

Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação
Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Universidade Federal de Mato Grosso Do Sul

**Estrutura da rede de interações abelhas-flores no
Pantanal da Serra do Amolar**

Nathália Souza Rocha



Campo Grande
dezembro 2020

**Estrutura da rede de interações abelhas-flores no
Pantanal da Serra do Amolar**

Nathália Souza Rocha

Dissertação apresentada como requisito para obtenção do título de **Mestre em Ecologia**, pelo Programa de Pós Graduação em Ecologia e Conservação, Universidade Federal de Mato Grosso do Sul.

Orientador: Andréa Cardoso de Araujo

Banca avaliadora

Dra. Camila Silveira
Universidade Federal do Paraná

Dra. Isabela Galarda Varassin
Instituto Federal do Mato Grosso do Sul

Dra. Camila Aoki
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

Dra. Michele Soares de Lima
Universidade Federal do Paraná

Dra. Maria Rosângela Sigrist
Universidade Federal de Mato Grosso do Sul

*“Enquanto este velho trem atravessa o pantanal
As estrelas do cruzeiro fazem um sinal
De que este é o melhor caminho
Pra quem é como eu, mais um fugitivo da guerra”*

Almir Sater

Agradecimentos

Agradeço ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação e à Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, por tornar possível a realização do curso de Mestrado, junto a todos os profissionais que auxiliaram de forma direta e indireta esta formação. À Capes, pelo apoio financeiro fornecido para a realização do trabalho.

A Prof. Dra. Andréa Cardoso de Araujo, por disponibilizar seu tempo, paciência, orientação e confiança no trabalho exercido. Agradeço o apoio nos momentos difíceis e decisivos, o convívio, apesar de curto pelo momento em que vivemos e todos os ensinamentos compartilhados durante esses dois anos, tornando-me uma melhor profissional.

A todos os meus professores da Universidade Federal de Mato Grosso do sul, que me acompanharam e contribuíram com o meu crescimento acadêmico e pessoal ao longo de todos os anos de estudo, sendo grandes exemplos, desde a graduação.

Agradeço meu amigo João Frederico pelo apoio, companheirismo e cooperação durante este período, estando presente nos momentos difíceis e nos felizes, desde os trabalhos de campo até as análises estatísticas, tendo sido essencial e um ótimo professor quando o assunto eram os números. Obrigada pela presença, pelas noites no laboratório e pelas chamadas de vídeo para me “guiar” pelo R.

Agradeço a minha família, principalmente meus pais, pelo apoio incondicional, sempre presentes nos momentos de dificuldades trazendo força e coragem para seguir meus sonhos. Agradeço aos meus avós paternos, pois foram os momentos juntos deles que me ensinaram o amor e admiração pela natureza, ainda pequena.

Aos amigos conquistados durante este período, principalmente os laços criados no curso de campo, pelos momentos inesquecíveis, apoio e compreensão. Agradeço os meus companheiros de turma pelas trocas, conversas, pelos cafés nos intervalos e pelas risadas compartilhadas, tornando os dias melhores e mais leves.

À Ecoa por tornar este trabalho possível, pelas viagens concebidas e todo o auxílio disponibilizado durante as coletas. Agradeço a Iasmim por despertar o amor pelas abelhas em mim e ao Alcides por sugerir o trabalho e incentivar a formação de ideias, grata também a toda equipe da organização pelo apoio e incentivo. Agradeço as trocas realizadas, todo aprendizado na fase inicial do curso e à oportunidade de poder trabalhar em uma área tão escondida, mas que reserva uma das maiores belezas do Pantanal.

À todas as pessoas que conheci na Serra do Amolar (Dona Olinfa, Beto, Edilaine e Reinaldo), pelo auxílio, companhia e pelas histórias contadas. Ao Jaburu, piloto de barco e amigo, pelo auxílio nas coletas, tanto nas águas quanto em terra, pelas risadas e cuidado. E, por fim, gratidão em especial ao Pantanal, que apesar das crescentes ameaças pelo fogo, resiste e encanta, oferecendo suas flores como resposta. Um lugar que me guardou, desde o seu amanhecer alaranjado e, depois, através das estrelas que nunca vi pelos céus.

Índice

| | |
|--|-----------|
| Resumo | 1 |
| Abstract | 2 |
| Introdução | 3 |
| Métodos | 5 |
| <i>Local de estudo</i> | 5 |
| <i>Coleta de dados</i> | 7 |
| <i>Análise de dados</i> | 9 |
| Resultados | 10 |
| <i>Rede de interações</i> | 10 |
| <i>O papel das espécies na estrutura da rede</i> | 20 |
| <i>Efeitos dos atributos das espécies sobre as métricas</i> | 22 |
| Discussão | 25 |
| <i>Plantas, abelhas e os módulos da rede</i> | 25 |
| <i>Espécies conectoras</i> | 25 |
| <i>Atributos e métricas em nível de espécie</i> | 26 |
| <i>Relações entre métricas em nível de espécie e atributos</i> | 27 |
| <i>Conclusões</i> | 29 |
| Literatura citada | 30 |

Resumo: A análise de redes de interações é uma ferramenta importante em estudos em ecologia de comunidades, ajudando a revelar a organização e o funcionamento de sistemas complexos de espécies que interagem entre si, dando pistas de como essas espécies podem responder às mudanças ambientais. As interações entre abelhas e plantas são essenciais para a reprodução da maioria das angiospermas nativas (87,5%) no Brasil, e evidências crescentes sugerem que as populações de muitos polinizadores, incluindo abelhas, estão experimentando declínio em todo o mundo. O objetivo deste trabalho foi avaliar a estrutura da rede de interações abelha-planta na região da Serra do Amolar, Pantanal sul-mato-grossense, avaliando a frequência e o comportamento de visitas das abelhas às flores, bem como algumas características funcionais desses dois grupos, através de amostras bimestrais ao longo de nove meses, nos anos de 2019 e 2020. Foram registradas 37 espécies de abelhas visitando 86 espécies de plantas, totalizando 123 espécies compondo a rede de interações. A rede apresentou baixa conectância, foi significativamente aninhada e apresentou especialização moderada. As interações foram influenciadas pelo hábito e tipo de corola das flores visitadas. A eussocialidade das abelhas foi uma característica determinante para os padrões da rede, sendo um indício da persistência dessas espécies no habitat. O estudo também mostrou que a abelha exótica *Apis mellifera* exerce papel central na rede, atuando como conectora de módulos. A região da Serra do Amolar é constituída, prioritariamente, por áreas de vegetação de Floresta Estacional Decidual, Savana Arborizada e Savana Gramíneo Lenhosa, desta forma, mais estudos incluindo esses outros tipos de ambientes devem ser realizados, uma vez que são importantes para compreender o funcionamento do ecossistema como um todo, e as interações que ocorrem na região.

Abstract: The analysis of interaction networks is an important tool in studies in community ecology, helping to reveal their organization and the functioning of complex systems of interacting species and how they can respond to ongoing environmental changes. The interactions between bees and plants are essential for the reproduction of most native angiosperms (87.5%) in Brazil, and growing evidence suggests that many pollinator populations, including bees, are experiencing decline worldwide. The objective of this work was to evaluate the structure of the bee-plant interactions network in the Serra do Amolar region, Mato Grosso do Sul, evaluating the frequency and behavior of bees visiting the flowers, as well as the morphological characteristics of these two groups, through a bimonthly sampling over a year. There were 37 species of bees visiting 86 species of plants, totaling 123 species composing the network of interactions. The network presented low connectivity, was significantly nested and showed moderate specialization. The interactions were influenced by the habit of plants and corolla types of visited flowers. The eusociality of the bees was a determinant characteristic for the patterns of the network, being an evidence of the persistence of these species in the habitat. The study also showed that the exotic bee, *Apis mellifera*, is the main connector of modules within the network. The Serra do Amolar region consists, primarily, of areas of vegetation of Deciduous Seasonal Forest, Wooded Savanna and Woody Grassy Savanna therefore, further studies including these other types of environments should be carried out, since they are important to understand the functioning of the overall ecosystem and the interactions that occur in the area.

Introdução

A organização social dos Apoidea está relacionada à separação da atividade reprodutiva entre rainhas férteis e as operárias. Essas, em geral, são funcionalmente estéreis e responsáveis pelas atividades de manutenção da colônia (Michener 1974). Algumas espécies de abelhas apresentam hábito solitário, com cuidado à prole restrito à construção do ninho e das células de cria (favos), e ao provisionamento dessas células com alimento (Michener 2007).

Ao coletar recursos florais (pólen, néctar, óleo) para sua alimentação, e/ou materiais para a construção dos ninhos (óleos, resinas, pedaços de folhas e pétalas), bem como para atração de parceiros (odores não voláteis), as abelhas podem carregar pólen em seu corpo e, ao transferi-lo para os estigmas, realizam a polinização (Faegri & Piiil 1978). As abelhas podem apresentar estratégias distintas de forrageamento, principalmente, com base na variedade de tipos de pólen coletados, podendo ser oligoléticas (obtêm o pólen de apenas uma espécie ou de um grupo de plantas aparentadas) ou poliléticas (obtêm o pólen de espécies variadas) (Nieto et al. 2017).

É conhecido que a disponibilidade de flores no ambiente pode variar sazonalmente. Em ambientes tropicais as plantas normalmente têm acesso a água, luz solar e temperaturas quentes durante todo o ano (Hilty 1980; Morellato et al. 2000), de modo que as comunidades nesses locais podem apresentar padrões fenológicos que incluem florações múltiplas e outras estratégias que podem ocorrer, simultaneamente, ao longo do ano (Richards 1952; Longman & Jeník 1974). Isso tem como consequência complexos padrões fenológicos que são responsáveis pela manutenção da biodiversidade (Morellato et al. 2016). A disponibilidade confiável e contínua de recursos florais nessas regiões permitiu a evolução de diversas adaptações nos visitantes florais, sendo as abelhas o grupo mais adaptado (Morellato et al. 2016).

A evolução da correspondência de atributos morfológicos (“trait matching”) entre plantas e polinizadores é afetada pela especialização trófica das espécies e as assimetrias na especialização entre as espécies interagentes (Anderson et al. 2010; Klumpers et al. 2019). Consequentemente, a especialização de ambos os parceiros interagindo pode indiretamente aumentar a estabilidade espacial e temporal das interações devido à correspondência dessas características. No entanto, estas interações especializadas podem ser mais vulneráveis à extinção (Aizen et al. 2012), tornando-as menos estáveis. Variações temporais e espaciais na diversidade, abundância e distribuição de recursos florais são os principais fatores estruturantes nas comunidades de polinizadores (Burkle et al. 2013, Carstensen et al. 2014), com efeitos sobre os serviços ecossistêmicos prestados por esses animais (CaraDonna et al. 2014).

Afim de melhor compreender interações entre abelhas e plantas, análises de rede de interações são importantes em estudos em ecologia de comunidades, ajudando a revelar a organização e o funcionamento de sistemas complexos de espécies que interagem entre si e a prever como elas podem responder às mudanças ambientais (Rohr et al. 2014). Nos últimos 20 anos, muitos estudos sobre interações em escala de comunidades vêm adotando essa abordagem (Vázquez et al. 2013). Uma série de métricas que descrevem a estrutura das comunidades interativas são calculadas (Guimarães Jr 2020) e, com base nelas, é possível avaliar, por exemplo, sua resiliência, definida como a capacidade de reter sua estrutura e função após um distúrbio (Vázquez et al. 2013, Goldstein & Zych 2016).

As características de uma espécie podem determinar suas interações dentro da comunidade, afetando a estrutura da rede de interações na qual esta inserida (Poisot et al. 2015).

Desse modo, grupos de espécies com diferentes estratégias ou características funcionais podem se tornar mais ou menos especializados, de acordo com as características das espécies com as quais podem interagir na comunidade (Kelly 2019). Um exemplo disso são flores bilateralmente simétricas com pétalas com quilhas, como apresentadas pela subfamília Papilionoideae que, efetivamente, restringem o acesso ao néctar às abelhas de grande porte. Por outro lado, as flores radialmente simétricas, como as de Asteraceae, Malvaceae e Myrtaceae, são menos restritivas, recebendo visitas de abelhas generalistas (Schiestl & Johnson 2013, Junker et al. 2014).

A abelha exótica, *Apis mellifera* L., é uma espécie generalista no uso de flores sendo, portanto, capaz de induzir mudanças significativas na estrutura de redes de interações, com possíveis impactos negativos nas populações de abelhas nativas. Entretanto, seus impactos sobre as populações de plantas ainda são discutidos (Santos et al. 2012). A apicultura aumentou globalmente em ~45% durante a última metade do século, de tal modo que, *A. mellifera* é considerada uma espécie manejada que apresenta ampla distribuição (Geslin et al. 2017). Alguns estudos vêm mostrando que a expansão da apicultura afeta as interações mutualísticas, potencialmente perturbando a estrutura e o funcionamento de redes de polinização em ecossistemas naturais (Geslin 2017, Torné-Noguera et al. 2016, Giannini 2015). Contudo, a adição de uma espécie super-generalista, como *A. mellifera*, pode aumentar a coesão geral das redes mutualistas (Valido et al. 2019), com possíveis efeitos positivos sobre os componentes da rede, resultando em maior estabilidade devido ao aumento do aninhamento, da modularidade e da redundância de interações (Aizen et al. 2008, Russo et al. 2014). Mesmo com o conhecimento avançado sobre a espécie e sua ampla distribuição, sendo a visitante floral mais frequente em todo o mundo, seu papel como polinizador ainda é controverso (Hung 2018).

