

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS**

**RICARDO ALVES SIQUEIRA JUNIOR**

**ABORDAGENS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* NO ENTENDIMENTO SOBRE O  
PAPEL DAS INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR NA MONTAGEM DE  
COMUNIDADES**

**ALFENAS/MG**

**2024**

**RICARDO ALVES SIQUEIRA JUNIOR**

**ABORDAGENS *TOP-DOWN* E *BOTTOM-UP* NO ENTENDIMENTO SOBRE O  
PAPEL DAS INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR NA MONTAGEM DE  
COMUNIDADES**

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Orientadora: Prof. Dr<sup>a</sup>. Marina Wolowski Torres

Coorientador: Prof. Dr. Pedro Joaquim Bergamo

**ALFENAS/MG**

**2024**

Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas  
Biblioteca Central

Siqueira Junior, Ricardo Alves.

*Abordagens top-down e bottom-up no entendimento sobre o papel das interações planta-polinizador na montagem de comunidades / Ricardo Alves Siqueira Junior.* - Alfenas, MG, 2024.

49 f. : il. -

Orientador(a): Marina Wolowski.

Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) - Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, MG, 2024.

Bibliografia.

1. Comunidades. 2. Campos de Altitude. 3. Polinização. 4. Competição. 5. Facilitação. I. Wolowski, Marina, orient. II. Título.

Ficha gerada automaticamente com dados fornecidos pelo autor.

**RICARDO ALVES SIQUEIRA JUNIOR**

“ Abordagens *top-down* e *bottom-up* no entendimento sobre o papel das interações planta-polinizador na montagem de comunidades ”

A Banca examinadora abaixo-assinada aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para a obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Ciências Ambientais.

Aprovada em: 16 de fevereiro de 2024.

Profa. Dra. Marina Wolowski Torres

Instituição: Universidade Federal de Alfenas (UNIFAL)

Dr. Leandro Freitas

Instituição: Instituto de Pesquisas Jardim Botânico do Rio de Janeiro (JBRJ)

Dra. Nathália Susin Streher

Instituição: University of Pittsburgh



Documento assinado eletronicamente por **Marina Wolowski Torres, Professor do Magistério Superior**, em 16/02/2024, às 16:25, conforme horário oficial de Brasília, com fundamento no art. 6º, § 1º, do [Decreto nº 8.539, de 8 de outubro de 2015](#)



A autenticidade deste documento pode ser conferida no site [https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador\\_externo.php?acao=documento\\_conferir&id\\_orgao\\_acesso\\_externo=0](https://sei.unifal-mg.edu.br/sei/controlador_externo.php?acao=documento_conferir&id_orgao_acesso_externo=0), informando o código verificador **1184794** e o código CRC **1297C2AB**.

## AGRADECIMENTOS

À Universidade Federal de Alfenas pelo apoio e pela oportunidade de realizar esta pesquisa. Um agradecimento especial aos motoristas, Luciano e Sandro, que nos levaram ao Parque Nacional do Itatiaia.

Ao Parque Parque Nacional do Itatiaia e ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade (ICMBio) pela concessão da licença de pesquisa e pelo uso do abrigo de pesquisa Casa de Pedra. Sua colaboração foi fundamental para o êxito deste estudo, contribuindo para a compreensão dos processos ecológicos neste ambiente único e valioso. Agradeço pelo comprometimento com a conservação e a pesquisa científica.

À minha orientadora, Profa. Dra. Marina Wolowski Torres, agradeço por ser uma guia que esteve comigo desde a concepção desse projeto. Ao meu coorientador, Prof. Dr. Pedro Joaquim Bergamo, agradeço pela disposição em me ajudar sempre que precisei, por todas as dúvidas sanadas e por todos os questionamentos instigados, essenciais para expandir meus conhecimentos acerca do tema.

Aos meus pais, Ricardo Alves Siqueira e Gislayne Begali Araújo Siqueira, e ao meu irmão Pedro Araújo Siqueira, agradeço por todo carinho, educação e oportunidades dados a mim durante todos esses anos. Essa foi a força propulsora que me permitiu chegar até aqui.

À Sarah Mendonça Rigotto, minha parceira de campo, que passou por chuva e sol ao longo das longas trilhas do Parque Nacional do Itatiaia. Aos meus amigos do Laboratório de Botânica e aos amigos pessoais, agradeço pelo companheirismo que tornou todo esse processo muito mais leve. Guardo todos vocês em meu coração.

Esse trabalho só foi possível graças a essa rede de apoio, sou muito grato por ter todos vocês na minha vida.

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior - Brasil (CAPES) - Código de Financiamento 001.

## RESUMO

As interações planta-polinizador são responsáveis por desempenhar um papel crucial na montagem e dinâmica das comunidades biológicas, sendo capaz de influenciar a reprodução das plantas, e conseqüentemente, a manutenção da biodiversidade dos ecossistemas. As comunidades podem ser estruturadas por processos determinísticos (competição, facilitação e filtragem ambiental) ou neutros. Primeiro, foram sintetizados estudos para avaliar qual o principal processo que direciona a montagem das comunidades sob a perspectiva das interações planta-polinizador, em segundo, foram explorados, a partir de experimentos manipulativos em uma comunidade de altitude, se padrões funcionais e filogenéticos geram efeitos de competição ou facilitação. A abordagem meta-analítica mostrou que o principal processo estruturador das comunidades foi competição. Entretanto, foi possível notar uma alta variação de efeitos. Para os experimentos manipulativos, foi possível observar que a similaridade morfológica foi o principal fator para a visita dos polinizadores - *Sisyrrinchium wettsteinii* experimentou um aumento do sucesso reprodutivo quando associada a outras espécies com morfologia floral semelhante, condizente com o processo de facilitação interespecífica. Esses resultados mostram a complexidade das interações planta-polinizador, indicando que a competição pode ser um processo predominante para as comunidades em uma escala mais abrangente, independente das condições climáticas ou do bioma onde a comunidade está inserida. Ainda, ressalta a importância da similaridade morfológica para a polinização em ecossistemas de altitude, ampliando a compreensão da ecologia de comunidades nesses ambientes.

**Palavras-chave:** comunidades, Campos de Altitude, polinização, competição, facilitação.

## ABSTRACT

Plant-pollinator interactions play a crucial role in the assembly and dynamics of biological communities, influencing plant reproduction, and consequently, maintenance of biodiversity in ecosystems. Communities are structured by deterministic processes (competition, facilitation, and environmental filtering) and neutral processes. First, we synthesized the literature to investigate which is the primary process driving community assembly, and secondly, we explored communities in high-altitude environments through manipulative experiments simulating structural patterns predefined in the literature, such as the ones expected under facilitation. These approaches revealed that, globally, the primary structuring process was competition. However, we found considerable variation among effect sizes among the considered variables, indicating the need for further studies. In the manipulative experiments, it was observed that morphological similarity is the main factor driving pollinator visitation, in which *Sisyrinchium wettsteinii* experienced an increase in reproductive success when associated with other similar plants through a process of interspecific facilitation. These results demonstrate the complexity of plant-pollinator interactions, indicating how competition can be a predominant process for communities on a global scale, regardless of climatic conditions or the biome where the community is located. Additionally, it highlights the importance of morphological similarity for pollination in high-altitude ecosystems, expanding our understanding of community ecology in these environments.

**Keywords:** communities, Campos de Altitude, pollination, competition, facilitation.

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL .....</b>	<b>08</b>
<b>2</b>	<b>ARTIGO 1 – PREDOMÍNIO DE COMPETIÇÃO NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES PLANTA-POLINIZADOR .....</b>	<b>14</b>
2.1	Introdução .....	14
2.2	Metodologia .....	16
2.3	Resultados e Discussão .....	19
2.4	Conclusão .....	23
	Referências .....	23
<b>3</b>	<b>ARTIGO 2 – COMUNIDADES EXPERIMENTAIS REVELAM FACILITAÇÃO NA POLINIZAÇÃO DE PLANTAS FENOTIPICAMENTE SIMILARES .....</b>	<b>27</b>
3.1	Introdução .....	28
3.2	Materiais e Métodos .....	31
3.2.1	<i>Sistema de Estudo</i> .....	31
3.2.2	<i>Experimentos e Análises</i> .....	31
3.3	Resultados .....	38
3.3.1	<i>Visitação</i> .....	38
3.3.2	<i>Sucesso reprodutivo</i> .....	38
3.4	Discussão .....	39
3.4.1	<i>Impacto da composição floral na visitação de polinizadores</i> .....	39
3.4.2	<i>Diversidade floral e seu impacto no sucesso reprodutivo</i> .....	41
3.5	Conclusão .....	32
	Referências .....	43
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS .....</b>	<b>47</b>
	<b>REFERÊNCIAS .....</b>	<b>48</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

As comunidades biológicas - conjunto de populações de diferentes espécies que coexistem em um determinado espaço e período de tempo - são sistemas complexos, nas quais interações entre plantas e polinizadores desempenham um papel fundamental na manutenção da biodiversidade e serviços ecossistêmicos (Freitas *et al.*, 2014). Os polinizadores são espécies-chaves responsáveis pelo fornecimento de uma função ecossistêmica essencial, a polinização, capaz de moldar a dinâmica dessas comunidades, através do estabelecimento de novas espécies, aumento da diversidade e estabilidade (Grünwald, 2010; Wei *et al.*, 2021; Johnson, 2023). Já foi descrito que na ausência da polinização aproximadamente metade das plantas do mundo sofreriam falha reprodutiva (Rodger *et al.*, 2021). Isso tem ainda mais importância no contexto atual, onde, a biodiversidade, vegetal e animal, enfrenta uma crise global, com declínios severos em suas populações, devido às ações antrópicas, como o desmatamento, uso de agrotóxicos, parasitas, patógenos, mudanças climáticas e espécies invasoras (Stout *et al.*, 2009; Kennedy *et al.*, 2013; Godfrey *et al.*, 2015; Brown *et al.*, 2016; Hansen *et al.*, 2018; Bascompte; Scheffer, 2023). Tais perturbações podem isolar populações e impactar comunidades, comprometendo a sobrevivência das espécies e das interações entre plantas e polinizadores. Esse cenário leva à vulnerabilidade da polinização e da reprodução sexual das plantas, causando uma queda na diversidade de comunidades biológicas (Ferreira *et al.*, 2013).

O estudo de comunidades tem sido definido pelo debate de como os processos determinísticos ou processos neutros podem moldar a composição de uma comunidade (Hubbell *et al.*, 2001; Sargent; Ackerly, 2008; E-Votjko *et al.*, 2020). Sob processos neutros, as comunidades se formam de acordo com a ocorrência ao longo do tempo de imigrações, especiações ou extinções (Favretto, 2017). Entre os processos determinísticos que moldam as interações planta-polinizador, destacam-se: (1) competição, onde, plantas que utilizam diferentes polinizadores estabelecem-se mais facilmente, resultando em comunidades com uma maior diversidade de sistemas de polinização do que seria esperado ao acaso (Johnson *et al.*, 2022); (2) e facilitação e filtragem ambiental, onde espécies de plantas que compartilham polinizadores têm uma maior probabilidade de coexistir, apresentando sistemas de polinização mais similares do que o esperado ao acaso (Bergamo *et al.*, 2020). Embora os processos de facilitação e de filtragem ambiental apresentem distinções e características próprias, eles são frequentemente tratados em conjunto devido às dificuldades em diferenciá-los com os métodos atuais que existem para a análise da montagem de redes, graças às complexidades das interações

entre as espécies e o ambiente. Essas interações envolvem fatores indiretos e interações complexas com fatores ambientais, o que torna a distinção prática dos dois conceitos desafiadora. É crucial destacar que os processos determinísticos, que envolvem as interações entre plantas e polinizadores, desempenham papéis fundamentais na configuração dessas comunidades (Fournier *et al.*, 2016; Csecserits *et al.*, 2021).

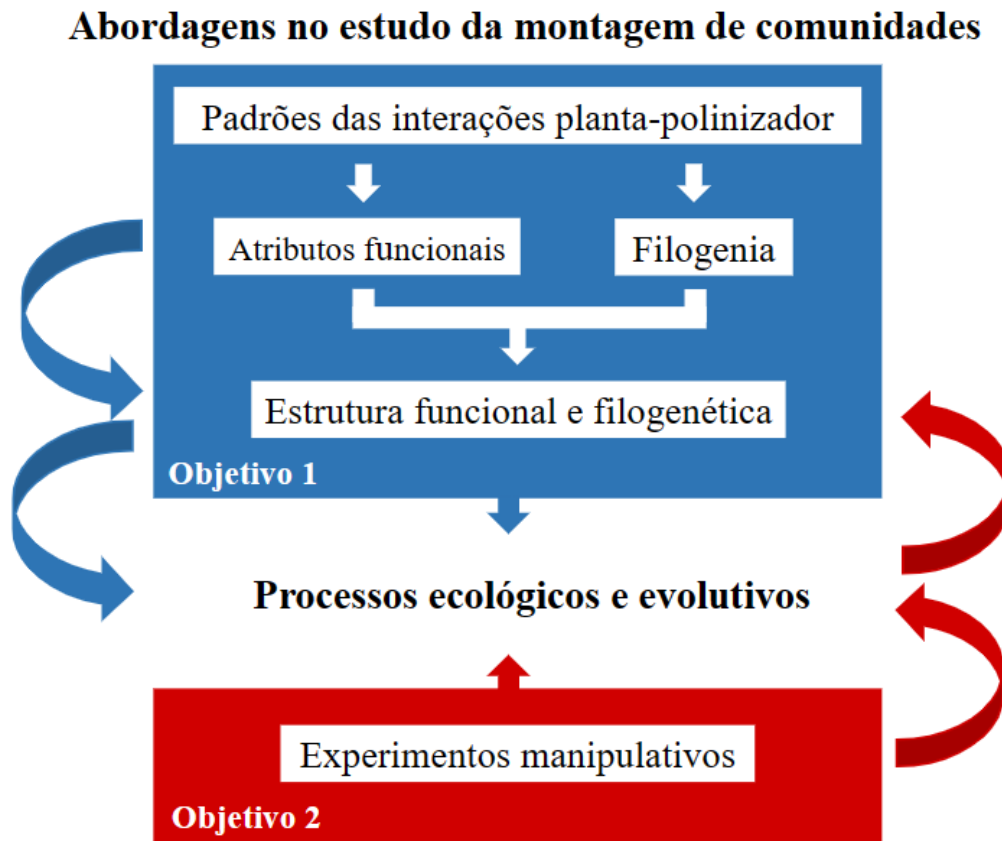
Dada a importância dos processos de montagem das comunidades, compreender quais fatores determinam a coexistência de espécies em comunidades é uma questão fundamental. A pesquisa de ecologia de comunidades tem sido importante para entender padrões atuais de diversidade de espécies e processos ecológicos importantes para entender e abordar programas de conservação ambiental (Rull, 2012). Esses estudos ajudam a entender melhor a dinâmica das comunidades naturais, onde, compreender como as interagem e coexistem em diferentes ambientes torna possível desenvolver estratégias mais eficazes para proteção da biodiversidade e dos ecossistemas. A partir dessa compreensão, se faz necessário o estudo desses ambientes e dos processos que mediam a montagem de comunidades. Assim, o presente trabalho está organizado em dois capítulos.

