



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

**Influência da composição da paisagem na
estruturação da assembleia de abelhas e na
polinização do maracujá**

Luan Santos Souza

Orientador: Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni

Coorientadora: Dra. Carmen Silvia Soares Pires

Brasília, DF

Novembro de 2021



Universidade de Brasília
Instituto de Ciências Biológicas
Programa de Pós-Graduação em Ecologia

Influência da composição da paisagem na estruturação da assembleia de abelhas e na polinização do maracujá

Luan Santos Souza

Orientador: Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni

Coorientadora: Dra. Carmen Silvia Soares Pires

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade
de Brasília, como requisito
parcial para obtenção do
título de Mestre em Ecologia

Brasília, DF

Novembro de 2021

Influência da composição da paisagem na estruturação da assembleia de abelhas
e na polinização do maracujá

Luan Santos Souza

Dissertação apresentada ao
Programa de Pós-Graduação
em Ecologia da Universidade
de Brasília, como requisito
parcial para obtenção do
título de Mestre em Ecologia

Data da defesa: 29/11/2021

Banca examinadora

Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni (Presidente/Orientador)
Departamento de Ecologia/UnB

Profa. Dra. Marina Regina Frizzas (Titular)
Departamento de Zoologia/UnB

Profa. Dra. Cláudia Inês da Silva (Titular)
Departamento de Ciências Ambientais/UFSCar

Profa. Dra. Ludmilla Moura de Souza Aguiar (Suplente)
Departamento de Zoologia/UnB

Brasília, DF

Novembro de 2021

AGRADECIMENTOS

Agradeço à Universidade de Brasília e ao programa de pós-graduação em Ecologia pela oportunidade de fazer parte desse time nesses últimos dois anos e meio. Nesse período, tive a oportunidade de crescer imensamente como pessoa e como profissional e me sinto realizado por poder contribuir para a ciência do nosso país. Meu muito obrigado a todos os docentes que, mesmo com todos os desafios, principalmente em decorrência da pandemia, deram o seu melhor e puderam compartilhar com excelência parte do seu conhecimento conosco. Agradeço a CAPES pela bolsa de estudos que me manteve durante dois anos, e pelo auxílio financeiro através do PROEX. Ao CNPq, A.B.E.L.H.A., IBAMA, MCTI (processo 400555/2018-2), FAPDF (processo 00193.0000054/2019-37) pelo suporte financeiro, sendo toda essa ajuda essencial para a execução e conclusão desse trabalho.

Agradeço ao meu orientador Pedro Togni pela parceria, pela motivação, pela insistência em acreditar em mim desde a graduação, e por se fazer presente a qualquer hora, para o que precisar. Parabéns por desempenhar tão bem esse trabalho que imagino ser tão difícil e desgastante que é a orientação. Você é e sempre será um exemplo a ser seguido. À minha coorientadora Carmen Pires, pela troca de conhecimento ao longo dos últimos quatro anos e por jamais ter medido quaisquer esforços, se colocando sempre à disposição. Obrigado por me acolher com tanto carinho e humildade. Ao professor Antônio Aguiar, pela identificação dos espécimes, pela prontidão a todo momento, pelas reflexões, parceria e por sempre acreditar no nosso potencial. Contem comigo.

Aos produtores rurais, em especial à Jessika, Júlio, Gerson, Márcio e Tânia, minha eterna gratidão. Sem o apoio de vocês esse trabalho jamais teria acontecido. Agradeço pelo suporte à ciência e por confiarem e acreditarem no nosso trabalho.

Agradeço ao Laboratório de Ecologia e Biossegurança da EMBRAPA Cenargen e ao Laboratório de Ecologia de Insetos da UnB por toda a estrutura, equipamentos e ferramentas fornecidos para a execução desse trabalho. Agradeço ao professor Edison Sujii pela troca de conhecimento e pelo incentivo a aprofundar meus estudos em relação à polinização do maracujazeiro no mestrado.

Agradeço aos amigos e colegas que me apoiaram ao longo dessa trajetória, em especial a Ana, Rafinha, Dany, Amanda, Michelle, Rafa, Lucas, Gustavo, Davi, Raquel, Ana Clara, Roberta, Raíssa, Daniel, Maycon, Aline, Erika, Darah, Bruna, Vanessa, Sheila, João, Carol, Bruno, Ruan, Samuel. Muito obrigado pela amizade, pelo apoio moral, pelos inúmeros momentos de alegria e sufoco compartilhados, e/ou pela grande ajuda nas coletas de campo e triagem de material. Vocês somaram demais!

Minha eterna gratidão aos meus maiores fãs de toda a vida: meus pais. Vocês são o grande motivo da minha persistência de ter chegado até aqui. Obrigado pelo amor incondicional e por terem dado o sangue pela minha felicidade e pelo meu futuro. Agradeço por todos os ensinamentos, e por terem aberto mão da sua própria educação para torná-la alcançável a qualquer custo para mim e para meu irmão. A propósito, obrigado Lucas pela amizade e por sempre enaltecer o meu potencial.

Ao meu namorado, Victor, obrigado por todo o apoio, por toda a parceria, credibilidade e pelas dezenas de apresentações assistidas nesses últimos cinco anos. Obrigado por ser meu melhor amigo e por nunca ter soltado minha mão, especialmente nos momentos mais difíceis. Amo você!

A todos, novamente, o meu muito obrigado!

SUMÁRIO

AGRADECIMENTOS	4
RESUMO	7
ABSTRACT	8
INTRODUÇÃO	9
MATERIAL E MÉTODOS	12
• <i>Áreas de estudo</i>	12
• <i>Análise da paisagem</i>	13
• <i>Amostragem de abelhas</i>	14
• <i>Análise da polinização</i>	15
• <i>Análises estatísticas</i>	17
RESULTADOS	19
• <i>Análise da paisagem</i>	19
• <i>Assembleia de abelhas visitantes florais do maracujá</i>	20
• <i>Relação entre abelhas polinizadoras e não polinizadoras</i>	28
• <i>Polinização do maracujazeiro</i>	31
DISCUSSÃO	35
CONCLUSÃO	41
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	42

RESUMO

A perda de áreas naturais ocasiona a redução de locais para nidificação de abelhas polinizadoras do maracujá e pode favorecer a dominância de abelhas pilhadoras. Esses fatores podem atuar simultaneamente, possivelmente ocasionando um déficit de polinização nessa cultura. Dessa forma, é importante que sejam avaliados os padrões de dominância e uso de recurso por abelhas pilhadoras associados a características da paisagem para determinar se existem efeitos negativos diretos, indiretos ou até mesmo combinados sobre a polinização do maracujá. O objetivo deste estudo foi avaliar como a composição da paisagem afeta a estrutura das assembleias de abelhas visitantes florais do maracujazeiro e suas possíveis implicações na produção da cultura. O estudo foi realizado no Distrito Federal, Brasil, em quatro cultivos de maracujá-azedo, de janeiro a maio de 2021. A composição da paisagem foi avaliada pelos diferentes tipos de cobertura do solo circundantes aos cultivos através de buffers de 3500m de raio. As amostragens de abelhas visitantes florais foram realizadas em 140 horas de esforço total. Para a análise de polinização, em cada cultivo foram estabelecidos tratamentos de polinização por abelhas, polinização por abelhas + manual, e polinização manual em 150 flores por tratamento. Foi demonstrado que paisagens mais homogêneas promovem a dominância de abelhas pilhadoras que, por sua vez, modulam a riqueza, abundância e a composição das assembleias, impactando negativamente o grupo de abelhas polinizadoras. Essa correlação negativa atua especialmente sobre abelhas carpinteiras do gênero *Xylocopa*, o principal polinizador do maracujá. Logo, houve um déficit de polinização nas áreas estudadas, provocado pelo efeito aditivo da simplificação da paisagem e da pilhagem de recurso e dominância de abelhas pilhadoras sobre as espécies de abelhas polinizadoras. Portanto, a perda de hábitat proporciona a ocorrência de abelhas pilhadoras e a homogeneização da assembleia de polinizadores, impactando negativamente a polinização e produção do maracujazeiro.

Palavras-chave: Serviços ecossistêmicos, Abelhas carpinteiras, Mamangavas, Abelhas pilhadoras, Dominância, Biodiversidade, Cerrado, Conservação da paisagem

ABSTRACT

The loss of natural areas causes a reduction of nesting sites for passion fruit pollinating bees and may favor the dominance of robber bees. Both factors are supposed to act simultaneously, possibly causing a pollination deficit in this crop. Thus, it is relevant to evaluate the patterns of resource dominance and looting by robber bees associated with landscape features to determine whether there are negative direct, indirect, or even combined effects on passion-fruit pollination. We evaluate how landscape composition affects the structure of floral visiting bee assemblages of passion fruit trees and their possible implications on crop yield. The study was carried out in four farms producing passion fruit in the Brazilian Federal District from January to May 2021. Landscape composition was analyzed considering the different land cover types around the crops through 3500m radio buffers. The bee sampling was conducted during 140 hours of total effort. For pollination analysis, we established treatments of bee pollination, bee + manual pollination and manual pollination in 150 flowers per treatment. We demonstrate that more homogeneous landscapes promote the dominance of robber bees, modulating the richness, abundance and composition of bee assemblages, negatively impacting the pollinator bee group. Such negative correlation affects especially carpenter bees of the genus *Xylocopa*, the main pollinators of passion fruit trees. Therefore, there was a pollination deficit in the studied areas caused by the additive effect of landscape simplification and resource looting and dominance of robber bees on the bee pollinator species. We conclude that habitat loss favors the occurrence of robber bees and the homogenization of the pollinator assemblage, negatively impacting passion fruit pollination and yield.

Keywords: Ecosystem services, Carpenter bees, Robber bees, Dominance, Biodiversity, Cerrado, Landscape conservation

INTRODUÇÃO

A polinização é um serviço ecossistêmico chave para a agricultura, com alto valor econômico agregado, especialmente para culturas dependentes da polinização (BPBES & REBIPP 2019). No Brasil, estima-se que o valor do serviço de polinização promovido por insetos na produção de alimentos gira em torno de R\$ 43 bilhões por ano (BPBES & REBIPP 2019). Evidências recentes demonstram que a polinização é mais eficiente quando provida por uma maior riqueza e diversidade de visitantes florais (Garibaldi *et al.* 2016, Dainese *et al.* 2019), especialmente por insetos silvestres (Garibaldi *et al.* 2013). Para culturas dependentes da polinização, o declínio de polinizadores provoca uma redução na produtividade e uma maior expansão das áreas agrícolas para suprir essa carência produtiva (Aizen *et al.* 2009). Ao mesmo tempo, a perda de áreas naturais reduz os locais para nidificação de muitos insetos polinizadores, comprometendo especialmente abelhas solitárias não manejadas, que dependem altamente de áreas nativas para sua subsistência (Vanbergen *et al.* 2013, Cardoso & Gonçalves 2018).

A contínua fragmentação de habitats naturais é especialmente preocupante nos trópicos (Basu *et al.* 2016), onde há uma grande diversidade de espécies de abelhas aptas a polinizar diferentes culturas (Freitas *et al.* 2009). Consequentemente, com a perda e fragmentação do habitat, pode haver uma homogeneização das assembleias locais de abelhas pela dominância de algumas poucas espécies generalistas (Brown & Paxton 2009, Metzger *et al.* 2019, Garibaldi *et al.* 2021) aptas a explorarem habitats degradados (e.g. *Apis mellifera*, *Trigona spinipes*) (Gianinni *et al.* 2015, Garibaldi *et al.* 2021). A diminuição da diversidade de espécies também reduz a diversidade funcional de polinizadores, reduzindo a capacidade de polinização de múltiplas culturas (Petchey & Gaston 2002, Martins *et al.* 2015).

A diversidade funcional compreende diferentes comportamentos, formas e tamanhos de abelhas (Hoehn *et al.* 2008, Martins *et al.* 2015), que quando impactada, ocasiona uma perda de características distintas, onde espécies remanescentes com características semelhantes polinizam uma quantidade reduzida de culturas (Fründ *et al.* 2013, Hass *et al.* 2018). A homogeneização biótica e de traços funcionais das espécies pode provocar um déficit de polinização, comprometendo a produção e a produtividade especialmente de culturas que apresentam dependência essencial de polinizadores (>90%), como é o caso da abóbora, acerola, caju, cupuaçu, pequi e maracujá (BPBES & REBIPP 2019). Com isso, na ausência de polinizadores, não apenas a produção é afetada, como também o rendimento econômico, podendo causar altos prejuízos aos produtores (Vaissière *et al.* 2011).