Assim, grupos específicos de plantas e abelhas podem influenciar toda a estrutura da rede e, também, sua resiliência funcional, aumentando a generalização ou a especialização com base em suas estratégias de visitas, características funcionais ou designações taxonômicas (Coux et al. 2016). Diante disto, o objetivo deste trabalho foi avaliar os atributos das espécies que compõe a rede de interações abelha-planta na região da Serra do Amolar, pantanal sul-mato-grossense. Essa região, uma das mais pristinas do Pantanal, é ainda pouco conhecida acerca de sua biodiversidade, existindo apenas um registro disponível sobre as interações polinizador-planta (Rabelo et al. 2012). Esperamos que a rede de interações apresente estrutura modular com módulos agrupando espécies com atributos complementares, representando assim os ajustes morfológicos entre abelhas e plantas. Nesse sentido, esperamos que o tamanho das abelhas esteja relacionado com o tamanho das flores que visitam, ou seja, que abelhas menores visitem flores com diâmetro menor e, abelhas maiores, flores com diâmetros maiores. Esperamos também que as abelhas sejam mais especializadas e mais centrais em relação as plantas dentro da rede. Dado o comportamento generalista e a presença de um apiário na área, esperamos que *A. mellifera* seja a principal visitante das espécies vegetais, ocupando assim papel central na rede de interações. De modo a responder essas questões, avaliamos a frequência e o comportamento de visitas das abelhas às flores, bem como as características morfológicas desses dois grupos, através de amostras bimestrais ao longo de nove meses.

Métodos

Local de estudo

O Pantanal é uma imensa planície alagável com área de 138.183 km², localizada na Bacia do Alto Paraguai. Abrange os estados de Mato Grosso e Mato Grosso do Sul no centro oeste do Brasil, estendendo-se ainda pelo Paraguai e parte da Bolívia. A região caracteriza-se por grandes contrastes ao longo do ano, apresentando épocas muito secas, com alto risco de queimadas, até períodos chuvosos, seguidos de alagamento em diversas áreas (Magalhães 1992).

O trabalho foi realizado na Serra do Amolar (18°2'21.11"S 57°29'53.87"O), no Pantanal Sul-mato-grossense (Figura 1). A Serra do Amolar situa-se a noroeste do município de Corumbá e representa uma das áreas mais bem preservadas do Pantanal. Entretanto é ainda uma região pouco inventariada, representando uma grande lacuna de conhecimento em muitos aspectos biológicos. Os tipos vegetacionais encontrados nessa região são as savanas gramíneo lenhosa inundável e não-inundável, florestada e arborizada, floresta estacional semidecidual, além de áreas de transição com formações aluviais. Devido à proximidade geográfica com a Bolívia, a área também apresenta influência das formações da ecorregião do Bosque Seco Chiquitano (Vides-Almonacid et al. 2007; Pott & Pott, 2009). A vegetação apresenta forte deciduidade, com alta vulnerabilidade aos incêndios florestais durante os períodos de estiagem (Rabelo et al. 2012). A região apresenta duas estações bem definidas, uma chuvosa (outubro a março) e outra seca (abril a setembro), com temperatura média anual de 26°C e pluviosidade entre 800 e 1400 mm/ano, sendo que 80% das chuvas ocorrem entre os meses de outubro e março (Silva et al. 2000).

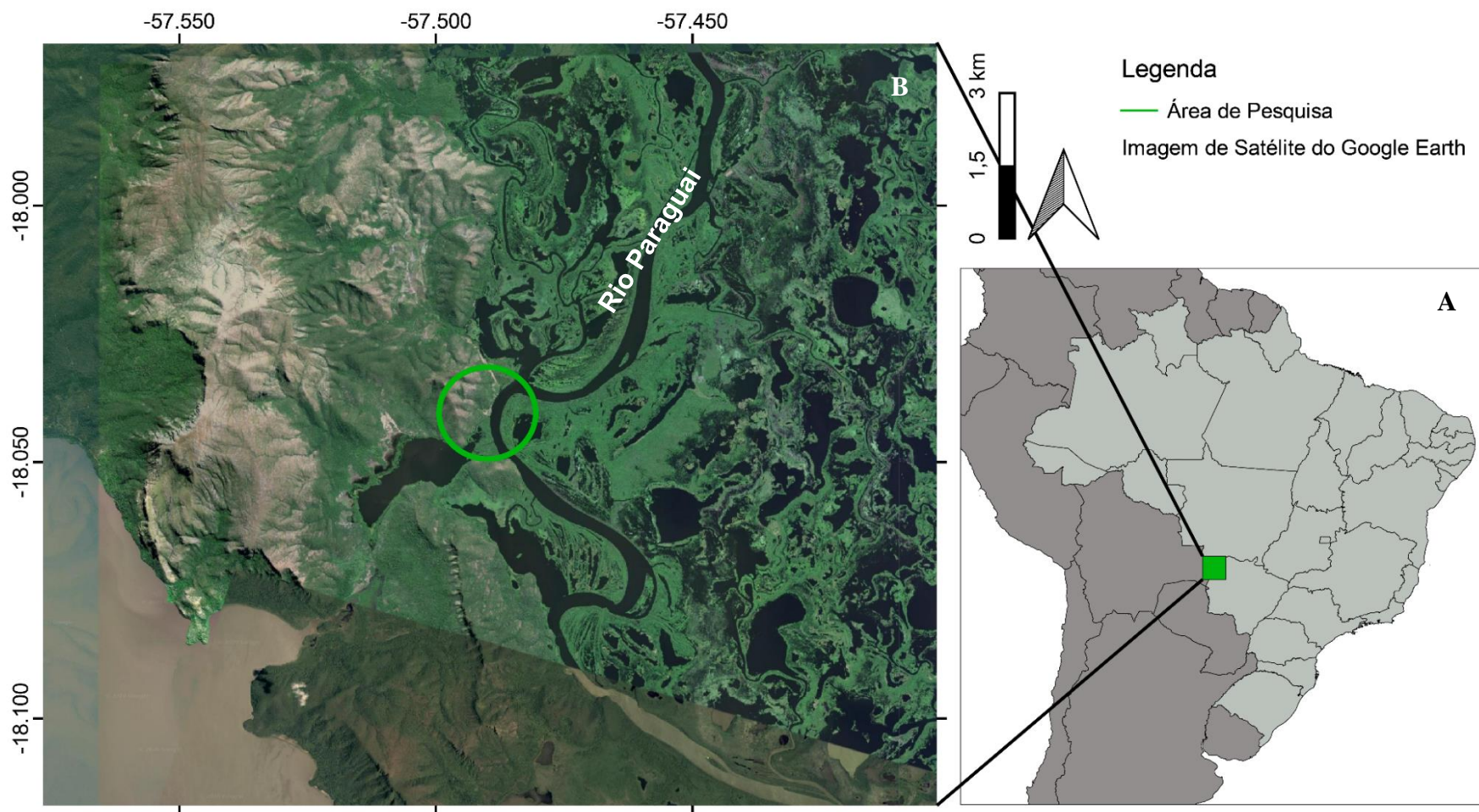


Figura 1. (A) Localização da Serra do Amolar no Brasil e América do Sul e (B) da área amostral (círculo verde) próxima ao rio Paraguai ($18^{\circ}2'21.1''S$ $57^{\circ}29'53.87''O$).

Coleta de dados

A área de estudo foi visitada bimestralmente no período de junho de 2019 a fevereiro de 2020. Em cada visita, com duração de três dias, foram registradas todas as espécies em floração em quatro transectos, cada um voltado para um ponto cardeal, situados dentro de um raio de 1 km estabelecido ao redor de um apiário instalado na área (Figura 1B). Definimos o apiário como centro de nossa área amostral com o intuito de fornecer subsídios para apicultores locais sobre o uso de recursos por *Apis mellifera* na área de estudo.

Em cada indivíduo florido nesta área foi realizado o registro da frequência de visitas de todas as abelhas observadas nas flores durante 10 minutos. As visitas foram classificadas como legítimas, quando as abelhas contactavam as estruturas reprodutivas da flor, e ilegítimas quando acessavam os recursos florais sem contactar essas estruturas. Essas observações foram realizadas sempre entre 07:00h e 13:00h, que inclui o período de maior atividade das abelhas (Bruijin & Sommeijer 1997). Após as visitas, as abelhas foram coletadas para identificação com o auxílio de puçá e colocadas em frasco mortífero com álcool 70%.

Em laboratório as abelhas tiveram registrados o comprimento da probóscide e a distância intertegular, expressa pela medida do tórax entre as asas. Essas medidas foram escolhidas por refletirem o ajuste do tamanho das abelhas ao da corola das flores visitadas. Para isso foram medidos cinco indivíduos (fêmeas) de cada espécie com o auxílio de um paquímetro digital e de uma lupa. As abelhas foram ainda classificadas em sociais, solitárias ou social-solitárias, e identificadas, de acordo com Silveira et al. (2002). Em seguida o material foi alfinetado, identificado e depositado na Coleção Zoológica da UFMS (ZUFMS).

Ramos férteis das espécies vegetais também foram coletados para posterior identificação em laboratório com auxílio de chaves de identificação e guias. As plantas visitadas pelas abelhas foram classificadas quanto ao seu hábito, e suas flores tiveram sua cor e presença ou ausência de odor registradas. Em seguida, de cinco a 10 flores por espécie foram coletadas e preservadas em álcool 70% para o registro em laboratório do comprimento e diâmetro da corola, bem como para a classificação do tipo funcional das flores (em pincel, aberta, goela, estandarte, tubular, campanulada e inconspícua - segundo Ramirez, 2003). As cores observadas pelo olho humano foram convertidas em comprimentos de ondas, conforme percebido pelas abelhas (Tabela 1), seguindo o proposto por Dyer et al. (2015). Optamos por utilizar essa classificação por representar melhor a seleção de cores pelas abelhas. Material testemunho das plantas foi depositado no Herbário da UFMS (CGMS).

Tabela 1. Equivalência entre as cores percebidas pelas abelhas e a percebida pelos olhos humanos, conforme classificação de Dyer et al. (2015).

| Cor percebida pelas abelhas | Cor percebida por olhos humanos |
|-----------------------------|---------------------------------|
| Verde | Vermelho |
| Azul | Verde |
| UV-verde | Roxa |
| UV-azul | Ciano |
| UV-azul-verde | Branca |
| Azul-verde | Amarelo |
| UV | Azul |

Análise de dados

As interações abelha-planta registradas foram utilizadas para a construção da rede de interações. A topologia da rede foi determinada a partir de matrizes de incidência (i.e. ponderadas, preenchidas com o número de visitas observadas por espécie), com as espécies vegetais representadas nas linhas e as de animais nas colunas. O tamanho da rede (i.e. somatória do número de animais e plantas), o número de interações observadas por espécie, a conectância, o aninhamento, a modularidade e a especialização foram calculados. Para avaliar a suficiência amostral da rede calculamos o estimador Chao 1 (Chacoff et al. 2012), que avalia se o esforço amostral empregado permite uma descrição precisa das interações entre as espécies na comunidade estudada, essa avaliação foi feita utilizando o Programa R (R Core Team 2020).

A conectância (C) mede a proporção de conexões observadas dentre todas as conexões possíveis, e é dada pela fórmula: $C = E/A * P * 100$, onde, E é o número de interações observadas (E) e P*A corresponde ao número de interações possíveis que é dado pelo produto do número de espécies de plantas (P) e de animais (A) da rede. O aninhamento mede quanto das interações estabelecidas por espécies especialistas são um subconjunto das interações realizadas por espécies mais generalistas e foi calculado pelo índice NODF (*nestedness metric based on overlap and decreasing fill*) (Almeida-Neto et al. 2008), utilizando o programa Aninhado 3.0 (Guimarães & Guimarães 2006). A Modularidade (M) indica se ocorrem subconjuntos de espécies que interagem mais entre si do que com outros subgrupos da rede e foi calculada usando o algoritmo DIRTLPAwb+ (Liu & Marata 2010, Beckett 2016). Após definida a modularidade e as espécies atribuídas aos módulos, os valores de *c* (conectividade entre módulos) e *z* (grau dentro de módulos) foram calculados a fim de determinar o papel desempenhado pelas espécies na rede. De acordo com os valores obtidos elas foram classificadas como: periféricas ($c < 0.62$ e $z < 2.5$); eixos de módulo ($z > 2.5$ e $c < 0.62$); conectoras entre módulos ($z < 2.5$ e $c > 0.62$) e conectoras de redes ($z > 2.5$ e $c > 0.62$) (Olesen et al. 2007). Foi calculada ainda a especialização em nível de comunidade (índice H_2'), que indica o quanto as espécies que compõe a rede restringem suas interações em relação àquelas esperadas ao acaso com base na disponibilidade de parceiros (Blüthgen et al. 2007).

Métricas em nível de espécie também foram calculadas a fim de avaliar como as espécies particionam suas interações na rede. A especialização (índice d') indica o quanto a frequência de interações de uma dada espécie desvia em relação à disponibilidade de parceiros de interação disponíveis (Blüthgen et al. 2007). Essa métrica varia de 0 a 1, sendo que valores mais altos indicam maior especialização. O grau normalizado (ND) é calculado dividindo o grau de uma dada espécie (i.e., o número de espécies com a qual ela interage) pelo grau máximo possível (i.e, aquele apresentado pela espécie do mesmo nível trófico com maior grau), representando assim a proporção de interações realizada pela espécie na rede. A força das espécies (SS) representa a soma das proporções de interações realizadas por uma dada espécie dentre todos os parceiros de interação. Valores mais altos indicam maior dependência dos visitantes por uma dada planta, ou das plantas por um dado polinizador (Bascompte et al. 2006). Além dessas métricas, a fim de avaliar o papel das diferentes espécies na manutenção da estrutura da rede, foram calculadas a centralidade por intermédio (Int), dada pela menor distância entre dois vértices em uma rede e, a centralidade por proximidade (Pro), que indica a menor distância em número de arestas entre dois vértices. Os cálculos de todas essas métricas foram realizados utilizando o pacote bipartite (Dormann et al. 2008) para o R (R Core Team 2020).