No estudo da montagem de comunidades adotamos abordagens *top-down* e *bottom-up*, para que fosse possível compreender os processos que moldam a estrutura e a dinâmica desses ecossistemas. O capítulo I é um trabalho de revisão cujo objetivo foi identificar padrões de montagem relacionados aos processos determinísticos que definem a estrutura de uma comunidade biológica, oferecendo uma visão ampla sobre as dinâmicas planta-polinizador. Para alcançar esse objetivo, foram examinados os padrões de estrutura filogenética das comunidades e o conservadorismo dos atributos funcionais, o que tornou possível inferir os processos de montagem (Webb *et al.*, 2002; Sargent; Ackerly, 2008; Wolowski *et al.*, 2017). Esses padrões representam medidas significativas a serem avaliadas, uma vez que têm demonstrado ser mais sensíveis do que as medidas tradicionais de diversidade (e.g. índice de Shannon ou de Simpson, que levam em conta apenas número de espécies e contribuições relativas) na detecção das respostas das comunidades às alterações ambientais (Cianciaruso *et al.*, 2009) (Figura 1, objetivo 1). Então, no capítulo um foi realizada a abordagem *top-down*, de cima para baixo, onde foram analisados os padrões de estrutura filogenética e funcional das comunidades para que fosse possível inferir os processos ecológicos e evolutivos de montagem, como nas interações planta-polinizador. Essa perspectiva permitiu uma compreensão holística das comunidades, considerando o papel crucial dos polinizadores como espécies-chave na

manutenção da biodiversidade, dos serviços ecossistêmicos e organização das redes de interação.

Ainda, é crucial entender a complexidade das interações entre plantas e polinizadores em cenários específicos, como os ambientes de altitude, que são ambientes mais sensíveis às mudanças provocadas pelas ações antropogênicas (Ribeiro; Freitas, 2010). Os ecossistemas de altas elevações, como os campos de altitude, apresentam alta riqueza de espécies, alta taxa de endemismo (cerca de 25% dos endemismos do Domínio Mata Atlântica ocorrem em formações campestres e em afloramentos rochosos) e microendemismo (Ribeiro; Freitas, 2010; Kulkamp *et al.*, 2018; Monteiro *et al.*, 2021). Essas características únicas, entretanto, significam alta vulnerabilidade. Campos de altitude atualmente enfrentam diversos impactos e estresses como o pastoreio de gado, incêndios recorrentes, escassez de água e nutrientes, erosão, desmatamento, retiradas de espécies ornamentais e mineração (Ribeiro; Freitas, 2010). Sendo assim, essas comunidades vegetais são muito sensíveis a mudanças no seu funcionamento, o que torna fundamental o estudo desses ambientes. Levando isso em conta, no capítulo II, concentramos nossos esforços em uma amostragem de campo no Parque Nacional do Itatiaia, com experimentos manipulativos em um ambiente de altitude simulando padrões definidos pela literatura, explorando a relevância das interações na dinâmica dessas comunidades. Essa simulação é importante para compreender os mecanismos de montagem de comunidades, gerando evidências de quais processos determinísticos são moldadores das dinâmicas nesses ambientes (Wolowski *et al.*, 2017; Bergamo *et al.*, 2020; E-Votjko *et al.*, 2020) (figura 1, objetivo 2). Para a abordagem *bottom-up*, de baixo para cima, foram realizados experimentos que permitiram investigar a correspondência entre padrões de estruturação previstos e observados em um ambiente natural, fornecendo informações sobre os mecanismos de montagem de comunidades para ambientes de altitude, que são altamente sensíveis às mudanças ambientais e impactos antrópicos (Ribeiro; Freitas, 2010; Kulkamp *et al.*, 2018). Assim, a integração das abordagens top-down e bottom-up nesse estudo permitiu uma compreensão abrangente das interações planta-polinizador e dos processos determinísticos que moldam as comunidades em ambientes de altitude.

Figura 1 – Estrutura conceitual sobre as abordagens para o estudo de montagem de comunidades.



Fonte: DO AUTOR.

Nota: Na abordagem *top-down* (azul), os padrões de estrutura funcional e filogenética das comunidades foram utilizados para inferir processos ecológicos e evolutivos de montagem de comunidades com enfoque nas interações planta-polinizador (objetivo 1). Na abordagem *bottom-up* (vermelha), em experimentos são simulados arranjos de flores de acordo com características que resultam em certos processos determinísticos para investigar a correspondência entre padrões de estruturação previstos e observados em ambiente natural (objetivo 2).

## 2 ARTIGO 1 – PREDOMÍNIO DE COMPETIÇÃO NA ESTRUTURAÇÃO DE COMUNIDADES PLANTA-POLINIZADOR

Ricardo Alves Siqueira Junior<sup>1</sup>, Pedro Joaquim Bergamo<sup>2</sup>, Karine Aparecida de Lima<sup>3</sup> & Marina Wolowski<sup>4</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, Minas Gerais, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Biodiversidade, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

<sup>3</sup> Programa de Pós-graduação em Ecologia, Universidade Estadual de Campinas, Campinas, São Paulo, Brasil.

<sup>4</sup> Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas, Minas Gerais, Brasil.

\*[ri-siqueira@hotmail.com](mailto:ri-siqueira@hotmail.com)

Formatado de acordo com Perspectives in Ecology and Conservation

### RESUMO

Os estudos em ecologia de comunidades de plantas têm destacado a importância dos polinizadores como mediadores dos processos de montagem de comunidades. Levando em conta o atual contexto de mudanças climáticas globais e crise de biodiversidade, entender a complexidade dos processos estruturadores se torna cada vez mais importante, pois tais estudos podem auxiliar na previsão das funções ecológicas e no entendimento sobre a provisão de serviços ecossistêmicos associados às comunidades biológicas. Nesse contexto, através de uma revisão sistemática da literatura, nosso trabalho buscou sintetizar estudos que exploraram como os processos determinísticos - competição e facilitação - dirigem a montagem das comunidades ecológicas, sob a perspectiva das interações planta-polinizador. A revisão sistemática da literatura foi feita a partir de 10 trabalhos selecionados com base em determinadas palavras chaves no contexto de montagem de comunidades. Os critérios de retirada de dados resultaram na observação de 149 casos a partir dos estudos selecionados. Globalmente, a competição emergiu como o processo determinístico prevalente, apontado em 60% dos estudos como o principal estruturador. Essa tendência persistiu quando as variáveis moderadoras (clima, bioma e altitude) foram analisadas individualmente. Surpreendentemente, cerca de 35% dos estudos revelaram a predominância de processos que não estavam alinhados com as expectativas da literatura. Para facilitação e filtragem ambiental, a presença foi de apenas 4% e os processos

neutros não foram identificados nas comunidades analisadas. Esses resultados ressaltam não apenas a predominância da competição como um processo influenciador na montagem, mas também apontam para uma lacuna entre o esperado e o observado, revelando uma grande parte de estudos que divergem das previsões da literatura. Isso enfatiza a importância da realização de mais estudos e incorporação de novas variáveis para compreender com mais precisão a complexidade do papel da polinização em comunidades biológicas.

**Palavras-chaves:** comunidades, competição, facilitação, bioma, clima, altitude, interação planta-polinizador.

#### ABSTRACT

Studies in plant community ecology have underscored the importance of pollinators as mediators of community assembly processes. Considering the current context of global climate change and biodiversity crisis, understanding the complexity of structuring processes becomes increasingly crucial, as such studies can assist in predicting ecological functions and comprehending the provision of ecosystem services associated with biological communities. In this context, through a systematic literature review, our work aimed to synthesize studies that explored how deterministic processes - competition and facilitation - drive the assembly of ecological communities from the perspective of plant-pollinator interactions. The literature review was conducted based on the analysis of ten selected studies using specific keywords in the context of community assembly. The data extraction criteria led to the observation of 149 cases from the selected studies. Globally, competition emerged as the prevailing deterministic process, identified in 60% of the studies as the primary structuring factor. This trend persisted when variables (climate, biome, and altitude) were individually analyzed. Surprisingly, approximately 35% of the studies revealed the predominance of processes that were not aligned with literature expectations. For facilitation and environmental filtering, the presence was only 4%, and neutral processes were not identified in the analyzed communities. These results highlight not only the predominance of competition as an influencer in assembly processes but also indicate a gap between the expected and observed, revealing a significant portion of studies that diverge from literature predictions. This emphasizes the importance of conducting more studies and incorporating new variables to understand the complexity of a biological community more accurately.

**Keywords:** communities, competition, facilitation, biome, climate, altitude, plant-pollinator interaction.

## 2.1 Introdução

As interações planta-polinizador desempenham um papel fundamental nas comunidades, pois influenciam a reprodução das plantas e assim, também são capazes de afetar a estrutura e a dinâmica de comunidades biológicas (Albrecht et al. 2012; Wolowski et al. 2017; Bergamo et al. 2020a; Braun & Lortie 2020; Csecserits et al. 2021; Johnson 2023). Ainda, as interações planta-polinizador também influenciam processos evolutivos, levando a especiação ou a seleção de caracteres comuns entre espécies não relacionadas (e.g. convergência) (Feldman et al. 2004). Por outro lado, as mudanças evolutivas nas espécies também modificam suas interações, afetando a composição e os processos que ocorrem na comunidade (Haloin & Strauss 2008; Fontaine et al. 2011). Elucidar possíveis regras que dirigem a estruturação de uma comunidade biológica é um objetivo central da Ecologia, entretanto, trabalhos têm apontado para diferentes processos como principais estruturadores de comunidades (Ellwood et al. 2016; Braun et al. 2020; Bergamo et al. 2020a; Johnson et al. 2022). Assim, se torna fundamental o uso da ferramenta de síntese em escala global, sendo possível destacar lacunas no entendimento de padrões gerais de montagem de comunidades e seus mecanismos reguladores (de Jager et al. 2011). Entender a complexidade desses processos em uma escala global é crucial para prever as funções e os serviços ecossistêmicos associados às comunidades biológicas (Balvanera et al. 2006; Fournier et al. 2016).

A coocorrência de espécies em comunidades pode ser explicada por meio de processos determinísticos (e.g. interações bióticas como competição e/ou facilitação, filtragem abiótica) e processos neutros (e.g. imigração, especiação e/ou extinção estocásticas), que podem atuar simultaneamente na estruturação de comunidades (Fournier et al. 2016). A filtragem ambiental se refere a condições ambientais que impedem o estabelecimento de determinados grupos de espécies dentro da comunidade de acordo com as condições ambientais locais, determinando quais espécies conseguem se estabelecer (Weiher & Keddy 1999). Dessa forma, a influência da filtragem ambiental tende a resultar em um fenômeno de agrupamento das características ou fenótipo (*trait clustering*) das espécies co-ocorrentes, refletindo as tolerâncias ecológicas compartilhadas (Cornwell et al. 2006; Sargent & Ackerly 2008). A facilitação, que representa a interação positiva entre planta-planta ou animal-animal, se aplica no processo de polinização com plantas de espécies distintas que compartilham polinizadores. A facilitação se dá quando plantas co-ocorrentes em uma comunidade, em floração conjunta, experimentam um aumento

da frequência de visitas, resultando na promoção de um maior sucesso reprodutivo. Como resultado desse processo, a montagem da comunidade envolve um compartilhamento de características fenotípicas mais semelhantes para a atração de polinizadores, o que leva a um padrão filogenético agrupado (*clustred*), onde existe uma proximidade entre as espécies (Feldman et al. 2004; Sargent & Ackerly 2008; Bergamo et al. 2020a). Para as interações entre os animais, a facilitação influencia na distribuição e no estabelecimento deles dentro da comunidade (Bergamo et al. 2020a).

Em contraste a esses dois processos que permitem a coexistência de múltiplas espécies, a competição se expressa de maneira oposta, promovendo a desestabilização da coexistência de plantas e polinizadores e a exclusão competitiva de espécies (Sargent & Ackerly 2008; Muchhala et al. 2014; Johnson et al. 2022). Espécies fenotipicamente similares têm maior chance de competir pelos polinizadores, logo, em comunidades que são estruturadas por processos competitivos, é esperado uma maior diversidade de síndromes de polinização, já que espécies similares compartilhando polinizadores experimentam uma redução no sucesso reprodutivo (Muchhala & Potts 2007). Um conceito que relaciona a estruturação por competição é o de complementaridade de alguns atributos fenotípicos nas comunidades de plantas e polinizadores, em que a maior diversidade funcional de polinizadores está associada à maior diversidade de plantas, pois quanto maior a diversidade plantas, maior pode ser a abrangência de sistemas de polinização dentro da mesma comunidade (Freitas et al. 2014). Ainda, a competição se estende nas interações entre os polinizadores, que competem intensamente pelos recursos florais disponíveis (Ellwood et al. 2016).

Para os processos neutros, que possuem como base a teoria da biogeografia de ilhas, pressupõe-se que as interações entre as espécies são essencialmente aleatórias, onde, as comunidades são moldadas por eventos estocásticos (e.g. imigração, especiação e extinção), não dependendo apenas dos processos determinísticos (Hubbell et al. 2001; Poisot et al. 2014; Coelho et al. 2017; Favretto 2017). Esses processos neutros resultam em uma comunidade com padrão de dispersão aleatória (Cadotte & Tucker 2017). Processos fundamentais como dispersão e especiação também podem desempenhar um papel importante na moldagem da estrutura filogenética observada em redes mutualísticas (Vellend 2010; Warren et al. 2014). A complexidade das interações entre plantas e seus polinizadores é perceptível através de nuances e variações específicas nos processos determinísticos e neutros nos ecossistemas, onde nem sempre existe uma ligação direta, ou o que é esperado acontece, entre o processo estruturador e o padrão de uma comunidade (Ellwood et al. 2016; Jones et al. 2019). Essa complexidade desafia perspectivas de montagem simplificadas, o que destaca a importância de considerar as

diversas particularidades de cada ecossistema, assim como processos ecológicos e evolutivos, ao explorar os conceitos de montagem de comunidades.

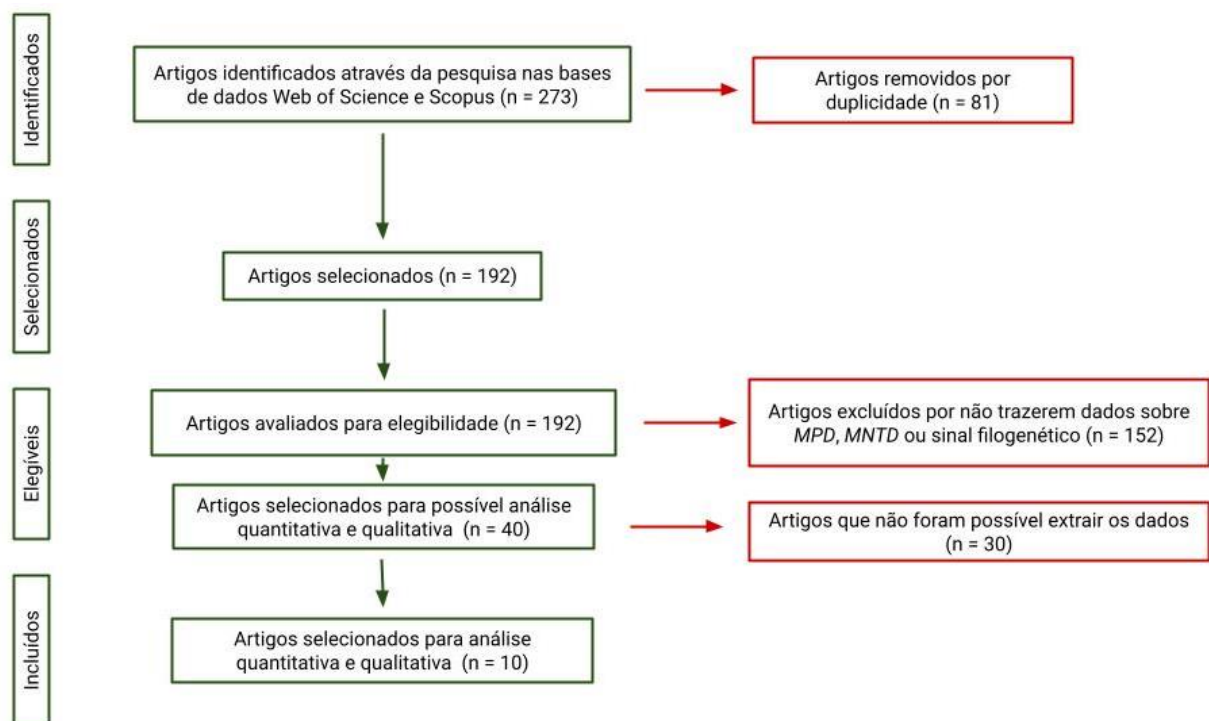
Neste contexto, buscamos sintetizar os resultados de estudos que exploraram como os processos determinísticos dirigem a montagem das comunidades biológicas de plantas e polinizadores, sob a perspectiva das interações planta-polinizador. Para sintetizar nossos resultados, analisamos medidas sobre a estrutura das comunidades que incorporam informações sobre as relações filogenéticas das espécies e suas características funcionais, que são medidas que têm se mostrado mais sensíveis para detectar respostas das comunidades às mudanças ambientais e processos ecológicos (Cianciaruso et al. 2009). Além disso, avaliamos também o sinal filogenético para cada um dos traços abordados em cada comunidade. Com a avaliação das medidas de estrutura filogenética e dos sinais filogenéticos correspondentes, foi possível interpretar o processo estruturador dentro das comunidades de cada estudo (seguindo Sargent & Ackerly 2008 e Wolowski et al. 2017). O objetivo desse projeto foi entender qual a importância dos polinizadores em comunidades biológicas, e como suas interações com as plantas são capazes de influenciar nos processos de montagem. Incluímos algumas variáveis, sendo elas bioma, altitude e clima (tropical vs. não tropical) para explorar os diferentes padrões de estruturação (Kennedy et al. 2013; Bergamo et al. 2020a; Osorio-Canadas et al. 2021; Aung et al. 2022).