Nesse contexto, tendo o Brasil como maior produtor do mundo (Cavalcante *et al.* 2016), o maracujá (*Passiflora edulis* Sims f. *flavicarpa* Deg.) (Passifloraceae) é uma planta que, em decorrência do tamanho, autoincompatibilidade e alogamia das flores, necessita de abelhas de grande porte para sua reprodução (Cobert & Willmer 1980). Nessa cultura destacam-se as abelhas carpinteiras do gênero *Xylocopa* como principais polinizadoras devido ao seu tamanho (Yamamoto *et al.* 2012). Abelhas carpinteiras são majoritariamente solitárias e generalistas, e possuem hábitos de nidificação em troncos de madeira mole na vegetação arbórea (Junqueira *et al.* 2012, Requier & Leonhardt 2020). Dessa forma, além dos recursos florais para a alimentação, esse grupo apresenta alta dependência de áreas de vegetação natural para nidificação, sendo altamente sensíveis a fragmentação do habitat (Da Silva *et al.* 2018). Na carência desses polinizadores nas áreas de plantio, a produção comercial do maracujá ocorre pela polinização manual, realizada por trabalhadores rurais (Gontijo 2017, Wurz *et al.* 2021). Entretanto, embora eficiente, a polinização manual além de aumentar os custos de produção, que podem

atingir valores superiores a R\$ 14.000,00 por hectare, acaba ignorando a necessidade de conservação de insetos polinizadores (Viera *et al.* 2010, Wurz *et al.* 2021).

Abelhas de pequeno porte, por outro lado, inviabilizam a polinização do maracujá por acessarem facilmente os recursos alimentares sem que as flores sejam beneficiadas pela fertilização, o que as caracteriza como pilhadoras (Silveira *et al.* 2012, Yamamoto *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2014). As pilhadoras são, em sua maioria, abelhas sociais e supergeneralistas que apresentam capacidade de se adaptarem a habitats degradados (Oliveira & Frizzas 2014; Giannini *et al.* 2015). Em cenários de conversão de áreas naturais, essas abelhas mantêm suas colônias pela superexploração das espécies vegetais agrícolas (Giannini *et al.* 2015, Herbertsson *et al.* 2016, Quinlan *et al.* 2021). Ainda, de acordo com Garibaldi *et al.* (2021), a homogeneização da paisagem também aumenta a dominância dessas abelhas em áreas de cultivo, o que pode intensificar a pilhagem de recurso e ocasionar a exclusão competitiva de outras espécies capazes de efetivamente realizar a polinização.

Assim, a mudança no uso do solo associada à degradação das áreas naturais pela expansão de áreas agrícolas e urbanas pode diminuir a ocorrência de abelhas polinizadoras em plantios de maracujá, favorecendo principalmente a ocorrência de abelhas pilhadoras. A redução de locais para nidificação de polinizadores (Silva *et al.* 2019) e a dominância de pilhadoras (Giannini *et al.* 2015, Garibaldi *et al.* 2021) são fatores que podem atuar de forma conjunta sobre a polinização do maracujá, possivelmente ocasionando um déficit de polinização nessa cultura. Dessa forma, é importante que sejam avaliados os padrões de dominância e pilhagem de recurso associados a características da paisagem para determinar os possíveis efeitos diretos, indiretos ou até mesmo aditivos sobre a polinização do maracujá.

O objetivo do presente estudo foi avaliar como a composição da paisagem ao redor de áreas de cultivo de maracujá afeta a estrutura das assembleias de abelhas visitantes florais do maracujazeiro e suas possíveis implicações na produção da cultura. Espera-se que plantios inseridos em paisagens com baixos percentuais de vegetação nativa comportem assembleias de abelhas dominadas por abelhas pilhadoras. Consequentemente, uma maior dominância de abelhas pilhadoras deve reduzir localmente a abundância e riqueza de abelhas efetivas na polinização do maracujá. Essa correlação negativa pode ser explicada principalmente pelos efeitos das abelhas pilhadoras sobre grupos específicos de polinizadores do maracujá como as abelhas do gênero *Xylocopa*. Portanto, espera-se que paisagens dominadas pelo uso agrícola em larga escala tenham um efeito combinado de redução das áreas de nidificação para abelhas polinizadoras com o favorecimento de abelhas pilhadoras dominantes, contribuindo para um déficit de polinização na cultura.

MATERIAL E MÉTODOS

- *Áreas de estudo*

O estudo foi realizado no Distrito Federal, Brasil (15°37'S/47°37'O) em quatro propriedades produtoras de maracujá-azedo (var. BRS Gigante Amarelo), no período de janeiro a maio de 2021. Este período correspondeu a época de floração dos maracujazeiros nas propriedades amostradas. A distância mínima entre as áreas de plantio de maracujá foi de 7 km. Para a escolha das áreas de estudo, essa distância de 7 km foi estabelecida considerando a distância média do voo das abelhas polinizadoras do maracujá *Xylocopa* spp. e *Bombus* spp. ($2,12 \pm 2,98$ km) (Zurbuchen *et al.* 2010, Giannini *et al.* 2014). As propriedades eram caracterizadas pelo emprego majoritário de mão de obra familiar no manejo dos cultivos, incluindo a polinização das flores de maracujá. Os

plantios de maracujá apresentavam uma área média de $1,60 \pm 1,20$ hectares, com um stand de aproximadamente 1000 plantas por propriedade, conduzidas através de espaldeiras verticais. O espaçamento utilizado foi de 2 m entre plantas e 3 m entre linhas. Todas as propriedades produziam a cultura no sistema de manejo convencional. Para o controle de pragas, uma variedade de pesticidas sistêmicos era aplicada pelo menos a cada 15 dias para o controle de pragas como tripes, besouros e lagartas. Os pesticidas eram aplicados no fim da tarde, para atenuar o efeito direto sobre os polinizadores. As plantas daninhas eram removidas com a aplicação de herbicidas químicos.

As áreas de estudo estão localizadas no bioma Cerrado, a savana tropical brasileira. O Cerrado é um dos biomas mais diversos ricos do mundo, com alto grau de endemismo e abriga fitofisionomias que variam entre formações florestais densas, formações savânicas e áreas campestres (Ribeiro & Walter 1998). É um bioma severamente ameaçado pela expansão agrícola e considerado um dos *hotspots* globais de biodiversidade prioritários para conservação (Myers 2000). A diversidade de abelhas nesse bioma corresponde a 35% de todas as espécies presentes na região Neotropical (Cavalcanti & Joly 2002). As propriedades amostradas estão inseridas em uma matriz majoritariamente agrícola intercalada por pequenos fragmentos de vegetação nativa. O clima da região é tropical úmido (Aw), com inverno seco (de maio a setembro) e chuvas intensas no verão (outubro a abril), de acordo com a classificação de Köppen (Da Silva *et al.* 2008). A precipitação média anual varia de 1.400 a 1.600 mm, com altitude de 1.100 m e temperatura média anual de 24 °C (Dias Cardoso *et al.* 2014, Sano *et al.* 2019).

- *Análise da paisagem*

Para caracterizar as diferenças na estrutura das paisagens ao redor das áreas de estudo e relacioná-las com os dados sobre as abelhas e polinização, foi realizada uma

caracterização da composição da paisagem. Foram analisados os tipos de uso do solo em buffers de 3.500 m de raio, partindo do centro das áreas de cultivos. Os buffers foram estabelecidos considerando a capacidade média de voo de abelhas de grande porte segundo Zurbuchen *et al.* (2010). Para isso, foi utilizada a quinta coleção do mapa do bioma Cerrado do ano de 2019, do Projeto de Mapeamento Anual do Uso e Cobertura da Terra no Brasil (MapBiomas) (Souza *et al.* 2020). A classificação das áreas e sua medição no mapa através dos buffers foram realizadas com o software QGIS 3.20.2, utilizando o complemento MMQGIS (QGIS Development Team 2021). Posteriormente, foi avaliada a proporção de nove tipos de cobertura do solo encontradas nos buffers pré-definidos por meio da métrica “*landscape proportion*” com o complemento Landscape Ecology Statistics como uma métrica de composição da paisagem (Jung 2019). O mapa utilizado conta com dados validados com resolução de 30 m e com um sistema de classificação pixel a pixel através de imagens de satélites Landsat.

- *Amostragem de abelhas*

Para a caracterização da fauna de abelhas nas propriedades, foram efetuadas coletas ativas das abelhas visitantes florais do maracujá diretamente sobre as flores. Todas as abelhas observadas interagindo com as flores foram coletadas com potes plásticos. As abelhas foram coletadas apenas quando tinham finalizado a interação com as flores de maracujá. Estabelecemos intervalos de coleta de 40 a 60 minutos por propriedade, entre 12h00 e 16h00, que corresponde ao período de abertura das flores e maior disponibilidade de recurso para as abelhas. Para obtermos os dados do número de flores como uma medida de disponibilidade de recurso para os visitantes florais no cultivo de maracujá, em cada amostragem, foi contabilizado o número de flores em quatro corredores (entrelinhas das espaldeiras), e após, o valor médio de flores por corredor foi

multiplicado pelo número total de corredores no cultivo. As coletas foram realizadas durante 17 dias, com esforço amostral de 35 horas por propriedade e 140 horas de esforço amostral total.

Os espécimes coletados foram levados ao laboratório para triagem e identificação. A identificação dos espécimes foi realizada até o menor nível taxonômico possível taxonomista Antônio Aguiar, utilizando as chaves de identificação de Silveira *et al.* (2002), Marchi & Alves-dos-Santos (2013) e Mawdsley (2018). Os vouchers das espécies foram depositados na Coleção Entomológica da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia e na Coleção de Entomologia do Departamento de Zoologia da Universidade de Brasília (DZUB). Os espécimes foram classificados em polinizadores efetivos ou pilhadores de pólen e néctar seguindo as medições do tamanho corporal das espécies e o seu comportamento de forrageamento, conforme proposto por Yamamoto *et al.* (2012) e Oliveira *et al.* (2014). Abelhas grandes (altura do tórax > 0,6 cm) foram classificadas como polinizadoras (efetivas ou eventuais) devido a sua capacidade de tocar nas estruturas reprodutivas das flores e efetivamente atuar na transferência de pólen entre flores (Kishore *et al.* 2010, Junqueira *et al.* 2016). As abelhas pequenas (altura do tórax < 0,6 cm) foram classificadas como visitantes florais não polinizadores devido a sua incapacidade de realizar a transferência de pólen para os estigmas. O comportamento de forrageamento dessas abelhas nas flores observadas em campo e dados da literatura foram utilizados para classificar as abelhas pequenas em pilhadoras de pólen e néctar (Yamamoto *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2014).

- *Análise da polinização*

Para avaliar se existe déficit de polinização nas áreas de cultivo de maracujá estudadas, foi realizado um experimento de exclusão, seguindo protocolos propostos por

Dafni (1992). Foram estabelecidos os seguintes tratamentos: T1) controle - polinização por abelhas, T2) polinização por abelhas + polinização manual e T3) polinização manual exclusiva. No controle, foi permitida a polinização natural por abelhas. No tratamento de polinização por abelhas e polinização manual, além da polinização natural realizada por abelhas, as flores foram polinizadas manualmente com a ponta dos dedos, usando a mesma técnica praticada pelos produtores (Gontijo, 2017). No tratamento de polinização manual exclusiva, as flores foram ensacadas ainda em estágio de botões em pré-antese com sacos de voile medindo 20 x10 cm, para excluir o efeito das abelhas na polinização. Durante a abertura das flores, estas foram desensacadas, polinizadas manualmente de modo cruzado, reensacadas e devidamente marcadas com fitas. Os tratamentos foram aplicados nas flores nos meses de março, abril e maio de 2021, de acordo com a disponibilidade de flores em cada propriedade. Ao final, foram marcadas 150 flores por tratamento e controle em cada propriedade, totalizando 450 flores por propriedade e 1.800 flores no total. As flores dos diferentes tratamentos e controle estavam distribuídas aleatoriamente nas propriedades. Um número igual de flores por tratamento era marcado em cada dia de montagem do experimento. Todas as flores utilizadas nos tratamentos foram acompanhadas até a frutificação.

Os frutos de todas as propriedades foram colhidos em maio e junho de 2021, no estágio de amadurecimento (45 dias após antese) (Faleiro & Junqueira 2016). Para avaliar o efeito dos tratamentos na produtividade da cultura, medimos a massa (g), o comprimento (cm), diâmetro dos frutos (cm) e a massa da polpa (g) (principal finalidade para a comercialização) (Faleiro *et al.* 2019). Os parâmetros relativos ao tamanho foram medidos com um paquímetro e a massa dos frutos e polpa foram medidos em uma balança analítica digital (0.01 g) (SQ-3313 Só Qualidade). Para avaliar a eficiência da polinização no potencial reprodutivo dos maracujazeiros foi contabilizado o número total

de sementes formadas de cada fruto nos três tratamentos. Após remoção das sementes dos frutos, as sementes foram secas em estufa (MA037 Marconi), a 105 °C, até atingirem peso constante para facilitar a contagem.

Ao final dos experimentos, a propriedade IV foi excluída das análises de produtividade e reprodução das plantas devido à baixa produção de frutos (n=8) nos diferentes tratamentos. Isso ocorreu devido à alta quantidade de abelhas pilhadoras encontradas nessa propriedade, que não permitiram um número de amostras suficientes para comparação entre os tratamentos (ver Resultados).

