

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO GRANDE DO SUL

INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS

PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

Dissertação de Mestrado

Vespas e abelhas são equivalentes quanto aos seus padrões de visitaç o floral?

Ricardo Pablo Klein

Porto Alegre, junho de 2018

Vespas e abelhas são equivalentes quanto aos seus padrões de visitação floral?

Ricardo Pablo Klein

Dissertação apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, do Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul, como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências com ênfase em Ecologia.

Orientador: Prof. Dr. Milton de Souza Mendonça Junior

Comissão Examinadora

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Cristina Vargas Cademartori.

Prof. Dr. Gilberto Marcos de Mendonça Santos.

Prof<sup>a</sup>. Dr<sup>a</sup>. Sandra Cristina Muller.

Porto Alegre, junho de 2018

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço, primeiramente, aos meus professores da graduação Cristina Vargas Cadermatori e Eduardo Dias Forneck por terem sido excelentes orientadores durante minha formação acadêmica. Aos meus primeiros coautores, Alexandre Somavilla e Andreas Köhler, que me ajudaram na identificação de vespas e abelhas.

Agradeço ao meu orientador do mestrado, Milton, que aceitou e recebeu com muito carinho um desconhecido oriundo de uma faculdade pouco conhecida. Agradeço pela companhia o pessoal do Laboratório de Interações Ecológicas. Embora minha presença no laboratório fosse esporádica, me receberam de braços abertos e com muitas brincadeiras divertidas.

Finalmente, agradeço à minha família, especialmente minha mãe, Loraine Frihling Klein que sempre sonhou em ter seus três filhos graduados. E por ela sempre incentivar/obrigar seus filhos a estudar, hoje ela tem mais um filho mestre. Agradeço ao meu pai, Valdir José Klein, por se preocupar com os prazos e sempre estar disposto a qualquer esforço para ver os filhos bem. Agradeço à minha irmã, Juliana Beatriz Klein, mestre em Letras e Literatura, por me apoiar durante esse tempo em que vivi como estudante e sempre se dispôs a fazer a revisão ortográfica de meus manuscritos. Ao meu irmão, Paulo Roberto Klein, e à minha cunhada Rubia Mazurkiewicz, por sempre me receberem bem em sua casa.

Agradeço à Prefeitura Municipal de Porto Alegre pela concessão de licença de coleta em suas Unidades de Conservação, bem como aos guarda-parques pela prestação de serviços como agendamento das coletas e a da segurança durante as mesmas. Agradeço também ao CNPQ pela bolsa de estudos cedida para que eu pudesse me dedicar exclusivamente aos estudos.

## RESUMO

Interações ecológicas mutualísticas são aquelas que trazem benefícios para todos os organismos envolvidos. A visitação floral fornece alimento para os animais visitantes, enquanto possibilita a reprodução sexuada em plantas. Enquanto isso, a teoria da síndrome de dispersão supõe que existem certos atributos florais (incluindo recompensas) capazes de atrair certos polinizadores e afastar outros. O declínio de abelhas tem sido reportado em todo o mundo, e encontrar espécies ecologicamente equivalentes é crucial para a preservação da biodiversidade. Vespas possuem funções ecológicas semelhantes às abelhas apesar de não dependerem exclusivamente de pólen e néctar para sobreviver. O objetivo deste projeto de pesquisa foi avaliar as diferenças da visitação floral entre abelhas/plantas e vespas/plantas. O primeiro capítulo possui uma abordagem de redes de interação. O segundo capítulo apresenta uma abordagem multivariada onde avaliamos as diferenças entre as plantas de acordo com os himenópteros visitantes florais. Nós realizamos as coletas em unidades de conservação do município de Porto Alegre. Em cada área de estudo, foram definidas transecções em três ambientes distintos: campo, mata e borda entre estes. As amostragens em cada transecção ocorreram entre horários de 9h e 17h. Durante este período, foram observadas as plantas em floração, entre 20 cm a 4 m de altura, e seus himenópteros visitantes florais coletados com o auxílio de rede entomológica durante 10 minutos em cada planta. As métricas de rede foram calculadas do programa R com o pacote *Bipartite*. Vespas e abelhas são visitantes florais distintos quanto a seus padrões de redes de interação. Vespas seriam capazes de manter apenas a metade da diversidade vegetal através da polinização após eventos hipotéticos de extinção de abelhas. Através da abordagem multivariada, as plantas visitadas por vespas e por abelhas não formaram grupos distintos. Quanto maior a abertura da corola da flor, menor é a visitação floral de vespas. Concluímos que vespas podem ser polinizadores auxiliares para a manutenção da diversidade vegetal, apesar de serem capazes de manter menor diversidade vegetal em cenários de extinção de abelhas. Além disso, os atributos florais de vespas e abelhas não são diferentes entre si, apontando para o fato de que vespas podem ser polinizadores de um maior número de plantas do que o previsto.

**Palavras-chave:** redes de interação, atributos florais, polinização, CWM, Apidae, Vespidae.

## ABSTRACT

Mutualistic ecological interactions are those that bring benefits to all involved organisms. Floral visitation provides food for visiting animals, while allowing sexual reproduction in plants. Meanwhile, the dispersion syndrome theory assumes that there are certain floral attributes (including rewards) that can attract certain pollinators and drive away others. The decline of bees has been reported worldwide and finding ecologically equivalent species is crucial to the preservation of biodiversity. Wasps have ecological functions like bees although they do not depend exclusively on pollen and nectar to survive. The objective of this research was to evaluate the differences in floral visitation between bees/plants and wasps/plants. The first chapter has an interaction network approach. The second chapter presents a multivariate approach where we evaluate differences between plants according to the floral visiting wasps and bees. We carried out sampling in conservation units of the municipality of Porto Alegre. In each study area, transects were defined in three distinct environments: grassland, forest and edges between them. Sampling at each transection occurred between 9 and 17 h. During this period, flowering plants from 20 cm to 4 m tall were observed, and their floral visiting Hymenoptera collected with the aid of an entomological net for 10 min on each plant. The network metrics were calculated with R software with the *Bipartite* package. Wasps and bees are distinctive floral visitors given their different patterns of interaction networks. Wasps maintain half of the plant diversity after the hypothetical events of bee extinction. Under a multivariate approach, plants visited by wasps and bees did not form distinct groups. The wider the corolla of the flower, the less is the floral visitation of wasps. We conclude that wasps can be secondary pollinators for the maintenance of plant diversity, although they are able to maintain lower plant diversity in bee's extinction scenarios. In addition, the floral attributes of wasps and bees are not different from each other, pointing to the fact that wasps may be pollinators of a larger number of plants than predicted.

**Key words:** interaction networks, floral attributes, pollination, CWM, Apidae, Vespidae.

## SUMÁRIO

<b>LISTA DE ILUSTRAÇÕES</b> .....	2
<b>LISTA DE TABELAS</b> .....	5
<b>INTRODUÇÃO GERAL</b> .....	7
<b>CAPÍTULO I – VISITAÇÃO FLORAL DE VESPAS E ABELHAS EM PLANTAS: COMO VESPAS PODEM AUXILIAR NA MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE VEGETAL? ....</b>	10
INTRODUÇÃO .....	10
MATERIAIS E MÉTODOS .....	12
Áreas de estudo.....	12
Amostragem dos visitantes florais .....	13
Análise de dados .....	13
RESULTADOS.....	15
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	25
<b>CAPÍTULO II – COMO OS ATRIBUTOS FLORAIS AFETAM A VISITAÇÃO FLORAL DE VESPAS E ABELHAS? .....</b>	30
INTRODUÇÃO .....	30
MATERIAIS E MÉTODOS .....	32
Áreas de estudo.....	32
Coleta dos dados .....	32
Análise dos dados .....	33
RESULTADOS.....	34
DISCUSSÃO.....	39
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	41
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	44
<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS</b> .....	45
<b>MATERIAL SUPLEMENTAR</b> .....	47

## LISTA DE ILUSTRAÇÕES

Figura 1: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de vespas e abelhas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura das interações é influenciada pela abundância de flores, e não é proporcional ao peso do link. Retângulos verdes representam as plantas visitadas, retângulos pretos representam as vespas, e os retângulos amarelos representam as abelhas. Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).

..... 17

Figura 2: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de abelhas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura dos links representa a abundância de flores observadas. Retângulos verdes representam as plantas visitadas e os retângulos amarelos representam as abelhas. Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).

..... 18

Figura 3: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de vespas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura dos links representa a abundância de flores observadas. Retângulos verdes representam as plantas visitadas, retângulos amarelos representam as vespas Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)..... 19

Figura 4: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitação observada entre vespas e plantas (módulos amarelos); abelhas e plantas (módulos pretos) e vespas, abelhas e plantas (módulos vermelhos) em campos e matas de Unidades de Conservação do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as interações mais frequentes. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).....20

Figura 5: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitação observada entre abelhas e plantas em ambientes de Unidades de Conservação do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as interações mais frequentes. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)..21

Figura 6: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitação observada entre vespas e plantas em ambientes de Unidades de Conservação do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as interações mais frequentes. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)..21

Figura 7: Cenários com simulação de extinções hipotéticas de espécies em redes de interação de vespas e abelhas visitantes florais em ambientes de campo e mata de Unidades de Conservação do município de Porto Alegre, RS. A) remoção de espécies mais abundantes seguida das mais raras; B) remoção de espécies mais raras seguidas das mais abundantes; C) remoção aleatória; D) remoção de abelhas mais abundantes até vespas mais raras; E) remoção de vespas mais abundantes até abelhas mais raras. ....22

Figura 8: Análise de Componentes Principais da visitação floral de vespas (pontos azuis) e abelhas (pontos vermelhos) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. Espécies omitidas para melhor visualização da dispersão dos dados. Escores conforme tabela 8 (Material suplementar).....35

Figura 9: Análise de Componentes Principais de acordo com a média ponderada da comunidade por atributo (CWM's) (pontos azuis) e abelhas (pontos vermelhos) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul Brasil. Nflor:



Abundância floral; AltP: Altura da planta; AbCal: Abertura do cálice; ProfC: Profundidade do cálice. ....38

Figura 10: Diferenças entre os CWM's de abelhas (caixas brancas) e vespas (caixas cinzas) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. Nflor: Abundância floral; AltP: Altura da planta; AbCal: Abertura do cálice; ProfC: Profundidade do cálice. ....38

Figura 11: Efeitos da abertura e profundidade do cálice de flores e da altura da planta na visitação floral de vespas em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil.....39

## LISTA DE TABELAS

Tabela 1. Métricas de redes de interação observadas entre todos os himenópteros visitantes florais e plantas (todos), somente entre abelhas e plantas (abelhas) e vespas e plantas (vespas) em ambientes de campo e mata em Unidades de Conservação do município de Porto Alegre, RS. Os valores de P representam significância por comparação com modelos nulos através do pacote <i>bipartite</i> do R, exceto a última coluna que representa uma comparação entre métricas das redes com abelhas e redes com vespas. ....	16
Tabela 2: Estatística descritiva dos atributos florais medidos em plantas de campos, bordas e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. ....	34
Tabela 3: Média ponderada da comunidade de abelhas por atributo (CWM) em unidades de conservação do sul do Brasil. Acrônimos conforme tabela 7 do (Material suplementar). ....	36
Tabela 4: Média ponderada da comunidade de vespas por atributo (CWM) em unidades de conservação do sul do Brasil. Acrônimos conforme tabela 7 (Material suplementar). ....	37
Tabela 5: Modelo linear generalizado do efeito dos atributos florais e da abundância de abelhas (variáveis preditoras) sobre a visitação floral de vespas (variável resposta) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. ....	38
Tabela 6: Nome, acrônimos das espécies de plantas e atributos florais amostrados em campos, bordas e matas de unidades de conservação do sul do Brasil. Acro: acrônimo; AbCo: abertura da corola; ProfCo: Profundidade da corola; CorCat: variável categórica da cor; AltP: altura da planta. ....	47
Tabela 7: Acrônimos das espécies de visitantes florais amostrados em campos, bordas e matas de unidades de conservação do sul do Brasil. ....	49
Tabela 8: Escores das espécies de plantas para os dois primeiros eixos da Análise de Componente Principal (PCA) de acordo com os CWM's de cada espécie de visitante floral	

indicando a correspondência entre as espécies e seus respectivos eixos. Acrônimos conforme material suplementa. ....	51
Tabela 9: Vespas visitantes florais de plantas em campo, borda e mata de unidades de conservação do sul do Brasil.....	52
Tabela 10: Abelhas visitantes florais de plantas em campo, borda e mata de unidades de conservação do sul do Brasil.....	55

## INTRODUÇÃO GERAL

A grande diversidade biológica encontrada no planeta se deve a vários fatores, sendo um dos principais o imenso número de interações entre os organismos. Estas interações podem ser negativas ou positivas, gerando um efeito positivo ou negativo na expressão biótica e no fitness de cada organismo envolvido, podendo requerer adaptações com maior ou menor especificidade. Plantas e insetos estão entre os mais antigos organismos pluricelulares terrestres (DEL-CLARO; TOREZAN-SILINGARDI, 2009), estabelecendo entre si uma grande variedade de interações de diferentes naturezas. Dentre as mais complexas interações podemos citar o ato de visitação floral por insetos adultos.

Existem basicamente dois tipos de visitante floral: os polinizadores, que realizam a polinização efetivamente; e os pilhadores, que não realizam este processo, porém, consomem o néctar encontrado nas flores (ANTONINI et al., 2005), ou utilizam o pólen para construção de células para deposição de ovos (HERMES; KÖHLER, 2004). Os primeiros estão em interação duplo positiva com as plantas, porém os segundos podem ser classificados como parasíticos em relação às mesmas plantas.

A polinização é um dos processos mais importantes para a manutenção dos ecossistemas terrestres. Uma vez que a maioria (90%) das plantas angiospermas depende de polinizadores para a reprodução, interações entre as flores e animais têm uma importância considerável na manutenção da biodiversidade e estrutura de comunidades vegetais (ANTONINI et al., 2005; PINHEIRO et al., 2008). Himenópteros (vespas, abelhas, formigas) estão entre os visitantes florais mais importantes e mais abundantes dos ecossistemas terrestres. Entretanto, a grande maioria dos estudos é voltada exclusivamente às abelhas, excluindo o restante dos himenópteros (SÜHS et al., 2009).

A desordem do colapso das colônias é um fenômeno que foi observado no início da década de 90 na França e, mais recentemente, em 2007 nos Estados Unidos (PIRES et al., 2016). Esta desordem ocorre quando a maioria das operárias de uma colônia desaparece, deixando para trás rainha, estoque de alimento e umas poucas operárias enfermeiras que não forrageiam. Este fenômeno trouxe à tona uma preocupação com uma gama de serviços ecológicos prestados por abelhas. Entender os mecanismos

envolvidos na atração de polinizadores por plantas é um dos passos iniciais para enfrentarmos o problema. Encontrar espécies funcionalmente equivalentes às abelhas deve ser uma das prioridades no manejo e na conservação do meio ambiente.

Vespas são consideradas visitantes florais oportunistas (MELLO et al., 2011), principalmente por não dependerem exclusivamente de néctar para sobreviver (PREZOTO; MACHADO, 1999; SANTOS et al., 2007; ELISEI et al., 2010; PREZOTO; BRAGA, 2013; BARBOSA; PASCHOALINI; PREZOTO, 2014; MICHELUTTI et al., 2017) além de não possuírem pilosidade corporal para o transporte de grandes quantidades de pólen. Entretanto, existem evidências de que elas são capazes de transportar pólen suficiente para realizar a polinização (SÜHS et al., 2009), de que podem ser visitantes mais frequentes do que abelhas (DE BRITO et al., 2017) e em alguns casos, há plantas que dependem exclusivamente de vespas para o transporte do pólen (BRODMANN et al., 2008). Apesar disso, de maneira geral não conhecemos as preferências florais das vespas, e muito do que se sabe são apenas suposições, sem estudos científicos que as corroborem.

Em ecologia, redes de interações são utilizadas para visualizar e descrever as relações, tróficas ou não, entre as espécies numa comunidade. Nas últimas duas décadas, cientistas vêm demonstrando um interesse crescente em redes, a fim de estudar padrões e dinâmicas complexos em que entidades de diferentes naturezas (espécies, organismos, humanos ou não, computadores) se relacionam entre si de diferentes formas. Os ecólogos, com isso, têm intencionado estudar mais amplamente as interações, também inserindo outras interações ecológicas importantes, mas menos abordadas do que a predação, como a polinização, parasitismo, dispersão de sementes ou detritívoria. Desta forma, redes de interação podem nos trazer uma abordagem mais completa do que variáveis tradicionais de comunidades (riqueza e composição de espécies) para entendermos os padrões de visitação floral. Plantas e seus polinizadores são exemplos de redes de interação muito utilizados em ecologia de comunidades (LEWINSOHN et al., 2006).

Esta dissertação está dividida em dois capítulos. O primeiro capítulo apresenta uma abordagem de ecologia de interações, onde avaliamos as diferenças entre as redes de interação planta-abelha e as redes de interação planta-vespas, além da rede completa

(vespas/abelhas e plantas). Neste capítulo, avaliamos as métricas das redes de interação e simulamos extinções de visitantes florais e seu potencial efeito na extinção das plantas. Este capítulo segue a formatação para posterior envio para a publicação na revista *Acta Oecologica* (exceto por estar, ainda, em português e ter figuras em meio ao texto).

O segundo capítulo traz uma abordagem focada em variáveis que podem afetar os padrões de visitaç o floral de vespas. Al m disso, avaliamos as diferen as entre os grupos de plantas formados a partir da visita o floral de vespas e de abelhas. Este cap tulo segue a formata o para posterior envio para a publica o na revista *Acta Oecologica* (exceto por estar, ainda, em portugu s e ter figuras em meio ao texto).