## 2.2 Metodologia

A revisão sistemática da literatura incluiu estudos que contemplassem interações planta-polinizador como processos estruturadores de comunidades de plantas e de polinizadores. Para o levantamento dos estudos, utilizamos as bases de periódicos científicos Web of Science e Scopus e as seguintes palavras-chaves: *'community'*, *'pollinat\*'*, *'process'* or *'pattern'*, *'assembly'* or *'structure'*, *'phylogenetic'* or *'functional'* e *'trait'* or *'fitness'*.

A busca inicial resultou em 144 artigos no Web of Science e 129 no Scopus, totalizando 273 trabalhos até o dia 24 de março de 2023. A retirada de duplicatas entre as duas bases foi feita manualmente e então 192 estudos foram analisados (figura 1). Na etapa subsequente, foi realizada a leitura do resumo para identificar os estudos que apresentavam dados sobre os padrões de estrutura funcional ou filogenética de comunidades, com enfoque nas interações planta-polinizador. Após essa etapa, dez artigos foram selecionados para extração dos dados, onde foram considerados 149 casos em 62 comunidades. As comunidades poderiam apresentar mais de um caso se o estudo avaliou múltiplos atributos. Os dados extraídos dos trabalhos incluíram os índices observados de MPD (*mean pairwise distance*), que calcula média das

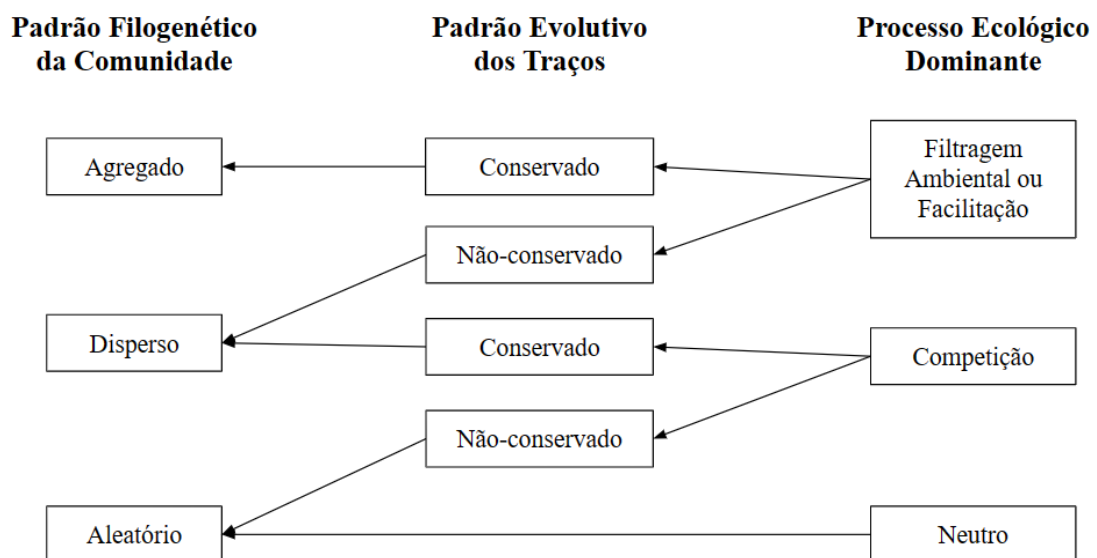
distâncias filogenéticas entre todas as possíveis duplas de espécies em uma comunidade e MTND (*mean nearest taxon distance*), que representa a média das distâncias entre as espécies de uma comunidade e seus parentes taxonômicos mais próximos fora da comunidade (Bergamo et al. 2018; Muchhala et al. 2014), que podem ser utilizados como uma demonstração do tamanho do efeito meta-analítico para cada comunidade (Botta-Dukát 2018). Na meta-análise, um tamanho de efeito é calculado padronizando a diferença entre os grupos controle e o tratamento (Gotelli & McCabe 2002). Como os índices citados são medidas ponderadas geradas a partir de comparação com comunidades simuladas e padronizadas pelo desvio-padrão dos valores simulados, utilizamos eles para comparar a estruturação das comunidades entre estudos (segundo abordagem de Gotelli e McCabe 2002). Além disso, foram extraídas informações dos artigos sobre o local onde o estudo foi realizado, incluindo bioma, país, local, latitude, longitude, altitude, clima, hemisfério, nível taxonômico de plantas e polinizadores, grupo funcional de plantas e polinizadores, traços, sinal filogenético e MPD ou MNTD.



**Figura 1.** Diagrama de Prisma representando a amostragem das publicações em cada estágio da revisão da literatura.

Utilizamos as medidas de estrutura filogenética (e.g. MPD e MNTD), sinal filogenético e as características funcionais das espécies para analisar os processos que organizam cada comunidade (Webb et al. 2002). Sendo assim, definimos o processo de estruturação de cada comunidade com base no padrão de estrutura filogenética, que pode ser agregado, aleatório ou

disperso; associado ao padrão evolutivo dos traços, que podem ser conservados ou não conservados. Com base nessas premissas, se os traços funcionais forem conservados na evolução das linhagens de espécies e a comunidade apresentar padrão filogenético agregado, ou seja, o nível de co-ocorrência entre as espécies próximas filogeneticamente alto, o processo estruturador se dará por filtros ambientais ou facilitação. Por outro lado, se os traços funcionais forem filogeneticamente conservados, mas a comunidade apresentar padrão filogenético disperso, o processo ecológico estruturador será a competição (Wolowski et al. 2017). Se a comunidade apresentar padrões filogenéticos aleatórios, sem previsões para os padrões evolutivos dos traços, o processo ecológico dominante dessa comunidade será neutro. Entretanto, se o padrão filogenético da comunidade for aleatório e o padrão evolutivo dos traços por conservado, o processo ecológico dominante não pode ser definido por falta de previsão na literatura (figura 2).



**Figura 2.** Estrutura conceitual do efeito dos processos ecológicos dominantes relacionados às interações planta-polinizador nos padrões filogenéticos e funcionais na montagem de comunidades (Adaptado de Wolowski e colaboradores 2017).

Adicionalmente, utilizamos os dados de MPD para realizar o cálculo do tamanho de efeito, essa medida é necessária para que seja possível comparar o papel de diferentes forças de montagem (e.g. facilitação ou competição) entre diferentes locais ou variáveis (Botta-Dukát 2018). Isso foi feito calculando a diferença entre a comunidade observada e a média das comunidades aleatórias dividida pelo desvio padrão delas, o que resultou no tamanho do efeito padronizado. Ainda, para que fosse possível descrever a relação entre os processos estruturados

dominantes das comunidades e as variáveis dos estudos (hemisfério: tropical ou não tropical; bioma: florestas tropicais, savanas e pradarias/estepes; e altitude: até 1.000 metros, entre 1.000 e 2.000 metros e acima de 2.000 metros), foi feita a visualização de histogramas, que é representação das distribuições das variáveis categóricas em estudo, permitindo uma observação de possíveis padrões ou tendências. Além disso, foi aplicado o teste do qui-quadrado ( $\chi^2$ ), para que fosse possível avaliar a significância das associações entre os processos estruturadores e as categorias de cada variável. Todas análises foram feitas em ambiente R (RStudio versão 4.2.3).

### 2.3 Resultados e discussão

Todos os dados que foram codificados (Tabela S1) e a lista de artigos incluídos nas análises (Tabela S2) estão disponíveis no material suplementar. De forma global, o processo estruturador dominante foi a competição (tabela 1). Entretanto, ainda houve a prevalência de muitos estudos que não foi possível definir pela literatura.

**Tabela 1.** Distribuição global de processos estruturadores de comunidades, indicando a prevalência em estudos. Inclui os processos estruturadores de competição e facilitação/filtragem ambiental e fatores não previstos pela literatura.

<b>Processo</b>	<b>Número de comunidades</b>	<b>Porcentagem (%)</b>
Competição	91	61,07
Facilitação e Filtragem Ambiental	5	3,36
Não previstos pela literatura	53	35,57

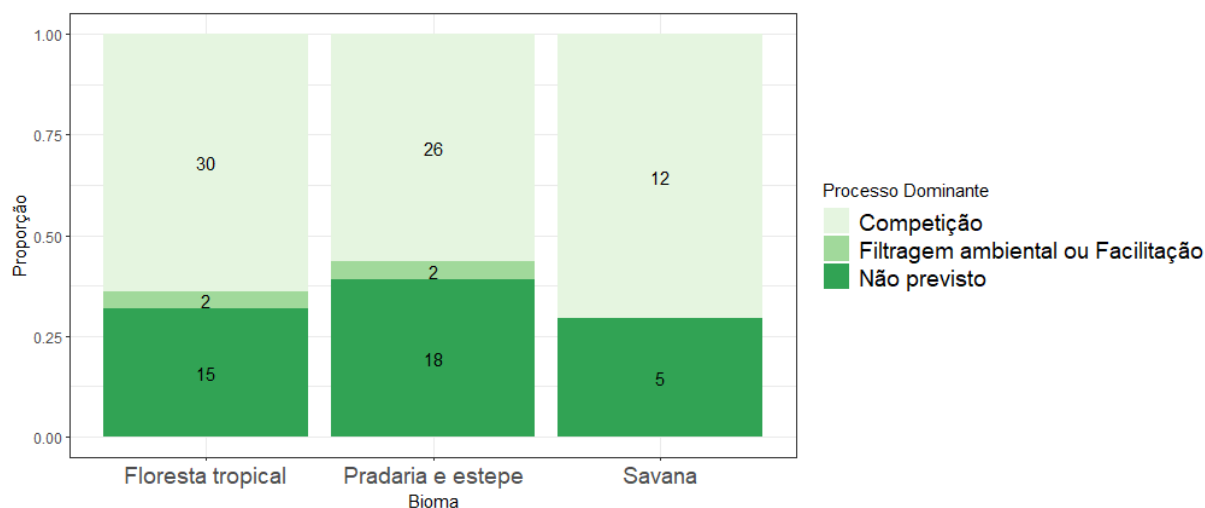
Ainda, observamos tamanhos de efeito negativos em todas as categorias analisadas (tabela 2, Figura 3). Para os biomas de pradaria e estepes e para as altitudes mais elevadas, os tamanhos do efeito médio apresentaram os valores mais negativos, mas também os maiores desvios, o que indica uma alta dispersão dos resultados, resultado de uma alta heterogeneidade.

**Tabela 2.** Cálculo dos valores do tamanho de efeito médio e desvio padrão para cada variável analisada, sendo elas bioma, altitude e hemisfério. O tamanho de efeito reflete a magnitude da diferença observada, enquanto o desvio padrão indica a variabilidade dos dados dentro de cada categoria.

<b>Bioma</b>		<b>Altitude</b>			<b>Hemisfério</b>		
Pradarias e estepes	Savana	Floresta tropical	0-1000	1000-2000	2000-4000	Tropical	Não tropical

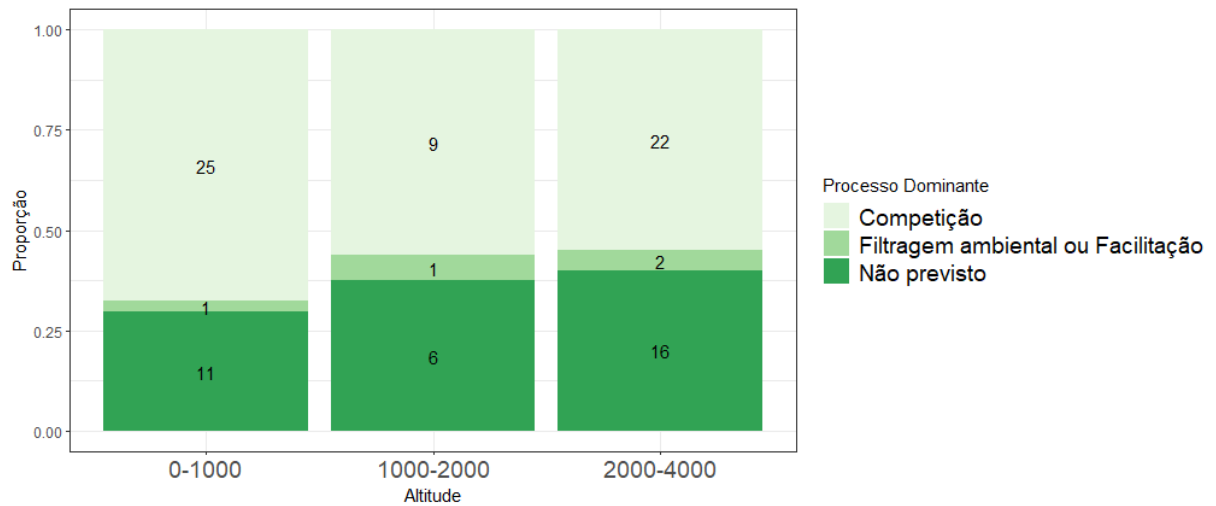
Tamanho do efeito	-6,49	-2,08	-0,81	-0,20	-1,28	-7,71	-0,11	-0,59
Desvio padrão	14,01	2,72	2,31	1,21	3,71	14,66	0,56	2,88

Essa observação se torna mais robusta quando adicionamos à análise o tamanho do efeito, que apresentou o sinal competitivo mais forte para os ambientes de pradarias e estepes (tabela 2, Figura 3). E embora que as pradarias e estepes estejam amplamente amostrados na nossa análise ( $n = 46$ ), foi para esses biomas que foi registrado o maior número de processos não previstos pela literatura. Para esse bioma também foi obtido o maior desvio padrão, indicando uma maior dispersão dos dados em relação à média, ou seja, existiu uma alta variabilidade nos dados. Analisando os ambientes de florestas tropicais, a competição também foi o processo dominante. Esses ambientes são conhecidos por apresentarem uma alta riqueza de espécies, isso relacionado a sua alta heterogeneidade ambiental (topográfica e de habitats), eles então são caracterizados por apresentarem uma organização complexa, com diversas espécies que diferem em morfologia e comportamento (Sakai 2001; Ghalambor et al. 2006; Kreft & Jetz 2007; Sarkinen et al. 2012). A soma desses fatores, associado com estudos prévios da literatura que descreveram como a competição sendo responsável por regular determinadas comunidades, podem ter levado a prevalência de um processo competitivo entre os indivíduos dentro dessas comunidades. Entretanto, ainda existem diferentes tipos de florestas tropicais, onde, tanto os processos de competição quanto os processos de facilitação podem atuar simultaneamente, afetando a composição de espécies (Zhang et al. 2017, Wolowski et al. 2017; Bergamo et al. 2021). Para os ambientes de savana, os processos competitivos também foram predominantes. Entretanto, para esse bioma foi registrado o menor número de comunidades ( $n = 17$ ), e isso pode ter afetado a capacidade de se registrar outros processos, já que na literatura existe a descrição de comunidades que são estruturadas por esses processos de facilitação (Willis et al. 2010; Worth et al. 2022). Ainda, para a variável bioma não foi obtido significância estatística no teste do qui-quadrado ( $p = 0,79$ ).