Para avaliar a influência dos atributos das plantas e das abelhas sobre as métricas em nível de espécie, utilizamos modelos lineares (LM), onde as variáveis preditoras foram os atributos (das plantas e abelhas, separadamente) e as variáveis resposta as métricas em nível de espécie (especialização, força, grau normalizado, centralidade por intermédio e por proximidade). Para a seleção dos melhores modelos que descrevem essas relações utilizamos o Critério de Informação de Akaike (AIC). Com este método é possível avaliar a adequação dos modelos, de acordo com a qualidade da informação e de ligação entre as variáveis utilizadas. Quanto menor o índice, mais adequado está o modelo aos dados. Todos os modelos obtidos com $AIC < 2$ foram selecionados.

Para avaliar se ocorre predominância de certos atributos das plantas e das abelhas na comunidade estudada, utilizamos tabelas de contingência, avaliando a significância dessas variáveis através do qui-quadrado, com teste por permutação com 9999 replicações. Essa análise também foi realizada para avaliar se os módulos observados diferiram entre si em relação aos atributos das plantas e abelhas que os compõe. Além disso, de modo a avaliar se as médias de comprimento de corola das plantas, do comprimento da probóscide e distância intertegular das abelhas diferem entre os módulos, realizamos Análises de variância (ANOVA) comparando essas medidas entre os módulos obtidos. Para essas análises utilizamos o Programa Past (Hammer et al. 2001).

A rede de interações foi representada como um grafo de minimização de energia bipartido (“Kamada-Kawai”, método dos componentes em separado) utilizando o programa Pajek 2.02 (Batagelj & Mrvar, 1998).

Resultados

Rede de interações

Foram registradas 37 espécies de abelhas (Tabela 2) visitando 86 espécies de plantas (Tabela 3), totalizando 123 espécies compondo a rede de interações (Figura 2), com suficiência amostral foi de 73,1%. A rede abelhas-flores na Serra do Amolar apresentou baixa conectância ($C= 0,082$) indicando baixa generalização das interações, foi significativamente aninhada ($wNODF=17,22$) e apresentou especialização moderada ($H_2=0,53$). A rede foi significativamente modular ($Q=0,37$, $\Delta Q=0,31$), apresentando sete módulos com 1-8 espécies de abelhas e 2-27 espécies de plantas. A coloração das flores ($\chi^2=52,16$, $df=30$, $p=0,007$) e a presença/ausência de odor ($\chi^2=14,49$, $df=6$, $p=0,025$) diferiram entre módulos (Figura 3). O módulo 3 apresentou predominância de espécies com flores de coloração UV-Verde e sem odor, enquanto o módulo 4, com apenas três espécies, apresentou flores com presença de odor, que foram visitadas por uma abelha social. O módulo 7 incluiu apenas flores na coloração UV-Azul-Verde, sem odor e abelhas sociais. Os demais atributos de plantas (hábito e tipo funcional) e a socialidade de abelhas não diferiram entre os módulos. Em relação às médias de diâmetro da flor, comprimento da probóscide e distância intertegular das abelhas, a análise de variância indicou uma diferença significativa entre os módulos ($p<0,001$). O diâmetro médio da corola foi relativamente maior nos módulos 3 e 6 ($X = 21,33 \pm 10,46$; $X = 21,83 \pm 14,51$) e relativamente mais curto no módulo 4 ($X = 3,53 \pm 0,55$). Abelhas maiores (maior distância intertegular) foram registradas o modulo 3 ($X = 3,05 \pm 2,51$), enquanto o módulo 4 agrupou as espécies de menor tamanho ($X = 0,64$, $n=1$).

De acordo com os valores de c e z não foram detectadas espécies atuando como eixos de rede (i.e., supergeneralistas, “network hubs”). Três espécies de plantas (*Licana parvifolia* $c=0.66$, *Crotalaria lanceolata* $c=0.68$ e *Cissus spinosa* $c=0.68$), e quatro espécies de abelhas (*Apis mellifera* $c=0.72$, *Trigona sp.* $c=0.66$, *Ceratina morrensis* $c=0.65$ e *Melipona fasciculata* $c=0.62$) atuaram como conectoras entre módulos. E três espécies atuaram como eixos de módulos, sendo uma espécie de abelha (*Trigona muzoensis* $z=2.65$) e duas espécies de plantas (*Ipomoea carnea* $z=3.22$ e *Cuphea linarioides* $z=3.32$).

Tabela 2. Socialidade, características morfológicas e métricas ao nível de espécie das 37 espécies de abelhas registradas na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul, Brasil. DI= Distância Intertegular, CPro= Comprimento da Probóscide, ND= Grau Normalizado, SS= Força da espécie, Int= Centralidade por Intermediação, plnt= Centralidade por Intermediação Ponderada, Pro= Centralidade por Proximidade, pPro= Centralidade por Proximidade Ponderada.

| Espécies | DI (mm) | CPro (mm) | Corbícula/Escopa | Socialidade | c | z | ND | SS | Int | plnt | Pro | pPro | d' |
|--|---------|-----------|------------------|-------------------|------|-------|-------|------|-----|------|------|------|------|
| Subfamília Andreninae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Oxaea flavescens</i> Klug, 1807 | 3,10 | 3,27 | Presente | Solitária | 0 | -0,58 | 0,012 | 0,03 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,4 |
| Subfamília Apinae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Ancyloscelis ursinus</i> Haliday, 1836 | 3,23 | 2,28 | Presente | Social | 0 | -0,80 | 0,012 | 0,07 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,57 |
| <i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758 | 1,64 | 2,74 | Presente | Social | 0,72 | 1,49 | 0,581 | 24,8 | 0,3 | 0,7 | 0,04 | 0 | 0,46 |
| <i>Bombus morio</i> Swederus, 1787 | 7,50 | 1,33 | Presente | Solitária | 0 | -0,38 | 0,035 | 0,11 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,23 |
| <i>Centris analis</i> Lepeletier, 1841 | 3,24 | 3,87 | Presente | Solitária | 0,40 | -0,35 | 0,116 | 0,96 | 0,1 | 0 | 0,03 | 0 | 0,36 |
| <i>Centris flavifrons</i> Fabricius, 1775 | 7,07 | 2,92 | Presente | Solitária | 0,21 | -0,25 | 0,058 | 1,33 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,51 |
| <i>Ceratina maculifrons</i> Smith, 1854 | 1,11 | 2,87 | Presente | Social, Solitária | 0,35 | -0,38 | 0,023 | 0,18 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,59 |
| <i>Ceratina morrensis</i> Strand, 1910 | 2,33 | 1,71 | Presente | Social, Solitária | 0,65 | -0,37 | 0,128 | 2,2 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,47 |
| <i>Diadasia diminuta</i> Cresson, 1878 | 2,35 | 1,58 | Ausente | Solitária | 0 | -0,55 | 0,012 | 0,01 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,25 |
| <i>Exomalopsis analis</i> Spinola, 1853 | 2,62 | 1,67 | Presente | Social, Solitária | 0,18 | -0,49 | 0,023 | 0,37 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,64 |
| <i>Leurotrigona muelleri</i> Friese, 1900 | 0,53 | 0 | Presente | Social | 0,25 | 2,28 | 0,116 | 3,18 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,68 |
| <i>Melipona fasciculata</i> Smith, 1854 | 2,85 | 1,34 | Presente | Social | 0,62 | -0,47 | 0,035 | 0,23 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,51 |
| <i>Melipona orbigny</i> Guérin, 1844 | 3,36 | 0,98 | Presente | Social | 0,49 | 1,12 | 0,105 | 2,16 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,6 |
| <i>Melipona rufiventris</i> Lepeletier, 1836 | 2,12 | 1,08 | Presente | Social | 0,56 | -0,88 | 0,047 | 0,16 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,33 |
| <i>Melissoptila richardiae</i> Bertoni & Schrottky, 1910 | 2,32 | 2,13 | Presente | Social | 0 | -0,39 | 0,012 | 0,09 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,57 |
| <i>Paratrigona lineata</i> Lepeletier, 1836 | 0,61 | 0 | Presente | Social | 0,33 | -0,41 | 0,023 | 0,12 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,43 |
| <i>Plebeia remota</i> Holmberg, 1903 | 0,64 | 1,02 | Presente | Social | 0,04 | 0,55 | 0,035 | 1,53 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,84 |
| <i>Scaptotrigona bipunctata</i> Lepeletier, 1836 | 0,85 | 0 | Presente | Social | 0,06 | 0 | 0,058 | 1,55 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,5 |
| <i>Scaptotrigona depilis</i> Moure, 1942 | 1,38 | 0,91 | Presente | Social | 0,48 | 1,49 | 0,36 | 13,3 | 0,2 | 0,1 | 0,04 | 0 | 0,74 |
| <i>Scaura latitarsis</i> Friese, 1900 | 1,27 | 1,74 | Presente | Social | 0 | -0,53 | 0,012 | 0,14 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,68 |
| <i>Tetrapedia curvitaris</i> Friese, 1899 | 1,73 | 0,57 | Presente | Solitária | 0,41 | -0,38 | 0,023 | 0,28 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,66 |
| <i>Tetrapedia diversipes</i> Klug, 1810 | 1,66 | 2,16 | Presente | Solitária | 0 | -0,56 | 0,012 | 0,03 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,44 |
| <i>Triepeolus</i> sp. Robertson, 1901 | 2,21 | 0 | Ausente | Solitária | 0 | -0,55 | 0,023 | 0,16 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,56 |
| <i>Trigona muzoensis</i> Schwarz, 1948 | 1,53 | 1,29 | Presente | Social | 0,23 | 2,65 | 0,407 | 17,2 | 0,2 | 0,2 | 0,04 | 0 | 0,49 |
| <i>Trigona</i> sp. Jurine, 1807 | 1,93 | 2,37 | Presente | Social | 0,66 | -0,47 | 0,035 | 0,19 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,51 |
| <i>Trigona spinipes</i> Fabricius, 1793 | 1,71 | 1,26 | Presente | Social | 0,39 | 1,78 | 0,314 | 8,79 | 0,1 | 0 | 0,04 | 0 | 0,47 |
| <i>Xylocopa frontalis</i> Olivier, 1789 | 7,82 | 0 | Presente | Solitária | 0 | -0,50 | 0,023 | 0,16 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,44 |
| Subfamília Halictinae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Augochlora muelleri</i> Cockerell, 1900 | 1,73 | 1,14 | Presente | Solitária | 0 | -0,51 | 0,012 | 0,08 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,58 |
| <i>Augochlora pura</i> Say, 1837 | 2,56 | 1,42 | Presente | Solitária | 0 | -0,70 | 0,012 | 1 | 0 | 0 | 0 | NA | 1 |
| <i>Augochloropsis ignita</i> Smith, 1861 | 1,93 | 0 | Presente | Solitária | 0 | -0,09 | 0,058 | 1,01 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,62 |
| <i>Augochloropsis metallica</i> Fabricius, 1793 | 1,15 | 0 | Presente | Social, Solitária | 0,49 | 0,57 | 0,128 | 1,95 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,4 |
| <i>Augochloropsis sparsilis</i> Vachal, 1903 | 1,58 | 2,22 | Presente | Social | 0 | -0,30 | 0,035 | 0,25 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,51 |
| <i>Dialictus dominicense</i> Michener, 2007 | 0,98 | 0 | Presente | Solitária | 0,49 | -0,48 | 0,023 | 0,45 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,75 |
| Subfamília Megachilinae | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Austrostelis appendiculata</i> Freitas, 1933 | 3,56 | 0 | Ausente | Social | 0,38 | -0,33 | 0,058 | 0,96 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,58 |
| <i>Epanthidium cuneiforme</i> Griswold & Gonzalez, 2015 | 1,85 | 0 | Ausente | Social | 0,58 | 0,70 | 0,07 | 0,74 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,53 |
| <i>Pseudocentron terrestris</i> Schrottky, 1902 | 2,79 | 1,86 | Ausente | Solitária | 0 | -0,35 | 0,023 | 0,16 | 0 | 0 | 0,02 | 0 | 0,56 |

| | | | | | | | | | | | | | |
|---|------|------|---------|-----------|------|-------|-------|------|---|---|------|---|------|
| <i>Pseudocentron variplantis</i> Vachal, 1909 | 3,29 | 2,16 | Ausente | Solitária | 0,41 | -0,49 | 0,023 | 0,22 | 0 | 0 | 0,03 | 0 | 0,48 |
|---|------|------|---------|-----------|------|-------|-------|------|---|---|------|---|------|

Tabela 3. Hábito, características das flores (cor, odor, tipo e diâmetro da flor) e métricas ao nível de espécie das 86 espécies de plantas visitadas por abelhas na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul, Brasil. d'= Especialização. ND= Grau Normalizado, SS= Força das espécies, Int= Centralidade pro Intermediação, pInt= Centralidade por Intermediação Ponderada, Pro= Centralidade por Proximidade, pPro= Centralidade por Proximidade Ponderada.