## **CAPÍTULO I – VISITAÇÃO FLORAL DE VESPAS E ABELHAS EM PLANTAS: COMO VESPAS PODEM AUXILIAR NA MANUTENÇÃO DA DIVERSIDADE VEGETAL?**

Resumo: O declínio de abelhas sociais tem sido reportado em todo o mundo devido à desordem do colapso da colmeia (DCC), e encontrar espécies ecologicamente equivalentes é crucial para a preservação da biodiversidade. Apesar de importante para a agricultura, em ambientes naturais o papel ecológico de *Apis mellifera* enquanto polinizador de resgate é pouco conhecido, e seu valor na conservação, superestimado. Vespas sociais também são visitantes florais, assim como abelhas, e são capazes de transportar pólen. O objetivo deste trabalho é comparar a conectância e especialização de redes de interação entre vespas e plantas e abelhas e plantas. Além disto, visa avaliar se vespas sociais seriam capazes de manter a diversidade vegetal em um cenário de extinção de abelhas sociais. Espera-se observar maior conectância nas redes montadas somente com vespas, e maior especialização em redes montadas com abelhas. Além disto, esperamos que vespas possam manter a robustez das redes de interação após a remoção das abelhas. Nós realizamos as coletas em unidades de conservação do município de Porto Alegre, RS, Brasil. Em cada área de estudo, foram definidas transecções em três ambientes distintos: campo, mata e borda entre estes. As amostragens em cada parcela ocorreram entre horários de 9h e 17h. Durante este período, foram observadas as plantas em floração, entre 20 cm a 4m de altura, e seus insetos visitantes florais coletados com o auxílio de rede entomológica durante 15 minutos em cada planta. As métricas de rede foram calculadas no programa R com o pacote *Bipartite*. Vespas e abelhas são visitantes florais distintos quanto a seus padrões de redes de interação. Vespas continuam visitante da metade da diversidade vegetal após a extinção das abelhas. Concluímos que vespas são polinizadores úteis para a manutenção da diversidade vegetal sendo capazes de mantê-la em cenários de extinção de abelhas. Entretanto, resta descobrir quais são as preferências de vespas quanto às características das flores.

Palavras-chave: extinção, redes de interação, mutualismo, especialização, desordem do colapso da colmeia.

### **INTRODUÇÃO**

O declínio mundial dos polinizadores é um fenômeno recorrente com consequências para a biodiversidade e produção agrícola (Gallai et al. 2009), com causas evidentes e os agentes responsáveis bem definidos (Van der Sluijs et al. 2013; Doublet et al. 2015; Goulson et al. 2015). Os serviços ecossistêmicos prestados por *Apis mellifera* em ambientes agrícolas estão entre os poucos bem estudados e passíveis de serem contabilizados (Gallai et al. 2009). Entretanto, a invasão de ambientes naturais por esta espécie é um fenômeno prejudicial para os polinizadores e plantas nativas

(Magrach et al. 2017), e sua importância como polinizador de resgate pode ser questionada (Mallinger and Gratton 2015; Parra-Tabla et al. 2017; Hung et al. 2018), uma vez que espécies invasoras podem afetar as interações em ambientes naturais (Santos et al. 2012; Nishikawa and Shimamura 2016). Por ser generalista, ela é considerada um polinizador central numa rede de interações. Entretanto, é possível encontrar espécies tão generalistas quanto ela fora da família Apidae, que não sofram da desordem do colapso da colmeia (DCC), ainda que sejam afetadas por alguns agentes causadores, como parasitas (Ravoet et al. 2014; Porrini et al. 2017).

Estudos que encontraram espécies equivalentes às abelhas africanizadas avaliaram apenas abelhas da família Apidae (Kleinert and Giannini 2012; Giannini et al. 2015; Jaffé et al. 2016), todas com evidências da contaminação de colmeia por algum patógeno causador de CCD. Estudo recente também encontrou vírus prejudiciais às abelhas em indivíduos de Syrphidae (Bailes et al. 2018), indicando que os vírus causadores da CDD estão amplamente distribuídos entre os visitantes florais. Encontrar espécies de visitantes florais fora da família Apidae é um importante passo para a resolução do problema do declínio de polinizadores e para a conservação de ecossistemas nativos. Já se sabe que insetos denominados não-abelhas são responsáveis pela metade da polinização realizada em ambientes agrícolas (Rader et al. 2016), o que pode ser extrapolado para ambientes naturais.

Apesar de serem consideradas oportunistas, vespas são capazes de transportar o pólen das flores em quantidades suficientes para realizar a polinização (Sühs et al. 2009; Rader et al. 2016). Além disso, a polinização de comunidades neotropicais por vespas tem sido negligenciada e subestimada (Danieli-Silva et al. 2012). Elas tendem a apresentar maiores conectância e menor especialização do que abelhas dentro de redes de interação de visitaçã floral (Clemente et al. 2012). Elas, provavelmente, não sofrem os efeitos da CCD por não sofrerem stress alimentar como ocorre com as abelhas (Goulson et al. 2015). Entretanto, a importância de vespas para a manutenção da rede mutualística vai além da visitaçã floral, uma vez que elas são capazes de controlar a população de insetos herbívoros, tanto sugadores quanto mastigadores (Mello et al. 2011). Além disso, por serem visitantes menos assíduos (Santos et al. 2010), não



danificam as estruturas reprodutivas das plantas tanto quanto *A. mellifera* (Aizen et al. 2014).

A assembleia de vespas pode ser considerada ecologicamente equivalente às abelhas na função de polinização. Além disso, algumas espécies possuem maior amplitude de nicho do que abelhas no que se refere à visitação floral (Aguiar and Santos 2007). Entender as diferenças entre os padrões de visitação floral de vespas e abelhas é um passo fundamental para a avaliação da importância de vespas na polinização. Uma maneira de avaliar as diferenças nestes padrões é através de uma abordagem de redes de interação (Jordano 2016). Neste trabalho, avaliamos a hipótese da equivalência ecológica de vespas e abelhas através quanto à visitação floral. Esperamos que a especialização, modularidade e aninhamento sejam maiores em redes construídas a partir da interação entre abelhas e plantas (Santos et al., 2010) do que entre vespas e plantas.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado em unidades de conservação municipais de Porto Alegre: Refúgio da Vida Silvestre Morro São Pedro (RVSSP), Parque Natural Municipal Morro do Osso (PNMMO) e Parque Natural Municipal Saint Hilaire (PNMSH). Estas unidades de conservação estão localizadas em uma área de transição ecológica (ecótono) entre os biomas Mata Atlântica e Campos Sulinos. Segundo IBGE (2004) esta região é característica de áreas de Formações Pioneiras, ao longo do litoral, dos cursos de água e mesmo ao redor de depressões fechadas que acumulam água (pântanos e lagoas) onde se observa uma vegetação campestre herbáceo lenhosa de terófitas, geófitas e às vezes hemicriptófitas, que são, por sucessão natural, substituídas por caméfitas e microfanerófitas”. As comunidades vegetais da região são as de transição entre Mata Atlântica e Campos sulinos, onde a presença de árvores e arbustos podem ser divididas em comunidades com predominância de arbustos e herbáceo-arbustivas (Brack et al. 1998). Além disso, a vegetação da região de Porto Alegre está classificada em 11 tipos, onde as encostas sul dos morros e fundos de vale são caracterizadas por

matas higrófilas e os topos ou encostas superiores caracterizadas por matas subxerófilas.

O clima das áreas é classificado como sub-tropical úmido (Cfa, pelo sistema de Köppen), pois registra temperaturas acima de 22°C no mês mais quente, com chuvas distribuídas ao longo do ano. Rossato (2014) classifica a região como subtropical III, onde as precipitações anuais variam entre 1700 e 1800 mm, e as temperaturas médias variam entre 11 e 14°C nos meses mais frios, e entre 23 e 26°C nos meses mais quentes.

#### Amostragem dos visitantes florais

Foram coletados todos os himenópteros (exceto formigas) visitantes florais em cada área. Entre dezembro de 2016 e março de 2017, foram avaliadas, em cada ambiente, quatro parcelas de 50 m X 2 m em três ambientes: campo, transição campo-mata (ecótono) e campo. Os ambientes foram amostrados por 1,5 horas ao longo de quatro visitas em cada área. As plantas em floração foram amostradas durante 10 minutos, totalizando 96 horas de esforço amostral. Os himenópteros foram coletados com rede entomológica, sacrificados em câmara mortífera com acetato de etila, alfinetados e depositados na Coleção Entomológica da Universidade de Santa Cruz do Sul (UNISC, curador Andreas Koller).

#### Análise de dados

Os dados foram organizados em matrizes de abundância, em que as colunas são as espécies de plantas em floração e as linhas são as espécies dos visitantes florais. Para comparar as diferenças entre as métricas de rede, separamos os tipos de visitantes entre vespas e abelhas. A avaliação da robustez das redes de interação se deu por meio de uma rede com todos os visitantes e pela simulação das extinções em cinco cenários diferentes. Três destes cenários são bem conhecidos na literatura (Memmott et al. 2004a) e dois são originais, criados para avaliar como as vespas e abelhas contribuem para a robustez da rede: 1) começando pela extinção das espécies mais conectadas para as menos conectadas; 2) começando pela extinção das espécies menos conectadas para as mais conectadas; 3) extinções aleatórias; 4) começando pela extinção das vespas mais conectadas e terminando com as abelhas menos conectadas;

5) começando pela extinção das abelhas mais conectadas e terminando com as vespas menos conectadas.

As métricas que utilizamos para comparar as redes de interação de vespas e de abelhas foram: conectância, especialização, aninhamento, modularidade, robustez e assimetria. Estas métricas foram calculadas para abelhas e vespas separadamente e para a rede completa. A conectância é a porção de links realmente realizada (Valdovinos et al. 2016). A conectância é obtida através da fórmula  $C=I/(F*P)$ , onde “I” é o número total de interações observadas, “F” é o número de visitantes florais, e “P” é o número de plantas observadas e é altamente dependente do tamanho da rede (Blüthgen et al. 2006). O grau de especialização é calculado através do grau de complementariedade de especialização ( $H^2$ ). Este índice é derivado do índice de diversidade de Shannon, sendo robusto às mudanças na intensidade de coleta e o número de espécies interagindo na rede. Seu resultado varia de zero (generalização extrema) a um (especialização extrema) (Blüthgen et al. 2006).

O aninhamento é um padrão topológico recorrente em quase todas as redes mutualísticas (Bascompte et al. 2003), mas depende muito da métrica utilizada e sua detecção pode ser superestimada (Staniczenko et al. 2013). Indica o quanto espécies especialistas de um nível trófico interagem única e exclusivamente com espécies generalistas do outro nível trófico, caracterizando uma rede mutualística (Ulrich et al. 2009). Utilizamos a métrica WNODF (Weighted Nestedness metric based on Overlap and Decreasing Fill) que pode variar entre zero (ausência de aninhamento) a 100 (aninhamento perfeito) (Almeida-Neto and Ulrich 2011). A compartimentalização identifica as espécies que interagem mais entre si do que com o restante das espécies da rede (Olesen et al. 2007) e pode ser utilizada para avaliar o grau de sobreposição de nicho (Dormann and Strauss 2014). Utilizamos o algoritmo QuanBiMo (Dormann and Strauss 2014) que se baseia no conceito dos gráficos hierárquicos randômicos (Clauset et al. 2008).

A robustez de cada rede foi calculada a cada evento hipotético de extinção. Esta métrica calcula a área abaixo da curva da linha de extinções como uma medida de robustez do sistema à perda de espécies (Memmott et al. 2004b). A assimetria das redes foi calculada pela fórmula  $W= (I-J) / (I+J)$ , onde “I” são as plantas, e “J” são as espécies

de visitantes florais. Valores iguais a zero referem-se a redes balanceadas. Números positivos indicam mais espécies de plantas, e números negativos indicam mais visitantes florais (Clemente et al. 2012).

Para avaliar a significância das diferenças de cada métrica das distintas redes, utilizamos um algoritmo que gera matrizes aleatórias mantendo o total marginal de cada linha e coluna (Patefield 1981). Após gerada uma matriz aleatória para as redes montadas a partir da interação de vespas e plantas/ abelhas e plantas, as métricas são calculadas e é observada a diferença entre estas métricas nas diferentes redes (vespas e abelhas). Este procedimento foi realizado 9999 vezes. Se a diferença entre as métricas reais for encontrada em mais do que 5% de todas as matrizes aleatórias, esta diferença é explicada mais facilmente pelo acaso do que por algum padrão biológico. Todas as análises foram realizadas no software R (R Core Team 2013) com o pacote *Bipartite* (Dormann et al. 2008). As redes de interação foram montadas a partir de uma perspectiva de modelos nulos com o pacote *econullnetr* (Vaughan et al. 2017). Neste modelo, a probabilidade de um recurso ser selecionado é proporcional a sua abundância e ao período de floração.

## RESULTADOS

Foram coletados 274 visitantes florais distribuídos em 22 espécies de vespas e 21 de abelhas. *Apis mellifera* foi o visitante mais abundante com 69 indivíduos seguido de *Leurotrigona muelleri* com 32 e *Trigona spinipes* com 15. Entre as vespas, *Mischocyttarus rotundicolis* foi a espécie mais abundante com 14 indivíduos, seguida por *Mischocyttarus drewseni* com 10 e *Polistes versicolor* com nove. As plantas foram representadas por 14 famílias, 31 gêneros, 52 espécies e 59 indivíduos. A família Asteraceae foi a mais representativa com 24 espécies.

Vespas e abelhas não foram equivalentes quanto a seus padrões de visitaç o floral atrav s de uma perspectiva de redes de intera o. Abelhas s o mais conectadas, mais especializadas e mais aninhadas do que vespas (Figuras 1 a 3, Tabela 1). O grau de aninhamento das duas redes   baixo.

A modularidade avaliada para a rede completa (Figura 4) demonstrou que quatro grupos s o formados exclusivamente por abelhas, dois grupos formados apenas por

vespas, e os demais formados por vespas e abelhas. Nos grupos formados exclusivamente por abelhas é possível visualizar a interação de poucas espécies (uma ou duas) de visitantes com uma espécie de planta. Vespas e abelhas possuem níveis equivalentes de modularidades (Tabela 1, Figuras 5 e 6).

Tabela 1. Métricas de redes de interação observadas entre todos os himenópteros visitantes florais e plantas (todos), somente entre abelhas e plantas (abelhas) e vespas e plantas (vespas) em ambientes de campo e mata em Unidades de Conservação do município de Porto Alegre, RS. Os valores de P representam significância por comparação com modelos nulos através do pacote *bipartite* do R, exceto a última coluna que representa uma comparação entre métricas das redes com abelhas e redes com vespas.

Métrica	Todos	p	Abelhas	p	Vespas	p	p (Abelhas- Vespas)
Conectância	0.066	0.002	0.099	0.002	0.083	0.002	0.002
Assimetria	0.065	1	0.355	1	0.132	1	1
WNODF	5.040	0.002	9.029	0.002	2.871	0.03	0.006
H2	0.441	0.002	0.560	0.002	0.374	0.002	0.002
Robustez	0.663	0.002	0.686	0.002	0.656	0.234	0.036
Modularidade	0.543	<0.001	0.542	<0.001	0.660	<0.001	0.914
Nº módulos	10		10		11		

Apesar da robustez da rede de vespas não ser diferente dos dados gerados ao acaso, elas são importantes visitantes para a manutenção das redes de visitaç o floral. Eventos de extinç o que iniciam com a retirada de vespas resultam em redes mais robustas (Figura 7). No cen rio "A"   necess rio que haja a extinç o de 0,61 esp cies de visitantes para que haja a extinç o de uma esp cie de planta, cen rio com menor robustez da rede. O cen rio "B"   o menos "catastr fico", onde a extinç o de nove esp cies de visitantes acarreta a extinç o de uma esp cie de planta, cen rio este que possui maior robustez. O cen rio "C" possui a segunda maior robustez observada, onde as extinç es prim rias e secund rias apresentam relaç es lineares. Quando o cen rio inicia pela remoç o de todas as abelhas, começ o pelas mais conectadas (cen rio D) observamos a terceira maior robustez, em que ap s a extinç o de uma esp cie de visitante, uma esp cie de planta   extinta. O  ltimo cen rio inicia pela remoç o das vespas mais conectadas, e demonstra que   necess rio que 1,13 esp cies de visitantes sejam extintas para que haja a extinç o de uma planta.