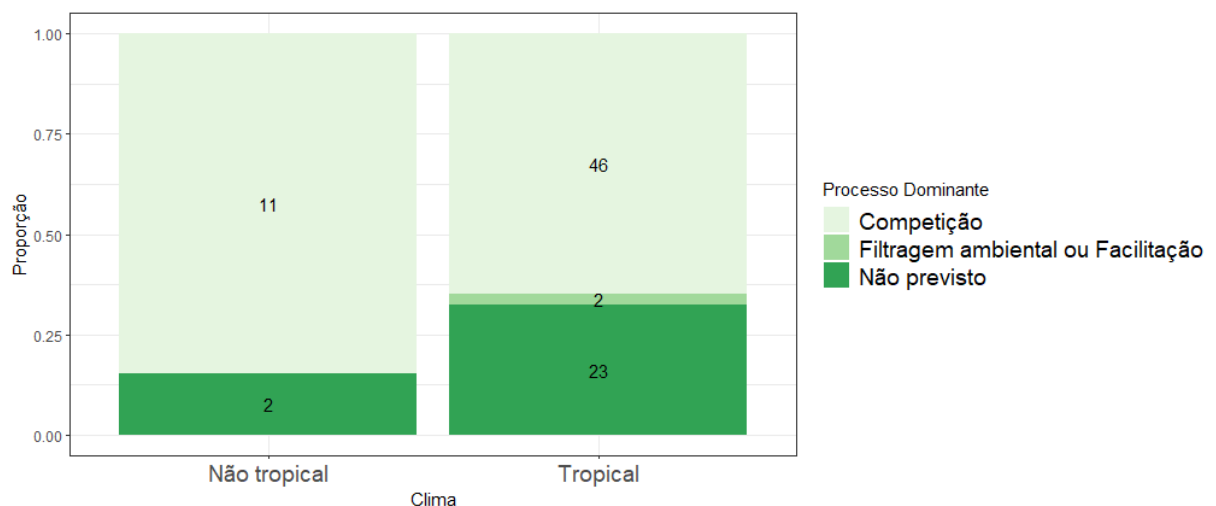
**Figura 3.** Histograma representando a prevalência de cada processo estruturador para determinado bioma.

A análise por altitude apontou uma tendência de efeito mais negativos para altitudes mais elevadas, o que pode estar relacionado às condições mais restritivas em altitudes elevadas para as interações entre planta-polinizador (Nishizawa et al. 2022; Ahmad et al. 2023; Liu et al. 2023). Os processos competitivos foram descritos com maior prevalência para as altitudes mais baixas, o que pode estar associado a maior diversidade de plantas e polinizadores, que pode fazer com que exista uma intensificação da competição por recursos (Vamosi et al. 2006). Para as altitudes médias, embora houve mais comunidades apontando para os processos competitivos, o número amostral foi o menor para as três altitudes, isso pode estar associado ao fato de que os ambientes entre as altitudes mais baixas e mais altas estão em uma área de transição, logo, processos estruturadores podem ser mais dificilmente registrados (Liu et al. 2023). Ainda, conforme a altitude aumenta, houve o aumento da presença de estudos não previstos pela literatura e a presença dos processos de filtragem ambiental ou facilitação (figura 4). Esse padrão pode ser interpretado associando a diversidade de espécies nesses locais com as condições climáticas mais severas desses ambientes, como ventos fortes, baixas temperaturas, intensa radiação solar e baixa fertilidade do solo (Sproul et al. 2015). Esses fatores desfavoráveis são limitantes da biodiversidade, o que impede o estabelecimento de novas espécies, permitindo apenas as espécies adaptadas a essas condições a sobreviverem. Essas espécies podem experimentar um processo de facilitação devido à baixa diversidade de polinizadores (Bergamo et al. 2020a), onde, sua reprodução é beneficiada quando florescem em conjunto, já que assim conseguem atrair mais polinizadores, aumentando as chances de obterem sucesso reprodutivo (Liu et al. 2023). Entretanto, para essa variável os resultados do teste do qui-quadrado não apresentam significância estatística ( $p = 0,82$ )



**Figura 4.** Histograma sobre a prevalência de cada processo estruturador em determinada faixa altitudinal.

Quanto ao hemisfério, os resultados de desvio padrão revelaram que comunidades não-tropicais exibem desvios maiores em comparação às comunidades inseridas em climas tropicais. O desvio padrão é uma medida que quantifica a dispersão dos valores em torno da média, onde, neste contexto, um desvio padrão mais elevado nas comunidades não tropicais sugere que os dados são mais dispersos. Analisando os processos dominantes, mais uma vez a competição foi prevalente, com acentuação dos processos não esperados pela literatura para os ambientes tropicais (figura 5). Entretanto, é importante observar uma diferença no número amostral. Cerca de 85% das comunidades amostradas provinham de estudos realizados em ambientes tropicais, enquanto apenas cerca de 15% exploraram os efeitos de montagem para climas não tropicais. Além disso, os resultados do teste do qui-quadrado não apresentam significância estatística ( $p = 0,36$ ).



**Figura 5.** Histograma sobre a prevalência de cada processo estruturador para zonas tropicais e não tropicais.

Sendo assim, embora exista a prevalência dos processos competitivos para a estruturação das comunidades, a presença de muitos casos de processos que não foram previstos pela literatura, combinado com os resultados do teste do qui-quadrado que não apresentaram significância estatística, aponta para a necessidade de mais estudos para esses ambientes. A incorporação de novas medidas filogenéticas e funcionais é fundamental para que seja possível obter uma maior precisão na determinação de como uma comunidade pode ser estruturada, assim como a amostragem para outros biomas e altitudes.

## 2.4 Conclusão

Esta síntese apontou que o processo estruturador mais prevalente para as comunidades é a competição. Entretanto, é possível observar diferentes proporções dessa prevalência para cada uma das variáveis utilizadas, como hemisfério, bioma e altitude. Observamos um maior número de estudos em ambientes tropicais do que em ambientes não tropicais. Tudo isso, somado à prevalência dos estudos não previstos pela literatura, aponta para a necessidade de investigações adicionais para que seja possível preencher as lacunas existentes e fornecer uma compreensão mais abrangente e precisa desses processos estruturadores de comunidades. O acúmulo de estudos utilizando métodos padronizados permitirá a comparação dos diferentes efeitos de montagem em diversos ecossistemas em escala global.

## Referências

- Ahmad M. et al. 2023. The role of floral traits in community assembly processes at high elevations in the Himalayas. *Journal of Ecology*. 111(5): 1107-1119.
- Albrecht M, Schmid B, Hautier Y, Müller CB. 2012. Diverse pollinator communities enhance plant reproductive success. *Proceedings of the Royal Society B*. 279: 4845–4852.
- Aung KMM et al. 2022. Changes in temperature alter competitive interactions and overall structure of fig wasp communities. *Journal of Animal Ecology*. 91(6): 1303-1315.
- Black HN, Harrison JdG, Cron GV. 2019. Do breeding systems and pollen limitation vary with altitude in the widespread herb, *Cineraria erodioides* (Asteraceae)? *South African Journal of Botany*, 121: 377-385.
- Braun J, Lortie C. 2019. Finding the bees knees: a conceptual framework and systematic review of the mechanisms of pollinator-mediated facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 36: 33-40.
- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He J-S. 2006. Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*. 9(10): 1146-56.

- Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama, PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima, M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *OIKOS*. 127, 1690-1700.
- Bergamo PJ, Streher NS, Wolowski M, Sazima M. 2020a. Pollinator-mediated facilitation is associated with floral abundance, trait similarity, and enhanced community-level fitness. *Journal of Ecology*. 108: 1334-1346.
- Bergamo PJ, Streher NS, Traveset A, Wolowski M, Sazima M. 2020b. Pollination outcomes reveal negative density-dependence coupled with interspecific facilitation among plants. *Ecology Letters* 23:129–139.
- Bertness MD, Callaway R. 1994. Positive interactions in communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 9: 191–193.
- Blomberg SP, Garland T, Ives AR. 2003. Testing for phylogenetic signal in comparative data: Behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57: 717–745.
- Botta-Dukát Z. 2018. Cautionary note on calculating standardized effect size (SES) in randomization test. *Community Ecology*. 19(1): 77-83.
- Braun J, Lortie CJ. 2020. Facilitation with a grain of salt: reduced pollinator visitation is an indirect cost of association with the foundation species creosote bush (*Larrea tridentata*). *American Journal of Botany*. 107(10): 1342-1354.
- Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should Environmental Filtering Be Abandoned?. *Trends in Ecology and Evolution*. 32(6): 429-437.
- Cianciaruso MV, Silva IA, Batalha MA. 2009. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community Ecology. *Biota Neotropica*. 9(3): 93-103.
- Coelho MTP, Rodrigues JFM, Rangel TF. 2017. Neutral biogeography of phylogenetically structured interaction networks. *Ecography*. 40: 1467–1474.
- Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*. 87: 1465–1471.
- Csecserits A, Halassy M, Lhotsky B. 2021. Changing Assembly Rules during Secondary Succession: Evidence for Non-Random Patterns. *Basic and Applied Ecology*. 52: 46-56.
- de Jager ML, Dreyer LL, Ellis AG. 2011. Do pollinators influence the assembly of flower colours within plant communities?. *Oecologia*. 166: 543–553.
- Eaton DAR et al. 2012. Floral diversity and community structure in *Pedicularis* (Orobanchaceae). *Ecology*. 93: S182-S194.
- Ellwood MDF, Blüthgen N, Fayle TM, Foster WA, Menzel F. 2016. Competition can lead to unexpected patterns in tropical ant communities. *Acta Oecologica*. 75: 24-34.
- Feldman TS, Morris WF, Wilson WG. 2004. When can two plant species facilitate each other's pollination? *OIKOS*. 105: 197-207.
- Freitas L, Vizentin-Bugoni J, Wolowski, M. 2014. Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. *Biologia da Polinização*. Editora Projeto Cultural. 17: 373-397.
- Fontaine C, Guimarães PRJr, Ke'fi S, Loeuille N et al. 2011. The ecological and evolutionary

- implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*. 14: 1170-1181
- Fournier B, Mouly A, Gillet F. 2016. Multiple Assembly Rules Drive the Co-occurrence of Orthopteran and Plant Species in Grasslands: Combining Network, Functional and Phylogenetic Approaches. *Frontiers in Plant Science*. 7: 1224.
- Ghalambor CK, Huey RB, Martin PR, Tewksbury JJ, Wang G. 2006. Are mountain passes higher in the tropics? Janzen's hypothesis revisited. *Integrative and Comparative Biology*. 46: 5-17.
- Gotelli NJ, McCabe DJ. 2002. Species co-occurrence: a Meta-Analysis of J. M. Diamond's Assembly Rules Model. *Ecology*. 83(8): 2091–2096.
- Haloin, JR, Strauss SY. 2008. Interplay between Ecological Communities and Evolution Review of Feedbacks from Microevolutionary to Macroevolutionary Scales. *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1133: 87–125.
- Hubbel SP. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton, Princeton University Press. 389 p.
- Johnson CA, Dutt P, Levine JM. 2022. Competition for pollinators destabilizes plant coexistence. *Nature*. 607(7920): 1-5.
- Johnson MA. 2023. Phylogenetic and functional trait-based community assembly within Pacific *Cyrtandra* (Gesneriaceae): Evidence for clustering at multiple spatial scales. *Ecology and Evolution*. 13: e10048.
- Jones HP, Barber NA, Gibson DJ. 2019. Is phylogenetic and functional trait diversity a driver or a consequence of grassland community assembly? *Journal of Ecology*. 107: 2027-2032.
- Kennedy CM et al. 2013. A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*. 16(6): 584-599.
- Kreft H, Jetz W. 2007. Global patterns and determinants of vascular plant diversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*. 104: 5925-5930.
- Liu M et al. 2023. Plant community assembly of alpine meadow at different altitudes in Northeast Qinghai-Tibet Plateau. *Ecosphere*. 14: e4354.
- Morettin PA, Bussab OW. 2009. *Estatística Básica*. Editorai Saraiva. 4.
- Muchhala N, Johnsen S, Smith SD. 2014. Competition for hummingbird pollination shapes flower color variation in Andean solanaceae. *Evolution*. 68, 2275-2286.
- Muchhala N, Potts MD. 2007. Character displacement among bat-pollinated flowers of the genus *Burmeistera*: analysis of mechanism, process and pattern. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 274(1626): 2731–2737.
- Myers JA, Harms KE. 2009. Local immigration, competition from dominant guilds, and the ecological assembly of high-diversity pine savannas. *Ecology*. 90(10): 2745-2754.
- Nishizawa K, Shinohara N, Cadotte MW, Mori AS. 2022. The latitudinal gradient in plant community assembly processes: A meta-analysis. *Ecology Letters*. 25: 1711-1724.
- Osorio-Canadas S, Flores-Hernández N, Sánchez-Ortiz T, Valiente-Banuet A. 2021. Changes in the structure and composition of the 'Mexical' scrubland bee community along an elevational

- gradient. PLoS ONE. 16(7): e0254072.
- Poisot T et al. 2014. Beyond species: why ecological interactions vary through space and time. *Oikos*. 124: 243-251.
- Ribeiro KT, Freitas L. 2010. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. *Biota Neotropica*. 10(4).
- Sakai, S. 2001. Phenological diversity in tropical forests. *Population Ecology*. 43: 77-86.
- Sargent RD, Ackerly DD. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*. 3: 123-30.
- Sarkinen T, Pennington RT, Lavin M, Simon MF, Hughes CE. 2012. Evolutionary islands in the Andes: persistence and isolation explain high endemism in Andean dry tropical forests. *Journal of Biogeography*. 39: 884-900.
- Shackleton C. 2002. Nearest-neighbour analysis and the prevalence of woody plant competition in South African savannas. *Plant Ecology*. 158: 65-76.
- Vamosi JC et al. 2006. Pollination Decays in Biodiversity Hotspots. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 103(4): 956-961.
- Vellend M. 2010. Conceptual synthesis in community ecology. *Quarterly Review of Biology*. 85: 183-206.
- Warren DL et al. 2014. Mistaking geography for biology: inferring processes from species distributions. *Trends in Ecology and Evolution*. 29: 572-580
- Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenetics and community assembly theory. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33: 475-505.
- Weiher, E. & Keddy, P.A. 1999. *Ecological Assembly Rules*. Cambridge University Press
- Willis CG et al. 2010. Phylogenetic community structure in Minnesota oak savanna is influenced by spatial extent and environmental variation. *Ecography*. 33(6): 565-577.
- Wolowski M, Carneiro LG, Freitas L. 2017. Influence of plant-pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. *Journal of Ecology*. 105: 332-344.
- Worthy SJ, Marsico TD, Lucardi RD, Whitehurst LE, Burgess KS. 2022. Variation in plant traits and phylogenetic structure associated with native and nonnative species in an industrialized flora. *NeoBiota*. 77: 101-123.
- Zhang S, Huang Y, Zang R. 2017. The assembly and interactions of tree species in tropical forests based on spatial analysis. *Ecosphere*. 8(7): e01903.