- *Análises estatísticas*

Para comparar a riqueza e a distribuição da abundância nas assembleias de abelhas entre as propriedades amostradas, foi calculada a riqueza estimada de espécies (Sest) pelo estimador Chao-1, a equitabilidade de Pielou (J) e a dominância de Berger-Parker (B-P). Para cada área, foi calculada também a curva de rarefação de espécies e a diversidade de Shannon seguida de uma comparação par a par entre elas pelo teste t modificado (teste de Hutchinson) (Zar 2005). Os intervalos de confiança foram calculados pela randomização dos dados 9999 vezes através do método de bootstrap. Para avaliar se a abundância de abelhas era afetada pelo grupo funcional (polinizador ou pilhador) independente da propriedade, foi ajustado um Modelo Linear Generalizado (GLM), com distribuição binomial negativa, devido à sobredispersão dos dados. A abundância total de abelhas por espécie em cada propriedade foi utilizada como variável resposta e os grupos funcionais como variável preditora. A significância do modelo foi obtida por uma Análise de DEVIANCE (ANODEV) com um teste χ^2 (Crawley 2007). A diferença nos níveis das variáveis foi obtida por uma análise de contraste de modelos. O modelo final passou por uma análise de resíduos para garantir a qualidade do ajuste do modelo (Zurr *et al.* 2007).

Foi realizada uma análise de similaridade percentual (SIMPER) utilizando o índice de Bray-Curtis para identificar as espécies que mais contribuíram para as diferenças nas assembleias amostradas entre as propriedades, utilizando dados transformados em raiz quadrada (para equilibrar o peso entre espécies raras e dominantes) (Krebs 1999). Desta forma, foi possível observar a dissimilaridade na composição das assembleias de abelhas entre áreas e determinar quais espécies mais contribuíram para essas diferenças. Para testar a significância das diferenças entre as assembleias de abelhas das áreas amostradas, foi realizada uma Análise de Similaridades (ANOSIM) utilizando o índice de Bray-Curtis com 9999 permutações (Krebs 1999).

Para verificar os possíveis efeitos das abelhas pilhadoras sobre as abelhas polinizadoras foram ajustadas diferentes análises de correlação. Para dados com distribuição normal, foi utilizado o método de correlação de Pearson (r), e para dados não paramétricos, a correlação de Spearman (ρ) (Crawley 2007). As análises de correlação entre os grupos funcionais foram ajustadas utilizando as abordagens (i) valores totais x valores totais de abundância ou riqueza de pilhadores e polinizadores por amostragem nas propriedades, (ii) valores totais de abundância e riqueza x proporção de abundância e riqueza abelhas pilhadoras em relação às polinizadoras por amostragem nas propriedades e (iii) proporção da abundância e riqueza de polinizadores em relação aos pilhadores x proporção de pilhadores em relação aos polinizadores por amostragem nas propriedades. As correlações também foram ajustadas para gêneros específicos de polinizadores (e.g. *Xylocopa*) e de pilhadores (e.g. *Apis* e *Trigona*) para verificar possíveis efeitos entre os polinizadores mais relevantes da cultura e os pilhadores mais abundantes. Assim, avaliou-se se a proporção de um grupo, além dos valores totais, era capaz de exercer efeito sobre outro grupo.

Para investigar a efetividade da polinização nas áreas de estudo, foram ajustados GLMs, com distribuição binomial negativa, seguindo os mesmos procedimentos descritos anteriormente. Nessas análises, foram consideradas como variáveis respostas a massa, comprimento, diâmetro e peso da polpa dos frutos e os tratamentos como variáveis predictoras. O mesmo procedimento foi executado para comparar o número de sementes entre os tratamentos. A análise de diversidade foi realizada no software PAST (Hammer *et al.* 2001), a curva de rarefação no website iNext (Chao *et al.* 2016) e as demais no software R (R Core Team 2020).

RESULTADOS

- *Análise da paisagem*

A análise da composição das paisagens demonstrou que a matriz nas quais as áreas de estudo estavam inseridas variou entre as propriedades. Na propriedade I e II a matriz era composta majoritariamente por plantios de soja (>42%), enquanto na propriedade III a classe de uso do solo dominante foram as formações savânicas (50,5%) e pastagem (30%) (Fig. 1). A propriedade IV apresentou ainda 18,6% de floresta plantada na paisagem (plantio de *Eucalyptus* sp.), sendo a segunda cobertura mais representativa nesta área, enquanto as pastagens ocuparam uma área de mais de 20% nas outras três propriedades.

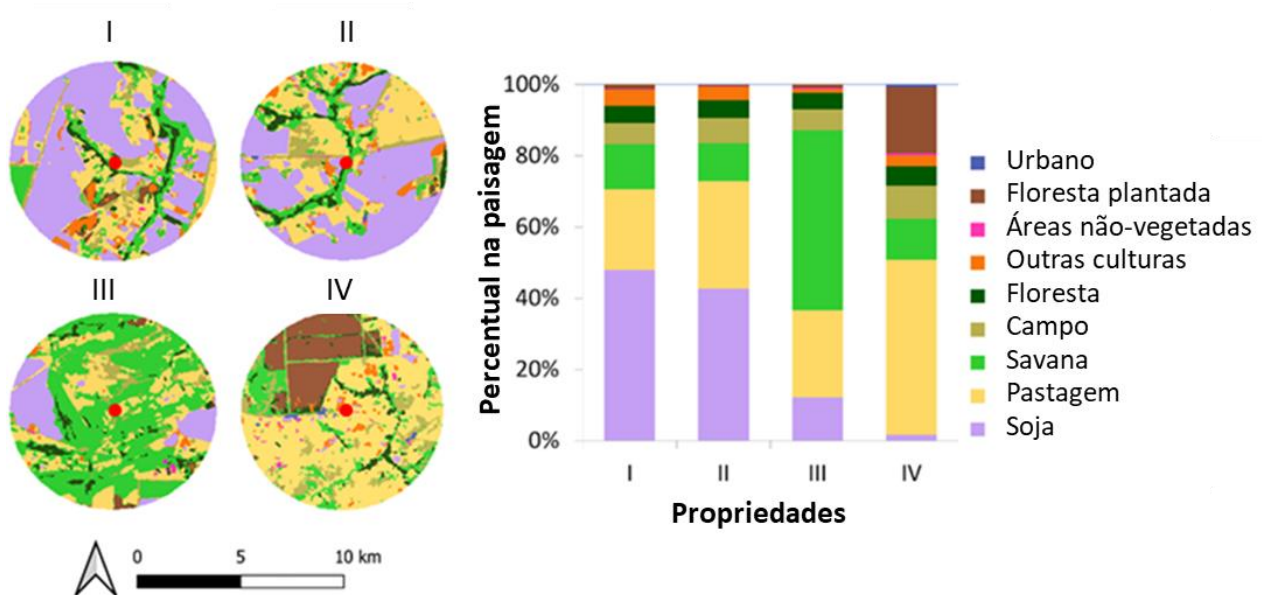


Fig 1. Paisagem circundante de cultivos de maracujá de quatro propriedades no Distrito Federal, Brasil. Cada círculo representa um buffer com raio de 3,5 km, partindo das áreas de cultivo, representadas pelos pontos vermelhos ao centro. As cores representam os diferentes tipos de cobertura do solo, dados em percentual no gráfico, classificados pela coleção 5 do MapBiomas, segundo imagens de satélites Landsat.

- *Assembleia de abelhas visitantes florais do maracujá*

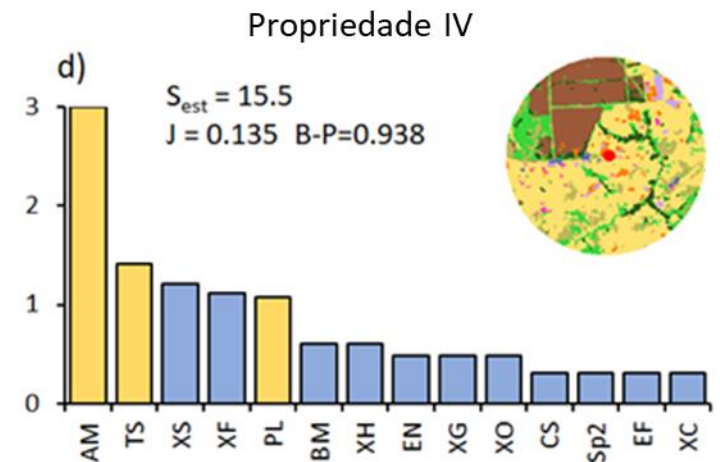
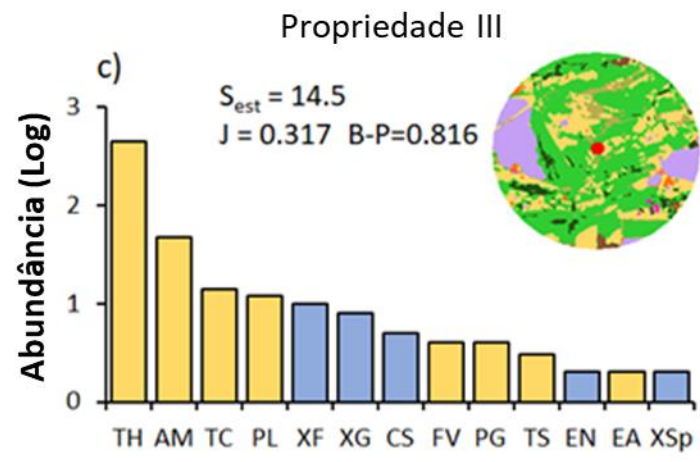
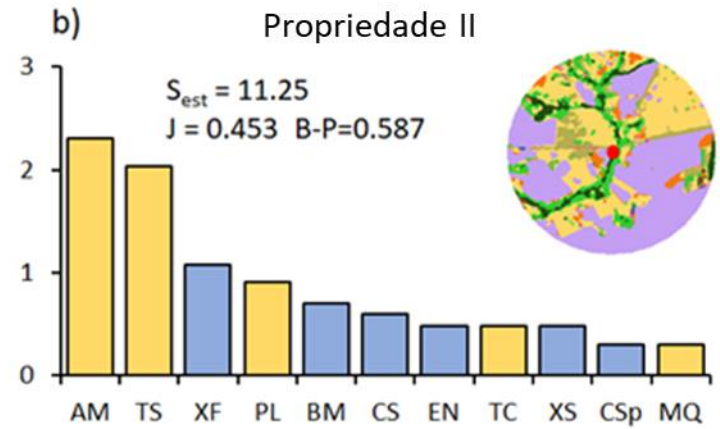
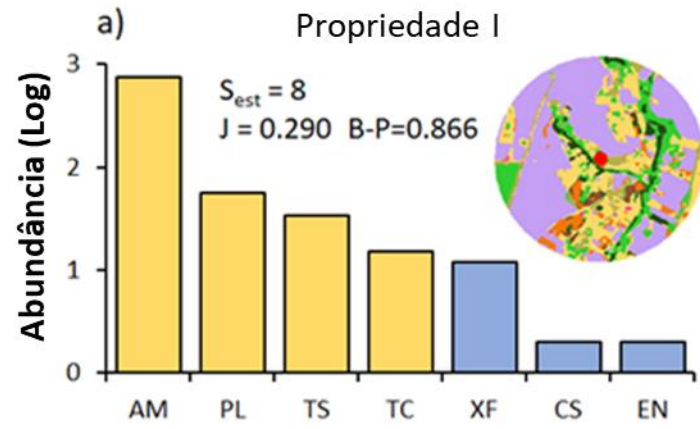
Foram coletadas 3.113 abelhas das famílias Apidae (95,45%) e Halictidae (4,55%), distribuídas em 12 gêneros e 22 espécies. As espécies mais abundantes foram *Apis mellifera* Linnaeus (72,76%), *Trigona hyalinata* (Fabricius) (14,36%) e *Trigona spinipes* (Lepelletier) (5,4%) (Tabela 1). O grupo de abelhas pilhadoras foi o mais abundante, representando 96,72% dos indivíduos coletados. Contudo, o grupo de polinizadores apresentou maior riqueza (13 espécies) do que o grupo de pilhadores (nove espécies). As espécies polinizadoras *Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis* Olivier (42,16%), *Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta* Moure & Camargo (16,67%) e *Centris (Ptilotopus) scopipes* Friese (9,8%) foram respectivamente as mais abundantes. Dentre as abelhas pilhadoras,

as espécies mais abundantes foram *A. mellifera* (75,22%), *T. hyalinata* (14,85%) e *T. spinipes* (5,58%) (Tabela 1).

Tabela 1. Riqueza, abundância (N = número total de indivíduos) e frequência relativa de espécies de abelhas polinizadoras e pilhadoras amostradas em quatro propriedades produtoras de maracujá no Distrito Federal, Brasil. Foi atribuída uma classificação de acordo com o grupo funcional pelo tamanho corporal (pilhadores < 0,06 cm ou polinizadores > 0,06 cm) para cada espécie.