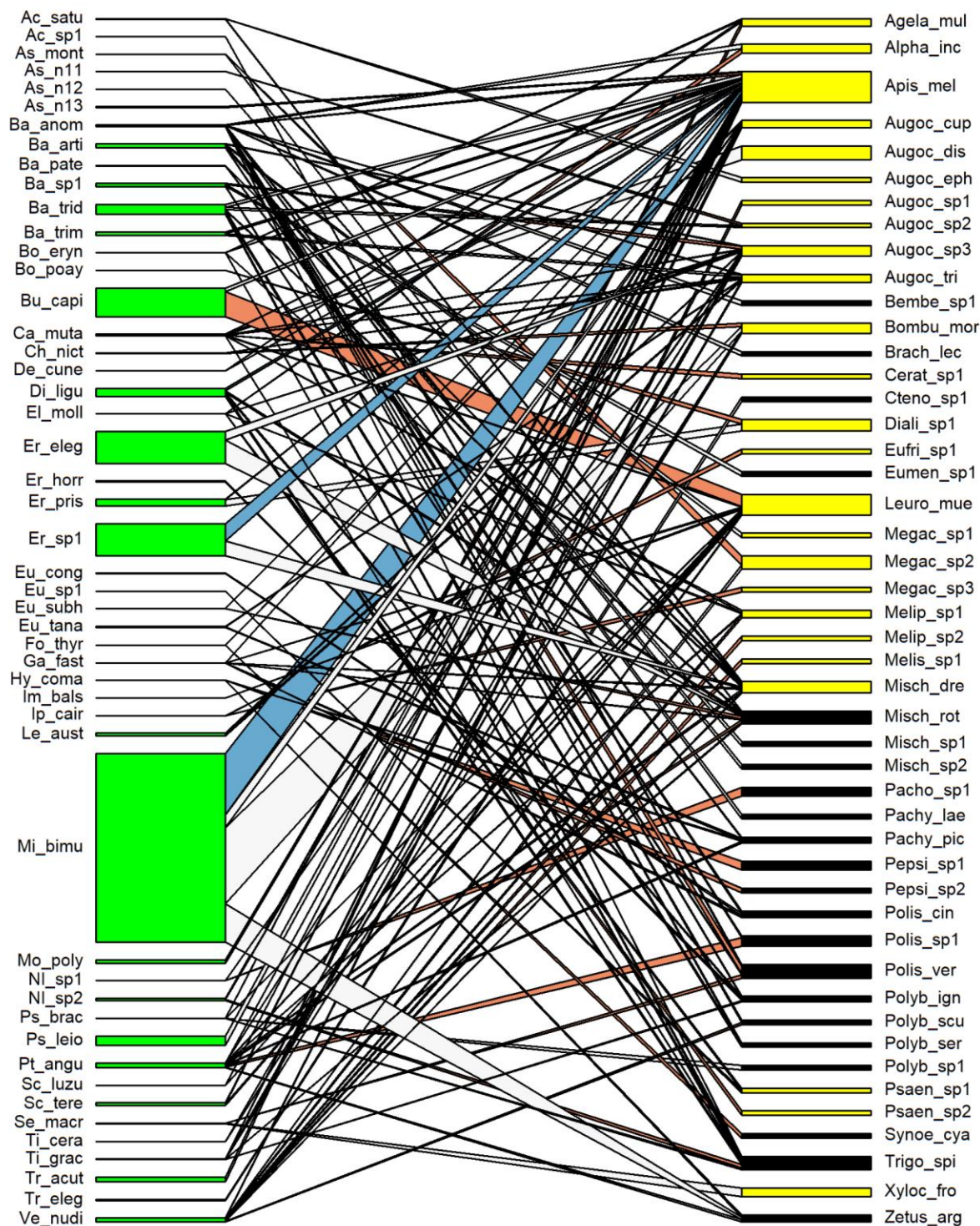


Figura 1: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de vespas e abelhas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura das interações é influenciada pela abundância de flores, e não é proporcional ao peso do link. Retângulos verdes representam as plantas visitadas, retângulos pretos representam as vespas, e os retângulos amarelos representam as abelhas. Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).

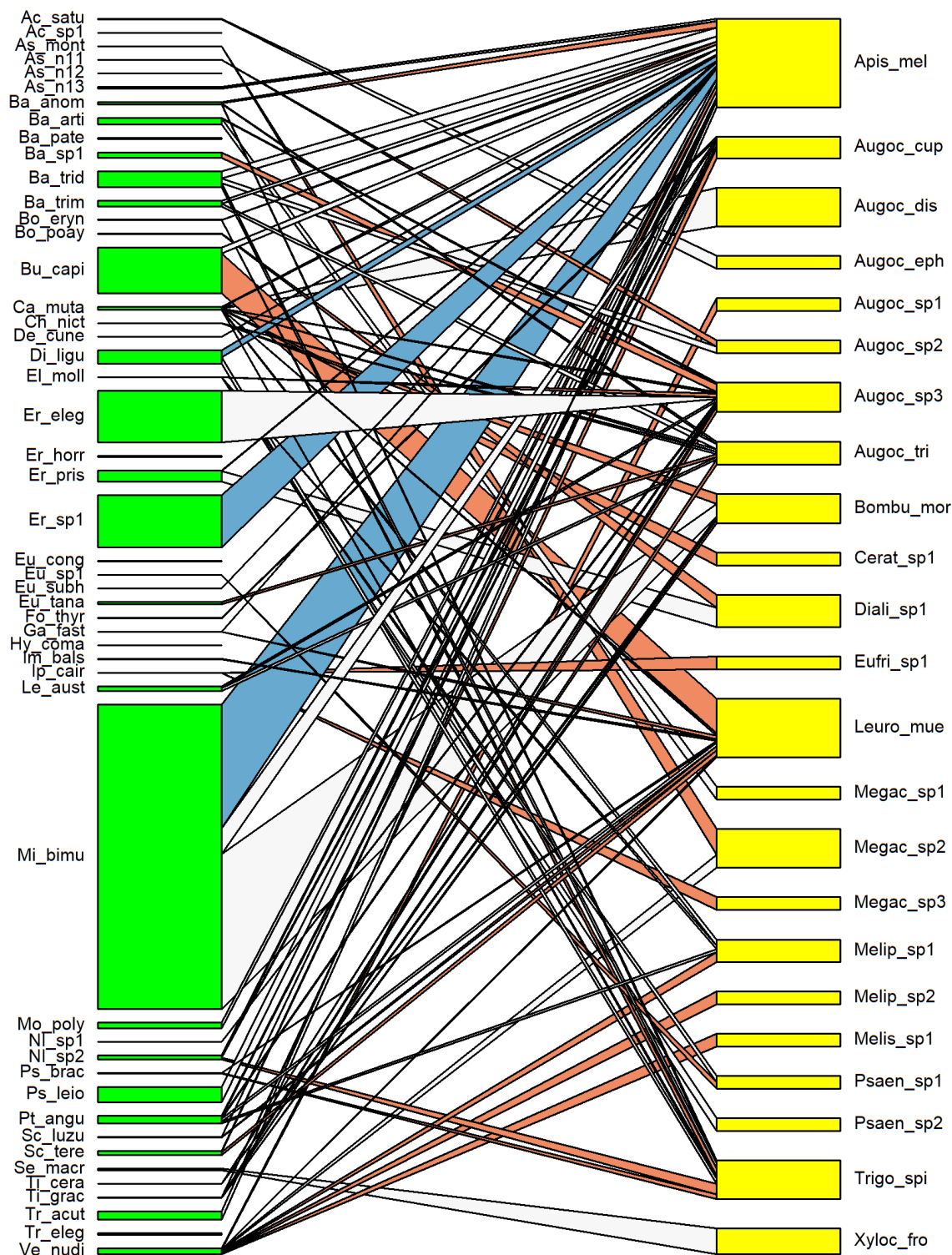


Figura 2: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de abelhas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura dos links representa a abundância de flores observadas. Retângulos verdes representam as plantas visitadas e os retângulos amarelos representam as abelhas. Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).

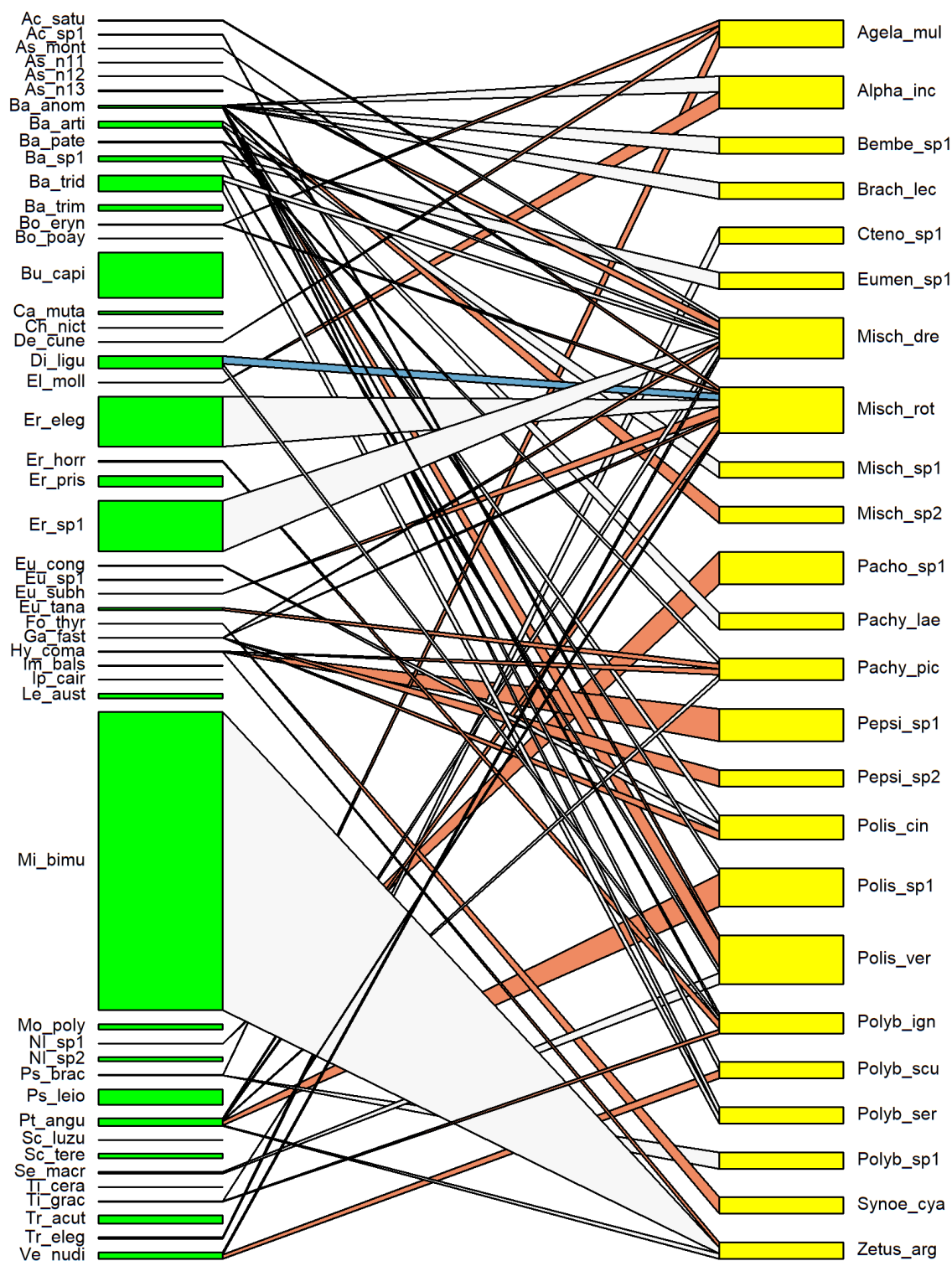


Figura 3: Representação gráfica bipartida da rede de interação a partir da visitação floral de vespas em plantas em campos e matas das unidades de conservação do sul do Brasil. A largura dos links representa a abundância de flores observadas. Retângulos verdes representam as plantas visitadas, retângulos amarelos representam as vespas. Links azuis representam interações mais fracas do que as esperadas pelo modelo nulo. Links brancos representam interações esperadas de acordo com o modelo nulo. Links vermelhos representam interações mais fortes do que as esperadas pelo modelo nulo. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar).



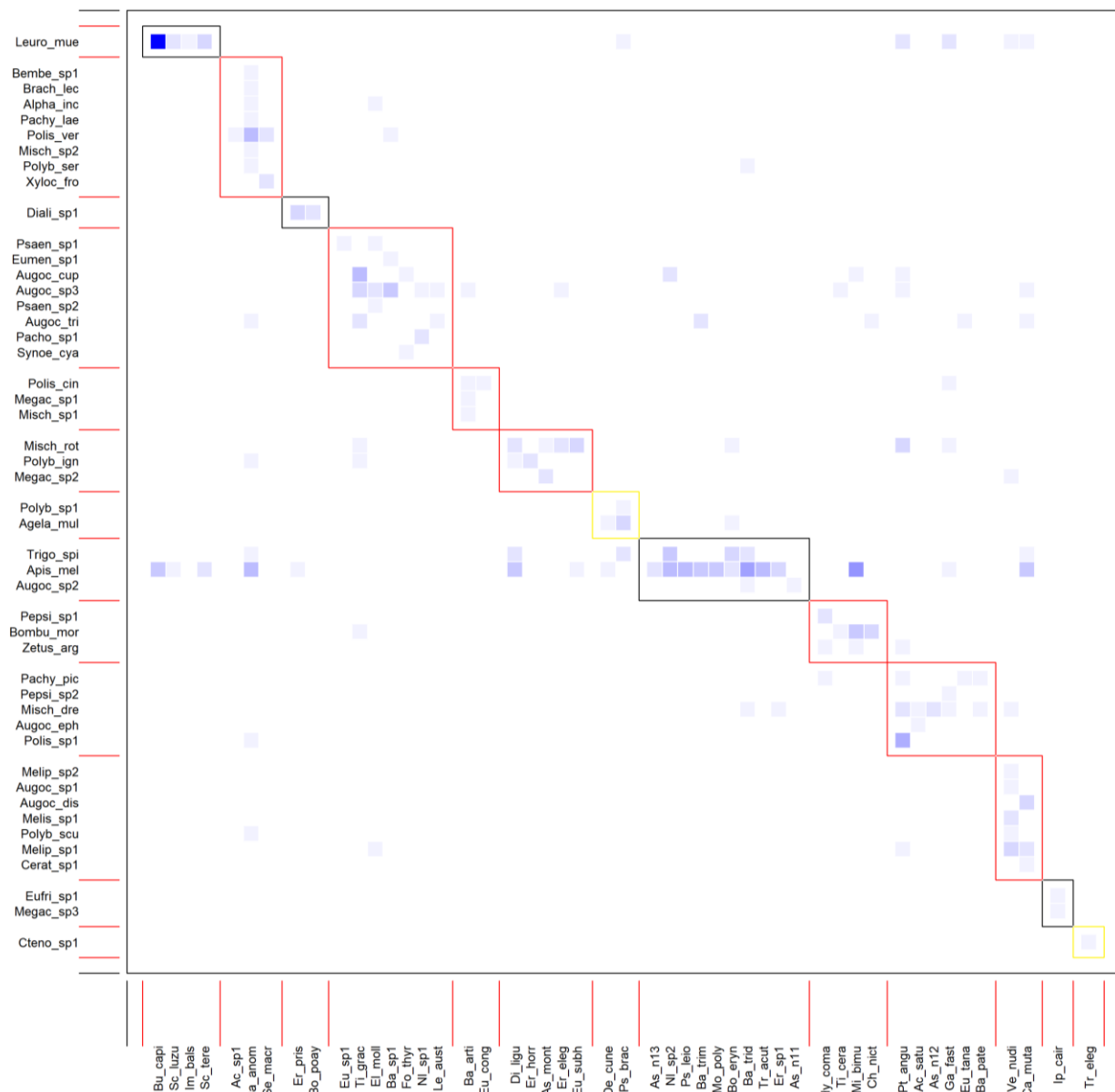


Figura 4: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitaç o observada entre vespas e plantas (m dulos amarelos); abelhas e plantas (m dulos pretos) e vespas, abelhas e plantas (m dulos vermelhos) em campos e matas de Unidades de Conserva o do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as intera o es mais frequentes. Acr nimos das esp cies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)

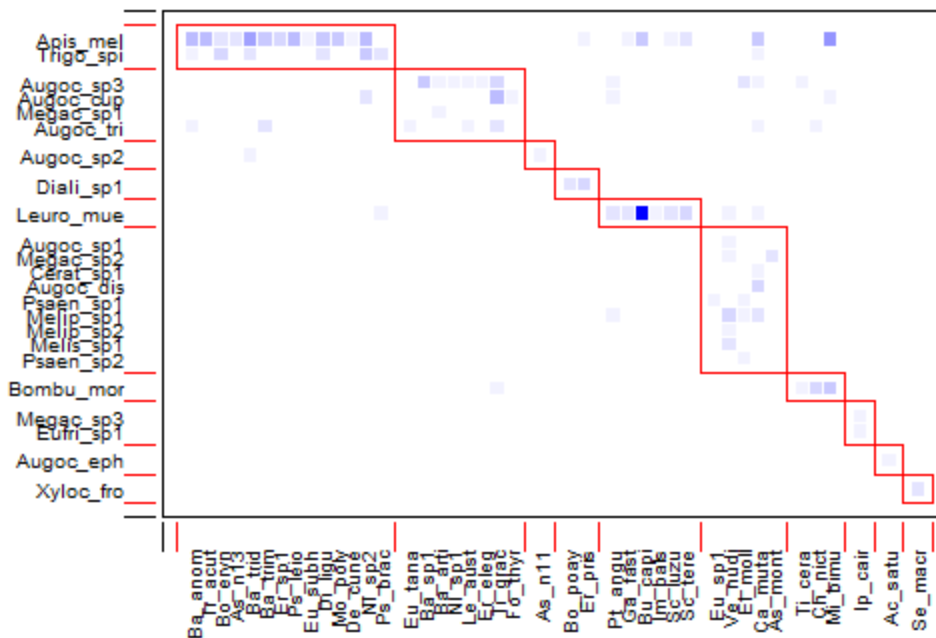


Figura 5: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitação observada entre abelhas e plantas em ambientes de Unidades de Conservação do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as interações mais frequentes. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)