**Material suplementar disponível em**  
[https://drive.google.com/drive/folders/1HjrU1M7ggn6FTn-ERBWe2MfdXNEpYDs9?usp=drive\\_link](https://drive.google.com/drive/folders/1HjrU1M7ggn6FTn-ERBWe2MfdXNEpYDs9?usp=drive_link).  
**Tabela S1: Tabela de dados codificados para a revisão.**  
**Tabela S2: Artigos que passaram pelos critérios de busca nas plataformas *Web of Science*© e *Scopus*.**

### **3 ARTIGO 2 – COMUNIDADES EXPERIMENTAIS REVELAM FACILITAÇÃO NA POLINIZAÇÃO DE PLANTAS FENOTIPICAMENTE SIMILARES**

Ricardo Alves Siqueira Junior<sup>1\*</sup>, Pedro Joaquim Bergamo<sup>2</sup>, Sarah Mendonça Rigotto<sup>1</sup> & Marina Wolowski<sup>3</sup>

<sup>1</sup> Programa de Pós-graduação em Ciências Ambientais, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, Minas Gerais, Brasil.

<sup>2</sup> Departamento de Biodiversidade, Instituto de Biociências, Universidade Estadual Paulista, Rio Claro, São Paulo, Brasil.

<sup>3</sup> Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas, Minas Gerais, Brasil.

\*[ri-siqueira@hotmail.com](mailto:ri-siqueira@hotmail.com)

Formatado de acordo com AoB Plants

#### Resumo

Processos determinísticos (competição, facilitação e filtragem ambiental) e neutros são responsáveis pela estruturação e a dinâmica de comunidades ecológicas. No entanto, quando analisamos os processos determinísticos, existe uma lacuna entre ligar os padrões fenotípicos e filogenéticos com o processo correspondente, facilitação ou competição. Nesse contexto, o objetivo desse estudo foi testar se determinados arranjos florais, que representavam características filogenéticas e morfológicas associadas aos processos determinísticos influenciam a frequência de visitas de polinizadores e sucesso reprodutivo (medido através da deposição de pólen e formação de tubos polínicos). Para isso, utilizamos *Sisyrinchium wettsteinii* e plantas próximas ou distantes filogeneticamente e morfológicamente para criar arranjos florais associados a competição ou facilitação. A partir disso, foi possível observar que embora *S. wettsteinii* recebeu mais visitas quando estivesse sozinha no arranjo floral, o que pode ser resultado de um conjunto floral maior e mais atrativo, este arranjo resultou em uma taxa de visitação menor para cada uma das flores individualmente em relação a arranjos com outras espécies. Para a deposição de pólen e formação de tubo polínico, o melhor cenário foi o que apresentava arranjos com espécies similares morfológicamente, o que indica um processo de facilitação mediada por atributos para esses ambientes de altitude. Ainda, a menor taxa de visitação por flor quando sozinha no arranjo, indica um processo de competição intraespecífica. Esses resultados evidenciam a importância dos polinizadores para a manutenção e diversidade

de espécies, sendo fundamentais mediadores capazes de influenciar a estrutura e a dinâmica dos ambientes de altitude através dos processos de facilitação.

**Palavras-chaves:** campos de altitude, comunidades, ecologia, Mata Atlântica, polinização e redes de interação.

#### Abstract

Deterministic processes (competition, facilitation, and environmental filtering) and neutral processes are responsible for the structure and dynamics of ecological communities. However, when we analyze the deterministic process, there is a gap in linking phenotypic and phylogenetic patterns with the corresponding process, facilitative or competitive. In this context, the aim of this study was to test whether specific floral arrangements representing phylogenetic and morphological patterns associated with deterministic processes influence the frequency of pollinator visits and reproductive success (measured through pollen deposition and pollen tube formation). For this, we used the species *Sisyrinchium wettsteinii*, using plants that were either phylogenetically and morphologically close or distant to create floral arrangements associated with competition or facilitation. Although *S. wettsteinii* received more visits when alone in the floral arrangement, possibly due to a larger and more attractive floral display, this resulted in a lower visitation rate for each individual flower. Regarding pollen deposition and pollen tube formation, the best treatment was the one with morphologically similar arrangements, indicating a facilitation process in these high-altitude environments. Furthermore, the lower visitation rate per flower when alone suggests an intraspecific competition process. These results highlight the importance of pollinators for the maintenance and diversity of species, being fundamental mediators capable of influencing the structure and dynamics of high-altitude environments through facilitation processes.

**Keywords:** Campos de Altitude, communities, ecology, Atlantic Rainforest, pollination, interaction networks.

### 3.1 Introdução

Os processos determinísticos (competição, facilitação e filtragem ambiental) e neutros têm sido considerados como estruturadores das comunidades ecológicas (Webb et al. 2002). Nas últimas décadas, os estudos de ecologia de comunidades de plantas vêm tratando da

importância dos polinizadores como mediadores dos processos de montagem de comunidades (Sargent & Ackerly 2008; Wolowski et al. 2017; E-Vojtkó et al. 2020). As interações entre as espécies também podem impactar nos processos evolutivos das comunidades, afetando a sua composição e dinâmica (Fontaine et al. 2011). Os polinizadores então desempenham um papel fundamental na coexistência de plantas, são responsáveis pela reprodução e pelo estabelecimento em comunidades, sendo capazes então de influenciar nos processos determinísticos (Pauw 2013).

Na facilitação, as plantas influenciam positivamente no sucesso reprodutivo de outra espécie de planta por meio de compartilhamento de polinizadores (Braun & Lortie 2018). A facilitação pode ocorrer devido à maior abundância de polinizadores em ambientes com mais flores semelhantes, onde os polinizadores são atraídos e podem acessar os recursos florais, assim plantas florindo próximas umas das outras experimentam um aumento da frequência de visitas com promoção de maior sucesso reprodutivo (Cornwell et al. 2006; Freitas et al. 2014). Porém, é importante mencionar também casos em que existe facilitação entre plantas com características distintas (Ghazoul 2006, Braun & Lortie 2018). De modo geral, espera-se que o processo de facilitação mediada por polinizadores seja dominante quando espécies vegetais diferentes compartilham polinizadores e apresentam características florais semelhantes (e.g. forma e tamanho das flores, tipo e quantidade de recurso floral) (Sargent & Ackerly 2008, Bergamo et al. 2020a). Filogeneticamente, espera-se que esse processo selecione espécies intimamente relacionadas, resultando em padrões de agrupamento (Cadotte & Tucker 2017).

Em contraste, é esperado que a competição mediada por polinizadores resulte em uma maior diversidade de fenótipos florais ligados a diferentes polinizadores nas comunidades. (Sargent & Ackerly 2008, Freitas et al. 2014). Em um ambiente de competição pelos polinizadores é esperado que exista um maior investimento na produção de recursos florais (e.g. néctar, óleo, pólen), devido ao fato de que as taxas de visitação estão correlacionadas com a oferta desses recursos (Freitas et al. 2014). Em relação à fenologia, um padrão esperado é de florações mais longas, distribuídas aleatoriamente ao longo do ano, de modo que espécies menos atrativas aos polinizadores ampliem as chances de sucesso reprodutivo (Leite & Machado 2007). Por outro lado, em um cenário de maior equivalência na atratividade de polinizadores (i.e., quando o compartilhamento de polinizadores reduz as taxas de visitação de forma equitativa para ambas espécies), o padrão esperado é de florações curtas e sequenciais, de tal forma que as espécies estabelecidas na comunidade evitariam os efeitos da competição direta (i.e., princípio da partilha de polinizadores; Albor et al. 2020). A exclusão competitiva elimina espécies intimamente relacionadas, resultando em uma comunidade mais

filogeneticamente dispersa (Cadotte et al. 2017).

Conhecer o padrão estrutural das comunidades não é o suficiente para compreender os processos que podem o ter gerado (Gerhold et al. 2015). Dentro das comunidades biológicas, os processos estruturadores atuam através de diversos mecanismos em diversas características das plantas e dos polinizadores, onde a coexistência das espécies é definida pelo balanço entre a competição e pela facilitação, afetando as relações entre esses dois grupos (Shrestha et al. 2014, Bergamo et al. 2024). Assim, experimentos manipulativos, simulando padrões de conjunto de espécies que são similares entre si ou não, tanto em termos filogenéticos quanto funcionais, são importantes para compreender os mecanismos de montagem de comunidades (Ghazoul et al. 2006). Nesse contexto, também é importante manipular as abundâncias de flores, já que esse fator pode determinar e influenciar no balanço entre a competição e a facilitação (Bergamo et al. 2020b). Desta forma, esses experimentos podem gerar evidências de processos determinísticos já descritos pela literatura (Webb et al. 2002), permitindo avaliar se esses padrões estruturais refletem os processos esperados.

A estruturação das comunidades pode variar num gradiente de altitude. Neste contexto, os processos de filtragem ambiental ou facilitação atuam com mais força na estruturação das comunidades biológicas de maior altitude (Tur et al. 2016, Bergamo et al. 2018, Gavini et al. 2021). Ainda, para os campos de altitude, a facilitação já foi descrita como um possível processo estruturador dessa comunidade vegetal, principalmente para alguns traços das espécies de plantas, como sincronia de floração e similaridade de características morfológicas florais (Bergamo et al. 2020b). Isso pode ser resultado do fato de que a facilitação atua como um filtro, mantendo algumas espécies de fora e permitindo que apenas aquelas que se beneficiam entre si persistam nessas comunidades (Sargent & Ackerly 2008). Ainda, os ecossistemas de altas elevações, como os campos de altitude, apresentam alta riqueza de espécies, alta taxa de endemismo (cerca de 25% dos endemismos do Domínio Mata Atlântica ocorrem em formações campestres e em afloramentos rochosos) e microendemismo (Ribeiro & Freitas 2010; Kulkamp et al. 2018; Kessous & Freitas 2023). Portanto, devem ocorrer diversos mecanismos estruturadores e de coexistência para manter a alta diversidade dos campos de altitude.

O objetivo deste trabalho foi testar o papel dos polinizadores na montagem de comunidades de plantas. Para isso, realizamos experimentos para testar se frequência de visitas e sucesso reprodutivo (através da deposição de pólen e formação de tubos polínicos) diferia entre determinados arranjos florais. Esses experimentos então foram montados contendo a espécie focal do estudo (*Sisyrrinchium wettsteinii* Hand. -Mazz) em combinação com plantas

próximas e distantes filogeneticamente de *S. wettsteinii*. Ainda, também fizemos arranjos com espécies fenotipicamente similares e divergentes da espécie focal, em tratamentos cruzados considerando a distância filogenética determinada taxonomicamente, ou seja, com base nos gêneros e nas famílias de cada espécie. Essa abordagem permitiu a descrição de padrões de estruturação e do sucesso reprodutivo das plantas em cenários específicos (competição ou facilitação). Nossa hipótese era que a polinização estivesse positivamente associada à facilitação, ou seja, mais visitas e maior sucesso reprodutivo em arranjos com espécies similares, conforme descrito por estudos observacionais neste ecossistema (Bergamo et al. 2020a). Ainda, relacionado à hipótese da distância filogenética é esperado que a polinização esteja inversamente relacionada à distância filogenética, ou seja, espera-se uma menor frequência de visitas e sucesso reprodutivo em arranjos distantes filogeneticamente.

## 3.2 Materiais e métodos

### 3.2.1 Sistema de estudo

Os experimentos foram conduzidos em um ecossistema de campo de altitude no Parque Nacional do Itatiaia, inserido na Floresta Atlântica do sudeste do Brasil (22° 22' 29" S 44° 42' 20" W, 2.469m). Este ecossistema é marcado pela sazonalidade climática, com uma estação fria e seca e outra estação quente e úmida, com o clima classificado como tropical de montanha (Ribeiro et al. 2007). Gramíneas, ervas e arbustos dominam a vegetação, crescendo em afloramentos rochosos e solos rasos (Ribeiro et al. 2007).

Os dados de campo foram coletados mensalmente durante a estação quente e úmida, de setembro de 2022 a fevereiro de 2023, acompanhando a floração da espécie focal, *Sisyrinchium wettsteinii* (Bergamo et al. 2020a). Foram realizados experimentos com determinados arranjos florais, fazendo a observação dos visitantes florais e posterior coleta dos pistilos das flores para contagem dos grãos de pólen e dos tubos polínicos formados, para determinar o sucesso reprodutivo em cada tratamento.

### 3.2.2 Experimentos e análises

Em campo foram montados arranjos com flores de espécies de plantas que estavam em floração, simulando padrões estruturais da comunidade. As espécies foram escolhidas por compartilhar polinizadores com a espécie focal, e formarem um gradiente de distância fenotípica e filogenética (Bergamo et al. 2020a, Streher et al. 2020). Foram utilizados tubos

Falcon para a montagem desses arranjos, mantendo as flores dentro da água para protegê-las da rápida dessecação, evitando assim que as flores murchassem até o final de cada *setup* experimental. Os tratamentos eram oferecidos aos polinizadores ao mesmo tempo e com distância mínima de 10m entre si, com duração de um dia. A cada dia, era montado um *setup* experimental com todos os tratamentos (ver abaixo) e feitas rodadas de observação de 20 minutos por tratamento. Repetimos entre 4 a 5 rodadas de observação em cada tratamento por dia, a depender das condições climáticas. Registramos a frequência dos visitantes florais potencialmente polinizadores (i.e., que tocaram as estruturas reprodutivas das flores). Obtivemos a taxa de visitação (número de visitas por flor) na espécie focal em cada rodada de observação em cada tratamento. Os experimentos foram replicados ao longo de todos os meses de campo (n = 86 rodadas de observação).

O primeiro tratamento foi utilizado como o controle (figura 1). Nesse contexto, foram utilizadas quatro flores de *Sisyrinchium wettsteinii*, dada a composição exclusiva desta espécie, a configuração floral foi considerada 100% coespecífica (100% sw.). Este tratamento pode ser considerado como a linha base para entender se há diminuição (indicando competição) ou aumento (indicando facilitação) da polinização da espécie focal quando em arranjos interespecíficos.

No segundo tratamento, simulamos o processo estruturador de facilitação interespecífica (figura 2). Nesse cenário, foram empregadas duas flores de *Sisyrinchium wettsteinii* e duas flores de *Sisyrinchium glaziovii*. Essas duas espécies apresentam proximidade filogenética e compartilharam características florais semelhantes e até polinizadores (Streher et al. 2020; Bergamo et al. 2021), possibilitando a investigação da associação desse padrão de agregação filogenética e funcional nos arranjos florais com o processo de facilitação. Denominou-se esse experimento como “50% sw, 50% sg”, o que reflete a composição do experimento com duas flores de *S. wettsteinii* (coespecíficas) e duas flores de *S. glaziovii* (filogeneticamente próximas). Os grãos de pólen das duas espécies de *Sisyrinchium* são semelhantes e indistinguíveis ao microscópio (Streher et al., 2020). No entanto, devido à escassez de visitas observadas na *S. glaziovii*, consideramos que é provável que a grande maioria dos grãos de pólen contados pertenciam de fato à espécie focal.

