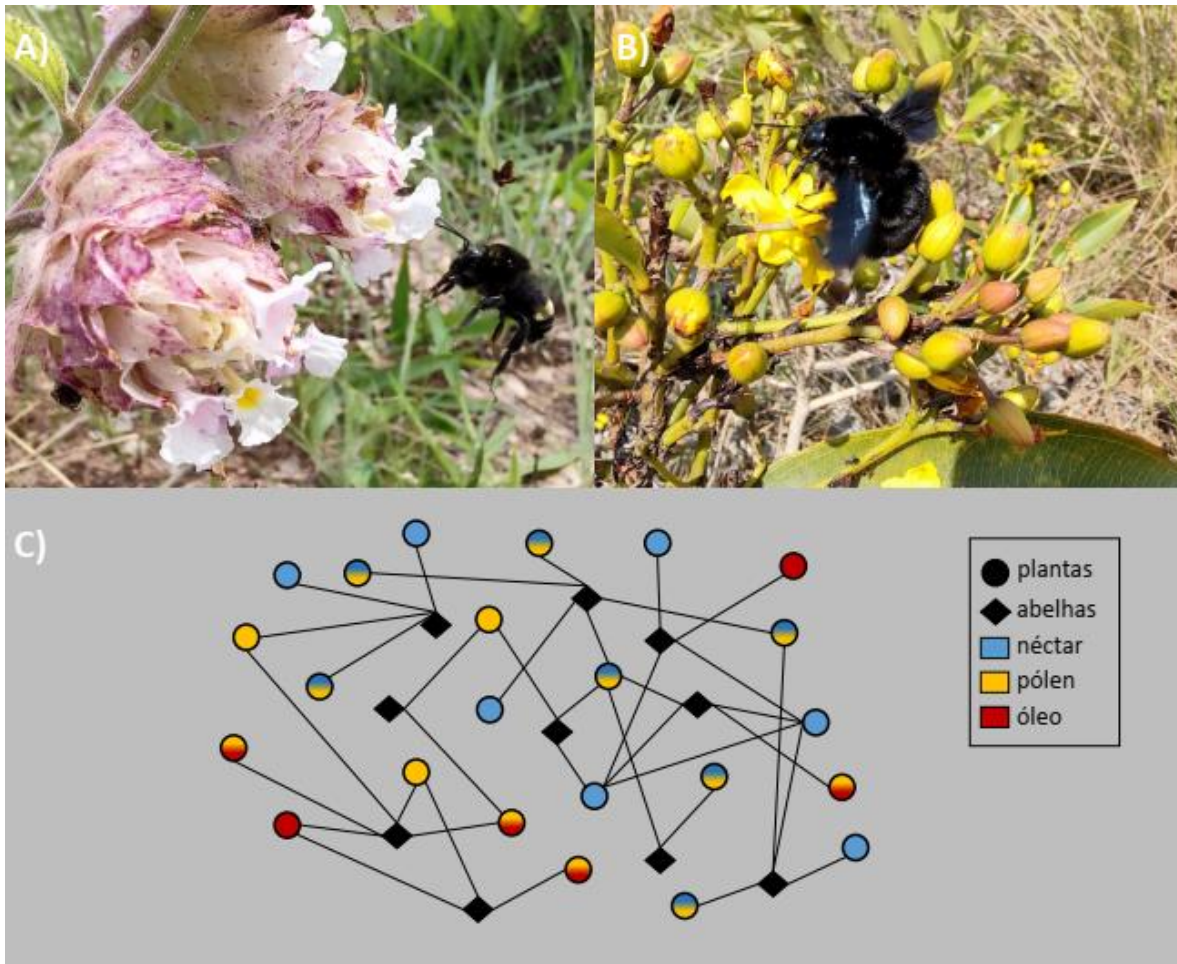


**Figura 1.2 Exemplo de flores oferecendo diferentes tipos de recursos florais aos polinizadores.** A: *Lippia lupulina* (Verbenaceae); B: *Borreria verticillata* (Rubiaceae); C: *Cuphea micrantha* (Lythraceae), D: *Oxypetalum aequaliflorum* (Apocynaceae), E: *Galactia decumbens* (Fabaceae), F: *Mandevilla longiflora* (Apocynaceae); e G: *Cayaponia espelina* (Cucurbitaceae) oferecendo néctar aos visitantes florais. H: *Sida ciliaris* (Malvaceae); I: *Mimosa gracilis* (Fabaceae); J: *Krapovickasia macrodon* (Malvaceae); e K: *Lessingianthus brevifolius* (Asteraceae) oferecendo néctar e pólen aos visitantes florais. L: *Chamaecrista ramosa* (Fabaceae); M: *Solanum palinacanthum* (Solanaceae); N: *Tibouchina gracilis* (Melastomataceae); O: *Kielmeyera coriacea* (Calophyllaceae); P: *Psidium australe* (Myrtaceae); e Q: *Commelina erecta* (Commelinaceae) oferecendo pólen aos visitantes florais. R: *Annona nutans* (Annonaceae) oferecendo pólen e tecidos florais aos visitantes florais. S: *Sisyrinchium weirii* (Iridaceae); e T: *Banisteriopsis campestris* (Malpighiaceae) oferecendo pólen e óleo aos visitantes florais. Fotos: A, B, C, F, K, N e O: Diego S. Podadera; D, E, G, H, I, J, L, M, P, Q, R, S, T: Caio S. Ballarin.

#### **1.1.4 Influência dos recursos florais na organização de interações planta-polinizador em múltiplas escalas ecológicas: questões em aberto**

Embora recursos florais representem o elo entre plantas e polinizadores, diversas questões subjacentes aos padrões de produção e apresentação de recursos florais nos distintos

níveis de organização biológica e como recursos florais moldam a interação entre plantas (*i.e.*, recurso) e polinizadores (*i.e.*, consumidores) ainda permanecem abertas. Por exemplo, ao nível da biosfera, ainda não se sabe qual é o padrão de diversidade de recursos florais e de produção de néctar nas comunidades distribuídas ao redor do globo e quais os fatores macroecológicos e climáticos que definem estes padrões biogeográficos. Ao nível da comunidade, não está claro se a diversidade de recursos florais (*i.e.*, a distribuição das abundâncias relativas de diferentes recompensas oferecidas pelas plantas ao polinizadores tal como néctar, pólen, e óleo) se altera no espaço e no tempo e se esta suposta variação espaço-temporal afeta a estrutura da rede de interação entre plantas e polinizadores (Figura 1.3). Também permanece não elucidado se grupos de espécies de plantas e abelhas que, respectivamente, oferecem e coletam diferentes recursos florais constituem recortes de espécies interagentes com estrutura e diversidade diferentes daqueles observados ao considerar a comunidade de plantas e polinizadores em unidade. Similarmente, permanece uma questão em aberto se organismos coletando recursos florais específicos (*e.g.*, óleo) são mais eficientes em conectar a rede de interação entre plantas e polinizadores que compõem diferentes recortes de espécies interagentes. Além disso, não é evidente se distúrbios ambientais, tal como o fogo, afetam a oferta de recursos florais no espaço e no tempo, impactando subsequentemente a estrutura e a estabilidade das interações planta-polinizadores. Já ao nível da população, são poucos os estudos que investigaram os processos pelos quais indivíduos de uma mesma espécie exibem diferenças marcantes na produção de recursos florais e na apresentação destes no espaço e no tempo (Castaneda-Zarate et al. 2021).