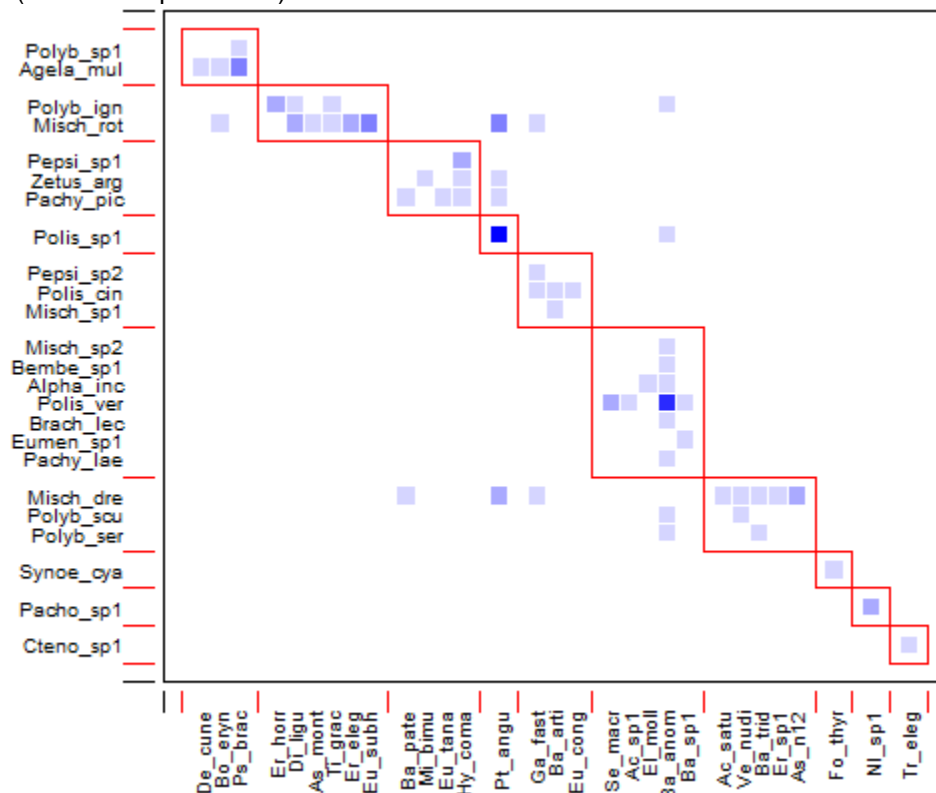


Figura 6: Matriz de incidência planta visitante-floral com destaque nos módulos formados a partir da visitação observada entre vespas e plantas em ambientes de Unidades de Conservação do sul do Brasil. Os quadrados mais escuros indicam as interações mais frequentes. Acrônimos das espécies conforme Tabelas 6 e 7 (Material Suplementar)

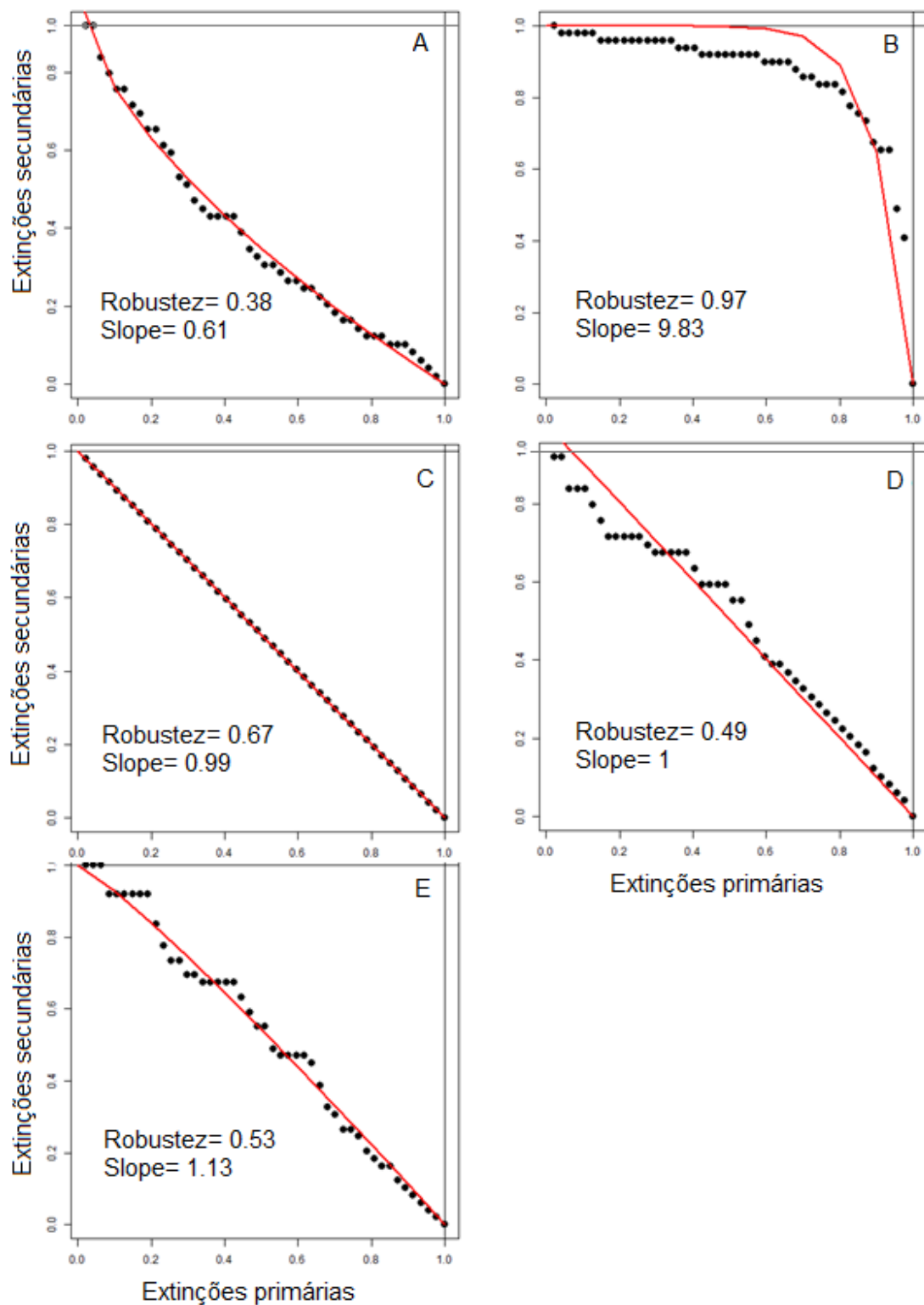


Figura 7: Cenários com simulação de extinções hipotéticas de espécies em redes de interação de vespas e abelhas visitantes florais em ambientes de campos, bordas e matas de Unidades de Conservação do município de Porto Alegre, RS. A) remoção de espécies mais abundantes seguida das mais raras; B) remoção de espécies mais raras seguidas das mais abundantes; C) remoção aleatória; D) remoção de abelhas mais abundantes até vespas mais raras; E) remoção de vespas mais abundantes até abelhas mais raras.

## DISCUSSÃO

As redes de interação aqui apresentadas corroboram a ideia inicial de que vespas e abelhas são visitantes florais distintos. Vespas são mais generalistas do que abelhas, como já apontado por Mello et al. (2011). Uma explicação possível para esta generalização pode ser o tamanho da probóscide de vespas, já que quanto menor a probóscide, maior a generalização na visitação floral de abelhas segundo Ballantyne et al., (2017). Em contrapartida, vespas são menos conectadas do que abelhas em campos e matas do RS, evidenciando um padrão diferente daquele encontrado em áreas de caatinga (Santos et al. 2010). A conectância de todas as redes foi baixa, o que evidencia um padrão típico tropical, onde o excesso de recurso aumenta as opções de obtenção de recurso por parte dos visitantes florais (Sazatornil et al. 2016; Souza et al., 2018).

O grau de aninhamento obtido para redes de vespas e abelhas é baixo para uma rede mutualística, entretanto, dentro do esperado para os grupos estudados (Mello et al. 2011; Aidar et al. 2015). O baixo grau de aninhamento em redes de vespas pode ser explicado por serem visitantes não obrigatórios, capazes de adquirir alimento de fontes variadas (Prezoto and Machado 1999; Santos et al. 2007; Elisei et al. 2010; Prezoto and Braga 2013; Barbosa et al. 2014; Michelutti et al. 2017). Isto confere a elas uma vantagem contra o DCC, já que a falta de alimento pode ser um fator de estresse importante (Goulson et al. 2015). Além disso, o fato de todas as áreas estarem inseridas em matriz urbana pode ter afetado o aninhamento da rede de vespas. Muitas vespas fazem seus ninhos em construções humanas (Alves de Oliveira et al. 2010; Castro et al. 2014) utilizando as UCs de forma esporádica, tornando o néctar das plantas presentes nas UCs um recurso menos importante na dieta. Outra possibilidade é o fato de que o aninhamento não seja um padrão tão recorrente em redes de interações mutualísticas de visitação floral (Staniczenko et al. 2013; Parra-Tabla et al. 2017).

A modularidade encontrada pode refletir heterogeneidade do hábitat (Olesen et al. 2007), e tende a ser um reflexo da especialização dentro de uma rede mutualística (Blüthgen et al. 2006). Apesar de abelhas serem mais especializadas, a modularidade entre as duas redes não foi diferente, indicando que vespas possuem algum grau de especialização e preferência quanto aos atributos florais (Capítulo II). Uma corola muito alta pode restringir a visitação às abelhas de língua curta (Rodríguez-Gironés and

Santamaría 2006; Watts et al. 2016), enquanto uma corola muito aberta pode restringir a visão de vespas quanto a predadores. Os módulos da rede geral formados apenas por vespas ou abelhas indicam que a modularidade pode ser um reflexo da filogenia de espécies aparentadas (Olesen et al. 2007). Estes grupos isolados também foram observados em floresta tropical peruana, onde 26% dos módulos não continham ligações com módulos vizinhos (Watts et al. 2016).

Os padrões de extinções simuladas nas redes revelam que vespas podem ser um importante backup em redes de visitação floral. Elas mantêm as redes de interação, uma vez que após a extinção de abelhas, vespas continuam visitando ao menos metade da diversidade vegetal, com baixa possibilidade de pilhagem (Souza et al., 2016). Na verdade, tal resultado avalia este sistema desconsiderando uma resposta de forrageio adaptativo por parte das vespas, ou seja, na ausência de abelhas espera-se que as vespas explorem mais recursos potencialmente monopolizados por abelhas (Valdovinos et al. 2013). Já se sabe que o “*rewiring*” (a visita a flores que normalmente não são visitadas, quando da ausência dos especialistas naquelas flores) é um comportamento observado em abelhas (MacLeod et al. 2016), embora desconhecido para o restante da assembleia de visitantes florais. Esta robustez pode ser uma consequência da baixa especialização de vespas quanto à visitação floral (Schleuning et al. 2012), ou à menor conectância observada em redes de vespas, o que diminui extinções em cascata (Vieira and Almeida-Neto 2015). Entretanto, em outras redes menores e mais especializadas, como foi o caso das abelhas da tribo Centridini (Bezerra et al. 2009), a extinção de polinizadores teve pouco ou nenhum efeito secundário sobre as plantas, indicando que tanto a especialização quanto a generalização são capazes de manter a diversidade vegetal. A simulação de extinção dos polinizadores mais conectados também não refletiu em perda da robustez das redes de interação em ambientes agrícolas mexicanos (Parra-Tabla et al. 2017).

Nossos resultados trazem à tona importantes esclarecimentos quanto à visitação floral de vespas. Apesar da importância para polinização recair geralmente sobre outros grupos devido à sua abundância, como moscas, abelhas e borboletas (Ballantyne et al. 2017), as vespas podem ser um grupo importante para manutenção dos ecossistemas por serem capazes de sobreviver em períodos de escassez de néctar. Entretanto, não

são espécies centrais em redes de visitação floral, característica importante de um polinizador deste tipo (Jaffé et al. 2016). Entender os mecanismos ou características das flores que atraem a visitação de vespas é um passo interessante para a utilização de vespas na recuperação de áreas degradadas, ou, em último caso, substituição de abelhas em planos de manejo e conservação de ambientes naturais.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguiar CML, Santos GMDM (2007) Compartilhamento de Recursos Florais por Vespas Sociais ( Hymenoptera : Vespidae ) e Abelhas ( Hymenoptera : Apoidea ) em uma Área de Caatinga. *Neotrop Entomol* 36:836–842. doi: 10.1590/S1519-566X2007000600003
- Aidar IF, Bartelli BF, Nogueira-Ferreira FH (2015) Network of bee-plant interactions and recognition of key species in semideciduous forest. *Sociobiology* 62:583–592. doi: 10.13102/sociobiology.v62i4.610
- Aizen MA, Morales CL, Vázquez DP, et al (2014) When mutualism goes bad: Density-dependent impacts of introduced bees on plant reproduction. *New Phytol* 204:322–328. doi: 10.1111/nph.12924
- Almeida-Neto M, Ulrich W (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environ Model Softw* 26:173–178. doi: 10.1016/j.envsoft.2010.08.003
- Alves de Oliveira S, Monteiro de Castro M, Prezoto F (2010) Foundation pattern, productivity and colony success of the paper wasp, *Polistes versicolor*. *J Insect Sci* 10:125. doi: 10.1673/031.010.12501
- Bailes EJ, Deutsch KR, Bagi J, et al (2018) First detection of bee viruses in hoverfly (syrphid) pollinators. *Biol Lett* 14:20180001. doi: 10.1098/rsbl.2018.0001
- Ballantyne G, Baldock KCR, Rendell L, Willmer PG (2017) Pollinator importance networks illustrate the crucial value of bees in a highly speciose plant community. *Sci Rep* 7:1–13. doi: 10.1038/s41598-017-08798-x
- Barbosa BC, Paschoalini MF, Prezoto F (2014) Temporal activity patterns and foraging behavior by social wasps (hymenoptera, polistinae) on fruits of *Mangifera indica* L. (anacardiaceae). *Sociobiology*. doi: 10.13102/sociobiology.v61i2.239-242
- Bascompte J, Jordano P, Melian CJ, Olesen JM (2003) The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proc Natl Acad Sci* 100:9383–9387. doi: 10.1073/pnas.1633576100
- Bezerra ELS, MacHado IC, Mello MAR (2009) Pollination networks of oil-flowers: A tiny world within the smallest of all worlds. *J Anim Ecol*. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01567.x

- Blüthgen N, Menzel F, Blüthgen N (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecol* 6:9. doi: 10.1186/1472-6785-6-9
- Brack P, Rodrigues RS, Sobral M, Leite SLC (1998) Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 51:137–166
- Castro MM de, Avelar DLG de, Souza AR de, Prezoto F (2014) Nesting substrata, colony success and productivity of the wasp *Mischocyttarus cassununga*. *Rev Bras Entomol* 58:168–172. doi: 10.1590/S0085-56262014000200009
- Clauset A, Moore C, Newman MEJ (2008) Hierarchical structure and the prediction of missing links in networks. *Nature* 453:98–101. doi: 10.1038/nature06830
- Clemente MA, Lange D, Del-Claro K, et al (2012) Flower-Visiting Social Wasps and Plants Interaction: Network Pattern and Environmental Complexity. *Psyche (New York)* 2012:1–10. doi: 10.1155/2012/478431
- Danieli-Silva A, de Souza JMT, Donatti AJ, et al (2012) Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* 121:35–43. doi: 10.1111/j.1600-0706.2011.19089.x
- Dormann CF, Gruber B, Fründ J (2008) Introducing the *bipartite* Package: Analysing Ecological Networks. *R News* 8:8–11. doi: 10.1159/000265935
- Dormann CF, Strauss R (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods Ecol Evol* 5:90–98. doi: 10.1111/2041-210X.12139
- Doublet V, Labarussias M, de Miranda JR, et al (2015) Bees under stress: Sublethal doses of a neonicotinoid pesticide and pathogens interact to elevate honey bee mortality across the life cycle. *Environ Microbiol* 17:969–983. doi: 10.1111/1462-2920.12426
- Elisei T, Nunes JV, Junior CR, et al (2010) Uso da vespa social *Polistes versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. *Pesqui Agropecu Bras* 45:958–964. doi: 10.1590/S0100-204X2010000900004
- Gallai N, Salles JM, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ*. doi: 10.1016/j.ecolecon.2008.06.014
- Giannini TC, Garibaldi LA, Acosta AL, et al (2015) Native and Non-Native Supergeneralist Bee Species Have Different Effects on Plant-Bee Networks. *PLoS One* 10:e0137198. doi: 10.1371/journal.pone.0137198
- Goulson D, Nicholls E, Botias C, Rotheray EL (2015) Bee declines driven by combined stress from parasites, pesticides, and lack of flowers. *Science (80- )* 347:1255957–1255957. doi: 10.1126/science.1255957
- Hung KJ, Kingston JM, Albrecht M, et al (2018) The worldwide importance of honey bees as pollinators in natural habitats. *Proc R Soc B Biol Sci* 285:20172140. doi: 10.1098/rspb.2017.2140

- IBGE - Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística, 2004. Mapas de biomas e vegetação
- Jaffé R, Castilla A, Pope N, et al (2016) Landscape genetics of a tropical rescue pollinator. *Conserv Genet*. doi: 10.1007/s10592-015-0779-0
- Jordano P (2016) Chasing Ecological Interactions. *PLoS Biol* 14:2–5. doi: 10.1371/journal.pbio.1002559
- Kleinert ADMP, Giannini TC (2012) Generalist bee species on Brazilian bee-plant interaction networks. *Psyche (New York)* 2012:. doi: 10.1155/2012/291519
- MacLeod M, Genung MA, Ascher JS, Winfree R (2016) Measuring partner choice in plant-pollinator networks: using null models to separate rewiring and fidelity from chance. *Ecology* 97:2925–2931. doi: 10.1002/ecy.1574
- Magrach A, González-Varo JP, Boiffier M, et al (2017) Honeybee spillover reshuffles pollinator diets and affects plant reproductive success. *Nat Ecol Evol* 1:1299–1307. doi: 10.1038/s41559-017-0249-9
- Mallinger RE, Gratton C (2015) Species richness of wild bees, but not the use of managed honeybees, increases fruit set of a pollinator-dependent crop. *J Appl Ecol* 52:323–330. doi: 10.1111/1365-2664.12377
- Mello MAR, Santos GMDM, Mechi MR, Hermes MG (2011) High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologica* 37:37–42. doi: 10.1016/j.actao.2010.11.004
- Memmott J, Waser NM, Price M V. (2004a) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc R Soc B Biol Sci* 271:2605–2611. doi: 10.1098/rspb.2004.2909
- Memmott J, Waser NM, Price M V. (2004b) Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proc R Soc Biol Sci*. doi: 10.1098/rspb.2004.2909
- Michelutti KB, Soares ERP, Prezoto F, Antonialli-Junior WF (2017) Opportunistic Strategies for Capture and Storage of Prey of Two Species of Social Wasps of the Genus *Polybia Lepeletier* (Vespidae, Polistinae, Epiponini). *Sociobiology* 64:105. doi: 10.13102/sociobiology.v64i1.1142
- Nishikawa Y, Shimamura T (2016) Effects of alien invasion by *Bombus terrestris* L. ( Apidae ) on the visitation patterns of native bumblebees in coastal plants in northern Japan. *J Insect Conserv* 20:71–84. doi: 10.1007/s10841-015-9841-y
- Olesen JM, Bascompte J, Dupont YL, Jordano P (2007) The modularity of pollination networks. *Proc Natl Acad Sci* 104:19891–19896. doi: 10.1073/pnas.0706375104
- Parra-Tabla V, Campos-Navarrete MJ, Arceo-Gómez G (2017) Plant–floral visitor network structure in a smallholder Cucurbitaceae agricultural system in the tropics: implications for the extinction of main floral visitors. *Arthropod Plant Interact* 11:731–740. doi: 10.1007/s11829-017-9529-1
- Patefield WM (1981) Algorithm AS 159 : An Efficient Method of Generating Random R ×