| Espécies | Hábito | Cor | Odor | Tipo Corola | Diâmetro Corola (mm) | c | z | ND | SS | Int | pInt | Pro | pPro | d' |
|---|------------|---------------|----------|-------------|----------------------|-------|-------|------|------|--------|------|------|------|------|
| Família Acanthaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Justicia pectoralis</i> Jacq. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 7,3 | 0 | -0,62 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,16 |
| <i>Stenandrium pohlii</i> Nees | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 27,91 | 0 | -0,34 | 0,05 | 0,1 | 0,003 | 0 | 0,01 | 0 | 0,32 |
| Família Alismataceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Echinodorus longipetalus</i> Micheli | Aquática | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 6,41 | 0,04 | -0,37 | 0,05 | 0,09 | 0,0018 | 0 | 0,01 | 0 | 0,45 |
| Família Amaranthaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Gomphrena elegans</i> Mart. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 3,77 | 0,60 | -0,58 | 0,16 | 0,23 | 0,0335 | 0 | 0,01 | 0 | 0,21 |
| <i>Pfaffia glomerata</i> Spreng. | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 6,36 | 0 | -0,74 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,22 |
| Família Anacardiaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Mangifera indica</i> L. | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 4,99 | 0,30 | -0,41 | 0,05 | 0,02 | 0,0046 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |
| Família Apocynaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Rhabdadenia pohlii</i> Müll.Arg | Trepadeira | UV-Verde | Presente | Tubular | 43,81 | 0,41 | 1,53 | 0,11 | 0,72 | 0,0053 | 0 | 0,01 | 0 | 0,35 |
| <i>Trachelospermum jasminoides</i> Lindl. | Trepadeira | UV-Azul-Verde | Ausente | Pínel | 23,73 | 0,20 | -0,61 | 0,05 | 0,03 | 0,0007 | 0 | 0,01 | 0 | 0,26 |
| <i>Sarcostemma clausum</i> Jacq, | Trepadeira | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 21,46 | 0 | -0,61 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,04 |
| Família Asteraceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Aspilia latissima</i> Malme | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 38,16 | 0,33 | -0,58 | 0,11 | 0,21 | 0,028 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,07 |
| <i>Austroeuatorium inulaefolium</i> Kunth | Trepadeira | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 5,02 | 0 | 0,34 | 0,03 | 0,26 | 0 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,31 |
| <i>Conyza bonariensis</i> L, | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 3,39 | 0,49 | -0,65 | 0,05 | 0,01 | 0,0075 | 0 | 0,01 | 0 | 0,04 |
| <i>Vernonia polysphaera</i> Baker | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Aberta | 8,24 | 0,41 | -0,29 | 0,05 | 0,34 | 0,0005 | 0,03 | 0,01 | 0,01 | 0,2 |
| Família Bignoniaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Tacaranda cuspidifolia</i> Mart, | Trepadeira | UV-Verde | Presente | Tubular | 12,36 | 0,46 | 0,14 | 0,11 | 0,42 | 0,0085 | 0,12 | 0,01 | 0,01 | 0,57 |
| Família Boraginaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cordia glabrata</i> Mart, | Arbórea | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 33,42 | 0,23 | -0,64 | 0,05 | 0,05 | 0,0005 | 0 | 0,01 | 0 | 0,12 |
| Família Chrysobalanaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Licania minutiflora</i> Huber | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Estandarte | 4,17 | 0 | 1,76 | 0,05 | 0,57 | 0,0064 | 0,02 | 0,01 | 0,01 | 0,21 |
| <i>Licania parvifolia</i> Sagot | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Estandarte | 3,60 | 0,66 | -0,32 | 0,11 | 0,71 | 0,0104 | 0,01 | 0,01 | 0,01 | 0,19 |
| Família Cleomaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cleome guianensis</i> Aubl, | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Pínel | 5,03 | 0,15 | -1,02 | 0,08 | 0,07 | 0,0104 | 0 | 0,01 | 0 | 0,31 |
| <i>Cleoserrata serrata</i> Jacq. | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Pínel | 19,73 | 0,009 | -0,37 | 0,08 | 0,36 | 0,0037 | 0 | 0,01 | 0 | 0,44 |
| Família Commelinaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Commelina communis</i> L, | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Estandarte | 14,91 | 0,49 | -0,59 | 0,08 | 0,26 | 0,0019 | 0 | 0,01 | 0 | 0,23 |
| <i>Commelina erecta</i> | Herbácea | UV | Ausente | Estandarte | 24,12 | 0,45 | 0,16 | 0,08 | 0,32 | 0,0009 | 0 | 0,01 | 0 | 0,53 |

Família Convolvulaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------------------|------------|------------|----------|-------------|-------|------|-------|------|------|--------|------|------|------|------|
| <i>Ipomoea carnea</i> Jacq. | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Tubular | 47,84 | 0,25 | 3,22 | 0,24 | 1,48 | 0,0215 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0,3 |
| <i>Ipomoea delphinioides</i> Choisy | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Tubular | 63,49 | 0,31 | -0,54 | 0,05 | 0,2 | 0,0004 | 0 | 0,01 | 0 | 0,66 |
| <i>Ipomoea rubens</i> Choisy | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Tubular | 52,06 | 0,60 | -0,67 | 0,14 | 0,17 | 0,0335 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,16 |
| <i>Merremia umbellata</i> L. | Trepadeira | Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 24,51 | 0,20 | -0,38 | 0,05 | 0,04 | 0,0046 | 0 | 0,01 | 0 | 0,34 |

Família Cucurbitaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|------|-------|---|------|---|-----|
| <i>Citrullus lanatus</i> Thunb. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 27,26 | 0,59 | -0,73 | 0,11 | 0,12 | 0,015 | 0 | 0,01 | 0 | 0,3 |
|---------------------------------|----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|------|-------|---|------|---|-----|

Família Euphorbiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--|-----------|---------------|----------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|------|------|---|------|
| <i>Croton antispyhiliticus</i> Mart. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Presente | Píncel | 8,55 | 0,17 | 1,56 | 0,11 | 1,13 | 0,0155 | 0 | 0,01 | 0 | 0,24 |
| <i>Croton campestris</i> A.St.-Hill | Arbustiva | Azul-Verde | Presente | Píncel | 15,47 | 0,03 | -1,09 | 0,05 | 0,11 | 0,0012 | 0 | 0,01 | 0 | 0,18 |
| <i>Croton corumbensis</i> S.Moore | Arbustiva | Azul | Presente | Píncel | 3,93 | 0,01 | -0,12 | 0,08 | 0,63 | 0,0314 | 0,01 | 0,01 | 0 | 0,42 |
| <i>Euphorbia potentilloides</i> Boiss. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 3,14 | 0 | -0,77 | 0,03 | 0,25 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,8 |

Família Fabaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|---------------|----------|------------|-------|------|-------------------|------|------|--------|------|------|------|------|
| <i>Albizia saman</i> Jacq. | Arbórea | UV-Verde | Presente | Píncel | 24,11 | 0,48 | 0,11 | 0,08 | 0,37 | 0,0196 | 0,08 | 0,01 | 0,01 | 0,16 |
| <i>Arachis villosa</i> Benth. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Estandarte | 19,48 | 0,28 | 2,3 ⁰⁷ | 0,3 | 3,26 | 0,0595 | 0,16 | 0,01 | 0,01 | 0,26 |
| <i>Bergeronia sericea</i> Micheli | Trepadeira | UV-Verde | Presente | Estandarte | 17,67 | 0,37 | -0,13 | 0,11 | 0,34 | 0,0083 | 0 | 0,01 | 0 | 0,26 |
| <i>Chamaecrista desvauxii</i> Collad. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 13,21 | 0 | -0,74 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,19 |
| <i>Chamaecrista rotundifolia</i> Pers. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 23,15 | 0 | -0,66 | 0,03 | 0 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,01 |
| <i>Clitoria falcata</i> Lam. | Trepadeira | UV-Azul-Verde | Ausente | Goela | 31,47 | 0 | -0,12 | 0,05 | 0,21 | 0,0079 | 0 | 0,01 | 0 | 0,32 |
| <i>Crotalaria lanceolata</i> E. Mey. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Estandarte | 21,44 | 0,68 | -0,57 | 0,11 | 0,08 | 0,0083 | 0 | 0,01 | 0 | 0,14 |
| <i>Desmodium barbatum</i> L. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Estandarte | 8,29 | 0,12 | -0,69 | 0,05 | 0,03 | 0,0038 | 0 | 0,01 | 0 | 0,31 |
| <i>Dioclea burkartii</i> Maxwell | Trepadeira | UV-Verde | Presente | Estandarte | 27,71 | 0 | -0,15 | 0,03 | 0,2 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,78 |
| <i>Inga uruguensis</i> Hook. & Arn. | Arbórea | UV-Azul-Verde | Ausente | Píncel | 18,40 | 0,42 | 1,71 | 0,22 | 1,36 | 0,0683 | 0,42 | 0,01 | 0,01 | 0,13 |
| <i>Mimosa chaetosphaeria</i> Barneby | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Píncel | 18,51 | 0,07 | -0,34 | 0,11 | 0,15 | 0,0196 | 0 | 0,01 | 0 | 0,13 |
| <i>Senna hirsuta</i> L. | Herbácea | Azul-Verde | Presente | Aberta | 38,96 | 0,01 | -0,61 | 0,05 | 0,5 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,4 |
| <i>Senna macranthera</i> DC. ex Collad. | Herbácea | Azul-Verde | Presente | Aberta | 18,92 | 0,29 | -0,43 | 0,05 | 0,06 | 0,0014 | 0 | 0,01 | 0 | 0,38 |
| <i>Senna occidentalis</i> L. | Herbácea | Azul-Verde | Presente | Aberta | 22,67 | 0 | -0,72 | 0,03 | 0,01 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |
| <i>Vigna longifolia</i> Benth. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 18,41 | 0 | -0,60 | 0,03 | 0,01 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,25 |
| <i>Zornia crinita</i> Mohlenbr. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Estandarte | 3,64 | 0 | 1,53 | 0,05 | 0,51 | 0,0008 | 0 | 0,01 | 0 | 0,4 |

Família Lamiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-----------|----------|----------|------------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| <i>Eriope crassipes</i> Benth. | Arbustiva | UV-Verde | Ausente | Estandarte | 3,22 | 0,34 | 1,28 | 0,14 | 0,97 | 0,0314 | 0 | 0,01 | 0 | 0,19 |
| <i>Hyptis brevipes</i> Poit. | Herbácea | Azul | Ausente | Estandarte | 30,02 | 0,60 | 1,71 | 0,11 | 1,91 | 0,0007 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,21 |
| <i>Hyptis crenata</i> Pohl ex Benth. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Estandarte | 7,56 | 0,00 | 0,70 | 0,05 | 0,25 | 0,0086 | 0 | 0,01 | 0 | 0,37 |
| <i>Plectranthus barbatus</i> Andr. | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Goela | 10,75 | 0,47 | -0,58 | 0,05 | 0,04 | 0,0012 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |

Família Liliaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------|----------|---------------|----------|--------|------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|
| <i>Allium sativum</i> L. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 5,96 | 0,55 | -0,45 | 0,08 | 0,01 | 0,0215 | 0 | 0,01 | 0 | 0,04 |
|--------------------------|----------|---------------|----------|--------|------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|

Família Loranthaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|-----------|-------|---------|---------|------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|
| <i>Dendrophthoe glabrescens</i> Blakely | Arbustiva | Verde | Ausente | Tubular | 8,14 | 0,39 | -0,56 | 0,05 | 0,04 | 0,0084 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |
|---|-----------|-------|---------|---------|------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|

Família Lythraceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--|----------|----------|---------|--------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|
| <i>Cuphea linarioides</i> Cham. & Schltld. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 14,28 | 0,51 | 3,32 | 0,27 | 2,44 | 0,0496 | 0,04 | 0,01 | 0,01 | 0,16 |
|--|----------|----------|---------|--------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|

Família Malpighiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|
| <i>Byrsonima orbignyana</i> A. Juss. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 15,44 | 0,16 | -0,58 | 0,05 | 0,02 | 0,0075 | 0 | 0,01 | 0 | 0,15 |
|--------------------------------------|-----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|

Família Malvaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------------------------|-----------|---------------|----------|-------------|-------|-------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| <i>Pavonia sidifolia</i> Kunth. | Herbácea | Azul-Verde | Presente | Campanulada | 45,17 | 0,49 | 0,17 | 0,08 | 0,42 | 0,0086 | 0 | 0,01 | 0 | 0,53 |
| <i>Hibiscus furcellatus</i> Lam. | Arbustiva | UV-Verde | Presente | Campanulada | 17,41 | 0 | 0,30 | 0,03 | 0,35 | 0 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,65 |
| <i>Malvastrum americanum</i> L. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 16,20 | 0 | 0,87 | 0,03 | 1 | 0 | 0 | 0 | NA | 1 |
| <i>Malvastrum coromandelianum</i> L. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 21,11 | 0,42 | -0,37 | 0,08 | 0,13 | 0,0111 | 0 | 0,01 | 0 | 0,31 |
| <i>Malvastrum tomentosum</i> L. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 14,22 | 0,49 | -0,69 | 0,08 | 0,07 | 0,0074 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |
| <i>Melochia corchorifolia</i> L. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 11,74 | 0,008 | 0,47 | 0,08 | 1,07 | 0,0005 | 0 | 0,01 | 0 | 0,24 |
| <i>Melochia parvifolia</i> Kunth. | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 23,31 | 0,11 | 1,45 | 0,14 | 0,82 | 0,028 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,33 |
| <i>Melochia pyramidata</i> L. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Campanulada | 15,05 | 0,53 | -0,58 | 0,08 | 0,03 | 0,028 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,04 |
| <i>Melochia villosa</i> Mill. | Arbustiva | UV-Verde | Ausente | Campanulada | 17,20 | 0,49 | -0,74 | 0,05 | 0,01 | 0,0046 | 0 | 0,01 | 0 | 0,19 |
| <i>Sida cordifolia</i> L. | Herbácea | Azul-Verde | Ausente | Campanulada | 19,36 | 0 | -0,50 | 0,03 | 0,04 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,56 |