**Figura 1.3 Interações planta-abelha mediada por diferentes recursos florais.** A abelha *Bombus pauloensis* visita as flores da espécie vegetal *Lippia lupulina* (Verbenaceae) em busca de néctar (A). Já a abelha *Xylocopa* sp., visita as flores da espécie vegetal *Ouratea spectabilis* (Ochnaceae) com intuito de obter o pólen alojado em suas anteras poricidas por meio de vibração (B). Apesar de representarem eventos similares (i.e., visita de uma abelha de porte grande a uma flor), estes eventos de interação planta-abelha refletem contextos ecológicos diferentes. No primeiro caso, embora esteja sendo visitada por *B. pauloensis*, a espécie vegetal *L. lupulina* também recebe a visita de diversas outras abelhas que buscam em suas flores um néctar nutritivo e de fácil acesso. Já no segundo caso, a espécie vegetal *O. spectabilis* oferece pólen para uma gama mais restrita de abelhas que são capazes de sonicar e remover o pólen de suas anteras poricidas. Torna-se uma questão relevante compreender a abundância relativa e a distribuição dessas plantas no espaço e no tempo, uma vez que a diversidade de recursos florais pode reconfigurar a identidade e a diversidade de interações entre plantas e abelhas, reconfigurando a rede de interação entre esses organismos (C). Na rede de interação esquemática (C), as diferentes cores representam o tipo de recurso oferecido pelas plantas (círculos) às abelhas (losangos): azul – néctar, amarelo – pólen, e vermelho – óleo. As interações entre cada tipo de planta e abelha são representadas pelas linhas pretas que conectam os círculos aos losangos. Fotos: Caio S. Ballarin

Todas essas lacunas relacionadas à atuação dos recursos florais como mediadores da interação planta-polinizador fornecem enredo para esta tese de Doutorado. Contudo, considerando que algumas dessas lacunas requerem modelos empíricos para serem preenchidas, é essencial selecionar modelos de estudo (e.g., ecossistema, espécies de plantas e de polinizadores) capazes de fornecer dados e informações relevantes para o desenvolvimento e esclarecimento das perguntas subjacentes a essas lacunas de conhecimento.

#### ***1.1.5 Abelhas, sua ampla gama de utilização dos recursos florais, e importância para o funcionamento do ecossistema***

Considerando toda a guilda de polinizadores, as abelhas compõem o grupo que explora a maior amplitude de recursos florais oferecidos pelas plantas. Essa diversidade no uso de recursos se deve à sua dependência de distintas recompensas florais ao longo de todo seu ciclo de vida – larvas consumindo pólen e adultas consumindo néctar, por exemplo (Figura 1.4). Por serem amplamente distribuídas em diversos domínios fitogeográficos globais e apresentarem uma alta quantidade de espécies (Michener 2000), abelhas são responsáveis por assegurar a polinização de uma parcela significativa de plantas ao redor do mundo (Hung et al. 2018; Klein et al. 2018), incluindo diversas culturas de relevância econômica (Brown & Paxton, 2009; Khalifa et al. 2021).

A dependência das principais culturas globais em relação aos polinizadores, em particular as abelhas, representa uma questão de extrema relevância para a sociedade, diretamente impactando o bem-estar humano (Klein et al. 2018). Cerca de 75% das culturas fundamentais para alimentação da humanidade contam com o serviço ecossistêmico de polinizadores, sendo que mais de 90% delas, em alguma medida, dependem das abelhas para a polinização (Klein et al. 2007; Potts et al. 2016). Em um cenário carente de polinizadores, especialmente as abelhas, as perdas econômicas chegam a aproximadamente U\$ 160 bilhões anualmente (Gallai et al. 2009). O aumento dessas perdas sobe para U\$ 334 bilhões por ano, ao considerar outros serviços ecossistêmicos prestado pelas abelhas que são relevantes para as metas de desenvolvimento sustentável global (Bauer & Wings, 2010; Patel et al. 2021).

A maior biodiversidade global de abelhas é encontrada na região Neotropical. Pelo menos 5.000 das 20.000 espécies descritas em todo o mundo estão presentes nessa região (Moure et al. 2007; Almeida et al. 2023), tornando-a um centro prioritário para conservação de polinizadores e, em particular, de abelhas. No Brasil, por exemplo, se a crise dos polinizadores se agravar, as estimativas indicam uma possível perda econômica anual que varia de U\$ 4,86 a 14,56 bilhões (Novais et al. 2016) e um déficit nutricional previsto de até 30% ao povo brasileiro (Porto et al. 2021).

Dentro do contexto ecológico-evolutivo, sendo as abelhas imprescindíveis para garantir a reprodução de uma grande quantidade de plantas globalmente, muito da diversidade de formas, cores, odores e recursos florais das angiospermas se deve em parte às pressões seletivas diretas e indiretas mediadas por elas (Pellmyr 1982). Desta maneira, as abelhas representam um grupo modelo chave para entender como a diversidade e distribuição de recursos florais no espaço e no tempo influencia a interação entre plantas e polinizadores, especialmente onde tal assembleia tem papel crucial para a reprodução de porção considerável da comunidade de angiospermas, como no Cerrado brasileiro (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006).



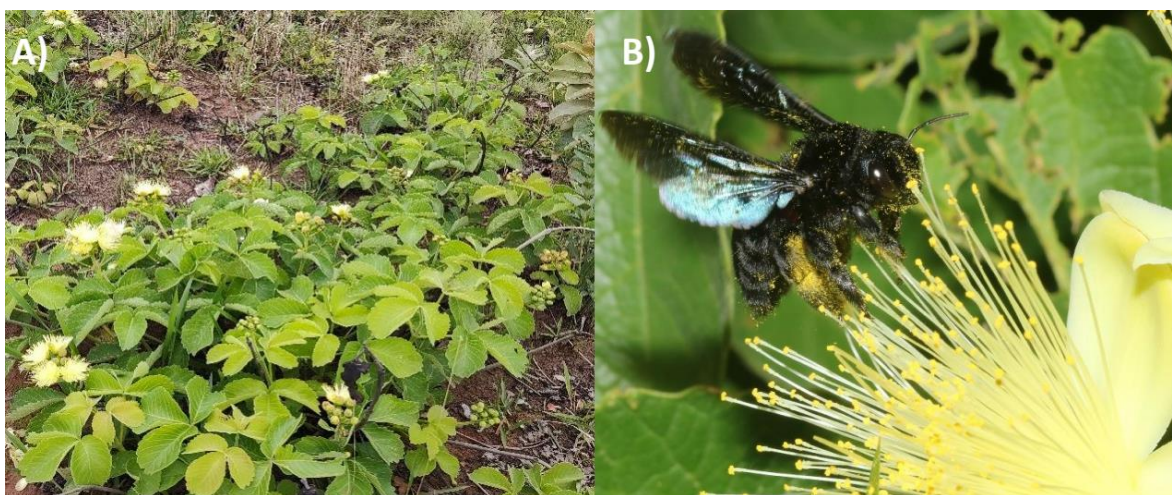
**Figura 1.4** Espécie vegetal *Byrsonima coccolobifolia* (Malpighiaceae) sendo visitada por abelhas em busca de recursos florais distintos. A espécie de abelha *Paratrigona* sp. se acerca da flor de *B. coccolobifolia* em busca de pólen (A). A abelha da tribo Tapinotaspidini raspando os elaióforos de *B. coccolobifolia* e alojando o óleo floral oferecido pela espécie vegetal em suas escopas corbiculares (B). Nota-se, neste conjunto de figuras, que em uma mesma flor, diferentes grupos de abelhas podem coletar distintos recursos florais, fazendo deste grupo de polinizadores aquele que usa o mais amplo leque de recursos florais oferecidos pelas plantas aos seus visitantes. Nota-se, ainda, que uma mesma planta se apresenta como um recurso comum (i.e., pólen) ou raro (i.e., óleo) a depender da identidade da abelha que a visita. Faz-se portanto necessário não apenas identificar a identidade das espécies interagentes mas também o tipo de recursos mediador desta interação, uma vez que cada tipo de recurso floral, tal como pólen e óleo, podem mediar interações mais generalistas ou especializadas, respectivamente. Fotos: Caio S. Ballarin