C Tables with Given Row and Column Totals. *Appl Stat* 1:91–97

- Porrini MP, Porrini LP, Garrido PM, et al (2017) *Nosema ceranae* in South American Native Stingless Bees and Social Wasp. *Microb Ecol* 74:761–764. doi: 10.1007/s00248-017-0975-1
- Prezoto F, Braga N (2013) Predation of *Zaprinus indianus* (Diptera: Drosophilidae) by the social wasp *Synoecca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae). *Florida Entomol* 96:670–672. doi: 10.1653/024.096.0243
- Prezoto F, Machado VLL (1999) Predation of *Polistes* (Aphanilopterus) Vespidae) wasps on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) by means of measuring corn productivity. *Rev Bras Zool* 1:19–29
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Found Stat Comput Vienna, Austria
- Rader R, Bartomeus I, Garibaldi LA, et al (2016) Non-bee insects are important contributors to global crop pollination. *Proc Natl Acad Sci* 113:146–151. doi: 10.1073/pnas.1517092112
- Ravoet J, De Smet L, Meeus I, et al (2014) Widespread occurrence of honey bee pathogens in solitary bees. *J Invertebr Pathol* 122:55–58. doi: 10.1016/j.jip.2014.08.007
- Rodríguez-Gironés MA, Santamaría L (2006) Models of optimal foraging and resource partitioning: deep corollas for long tongues. *Behav Ecol* 17:905–910. doi: 10.1093/beheco/arl024
- Rossato, M. S. (2014) Os climas do Rio Grande do Sul: tendências e tipologias. In: Mendonça, F. (Org.). Os climas do Sul: em tempos de mudanças climáticas globais. Jundiaí: Paco, 2014. p. 217-271
- Santos GMDM, Aguiar CML, Genini J, et al (2012) Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biol Invasions* 14:2369–2378. doi: 10.1007/s10530-012-0235-8
- Santos GMDM, Aguiar CML, Mello M a. R (2010) Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie* 41:466–475. doi: 10.1051/apido/2009081
- Santos GMDM, Cruz JD Da, Filho CCB, et al (2007) Utilização de frutos de cactos (Cactaceae) como recurso alimentar por vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) em uma área de caatinga (Ipirá, Bahia, Brasil). *Rev Bras Zool* 24:1052–1056. doi: 10.1590/S0101-81752007000400023
- Sazatornil FD, Moré M, Benitez-Vieyra S, et al (2016) Beyond neutral and forbidden links: morphological matches and the assembly of mutualistic hawkmoth–plant networks. *J Anim Ecol* 85:1586–1594. doi: 10.1111/1365-2656.12509
- Schleuning M, Fründ J, Klein AM, et al (2012) Specialization of Mutualistic Interaction Networks Decreases toward Tropical Latitudes. *Curr Biol* 22:1925–1931. doi:

10.1016/j.cub.2012.08.015

- Souza, C.S. de, Aoki, C., Ribas, A., Pott, A., Sigrist, M.R., 2016. Floral traits as potential indicators of pollination vs. theft. *Rodriguésia* 67, 309–320. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667203>
- Souza, C.S., Maruyama, P.K., Aoki, C., Sigrist, M.R., Raizer, J., Gross, C.L., de Araujo, A.C., 2018. Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: Higher specialization when resources are scarce. *J. Ecol.* 1–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12978>
- Staniczenko PPA, Kopp JC, Allesina S (2013) The ghost of nestedness in ecological networks. *Nat Commun* 4:1391. doi: 10.1038/ncomms2422
- Sühs RB, Somavilla A, Köhler A, Putzke J (2009) Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. *Brazilian J Biosci* 7:138–143
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N.J., 2009. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118, 3–17. doi:10.1111/j.1600-0706.2008.17053.x
- Valdovinos FS, Brosi BJ, Briggs HM, et al (2016) Niche partitioning due to adaptive foraging reverses effects of nestedness and connectance on pollination network stability. *Ecol Lett* 19:1277–1286. doi: 10.1111/ele.12664
- Valdovinos FS, Moisset de Espanés P, Flores JD, Ramos-Jiliberto R (2013) Adaptive foraging allows the maintenance of biodiversity of pollination networks. *Oikos* 122:907–917. doi: 10.1111/j.1600-0706.2012.20830.x
- Van der Sluijs JP, Simon-Delso N, Goulson D, et al (2013) Neonicotinoids, bee disorders and the sustainability of pollinator services. *Curr Opin Environ Sustain* 5:293–305. doi: 10.1016/j.cosust.2013.05.007
- Vaughan IP, Gotelli NJ, Memmott J, et al (2017) *econullnetr*: An R package using null models to analyse the structure of ecological networks and identify resource selection. *Methods Ecol Evol* 1–6. doi: 10.1111/2041-210X.12907
- Vieira MC, Almeida-Neto M (2015) A simple stochastic model for complex coextinctions in mutualistic networks: Robustness decreases with connectance. *Ecol Lett* 18:144–152. doi: 10.1111/ele.12394
- Watts S, Dormann CF, Martín González AM, Ollerton J (2016) The influence of floral traits on specialization and modularity of plant–pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Ann Bot* 118:415–429. doi: 10.1093/aob/mcw114.

## **CAPÍTULO II – COMO OS ATRIBUTOS FLORAIS AFETAM A VISITAÇÃO FLORAL DE VESPAS E ABELHAS?**

Resumo: A hipótese da síndrome de polinização sugere que existem certas características florais que atraem mais alguns visitantes florais do que outros. Desconhecemos os atributos que influenciam a visitação floral de vespas. Elas são importantes na manutenção da diversidade genética de plantas. Os objetivos deste trabalho são (i) avaliar se existe diferença entre as escolhas de plantas por vespas e abelhas (ii), avaliar se existe diferença entre preferências quanto aos atributos florais escolhidos por vespas e abelhas e (iii) avaliar se a presença de abelhas e os atributos florais influenciam na visitação floral de vespas. As amostras foram realizadas em unidades de conservação do município de Porto Alegre, RS. Os atributos florais foram medidos com régua de metal e trena. Análise de Componentes Principais (PCA) avaliou o agrupamento de plantas conforme a visitação floral de vespas e abelhas seguida de uma anosim. Para avaliar as preferências de vespas e abelhas de acordo com os atributos florais, calculamos a média ponderada da comunidade por atributo (CWM) para cada espécie de visitante floral seguida de uma MANOVA para averiguar se existe diferença entre os CWM de cada grupo. Modelos lineares generalizados avaliaram se vespas evitam plantas com abelhas ou algum atributo floral. Vespas e abelhas visitaram o mesmo conjunto de plantas, bem como os mesmos atributos florais. A presença de abelhas não desencorajou a visitação de vespa. Vespas e abelhas parecem equivalentes quanto às suas preferências florais. Os atributos florais avaliados não foram capazes de diminuir a visitação floral de vespas.

Palavras-chave: CWM, síndromes de polinização, mutualismo competitivo.

### **INTRODUÇÃO**

Síndromes de polinização são definidas como um conjunto de atributos florais, incluindo estruturas morfológicas e recompensas, que são associados com a atração e emprego de um grupo funcional de polinizadores (Fenster et al., 2004; Wilson et al., 2017). Por exemplo, atributos como flores de cálices altos atraem polinizadores com línguas mais compridas (Watts et al., 2016), e até mesmo o calor refletido pelas flores pode ser atraente para os polinizadores (Rands and Whitney, 2008). Uma forma de avaliar como as síndromes de polinização atraem polinizadores é investigar como estes se distribuem entre as diferentes plantas quando forrageiam (Lázaro et al., 2008). Vespas e abelhas estão entre os mais importantes visitantes florais, caracterizados como potenciais polinizadores (De Souza et al., 2016). Algumas espécies de vespas possuem nicho ecológico mais amplo do que abelhas, desta forma, elas poderiam substituir abelhas na visitação floral (Santos et al., 2010), com algumas limitações (Capítulo I).

Vespas são consideradas visitantes florais oportunistas, principalmente por não dependerem exclusivamente de néctar para sobreviver além de não possuírem

pilosidade para o transporte do pólen. Entretanto, existem evidências de que elas são capazes de transportar pólen suficiente para realizar a polinização (Sühs et al., 2009), de que podem ser visitantes mais frequentes do que abelhas (de Brito et al., 2017) e em alguns casos, há plantas que dependem exclusivamente de vespas para o transporte do pólen (Johnson, 2005; Brodmann et al., 2008; Shuttleworth and Johnson, 2009). Por não dependerem exclusivamente do néctar proveniente das flores, as vespas são capazes de sobreviver em períodos de escassez de alimento mais longos, sendo úteis na recuperação de áreas degradadas (Mello et al., 2011).

Apesar de suas potencialidades, a visitaç o floral de vespas   pouco conhecida no Brasil. Os estudos que avaliam as redes de visitaç o floral tendem a focar nos grupos mais carism ticos, como abelhas e borboletas, ou superabundantes, como moscas. Al m disso, n o conhecemos quais atributos florais s o mais atraentes para as vespas em diferentes ambientes e biomas Neotropicais. Tudo que sabemos   que s o generalistas quanto   visitaç o floral (Mello et al., 2011), e podem ser funcionalmente equivalentes  s moscas (Danieli-Silva et al., 2012). Entretanto, desconhecemos os mecanismos de escolha de flores pelas vespas, sendo poss vel sugerir que h  pouca capacidade de discernimento comportamental entre diferentes atrativos e estruturas florais oferecidos. Algumas caracter sticas da flor podem ser pouco atraentes   visitaç o floral de vespas, como uma baixa oferta de n ctar, o que ocorre com outros grupos de visitantes (Watts et al., 2016).

Entender os mecanismos que viabilizam a polinizaç o por vespas   fundamental para o avanço das pesquisas com estes visitantes florais, bem como para a sua utilizaç o em esforços de conservaç o da natureza. O objetivo deste estudo   avaliar se vespas e abelhas visitam as mesmas plantas, al m de entender como os atributos florais est o relacionados   polinizaç o de plantas por vespas. Esperamos que vespas e abelhas sejam equivalentes quanto  s plantas visitadas, mas que a presença de abelhas tenha um efeito negativo na visitaç o floral de vespas (conflito mutualista), bem como maiores altura e abertura do c lice das flores (devido  s glossas mais curtas das vespas). A abund ncia de flores dever  ter um efeito positivo, por m esperamos que a altura da planta e a cor das flores n o tenham influ ncia na visitaç o floral de vespas.

## MATERIAIS E MÉTODOS

### Áreas de estudo

O presente estudo foi realizado em unidades de conservação (UC) municipais de Porto Alegre. O Refúgio da Vida Silvestre Morro São Pedro (RVSSP) é a única UC de proteção integral dentre as estudadas e é a de criação mais recente (2014). O Parque Natural Municipal Morro do Osso (PNMMO) é considerado a primeira unidade de conservação dos morros de Porto Alegre; possui 127 hectares e um dos objetivos do plano de manejo é a remoção da Acácia Negra. O Parque Natural Municipal Saint Hilaire (PNMSH) é a maior UC entre as estudadas, com 1148 hectares e localiza-se entre os municípios de Porto Alegre e Viamão.

O clima de Porto Alegre é classificado como sub-tropical úmido (Cfa) de acordo com Köppen, pois registra temperaturas acima de 22°C no mês mais quente, com chuvas distribuídas ao longo do ano. As comunidades vegetais da região são as de transição entre Mata Atlântica e Campos sulinos, onde a presença de árvores e arbustos são divididas em comunidades com predominância de arbustos e herbáceo-arbustivas (Brack et al. 1998). A vegetação da região de Porto Alegre está classificada em 11 tipos, onde as encostas sul dos morros e fundos de vale são caracterizadas por matas higrófilas (plantas adaptadas a regiões com presença de muita umidade) e os topos ou encostas superiores caracterizadas por matas subxerófilas (plantas que se desenvolvem em locais de clima semiárido).

### Coleta dos dados

Entre dezembro de 2016 e março de 2017, foram avaliadas quatro parcelas de 50 m X 2 m em três ambientes: campo, borda de campo com mata (ecótono) e mata. Cada planta com flor foi amostrada durante 10 minutos. Foram coletados todos os himenópteros (exceto formigas) visitantes florais em cada planta. Os himenópteros foram coletados com rede entomológica, sacrificados em câmara mortífera com acetato de etila, alfinetados e depositados na Coleção Entomológica da Universidade de Santa Cruz do Sul (UNISC, curador Andreas Koller).

As plantas em floração foram consideradas unidades amostrais. O número de flores foi contado para cada planta, sendo considerado como flor, no caso de Asteraceas,

o capítulo inteiro. Em plantas com muitas flores, foi contado o número de flores em um ramo e o número de ramos com flores na planta, para posterior extrapolação. A abertura e profundidade do cálice foram medidos, em milímetros, com régua de metal com precisão de 0.05 mm. A altura da planta foi medida com trena de metal, em milímetros. As cores das flores foram classificadas de acordo com a percepção humana (amarela, azul, branca, rosa, roxa, verde, vermelha) e transformadas em variáveis categóricas.

### Análise dos dados

Avaliamos o agrupamento de vespas e abelhas (sociais e solitárias) quanto à visitação floral em espécies de plantas (unidades amostrais) através de uma análise de componentes principais (PCA). A PCA é um método de ordenação que mantém a distância euclidiana entre os objetos, e suas propriedades são sumarizadas por Legendre e Legendre (2012). Os valores de abundância dos visitantes florais foram transformados através do método de Hellinger, que oferece melhor relação entre linearidade e resolução (Legendre and Gallagher, 2001). Para avaliar a variância na composição de comunidades realizamos um teste ANOSIM (ANalysis Of SIMilarities) (Clarke, 1993). Este teste avaliou a diferença entre os grupos de plantas visitadas por vespas e abelhas, baseada na distância de Bray-Curtis. Os valores de R variam entre -1 e 1, e indicam o valor de diferenças entre os grupos. Valores positivos indicam diferenças entre os grupos, zero representa ausência de diferenças entre os grupos e valores negativos indicam que a dissimilaridade dentro dos grupos é maior do que a dissimilaridade entre os grupos (Paim et al., 2018). A significância do teste foi verificada por meio de permutações com 9999 iterações.

Para avaliarmos as preferências de vespas e abelhas conforme os atributos florais, calculamos a média ponderada da comunidade por atributo (community-weighted means of a trait- CWM) para cada espécie de visitante floral. As abundâncias dos visitantes florais formam as comunidades (community), enquanto as características florais formam os atributos florais (means of a trait). As características do CWM são úteis para avaliar a dinâmica da comunidade e as propriedades do ecossistema (Lavorel et al., 2007). Os índices de CWM expressam os valores médios ponderados pela abundância de variáveis numéricas ou a porcentagem de abundância relativa de cada

nível de fator de variáveis categóricas (Fornoff et al., 2017), bem como fornecem uma estimativa do estado do atributo dominante na comunidade (Garibaldi et al., 2015). Após avaliarmos os CWM's das espécies de vespas e abelhas, realizamos uma PCA para verificar como os grupos se relacionam conforme a preferência de atributos florais. Avaliarmos a difetença entre os CWM's de vespas e abelhas através de uma MANOVA (*Multivariate Analysis of Variance*) (Legendre e Legendre 2012). Este teste avaliou a diferença entre os grupos de visitantes florais (vespas e abelhas) de acordo com suas CWM's.

Para avaliar os fatores que podem influenciar positiva ou negativamente a visitação de vespas, utilizamos um modelo linear generalizado (GLM), com distribuição de Poisson, onde a visitação de vespas é a variável resposta, enquanto a presença de abelhas e os atributos florais foram as variáveis preditoras. Os atributos florais foram testados quanto a colinearidade (Pearson) antes dos cálculos e nenhum deles apresentou este impedimento. Os testes foram calculados no programa *R* (R Core Team, 2013) com os pacotes *vegan* (Oksanen, 2015), *devtools* (Wickham and Chang, 2017) e *ggbiplot* (Vincent, 2011).

## RESULTADOS

Foram coletados 274 visitantes florais distribuídos em 22 espécies de vespas e 21 de abelhas. As plantas foram representadas por 14 famílias, 31 gêneros, 52 espécies e 59 indivíduos. A família Asteraceae foi a mais representativa com 24 espécies. Os atributos florais estão sumarizados na tabela dois e os dados brutos encontram-se na tabela onze dos materiais suplementares.

Tabela 2: Estatística descritiva dos atributos florais medidos em plantas de campos, bordas e matas em unidades de conservação do sul do Brasil.