Família Melastomataceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------------|-----------|---------------|---------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|
| <i>Miconia prasina</i> D.C. | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Pincel | 22,85 | 0,26 | -0,43 | 0,05 | 0,01 | 0,0084 | 0 | 0,01 | 0 | 0,22 |
| <i>Mouriri guianensis</i> Aubl. | Arbórea | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 4,37 | 0 | -0,64 | 0,03 | 0,01 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,09 |
| <i>Rhynchanthera novemnervia</i> D.C. | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 24,31 | 0,18 | -0,58 | 0,05 | 0,02 | 0,0075 | 0 | 0,01 | 0 | 0,14 |

Família Moringaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|---------|---------------|----------|-------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|-----|
| <i>Moringa oleifera</i> L. Millsp. | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Goela | 17,20 | 0,29 | 0,55 | 0,11 | 0,73 | 0,0196 | 0,03 | 0,01 | 0,01 | 0,1 |
|------------------------------------|---------|---------------|----------|-------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|-----|

Família Myrtaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------|---------|---------------|----------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| <i>Psidium guajava</i> L. | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 24,98 | 0,31 | -0,31 | 0,08 | 0,08 | 0,0196 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,24 |
|---------------------------|---------|---------------|----------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|

Família Nyctaginaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|----------|---------|-------------|-------|-------|-------|------|------|--------|---|------|---|------|
| <i>Boerhaavia diffusa</i> Choisy. | Herbácea | Verde | Ausente | Campanulada | 5,07 | 0,031 | -0,47 | 0,08 | 0,25 | 0,0037 | 0 | 0,01 | 0 | 0,25 |
| <i>Bougainvillea spectabilis</i> Willd. | Trepadeira | UV-Verde | Ausente | Aberta | 16,25 | 0 | -0,54 | 0,03 | 0,03 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,33 |

Família Onagraceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|----------------------------------|-----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|---|--------|---|------|---|---|
| <i>Ludwigia octovalvis</i> Jacq. | Arbustiva | Azul-Verde | Ausente | Aberta | 31,99 | 0,35 | -0,62 | 0,05 | 0 | 0,0075 | 0 | 0,01 | 0 | 0 |
|----------------------------------|-----------|------------|---------|--------|-------|------|-------|------|---|--------|---|------|---|---|

Família Passifloraceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------------------------|------------|---------------|----------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| <i>Passiflora gibertii</i> N.E.Br. | Trepadeira | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 40,85 | 0,01 | -0,36 | 0,05 | 0,12 | 0,0075 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,41 |
|------------------------------------|------------|---------------|----------|--------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|

Família Poaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|--|----------|---------------|---------|-------------|------|---|-------|------|------|---|---|------|---|------|
| <i>Axonopus pellitus</i> Nees ex Trin. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Ausente | Inconspícua | 2,14 | 0 | -0,70 | 0,03 | 0,13 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,72 |
|--|----------|---------------|---------|-------------|------|---|-------|------|------|---|---|------|---|------|

Família Pontederiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|-----------------------------------|----------|----------|---------|-------------|-------|------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| <i>Pontederia azurea</i> Kunth. | Aquática | UV | Ausente | Campanulada | 32,08 | 0,48 | -0,42 | 0,08 | 0,02 | 0,0215 | 0 | 0,01 | 0 | 0,12 |
| <i>Pontederia crassipes</i> Mart. | Aquática | UV-Verde | Ausente | Campanulada | 39,18 | 0,52 | 1,78 | 0,22 | 2,21 | 0,0497 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,27 |

Família Portulacaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---------------------------------|----------|----------|---------|--------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|
| <i>Portulaca mucronata</i> Link | Herbácea | UV-Verde | Ausente | Aberta | 29,34 | 0,35 | 1,84 | 0,19 | 1,32 | 0,0385 | 0,04 | 0,01 | 0,01 | 0,11 |
|---------------------------------|----------|----------|---------|--------|-------|------|------|------|------|--------|------|------|------|------|

Família Rubiaceae

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|----------|---------------|----------|------------|-------|------|-------|------|------|--------|------|------|------|------|
| <i>Mitracarpus hirtus</i> (L.) D.C. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Presente | Estandarte | 3,74 | 0,19 | 0,85 | 0,22 | 1,89 | 0,0688 | 0,03 | 0,01 | 0,01 | 0,18 |
| <i>Richardia grandiflora</i> Cham. & Schltld. | Herbácea | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 10,18 | 0,36 | -0,64 | 0,11 | 0,72 | 0,0044 | 0 | 0,01 | 0 | 0,2 |
| <i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Schltld.) | Arbórea | UV-Azul-Verde | Presente | Aberta | 37,10 | 0 | -0,72 | 0,03 | 0,01 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |

| | | | | | | | | | | | | | | |
|---|------------|---------------|----------|------------|-------|-----------|-------|------|------|--------|---|------|------|------|
| Família Sapindaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Paullinia elegans</i> Cambess. | Arbustiva | UV-Azul-Verde | Ausente | Aberta | 10,31 | 0,00 1 | 0,81 | 0,14 | 1,69 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,52 |
| Família Solanaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Solanum viarum</i> Dunal | Arbustiva | UV-Verde | Ausente | Aberta | 22,14 | 0,49 | 1,26 | 0,08 | 1,01 | 0,0013 | 0 | 0,01 | 0 | 0,46 |
| Família Verbenaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Lippia alba</i> Mill. | Herbácea | UV-Verde | Presente | Tubular | 2,67 | 0 | -0,42 | 0,03 | 0,02 | 0 | 0 | 0,01 | 0 | 0,36 |
| <i>Stachytarpheta cayennensis</i> Rich. | Arbustiva | UV-Verde | Ausente | Tubular | 5,60 | 0,47 | 0,21 | 0,14 | 0,51 | 0,0297 | 0 | 0,01 | 0 | 0,14 |
| Família Vitaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Cissus spinosa</i> L. | Trepadeira | Verde | Ausente | Tubular | 2,01 | 0,68 | -0,37 | 0,14 | 0,57 | 0,0191 | 0 | 0,01 | 0 | 0,28 |
| Família Vochysiaceae | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Vochysia divergens</i> Pohl | Arbórea | Azul-Verde | Presente | Estandarte | 22,63 | 0,65 | -0,62 | 0,08 | 0,03 | 0,028 | 0 | 0,01 | 0,01 | 0,02 |

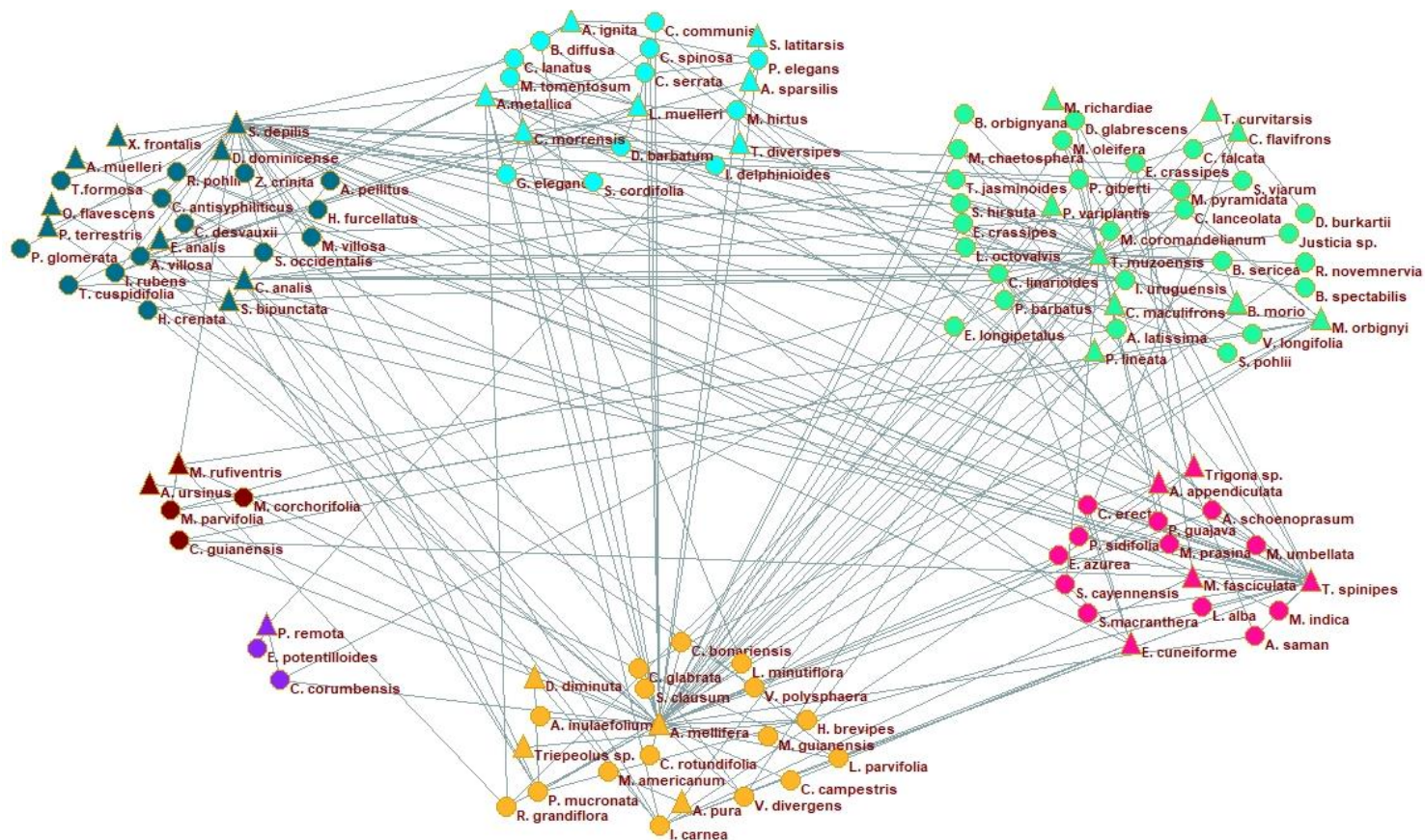


Figura 2. Rede de interações entre plantas (representadas por círculos) e abelhas (representadas por triângulos), e os módulos formados (Módulo 1 = ■, Módulo 2 = ■, Módulo 3 = ■, Módulo 4 = ■, Módulo 5 = ■, Módulo 6 = ■ e Módulo 7 = ■) na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul, Brasil. Nomes completos das espécies de animais e plantas são fornecidos nas Tabelas 1 e 2, respectivamente.

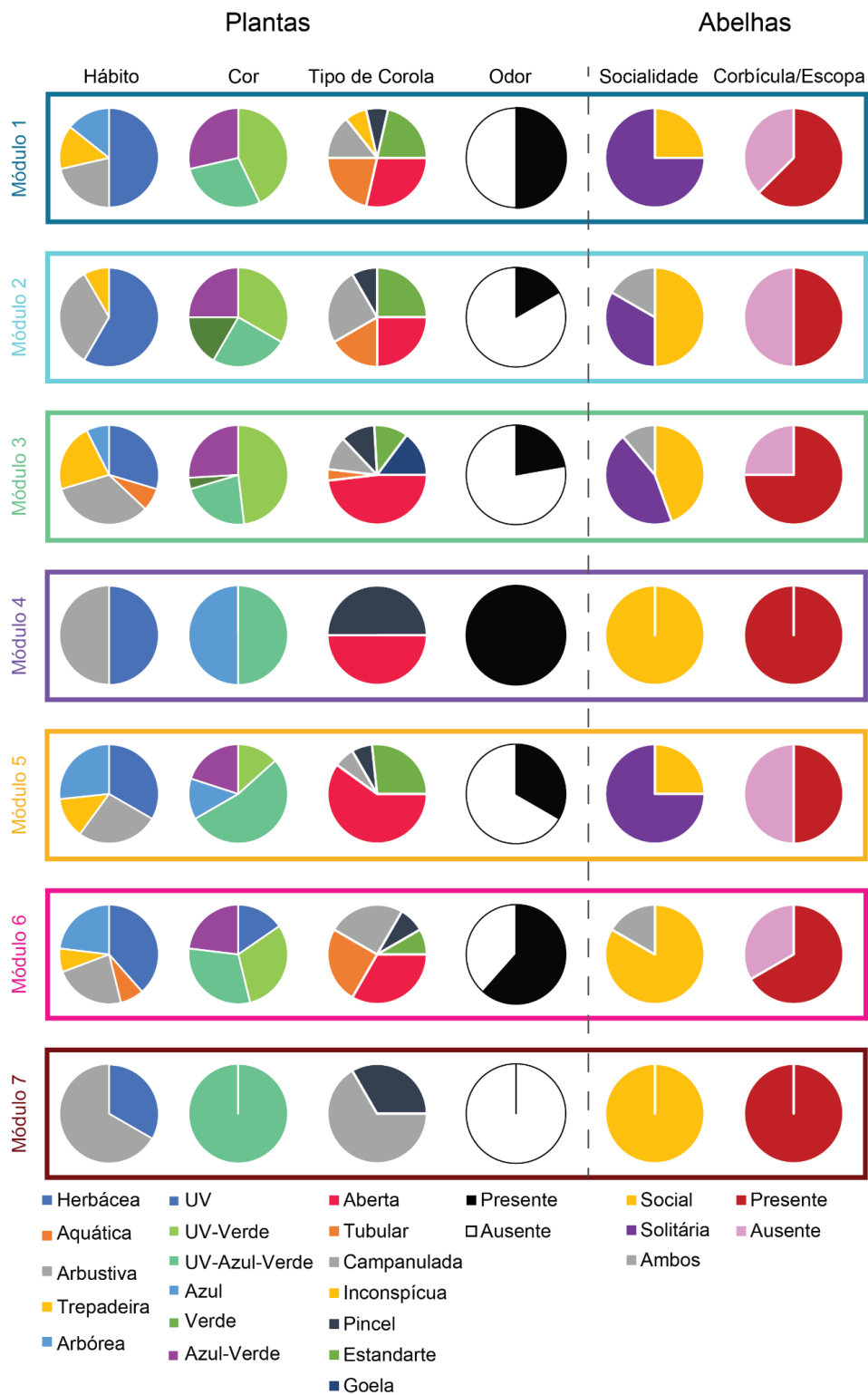


Figura 3. Proporções dos atributos de espécies de plantas e abelhas distribuídas nos sete módulos da rede de interações na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul, Brasil. As cores utilizadas nos boxes de cada módulo correspondem aos módulos representados na Figura 2.