#### **1.1.6 O Cerrado como ecossistema modelo para investigar interação entre plantas e abelhas em diferentes níveis de organização biológica**

O Cerrado é um mosaico fitofisionômico (Oliveira & Marquis 2002) que apresenta uma alta diversidade de plantas, que por sua vez, possuem sistemas variados de polinização (Gottsberger & Silberbauer-Gottsberger 2006). Por distribuir-se ao longo de dois milhões de km<sup>2</sup> do território brasileiro, ocupando uma ampla extensão latitudinal, longitudinal e altitudinal, o Cerrado apresenta grandes contrastes climáticos, cuja influência na composição de atributos florais de uma determinada espécie vegetal faz-se presente. Neste sentido, o Cerrado se apresenta como um modelo interessante para avaliar como a distribuição e diversidade de recursos florais influencia a assembleia de polinizadores. Isto é válido especialmente quando considerando espécies vegetais visitadas por abelhas, que forrageiam

em uma diversidade significativa de flores, e também considerando espécies vegetais com distribuição ampla dentro do ecossistema e que, portanto, estão sujeitas a condições bióticas e abióticas diversas.

Considerando as espécies vegetais amplamente distribuídas no Cerrado, o pequi, *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae), se destaca como uma espécie-chave por interagir com várias espécies de animais que utilizam suas folhas, flores e frutos como recurso alimentar. Por ser abundante e apresentar uma floração massiva, o pequi atrai um grande número de visitantes florais, incluindo espécies de grupos funcionais distintos, tais como, beija-flores, abelhas, vespas, esfingídeos, morcegos, e até mesmo marsupiais, os quais utilizam o néctar e o pólen produzido em abundância como recursos alimentares. No Cerrado, o pequi apresenta dois ecótipos: *Caryocar brasiliense* subsp. *brasiliense*, que tem porte arbóreo (*i.e.*, fanerófito) e possui uma ampla distribuição ao longo de todo o ecossistema; e o *Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium* (pequi-anão) que possui porte arbustivo com tronco principal sob o solo (*i.e.*, hemicriptófito), e uma distribuição mais restrita, limitando-se a áreas de altitudes mais elevadas na região meridional do Cerrado (Prance & Da Silva 1973; Figura 1.5). Espécies com distribuição geográfica ampla e sujeitas a condições climáticas, topográficas e edáficas distintas podem apresentar diferenças fenotípicas marcantes entre as distintas populações ao longo de sua distribuição (Etterson & Mazer, 2016). Tais diferenças podem se refletir nos processos ecológicos nos quais a espécie está envolvida. Por exemplo, observações prévias apontam que não apenas a forma de vida, mas também os órgãos reprodutivos do ecótipo anão do pequi apresentam alterações morfológicas significativas (*observações pessoais* Amorim, F. W.). Essa particularidade torna o pequi um modelo de estudo interessante para também preencher lacunas relacionadas às populações de espécies que potencialmente apresentam variações na apresentação de recursos florais aos polinizadores ao longo de sua distribuição geográfica.



**Figura 1.5** Ecótipo anão do pequi (*Caryocar brasiliense* subsp. *intermedium*, Caryocaraceae) e seu principal visitante floral. O ecótipo anão do pequi tem todo seu tronco escondido sob o solo (A). Após um evento de queimada, somente sua folhas e flores estão expostas sobre o solo. Sua parte aérea pode alcançar cerca de no máximo 1,5 metros de altura. Os principais visitantes do pequi-anão são abelhas de grande porte, tal como a espécie de *Xylocopa* sp. (B). Fotos: CSB (A); Felipe Amorim (B).

#### **1.1.7 A preciosidade da Floresta Estadual de Botucatu (FEB): um mosaico fitofisionômico de Cerrado preservado no município**

Embora demonstre ser um modelo promissor para a pesquisa das interações entre plantas e polinizadores, o Cerrado, um *hotspot* de biodiversidade para conservação da biodiversidade (Myers et al. 2000), tem enfrentado múltiplas pressões de origem antrópica que comprometem a dinâmica de suas comunidades ecológicas (Strassburg et al. 2016). Em contrapartida, a implementação de medidas eficazes para conter a degradação ambiental nesse ecossistema tem sido escassa em comparação a outros ecossistemas ameaçados (Klink & Machado, 2005). Por exemplo, atualmente, a cobertura do Cerrado representa apenas 1% do território do estado de São Paulo, contrastando com os 14% que originalmente abrangia (Bitencourt, 2001; Kronka et al. 2005). Do reduzido percentual remanescente, apenas 18% encontra-se resguardado em Unidades de Conservação e Reservas Legais (Bitencourt, 2001). Portanto, o Cerrado, especialmente no contexto do estado de São Paulo, emerge como um

ecossistema prioritário para investigações relacionadas à conservação da biodiversidade, tal como o estudo da interações planta-polinizador mediadas por recursos florais.

O município de Botucatu está localizado na região centro-sul do estado de São Paulo, Brasil (22°53'09"S, 48°26'42"O; 920 m.a.n.m). Botucatu ocupa uma zona ecotonal de Cerrado e Mata Atlântica (Ishara et al. 2008), abrigando, portanto um mosaico fitofisionômico de ecossistemas campestres e florestais. Entretanto, seguindo a tendência global que se reflete nacionalmente (Walter et al. 2015; Silveira et al. 2022), a maioria dos estudos relacionados à levantamentos fitossociológicos conduzidos em Botucatu não utilizaram fitofisionomias campestres como sistema de estudo (Silberbauer-Gottsberger et al. 1977; Ishara et al. 2008, porém veja Pilon et al. 2017). Embora abrigue substancial parcela da biodiversidade global (Bond & Parr, 2010; Murphy et al. 2016), no território brasileiro, estes ecossistemas campestres integram somente 10% dos remanescentes de Cerrado (Durigan & Ratter, 2016). Estando ameaçados nacional e globalmente (Parr et al. 2014; Strömberg & Staver, 2022), faz-se necessário, pois, desenvolver novas investigações sobre estes tipos de ecossistemas no cenário brasileiro.

A Floresta Estadual de Botucatu (FEB) é um área remanescente de Cerrado sob a administração da prefeitura do Município de Botucatu com cerca de 33,4 hectares, que apresenta três tipos de fitofisionomias: campo sujo, campo limpo úmido e mata de galeria inundável (Pilon et al. 2017). Enquanto a mata de galeria congrega majoritariamente espécies vegetais de hábito arbóreo, as duas fitofisionomias remanescentes (i.e., campo sujo e campo limpo úmido) são majoritariamente representadas por espécies vegetais de hábito herbáceo-arbustivo (Pilon et al. 2017; Figura 1.6). As vegetações campestres da FEB abrigam mais de 250 espécies vegetais (Pilon et al. 2017 e *observações pessoais* Ballarin, C. S.), que são expostas a eventos recorrentes de fogo e eventos esporádicos de geada (Figura 1.7).