Para o terceiro tratamento, buscou-se explorar arranjos florais envolvendo espécies filogeneticamente distintas, mas com morfologia floral semelhante, em outro cenário de facilitação interespecífica. Para isso, foram utilizadas duas flores de *Sisyrinchium wettsteinii* e duas flores de *Oxalis confertissima* (figura 3). Este experimento apresentou uma composição sendo 50% coespecífico (representado pelas duas flores de *S. wettsteinii*) e 50%

fenotipicamente similar (duas flores de *O. confertissima*), recebendo então a denominação “50% sw., 50% ox.”. Essa abordagem permitiu investigar como a proximidade morfológica, mesmo entre espécies filogeneticamente distintas, é capaz de influenciar no processo de polinização.

Ainda, com a mesma escolha de espécies foi montado o experimento “25% sw., 75% ox.”, com a utilização de apenas uma flor de *S. wettsteinii* e três flores de *O. confertissima*. Essa variação na composição, com 25% coespecífico e 75% de similaridade fenotípica foi utilizada para testar se diferentes proporções de abundâncias podem impactar na polinização das espécies.

No quarto tratamento utilizamos duas flores de *S. wettsteinii* e duas flores de *Geranium brasiliense* (figura 4). Essa escolha visou explorar a dinâmica da espécie focal com uma espécie filogeneticamente distante e morfológicamente diferente, simulando o cenário de competição interespecífica. Este tratamento foi denominado “50% sw., 50% gb.” e reflete a composição de duas flores de *S. wettsteinii* e duas flores de *G. brasiliense*. As flores dessa espécie apresentam diferentes recursos florais dependendo da fase de floração, e para o nosso experimento foram utilizadas na fase masculina, quando ofereciam pólen e néctar para os visitantes florais.

Todos os experimentos foram realizados em ambientes desprovidos de uma abundância floral circundante, com o intuito de mitigar possíveis influências externas nas taxas de visitação atribuíveis a cada um dos tratamentos. Ao final do dia, com as flores já fechadas, todos os pistilos das espécies *Sisyrinchium wettsteinii* observados foram coletados e armazenados em microtubo tipo Eppendorf em álcool 70%, para que os tecidos fossem preservados até a preparação das lâminas em laboratório. Ao total, foram coletados 80 pistilos, e como medida do sucesso reprodutivo das plantas, foi contado o número de grãos de pólen nos estigmas e o número de tubos polínicos formados ao longo do estilete (Alonso et al. 2012). Esses pistilos foram preparados seguindo Martin (1959) e a contagem foi feita em microscopia de epifluorescência, onde os grãos de pólen coespecíficos e heteroespecíficos e o número de tubos polínicos germinados foram quantificados (figura 5).

Utilizamos diferentes modelos estatísticos para avaliar o impacto dos tratamentos sobre a polinização dependendo da variável resposta: taxa de visitação (número de visitas por flor), número de grãos de pólen no estigma e número tubos polínicos na espécie focal. Todos os modelos foram rodados em ambiente R (R Version 4.2.3. 2023). Em todos os modelos, o tipo de arranjo foi considerado como variável preditora e cada tratamento (“100% sw.”, “50% sw. 50% sg.”, “50% sw. 50% ox.”, “25% sw. 75% ox.” e “50% sw. 50% gr.”) como os níveis desta variável. Utilizamos o horário de observação e data como variáveis aleatórias para levar em

consideração mudanças na atividade diária dos polinizadores e na composição da comunidade entre os meses. Utilizamos modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) com distribuição de Poisson e ligação logarítmica para investigar como os tratamentos influenciaram a taxa de visitação. Na análise dos resultados da polinização, duas variáveis respostas foram consideradas: o número de grãos de pólen coespecíficos depositados nos estigmas e o número de tubos polínicos formados ao longo do estilete em cada pistilo da espécie focal, *Sisyrinchium wettsteinii*. Mais uma vez, os tratamentos foram utilizados como variáveis com distribuição de Poisson e ligação logarítmica, explorando como os tratamentos afetaram esses aspectos da polinização. Também foi realizado o teste de Tukey para que fosse possível avaliar as diferenças entre os tratamentos, comparando par a par cada um dos tratamentos, identificando quais grupos apresentaram médias significativamente diferentes.



**Figura 1.** Tratamento 1 - 100% co (coespecífico). Composto por quatro flores da espécie *Sisyrinchium wettsteinii*, indicando proximidade filogenética.



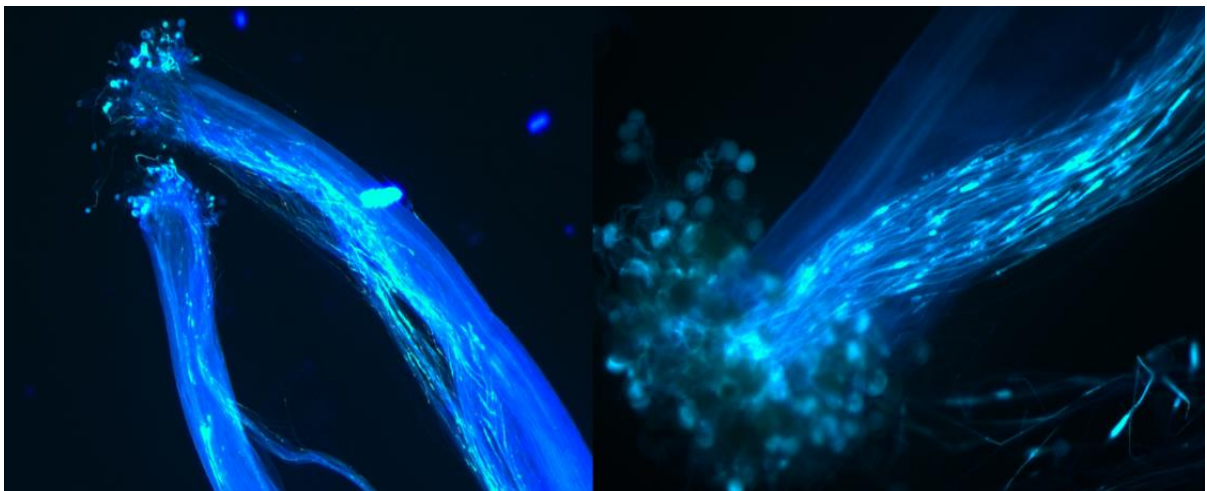
**Figura 2.** Tratamento 2 - 50% sw. (coespecífico), 50% sg. (filogeneticamente próximo). Composto por duas flores da espécie *Sisyrrinchium wettsteinii* e duas flores de *Sisyrrinchium glaziovii*, indicando proximidade filogenética e morfológica.



**Figura 3.** Tratamento 3 - 50% sw. (coespecífico), 50% ox. (fenotipicamente similar). Composto por duas flores de *Sisyrrinchium wettsteinii* e duas flores de *Oxalis confertissima*, indicando distância filogenética e proximidade morfológica.



**Figura 4.** Tratamento 4 - 50% sw. (coespecífico), 50% gb. (filogeneticamente distante). Composto por duas flores de *Sisyrrinchium wettsteinii* e duas flores de *Geranium brasiliense*, indicando distância filogenética e morfológica.



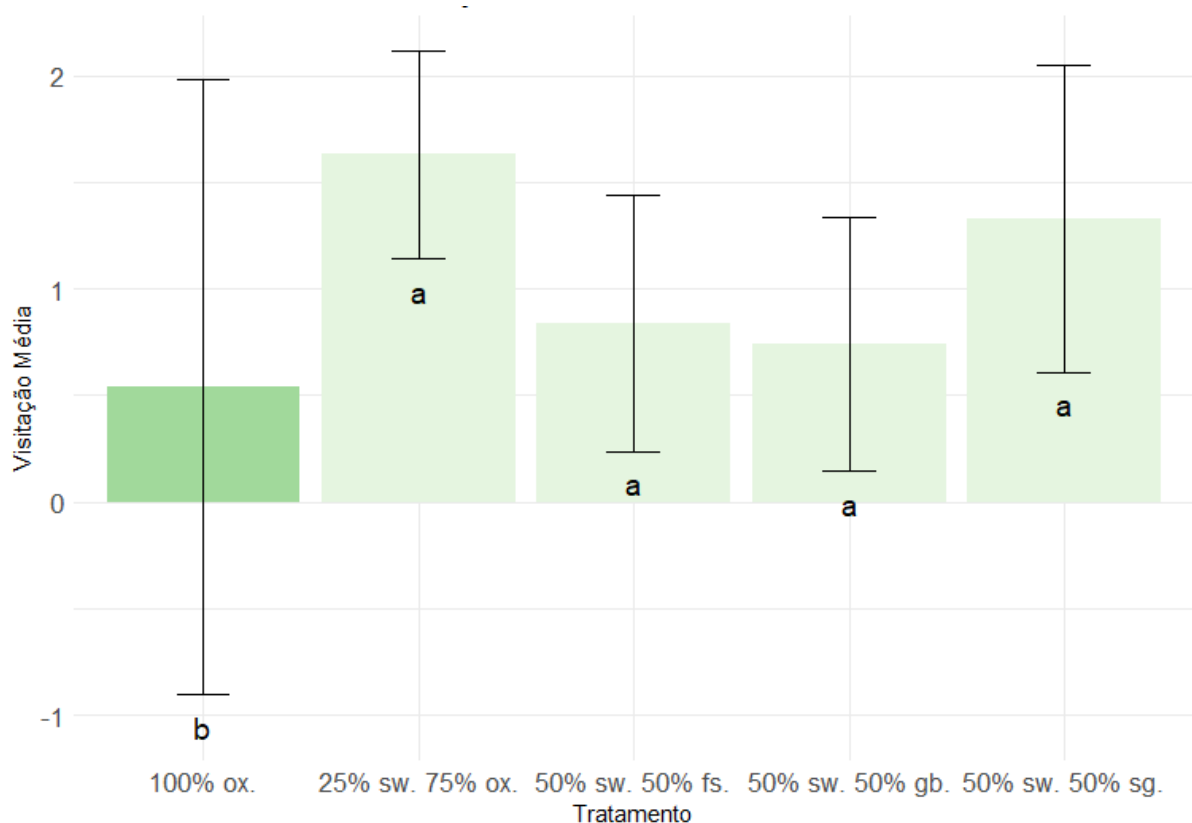
**Figura 5.** Pistilos da espécie *Sisyrrinchium wettsteinii* corado com azul de anilina, evidenciando a deposição de pólen no estigma e os pontos de calose dos tubos polínicos ao longo do estilete da flor.

### 3.3 Resultados

#### 3.3.1 Visitação

Foram observadas 225 visitas em 23 horas e 20 minutos de observação na espécie focal *S. wettsteinii* ao longo de todos os experimentos. Em relação aos visitantes, a ordem mais representativa foi Hymenoptera (abelhas com 88 visitas, formigas e vespas com quatro visitas cada), sendo 58,66% do número total de visitas florais, seguido por Diptera com 39,12% e Coleoptera com 2,22% de visitas. Em relação às plantas, *S. wettsteinii* recebeu 225 visitas, já *Oxalis confertissima* recebeu cinco, *Sisyrrinchium glaziovii* três visitas e *Geranium brasiliense* não recebeu nenhuma visita ao longo de todos os meses de observação.

Os tratamentos receberam diferentes número absoluto de visitas, onde, se destaca o tratamento 100% sw., que foi responsável pelo maior número de visitas (177), seguido por 50% sw. 50% ox. (57), 50% sw. 50% gb. (19), 50% sw. 50% sg. (18) e, por fim, 25% sw. 75% ox. (16). No entanto, ao considerarmos a taxa de visitação ao ponderar o número de flores em cada tratamento, o cenário se transforma. A análise revela que o experimento com uma flor da espécie focal *S. wettsteinii* e três flores da espécie *O. confertissima* se destaca, apresentando a mais alta taxa de visitação e o tratamento 100% sw. a menor (figura 6). Todos os testes apresentaram significância estatística ( $p < 0,05$ ).



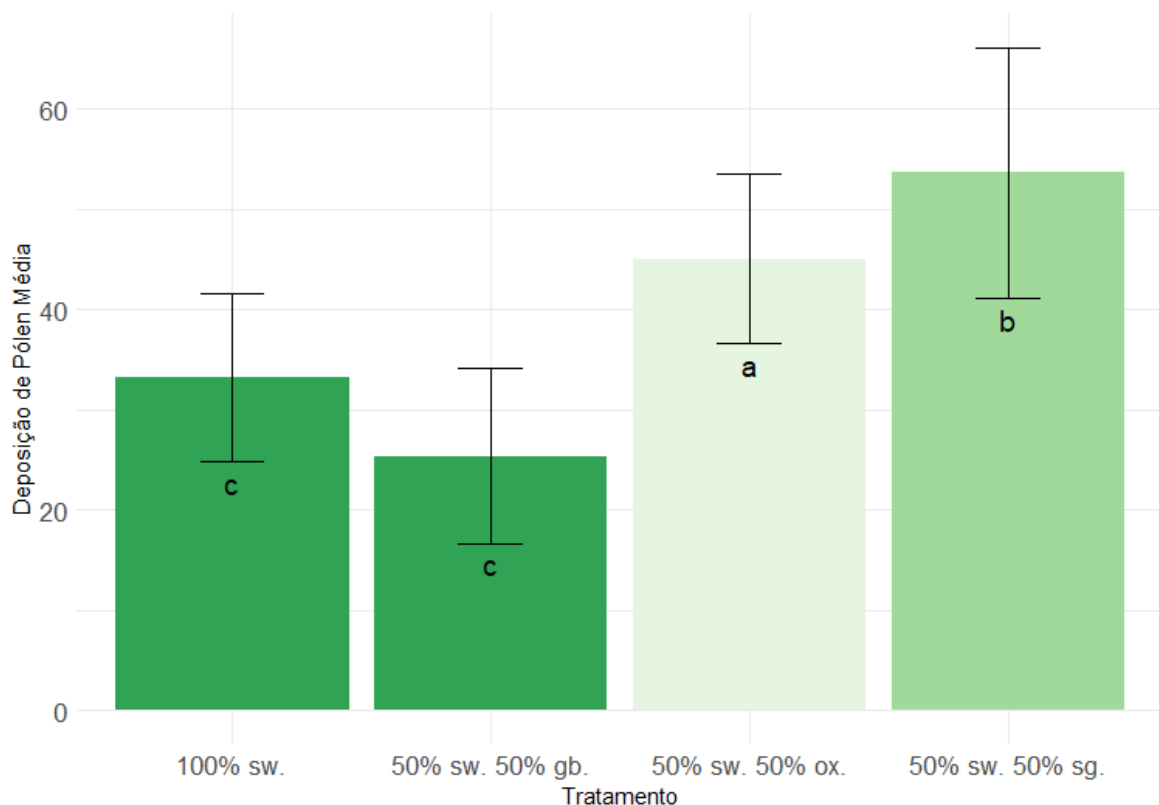
**Figura 6.** Gráfico representando a taxa de visitação (número de visitas totais dividido pelo número de flores totais observadas) que os tratamentos obtiveram ao longo das observações em campo. Letras e cores diferentes indicam diferenças estatísticas entre os tratamentos ( $p < 0,05$ ). As barras de erro representam o erro padrão da média para cada tratamento.