	Propriedade		Propriedade		Propriedade		Propriedade		Total	fr (%) total
	I		II		III		IV			
Polinizadores	N	fr (%)	N	fr (%)	N	fr (%)	N	fr (%)		
<i>Bombus (Fervidobombus) morio</i> (Swederus)	0	0,00	4	1,17	0	0,00	3	0,24	7	0,22
<i>Centris (Ptilotopus) scopipes</i> Friese	2	0,21	3	0,88	4	0,73	1	0,08	10	0,32
<i>Centris</i> sp. 1	0	0,00	1	0,29	0	0,00	0	0,00	1	0,03
<i>Centris</i> sp. 2	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	0,08	1	0,03
<i>Epicharis (Epicharana) flava</i> Friese	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	0,08	1	0,03
<i>Eulaema (Apeulaema) nigrita</i> Lepeletier	1	0,10	2	0,59	1	0,18	2	0,16	6	0,19
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) cearensis</i> Ducke	0	0,00	0	0,00	0	0,00	1	0,08	1	0,03
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) frontalis</i> (Olivier)	11	1,15	11	3,23	9	1,64	12	0,95	43	1,38
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) griseescens</i> Lepeletier	0	0,00	0	0,00	7	1,28	2	0,16	9	0,29
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) hirsutissima</i> Maidl	0	0,00	0	0,00	0	0,00	3	0,24	3	0,10
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) ordinaria</i> Smith	0	0,00	0	0,00	0	0,00	2	0,16	2	0,06
<i>Xylocopa (Neoxylocopa) suspecta</i> Moure & Camargo	0	0,00	2	0,59	0	0,00	15	1,19	17	0,55
<i>Xylocopa</i> sp.	0	0,00	0	0,00	1	0,18	0	0,00	1	0,03
Pilhadores										
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus	834	86,88	200	58,6	46	8,39	1185	93,75	2265	72,76
<i>Exomalopsis (Exomalopsis) auropilosa</i> Spinola	0	0,00	0	0,00	1	0,18	0	0,00	1	0,03
<i>Frieseomelitta varia</i> (Lepeletier)	0	0,00	0	0,00	3	0,55	0	0,00	3	0,10
<i>Melipona (Melikerria) quinquefasciata</i> Lepeletier	0	0,00	1	0,29	0	0,00	0	0,00	1	0,03
<i>Paratrigona lineata</i> (Lepeletier)	65	6,77	7	2,05	11	2,01	11	0,87	94	3,02
<i>Pseudaugochlora graminea</i> (Fabricius)	0	0,00	0	0,00	3	0,55	0	0,00	3	0,10
<i>Tetragona clavipes</i> (Fabricius)	14	1,46	2	0,59	13	2,37	0	0,00	29	0,93
<i>Trigona hyalinata</i> (Lepeletier)	0	0,00	0	0,00	447	81,57	0	0,00	447	14,36
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius)	33	3,44	108	31,6	2	0,36	25	1,98	168	5,40

As propriedades com um maior percentual de vegetação florestal (nativa ou plantada) junto à vegetação savânica na paisagem apresentaram uma maior riqueza de espécies de abelhas (propriedades III e IV). Por outro lado, as propriedades com menor riqueza de espécies foram também as que apresentaram maior cobertura de plantios de soja na paisagem (I e II) (Tabela 1; Fig. 2). A abelha *A. mellifera* foi a espécie dominante em três das quatro propriedades analisadas (propriedades I, III e IV). Em todas as propriedades, a riqueza observada de espécies aproximou-se da riqueza de espécies estimada pelo estimador Chao-1 (propriedade I = 87,5%, propriedade II = 97,78%, propriedade III = 89,66% e propriedade IV = 90,32%) (Fig. 2; 3). Considerando todas as propriedades juntas, as abelhas pilhadoras foram significativamente mais abundantes do que as polinizadoras, independente do tipo de paisagem ($\chi^2 = 135,72$, d.f. = 32, $P < 0,0001$) (Fig. 4).



■ Pilhadores
 ■ Polinizadores

Espécies de abelhas

Espécies de abelhas

Fig 2. Distribuição da abundância (log) de abelhas polinizadoras e pilhadoras amostradas em quatro propriedades produtoras de maracujá no Distrito Federal, Brasil, considerando a riqueza (Sest), equitabilidade de Pielou (J) e dominância de Berger-Parker (B-P) das espécies em cada propriedade. Os círculos representam a paisagem ao redor das propriedades em buffers com 3,5 km de raio, onde áreas em lilás representam cultivos de soja, em verde, fragmentos de vegetação nativa, em amarelo, áreas de pastagem, e em marrom, áreas de floresta plantada. As barras amarelas representam abelhas pilhadoras e as azuis, abelhas polinizadoras. As siglas representam *Apis mellifera* (AM), *Bombus morio* (BM), *Centris scopipes* (CS), *Centris* sp. 1 (CSp), *Centris* sp. 2 (CSp2), *Exomalopsis auropilosa* (EA), *Epicharis flava* (EF), *Eulaema nigrita* (EN), *Frieseomelitta varia* (FV), *Melipona quinquefasciata* (MQ), *Pseudaugochlora graminea* (PG), *Paratrigona lineata* (PL), *Tetragona clavipes* (TC), *Trigona hyalinata* (TH), *Trigona spinipes* (TS), *Xylocopa cearensis* (XC), *Xylocopa frontalis* (XF), *Xylocopa grisescens* (XG), *Xylocopa hirsutissima* (XH), *Xylocopa ordinaria* (XO), *Xylocopa suspecta* (XS) e *Xylocopa* sp. (XSp).

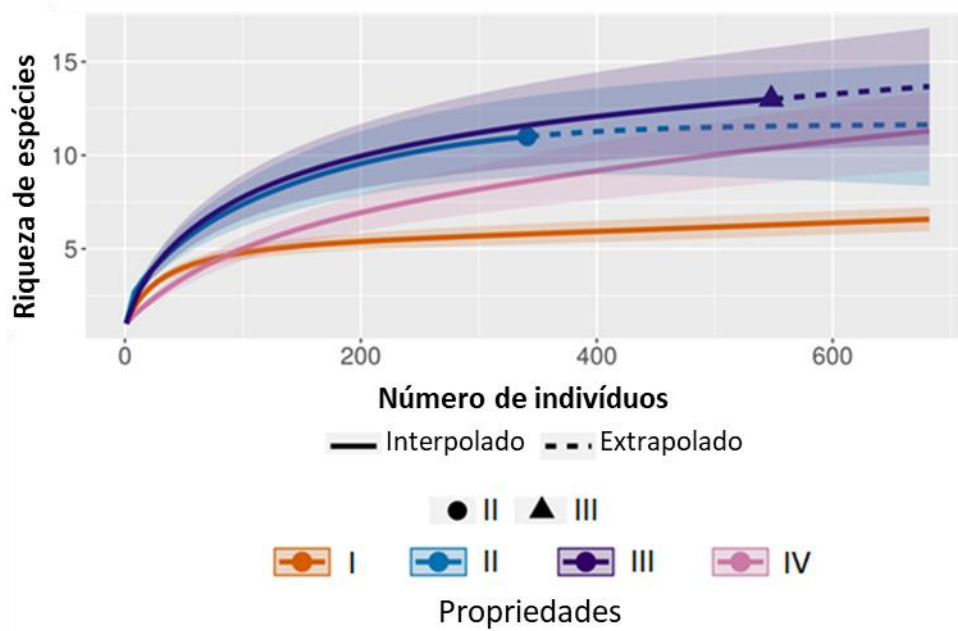


Fig 3. Curva de rarefação de espécies de abelhas por número de indivíduos amostrados em cultivos de maracujá no Distrito Federal, Brasil.

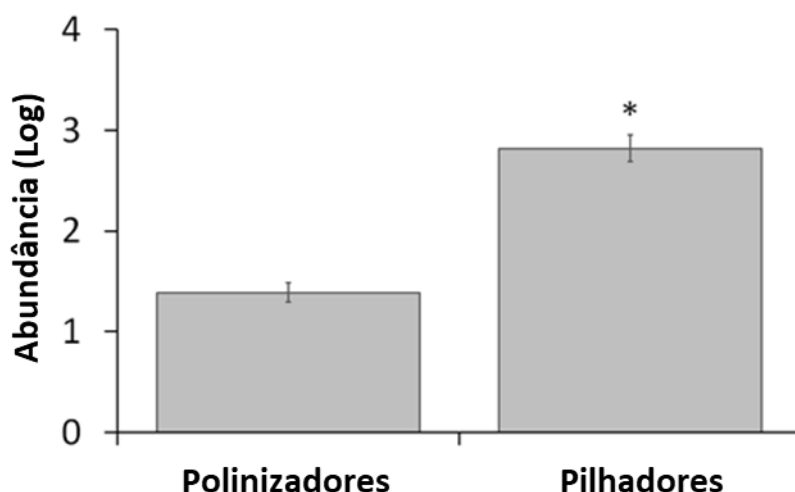


Fig 4. Abundância (log) média (+ EP) de abelhas polinizadoras e pilhadoras em cultivos de maracujá no Distrito Federal, Brasil. O asterisco representa diferenças significativas entre as medidas pela análise de contraste de modelos ($P < 0,05$).

A diversidade de abelhas variou significativamente entre as propriedades, sendo maior na propriedade II ($H' = 1,086$), seguida pela propriedade III ($H' = 0,8125$), I ($H' = 0,5633$) e IV ($H' = 0,356$) (I x II: $t = -7,43$, $P < 0,0001$; I x III: $t = -3,58$, $P = 0,0004$; I x IV: $t = 4,17$, $P = 0,0003$; II x III: $t = 3,29$, $P = 0,0011$; II x IV: $t = 10,78$, $P < 0,0001$; III x IV: $t = 6,83$, $P < 0,0001$) (Fig. 5). Observou-se também que as propriedades com maiores índices de diversidade apresentaram também menores índices de dominância (B-P) e maiores índices de equitabilidade (J) (Fig. 2; 5). A estimativa média do número de flores foi de $3.791,53 \pm 2.335,28$ flores por amostragem, com uma amplitude de variação de 1.043 a 7.950 flores por amostragem. A propriedade II apresentou o maior número de flores, enquanto o menor número de flores foi observado na propriedade IV.

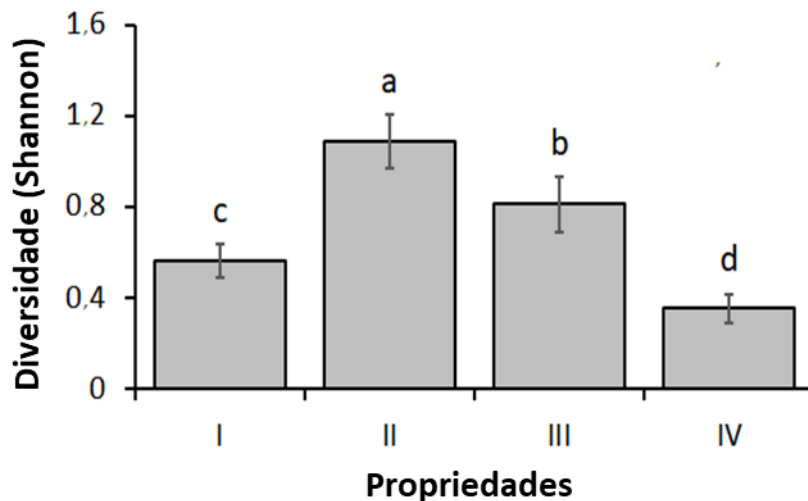


Fig 5. Diversidade de abelhas (índice de Shannon) amostradas em cultivos de maracujá em quatro propriedades (I, II, III e IV) no Distrito Federal, Brasil. As barras representam os intervalos de confiança calculados 9999 vezes pelo método de *bootstrap*. Letras distintas representam diferenças significativas obtidas por teste-t modificado (teste de Hutcheson).

A análise de SIMPER demonstrou que há uma alta dissimilaridade na composição das assembleias nas diferentes propriedades (ANOSIM $R^2 = 0,707$; $P < 0,0001$), causada principalmente pela presença de abelhas pilhadoras (Tabela 2). Em geral, *A. mellifera* foi a principal responsável pelas diferenças entre as assembleias, seguida por *T. hyalinata* e *T. spinipes*, dada a alta abundância dessas espécies nas propriedades. Assim, essa presença acentuada das espécies pilhadoras influenciou a composição das assembleias de abelhas nas áreas de cultivo.

Tabela 2. Análise de similaridade percentual (SIMPER), utilizando o índice de Bray-Curtis, de espécies de abelhas pilhadoras e polinizadoras de cultivos de maracujá no Distrito Federal, Brasil. Foi atribuída uma classificação de acordo com o grupo funcional pelo tamanho corporal (pilhadores $< 0,6\text{cm}$ ou polinizadores $> 0,6\text{cm}$) para cada espécie. Os valores correspondem à dissimilaridade média, abundância, contribuição percentual total e contribuição cumulativa de cada espécie nas propriedades I, II, III, IV.