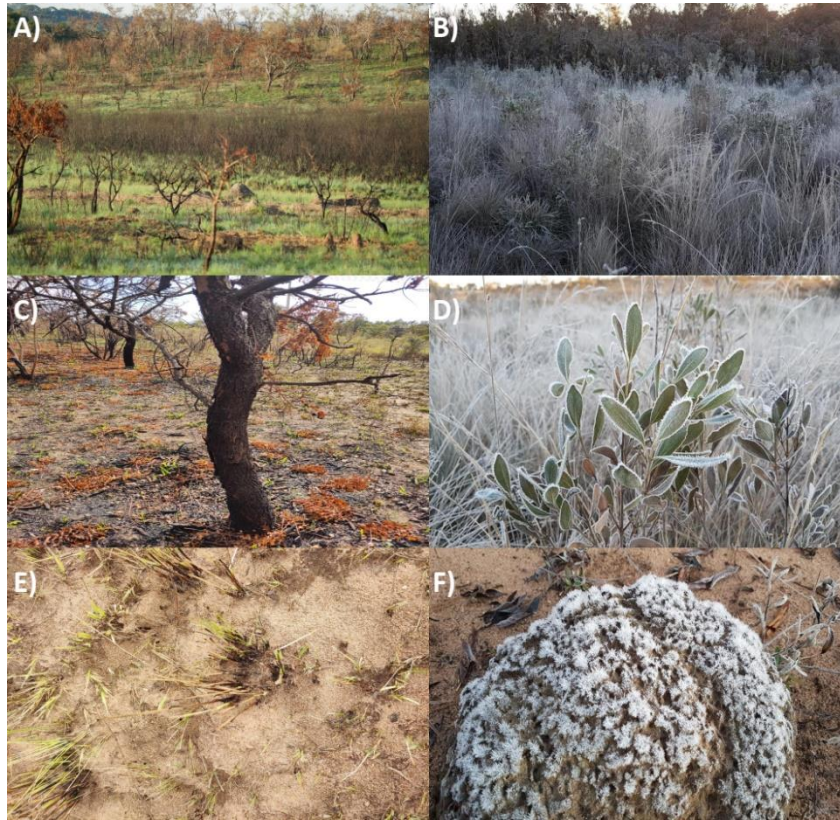


**Figura 1.6 Florestal Estadual de Botucatu (FEB).** Abrigando três fitofisionomias – campo sujo, campo limpo úmido e mata de galeria inundável – a FEB é predominantemente ocupada por vegetação de hábito herbáceo-arbustivo. Foto: Diego S. Podadera

Por estar recorrentemente submetida à eventos de fogo, muitas das espécies vegetais presentes na FEB possuem adaptações evolutivas em resposta às pressões seletivas desse distúrbio que: 1) lhes confere tolerância ao fogo, tais como casca espessa, gemas protegida sobre ou sob o solo, e resistência de sementes (Keeley et al. 2011; Fichino et al. 2016; Chiminazzo et al. 2021, 2023) ou 2) as induz adentrar em estágios ecofisiológicos distintos tais como, rebrota, germinação de sementes, floração e surgimento de nectários extraflorais (Alves-Silva & Del-Claro, 2014; Fidelis & Blanco, 2014; Fidelis et al. 2016; Zironi et al. 2019; Fidelis & Zironi, 2021; Pilon et al. 2021). Em especial, a rebrota, a germinação de sementes, a floração, e o surgimento de nectários extraflorais permitem com que novas interações entre plantas e animais sejam estabelecidas, uma vez que novas plântulas, folhas, flores e nectários ativos estão disponíveis para herbívoros, polinizadores e defensores (i.e., formigas patrulheiras) interagirem (Ballarin et al. 2024). Todavia, estudos relacionando

efeitos do fogo na reconfiguração das interações entre plantas e animais, tal como interações planta-polinizador, são escassos no Brasil (Ballarin et al. 2024).

Para além de ser uma área de estudo que se mostra profícua para preencher lacunas do conhecimento sobre interações planta-animal, tal como plantas e polinizadores mediadas por recursos florais, e efeitos do fogo na configuração espaço-temporal de espécies vegetais, a FEB possui uma notável diversidade de plantas e abelhas. Observações decorrentes desta Tese de Doutorado e de revisões da literatura sugerem que, apesar de sua pequena extensão, a FEB abriga ao menos oito espécies vegetais raras e/ou ameaçadas de extinção no estado de São Paulo: *Evolvulus fuscus* (Convolvulaceae), *Curtia tenuifolia* (Gentianaceae), *Camarea hirsuta* (Malpighiaceae), *Andropogon hypogynus* (Poaceae), *Borreria argentea* e *Richardia stellaris* (Rubiaceae), *Xyris brevifolia* (Xyridaceae), e *Oxypetalum capitatum* (Apocynaceae; Pilon et al. 2017; *observações pessoais* Ballarin C. S.); e ao menos 52 espécies de abelhas, com elevada diversidade funcional e filogenética (e.g., abelhas generalistas e eussociais, abelhas coletoras de óleo, abelhas coletoras de fragrância florais, abelhas cortadeiras e abelhas capazes de sonicar; *observações pessoais* Ballarin C. S.).



**Figura 1.7 Eventos de fogo e geada na FEB.** Ambos os distúrbios ambientais (i.e., fogo e geada) afetam a vegetação. A recorrência destes definirá se eles representam uma pressão seletiva às plantas sujeitas a esses impactos. De maneira mais recorrente, o fogo influencia a comunidade vegetal (A). Algumas espécies de plantas apresentam cascas grossas que as permitem resistir ao fogo (C). Já outras, podem não possuir tecido de crescimento secundário e perdem sua parte aérea. Entretanto, são resilientes ao fogo pois logo rebrotam a partir da indução de crescimento de tecidos jovens (E). A geada por sua vez é um evento menos recorrente na FEB, ocorrendo em intervalos maiores de tempo. Ainda assim, ela também afeta a parte aérea da comunidade vegetal (B). Essa espécie de planta podem ter suas folhas cobertas por camadas de gelo (D). Ao depositar-se sobre o solo (F), camadas de gelo também podem atingir plantas herbáceas e rasteiras. Fotos: Felipe Amorim (B, D, e F); Diego S. Podadera (A); Caio S. Ballarin (C; E).

#### **1.1.8 Implicações do estudo sobre recursos florais para o avanço epistemológico e aplicado da Ecologia em múltiplos níveis de organização biológica.**

O preenchimento das lacunas supracitadas através da utilização do Cerrado como ecossistema, e interações planta-abelha mediadas por recursos florais como modelo de estudo, se mostra cabível uma vez que, embora essenciais à sobrevivência e reprodução do visitantes florais e, particularmente, à reprodução das angiospermas, recursos florais apresentam elevada plasticidade e, portanto, estão sujeitos às pressões antrópicas que ameaçam a biodiversidade globalmente. Por exemplo, entender o padrão de distribuição de recursos florais ao redor do globo pode servir como um dado base para previsões da distribuição de espécies de plantas e animais em cenários futuros de mudanças climáticas, uma vez que diferentes recursos florais atendem às demandas ecológicas de diferentes visitantes florais, e recursos florais variam quanto a sua susceptibilidade às alterações no ambiente ocasionadas por mudanças climáticas. Por exemplo, considerando o néctar uma solução aquosa com presença marcante de compostos orgânicos bastante simples, tais como mono e dissacarídeos (*i.e.*, açúcares; Heil 2011), será que o néctar tem maior susceptibilidade ao aquecimento global que o grão de pólen, composto por células, proteínas, aminoácidos e outras estruturas mais complexas e menos voláteis que os açúcares e a água?