	Abundância floral	Altura planta(mm)	Abertura do cálice (mm)	Profundidade do cálice (mm)	Cor	Abundância de abelhas	Abundância de vespas
Mínimo	12	260	0.5	0.5	1	0	0
Média	1.746	1.635	1.827	4,673	3,571	4	1,72
Máximo	16.744	5.000	15	13	7	23	14
Desvio padrão	9.200,603	778,748	275,383	704,427	3,465	5	3

Os dois primeiros eixos da PCA explicaram mais de 25,4% da variação dos dados. Quatro espécies de vespas estão relacionadas às flores de *Baccharis anomala*: *Polybia ignobilis*, *Pachymenes picturatus*, *Polybia sericea* e *Brachygastra lecheguana*, o que explica a distorção da nuvem (Tabela S6) de pontos para estes himenópteros, além das espécies de abelhas relacionadas à *Vernonanthura nudiflora*: *Melissodes* sp1, *Leurotrigona muelleri*, *Augochloropsis* sp1, *Melipona* sp1, *Melipona* sp2, *Megachile* sp2, (Figura 8). O teste de similaridades ANOSIM identificou baixa, mas significativa dissimilaridade entre os grupos de acordo com as plantas visitadas por vespas e abelhas ( $R= 0.0614$ ,  $P = 0.0268$ ).

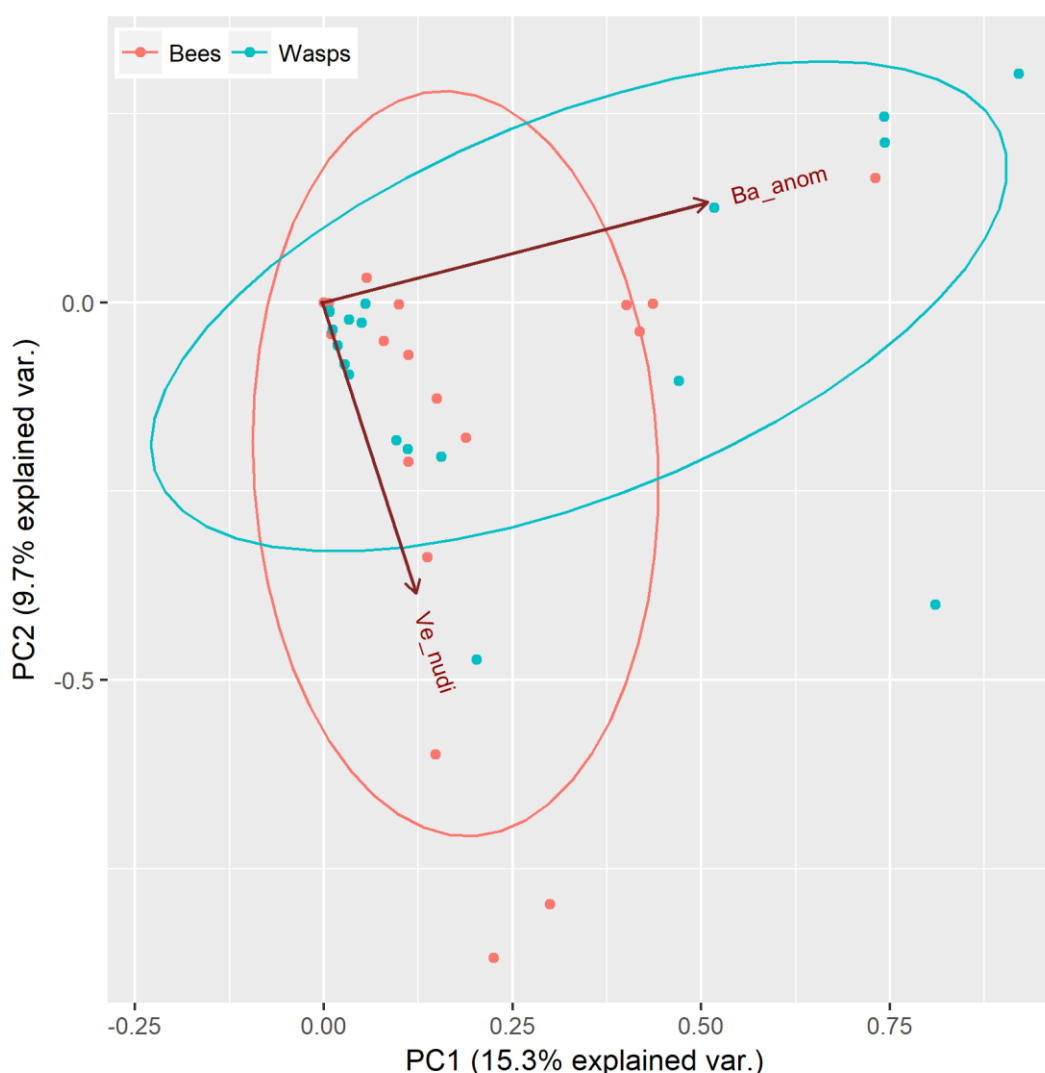


Figura 8: Análise de Componentes Principais da visitação floral de vespas (pontos azuis) e abelhas (pontos vermelhos) em plantas de campos, bordas e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. Espécies omitidas para melhor visualização da dispersão dos dados. Escores conforme tabela 8 (Material suplementar).



Do acordo com os CWM's, abelhas tendem a visitar plantas com menos flores, menos altas, e flores com abertura e profundidade do cálice maiores do que vespas (Tabelas 3 e 4). Os dois primeiros eixos da PCA dos atributos florais explicam 81,4% da variação dos dados. Esta variação demonstra que vespas tendem a visitar um subconjunto de atributos visitados por abelhas (Figura 9). Entretanto, não houve diferença entre os CWM's de vespas e abelhas de acordo com a MANOVA ( $F=5$ ,  $DF=0,334$ ,  $p= 0.334$ , Figura 10).

Tabela 3: Média ponderada da comunidade de abelhas por atributo (CWM) em unidades de conservação do sul do Brasil. Acrônimos conforme tabela 7 do (Material suplementar).

Abelhas	Abundância floral	Altura da Planta	Abertura do cálice	Profundidade do cálice	Cor
Apis_mel	13396,536	2765,362	1,341	3,065	3,435
Augoc_cup	9587,000	2158,000	0,800	4,400	4,500
Augoc_dis	840,000	1930,000	2,000	5,000	2,000
Augoc_eph	245,000	490,000	0,500	4,000	1,000
Augoc_sp1	1470,000	1070,000	1,000	5,000	4,000
Augoc_sp2	2642,000	1050,000	0,250	0,750	5,500
Augoc_sp3	1927,625	1313,125	2,081	4,750	3,375
Augoc_tri	843,667	1574,444	0,956	4,611	3,111
Bombu_mor	40115,667	2488,889	0,611	2,556	2,556
Cerat_sp1	840,000	1930,000	2,000	5,000	2,000
Diali_sp1	2176,800	1200,000	1,500	3,400	3,400
Eufri_sp1	7,000	400,000	15,000	20,000	4,000
Leuro_mue	9253,438	2474,375	0,859	2,291	1,813
Megac_sp1	2100,000	530,000	5,000	7,000	3,000
Megac_sp2	498,667	530,000	0,667	5,667	2,000
Megac_sp3	7,000	400,000	15,000	20,000	4,000
Melip_sp1	1178,286	1242,857	1,143	6,000	3,000
Melip_sp2	1470,000	1070,000	1,000	5,000	4,000
Melis_sp1	1470,000	1070,000	1,000	5,000	4,000
Psaen_sp1	68,000	1000,000	0,500	7,000	2,000
Psaen_sp2	6,000	1000,000	0,500	0,700	3,000
Trigo_spi	1448,667	2835,333	2,000	4,500	4,867
Xyloc_fro	522,000	5000,000	2,000	0,500	1,000
Mínimo	6,000	400,000	0,250	0,500	1,000
Máximo	40115,667	5000,000	15,000	20,000	5,500
Média	4004,928	1544,452	2,509	5,486	3,111
Desvio Padrão	8607,307	1068,018	4,061	4,919	1,183

Tabela 4: Média ponderada da comunidade de vespas por atributo (CWM) em unidades de conservação do sul do Brasil. Acrônimos conforme tabela 7 (Material suplementar).

Vespas	Abundância floral	Altura da Planta	Abertura do cálice	Profundidade do cálice	Cor
Agela_mul	108,600	2060,000	3,800	7,500	4,000
Alpha_inc	223,000	2500,000	1,250	4,250	2,500
Bembe_sp1	378,000	4000,000	2,000	1,500	3,000
Brach_lec	378,000	4000,000	2,000	1,500	3,000
Cteno_sp1	480,000	5000,000	3,000	5,000	3,000
Eumen_sp1	1702,000	2000,000	1,000	1,000	3,000
Misch_dre	2002,000	1068,000	1,050	6,420	3,900
Misch_rot	3148,929	955,714	0,607	5,929	3,357
Misch_sp1	2100,000	530,000	5,000	7,000	3,000
Misch_sp2	378,000	4000,000	2,000	1,500	3,000
Pacho_sp1	32,000	1500,000	15,000	2,000	8,000
Pachy_lae	378,000	4000,000	2,000	1,500	3,000
Pachy_pic	816,750	807,500	0,825	6,925	3,750
Pepsi_sp1	93,000	400,000	1,500	7,000	4,000
Pepsi_sp2	19,000	600,000	0,500	5,000	3,000
Polis_cin	794,333	566,667	2,167	6,000	3,000
Polis_sp1	1845,429	1111,429	0,714	8,786	3,000
Polis_ver	523,556	3733,333	2,000	2,056	2,444
Polyb_ign	674,400	2174,000	0,800	2,900	3,200
Polyb_scu	924,000	2535,000	1,500	3,250	3,500
Polyb_ser	2829,000	2750,000	1,250	1,500	3,000
Polyb_sp1	140,000	2000,000	5,000	11,000	3,000
Synoe_cya	50,000	1500,000	0,500	2,000	3,000
Zetus_arg	30781,000	2010,000	0,833	6,333	3,333
Mínimo	19,000	400,000	0,500	1,000	2,444
Máximo	30781,000	5000,000	15,000	11,000	8,000
Média	2116,625	2158,402	2,346	4,494	3,374
Desvio Padrão	6172,743	1350,380	2,980	2,796	1,065

O modelo linear generalizado demonstra que a abundância de abelhas não possui efeito sobre a visitação floral de vespas. A abertura do cálice teve efeito negativo na visitação floral de vespas (Figura 11). A altura do cálice teve efeito positivo fraco na visitação floral de vespas (Tabela 5, Figura 12), enquanto a altura da planta teve efeito quase nulo (Figura 13) a quantidade de flores e a cor não demonstraram importância significativa para a visitação floral de vespas

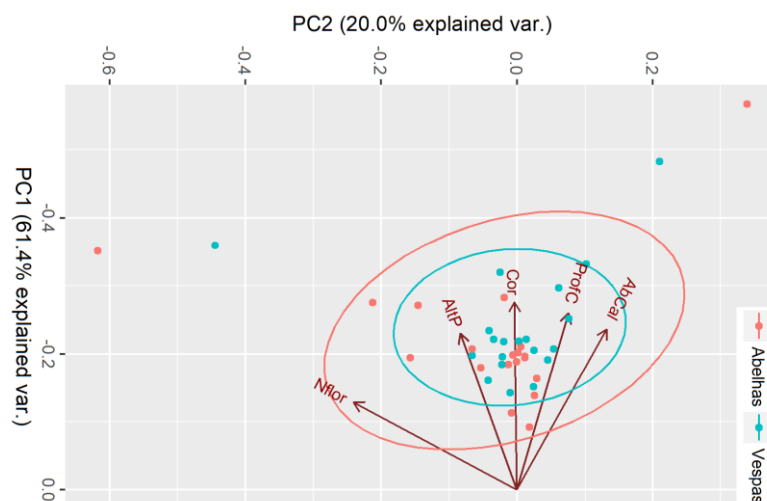


Figura 9: Análise de Componentes Principais de acordo com a média ponderada da comunidade por atributo (CWM's) (pontos azuis) e abelhas (pontos vermelhos) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul Brasil. Nflor: Abundância floral; AltP: Altura da planta; AbCal: Abertura do cálice; ProfC: Profundidade do cálice.

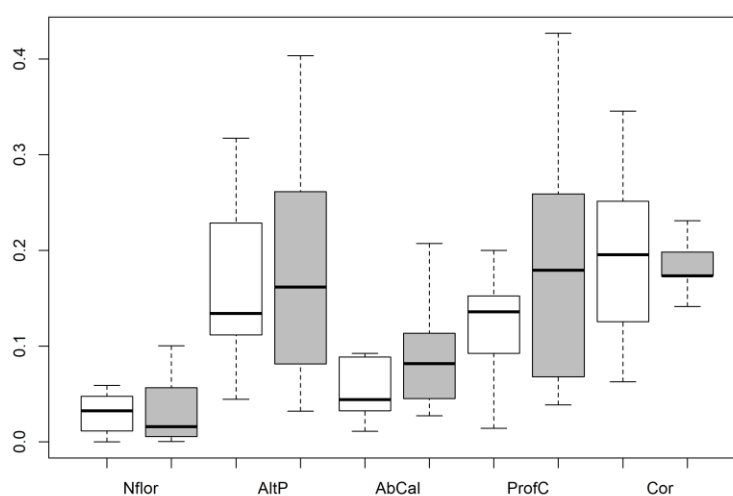


Figura 10: Diferenças entre os CWM's de abelhas (caixas brancas) e vespas (caixas cinzas) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil. Nflor: Abundância floral; AltP: Altura da planta; AbCal: Abertura do cálice; ProfC: Profundidade do cálice.

Tabela 5: Modelo linear generalizado do efeito dos atributos florais e da abundância de abelhas (variáveis predictoras) sobre a visitação floral de vespas (variável resposta) em plantas de campo, borda e matas em unidades de conservação do sul do Brasil.

Variáveis predictoras	Estimativa	Erro padrão	Z	P
Abundância de abelhas	0.0177	0.0318	0.557	0.57719
Abertura do cálice	-0.2686	0.0997	-2.694	0.00706
Altura do cálice	0.1206	0.0383	3.146	0.00166
Abundância floral	-0.0001	0.0001	-1.313	0.18924
Cor	0.0190	0.0493	0.385	0.70053
Altura da planta	0.0002	0.0001	2.528	0.01146

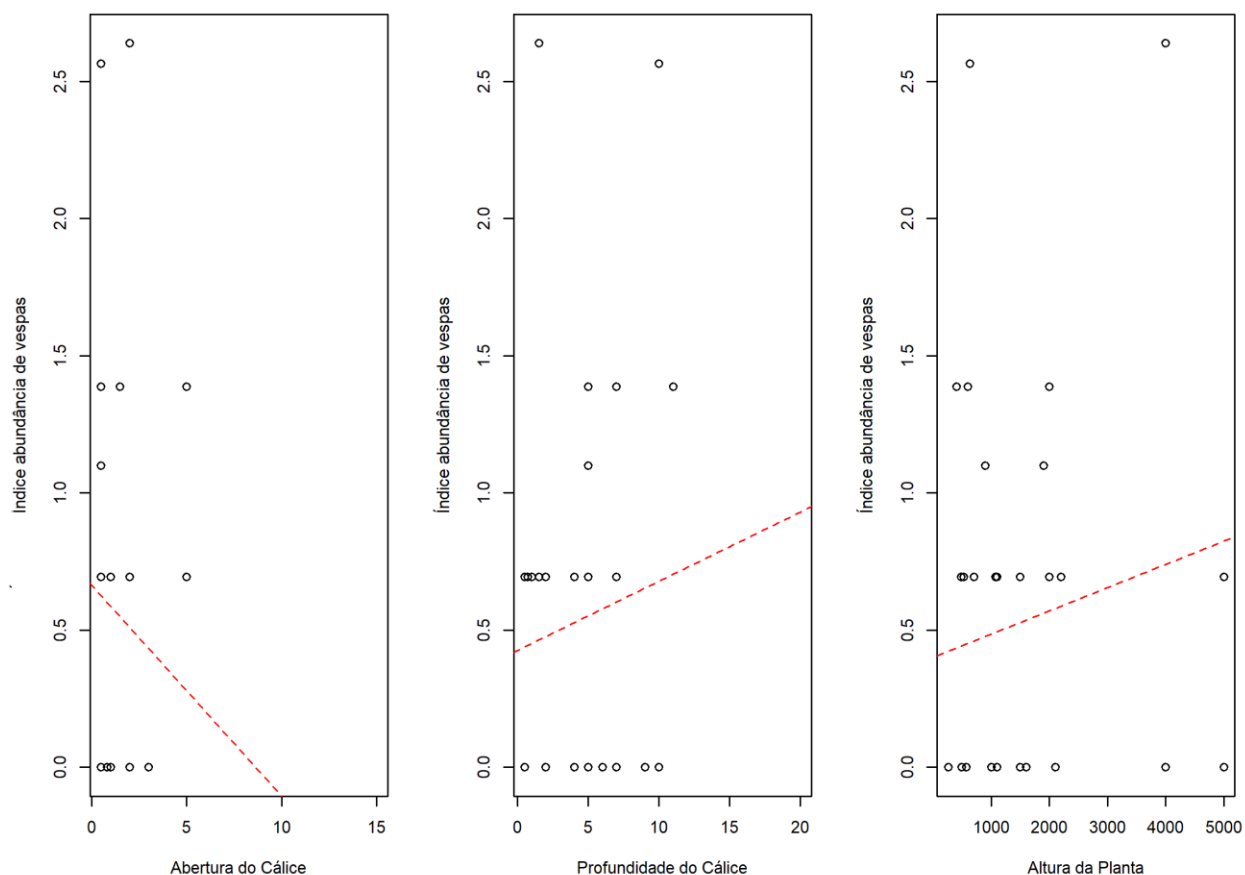


Figura 11: Efeitos da abertura e profundidade do cálice de flores e da altura da planta na visitaç o floral de vespas em plantas de campo, borda e matas em unidades de conserva o do sul do Brasil.