O papel das espécies na estrutura da rede

Dentre as abelhas, a espécie exótica *A. mellifera* foi a que apresentou os valores mais altos de grau normalizado (0,58), força (24,77), centralidade por intermediação (0,34), centralidade por intermediação ponderada (0,65) e centralidade por proximidade (0,04). Esses resultados sugerem alta generalização desta espécie no uso de recursos florais, mas podem ser parcialmente explicados pela presença de um apiário na região. As abelhas mais especializadas foram *Augochlora pura* ($d' = 1$), *Plebeia remota* ($d' = 0,84$) e *Dialictus dominicense* ($d' = 0,75$) (Tabela 1).

Em relação às plantas, quatro espécies mostraram alta especialização, *Malvastrum americanum* ($d' = 1$), *Dioclea burkanii* ($d' = 0,78$), *Axonopus pellitus* ($d' = 0,72$) e *Ipomoea delphinoides* ($d' = 0,66$). Para grau normalizado, as espécies *Arachis villosa* (0,29), *C. linarioides* (0,27) e *I. carnea* (0,24) apresentaram os maiores valores, sendo assim, as que tiveram proporcionalmente mais interações. *Arachis villosa* e *C. linarioides*, juntamente com *Pontederia crassipes* também apresentaram altos valores de força.

Quando comparadas as médias das métricas dos grupos (abelhas e plantas), as plantas apresentaram valores mais elevados de grau normalizado ($p=0,001$), mas as abelhas apresentaram os maiores valores para força das espécies ($p=0,004$), centralidade por proximidade ($p=0,03$), centralidade por proximidade ponderada ($p=2,2$) e especialização ($p=1,2$) (Figura 4).

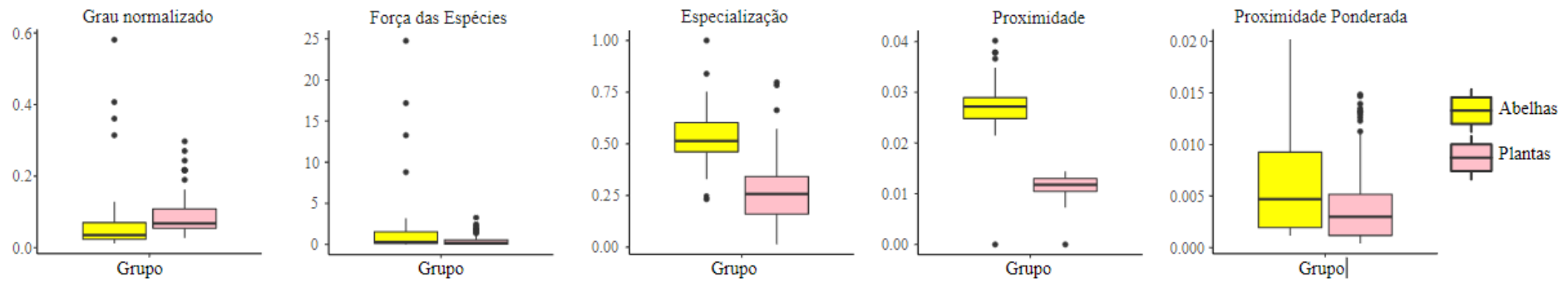


Figura 4. Boxplot comparando as médias das métricas em nível de espécie (grau normalizado, força, especialização, centralidade por proximidade e centralidade por proximidade ponderada) entre abelhas e plantas da Serra do Amolar. As diferenças foram significativas para todas as métricas.

Efeitos dos atributos das espécies sobre as métricas

Dentre as espécies visitadas pelas abelhas na Serra do Amolar, plantas herbáceas (38,37%) e arbustivas (31,39%) foram significativamente mais frequentes na rede de interações ($\chi^2= 35,62$, $p= 3,45^{07}$). As flores foram principalmente do tipo aberta (38,37%) e estandarte (17,44%) ($\chi^2= 53,04$, $p= 1,15^{09}$) e de coloração “UV-Verde” e “UV-Azul-Verde” ($\chi^2= 63,31$, $p= 2,50^{12}$). Flores com corola do tipo pincel afetaram a centralidade por proximidade e, juntamente com a presença de odor, foram as principais variáveis que afetaram o grau normalizado e a especialização das espécies de plantas. Flores com menor diâmetro de corola apresentaram maior força e centralidade por intermédio. Já para centralidade por proximidade ponderada e centralidade por intermediação, espécies com o hábito arbóreo exerceram maior efeito (Tabela 4).

As abelhas sociais foram mais frequentes (48,64%) do que as espécies solitárias (40,54%). E, espécies que podem apresentar ambos os hábitos representaram apenas 10,81% ($\chi^2= 8,83$, $p=0,012$). Em relação as estruturas de armazenamento de pólen, como corbícula ou escopa, 64,86% das espécies de abelhas observadas apresentaram uma das estruturas, enquanto 35,14% não ($\chi^2= 3,27$, $p=0,071$). Para a distância intertegular, 51,35% das espécies apresentaram de 0 a 2 mm; 40,54% de 2 a 5 mm e apenas 8,10% de 5 a 8 mm.

A socialidade foi o atributo que explicou a maioria das métricas (ND, SS, Int, pPro) sozinha ou em conjunto com a presença de estrutura coletora de pólen (Pro). Foi a única variável que afetou a centralidade por proximidade ($p= 0,052$) e a centralidade por proximidade ponderada ($p= 0,036$), sendo as espécies sociais as que apresentaram maiores valores para essas métricas (Tabela 5). Para avaliar se esses resultados poderiam estar sendo afetados pela alta frequência de *A. mellifera*, representando, portanto, um viés, a análise foi repetida removendo-a e o resultado permaneceu semelhante. A especialização (d') foi afetada pelo tamanho das abelhas, expresso pela distância intertegular (DI) ($p= 0,038$). De acordo com o modelo, abelhas menores tenderam a ser mais especializadas. Sendo as abelhas *P. remota* (DI = 0,64) e *D. dominicense* (DI = 0,98), com apenas três e duas interações, respectivamente e *S. depilis* (DI = 1,38), com 31 interações, as que apresentaram maiores valores de especialização.

Tabela 4. Seleção de Modelos Lineares (LM) através do método AIC (Critério de Informação Akaike) para avaliar relação entre métricas em nível de espécie e atributos das espécies vegetais presentes na rede de interações abelha-planta na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul.

| Variável resposta (Y) | Modelo | AIC | Estimate | Valor -F | p | R ² ajustado |
|---|---------------------|---------|----------|----------|--------|-------------------------|
| Grau normalizado (ND) | ND~odor+tipo corola | -251.97 | 0,006 | 3.09 | <0.006 | 0.14 |
| Força das Espécies (SS) | SS~diametro corola | 167.91 | 0,002 | 0.18 | <0.67 | -0.009 |
| Centralidade por Intermediação (Int) | Int~diametro corola | -464.78 | 0,00004 | 0.14 | <0.71 | -0.01 |
| Centralidade por Intermediação Ponderada (pInt) | pInt~hábito | -265.69 | 0,049 | 2.07 | <0.09 | 0.04 |
| Centralidade por Proximidade (Pro) | Pro~tipocorola | -813.32 | -0,0001 | 1.68 | <0.13 | 0.04 |
| Centralidade por Proximidade Ponderada (pPro) | pPro~hábito | -702.39 | 0.004 | 4.23 | <0.003 | 0.13 |
| Especialização (d') | d'~odor+tipo corola | -46.87 | -0,197 | 2.87 | <0.01 | 0.13 |

Tabela 5. Seleção de Modelos Lineares (LM) através do método AIC (Critério de Informação Akaike) para avaliar relação entre métricas em nível de espécie e atributos das espécies de abelhas presentes na rede de interações abelha-planta na Serra do Amolar, Mato Grosso do Sul.

| Variável resposta (Y) | Modelo | AIC | Estimate | Valor -F | p | R ² ajustado |
|---|----------------------------------|---------|----------|----------|-------|-------------------------|
| Grau normalizado (ND) | ND~socialidade | -46.17 | -0,04 | 2.69 | <0.08 | 0.08 |
| Força das Espécies (SS) | SS~socialidade | 230.03 | -0,78 | 2.40 | <0.10 | 0.07 |
| Centralidade por Intermediação (Int) | Int~socialidade | -94.01 | -0,005 | 2.00 | <0.15 | 0.05 |
| Centralidade por Intermediação Ponderada (pInt) | pInt~probóscide | -51.79 | 0,02 | 1.35 | <0.25 | 0.009 |
| Centralidade por Proximidade (Pro) | Pro~corbícula/escopa+socialidade | -264.98 | -0,0004 | 20.84 | <0.05 | 0.13 |
| Centralidade por Proximidade Ponderada (pPro) | pPro~socialidade | -268.02 | -0,003 | 3.66 | <0.03 | 0.13 |
| Especialização (d') | d'~distânciaintertegular | -34.20 | -0,02 | 4.60 | <0.03 | 0.09 |

Discussão

Plantas, abelhas e os módulos da rede

Os resultados obtidos para a rede de interações plantas e abelhas na Serra do Amolar, dão suporte a nossa hipótese de que a rede apresentaria estrutura modular, sendo composta por espécies de plantas e abelhas com morfologias similares agrupadas em módulos. O módulo 1 apresentou 75% das abelhas solitárias com registros em um único período. Essas espécies apresentam comportamento de forrageamento semelhante, o que explica que interajam com o mesmo conjunto de plantas (Aizen et al. 2016; Maruyama et al. 2014). O módulo 2 apresentou espécies que estavam ativas no mesmo período amostral, representando assim a restrição das interações às espécies que coocorrem no mesmo período (Chang et al. 2012, Souza et al. 2018). De modo semelhante, o módulo 4 foi composto pela abelha eussocial *P. remota*, que ocorreu somente em dois períodos (outubro e fevereiro), é pequena, tem probóscide curta e duas espécies vegetais, *Croton corumbensis* (que ocorreu em dezembro e fevereiro) e *Euphorbia potentilloides* (que ocorreu em outubro, recebendo apenas visitas de *P. remota*), ambas com flores pequenas de morfologia pouco restritiva e presença de odor. O módulo 3 reuniu o maior número de espécies de abelhas, em sua maioria solitárias, e de plantas com flores do tipo aberta. Esse resultado corrobora com a explicação de que flores com baixa complexidade tem fracas restrições na acessibilidade de recursos, interagindo com a maioria das espécies de polinizadores (Kaiser-Bunbury et al. (2014). O módulo 5 apresentou uma abelha altamente especializada e três generalistas, interagindo com espécies de plantas generalistas, cujas flores não apresentam restrições morfológicas, facilitando assim a visita de abelhas tanto de pequeno como de grande porte (Kaiser-Bunbury et al. 2014). O sexto módulo foi composto por espécies mais frequentes durante as coletas e o sétimo módulo apresentou abelhas generalistas sociais de grande porte e três espécies vegetais com coloração branca (UV-Azul-Verde) e ausência de odor. Flores de cor branca estão frequentemente associadas à polinização por abelhas, embora poucos estudos tenham avaliado os efeitos da coloração das flores na determinação dos módulos (Roberts & Roalson 2020).

Espécies conectoras

De acordo com os valores de c e z obtidos a rede estudada não contém espécies super-generalistas (i.e., com altos valores de grau dentro de módulos e conectividade entre módulos). Contudo, algumas espécies se destacaram como conectoras, como as espécies vegetais: *L. parvifolia*, *C. lanceolata* e *C. spinosa*, sendo as duas primeiras arbóreas e a terceira uma trepadeira, que são comuns em áreas inundáveis, habitando, preferencialmente, margens de rios e matas semi-decíduas (Neto et al. 2012). Essas três espécies foram abundantes na área de estudo, apresentando grande número de flores disponíveis. Já as conectoras dentro dos módulos, foram *I. carnea*, espécie que floresce por longos períodos e foi registrada em quatro dos cinco períodos de coleta, e é resistente a longos períodos de seca; e *C. linarioides*, uma herbácea melitófila nativa. As espécies de abelhas que atuaram como conectoras de módulos, foram *A. mellifera*, *Trigona sp.*, *Ceratina morrensis* e *M. fasciculata*. A abelha *A. mellifera* apresentou o maior valor de conectividade entre módulos, o que pode ser explicado pelo fato de ter visitado 40% das

espécies de plantas da comunidade estudada. O recrutamento eficiente entre as operárias das colônias, permitindo assim a otimização na exploração dos recursos florais presentes no ambiente, pode explicar esse resultado (Seeley 2009). Abelhas do gênero *Ceratina* são espécies neotropicais de pequeno porte, normalmente solitárias, nidificando em troncos de árvores, e costumam ser abundantes em períodos com alta disponibilidade de recursos florais (Gonçalves & Melo 2005). Espécies dos gêneros *Trigona* e *Melipona* também são sociais, estabelecendo colônias perenes e populações numerosas, com facilidade na localização e no armazenamento de alimentos (Kleinert et al. 2012).