Da mesma forma, compreender como a distribuição de recursos florais no espaço e no tempo afeta a interação entre plantas e polinizadores em uma dada comunidade biológica pode ser fundamental para antever efeitos em cascata gerados por perturbações que alteram a abundância relativa ou mesmo extinguem localmente espécie interagentes. Por exemplo, o preenchimento desta lacuna do conhecimento pode auxiliar na tomada de decisão sobre a conservação de comunidade biológicas que estão em maior risco de colapsarem ecologicamente (Carpenter, 2002). Adicionalmente, entender como se dá a relação de cada espécie de visitante floral e, em especial, as abelhas, com cada tipo de recurso floral presente em uma dada comunidade pode ser importante para assistir na conservação de grupos de espécies de polinizadores com demandas mais específicas ou para apontar espécies vegetais que integram mais eficientemente a rede de interação planta-polinizador devido aos recursos que oferecem (veja Armbruster, 2017). Por exemplo, muitas iniciativas de restauração ecológica se baseiam na estratégia espécie-foco para recuperar um ambiente degradado (Lambeck 1997; Simberloff, 1998). A estratégia de restauração espécie-foco é especialmente atraente por ter justamente o foco em um subconjunto representativo da comunidade

ecológica, minimizando custos e esforços (Lindenmayer et al. 2002). Geralmente, a seleção de espécies focais nesta abordagem prioriza espécies guarda-chuva, cuja sensibilidade garante que ao recuperá-la, espécies menos sensíveis também serão; e espécies-chave, cujo efeito na estrutura da comunidade é muito maior daquele esperado apenas pela sua abundância, devido às múltiplas funções que ela desempenha na comunidade (veja Power et al. 1996). Portanto, entender quais espécies de plantas e de polinizadores possuem demandas mais específicas (*i.e.*, espécies guarda-chuva) e quais espécie integram mais eficiente a rede de interação planta-polinizador ao nível da comunidade (*i.e.*, espécies-chave) representa um avanço importante também dentro da área da Ecologia da Restauração (Ballarin et al. 2023). Ainda, entender como os recursos florais são impactados por distúrbios recorrentes, tal como o fogo no Cerrado brasileiro (Coutinho, 1990), pode ser importante para diagnosticar a resistência e resiliência de um ecossistema ecológico mediante a alterações no ambiente.

Por fim, comparar a produção e apresentação de recursos florais entre diferentes populações de uma mesma espécie pode servir como modelo para prever caminhos evolutivos que outras populações submetidas à condições abióticas semelhantes podem seguir mediada pela interação com polinizadores. Considerando, por exemplo, que a distribuição das espécies vegetais poderá alterar-se em resposta às mudanças climáticas, a comparação do sistema de polinização de populações distintas de uma mesma espécie pode ser importante também para antever qual será o impacto que a alteração na sua distribuição geográfica vai gerar no serviço de polinização biótica.

## **1.2 OBJETIVOS E HIPÓTESES**

Considerando a pequena atenção dada a diversidade, distribuição espaço-temporal, e influência dos recursos florais nas interações planta-polinizador em distintos níveis de organização biológica, esta Tese de Doutorado tem como objetivo central analisar os potenciais padrões biogeográficos relacionados à distribuição global dos recursos florais, bem como caracterizar a sua importância nas relações entre plantas e polinizadores nos níveis da comunidade e da população. Em particular, os objetivos específicos são:

### **(A) *Biosfera:***

Capítulo I – Neste capítulo foi realizada uma revisão sistematizada com intuito de descrever padrões biogeográficos relacionados à distribuição do néctar floral nas comunidades de plantas em um contexto global. Especificamente, foram direcionadas as seguintes perguntas: i) quantas angiospermas polinizadas por animais produzem néctar floral? ii) Também foi investigado se a distribuição de angiospermas com néctar e a diversidade de recursos florais ao redor do globo estão relacionadas a fatores biogeográficos, tal como latitude, altitude, bioma, e a fatores climáticos, tal como temperatura e precipitação. A hipótese examinada é a de que a latitude está relacionada com a distribuição de angiospermas que produzem néctar, dado que ela reflete gradientes climáticos de temperatura e precipitação que exercem influência sobre a distribuição de espécies no globo. Tendo em vista que zonas tropicais apresentam maior riqueza de espécies (Brown 2014), associada a uma dissimilaridade funcional ampliada entre as espécies coocorrentes (Reu et al. 2018), comunidades vegetais tropicais podem apresentar estratégias mais dissimilares para atrair polinizadores mediante a oferta de recursos florais. Assim, comunidades tropicais apresentarão maior riqueza e diversidade de recursos mediadores da interação planta-polinizador tal como, pólen, óleo, perfumes e resinas, contribuindo para diminuir a proporção de plantas que oferecem néctar aos seus polinizadores. Portanto, em termos gerais, comunidades localizadas em menores latitudes terão uma menor proporção de plantas produtoras de néctar quando comparadas às comunidades localizadas em latitudes mais elevadas.

### **(B) *Comunidade:***

Capítulo II – Neste capítulo foi avaliado se a alteração no espaço e no tempo da diversidade de recursos florais afeta a topologia da rede de interação planta-abelha em um Cerrado brasileiro. A hipótese considerada é a de que, em se tratando de um ecossistema inflamável, sazonal e que possui agregados florísticos, há

alteração marcada na diversidade de recursos florais no espaço e no tempo. Devido ao fato de diferentes espécies de abelhas buscarem distintos recursos florais, a alteração na diversidade de recursos florais tem influência na estrutura e configuração da rede de interação planta-abelha. Desta maneira, presume-se que quanto maior a diversidade de recursos em uma unidade espaço-temporal, mais compartimentalizada será a rede de interação emergente da relação entre as plantas e abelhas. Em contrapartida, quanto menor a diversidade de recursos, mais aninhada será a rede de interação planta-abelha (*i.e.*, espécies interagentes generalistas compõe um núcleo de espécies que interagem entre si e com espécies especialistas, que por sua vez, somente interagem com as espécies generalistas).

Capítulo III – Neste capítulo, redes de interação envolvendo plantas e abelhas que coletam diferentes recursos florais foram descritas e comparadas. Tendo em vista que diferentes grupos taxonômicos de abelhas podem forragear em busca de distintos recursos florais, neste capítulo, a topologia e a composição da rede de interação formada por intra-guildas de abelhas que visitam flores oferecendo distintos tipos de recursos florais (*e.g.*, néctar, pólen e óleo) foram estudadas. Ainda, foi aplicado uma abordagem de rede de interação multicamadas (*i.e.*, redes de interação com duas ou mais camadas, assim representadas por apresentarem diferentes categorias de, por exemplo, tipos de interação ou unidades espaço-temporais; Pilosof et al. 2017) com o intuito de avaliar se grupos de abelhas distintos são responsáveis por conectar e manter estável as diferentes redes de interação mediadas por distintos recursos florais (*i.e.*, camadas de rede). A hipótese examinada é a de que redes de interação mediadas por néctar ou pólen apresentam assembleias de abelhas mais similares entre si do que quando comparadas com a assembleia de abelhas que interage com flores mediante a oferta de óleo. As redes de interação planta-abelha mediadas por óleo serão mais aninhadas e terão menor grau de especialização, uma vez que este tipo de interação é composto por grupos funcional e filogeneticamente concisos de plantas e abelhas (Bezerra et al. 2009; Davis et al. 2014). Por sua vez, redes de interação planta-abelha mediadas por néctar e pólen apresentarão maior nível de

especialização por contemplar interações entre grupos de flores e abelhas com mais elevado grau de dissimilaridade funcional. Finalmente, devido ao fato de visitarem uma ampla gama de espécies vegetais (Giannini et al. 2016), ainda foi hipotetizado que abelhas super-generalistas são reponsáveis por conectar as camadas da rede interação mediada por diferentes recursos florais e mantê-las estáveis.