O tipo de arranjo floral afetou a taxa de visitação na espécie focal ( $\chi^2 = 61,65$ ,  $p < 0,001$ ). Ao comparar todos os tratamentos considerando todas as visitas observadas, foi possível observar que o tratamento 100% coespecífico apresentou uma taxa de visitação significativamente menor ( $p < 0,05$ ) em comparação a qualquer outro tratamento. Esses resultados indicam que a presença exclusiva de *Sisyrinchium wettsteinii*, embora atraia uma

frequência maior de visitas em relação a configurações com maior diversidade floral, cada flor individualmente recebe menos visitas.

### 3.3.2 Sucesso reprodutivo

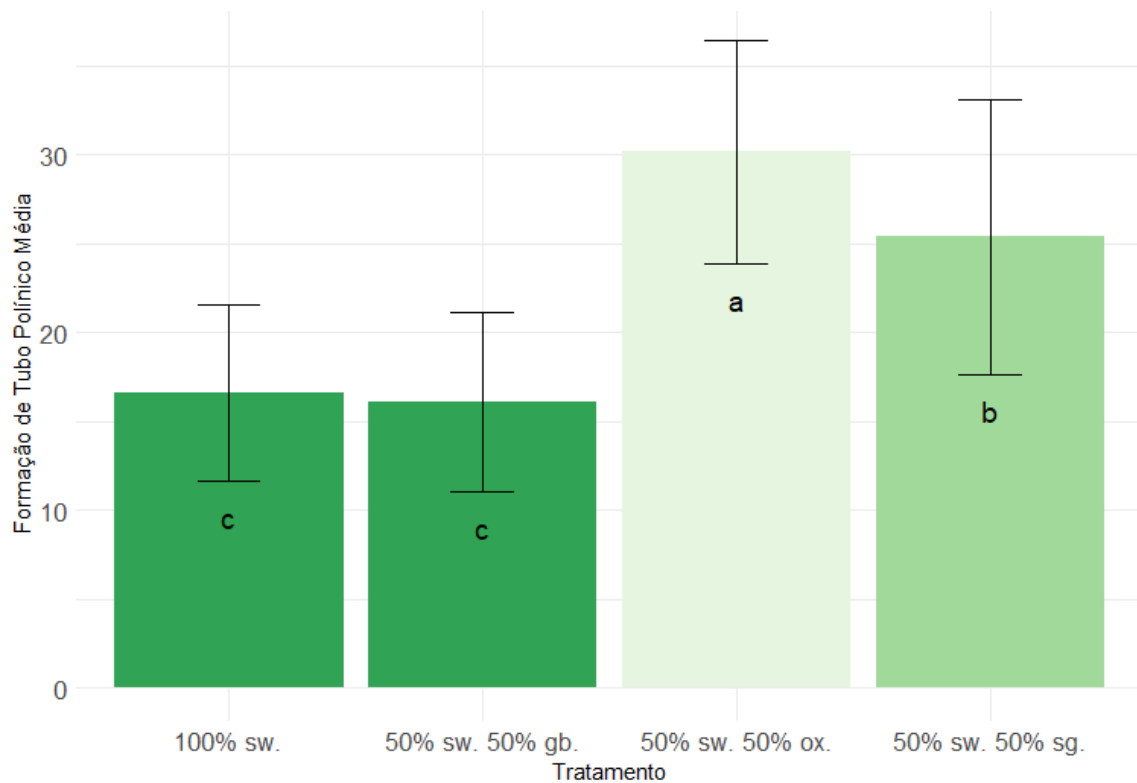
O tipo de arranjo floral afetou a deposição de pólen ( $\chi^2 = 72,34$ ,  $p < 0,001$ ). Ao analisar os tratamentos, foi possível observar diferentes médias de deposição (figura 7). Os tratamentos “100% sw.” e “50% sw. 50% gb.” apresentaram uma deposição de pólen significativamente mais baixa em comparação aos que incluíam “50% sw. 50% ox.” e “50% sw. 50% sg.”. Ainda, o tratamento que incluiu flores de *O. confertissima* (próxima fenotipicamente) obteve uma menor deposição de pólen que os que incluiu *S. glaziovii* (próxima filogeneticamente).



**Figura 7.** Gráfico representando a comparação das diferentes médias de deposição de pólen para cada um dos tratamentos. Letras e cores diferentes indicam diferenças estatísticas entre os tratamentos ( $p < 0,05$ ). As barras de erro representam o erro padrão da média para cada tratamento.

O tipo de arranjo floral afetou a formação de tubos polínicos ( $\chi^2 = 66,93$ ,  $p < 0,001$ ). Ao analisar os tratamentos, foi possível observar diferentes médias na formação dos tubos polínicos, sendo: “100% sw.” com uma média de 16,11; “50% sw. 50% gb.” com 9,83; “50% sw. 50% ox.” com 20,11 e “50% sw. 50% sg.” 19,72 (figura 8). Seguindo o mesmo padrão para a deposição de pólen, os tratamentos que incluíam combinações “100% sw..” e “50% sw. 50% gb.” apresentaram taxas de formação de tubos polínicos consideravelmente mais baixas em

comparação com outros grupos. Porém, neste caso, o tratamento que incluiu flores de *O. confertissima* (próxima fenotipicamente) apresentou uma formação de tubos polínicos do que o que incluiu *S. glaziovii* (próxima filogeneticamente).



**Figura 8.** Gráfico representando a comparação das diferentes taxas médias de formação de tubos polínicos entre os tratamentos. Letras e cores diferentes indicam diferenças estatísticas entre os tratamentos. As barras de erro representam o erro padrão da média para cada tratamento.

### 3.4 Discussão

#### 3.4.1 Impacto da composição floral na visitação de polinizadores

A dinâmica de visitação observada em *Sisyrinchium wettsteinii* revela uma interação entre a atratividade do conjunto floral, a competição intraespecífica e os benefícios potenciais da presença de outras espécies florais. Essa espécie recebe visitas de diversos insetos, como vespas, abelhas, besouros e moscas (Bergamo et al. 2020a). Quando as flores de *S. wettsteinii* estavam sozinhas no arranjo floral (quatro flores iguais), foi registrado maior número absoluto de visitas, o que pode ser resultado de um conjunto floral maior e mais atrativo (de Jager 2011; Kemp et al. 2019). Além disso, essa espécie naturalmente recebe mais visitas do que as outras utilizadas no estudo (Bergamo et al. 2020b). Assim, presença de quatro flores iguais resultou em uma taxa de visitação menor para cada uma das flores individualmente, indicando a possibilidade de uma depleção de visitas, evidenciado competição intraespecífica, onde, a

abundância do conjunto floral pode resultar em uma distribuição menos equitativa de visitas entre as flores (Fornoff et al. 2017; Albor et al. 2019). Isso é reforçado pela grande variação do desvio padrão para esse tratamento, indicando uma concentração de visitas e uma distribuição desigual entre as flores ao longo do tempo. Bergamo e colaboradores (2020b) também observaram padrões semelhantes em campos de altitude, onde, espécies raras eram beneficiadas em espaços de alta densidade de uma espécie, enquanto as espécies abundantes experimentaram um processo de competição intraespecífica, que resultou em um menor sucesso reprodutivo.

Quando analisamos os outros tratamentos, quando a *S. wettsteinii* compartilhava o arranjo com flores de outras espécies, a espécie focal recebeu uma maior taxa de visitantes. Este resultado nos indica que as flores de outras espécies podem funcionar como atrativos para os polinizadores, aumentando o *display* floral do arranjo e beneficiando a visitação na espécie focal, indicando facilitação interespecífica (Ghazoul 2006). Enquanto a competição intraespecífica pode ser prevalente em locais com alta densidade de flores da mesma espécie, a facilitação interespecífica é um fator crucial para aumentar a taxa de visitação quando existe uma maior diversidade floral no mesmo ambiente (Moeller 2004). A facilitação entre essas plantas pode promover a coexistência de várias espécies em um ecossistema, já que ao compartilharem polinizadores, essas espécies evitam a exclusão competitiva (Ludwig & Reynolds 1988). Essa dinâmica pode ser especialmente importante para os campos de altitude, que já apresentam uma atividade limitada dos polinizadores, ou seja, para esses ambientes existe uma quantidade relativamente baixa de polinizadores ativos, resultando em uma redução na taxa de visitação das flores e na eficácia da polinização (Bergamo et al. 2021). Considerando o favorecimento de uma maior diversidade espécies vegetais, e conseqüente favorecimento de maior diversidade de polinizadores, essas complexas redes de interações em ecossistemas de altitude podem se tornar mais resilientes às mudanças e aos impactos ambientais (Memmott et al. 2004).

Apesar de serem espécies filogeneticamente distantes, *Sisyrinchium wettsteinii* e *O. confertissima* estabeleceram interação positiva durante a observação dos arranjos florais. A presença de uma mancha atrativa, com mais flores morfológicamente parecidas entre si, pode aumentar sua capacidade de atrair visitantes. Ao comparar a visitação para cada espécie, ficou evidente o favorecimento da espécie focal em arranjos mistos com a outra espécie. Essa preferência pode ser associada às características morfológicas das espécies, como o tamanho das flores. *O. confertissima* apresenta flores menores, o que pode impactar no *display* floral dessa planta, já que as flores de *S. wettsteinii* são maiores, que então favoreceu a visitação nesse tratamento por serem mais atrativas (Doust & Doust 1988). O padrão de interação positiva se

repetiu quando o arranjo era composto por duas flores da *S. wettsteinii* e duas flores da *S. glaziovii*, que são espécies filogeneticamente próximas, onde, nesse caso, *S. glaziovii* também pode desempenhar um papel no *display* floral do arranjo.

#### 3.4.2 Diversidade floral e seu impacto no sucesso reprodutivo

Os resultados combinados de deposição de pólen no estigma e formação de tubos polínicos no pistilo forneceram informações sobre o sucesso reprodutivo da espécie focal do estudo. Independente do tratamento, as flores tiveram pólen depositados em seus estigmas e houve formação de tubos polínicos. Dessa forma, os tubos polínicos formados indicam um potencial em fertilizar os óvulos presentes no ovário de *S. wettsteinii* (Freitas & Oliveira 2002; Bergamo et al. 2021).

*S. wettsteinii* têm, em média, 60 óvulos por ovário (Streher et al. 2020). De modo geral, observou-se que a média geral de formação de tubos polínicos não foi suficiente para fertilizar todos os óvulos das plantas. Esse resultado está de acordo com o que já foi demonstrado para os altos níveis de limitação polínica dessas comunidades (Bergamo et al. 2020b). As maiores médias de deposição de pólen formação de tubos polínicos aconteceram nos arranjos relacionados às plantas que compartilham semelhanças morfológicas, *O. confertissima* e *S. glaziovii*, mostrando a importância da morfologia nas interações planta-polinizador (Basnett et al. 2021; Naghiloo et al. 2021). Entretanto, a contribuição dos visitantes florais pode variar significativamente dentro de cada grupo, onde a eficiência desse processo depende de diversos fatores, como as características florais (ou dos arranjos florais), preferência dos insetos, comportamento e frequência de visita, tempo do dia, duração da visita, recursos forrageados e contato com as partes reprodutivas das flores (Di Trani et al. 2024).

Maior deposição e número de tubos polínicos pode promover fecundação de maior qualidade (Di Trani et al. 2024). Primeiramente, os tratamentos que apresentaram uma alta taxa de visitação de polinizadores, como o tratamento que continha duas flores de *Sisyrinchium wettsteinii* e duas flores de *Oxalis confertissima*, também podem ter uma vantagem em termos de sucesso reprodutivo, já que uma maior visitação de polinizadores pode aumentar as chances de transferência de pólen (Barônio et al. 2018; Polatto & Alves 2008; Di Trani et al. 2024). Além disso, as diferenças significativas observadas entre os tratamentos, tanto em termos de deposição de pólen e formação de tubos polínicos, sugerem que a composição específica de espécies de flores desempenha um papel crucial no sucesso reprodutivo das plantas em campos de altitude (Ahmad et al. 2021).

Algumas combinações de flores são mais eficazes na atração de polinizadores e na promoção da transferência de pólen do que outras (Warren & James 2008). Os tratamentos “50% sw. 50% ox.” e “50% sw. 50% sg.” apresentaram as maiores taxas de deposição de pólen e de formação de tubos polínicos em comparação aos outros tratamentos. Esse padrão indica que a maior vantagem reprodutiva para a *S. wettsteinii* é estar com o fenótipo similar ao seu, independentemente da proximidade filogenética. Isso pois ao considerar a taxa de formação de tubos polínicos, a semelhança morfológica foi mais vantajosa do que a proximidade filogenética. Esse padrão revela a prevalência do processo determinístico de facilitação através de atração conjunta, o que é vantajoso para ambientes de altitude onde existe uma baixa disponibilidade de polinizadores (Bergamo et al. 2020b).

Os resultados obtidos se alinham com os achados por Streher e colaboradores (2020) sobre deposição de pólen heteroespecífico. A *S. wettsteinii* demonstrou notável tolerância, respondendo positivamente à presença de pólen de uma espécie distante filogeneticamente, como a *Oxalis confertissima*. Como apontado, a longa coexistência das espécies pode ter desempenhado um papel fundamental para esse resultado. Nossos resultados corroboram essa observação, evidenciando que a *S. wettsteinii* se beneficia significativamente na presença da *O. confertissima*, uma espécie filogeneticamente distante e fenotipicamente parecida, em termos de taxa de visitação, deposição de pólen e formação de tubos polínicos.

### 3.5 Conclusão

Os resultados indicam que a composição diferente de espécies de flores afeta o sucesso reprodutivo das plantas em campos de altitude, com implicações importantes para entender o papel da polinização nesses ecossistemas (Black et al. 2019; Gavini et al. 2021; Ding et al. 2022). A presença de outras espécies florais nos arranjos influenciou positivamente a taxa de visitação de *Sisyrinchium wettsteinii*, indicando um processo de facilitação interespecífica, onde, indivíduos fenotipicamente similares beneficiaram as taxas de visitação, deposição de pólen e formação de tubos polínicos da espécie focal. Ainda, observou-se também competição intraespecífica entre um cenário de maior densidade da mesma espécie. Isso destaca a importância da similaridade floral e das interações entre as plantas e polinizadores em ambientes de altitude. Por fim, a combinação de padrões filogenéticos, padrões morfológicos e experimentos em campo, mostrou-se fundamental para avançar a compreensão de como os polinizadores estruturam comunidades.

## Agradecimentos

O presente trabalho foi realizado com apoio da Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – Brasil (CAPES) – Código de Financiamento 001. MW agradece CNPq (Processo 436335/2018-2). PJB agradece FAPERJ (Processo E-26/201.867/2020). RASJ agradece ICMBio (Processo 84827-1).