Atributos e métricas em nível de espécie

Ervas e arbustos representaram grande parte das espécies utilizadas como recurso pelas abelhas, o que pode ser explicado pelo fato da rede de interações apresentar mais representantes desses grupos. As espécies que apresentaram maiores valores de grau, grau normalizado e força, foram as herbáceas apícolas, *A. villosa*, a única espécie vegetal que esteve presente em todos os cinco meses amostrados e *C. linarioides*, que não apresenta um período bem definido de florescimento, podendo apresentar flores o ano todo e baixa sincronia intra e interpopulacional (Pott & Pott 1986).

Flores com corola do tipo “aberta” e “estandarte”, foram as mais representativas na rede de interações (55,81%). Em geral, espécies vegetais com corolas abertas interagem com ampla gama de polinizadores, podendo receber visitas de abelhas de diferentes tamanhos com diferentes estratégias de polinização. Por outro lado, espécies com tipo floral estandarte são consideradas especializadas, e receberam muitas visitas de abelhas mais especialistas na área de estudo.

As espécies vegetais mais centrais na rede foram *A. villosa* e *Inga uruguensis*. *Arachis villosa*, como mencionado acima, foi a única espécie que floresceu em todos os meses de estudo. Isso permite que ela interaja com espécies de abelhas que ocorrem em todos os períodos do ano. *Inga uruguensis*, ainda que tenha floração restrita a um período do ano, produz grande quantidade de flores e, portanto, representa importante oferta de néctar e pólen para as abelhas na área de estudo (Maixner & Ferreira 1978).

Dentre as espécies vegetais, *Dioclea burkartii*, uma trepadeira que apresenta corola do tipo “estandarte”, foi a que apresentou maior valor de especialização (d'), sendo visitada apenas pela abelha *Centris flavifrons* e registrada somente no mês de junho de 2019. Espécies de *Centris* apresentam comportamento de visitas similar, aproximando-se da flor frontalmente e prendendo-se, através das mandíbulas, ao unguículo da pétala estandarte (Bezerra et al. 2009). Esse comportamento requer maior ajuste morfológico entre flores e seu polinizador (Blüthgen et al. 2006). A segunda espécie com maior especialização foi *Axonopus pellitus*, uma gramínea perene e raramente anual, que apresenta flores “inconspícuas”, é polinizada geralmente pelo vento, e foi registrada somente no período de fevereiro de 2020 (Rocha & Secoo 2004). A ocorrência em somente um dos períodos de amostragem, e a interação com somente uma espécie de abelha (*Scaptotrigona bipunctata*) explicam o alto valor de especialização detectado para a espécie.

Abelhas eussociais foram as mais frequentes na comunidade estudada (48,64%), o que pode ter influenciado os padrões de especialização, conectância e aninhamento da rede, já que essas espécies costumam ser mais constantes e abundantes na natureza ao longo do

ano (Franco 2015). Apenas quatro espécies de abelhas, todas eussociais, foram registradas nas cinco coletas, *T. muzoensis*, *T. spinipes*, *S. depilis* e *A. mellifera*. Essas espécies foram as que apresentaram mais interações na rede, de acordo com os valores de grau e grau normalizado. No Pantanal, assim como no Cerrado, as espécies de abelhas da família Apidae, de pequeno a médio porte, como *A. mellifera* e *T. spinipes*, são os visitantes florais mais comuns. Essas espécies normalmente desempenham papel central nas redes de polinização, sendo polinizadores importantes da flora nativa bem como de culturas agrícolas (Kleinert et al. 2012). Embora *Apis mellifera* já ocorra com frequência no Pantanal e na região de estudo, seu papel como conectora entre módulos pode ter sido afetado também pelo fato de a amostragem ter sido realizada nos arredores de um apiário, o que pode ter influenciado na frequência da espécie na rede de interações. Entretanto, essa abelha exótica normalmente é forte competidora de *T. spinipes* (Roubik 2009, Carneiro & Martins 2012), podendo impedir o acesso de espécies nativas a certos recursos florais. Além disso, exerce efeitos diferentes na rede e, também, é afetada de forma distinta por características climáticas ou da paisagem na qual está inserida (Giannini et al. 2015). Assim, embora a interação de *A. mellifera* com muitas espécies de plantas confira robustez à rede, isso muitas vezes ocorre às custas do deslocamento de espécies nativas que desempenhariam função semelhante na ausência da espécie exótica. A competição com a espécie exótica pode diminuir a eficiência reprodutiva de polinizadores nativos com consequências sobre o tamanho de suas populações (Geslin et al. 2017, Thomson 2016, Mallinger et al. 2017). Além disso, a alta frequência de visitas da espécie exótica pode afetar também o sucesso reprodutivo das plantas nativas (Aizen et al. 2014, Hermansen 2014), já que essas, ao receber muitas visitas, particularmente quando realizadas por espécies grandes e muito abundantes, têm seu sucesso reduzido (Magrach et al. 2017).

O segundo grupo de abelhas mais frequente (40,54%) na rede de interações analisada foi o das solitárias, que representam a maioria das espécies de abelhas descritas (Michener 2007) e estão ativas em apenas um período definido do ano. Quanto à amplitude do nicho trófico, são classificadas maioritariamente como oligoléticas (Schlindwein 2010). As espécies solitárias *Bombus morio*, *Centris analis*, *Centris flavifrons*, *Tretapedia curvitaris*, *Tetrapedia diversipes*, além de *Augochloropsis ignita* (Halictidae), foram registradas em mais de uma coleta. As demais abelhas solitárias foram observadas em uma única coleta, em meses diferentes, incluindo *D. dominicense*, a única espécie solitária de pequeno porte que apresentou alto valor de especialização (d'). Essa espécie interagiu somente com duas espécies vegetais, *Zornia crinita* e *Solanum viarum*, e foi registrada apenas no mês de dezembro de 2019.

As fêmeas de abelhas solitárias, ao contrário das abelhas sociais, não costumam marcar as fontes de recursos para outras co-específicas (Jarau et al. 2003), de modo que é possível que busquem fontes de recursos distintas em diferentes porções da paisagem. Alguns indivíduos podem apresentar especialização individual em alguma fonte de recurso, mesmo que somente por determinado período, devido à aprendizagem pela constância na coleta de recursos em determinadas espécies vegetais (Michener 2007).

Relações entre métricas em nível de espécie e atributos

Na rede de interações estudada, a socialidade, que costuma estar relacionada à persistência das espécies no habitat (Forrest et al. 2015), foi a principal característica que explicou as métricas em nível de espécie avaliadas. Ao contrário de abelhas solitárias, as eussociais são capazes de coletar e armazenar mais recursos, e normalmente estão ativas durante todo o ano, permitindo acesso a espécies de plantas com diferentes ciclos fenológicos (Michener 2007, Alves 2019). Mesmo dentro o grupo das abelhas sociais, a persistência no ambiente difere entre as famílias de acordo com a estrutura da vegetação e condições climáticas. Abelhas da família Apidae, por exemplo, apresentam atividade de forrageamento em temperaturas e luminosidades que são limitantes para outros grupos (Antonini et al. 2005). Muitas espécies de Meliponini, por exemplo, constroem seus ninhos em ocos de madeiras (Batista et al. 2003), dependendo assim de áreas florestais para sua reprodução (Silveira et al. 2002).

O comprimento da probóscide também foi importante para determinar a centralidade por intermediação ponderada. Assim, abelhas com menores comprimentos de probóscide se conectaram aos nós (espécies) que interagiram com um maior número de espécies vegetais. Isso pode ser relacionado ao fato de que a rede apresentou um maior número de espécies de abelhas com probóscide curta e, também, de flores com comprimento de corola curto. Para que o transporte intraespecífico do pólen seja eficiente, é importante que as flores sejam visitadas por polinizadores com comprimento de probóscide ajustado ao tamanho das corolas, facilitando assim o acesso ao néctar de modo legítimo, e o transporte e a deposição dos grãos de pólen aos estigmas de flores co-específicas (Nepi & Stpiczynska 2008). Esses atributos podem também delimitar o conjunto de espécies vegetais com o qual irão interagir. As espécies de abelhas de grande porte *Centris analis* e *Oxaea flavescens* apresentaram as probóscides mais longas, possibilitando maior facilidade a coleta do néctar em algumas espécies, como *A. villosa*, que apresenta morfologia floral mais restritiva e foi a única espécie visitada por essas abelhas.

A especialização foi explicada pelo tamanho das abelhas, sendo as abelhas menores as mais especializadas. O tamanho corpóreo, assim como o comprimento da probóscide, são atributos diretamente relacionados à seleção de recursos florais pelas abelhas e devem ser compatíveis com a morfologia da flor. Além disso, o tamanho do corpo também é correlacionado com distância de voo para forrageio (Gathmann & Tscharrntke 2002, Greenleaf et al. 2007), determinando a escala espacial na qual as abelhas são capazes de procurar recursos, quanto menor a espécie, mais curta a distância que percorrem para acessar seus recursos (Williamns et al. 2010).

Para as plantas, o tipo de corola foi a principal característica que determinou seu papel dentro da rede de interações (especialização e centralidade por proximidade). Contudo, o diâmetro da corola também foi importante ao determinar a força das espécies dentro da rede e sua centralidade por intermediação. Essas características da corola podem selecionar os visitantes florais, de modo a restringir o acesso ao recurso floral para visitantes que não contactem suas estruturas reprodutivas. No presente estudo, corolas com diâmetros menores exerceram maior influência na rede, recebendo mais visitantes. Entretanto, outros estudos sugerem o contrário, com espécies de corolas grandes oferecendo maior quantidade de recursos e, portanto, recebendo um maior número de visitas quando comparadas a plantas com corolas menores (Antonini et al.

2005. Na área de estudo essas espécies de corola curta foram, em sua maioria arbóreas, apresentando assim maior número de flores abertas/dia e, portanto, quantidade de recursos por indivíduo mais alta, fatores que poderiam explicar a alta frequência de visitas à essas espécies.

A presença de odor nas flores também teve efeito sobre a especialização das plantas. Flores com odor agradável/adocicado são frequentemente associadas à polinização por abelhas, representando um sinal primário que pode ser percebido a distância por esses insetos, atraindo-os às manchas de flores (Gumbert 2000).

O hábito das plantas também se mostrou determinante sobre a centralidade por intermediação e por proximidade ponderada, o que pode ter sido afetado pelas interações com espécies arbóreas, que representem somente 12,79% das espécies registradas. Das onze espécies arbóreas observadas, sete ocorreram somente em uma coleta e quatro em duas, reforçando a ideia dos picos reprodutivos anuais para espécies arbóreas (Cardoso & Sajo 2004). Dentre essas espécies, a maioria apresentou flores com odor, do tipo aberta ou pincel e de coloração branca (UV-Azul-Verde), características relacionadas à polinização generalista. Além disso, espécies arbóreas com floração maciça em geral oferecem maior disponibilidade de recursos, e concentrados num curto intervalo de tempo, comparativamente à espécies vegetais de hábitos distintos (Rech et al. 2014).

Conclusões

A rede de interações entre abelhas e plantas na Serra do Amolar apresentou estrutura modular, explicada principalmente pelas características das plantas (presença de odor, cor e diâmetro da corola) e pelo tamanho das abelhas; bem como por ajustes temporais (i.e., interações entre as espécies de abelhas e plantas que ocorreram nos mesmos períodos). A socialidade das abelhas explicou a maioria das métricas em nível de espécie (grau normalizado, força das espécies, centralidade por intermediação e por proximidade ponderada). Mas atributos morfológicos como o tamanho e o comprimento da probóscide também foram importantes, explicando a especialização (d') e a centralidade por intermediação ponderada, respectivamente. Assim, verificamos que as abelhas eussociais, incluindo *Apis mellifera*, tiveram papel central e foram importantes para a manutenção da estrutura da rede. Esse resultado poderia ser esperado dado que essas espécies são normalmente ativas ao longo de todo o ano, ao contrário de espécies solitárias, que normalmente tem período de atividade mais restrito. Para as plantas, odor e tipo de corola explicaram a especialização, enquanto a centralidade das espécies foi explicada principalmente pelo hábito, tipo de flor e seu tamanho. A região da Serra do Amolar é constituída por diferentes fitofisionomias, principalmente áreas de Floresta Estacional Decidual, Savana Arborizada e Savana Gramíneo Lenhosa. Estudos futuros incluindo esses diferentes ambientes, e em escalas de tempo mais amplas, podem detectar como a estrutura da rede de interações abelhas-plantas pode ser afetada pela sazonalidade, característica marcante do Pantanal, e pela estrutura da vegetação (Souza et al 2018). Essas informações são fundamentais para ampliar o conhecimento sobre a biodiversidade na região da Serra do Amolar, gerando subsídios para projetos conservacionistas para essa área.