Capítulo IV – Neste capítulo foi avaliado se o fogo, distúrbio endógeno do Cerrado brasileiro, afeta a diversidade de recursos florais no espaço e no tempo bem como a estrutura e estabilidade da rede de interação planta-abelha. Testou-se a hipótese de que o fogo aumenta a dissimilaridade funcional de recursos florais no espaço e no tempo. A alteração na disponibilidade de recursos florais no espaço e tempo modificará a estrutura da rede de interação planta-abelha por meio da reconfiguração espaço-temporal das interações entre esses organismos, alterando também sua estabilidade.

### **(C) População**

Capítulo V – Neste capítulo, nós caracterizamos as variações intraespecíficas na biologia reprodutiva, bem como na dinâmica de produção do néctar entre os ecótipos anão e arbóreo de *Caryocar brasiliense*, considerando populações distribuídas em regiões distintas do Cerrado brasileiro. Foram dirigidos os seguintes questionamentos: i) Considerando o “princípio do polinizador mais efetivo” de Stebbins (1970), será que o ecótipo anão do pequi está submetido à pressões seletivas mediada por polinizadores de modo a promover a troca de polinizador em relação ao ecótipo arbóreo? ii) Existem mudanças na dinâmica de produção do néctar entre os distintos ecótipos de *C. brasiliense*? iii) Caso haja diferença, isso afeta a frequência e a qualidade do serviço de polinização realizado por visitantes diurnos (*i.e.*, abelhas) e noturnos (*i.e.*, morcegos)? A hipótese a ser examinada aqui é que o pequi-anão está sofrendo uma pressão seletiva em direção aos visitantes florais diurnos. Assim sendo, os atributos florais do pequi-anão

estão sujeitos à seleção natural mediada por abelhas, que, dessa forma, diferem-se daqueles observadas no ecótipo arbóreo do pequi, majoritariamente polinizado por morcegos (Gribel & Hay 1993).

### 1.3 REFERÊNCIAS

- Almeida, E. A., Bossert, S., Danforth, B. N., Porto, D. S., Freitas, F. V., Davis, C. C., *et al.* (2023). The evolutionary history of bees in time and space. *Current Biology*, **33**: 3409-3422.
- Abrams, P. (1987). The functional responses of adaptive consumers of two resources. *Theoretical Population Biology*, **32**: 262-288.
- Alves-Silva, E., & Del-Claro, K. (2014). Fire triggers the activity of extrafloral nectaries, but ants fail to protect the plant against herbivores in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions*, **8**: 233-240.
- Amorim, F. W., Galetto, L., & Sazima, M. (2013). Beyond the pollination syndrome: nectar ecology and the role of diurnal and nocturnal pollinators in the reproductive success of *Inga sessilis* (Fabaceae). *Plant Biology*, **15**: 317-327.
- Armbruster, W. S. (2012). Evolution and ecological implications of “specialized” pollinator rewards. In: Patiny, S. (Ed.). *Evolution of Plant-Pollinator Relationships*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. pp. 44-67.
- Armbruster, W. S. (2017). The specialization continuum in pollination systems: diversity of concepts and implications for ecology, evolution and conservation. *Functional Ecology*, **31**: 88-100.
- Ballarin, C. S., Hachuy-Filho, L., Fontúrbel, F. E., & Amorim, F. W. (2022a). Density-dependent effects on the reproductive outcome of a native tree at tropical restored habitats. *Forest Ecology and Management*, **520**: 120391.
- Ballarin, C. S., Hachuy-Filho, L., Doria, M. J. W., Giffu, M. M., Polizello, D. S., Oliveira, P. H., *et al.* (2022b). Intra-seasonal and daily variations in nectar availability affect

- bee assemblage in a monodominant afforested Brazilian Cerrado. *Austral Ecology*, **47**: 1315-1328.
- Ballarin, C. S., Amorim, F. W., Watson, D. M., & Fontúrbel, F. E. (2023). The use and abuse of keystone plant species in restoration practices of terrestrial ecosystems. *Restoration Ecology*, **32**: e14030.
- Ballarin, C. S., Mores, G. J., Goés, G. A., Fidelis, A., & Cornelissen, T. (2024). Trends and gaps in the study of fire effects on plant–animal interactions in Brazilian ecosystems. *Austral Ecology*, **49**: e13420.
- Bascompte, J. & Jordano, P. (2014). *Mutualistic Networks*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- Bauer, D. M., & Wing, I. S. (2010). Economic consequences of pollinator declines: a synthesis. *Agricultural and Resource Economics Review*, **39**., 368-383.
- Bernardello, G. (2007). A systematic survey of floral nectaries. In: Nicolson, S., Nepi, M. & Pacini, E. (Eds.). *Nectaries and Nectar*. Springer Dordrecht, NL. pp. 19-128.
- Bezerra, E. L., Machado, I. C., & Mello, M. A. (2009). Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. *Journal of Animal Ecology*, **78**: 1096-1101.
- Bitencourt, M. D. (2001). Os caminhos para salvar o cerrado paulista. *Pesquisa Fapesp*, **63**: 38-43.
- Bond, W. J., & Parr, C. L. (2010). Beyond the forest edge: ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biological Conservation*, **143**: 2395-2404.
- Brown, J. H. (2014). Why are there so many species in the tropics? *Journal of Biogeography*, **41(1)**: 8-22.
- Brown, M. J., & Paxton, R. J. (2009). The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, **40**: 410-416.
- CaraDonna, P. J., & Waser, N. M. (2020). Temporal flexibility in the structure of plant–pollinator interaction networks. *Oikos*, **129**: 1369-1380

- Carpenter, S. R. (2002). Ecological futures: building an ecology of the long now. *Ecology*, **83**: 2069-2083.
- Caruso, C. M., Eisen, K. E., Martin, R. A., & Sletvold, N. (2019). A meta-analysis of the agents of selection on floral traits. *Evolution*, **73**(1): 4-14.
- Castaneda-Zarate, M., Johnson, S. D., & van der Niet, T. (2021). Food reward chemistry explains a novel pollinator shift and vestigialization of long floral spurs in an orchid. *Current Biology*, **31**(1): 238-246.
- Chase, J. M. & Leibold, M. A. (2003). *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA.
- Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2021). Your best buds are worth protecting: variation in bud protection in a fire-prone cerrado system. *Functional Ecology*, **35**: 2424-2434.
- Chiminazzo, M. A., Bombo, A. B., Charles-Dominique, T., & Fidelis, A. (2023). To protect or to hide: Why not both? An investigation of fire-related strategies in Cerrado woody species. *Flora*, **306**: 152350.
- Coutinho, L. M. (1990). Fire in the ecology of the Brazilian cerrado. In: Goldammer, J. G. (Ed.). *Fire in the tropical biota: ecosystem processes and global challenges*. Springer, Berlin, Heidelberg, DE. Pp. 82-105.
- Davis, C. C., Schaefer, H., Xi, Z., Baum, D. A., Donoghue, M. J., & Harmon, L. J. (2014). Long-term morphological stasis maintained by a plant–pollinator mutualism. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **111**: 5914-5919.
- Durigan, G., & Ratter, J. A. (2006). Successional changes in cerrado and cerrado/forest ecotonal vegetation in western São Paulo State, Brazil, 1962–2000. *Edinburgh Journal of Botany*, **63**: 119-130.
- Elton, C. (1946). Competition and the structure of ecological communities. *Journal of Animal Ecology*, **15**: 54-68.