## Referências

- Ahmad M, Uniyal SK, Batish DR, Rathee S, Sharma P, Singh HP. 2021. Flower phenological events and duration pattern is influenced by temperature and elevation in Dhauladhar mountain range of Lesser Himalaya. *Ecological Indicators*. 129: 107902.
- Albor C, Arceo-Gómez G, Parra-Tabla V. 2020. Integrating floral trait and flowering time distribution patterns helps reveal a more dynamic nature of co-flowering community assembly processes. *Journal of Ecology*. 108: 2221-2231.
- Albor C, García-Franco JG, Parra-Tabla V, Díaz-Castelazo C, Arceo-Gómez G. 2019. Taxonomic and functional diversity of the co-flowering community differentially affect *Cakile edentula* pollination at different spatial scales. *Journal of Ecology*. 107: 2167-2181.
- Alonso C, Herrera CM, Ashman TL. 2012. A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytologist*. 193: 532–542.
- Arceo-Gómez G, Ashman TL. 2014. Coflowering community context influences female fitness and alters the adaptive value of flower longevity in *Mimulus guttatus*. *The American Naturalist*. 183: E50-E63.
- Barônio GJ et al. 2018. Entre flores e visitantes: Estratégias de disponibilização e coleta de recursos florais. *Oecologia Australis*, 22(4): 390–409.
- Basnett S, Nagaraju SK, Hart R, Devy SM. 2021. Floral traits and community phylogenetic structure shape plant-pollinator interactions in co-occurring *Rhododendrons* in the Himalaya. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 53: 125646.
- Bergamo PJ, Wolowski M, Maruyama PK, Vizentin-Bugoni J, Sazima M. 2018. Trait patterns across space and time suggest an interplay of facilitation and competition acting on Neotropical hummingbird-pollinated plant communities. *Oikos*. 127: 1690-1700.
- Bergamo PJ, Streher NS, Wolowski M, Sazima M. 2020a. Pollinator-mediated facilitation is associated to floral abundance, trait similarity and enhanced community-level fitness. *Journal of Ecology*. 108: 1334- 1346.
- Bergamo PJ, Streher NS, Traveset A, Wolowski M, Sazima M. 2020b. Pollination outcomes reveal negative density-dependence coupled with interspecific facilitation among plants. *Ecology Letters* 23:129–139.
- Bergamo PJ, Streher NS, Zambon V, Wolowski M, Sazima M. 2021. Pollination generalization and reproductive assurance by selfing in a tropical montane ecosystem. *The Science of Nature*.

108(50).

Bergamo PJ, Streher NS, Freitas L, Wolowski M, Sazima M. 2024. Male Pollination Success and Female Pollination Success Are Mediated by Opposing Processes in a Coflowering Community. *International Journal of Plant Sciences*.

Black HN, Harrison JdG, Cron GV. 2019. Do breeding systems and pollen limitation vary with altitude in the widespread herb, *Cineraria erodioides* (Asteraceae)? *South African Journal of Botany*, 121: 377-385.

Braun J, Lortie C. 2019. Finding the bees knees: a conceptual framework and systematic review of the mechanisms of pollinator-mediated facilitation. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 36: 33-40.

Cadotte MW, Davies TJ, Peres-Neto PR. 2017. Why Phylogenies Do Not Always Predict Ecological Difference. *Ecology Monograph*. 87: 535-551.

Cadotte MW, Tucker CM. 2017. Should Environmental Filtering Be Abandoned? *Trends in Ecology and Evolution*. 32(6): 429-437.

Cornwell WK, Schwilk DW, Ackerly DD. 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology*. 87: 1465-1471.

de Jager ML, Dreyer LL, Ellis AG. 2011. Do pollinators influence the assembly of flower colours within plant communities? *Oecologia*. 166(3): 543–553.

Di Trani JC, Meléndez Ramírez V, Barba A, Anino Y. 2024. Bee pollination efficiency in watermelon (*Citrillus lanatus*) crops in Panama. *Scientia Horticulturae*. 323: 112537.

Ding G et al. 2022. Effect of altitude on reproductive ingredient and sex allocation of different colors of *Anemone obtusiloba* in populations. *Food Science and Technology*. 42: e34421.

E-Vojtkó AE, de Bello F, Durka W, Kühn I, & Götzenberger L. 2020. The neglected importance of floral traits in trait-based plant community assembly. *Journal of Vegetation Science*. 31: 529-539.

Fontaine C, Guimarães PR, Kéfi S, Loeuille N, Memmott, Van-der-Putten WH, Van-veen FJF, Thébault E. 2011. The ecological and evolutionary implications of merging different types of networks. *Ecology Letters*. 14: 1170–1181.

Fornoff F. et al. 2017. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos*. 126: 1020–1030.

Fournier B, Mouly A, Gillet F. 2016. Multiple Assembly Rules Drive the Co-occurrence of Orthoptera and Plant Species in Grasslands: Combining Network, Functional and Phylogenetic Approaches. *Frontiers in Plant Science*. 7: 1224.

Freitas CV, Oliveira PE. 2002. Biologia reprodutiva de *Copaifera langsdorffii* Desf. (Leguminosae, Caesalpinioideae). *Revista Brasil*. 25(3): 311-321.

Freitas L. et al. 2014. Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. In: Rech A. et al. *Biologia da Polinização*. Editora Projeto Cultural. 17: 373-397.

Gavini SS, Sáez A, Tur C, Aizen MA. 2021. Pollination success increases with plant diversity in high-Andean communities. *Scientific Reports*. 11: 22107.

- Gerhold P, Cahill JFJ, Winter M, Bartish IV, Prinzing A. 2015. Phylogenetic patterns are not proxies of community assembly mechanisms (they are far better). *Functional Ecology*. 29(5): 600–614.
- Ghazoul J. 2006. Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of Ecology*. 94(2): 295–304.
- Kemp JE, Bergh NG, Soares M, Ellis AG. 2019. Dominant pollinators drive non-random community assembly and shared flower colour patterns in daisy communities. *Annals of Botany*. 123: 277-288.
- Kessous IM, Freitas L. 2023. Implementing spatial analyses to measure angiosperm biodiversity from the high-altitude grasslands of the Atlantic forest. *Alpine Botany*. 133: 163-178.
- Kulkamp J, Heiden G, Iganci JRV. 2018. Endemic plants from the Southern Brazilian Highland Grasslands. *Rodriguésia*. 69(2): 429-440.
- Doust JL, Doust LL. 1988. *Plant Reproductive Ecology: Patterns and Strategies*. New York: Oxford University Press.
- Leite AV, Machado IC. 2007. Fenologia reprodutiva, biologia floral e polinizadores de duas espécies simpátricas de Marantaceae em um fragmento de Floresta Atlântica, Nordeste do Brasil. *Brazilian Journal of Botany*. 30(2): 221-231.
- Ludwig JA, Reynolds JF. 1988. *Statistical Ecology: A Primer on Methods and Computing*. Wiley.
- Martin FW. 1959. Staining and observing pollen tubes in the style by means of fluorescence. *Stain Technology*. 34: 125–128.
- Memmott J, Waser NM, Price MV. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 271(1557): 2605–2611.
- Moeller DA. 2004. Facilitative Interactions Among Plants via Shared Pollinators. *Ecology*. 85(12): 3289-3301.
- Naghiloo S, Nikzat-Siahkolaee S, Esmailou Z. 2021. Size-matching as an important driver of plant–pollinator interactions. *Plant Biology*.
- Pauw A. 2013. Can pollination niches facilitate plant coexistence?. *Trends in Ecology & Evolution*. 28(1): 30-37.
- Polatto LP, Alves-Jr VV. 2008. Utilização dos Recursos Florais pelos Visitantes em *Sparattosperma leucanthum* (Vell.) K. Schum. (Bignoniaceae). *Neotropical Entomology*. 37(4): 389-398.
- Ribeiro KT, Freitas L. 2010. Impactos potenciais das alterações no Código Florstal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. *Biota Neotropica*. 10(4).
- Ribeiro KT, Medina BMO, Scarano FB. 2007. Species composition and biogeographic relations of the rock outcrop flora on the high plateau of Itatiaia, SE-Brazil. *Revista Brasil*. 30(4): 623-639.
- Sargent RD, Ackerly DD. 2008. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant

communities. *Trends Ecology Evolution*. 23(3): 123–130.

Shrestha M, Dyer AG, Bhattarai P, Burd M. 2014. Flower colour and phylogeny along an altitudinal gradient in the Himalayas of Nepal. *Journal of Ecology*. 102(1): 126-135.

Streher NS, Bergamo PJ, Ashman T-L, Wolowski M, Sazima M. 2020. Effect of heterospecific pollen deposition on pollen tube growth depends on the phylogenetic relatedness between donor and recipient. *AoB Plants*. 12(4).

Tur C, Sáez A, Traveset A, Aizen MA. 2016. Evaluating the effects of pollinator-mediated interactions using pollen transfer networks: evidence of widespread facilitation in south Andean plant communities. *Ecology Letters*. 19(5): 576-586.

Wang W. He Z. Du J. Ma D. Zhao P. 2022. Altitudinal patterns of species richness and flowering phenology in herbaceous community in Qilian Mountains of China. *International Journal of Biometeorology*. 66(4): 741-751.

Warren J, James P. 2008. Do flowers wave to attract pollinators? A case study with *Silene maritima*. *Journal of Evolutionary Biology*. 21(4): 1024–1029.

Webb CO, Ackerly DD, McPeck MA, Donoghue MJ. 2002. Phylogenies and Community Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 33(1): 475-505.

#### 4 CONSIDERAÇÕES FINAIS

A partir da síntese da literatura e dos resultados obtidos nos experimentos em campo, foi possível obter uma visão mais abrangente sobre os processos estruturadores que regem as comunidades sob a perspectiva das interações planta-polinizador. Em nível global, a competição se mostrou como o principal processo estruturador das comunidades. Isso se alinha historicamente com visão da competição sendo um fator estruturador predominante na ecologia. Contudo, a presença de vários padrões não previstos pela literatura reforça a necessidade de uma revisão teórica sobre o assunto para que seja possível entender melhor como os processos atuam na estruturação e na dinâmica das comunidades nos diversos ecossistemas.

Focando em um ambiente de altitude como sistema de estudo, foi possível elucidar como arranjos florais definidos a partir de padrões esperados na literatura refletem em processos ecológicos. Em situações de alta densidade floral da espécie focal (*Sisyrinchium wettsteinii*), foi registrado um processo de competição intraespecífica, com base nas menores taxas de deposição de pólen no estigma e menor formação de tubos polínicos no pistilo. Entretanto, quando *S. wettsteinii* está associada a outras plantas próximas fenotípicamente, foi possível identificar o processo de facilitação interespecífica. Esses processos são evidenciados quando observamos as maiores taxas de visitantes florais, deposição de pólen e formação de tubos polínicos para os arranjos florais que apresentavam *Oxalis confertissima*, que é morfolologicamente próxima e filogeneticamente distante de *S. wettsteinii*.

A abordagem experimental, combinando padrões filogenéticos e morfológicos e medidas de polinização e de sucesso reprodutivo em campo se mostrou bastante preciso para reconhecer qual o processo ecológico dominante na dinâmica dessas comunidades locais. Entretanto, para reconhecer processos a nível global ainda é necessário novas pesquisas. A prevalência de casos que não foram previstos pela literatura mostra a necessidade de pesquisas mais abrangentes, considerando múltiplas variáveis, e a incorporação de métodos padronizados, utilizando as métricas de diversidade MPD, MNTD e sinal filogenético. Isso é o que tornará possível a descrição e comparação dos diferentes efeitos de montagem a nível global.

## REFERÊNCIAS

- BASCOMPTE, J.; SCHEFFER, M. The resilience of plant–pollinator networks. **Annual Review of Entomology**, v. 68, p. 363–380, 2023.
- BERGAMO, P. J. *et al.* Pollination generalization and reproductive assurance by selfing in a tropical montane ecosystem. **The Science of Nature**, v. 108, n. 50, 2021a.
- BERGAMO, P. J. *et al.* Pollinator-mediated facilitation is associated with floral abundance, trait similarity, and enhanced community-level fitness. **Journal of Ecology**, v. 108, p. 1334–1346, 2020.
- BROWN M. J. F. *et al.* A horizon scan of future threats and opportunities for pollinators and pollination. **PeerJ**, v. 4, n. 2249, 2016.
- CIANCIARUSO, M. V.; SILVA, I. A.; BATALHA, M. A. Phylogenetic and functional diversities: new approaches to community ecology. **Biota Neotropical**, v. 9, n. 3, p. 93-103, 2009.
- CSECSERITS, A.; HALASSY, M.; LHOTSKY, B. Changing assembly rules during secondary succession: evidence for non-random patterns. **Basic and Applied Ecology**, v. 52, p. 46-56, 2021.
- E-VOJTÓ, A. *et al.* The neglected importance of floral traits in trait-based plant community assembly. **Journal of Vegetation Science**, v. 00, p. 1-11, 2020.
- FAVRETTO, M. A. Neutral theory of biodiversity: controversies and a transvaluation of species conservation. **Neotropical Biology and Conservation**, v. 12, n. 3, p. 224-231, 2017.
- FERREIRA, P. A.; BOSCOLO, D.; VIANA, B. F. What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? **Ecological Indicators**, v. 31, p. 35-40, 2013.
- FREITAS, L. *et al.* 2014. Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. *In*: RECH, A. *et al.* **Biologia da polinização**. Rio de Janeiro: Editora Projeto Cultural, 2014.
- FOURNIER, B.; MOULY, A.; GILLET, F. Multiple assembly rules drive the co-occurrence of orthopteran and plant species in grasslands: combining network, functional, and phylogenetic approaches. **Frontiers in Plant Science**, v. 7, p. 1224, 2016.
- GODFRAY, H. C. J. *et al.* A restatement of recent advances in the natural science evidence base concerning neonicotinoid insecticides and insect pollinators. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 282, p. 20151821, 2015.
- GRUNEWALD, B. Is pollination at risk? Current threats to and conservation of bees. **GAIA - Ecological Perspectives for Science and Society**, v. 19, n. 1, p. 61-67, 2010.
- HANSEN, S. *et al.* Alien plants have greater impact than habitat fragmentation on native insect flower visitation networks. **Diversity and Distributions**, v. 24, p. 58-68. 2018.
- HUBBEL, S. P. **The unified neutral theory of biodiversity and biogeography**. Princeton: Princeton University Press. 2001. 389 p.
- JOHNSON, C. A.; DUTT, P.; LEVINE, J. M. Competition for pollinators destabilizes plant coexistence. **Nature**, v. 607, n. 7920, p. 1-5, 2022.

- JOHNSON, M. A. Phylogenetic and functional trait-based community assembly within *Pacific cyrtandra* (Gesneriaceae): evidence for clustering at multiple spatial scales. **Ecology and Evolution**, v. 13, p. e. 10048, 2023.
- KENNEDY, C. M. *et al.* A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. **Ecology Letters**, v. 16, n. 5, p. 584-599, 2013.
- KULKAMP, J.; HEIDEN, G.; IGANCI, J. R. V. Endemic plants from the Southern Brazilian Highland Grasslands. **Rodriguésia**, v. 69, n. 2, p. 429-440, 2018.
- MONTEIRO, B. L. *et al.* Pollination in the campo rupestre: a test of hypothesis for an ancient tropical mountain vegetation. **Biological Journal of the Linnean Society**, v. 111, n. 4, p. 512-530, 2021.
- RIBEIRO, K. T.; FREITAS, L. Impactos potenciais das alterações no Código Florestal sobre a vegetação de campos rupestres e campos de altitude. **Biota Neotropical**, v. 10, n. 4, 2010.
- RODGER, J. G.; BENNET, J. M.; RAZANAJATOVO, M. Widespread vulnerability of flowering plant seed production to pollinator declines. **Science Advances**, v. 7, n. 42, p. eabd3524, 2021.
- RULL, V. Community ecology: diversity and dynamics over time. **Community Ecology**, v. 13, n. 1, p. 102-116. 2012.
- SARGENT, R. D.; ACKERLY, D. D. Plant–pollinator interactions and the assembly of plant communities. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 3, p. 123-130, 2008.
- STOUT, J. C.; MORALES, C. L. Ecological impacts of invasive species on bees. **Apidologie**. v. 40, p. 388-409, 2009.
- WEI, N. *et al.* Pollinators mediate floral microbial diversity and microbial network under agrochemical disturbance. **Molecular Ecology**, v. 30, p. 2235-2247, 2021.
- WOLOWSKI, M.; CARVALHEIRO, L. G.; FREITAS, L. Influence of plant–pollinator interactions on the assembly of plant and hummingbird communities. **Journal of Ecology**, v. 105, p. 332-344, 2017.