Literatura citada

- Aizen MA, Morales CL & Morales JM. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *Plos Biol.* 6:31.
- Aizen MA, Sabatino M & Tylianakis JM. 2012. Specialization and rarity predict nonrandom loss of interactions from mutualist networks. *Science*, 335: 1486–1489
- Aizen MA, Gleiser G, Sabatino M, Gilarranz LJ, Bascompte J & Verdu M. 2016. The phylogenetic structure of plant-pollinator networks increases with habitat size and isolation. *Ecology Letters* 19: 29–36.
- Almeida-Neto M, Guimarães PR, Guimarães Jr. PR, Loyola RD & Wulrich. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Alves SG. 2019. Estrutura da comunidade de abelhas em áreas verdes e a influência da paisagem na cidade de Campos dos Goytacazes, RJ. Dissertação (Mestrado em Ecologia e Recursos Naturais) na Universidade Estadual do Norte Fluminense Darcy Ribeiro.
- Anderson B, Terblanche JS & Ellis AG. 2010. Predictable patterns of trait mismatches between interacting plants and insects. *BMC Evol. Biol.*, 10, 204.
- Antonini Y, Souza GH, Jacobi MC & Mury BF. 2005. Diversidade e Comportamento dos Insetos Visitantes Florais de *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), em um Área de Campo Ferruginoso, Ouro Preto, MG. *Neotropical Entomology* 34(4): 555-564.
- Bascompte J, Jordano P & Olesen JM. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312(5772): 431-433.
- Batagelj V, Mrvar A. 1998. Pajek—a program for large network analysis. *Connections*. 21(2): 47–57.
- Batista MA, Ramalho M, Soares AEE. 2003. Nesting sites and abundance of Meliponini (Hymenoptera: Apidae) in heterogeneous habitats of the Atlantic Rain Forest, Bahia, Brasil. *Lundiana* 4: 19-23.
- Beckett SJ. 2016. Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*. 3: 140536.
- Bezerra SE, Lopes VA & Machado CI. 2009. Biologia reprodutiva de *Byrsonima gardnerana* A. Juss. (Malpighiaceae) e interações com abelhas *Centris* (Centridini) no Nordeste do Brasil. *Revista Brasileira Botânica*. 32(1): 95-108.
- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6: 1–12.
- Blüthgen N, Menzel F, Hovestadt T, Fiala B & Blüthgen N. 2007. Specialization, constraints, and conflicting interests in mutualistic networks. *Current Biology* 17: 341–346.
- Brujin LLM, Sommeijer MJ. 1997. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. *Insectes sociaux*. 44: 35-47.
- Burkle L, Marlin JC & Knight TM. 2013. Plant-pollinator interactions over 120 years: Loss of species, co- occurrence, and function *Science*. 339: 1–3.
- CaraDonna PJ, Iler AM, Inouye DW. 2014. Shifts in flowering phenology reshape a subalpine plant community. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 111: 4916–4921.
- Cardoso CMV & Sajo MG. 2004. Vascularização foliar e a identificação de espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae) da bacia hidrográfica do Rio Tibagi, PR. *Revista Brasileira de Botânica* 27(1): 47-54
- Carneiro LT & Martins CF. 2012. Africanized honey bees pollinate and preempt the pollen of *Spondias mombin* (Anacardiaceae) flowers. *Apidologie* 43(4): 474–486.

- Carstensen DW, Sabatino M, Trøjelsgaard K & Morellato LPC. 2014. Beta diversity of plant-pollinator networks and the spatial turnover of pairwise interactions. *PLoS ONE* 9: 1-7.
- Chacoff NP, Vázquez DP, Lomáscolo SB, Stevani EL, Dorado J & Padrón B. 2012. Evaluating sampling completeness in a desert plant-pollinator network. *Journal of Animal Ecology* 81(1): 190–200.
- Chang X; Xu T, Li Y, Wang K. 2012. Dynamic modular architecture of protein-protein interaction networks beyond the dichotomy of ‘date’ and ‘party’ hubs. *Nature* 3: 1691.
- Coux C, Rader R, Bartomeus I & Tylianakis JM. 2016. Linking species functional roles to their network roles. *Ecology Letters*. 19: 762–770.
- Dormann CF, Gruber B & Fruend J. 2008. Introducing the bipartite Package: Analysing Ecological Networks. *R news*. 8(2): 8-11.
- Dyer GA, Garcia JE, Shrestha M & Lunau K. 2015. Seeing in colour: A hundred years of studies on bee vision since the work of the nobel Laureate Karl Von Frisch. *The Royal Society of Victoria*. 127: 66-72.
- Faegri K, van der Pijl L. 1978. *The principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford.
- Forrest JR, Thorp RW, Kremen C & Williams NM. 2015. Contrasting patterns in species and functional-trait diversity of bees in an agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology* 52(3): 706-715.
- Franco LE. 2015. *Dinâmica da interação abelha-planta: efeito da sazonalidade nas redes ecológicas*. Tese (Doutorado em Ciências Agrárias) – Universidade Estadual de Feira de Santana.
- Gathmann A & Tschardt T. 2002. Foraging ranges of solitary bees. *Journal of Animal Ecology*. 71(5): 757-764.
- Geslin B, Gauzens B, Baude M, Dajoz I, Fontaine C, Henry M & Vereecken NJ. 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. *Advances in Ecological Research*. 57:147-199.
- Goldstein J & Zich M. 2016. What if we lose a hub? Experimental testing of pollination network resilience to removal of keystone floral resources. *Arthropod Plant Interactions*. 10: 263–271.
- Giannini TC, Garibaldi LA, Acosta AL, Silva JS, Maia KP & Saraiva AM. 2015. Native and Non-Native Supergeneralist Bee Species Have Different Effects on Plant-Bee Networks. *PLoS ONE* 10(9): e0137198.
- Gonçalves BR & Melo ARG. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae s.l.) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. *Revista Brasileira de Entomologia* 49(4): 557-571.
- Greenleaf SS, Williams NM, Winfree R & Kremen C. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153(3): 589-596.
- Guimarães PR & Guimarães P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512-1513.
- Guimarães Jr PR. 2020. The structure of ecological networks across levels of organization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 51, pp.433-460.
- Gumbert A. 2000. Color choices by bumble bees (*Bombus terrestris*): innate preferences and generalization after learning. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 48: 36-43.
- Hammer Ø, Harper DAT & Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.
- Hilty SL. 1980. Flowering and fruiting periodicity in a premontane rain forest in Pacific Colombia. *Biotropica*, 12, 292–306.

- Hung KLJ, Kingston JM, Albrecht M, Holway DA & Kohn JR. 2018. The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1870), 20172140.
- Jarau S, Hrneir M, Schmidt VM., Zuchhi R& Barth FG. 2003. Effectiveness of recruitment behavior in stingless bees (Apidae, Meliponini). *Insectes Sociaux*. 50(4): 365-374.
- Junker RR, Blüthgen N, Brehm T, Binkenstein J, Paulus J, Martin Schaefer H & Stang M. 2014. Specialization on traits as basis for the niche-breadth of flower visitors and as structuring mechanism of ecological networks. *Functional Ecology* 27(2): 329-341.
- Kaiser-Bunbury CN, Vazquez DP, Stang M, Ghazoul J. 2014. Determinants of the microstructure of plant–pollinator networks. *Ecology* 95: 3314–3324.
- Kelly T. 2019. Plant-pollinator interactions of the oak-savanna: Evaluation of community structure and dietary specialization. *Dissertação (Doutorado em Ciências Biológicas) - University of Montana*.
- Kleinert AM, Ramalho M, Cortopassi-Laurino M, Ribeiro MF & Imperatriz-Fonseca VL. 2012. Social bees (Bombini, Apini, Meliponini). *Insect Bioecology and Nutrition for Integrated Pest Management*, 237-271 pp.
- Klumpers SGT, Stang M. & Klinkhamer PGL. 2019. Foraging efficiency and size matching in a plant-pollinator community: the importance of sugar content and tongue length. *Ecol. Lett.*, 22, 469–479.
- Liu X, Marata T. 2010. An efficient algorithm for optimizing bipartite modularity in bipartite networks. *Journal of Advanced Comp.*
- Longman KA & Jeník J. 1974. *Tropical Forest and Its Environment*. Longman Group Ltd.
- Magalhães NW. 1992. *Conheça o Pantanal*. São Paulo: Terragraph. 400 pp.
- Maixner AE, Ferreira LAB. 1978. Contribuição ao estudo das essências florestais e frutíferas nativas do Rio Grande do Sul. II Trigo e Soja, *Porto Alegre* 28: 3-27.
- Maruyama PK, Vizenin-Bugoni J, Oliveira GM, Oliveira PE & Dalsgaard B. 2014. Morphological and spatio-temporal mismatches shape a neotropical savanna plant-hummingbird network. *Biotropica* 46(6): 740-747.
- Michener CD. 1974. *The social behavior of the bees*. Harvard University Press, Massachusetts.
- Michener CD. 2007. *The bees of the world*. 2ª edição. Baltimore, The Johns Hopkins University Press, 953 pp.
- Morellato LPC, Talora DC, Takahasi A, Bencke CC, Romera EC & Zipparro VB. 2000. Phenology of Atlantic rain forest trees: a comparative study. *Biotropica*, 32, 811 –823
- Morellato LPC, Alberton B, Alvarado ST, Borges B, Buisson B, Camargo MGG, Peres CA. 2016. Linking plant phenology to conservation biology. *Biological Conservation* 195: 60–72.
- Neto SR, Godoi JV, Villagra BLP, Almeida-cabbia RJ, Melo MMRF. 2012. Caracterização florística, fitossociológica e fenológica de trepadeiras de mata ciliar da Fazenda Campininha, Mogi Guaçu, SP, Brasil. *Hoehnea* 39: 145–155.
- Nieto A, Roberts SP, Kemp J, Rasmont P, Kuhlmann M, Criado MG & De Meulemeester T. 2017. *European Red List of bees*. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P. 2007. The modularity of pollination networks. *PNAS* 104: 19891–19896.
- Poisot TD, Stouffer B & Gravel D. 2015. Beyond species: Why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos* 124: 243–251.

- Pott A & Pott JV. 1986. Inventário da flora apícola do Pantanal em Mato Grosso do Sul. Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuárias – EMBRAPA.
- Rabelo ACP, Moreira VE, Bertassoni A, Aoki C. 2012. Aspectos biológicos da Reserva Particular do Patrimônio Natural engenheiro Eliezer Batista. RPPN EEB/PANTANAL SUL. Instituto Homem Pantaneiro.
- Ramirez N. 2003. Floral Specialization and Pollination: A Quantitative Analysis and Comparison of the Leppik and the Faegri and van der Pijl Classification Systems. *Taxon* 52: 687-712.
- R Core Team. 2020. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rech RA, Avila Jr. SR & Schindwein C. 2014. Síndromes de polinização: especialização e generalização. *Biologia da polinização* 172-180.
- Roberts RW & Roalson HE. 2020. Co-expression clustering across flower development identifies modules for diverse floral forms in *Achimenes* (Gesneriaceae). *PeerJ* 8:e8778.
- Rocha SEA & Secoo SR. 2004. Contribuição à taxonomia de *Axonopus* P. Beauv. (Poaceae) no Estado do Pará, Brasil. *Acta botânica brasileira* 18(2): 295-304.
- Rohr RP, Saavedra S, Bascompte J. 2014. On the structural stability of mutualistic systems. *Science* 345: 1253497.
- Roubik DW. 2009. Ecological impact on native bees by the invasive africanized honey bee, abejas cleptoparasitas, con énfasis en las abejas hospederas colectoras de aceites (Hymenoptera: Apoidea). *Acta Biologica Colombiana* 14(2): 115-124.
- Richards PW. 1952. *The Tropical Rain Forest; an Ecological Study*. At The University Press; Cambridge.
- Russo L, Memmott J, Montoya D, Shea K & Buckley YM. 2014. Patterns of introduced species interactions affect multiple aspects of network structure in plant-pollinator communities. *Ecology*. 95: 2953-2963.
- Santos, G. M. D. M., Aguiar, C. M., Genini, J., Martins, C. F., Zanella, F. C., & Mello, M. A. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions*, 14(11), 2369-2378
- Schiestl FP & Johnson SD. 2013. Pollinator-mediated evolution of floral signals. *Trends in Ecology & Evolution* 28: 307-315.
- Schindwein C. 2010. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee-plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 46-59.
- Seeley TD. 2009. *The wisdom of the hive: the social physiology of honeybee colonies*. Harvard University Press, 295 pp.
- Silva MP, Mauro R, Mourão G, Coutinho M. 2000. Distribuição e quantificação de classes de vegetação do Pantanal através de levantamento aéreo. *Revista brasileira de Botânica* 23(2): 143-152.
- Silveira FA, Melo GAR, Almeida, EAB. 2002. *Abelhas brasileiras: sistemática e identificação*. 1 ed. Belo Horizonte, 253 pp.
- Souza CS, Maruyama PK, Aoki C, Sigrist MR, Raizer J, Gross CL, & de Araujo AC. 2018. Temporal variation in plant–pollinator networks from seasonal tropical environments: higher specialization when resources are scarce. *Journal of Ecology* 106(6): 2409-2420.

Torné-Noguera A, Rodrigo A, Osorio S & Bosch J. 2016. Collateral effects of beekeeping: Impacts on pollen-nectar resources and wild bee communities. *Basic Appl. Ecol.* 17: 199-209.

Valido A, Rodríguez-Rodríguez MC & Jordano P. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific reports.* 9(1):4711.

Vázquez DP, Lomáscolo SB, Maldonado MB, Chacoff NP, Dorado J, Stevani EL & Vitale NL. 2013. The strength of plant-pollinator interactions. *Ecology* 93: 719–725.