- Etterson, J. R., & Mazer, S. J. (2016). How climate change affects plants' sex lives. *Science*, **353**(6294): 32-33.
- Fichino, B. S., Dombroski, J. R., Pivello, V. R., & Fidelis, A. (2016). Does fire trigger seed germination in the Neotropical Savannas? Experimental tests with six Cerrado species. *Biotropica*, **48**: 181-187.
- Fidelis, A., & Blanco, C. (2014). Does fire induce flowering in Brazilian subtropical grasslands? *Applied Vegetation Science*, **17**: 690-699.
- Fidelis, A., Daibes, L. F., & Martins, A. R. (2016). To resist or to germinate? The effect of fire on legume seeds in Brazilian subtropical grasslands. *Acta Botanica Brasilica*, **30**: 147-151.
- Fidelis, A., & Zironi, H. L. (2021). And after fire, the Cerrado flowers: a review of post-fire flowering in a tropical savanna. *Flora*, **280**: 151849.
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological Economics*, **68**: 810-821.
- Gause, G. F. (1934). *The struggle for existence: a classic of mathematical biology and ecology*. Williams & Wilkins Company, Baltimore, MA, USA.
- Giannini, T. C., Garibaldi, L. A., Acosta, A. L., Silva, J. S., Maia, K. P., Saraiva, A. M., et al. (2015). Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PloS One*, **10**: e0137198.
- Gottsberger, G., & Silberbauer-Gottsberger, I. (Eds.). (2006). *Life in the Cerrado. Vol. II. Pollination and Seed Dispersal*. Reta, Ulm, DE.
- Guimarães, E., Tunes, P., Almeida Junior, L. D. D., Di Stasi, L. C., Dötterl, S., & Machado, S. R. (2018). Nectar replaced by volatile secretion: a potential new role for nectarless flowers in a bee-pollinated plant species. *Frontiers in Plant Science*, **9**: 1243.
- Gribel, R., & Hay, J. D. (1993). Pollination ecology of *Caryocar brasiliense* (Caryocaraceae) in Central Brazil cerrado vegetation. *Journal of Tropical Ecology*, **9**(2): 199-211.

- Hagbery, J., & Nieh, J. C. (2012). Individual lifetime pollen and nectar foraging preferences in bumble bees. *Naturwissenschaften*, **99**: 821-832.
- Harder, L. D., & Johnson, S. D. (2009). Darwin's beautiful contrivances: evolutionary and functional evidence for floral adaptation. *New Phytologist*, **183**(3): 530-545.
- Heil, M. (2011). Nectar: generation, regulation and ecological functions. *Trends in Plant Science*, **16**(4): 191-200.
- Herrera, C. M., Pérez, R., & Alonso, C. (2006). Extreme intraplant variation in nectar sugar composition in an insect-pollinated perennial herb. *American Journal of Botany*, **93**(4): 575-581.
- Hervías-Parejo, S., Colom, P., Beltran Mas, R., E. Serra, P., Pons, S., Mesquida, V., & Traveset, A. (2023). Spatio-temporal variation in plant–pollinator interactions: a multilayer network approach. *Oikos*, e09818.
- Holland, J., J. Ness, A. Boyle, and J. Bronstein. 2005. Mutualisms as consumer-resource interactions. In: Barbosa, P., & Castellanos, I. (Eds.) *Ecology of predator-prey interactions*. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 17–33.
- Holland, J. N., & DeAngelis, D. L. (2010). A consumer–resource approach to the density-dependent population dynamics of mutualism. *Ecology*, **91**: 1286-1295.
- Hung, K. L. J., Kingston, J. M., Albrecht, M., Holway, D. A., & Kohn, J. R. (2018). The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**: 20172140.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding Remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, **22**: 415-427.
- Ishara, K. L., Déstro, G. F. G., Maimoni-Rodella, R., & Yanagizawa, Y. A. (2008). Composição florística de remanescente de cerrado sensu stricto em Botucatu, SP. *Brazilian Journal of Botany*, **31**: 575-586.
- Keeley, J. E., Pausas, J. G., Rundel, P. W., Bond, W. J., & Bradstock, R. A. (2011). Fire as an evolutionary pressure shaping plant traits. *Trends in Plant Science*, **16**: 406-411.

- Kelly, T. T., & Elle, E. (2021). Investigating bee dietary preferences along a gradient of floral resources: how does resource use align with resource availability? *Insect Science*, **28**: 555-565.
- Khalifa, S. A., Elshafiey, E. H., Shetaia, A. A., El-Wahed, A. A. A., Algethami, A. F., Musharraf, S. G., *et al.* (2021). Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects*, **12**: 688.
- Klein, A. M., Vaissière, B. E., Cane, J. H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C., & Tscharntke, T. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **274**: 303-313.
- Klein, A. M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A. C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, **26**: 82-88.
- Klink, C. A., & Machado, R. B. (2005). Conservation of the Brazilian cerrado. *Conservation Biology*, **19**: 707-713.
- Kronka, F. J. N., Nalon, M. A., Matsukuma, C. K., Kanashiro, M. M., Shin-Ike, M. S., Pavão, Y. M., Durigan, G., Lima, L. M. P. R., *et al.* (2005). *Inventário florestal da vegetação natural do Estado de São Paulo*. Secretária do Estado do Meio Ambiente, São Paulo, SP, BR.
- Laliberté, E., Zemunik, G., & Turner, B. L. (2014). Environmental filtering explains variation in plant diversity along resource gradients. *Science*, **345**: 1602-1605.
- Lambeck, R.J. (1997) Focal species: a multi-species umbrella for nature conservation. *Conservation Biology*, **11**: 849-856.
- Lanza, J., Smith, G. C., Sack, S., & Cash, A. (1995). Variation in nectar volume and composition of *Impatiens capensis* at the individual, plant, and population levels. *Oecologia*, **102**: 113-119.

- Lindenmayer, D. B., Manning, A. D., Smith, P. L., Possingham, H. P., Fischer, J., Oliver I., McCarthy, M. A. (2002). The focal-species approach and landscape restoration: a critique. *Conservation Biology*, **16**: 338-345.
- Lotka, A.J. (1926). *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins Company, Philadelphia, PA, USA.
- MacArthur, R. H., & Levins, R. (1967.) The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist*, **101**: 377–385.
- Maldonado, M., Fornoni, J., Boege, K., Pérez Ishiwara, R., Santos-Gally, R., & Domínguez, C. A. (2023). The role of within-plant variation in nectar production: an experimental approach. *Annals of Botany*, **132**: 95-106.
- Michener, C. D. (2000). *The bees of the world*. John Hopkins University Press, Baltimore, MD, USA.
- Moure, J. S., Urban, D., & Melo, G. A. R. (2007). *Catalogue of bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical region*. Sociedade Brasileira de Entomologia, Curitiba, PR, BR.
- Murdoch, W. M., Briggs, C. J., & Nisbet, R. M. (2003). *Consumer–resource dynamics*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Murphy, B. P., Andersen, A. N., & Parr, C. L. (2016). The underestimated biodiversity of tropical grassy biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **371**: 20150319.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A., & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**: 853-858.
- Novais, S. M., Nunes, C. A., Santos, N. B., DAmico, A. R., Fernandes, G. W., Quesada, M., *et al.* (2016). Effects of a possible pollinator crisis on food crop production in Brazil. *PLoS One*, **11**: e0167292.
- Oliveira, P. S., & Marquis, R. J. (Eds.). (2002). *The cerrados of Brazil: ecology and natural history of a neotropical savanna*. Columbia University Press, New York, NY, USA.