## DISCUSS O

Vespas e abelhas formaram grupos pouco diferentes quanto aos seus padr es de escolha de esp cies de plantas visitadas – por m isso se d  principalmente pelo forte efeito de uma  nica aster cea, *Baccharis anomala*, sobre as vespas. Uma explica o para esse fato pode ser a abund ncia de recursos florais, fazendo com que a segrega o de flores entre vespas e abelhas seja quase nula (Jordano, 2016, Souza et al., 2018). Al m disso, o compartilhamento de polinizadores pode levar   facilita o entre as esp cies de plantas com co-flora o (Bouman et al., 2016). Carstensen et al. (2017) sugerem que as esp cies conservam seus n veis de especializa o em escalas espaciais, desta forma,   poss vel que vespas e abelhas sejam equivalentes quanto   escolha de plantas em flora o em diferentes escalas geogr ficas.

Apesar de haver diferença no comprimento de língua entre vespas e abelhas, aparentemente elas visitam o mesmo conjunto de atributos florais. Porém, é possível perceber uma inclinação de abelhas para flores com cálices mais abertos e profundos, uma vez que o comportamento de “entrar” na flor não foi observado em vespas. Fornoff et al., (2017) sugerem que vespas sejam tão generalistas quanto moscas de acordo com os atributos florais avaliados pelos autores. Nossos dados possuem visitantes com diferentes tamanhos corporais, partes bucais e diferentes níveis de socialidade. Apesar disso, nenhum atributo floral pareceu ter efeito específico quanto à atração de visitantes florais. Cálices mais abertos atraíram tanto abelhas grandes quanto pequenas. Este fato também foi observado em plantações de todo o mundo por Garibaldi et al., (2015).

Nenhum dos atributos florais avaliados teve grande impacto na visitação floral de vespas, tampouco a presença de abelhas. Contrariamente ao previsto, a altura do cálice não foi um fator que desencorajasse a visitação de vespas. Entretanto, é possível que nossos dados contenham um viés, uma vez que muitas das plantas não possuem cálices com mais de 8 mm de altura. Apesar disso, nossos dados corroboram o que foi observado por Hernández-Yáñez et al. (2013), onde os Hymenoptera não exibiram uma preferência particular por formas ou cores das flores, não se mostrando afeitos a eventuais síndromes florais. Em contrapartida, Reverté et al. (2016) sugerem que os visitantes são atraídos por cores diferentes, mas plantas com cores iguais não atraem os mesmos visitantes. Contrariamente ao previsto, o número de flores não aumentou a visitação floral de vespas. Este atributo pode aumentar o número de visitantes em uma planta, mas diminui a taxa de visitação por flor (Akter et al., 2017), além disso, pode confundir os visitantes tornando mais difícil encontrar o néctar.

Nossos resultados apontam para o que Hernández-Yáñez et al. (2013) sugerem ao afirmar que a polinização por himenópteros tende mais à generalização do que à especialização. De acordo com Nadia et al (2013), apesar da planta *Avicennia schaueriana* possuir flores com morfologia que sugiram polinização especializada, os autores encontraram padrões de visitação floral que tendem à generalização. Além disso, com a exceção de uma espécie, as espécies de *Erica*, que co-florescem e são polinizadas por insetos, diferem no fenótipo floral, mas não no sistema de polinização (Bouman et al., 2016). Desta forma, podemos concluir que os atributos florais avaliados

não são variáveis capazes de diminuir a visitação floral de vespas a ponto de representar uma menor influência destas na polinização de espécies vegetais nesta paisagem. O comportamento das vespas, como modo e tempo de forrageio, pode ter maior influência na visitação floral do que os próprios atributos florais das plantas visitadas.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Akter, A., Biella, P., Klecka, J., 2017. Effects of small-scale clustering of flowers on pollinator foraging behaviour and flower visitation rate. *PLoS One* 12, e0187976. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187976>
- Bouman, R.W., Steenhuisen, S.-L., van der Niet, T., 2016. The role of the pollination niche in community assembly of *Erica* species in a biodiversity hotspot. *J. Plant Ecol.* 10, 634-648. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw068>
- Brack P, Rodrigues RS, Sobral M, Leite SLC (1998) Árvores e arbustos na vegetação natural de Porto Alegre, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, série Botânica* 51:137–166
- Brodmann, J., Twele, R., Francke, W., Hölzler, G., Zhang, Q.-H., Ayasse, M., 2008. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. *Curr. Biol.* 18, 740–744. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.04.040>
- Carstensen, D.W., Trøjelsgaard, K., Ollerton, J., Morellato, L.P.C., 2017. Local and regional specialization in plant-pollinator networks. *Oikos* 1–7. <https://doi.org/10.1111/oik.04436>
- Clarke, K.R., 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecol.* 18, 117–143. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00438.x>
- Danieli-Silva, A., de Souza, J.M.T., Donatti, A.J., Campos, R.P., Vicente-Silva, J., Freitas, L., Varassin, I.G., 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* 121, 35–43. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19089.x>
- Brito, V.L.G.D., Rech, A.R., Ollerton, J., Sazima, M., 2017. Nectar production, reproductive success and the evolution of generalised pollination within a specialised pollen-rewarding plant family: a case study using *Miconia theizans*. *Plant Syst. Evol.* 303, 709–718. <https://doi.org/10.1007/s00606-017-1405-z>
- Souza, C.S.D, Aoki, C., Ribas, A., Pott, A., Sigrist, M.R., 2016. Floral traits as potential indicators of pollination vs. theft. *Rodriguesia* 67, 309–320. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201667203>
- Fenster, C.B., Armbruster, W.S., Wilson, P., Dudash, M.R., Thomson, J.D., 2004. Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 35, 375–403. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>

- Fornoff, F., Klein, A.-M., Hartig, F., Benadi, G., Venjakob, C., Schaefer, H.M., Ebeling, A., 2017. Functional flower traits and their diversity drive pollinator visitation. *Oikos* 126, 1020–1030. <https://doi.org/10.1111/oik.03869>
- Garibaldi, L.A., Bartomeus, I., Bommarco, R., Klein, A.M., Cunningham, S.A., Aizen, M.A., Boreux, V., Garratt, M.P.D., Carvalheiro, L.G., Kremen, C., Morales, C.L., Schüepp, C., Chacoff, N.P., Freitas, B.M., Gagic, V., Holzschuh, A., Klatt, B.K., Krewenka, K.M., Krishnan, S., Mayfield, M.M., Motzke, I., Otieno, M., Petersen, J., Potts, S.G., Ricketts, T.H., Rundlöf, M., Sciligo, A., Sinu, P.A., Steffan-Dewenter, I., Taki, H., Tscharrntke, T., Vergara, C.H., Viana, B.F., Woyciechowski, M., 2015. EDITOR'S CHOICE: REVIEW: Trait matching of flower visitors and crops predicts fruit set better than trait diversity. *J. Appl. Ecol.* 52, 1436–1444. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12530>
- Hernández-Yáñez, H., Lara-Rodriguez, N., Díaz-Castelazo, C., Dáttilo, W., Rico-Gray, V., 2013. Understanding the complex structure of a plant-floral visitor network from different perspectives in Coastal Veracruz, Mexico. *Sociobiology* 60, 329–336. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v60i3.329-336>
- Johnson, S.D., 2005. Specialized pollination by spider-hunting wasps in the African orchid *Disa sankeyi*. *Plant Syst. Evol.* 251, 153–160. <https://doi.org/10.1007/s00606-004-0234-z>
- Jordano, P., 2016. Natural history matters: how biological constraints shape diversified interactions in pollination networks. *J. Anim. Ecol.* 85, 1423–1426. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12584>
- Lázaro, A., Hegland, S.J., Totland, Ø., 2008. The relationships between floral traits and specificity of pollination systems in three Scandinavian plant communities. *Oecologia* 157, 249–257. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1066-2>
- Legendre, P., Gallagher, E.D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129, 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Legendre, P., Legendre, L., 2012. *Numerical Ecology*, 3rd ed. Elsevier Science V. B., Amsterdam.
- Lavorel, S., Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A., Bonis, A., 2007. Assessing functional diversity in the field – methodology matters! *Funct. Ecol.* 22, 134–147. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01339.x>
- Mello, M.A.R., Santos, G.M.D.M., Mechi, M.R., Hermes, M.G., 2011. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. *Acta Oecologica* 37, 37–42. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.004>
- Nadia, T.D.L., DE Menezes, N.L., Machado, I.C., 2013. Floral traits and reproduction of *Avicennia schaueriana* Moldenke (Acanthaceae): a generalist pollination system in the Lamiales. *Plant Species Biol.* 28, 70–80. <https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00361.x>

- Oksanen, J., 2015. Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial, R documentation. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(88\)90124-3](https://doi.org/10.1016/0169-5347(88)90124-3)
- Paim, F.P., Valenta, K., Chapman, C.A., Paglia, A.P., de Queiroz, H.L., 2018. Tree community structure reflects niche segregation of three parapatric squirrel monkey species (*Saimiri* spp.). *Primates*. <https://doi.org/10.1007/s10329-018-0659-6>
- R Core Team, 2013. R: A language and environment for statistical computing. Foundation for Statistical Computing. Vienna, Austria.
- Rands, S.A., Whitney, H.M., 2008. Floral Temperature and Optimal Foraging: Is Heat a Feasible Floral Reward for Pollinators? *PLoS One* 3, e2007. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002007>
- Reverté, S., Retana, J., Gómez, J.M., Bosch, J., 2016. Pollinators show flower colour preferences but flowers with similar colours do not attract similar pollinators. *Ann. Bot.* 118, 249–257. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw103>
- Santos, G.M.D.M., Aguiar, C.M.L., Mello, M. a. R., 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. *Apidologie* 41, 466–475. <https://doi.org/10.1051/apido/2009081>
- Shuttleworth, A., Johnson, S.D., 2009. The importance of scent and nectar filters in a specialized wasp-pollination system. *Funct. Ecol.* 23, 931–940. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01573.x>
- Souza, C.S., Maruyama, P.K., Aoki, C., Sigrist, M.R., Raizer, J., Gross, C.L., de Araujo, A.C., 2018. Temporal variation in plant-pollinator networks from seasonal tropical environments: Higher specialization when resources are scarce. *J. Ecol.* 1–12. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12978>
- Sühs, R.B., Somavilla, A., Köhler, A., Putzke, J., 2009. Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. *Brazilian J. Biosci.* 7, 138–143.
- Vincent Q. Vu (2011). ggbiplot: A ggplot2 based biplot. R package version 0.55. <http://github.com/vqv/ggbiplot>
- Watts, S., Dormann, C.F., Martín González, A.M., Ollerton, J., 2016. The influence of floral traits on specialization and modularity of plant–pollinator networks in a biodiversity hotspot in the Peruvian Andes. *Ann. Bot.* 118, 415–429. <https://doi.org/10.1093/aob/mcw114>
- Wilson, T.C., Conn, B.J., Henwood, M.J., 2017. Great Expectations: Correlations between Pollinator Assemblages and Floral Characters in Lamiaceae. *Int. J. Plant Sci.* 178, 170–187. <https://doi.org/10.1086/690023>
- Hadley Wickham and Winston Chang (2017). devtools: Tools to Make Developing R Packages Easier. R package version 1.13.4. <https://CRAN.R-project.org/package=devtools>



## CONSIDERAÇÕES FINAIS

As interações e os padrões de visitaç o floral registrados nesta disserta o contribuem para ampliarmos o entendimento da import ncia de vespas para a manuten o de biodiversidade. Apesar de vespas e abelhas serem visitantes florais distintos,   poss vel concluir que ambos s o capazes de manter a diversidade vegetal em cen rios de extin o hipot ticos. Vespas t m sido negligenciadas como visitantes florais em planos de recupera o de  reas degradadas e estudos de impacto ambiental, apesar de serem de f cil manejo, identifica o e coleta.

Estudos que avaliam redes de intera o a partir de visita o floral t m crescido exponencialmente nos  ltimos anos, entretanto, poucos deles fazem compara es entre os visitantes estudados. Entender as diferen as entre cada tipo ou t xon de visitante pode trazer   tona importantes padr es para a manuten o de biodiversidade, bem como ampliar o conhecimento acerca das s ndromes de poliniza o das plantas. Fica evidente que as coletas realizadas nesta disserta o foram bastante localizadas, e as  reas amostradas podem sofrer influ ncia da urbaniza o do entorno. Por m, como foi realizada em uma  nica esta o do ano, n o sofre efeito das esp cies sociais de funda o independente (g neros *Polistes* e *Bombus*). Assim sendo,   bastante poss vel que as abund ncias dos visitantes florais estejam condizentes com a realidade das UCs estudadas. N o obstante, revela a import ncia da manuten o de UCs dentro de cidades para a preserva o da biodiversidade, al m do efeito positivo que tais ambientes podem trazer   popula o humana do entorno.

Esta disserta o tamb m traz   tona a import ncia de ampliarmos os estudos com visitantes florais menos “carism ticos”, uma vez que estes podem ser importantes para a manuten o dos ecossistemas. Al m disso, aponta para a import ncia daqueles visitantes florais menos frequentes, indicando que a alta riqueza de visitantes florais em ambientes subtropicais pode ser fundamental, mais do que umas poucas esp cies superabundantes. Portanto, os planos de manejo para manuten o de  reas nativas, ou de recupera o de  reas degradadas, devem focar na diversidade de visitantes florais, por exemplo propondo a es capazes de proporcionar alimento e abrigo para estas esp cies.

## REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ANTONINI, Yasmine et al. Diversidade e comportamento dos insetos visitantes florais de *Stachytarpheta glabra* Cham. (Verbenaceae), em uma área de campo ferruginoso, Ouro Preto, MG. **Neotropical Entomology**, [s. l.], v. 34, n. 4, p. 555–564, 2005. Disponível em: <[http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci\\_arttext&pid=S1519-566X2005000400004&lng=pt&nrm=iso&tlng=pt](http://www.scielo.br/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S1519-566X2005000400004&lng=pt&nrm=iso&tlng=pt)>
- BARBOSA, B. C.; PASCHOALINI, M. F.; PREZOTO, F. Temporal activity patterns and foraging behavior by social wasps (Hymenoptera, Polistinae) on fruits of *Mangifera indica* L. (anacardiaceae). **Sociobiology**, [s. l.], 2014.
- BRODMANN, Jennifer et al. Orchids mimic green-leaf volatiles to attract prey-hunting wasps for pollination. **Current Biology**, [s. l.], v. 18, n. 10, p. 740–744, 2008. Disponível em: <<http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S0960982208005265>>
- BRITO, Vinícius L. G. D. et al. Nectar production, reproductive success and the evolution of generalised pollination within a specialised pollen-rewarding plant family: a case study using *Miconia theizans*. **Plant Systematics and Evolution**, [s. l.], v. 303, n. 6, p. 709–718, 2017.
- DEL-CLARO, KLEBER; TOREZAN-SILINGARDI, HELENA M. Insect-plant interactions: new pathways to a better comprehension of ecological communities in neotropical savannas. **Neotropical Entomology**, [s. l.], v. 38, n. April, p. 159–164, 2009.
- ELISEI, Thiago et al. Uso da vespa social *Polistes versicolor* no controle de desfolhadores de eucalipto. **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, [s. l.], v. 45, n. 9, p. 958–964, 2010.
- HERMES, Marcel Gustavo; KÖHLER, Andreas. Chave ilustrada para as espécies de Vespidae... 59 66 HERMES, M. G.; KÖHLER, A. **Caderno de Pesquisa Serie Biologica**, [s. l.], v. 16, p. 65–115, 2004.
- LEWINSOHN, Thomas Michael et al. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, [s. l.], v. 113, n. 1, p. 174–184, 2006. Disponível em: <<http://doi.wiley.com/10.1111/j.0030-1299.2006.14583.x>>
- MELLO, Marco A. R. et al. High generalization in flower-visiting networks of social wasps. **Acta Oecologica**, [s. l.], v. 37, n. 1, p. 37–42, 2011. Disponível em: <<http://dx.doi.org/10.1016/j.actao.2010.11.004>>
- MICHELUTTI, Kamylla Balbuena et al. Opportunistic Strategies for Capture and Storage of Prey of Two Species of Social Wasps of the Genus *Polybia* Lapeletier (Vespidae, Polistinae, Epiponini). **Sociobiology**, [s. l.], v. 64, n. 1, p. 105, 2017. Disponível em: <<http://periodicos.uefs.br/index.php/sociobiology/article/view/1142>>
- PINHEIRO, Mardiore et al. Floral resources used by insects in a grassland community in Southern Brazil. **Revista Brasileira de Botânica**, [s. l.], 2008.
- PIRES, Carmen Sílvia Soares et al. Enfraquecimento e perda de colônias de abelhas no Brasil: Há casos de CCD? **Pesquisa Agropecuaria Brasileira**, [s. l.], v. 51, n. 5, p.

422–442, 2016.

PREZOTO, Fábio; BRAGA, Nayara. Predation of *Zaprionus indianus* (Diptera: Drosophilidae) by the social wasp *Synoeca cyanea* (Hymenoptera: Vespidae). **Florida Entomologist**, [s. l.], v. 96, n. 2, p. 670–672, 2013. Disponível em: <<http://www.bioone.org/doi/abs/10.1653/024.096.0243>>

PREZOTO, Fábio; MACHADO, Vera L. L. Predation of *Polistes (Aphanilopterus)* Vespidae) wasps on *Spodoptera frugiperda* (Smith) (Lepidoptera: Noctuidae) by means of measuring corn productivity. **Revista Brasileira de Zociências, Juiz de Fora**, [s. l.], v. 1, n. 1, p. 19–29, 1999.

SANTOS, Gilberto M. De M. et al. Utilização de frutos de cactos (Cactaceae) como recurso alimentar por vespas sociais (Hymenoptera, Vespidae, Polistinae) em uma área de caatinga (Ipirá, Bahia, Brasil). **Revista Brasileira de Zoologia**, [s. l.], v. 24, n. 4, p. 1052–1056, 2007.