Espécies	Grupo funcional	Dissimilaridade média	Abundância I	Abundância II	Abundância III	Abundância IV	Contribuição (%)	Contribuição cumulativa
Espécies		48,3						
<i>Apis mellifera</i>	Pilhador	15,74	745,29	198,81	45,97	1197,16	32,59	32,59
<i>Trigona hyalinata</i>	Pilhador	10,54	0	0	445,21	0	21,83	54,43
<i>Trigona spinipes</i>	Pilhador	4,75	32,95	108,16	1,99	25,00	9,84	64,27
<i>Paratrigona lineata</i>	Pilhador	2,4	55,06	7,02	11,02	11,02	4,99	69,26
<i>Tetragona clavipes</i>	Pilhador	2,18	13,99	1,99	13,03	0	4,52	73,78
<i>Xylocopa suspecta</i>	Polinizador	2,08	0	1,99	0	14,98	4,30	78,07
<i>Xylocopa griseascens</i>	Polinizador	1,55	0	0	7,02	1,99	3,21	81,29
<i>Bombus morio</i>	Polinizador	1,30	0	4	0	2,99	2,69	83,97
<i>Frieseomelitta varia</i>	Pilhador	0,87	0	0	2,99	0	1,79	85,76
<i>Pseudaugochlora graminea</i>	Pilhador	0,86	0	0	2,99	0	1,79	87,55
<i>Xylocopa hirsutissima</i>	Polinizador	0,80	0	0	0	2,99	1,65	89,20
<i>Xylocopa ordinaria</i>	Polinizador	0,65	0	0	0	1,99	1,35	90,55
<i>Centris scopipes</i>	Polinizador	0,62	1,00	2,99	4,00	1,00	1,28	91,83
<i>Melipona quinquefasciata</i>	Pilhador	0,53	0	1	0	0	1,10	92,93
<i>Centris</i> sp.	Polinizador	0,53	0	1	0	0	1,10	94,03
<i>Xylocopa</i> sp.	Polinizador	0,50	0	0	1,00	0	1,03	95,07
<i>Exomalopsis auropilosa</i>	Pilhador	0,50	0	0	1,00	0	1,03	96,10
<i>Epicharis flava</i>	Polinizador	0,46	0	0	0	1,00	0,95	97,05
<i>Centris</i> sp. 2	Polinizador	0,46	0	0	0	1,00	0,95	98,01
<i>Xylocopa cearensis</i>	Polinizador	0,46	0	0	0	1,00	0,95	98,96
<i>Eulaema nigrita</i>	Polinizador	0,28	1,00	1,99	1,00	1,99	0,57	99,53
<i>Xylocopa frontalis</i>	Polinizador	0,23	11,02	11,02	9,00	11,97	0,47	100,00

- *Relação entre abelhas polinizadoras e não polinizadoras*

Foi identificado que a riqueza e abundância de abelhas pilhadoras afetam a riqueza e abundância de abelhas polinizadoras, especialmente as do gênero *Xylocopa* (Fig. 6). Entretanto, constatou-se que esse padrão é consistente apenas quando se considera a proporção dos valores de riqueza e abundância de pilhadores em relação aos polinizadores (Fig. 6b, 6c, 6d). Dentre os pilhadores, *Trigona* spp. exercem um efeito negativo especificamente sobre a riqueza e abundância de *Xylocopa* (Fig. 6d). Isso

demonstra que, além do efeito conjunto de pilhadores sobre polinizadores, provavelmente, essa supressão é desencadeada especialmente por espécies do gênero *Trigona* sobre o grupo de abelhas carpinteiras. A riqueza de polinizadores e pilhadores foi positivamente correlacionada à abundância desses grupos, o que demonstrou que um maior número de indivíduos representa mais espécies de polinizadores e pilhadores no cultivo. Ainda, a abundância de *A. mellifera* e *Trigona* contribuíram para o aumento da abundância e riqueza de pilhadores respectivamente (Fig. 6).

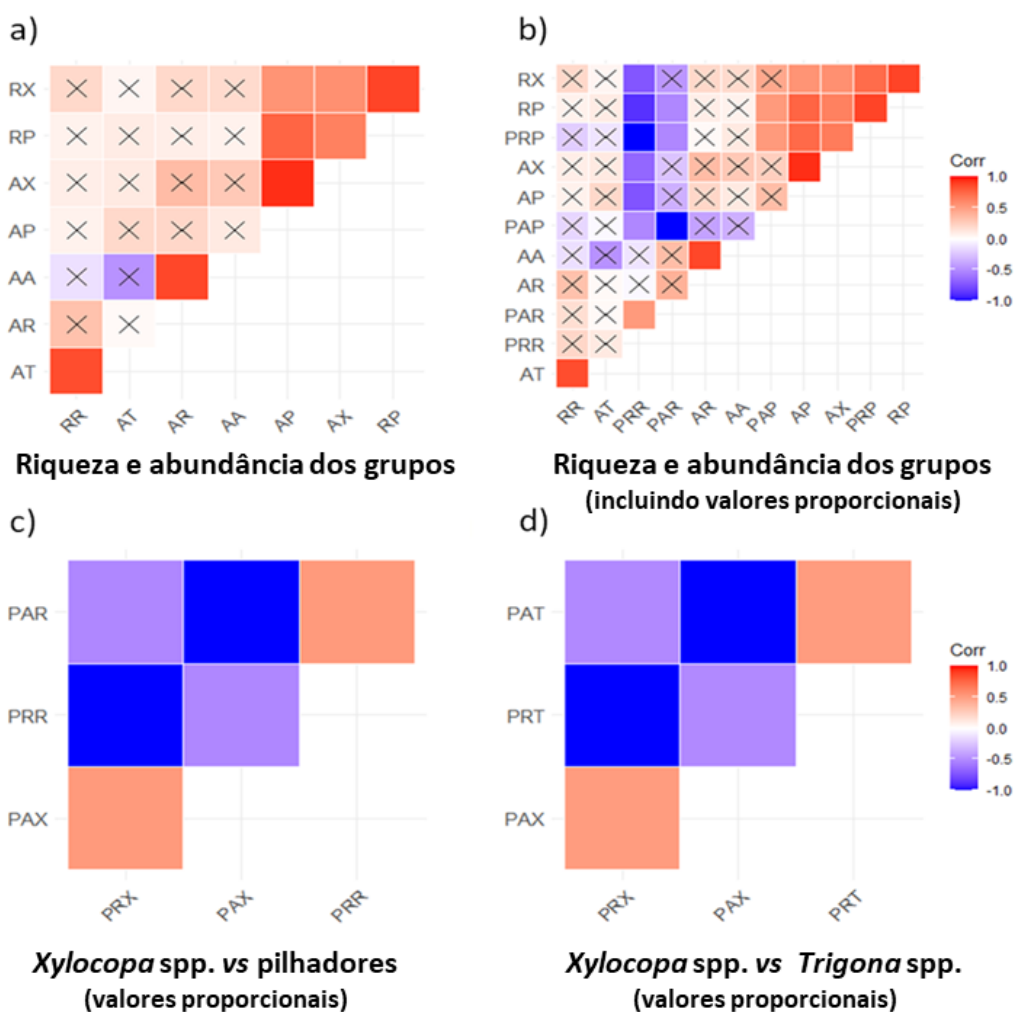


Fig 6. Heatmaps das correlações entre os grupos de polinizadores e pilhadores do maracujá amostrados no Distrito Federal, Brasil. As siglas representam abundância de polinizadores (AP), riqueza de polinizadores (RP), abundância de pilhadores (AR), riqueza de pilhadores (RR),

riqueza proporcional de polinizadores (PRP), abundância proporcional de polinizadores (PAP), riqueza proporcional de pilhadores (PRR), abundância proporcional de pilhadores (PAR), riqueza de *Xylocopa* spp. (RX), abundância de *Xylocopa* spp. (AX), riqueza proporcional de *Xylocopa* spp. (PRX), abundância proporcional de *Xylocopa* spp. (PAX), abundância de *Apis mellifera* (AA), abundância de *Trigona* spp. (AT), riqueza proporcional de *Trigona* spp. (PRT) e abundância proporcional de *Trigona* spp. (PAT). Em a, são considerados apenas os valores totais. Em b, tanto valores totais quanto em proporções. Em c e d, as proporções do principal gênero polinizador em relação ao grupo de pilhadores e ao principal gênero pilhador, respectivamente. Correlações não significativas são representadas pelo “x”.

Essa correlação negativa entre os grupos pôde ser observada nos intervalos amostrais ao longo do dia, ilustrando que eventuais reduções da riqueza e abundância do grupo de abelhas pilhadoras proporciona o aumento da riqueza e abundância de polinizadoras nas áreas de plantio (Fig. 7). Para os gêneros *Trigona* e *Xylocopa*, essa correlação negativa salienta-se a partir do principal horário de abertura das flores (13:00h), onde o aumento da abundância de *Trigona* causa a diminuição da abundância de *Xylocopa* (Fig. 7c).

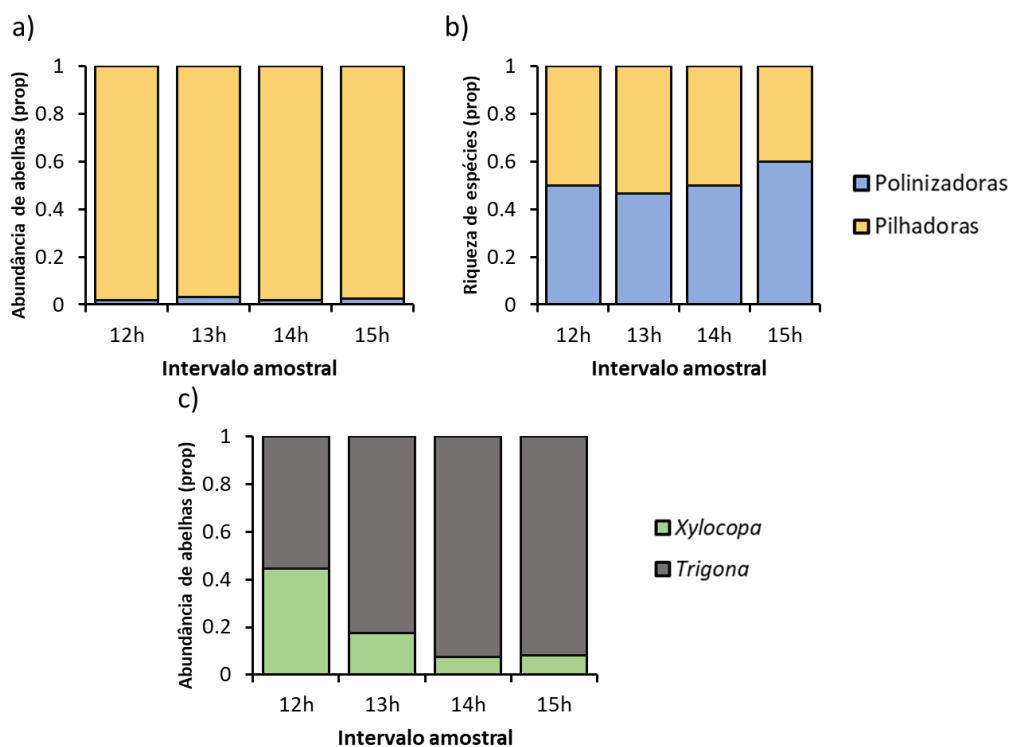


Fig 7. Proporção da abundância e riqueza total de abelhas polinizadoras e pilhadoras visitantes florais de cultivos de maracujá em quatro intervalos amostrais (a e b). Em c, proporção da abundância de dois principais gêneros de pilhadores (*Trigona*) e polinizadores (*Xylocopa*).

- *Polinização do maracujazeiro*

Foi verificado que nas áreas de produção estudadas existe déficit de polinização (Fig. 8; 9; 10). Os parâmetros de produtividade: massa (Fig. 8a: $\chi^2 = 19,75$, d.f. = 2, $P < 0,0001$), comprimento (Fig. 8b: $\chi^2 = 7,24$, d.f. = 2, $P = 0,0267$), diâmetro (Fig. 8c: $\chi^2 = 16,76$, d.f. = 2, $P = 0,0002$) e peso da polpa dos frutos (Fig. 8d: $\chi^2 = 9,35$, d.f. = 2, $P = 0,0093$) foram menores quando polinizadas apenas por abelhas comparados aos tratamentos de polinização por abelhas + polinização manual e de polinização manual. Não houve diferença nesses parâmetros quando os maracujás eram polinizados por abelhas + polinização manual ou apenas por polinização manual (Fig. 8; 10). Em geral, frutos polinizados por abelhas foram 11,00% menores, 52,96% mais leves e com 54,37% menos polpa do que nos demais tratamentos. Similarmente, os frutos polinizados exclusivamente por abelhas apresentaram um número de sementes menor que os frutos dos demais tratamentos ($\chi^2 = 16,29$, d.f. = 2, $P < 0,0001$) (Fig. 9; 10). Considerando apenas os parâmetros de produtividade, a propriedade III foi a única que não apresentou déficit de polinização (Fig. 10).