- Ollerton, J. (2006). "Biological barter": patterns of specialization compared across different mutualisms. In: Waser, N. M. & Ollerton, J. (Eds.). *Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization*. University of Chicago Press, Chicago, IL, USA. pp. 411-435.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Elberling, H., & Jordano, P. (2008). Temporal dynamics in a pollination network. *Ecology*, **89**: 1573-1582.
- Olesen, J. M., Dupont, Y. L., O'Gorman, E., Ings, T. C., Layer, K., Melian, C. J., *et al.* (2010). From Broadstone to Zackenberg: space, time and hierarchies in ecological networks. *Advances in Ecological Research*, **42**:1-69.
- Parachnowitsch, A. L., Manson, J. S., & Sletvold, N. (2019). Evolutionary ecology of nectar. *Annals of Botany*, **123**(2): 247-261.
- Parr, C. L., Lehmann, C. E., Bond, W. J., Hoffmann, W. A., & Andersen, A. N. (2014). Tropical grassy biomes: misunderstood, neglected, and under threat. *Trends in Ecology & Evolution*, **29**: 205-213.
- Patel, V., Pauli, N., Biggs, E., Barbour, L., & Boruff, B. (2021). Why bees are critical for achieving sustainable development. *Ambio*, **50**: 49-59.
- Pellmyr, O. (1992). Evolution of insect pollination and angiosperm diversification. *Trends in Ecology & Evolution*, **7**(2): 46-49.
- Pilon, N. A. L., Cava, M. G. B., Nalon, M. A., Zimback, L., & Durigan, G. (2017). Riqueza, relevância e estratégias para a conservação de fisionomias campestres do cerrado no horto florestal de Botucatu, SP, Brasil. *Revista do Instituto Florestal*, **29**: 19-37.
- Pilon, N. A., Cava, M. G., Hoffmann, W. A., Abreu, R. C., Fidelis, A., & Durigan, G. (2021). The diversity of post-fire regeneration strategies in the cerrado ground layer. *Journal of Ecology*, **109**: 154-166.
- Pilosof, S., Porter, M. A., Pascual, M., & Kéfi, S. (2017). The multilayer nature of ecological networks. *Nature Ecology & Evolution*, **1**: 0101.

- Porto, R. G., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2021). Pollinator-dependent crops in Brazil yield nearly half of nutrients for humans and livestock feed. *Global Food Security*, **31**: 100587.
- Potts, S. G., Biesmeijer, J. C., Kremen, C., Neumann, P., Schweiger, O., & Kunin, W. E. (2010). Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology & Evolution*, **25**(6), 345-353.
- Power, M. E., Tilman, D., Estes, J. A., Menge, B. A., Bond, W. J., Mills, L. S., *et al.* (1996). Challenges in the quest for keystones: identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems. *BioScience*, **46**: 609-620.
- Prance, G. T., & Da Silva, M. F. (1973). *Caryocaraceae*. Flora Neotropica. New York Botanical Garden Press, New York, NY, USA.
- Reu, B., Proulx, R., Bohn, K., Dyke, J. G., Kleidon, A., Pavlick, R., & Schmidtlein, S. (2011). The role of climate and plant functional trade-offs in shaping global biome and biodiversity patterns. *Global Ecology and Biogeography*, **20**(4): 570-581
- Rundle, H. D., & Nosil, P. (2005). Ecological speciation. *Ecology Letters*, **8**(3): 336-352.
- Shmida, A. V. I., & Wilson, M. V. (1985). Biological determinants of species diversity. *Journal of Biogeography*, **12**(1): 1-20.
- Sletvold, N. (2019). The context dependence of pollinator-mediated selection in natural populations. *International Journal of Plant Sciences*, **180**(9): 934-943.
- Schaefer, H. M., Schaefer, V., & Levey, D. J. (2004). How plant–animal interactions signal new insights in communication. *Trends in Ecology & Evolution*, **19**(11): 577-584.
- Silveira, F. A., Ordóñez-Parra, C. A., Moura, L. C., Schmidt, I. B., Andersen, A. N., Bond, W., *et al.* (2022). Biome Awareness Disparity is BAD for tropical ecosystem conservation and restoration. *Journal of Applied Ecology*, **59**: 1967-1975.

- Silberbauer-Gottsberger, I., Morawetz, W., & Gottsberger, G. (1977). Frost damage of cerrado plants in Botucatu, Brazil, as related to the geographical distribution of the species. *Biotropica*, **9**: 253-261.
- Simberloff, D. (1998). Flagships, umbrellas, and keystones: is single-species management passé in the landscape era? *Biological Conservation*, **83**(3): 247-257.
- Sponsler, D., Iverson, A., & Steffan-Dewenter, I. (2023). Pollinator competition and the structure of floral resources. *Ecography*, 2023(9), e06651.
- Stebbins, G. L. (1970). Adaptive radiation of reproductive characteristics in angiosperms, I: pollination mechanisms. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **1**(1): 307-326.
- Strassburg, B. B., Latawiec, A., & Balmford, A. (2016). Urgent action on Cerrado extinctions. *Nature*, **540**: 199-199.
- Tilman, D., Lehman, C. L., & Thomson, K. T. (1997). Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **94**(5): 1857-1861.
- Tilman, D. (2001). Functional diversity. In: Levin, S.A. (Ed.). *Encyclopedia of Biodiversity*, Academic Press, San Diego, CA, USA. pp. 109-120.
- Turchin, P. (2003). *Complex population dynamics: a theoretical/empirical synthesis*. Princeton University Press. Princeton, NJ, USA.
- Valdovinos, F. S., Moisset de Espanés, P., Flores, J. D., & Ramos-Jiliberto, R. (2013). Adaptive foraging allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. *Oikos*, **122**(6): 907-917.
- Valdovinos, F. S. (2019). Mutualistic networks: moving closer to a predictive theory. *Ecology Letters*, **22**(9): 1517-1534.
- Valdovinos, F. S., & Marsland III, R. (2021). Niche theory for mutualism: A graphical approach to plant-pollinator network dynamics. *The American Naturalist*, **197**(4): 393-404.

- Vandermeer, J. H. (1972). Niche theory. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **3**: 107-132.
- Volterra, V. (1926). Fluctuations in the abundance of a species considered mathematically. *Nature*, **118**: 558-560.
- Walter, B. M. T., Durigan, G., Munhoz, C. B. R., & Ribeiro, J. F. (2015). Fitofisionomias do Cerrado: classificação, métodos e amostragens fitossociológicas. In: Eisenlohr, P. V., Felfili, J. M., de Melo, M. M. R. F., de Andrade, L. A., Neto, J. A. A. M. (Eds.). *Fitossociologia no Brasil: métodos e estudos de casos*. Editora UFV. Viçosa, Minas Gerais, Brasil. pp. 183-212.
- Wiens, J. J. (2011). The niche, biogeography and species interactions. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **366**: 2336-2350.
- Woodard, S. H., & Jha, S. (2017). Wild bee nutritional ecology: predicting pollinator population dynamics, movement, and services from floral resources. *Current Opinion in Insect Science*, **21**: 83-90.
- Worm, B., Lotze, H. K., Hillebrand, H., & Sommer, U. (2002). Consumer versus resource control of species diversity and ecosystem functioning. *Nature*, **417**: 848-851.
- Zirondi, H. L., Silveira, F. A., & Fidelis, A. (2019). Fire effects on seed germination: heat shock and smoke on permeable vs impermeable seed coats. *Flora*, **253**: 98-106.