SÜHS, Rafael Barbizan et al. Vespídeos (Hymenoptera, Vespidae) vetores de pólen de *Schinus terebinthifolius* Raddi (Anacardiaceae), Santa Cruz do Sul, RS, Brasil. **Brazilian Journal of Biosciences**, [s. l.], v. 7, n. 2, p. 138–143, 2009.

## MATERIAL SUPLEMENTAR

Tabela 6: Nome, acrônimos das espécies de plantas e atributos florais amostrados em campos, bordas e matas de unidades de conservação do sul do Brasil. Acro: acrônimo; AbCo: abertura da corola; ProfCo: Profundidade da corola; NFlor: Abundância floral; CorCat: variável categórica da cor; AltP: altura da planta.

Família	Espécie	Acrônimo	AbCo	ProfCo	NFlor	Cor	Cor Cat	AltP
Anacardiaceae	<i>Schinus terebinthifolius</i> Raddi	Sc_tere	2	2	1452	Branca	3	4150
	<i>Eryngium elegans</i> Cham. Et Schlecht.	Er_eleg	0.5	2	16744	Branca	3	480
Apiaceae	<i>Eryngium horridum</i> Malme	Er_horr	0.5	0.5	420	Branca	3	2000
	<i>Eryngium pristis</i> Cham. & Schltl.	Er_pris	0.5	1	3600	Branca	3	1800
	<i>Eryngium</i> sp.1	Er_sp1	0.5	2	8500	Branca	3	2000
Apocynaceae	<i>Forsteronia thyrsoides</i> (Vell.) Müll. Arg.	Fo_thyr	0.5	2	50	Branca	3	1500
Arecaceae	<i>Butia capitata</i> (Mart.) Becc.	Bu_capi	0.5	0.5	15000	Amarelo	1	3000
	<i>Achyrocline satureioides</i> (Lam.) DC.	Ac_satu	0.5	4	245	Amarelo	1	490
	<i>Aspilia montevidensis</i> (Spreng.) Kuntze	As_mont	0.5	6	13	Amarelo	1	260
	Asteraceae sp.11	As_n11	0	0	4	NI	8	600
	Asteraceae sp.12	As_n12	3	13	13	NI	8	1330
	Asteraceae sp.13	As_n13	0	0	500	NI	8	670
	<i>Baccharis anomala</i> DC.	Ba_anom	2	1.5	378	Branca	3	4000
	<i>Baccharis articulata</i> (Lam.) Pers.	Ba_arti	5	7	2100	Branca	3	530
	<i>Baccharis patens</i> Baker	Ba_pate	0.5	0.7	300	Branca	3	1100
Asteraceae	<i>Baccharis</i> sp.1	Ba_sp1	1	1	1702	Branca	3	2000
	<i>Baccharis tridentata</i> Vahl	Ba_trid	0.5	1.5	5280	Branca	3	1500
	<i>Baccharis trimera</i> (Less.) DC.	Ba_trim	1	4	1800	Branca	3	1200
	<i>Disynaphia ligulifolia</i> (Hook. & Arn.) R.M.King & H.Rob.	Di_ligu	0.5	7	1980	Branca	3	1900
	<i>Elephantopus mollis</i> Kunth	El_moll	0.5	7	68	Azul	2	1000
	<i>Eupatorium congestum</i> Hook. & Arn.	Eu_cong	1	6	264	Branca	3	570
	<i>Eupatorium</i> sp.1	Eu_sp1	0.5	0.7	6	Branca	3	1000
	<i>Eupatorium subhastatum</i> Hook. & Arn.	Eu_subh	0.5	5	19	Roxo	4	900

Continua...

## Continuação tabela 6

	<i>Eupatorium tanacetifolium</i> Gill. ex Hook. & Arn.	Eu_tana	0.8	10	784	Rosa	5	1100
	<i>Moquiinastrum polymorphum</i> (Less.) G. Sancho	Mo_poly	2	2	1836	Branca	3	2000
	<i>Pterocaulon angustifolium</i> DC.	Pt_angu	0.5	10	2090	Branca	3	630
	<i>Schlechtendalia luzulifolia</i> Less.	Sc_luzu	0.5	3	23	Amarelo	1	750
	<i>Vernonanthura nudiflora</i> (Less.) H.Rob.	Ve_nudi	1	5	1470	Roxo	4	1070
Balsaminaceae	<i>Impatiens balsamina mollis</i> G.Don.	Im_bals	1	0.8	40	Vermelha	7	770
Convolvulaceae	<i>Ipomoea cairica</i> (L.) Sweet	Ip_cair	15	20	7	Roxo	4	400
Euphorbiaceae	<i>Acalypha</i> sp.1	Ac_sp1	3	9	76	Azul	2	1600
	<i>Chamaecrista nictitans</i> (L.) Moench	Ch_nict	0	0	75	Amarelo	1	300
	<i>Desmodium cuneatum</i> Hook. & Arn.	De_cune	2	0.5	19	Rosa	5	2100
Fabaceae	<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze	Mi_bimu	0.5	2	90160	Branca	3	5000
	<i>Senna macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby	Se_macr	2	0.5	522	Amarelo	1	5000
Lamiaceae	<i>Cantinoa mutabilis</i> (Rich.) Harley & J.F.B. Pastore	Ca_muta	2	5	840	Azul	2	1930
	<i>Hyptis comaroides</i> (Briq.) Harley & J.F.B. Pastore	Hy_coma	1.5	7	93	Roxo	4	400
Loranthaceae	<i>Tripodanthus acutifolius</i> Thieg.	Tr_acut	0.5	0.7	2673	Branca	3	4000
	<i>Leandra australis</i> (Cham.) Cogn.	Le_aust	0.8	7	1568	Branca	3	2500
Melastomataceae	<i>Tibouchina cerastifolia</i> (Naud.) Cogn.	Ti_cera	3	10	2	Roxo	4	530
	<i>Tibouchina gracilis</i> (Bonpl.) Cogn.	Ti_grac	0.5	5	174	Roxo	4	970
Meliaceae	<i>Trichilia elegans</i> A. Juss.	Tr_eleg	3	5	480	Branca	3	5000
NI	Não identificada sp.1	NI_sp1	15	2	32	NI	8	1500
NI	Não identificada sp.2	NI_sp2	2	2.5	1350	NI	8	4800
	<i>Borreria eryngioides</i> Cham. & Schtdl.	Bo_eryn	2	4	104	Verde	6	2200
	<i>Borreria poaya</i> (A.St.-Hil.) DC.	Bo_poay	3	7	42	Roxo	4	300
Rubiaceae	<i>Galianthe fastigiata</i> Griseb.	Ga_fast	0.5	5	19	Branca	3	600
	<i>Psychotria brachyceras</i> Müll. Arg.	Ps_brac	5	11	140	Branca	3	2000
	<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schtdl.	Ps_leio	5	11	5000	Branca	3	2000

Tabela 7: Acrônimos das espécies de visitantes florais amostrados em campos, bordas e matas de unidades de conservação do sul do Brasil.

Família	Espécie	Acrônimo
	<i>Eufriesea</i> sp1	Eufri_sp1
	<i>Psaenythia</i> sp1	Psaen_sp1
	<i>Psaenythia</i> sp2	Psaen_sp2
	<i>Ceratina</i> sp1	Cerat_sp1
	<i>Apis mellífera</i> Linnaeus 1758	Apis_mel
Apidae	<i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787)	Bombu_mor
	<i>Leurotrigona muelleri</i> Friese, 1900	Leuro_mue
	<i>Melipona</i> sp1	Melip_sp1
	<i>Melipona</i> sp2	Melip_sp2
	<i>Melissodes</i> sp1	Melis_sp1
	<i>Trigona spinipes</i> Fabricius 1793	Trigo_spi
	<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier, 1789)	Xyloc_fro
	<i>Megachile</i> sp1	Megac_sp1
Megachilidae	<i>Megachile</i> sp3	Megac_sp3
	<i>Megachile</i> sp2	Megac_sp2
	<i>Augochloropsis cupreola</i> (Cockerell, 1900)	Augoc_cup
	<i>Augochloropsis trinitatis</i> Cockerell, 1925	Augoc_tri
	<i>Augochloropsis</i> sp1	Augoc_sp1
	<i>Augochloropsis</i> sp2	Augoc_sp2
Halictidae	<i>Augochloropsis ephyra</i>	Augoc_eph
	<i>Augochloropsis</i> sp3	Augoc_sp3
	<i>Augochloropsis discors</i>	Augoc_dis
	<i>Dialictus</i> sp1	Diali_sp1
Crabronidae	<i>Bembecinus</i> sp1	Bembe_sp1
Ichneumonidae	Ctenopelmatinae sp1	Apida_age
	<i>Pepsis</i> sp2	Pepsi_sp2
Pompilidae	<i>Pepsis</i> sp1	Pepsi_sp1
	<i>Alphamenes incertus</i> (Saussure 1875)	Alpha_inc
	<i>Agelaia multipicta</i> (Haliday, 1836)	Agela_mul
	<i>Brachigastra lecheguana</i> (Latreille, 1804)	Brach_lec
	Eumenine sp1	Eumen_sp1
	<i>Mischocyttarus</i> sp2	Misch_sp2
Vespidae	<i>Mischocyttarus drewseni</i> Saussure, 1857	Misch_dre
	<i>Mischocyttarus rotundicolis</i> (Cameron, 1912)	Misch_rot
	<i>Mischocyttarus</i> sp1	Misch_sp1
	<i>Pachymenes laeviventris</i> (Fox, 1899)	Pachy_lae
	<i>Pachymenes picturatus</i> Fox, 1899	Pachy_pic
	<i>Pachodynerus</i> sp1	Pacho_sp1
		Continua...

## Continuação tabela 7

	<i>Polistes cinerascens</i> Saussure, 1857	Polis_cin
	<i>Polybia ignobilis</i> (Haliday, 1836)	Polyb_ign
	<i>Polistes</i> sp1	Polis_sp1
	<i>Polybia scutellaris</i> (White, 1841)	Polyb_scu
Vespidae	<i>Polybia sericea</i> (Olivier, 1791)	Polyb_ser
	<i>Polybia</i> sp1	Polyb_sp1
	<i>Polistes versicolor</i> (Olivier, 1792)	Polis_ver
	<i>Synoeca cyanea</i> (Fabricius, 1775)	Synoe_cya
	<i>Zetus argillaceum</i> (Linnaeus, 1758)	Zetus_arg

---

Tabela 8: Escores das espécies de plantas para os dois primeiros eixos da Análise de Componente Principal (PCA) de acordo com os CWM's de cada espécie de visitante floral indicando a correspondência entre as espécies e seus respectivos eixos. Acrônimos conforme material suplementa.

Planta	PC1	PC2	Planta	PC1	PC2
Ac_satu	0.010	-0.042	Eu_sp1	0.000	0.000
Ac_sp1	0.034	0.018	Eu_subh	0.017	-0.022
As_mont	0.023	-0.119	Eu_tana	0.027	-0.020
As_n11	0.010	0.000	Fo_thyr	0.008	-0.011
As_n12	0.013	-0.046	Ga_fast	0.033	-0.096
As_n13	0.010	-0.001	Hy_coma	0.018	-0.057
Ba_anom	0.921	0.303	Im_bals	0.003	-0.013
Ba_arti	0.012	-0.036	Ip_cair	0.000	0.000
Ba_pate	0.016	-0.053	Le_aust	0.027	-0.010
Ba_sp1	0.055	-0.002	Mi_bimu	0.043	-0.044
Ba_trid	0.131	-0.003	Mo_poly	0.014	-0.002
Ba_trim	0.043	-0.002	NI_sp1	0.008	-0.013
Bo_eryn	0.044	-0.016	NI_sp2	0.054	-0.015
Bo_poay	0.001	0.000	Ps_brac	0.034	-0.023
Bu_capi	0.029	-0.059	Ps_leio	0.016	-0.002
Ca_muta	0.112	-0.211	Pt_angu	0.133	-0.236
Ch_nict	0.027	-0.007	Sc_luzu	0.012	-0.020
De_cune	0.010	-0.004	Sc_tere	0.016	-0.024
Di_ligu	0.075	-0.007	Se_macr	0.057	0.033
El_moll	0.112	-0.070	Ti_cera	0.010	-0.014
Er_eleg	0.015	-0.027	Ti_grac	0.096	-0.040
Er_horr	0.045	0.017	Tr_acut	0.016	-0.002
Er_pris	0.008	-0.001	Tr_eleg	0.000	0.000
Er_sp1	0.021	-0.035	Ve_nudi	0.225	-0.868
Eu_cong	0.002	-0.010			



Tabela 9: Vespas visitantes florais de plantas em campo, borda e mata de unidades de conservação do sul do Brasil.

Plantas	Ac_satu	Ac_sp1	As_mont	As_n12	Ba_anom	Ba_arti	Ba_pate	Ba_sp1	Ba_trid	Bo_eryn	Bo_poay
Campo	x		x	x		x	x		x		x
Mata		x								x	
Borda					x			x			
Agela_mul	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Alpha_inc	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Bembe_sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Brach_lec	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Cteno_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eumen_sp1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
Misch_dre	1	0	0	2	0	0	1	0	1	0	0
Misch_rot	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Misch_sp1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Misch_sp2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pacho_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pachy_lae	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Pachy_pic	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
Pepsi_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pepsi_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polis_cin	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Polis_sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Polis_ver	0	1	0	0	5	0	0	1	0	0	0
Polyb_ign	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Polyb_scu	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Polyb_ser	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0
Polyb_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Synoe_cya	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zetus_arg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Continua...

Continuação tabala 9

Plantas	Ca_muta	De_cune	Di_ligu	Er_eleg	Er_horr	Er_sp1	Eu_cong	Eu_subh	Eu_tana	Fo_thyr	Ga_fast
Campo			x	x	x	x	x	x			x
Mata										x	
Borda	x	x	x						x		
Agela_mul	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Alpha_inc	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bembe_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brach_lec	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cteno_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eumen_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Misch_dre	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
Misch_rot	0	0	2	2	0	0	0	3	0	0	1
Misch_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Misch_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pacho_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pachy_lae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pachy_pic	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Pepsi_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pepsi_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Polis_cin	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Polis_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polis_ver	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polyb_ign	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0
Polyb_scu	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polyb_ser	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polyb_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Synoe_cya	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Zetus_arg	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Continua...

Continuação tabela 9

Plantas	Hy_coma	Mi_bimu	NI_sp1	Ps_brac	Pt_angu	Se_macr	Ti_grac	Tr_eleg	Ve_nudi
Campo	x				x		x		x
Mata				x				x	
Borda		x	x			x			
Agela_mul	0	0	0	3	0	0	0	0	0
Alpha_inc	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Bembe_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Brach_lec	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cteno_sp1	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Eumen_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Misch_dre	0	0	0	0	2	0	0	0	1
Misch_rot	0	0	0	0	3	0	1	0	0
Misch_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Misch_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pacho_sp1	0	0	2	0	0	0	0	0	0
Pachy_lae	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Pachy_pic	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Pepsi_sp1	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Pepsi_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polis_cin	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polis_sp1	0	0	0	0	6	0	0	0	0
Polis_ver	0	0	0	0	0	2	0	0	0
Polyb_ign	0	0	0	0	0	0	1	0	0
Polyb_scu	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Polyb_ser	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polyb_sp1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Synoe_cya	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Zetus_arg	1	1	0	0	1	0	0	0	0

Tabela 10: Abelhas visitantes florais de plantas em campo, borda e mata de unidades de conservação do sul do Brasil.

Plantas	Ac_satu	As_mont	As_n11	Ba_anom	Ba_arti	Ba_sp1	Ba_trid	Ba_trim	Bo_eryn	Bo_poay	Bu_capi
Campo	x	x			x		x			x	x
Mata									x		
Borda			x	x		x		x			
Augoc_eph	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp2	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
Augoc_sp3	0	0	0	0	1	4	0	0	0	0	0
Augoc_tri	0	0	0	1	0	0	0	2	0	0	0
Bombu_mor	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cerat_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diali_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Eufri_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leuro_mue	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	19
Megac_sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Megac_sp2	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Megac_sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melip_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melip_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melis_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psaen_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psaen_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trigo_spi	0	0	0	1	0	0	2	0	3	0	0
Xyloc_fro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Continua...

Continuação tabela 10...

Plantas	Ca_muta	Ch_nict	Di_ligu	El_moll	Er_eleg	Er_pris	Eu_sp1	Eu_tana	Ga_fast	Im_bals	Ip_cair	Le_aust
Campo		x	x		x	x			x			
Mata							x			x		
Borda	x		x	x				x			x	x
Augoc_eph	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp3	1	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1
Augoc_tri	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
Bombu_mor	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cerat_sp1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diali_sp1	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0
Eufri_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Leuro_mue	1	0	0	0	0	0	0	0	2	1	0	0
Megac_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Megac_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Megac_sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
Melip_sp1	2	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
Melip_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melis_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psaen_sp1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
Psaen_sp2	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Trigo_spi	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Xyloc_fro	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Continua...

Continuação tabela 10

Plantas	Mi_bimu	NI_sp1	NI_sp2	Ps_brac	Pt_angu	Sc_luzu	Sc_tere	Se_macr	Ti_cera	Ti_grac	Ve_nudi
Campo					x	x			x	x	x
Mata				x							
Borda	x	x	x				x	x			
Augoc_eph	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Augoc_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Augoc_sp3	0	1	0	0	1	0	0	0	1	3	0
Augoc_tri	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
Bombu_mor	4	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
Cerat_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diali_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Eufri_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Leuro_mue	0	0	0	1	2	2	3	0	0	0	1
Megac_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Megac_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Megac_sp3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Melip_sp1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
Melip_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
Melis_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Psaen_sp1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Psaen_sp2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trigo_spi	0	0	4	2	0	0	0	0	0	0	0
Xyloc_fro	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0