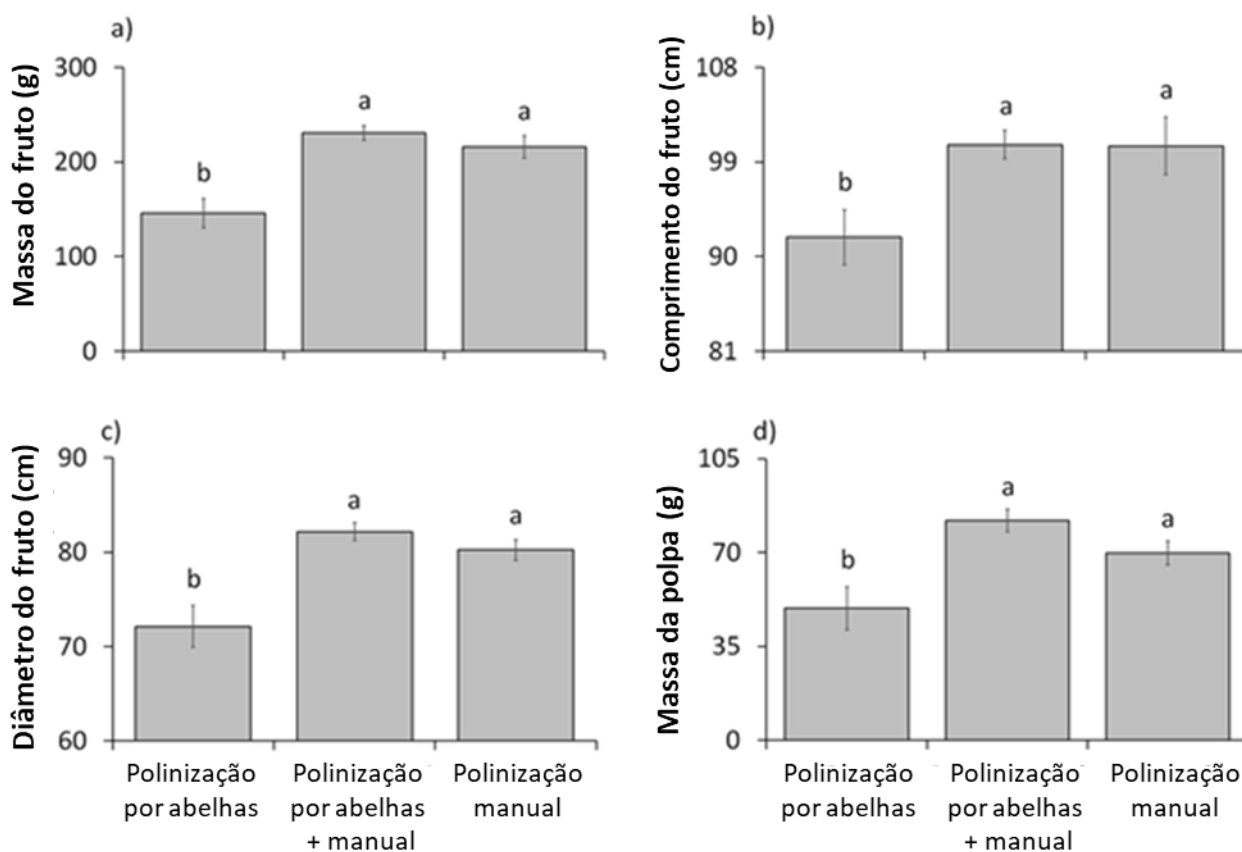


Fig 8. Média (\pm EP) da massa (a), comprimento (b), diâmetro (c) e massa da polpa (d) de frutos de maracujá em tratamentos de polinização por abelhas, polinização por abelhas + manual, e polinização manual exclusiva, colhidos em propriedades no Distrito Federal, Brasil. Letras distintas representam diferenças significativas por Modelo Linear Generalizado (GLM) e distribuição binomial negativa. A diferença entre as médias foi obtida através de uma análise de contraste de modelos e por uma análise residual.

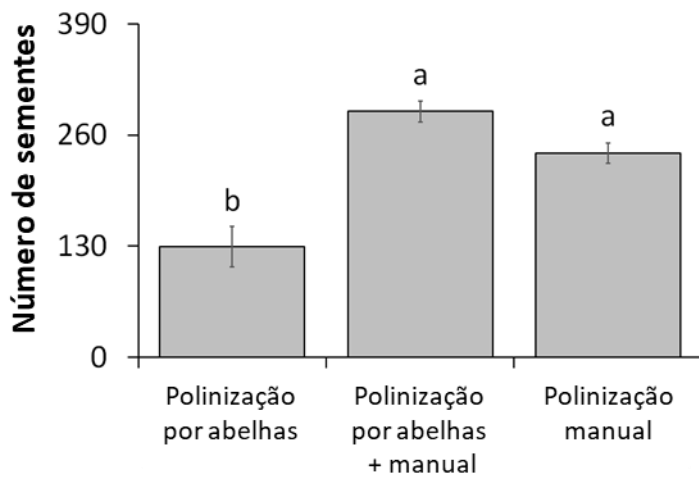


Fig 9. Média (\pm EP) do número de sementes produzidas por frutos de maracujá resultantes de tratamentos de polinização por abelhas, polinização por abelhas + manual, e polinização manual exclusiva, colhidos em propriedades no Distrito Federal, Brasil. Letras distintas representam diferenças significativas por Modelo Linear Generalizado (GLM) e distribuição binomial negativa. A diferença entre as médias foi obtida através de uma análise de contraste de modelos e por uma análise residual.

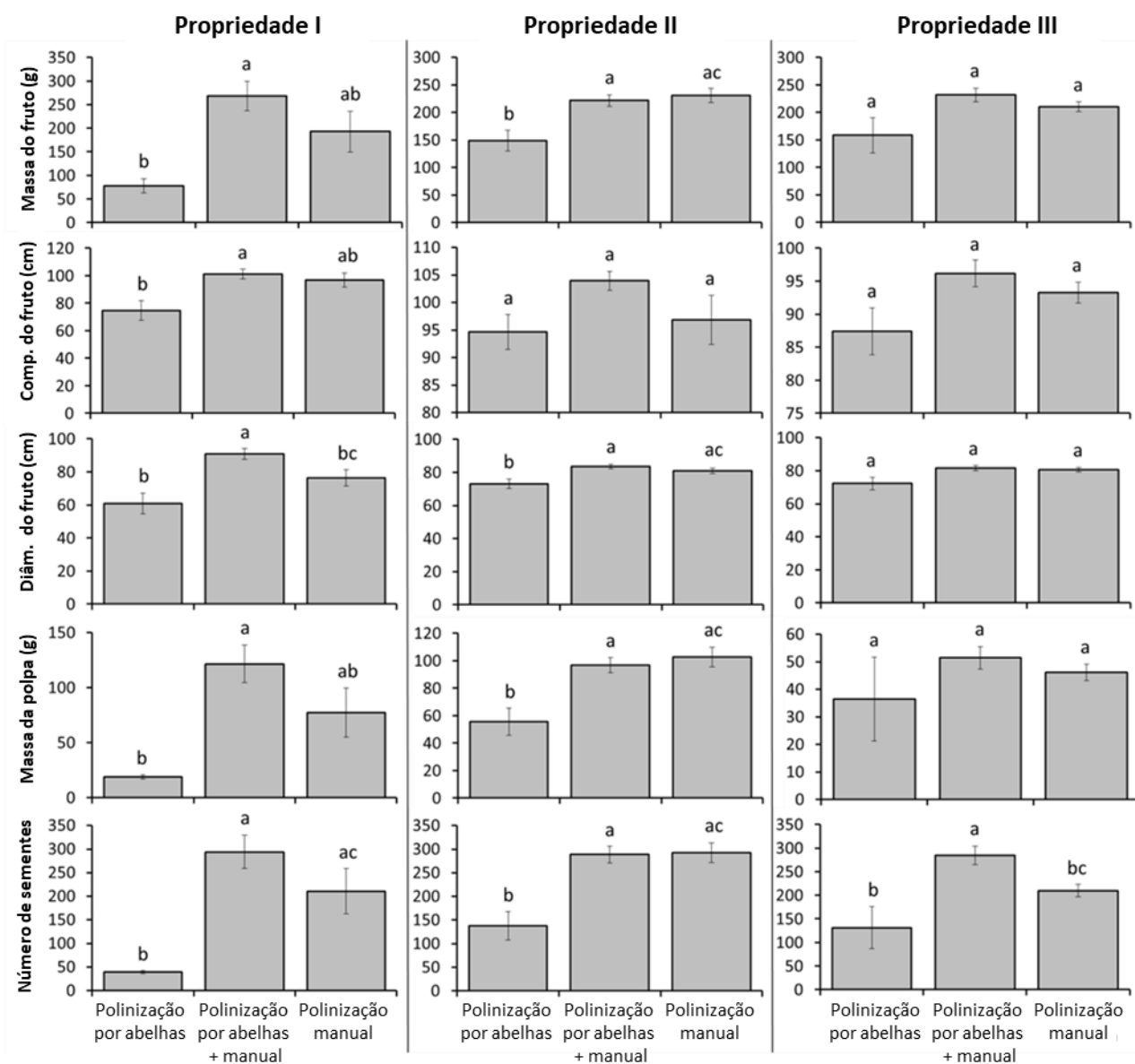


Fig 10. Média (\pm EP) da massa, comprimento, diâmetro, massa da polpa, e número de sementes de frutos de maracujá em tratamentos de polinização por abelhas, polinização por abelhas + manual, e polinização manual exclusiva, colhidos em três propriedades no Distrito Federal, Brasil. Letras distintas representam diferenças significativas por Modelo Linear Generalizado (GLM) e distribuição binomial negativa. A diferença entre as médias foi obtida através de uma análise de contraste de modelos e por uma análise residual.

DISCUSSÃO

Observou-se que, em quatro áreas de produção localizadas no Distrito Federal, a abundância e a riqueza de abelhas polinizadoras do maracujazeiro são afetadas negativamente pelas abelhas pilhadoras, comprometendo a produtividade e a reprodução do maracujazeiro. A redução de áreas nativas na paisagem parece favorecer a ocorrência de espécies sociais mais generalistas, além de reduzir os locais de nidificação para abelhas como as do gênero *Xylocopa* (principal grupo de polinizadores do maracujazeiro) (Junqueira *et al.* 2012, Silva *et al.* 2015, Requier & Leonhardt 2020). Esses efeitos relacionados à paisagem sobre *Xylocopa* somam-se ao efeito negativo direto de grupos específicos de pilhadores (*Trigona* e *A. mellifera*) sobre a ocorrência desses polinizadores. Este pode ser um dos principais motivos do déficit de polinização observado nas áreas de produção do Distrito Federal avaliadas. A dominância de pilhadores e a redução da vegetação nativa atuaram direta e indiretamente na diminuição da riqueza e abundância de polinizadores e indiretamente sobre o déficit de polinização observado em maracujazeiros.

A maioria das espécies amostradas nesse estudo foi também registrada em outros trabalhos sobre visitantes florais do maracujá, atestando que estes são os principais visitantes florais dessa cultura (Hoffman *et al.* 2000, Malerbo-Souza *et al.* 2002, Siqueira *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2012, Oliveira *et al.* 2014). Os polinizadores do maracujá correspondem a abelhas de grande porte, em sua maioria solitárias e generalistas, que possuem a capacidade de forragear em áreas mais amplas e mais distantes dos ninhos (Zurbuchen *et al.* 2010, Yamamoto *et al.* 2012, Somanathan *et al.* 2019). Abelhas pilhadoras, por outro lado, são menores, majoritariamente sociais, generalistas, com colônias numerosas e apresentam comportamento de estocagem de alimento (Sazima & Sazima 1989, Yamamoto *et al.* 2012). Tais características das espécies pilhadoras

contribuem para a exploração de recursos florais locais de forma mais eficiente e intensa, apesar de sustentarem distâncias de voos mais curtas em comparação às polinizadoras (Zurbuchen *et al.* 2010, Yamamoto *et al.* 2012).

Em paisagens antropizadas com menor cobertura vegetal natural, as abelhas pilhadoras do maracujá são favorecidas. Essas espécies são capazes de recrutar muitos indivíduos forrageadores para explorarem massivamente os recursos florais locais (Brosi *et al.* 2008, Yamamoto *et al.* 2012). Isso acaba reduzindo os recursos disponíveis para as abelhas polinizadoras. Na falta de locais apropriados para nidificação, especialmente disponibilidade de vegetação lenhosa (Keasar 2010, Viana *et al.* 2014), abelhas polinizadoras, devem buscar áreas para o forrageamento em locais mais distantes com recursos disponíveis (Zurbuchen *et al.* 2010, Somanathan *et al.* 2019). Isso demonstra o papel mediador da paisagem na regulação das assembleias de abelhas nas áreas de plantio. A redução da quantidade de vegetação nativa na paisagem parece favorecer a dominância de abelhas pilhadoras ao mesmo tempo em que essas espécies atuam de forma aditiva com a redução de locais disponíveis para nidificação para as abelhas polinizadoras (Giannini *et al.* 2015, Quinlan *et al.* 2021).

A diversidade de abelhas encontrada nos cultivos de maracujá pode estar relacionada tanto a disponibilidade de áreas de vegetação nativa quanto à disponibilidade floral nos cultivos de maracujá. Um maior número de flores pode ter favorecido a coexistência de espécies visitantes florais no cultivo, diluindo o efeito da pilhagem de recurso e conseqüentemente permitindo uma maior diversidade de espécies (Jha & Vandermeer 2009). Também, os resultados sugerem que uma menor disponibilidade de flores pode intensificar o efeito de dominância e competição das pilhadoras causado por uma menor disponibilidade de recurso, diminuindo a diversidade de espécies nas áreas e conseqüentemente resultando em um acentuado déficit de polinização e produção de

frutos, como na propriedade IV. Mesmo em cenários com baixos percentuais de vegetação nativa, a presença de vegetação lenhosa – ainda que plantada – nos arredores do cultivo pode favorecer a riqueza de polinizadores, por provavelmente representarem possíveis fontes de nidificação, como observado na propriedade IV (Keasar 2010, Viana *et al.* 2014). A vegetação em questão trata-se de um cultivo de *Eucalyptus* sp., cuja madeira é frequentemente utilizada por abelhas de grande porte (e.g. *X. frontalis*, *X. grisescens*, *X. suspecta*) (Camillo 2003, Oliveira *et al.* 2014). Apesar disso, as áreas de vegetação nativa provavelmente possibilitam que mais espécies utilizem os troncos em diferentes estágios de decomposição, formas e tamanhos (Gerling *et al.* 1989, Keasar 2010).

As diferenças na composição das assembleias de abelhas nos cultivos de maracujá são, possivelmente, condicionadas à regulação da competição por recurso, que beneficia o grupo de pilhadoras. Isso sugere que as assembleias avaliadas são controladas por eventos de dominância onde as espécies polinizadoras podem ser desfavorecidas (Paini 2004, Aizen *et al.* 2020). Nesse sentido, destaca-se o papel de grupos de espécies notadamente competidoras superiores como *A. mellifera* e *Trigona*, que devido a sua alta abundância, deslocam as abelhas polinizadoras para outras áreas (Walther-Hellwig *et al.* 2006, Garibaldi *et al.* 2021).

Abelhas pilhadoras, portanto, realizam uma exploração do hábitat de modo mais ágil e eficiente do que as abelhas polinizadoras (Goulson 2003), reduzindo os recursos disponíveis e a atratividade das flores para os polinizadores (Camillo 2003, Siqueira *et al.* 2009). Dada essa interação, entender o efeito proporcional que um grupo de abelhas exerce sobre o outro pode ser tão importante quanto quando se consideram apenas os valores totais de riqueza e abundância. O aumento da proporção de abelhas pilhadoras e sua dominância pode aumentar a frequência de interações com abelhas polinizadoras,

tornando este último menos rico e menos abundante. Entretanto, em condições de alta disponibilidade de recurso, o efeito dos pilhadores não deve ser capaz de exaurir todos os recursos disponíveis, considerando que pastagens e gramíneas também são fontes de alimento (Quinlan *et al.* 2021). Por esta razão, uma melhor compreensão desse efeito proporcional numérico de pilhadores sobre polinizadores é necessária, podendo haver proporções mínimas capazes de permitir a coexistência de espécies de ambos os grupos, sem prejudicar a produtividade.

A abundância e riqueza de abelhas do gênero *Xylocopa* parecem ter sido comprometidas pela riqueza e abundância de abelhas pilhadoras. Parte desse efeito provavelmente se deve ao efeito mais direto de *Trigona* sobre *Xylocopa*. Isso demonstra que a competição entre grupos funcionais também pode se restringir em nível de gênero, o que torna essas interações negativas ainda mais específicas, resultando em uma polinização menos eficaz em pomares de maracujá (Siqueira *et al.* 2009, Yamamoto *et al.* 2012, Junqueira & Augusto 2017). Ainda, em decorrência da estreita relação entre *Xylocopa* e o maracujazeiro, esses polinizadores possivelmente são mais dependentes do recurso floral desta cultura que outras espécies que compartilham do mesmo grupo funcional, o que justifica uma maior sensibilidade deste gênero à presença de espécies pilhadoras, que comprometem sua ocorrência e visitação nos plantios.

Durante as amostragens, foi observado que forrageiras de *A. mellifera* frequentemente visitavam as flores do maracujá antes da antese, sendo as primeiras visitantes florais do dia (Silva & Pinheiro 2007). Os indivíduos forçavam a abertura das pétalas, alcançando as anteras carregadas de pólen antes de qualquer outro visitante floral. Isso conferia a essa espécie uma vantagem na obtenção de recurso ao longo do dia. Frequentemente, mais de três indivíduos por flor foram observados realizando esse comportamento. Ainda, mesmo após as flores serem polinizadas por outras abelhas, *A.*

mellifera raspava a pouca quantidade de pólen depositada nos estigmas, o que possivelmente resultou em baixos níveis de produção, como observado na propriedade IV.

Também foram registrados muitos indivíduos de *Trigona* na base das flores e botões, cortando os tecidos vegetais para acessarem a câmara nectarífera, e assim mais facilmente pilharem o néctar (Sazima & Sazima 1989, Boiça *et al.* 2004, Carvalho *et al.* 2018). Portanto, o aborto das flores (no caso de danos em tecidos por *Trigona*) e a indisponibilidade de pólen e néctar (pela alta pilhagem de recurso por *A. mellifera*) podem prejudicar diretamente a polinização, além de indiretamente torná-las menos atrativas a polinizadores pela redução do néctar (Sazima & Sazima 1989, Boiça *et al.* 2004, Oliveira & Frizzas 2014). Com isso, dependendo da composição das assembleias, o déficit de polinização presente em cultivos de maracujá pode estar atrelado à presença de poucas espécies dominantes com comportamentos de pilhagem distintos.

Assim, tendo em vista que abelhas pilhadoras se encontram presentes em diferentes contextos de paisagem, e que esse grupo pode ser um grupo determinante para a efetividade da polinização de plantas dependentes de um grupo funcional específico como o maracujá, é necessário que haja a implementação de estratégias que favoreçam a permanência de abelhas de grande porte nos cultivos de maracujá. Uma das estratégias de manejo para amenizar tais impactos aos polinizadores é a implementação de plantas floridas e o cultivo paralelo de culturas que garantam a suplementação alimentar de pólen e néctar para esses organismos e para os próprios pilhadores (Ebeling *et al.* 2008, Viana *et al.* 2014, Silva *et al.* 2015). Em termos de paisagem, é essencial que haja a conservação de remanescentes florestais próximos aos pomares, uma vez que estas áreas podem atuar como um banco de polinizadores para o cultivo, servindo de abrigo e de alimento em épocas de não floração do maracujá (Silva *et al.* 2010, Bänisch *et*

al. 2020). De modo geral, a heterogeneidade e a riqueza de espécies vegetais são fatores que podem contribuir para o aumento da biodiversidade de insetos no meio natural (Rösch *et al.* 2013).

Para amenizar a pilhagem de recursos florais no maracujá por *A. mellifera*, produtores relatam a eficiência do uso de uma esponja embebida com água e açúcar em um local próximo ao cultivo, o que é capaz de deslocar a atenção dessas pilhadoras em busca de néctar (Viana, 2006). Em cenários com muita pilhagem de pólen, como na propriedade IV, uma estratégia que pode ser adotada pelos produtores é a retirada de alguns botões ou simplesmente das anteras destes por volta de 12h00, antes da abertura das flores. Após isso, Junqueira *et al.* (2001) recomendam que as anteras devem ser armazenadas em local sombreado para serem posteriormente utilizadas na polinização das flores.

Considerando que a diminuição de substratos lenhosos no entorno das propriedades pode fazer com que as populações de mamangavas diminuam, o transporte de troncos com ninhos de mamangavas para áreas próximas aos cultivos é uma boa opção para assegurar a polinização do maracujá. O principal objetivo desta prática é garantir o aumento da densidade populacional desses insetos que, conseqüentemente, contribuirá positivamente na produção (Freitas & Oliveira Filho, 2003). Ainda, a prole gerada por mamangavas (*Xylocopa* spp.) apresenta o hábito de nidificação em locais próximos ao ninho-mãe. Por isso, é importante que, no mesmo local desses ninhos, haja materiais vegetais de madeira mole para que as filhas possam construir seus próprios ninhos na mesma área (Viana 2006, Junqueira *et al.* 2012). Segundo Camillo (2003), essa introdução de ninhos de abelhas do gênero *Xylocopa* próximos a cultivos de maracujá é capaz de maximizar a produtividade da cultura em até 700%.

CONCLUSÃO

Este estudo demonstrou que paisagens mais antropizadas e homogêneas favorecem a dominância de abelhas pilhadoras do maracujá. Ainda, esse grupo funcional é capaz de modular a composição das assembleias de abelhas nas áreas de plantio, suprimindo o grupo de abelhas polinizadoras. Os resultados mostram que uma abordagem promissora para entender essa interação entre os grupos funcionais de polinizadores e pilhadores pode ser considerar a riqueza e abundância em valores proporcionais. Tal abordagem pode inclusive auxiliar no esclarecimento de achados como os de Garibaldi *et al.* (2021), que mostraram um efeito negativo mais intenso de abelhas nativas *T. spinipes* sobre a diversidade e riqueza de espécies, mesmo tendo *A. mellifera* como a espécie mais dominante. Mesmo em ambientes altamente vegetados, abelhas pilhadoras moldam as assembleias de abelhas e, dependendo do comportamento de pilhagem, parecem não comprometer a produtividade da cultura alvo, provavelmente pela maior heterogeneidade de recursos florais e menor sobreposição de nicho (Mallinger *et al.* 2016).

Assim, a polinização do maracujá é comprometida diretamente pela dominância de abelhas pilhadoras, que, além de reduzirem a disponibilidade de recurso florais nas áreas, controlam a estrutura das assembleias de visitantes florais, e desfavorecem o grupo de polinizadores. Como discutido, essa dominância é possivelmente ocasionada pela perda de áreas naturais, que promove a dominância de pilhadoras e reduz a presença de polinizadoras, impactando negativamente a polinização do maracujá. Com isso, paisagens homogêneas, provocadas pela perda de áreas naturais, podem promover a dominância de pilhadoras e assim um déficit de polinização em áreas de plantios de maracujá.

Por isso, é importante que, independente da composição das assembleias de abelhas nos plantios de maracujá, haja locais apropriados para a nidificação dos polinizadores, como troncos de madeira mole nos arredores do cultivo (Junqueira *et al.* 2012, Silva *et al.* 2015, Requier & Leonhardt, 2020). Desta forma, a conservação do habitat natural garante a permanência de populações de polinizadores nas áreas, o que é capaz de assegurar também uma polinização mais eficiente do maracujazeiro além de uma maior diversidade de abelhas de diferentes grupos funcionais (Freitas & Alves 2009, Giannini *et al.* 2013, Silva *et al.* 2019, Bänisch *et al.* 2020). Por fim, a implementação de colônias de *A. mellifera* próximo a cultivos de maracujá pode ser prejudicial, pois estas impactam uma ampla diversidade de abelhas selvagens, incluindo possíveis polinizadoras do maracujá, promovendo um déficit de polinização nas áreas de cultivo (Hudewenz & Klein 2013, Wojcik *et al.* 2018, Geldmann & González-Varo 2018).

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Aizen MA, Arbetman MP, Chacoff NP *et al.* (2020) Invasive bees and their impact on agriculture. In: Bohan D, Vanbergen A (Eds.) *Advances in ecological research: The future of agricultural landscapes, part I.* Academic Press. 63: 49-92.

Aizen MA, Garibaldi LA, Cunningham SA, Klein AM. (2009) How much does agriculture depend on pollinators? Lessons from long-term trends in crop production. *Annals of botany*, 103(9):1579-1588. <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcp076>

Bänisch S, Tschardt T, Ratnieks F L, Härtel S, Westphal C (2020) Foraging of honey bees in agricultural landscapes with changing patterns of flower resources.

<https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106792>

Basu P, Parui AK, Chatterjee S, Dutta A, Chakraborty P, Roberts S, Smith B (2016) Scale dependent drivers of wild bee diversity in tropical heterogeneous agricultural landscapes. *Ecology and evolution*, 6(19): 6983-6992. <http://dx.doi.org/10.1002/ece3.2360>

Boiça Jr AL, Santos TMD, Passilongo J (2004) *Trigona spinipes* (Fabr.)(Hymenoptera: Apidae) em espécies de maracujazeiro: flutuação populacional, horário de visitação e danos às flores. *Neotropical Entomology*, 33: 135-139. <https://doi.org/10.1590/S1519-566X2004000200002>

BPBES & REBIPP – Plataforma Brasileira de Biodiversidade e Serviços Ecosistêmicos e Rede Brasileira de Interações Planta-Polinizador (2019) Relatório temático sobre Polinização, Polinizadores e Produção de Alimentos no Brasil. Wolowski M, Agostini K, Rech AR, Varassin IG *et al.*. Editora Cubo, 1:184 p.

Brosi BJ, Daily GC, Shih TM, Oviedo F, Durán G (2008) The effects of forest fragmentation on bee communities in tropical countryside. *Journal of Applied Ecology*, 45(3): 773-783. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2664.2007.01412.x>

Brown MJ, Paxton RJ. (2009) The conservation of bees: a global perspective. *Apidologie*, 40(3):410-416. <http://dx.doi.org/10.1051/apido/2009019>

Camillo E (2003) Polinização do maracujá. Ribeirão Preto: Holos Editora, 44.

Cardoso MC, Gonçalves RB (2018) Reduction by half: the impact on bees of 34 years of urbanization. *Urban ecosystems*, 21(5):943-949. <https://doi.org/10.1007/s11252-018-0773-7>

Cardoso MRD, Marcuzzo FFN, Barros, JR (2014) Classificação climática de Köppen-Geiger para o estado de Goiás e o Distrito Federal. ACTA Geográfica, 8(16): 40-55.

Cavalcante NR, Krause W, Carvalho JFD, Rocha MKP, Palu EG, Silva CA (2016) Productivity fruit physicochemical quality and distinctiveness of passion fruit populations Revista Brasileira de Fruticultura, 4: e-142. <http://dx.doi.org/10.1590/0100-29452016142>

Cavalcanti RB, Joly CA (2002) Biodiversity and Conservation Priorities in the Cerrado Region. In: Oliveira PS, Marquis RJ, The cerrados of Brazil. Columbia University Press, New York, pp. 351-368. <https://doi.org/10.7312/oliv12042-017>

Chao A, Ma KH, Hsieh TC (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online: Software for Interpolation and Extrapolation of Species Diversity. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/

Corbet SA, Willmer PG (1980) Pollination of the yellow passionfruit: nectar, pollen and carpenter bees. The Journal of Agricultural Science, 95(3), 655-666. <https://doi.org/10.1017/S0021859600088055>

Crawley MJ (2012) The R book. John Wiley & Sons.

Dafni A (1992) Pollination ecology: a practical approach. Oxford University Press.

Dainese M, Martin EA, Aizen, MA *et al.* (2019) A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. Science advances, 5(10):eaax0121. <https://doi.org/10.1101/554170>

Ebeling A, Klein AM, Schumacher J, Weisser WW, Tschardt T (2008) How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits?. *Oikos*, 117(12): 1808-1815. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0706.2008.16819.x>

Faleiro FG, Junqueira NTV (2016) Maracujá: o produtor pergunta, a Embrapa responde. Embrapa Cerrados-Livro técnico (INFOTECA-E).

Freitas BM, Alves JE (2009) Importância da disponibilidade de locais para nidificação de abelhas na polinização agrícola: o caso das mamangavas de toco. *Mensagem doce*, 100, 5-14.

Freitas BM, Imperatriz-Fonseca VL, Medina LM, Kleinert ADMP, Galetto L, Nates-Parra G, Quezada-Euán JJG. (2009) Diversity, threats and conservation of native bees in the Neotropics. *Apidologie*, 40(3): 332-346. <http://dx.doi.org/10.1051/apido/2009012>

Freitas BM, Oliveira Filho JHD (2003) Ninhos racionais para mamangava (*Xylocopa frontalis*) na polinização do maracujá-amarelo (*Passiflora edulis*). *Ciência Rural*, 33: 1135-1139.

Fründ J, Dormann CF, Holzschuh A, Tschardt T (2013) Bee diversity effects on pollination depend on functional complementarity and niche shifts. *Ecology*, 94(9): 2042-2054.

Garibaldi LA, Pérez-Méndez N, Cordeiro GD *et al.* (2021) Negative impacts of dominance on bee communities: Does the influence of invasive honey bees differ from native bees?. *Ecology*. <https://doi.org/10.5061/dryad.qfttdz0hm>

Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R *et al.* (2013) Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. *science*, 339(6127):1608-1611. <http://dx.doi.org/10.1126/science.1230200>

Garibaldi LA., Carvalheiro LG, Vaissière BE *et al.* (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, 351(6271):388-391. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aac7287>

Geldmann J, González-Varo JP (2018) Conserving honey bees does not help wildlife. *Science*, 359(6374): 392-393. <http://dx.doi.org/10.1126/science.aar2269>

Gerling DHHWV, Velthuis HHW, Hefetz A (1989) Bionomics of the large carpenter bees of the genus *Xylocopa*. *Annual review of Entomology*, 34(1): 163-190. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.34.010189.001115>

Giannini TC, Acosta AL, da Silva CI, de Oliveira PEAM, Imperatriz-Fonseca VL, Saraiva AM (2013) Identifying the areas to preserve passion fruit pollination service in Brazilian Tropical Savannas under climate change. *Agriculture, ecosystems & environment*, 171: 39-46. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2013.03.003>

Giannini TC, Boff S, Cordeiro GD, Cartolano EA, Veiga AK, Imperatriz-Fonseca VL, Saraiva AM (2015) Crop pollinators in Brazil: a review of reported interactions. *Apidologie*, 46(2): 209-223. <http://dx.doi.org/10.1007/s13592-014-0316-z>

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(9): e0137198. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0137198>

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(9):e0137198. <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0137198>

Gontijo, GM (2017) Cultivo do maracujá: informações básicas. Coleção Emater, 26: 21p.

Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1): 1-26.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>

Hass AL, Liese B, Heong KL, Settele J, Tscharntke T, Westphal C (2018) Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 253: 140-147.
<https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.10.019>

Herbertsson L, Lindström SA, Rundlöf M, Bommarco R, Smith HG (2016) Competition between managed honeybees and wild bumblebees depends on landscape context. *Basic and Applied Ecology*, 17(7): 609-616.
<http://dx.doi.org/doi:10.1016/j.baae.2016.05.001>

Hoehn P, Tscharntke T, Tylianakis JM, Steffan-Dewenter I (2008) Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275(1648): 2283-2291. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2008.0405>

Hoffmann M, Pereira TN, Mercadante MB, Gomes AR (2000) Polinização de *Passiflora edulis* f. *flavicarpa* (Passiflorales, Passifloraceae), por abelhas (Hymenoptera, Anthophoridae) em Campos dos Goytacazes, Rio de Janeiro. *Iheringia. Série Zoologia*, 89:149-152. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212000000200002>

Hudewenz A, Klein AM (2013) Competition between honey bees and wild bees and the role of nesting resources in a nature reserve. *Journal of Insect Conservation*, 17(6): 1275-1283. <https://doi.org/10.1007/s10841-013-9609-1>

Jha S, Vandermeer JH (2009) Contrasting bee foraging in response to resource scale and local habitat management. *Oikos*, 118(8): 1174-1180. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2009.17523.x>

Jung M (2013) LecoS-A QGIS plugin for automated landscape ecology analysis (No. e116v2). *PeerJ PrePrints*, 2:1-10. <http://dx.doi.org/10.7287/peerj.preprints.116v2>

Junqueira CN, Augusto SC (2017) Bigger and sweeter passion fruits: effect of pollinator enhancement on fruit production and quality. *Apidologie*, 48(2): 131-140. <http://dx.doi.org/10.1007/s13592-016-0458-2>

Junqueira CN, Hogendoorn K, Augusto SC (2012) The use of trap-nests to manage carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini), pollinators of passion fruit (Passifloraceae: *Passiflora edulis* f. *flavicarpa*). *Annals of the Entomological Society of America*, 105(6): 884-889. <https://doi.org/10.1603/AN12061>

Junqueira NTV, Veras MCM, Nascimento AC, Chaves RDC, Matos AP, Junqueira KP (2001) A importância da polinização manual para aumentar a produtividade do maracujazeiro. *Embrapa Cerrados-Documentos (INFOTECA-E)*.

Keasar, T. (2010). Large carpenter bees as agricultural pollinators. *Psyche*, 2010: 1-7. <https://doi.org/10.1155/2010/927463>

Kishore K, Pathak KA, Shukla R, Bharali R (2010) Studies on floral biology of passion fruit (*Passiflora* spp.). *Pakistan Journal of Botany*, 42(1): 21-29.

Krebs CJ (1999) *Ecological Methodology*. 2nd Edition, Benjamin Cummings, Menlo Park.

Malerbo-Souza DT, Nogueira-Couto RH, de Toledo VDAA (2002) Insetos associados às flores de diferentes espécies de maracujá (*Passiflora* spp.). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 24:1269-1274. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v24i0.2280>

Mallinger RE, Gibbs J, Gratton C (2016) Diverse landscapes have a higher abundance and species richness of spring wild bees by providing complementary floral resources over bees' foraging periods. *Landscape ecology*, 31(7): 1523-1535. <http://dx.doi.org/10.1007/s10980-015-0332-z>

Marchi P, Alves-dos-Santos I (2013) The bees of the genus *Xylocopa* Latreille (Xylocopini, Apidae) of São Paulo State, Brazil. *Biota Neotropica*, 13(2): 249-269.

Martins KT, Gonzalez A, Lechowicz MJ (2015) Pollination services are mediated by bee functional diversity and landscape context. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 200:12-20. <http://dx.doi.org/10.1016/j.agee.2014.10.018>

Mawdsley JR (2018) New records and diagnostic notes on large carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: genus *Xylocopa* Latreille), from the Amazon River basin of South America. *Insecta Mundi*. 0631:1-15.

Metzger JP, Bustamante MM, Ferreira J *et al.* (2019). Why Brazil needs its legal reserves. *Perspectives in Ecology and Conservation*, 17(3): 91-103. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2019.07.002>

Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, Da Fonseca GA, Kent J (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403(6772): 853-858.

Oliveira CM, Frizzas MR (2014) Principais pragas do maracujazeiro amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa* Degener) e seu manejo. *Embrapa Cerrados Documentos* 323. 1:48p.

Oliveira PE, Augusto SC, Barbosa AAA, Yamamoto M, Silva CI, Silva JR (2014) Polinização e produção de maracujá-amarelo (*Passiflora edulis* f. *flavicarpa*) no Triângulo Mineiro e possibilidades de manejo sustentável de *Xylocopa* spp.(Apidae, Xylocopini). In: Yamamoto M, Oliveira PE, Gaglianone MC, Uso sustentável e restauração da diversidade dos polinizadores autóctones na agricultura e nos ecossistemas relacionados: Planos de manejo. Funbio, Rio de Janeiro, pp. 281-313.

Paini DR (2004) Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral ecology*, 29(4): 399-407. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01376.x>

Petchey OL, Gaston KJ (2002) Extinction and the loss of functional diversity. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1501): 1721-1727. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2002.2073>

QGIS Development Team (2021) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>

Quinlan GM, Milbrath MO, Otto CR, Isaacs R (2021) Honey bee (*Apis mellifera*) colonies benefit from grassland/pasture while bumble bee (*Bombus impatiens*) colonies in the same landscapes benefit from non-corn/soybean cropland. *PloS one*, 16(9): e0257701. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0257701>

R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://R-project.org/>

Requier F, Leonhardt SD (2020) Beyond flowers: including non-floral resources in bee conservation schemes. *Journal of Insect Conservation*, 24(1): 5-16. <https://doi.org/10.1007/s10841-019-00206-1>

Ribeiro JF, Walter BMT (1998) Fitofisionomias do bioma Cerrado. In: Sano SM, Almeida SP (Ed.), Cerrado: ambiente e flora. Embrapa Cerrados (ALICE), Planaltina: EMBRAPA-CPAC, pp. 89-166.

Rocha LCDT, Faleiro FG, Rocha FEDC, Gontijo GM (2019) Maracujá: prospecção de demandas para pesquisa, extensão rural e políticas públicas baseadas na adoção e no impacto de tecnologias.

Rösch V, Tschardt T, Scherber C, Batary P (2013) Landscape composition, connectivity and fragment size drive effects of grassland fragmentation on insect communities. *Journal of Applied Ecology*, 50(2): 387-394.

Sano EE, Rodrigues AA, Martins ES *et al.* (2019). Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of environmental management*, 232: 818-828.
<https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2018.11.108>

Sazima I, Sazima M (1989) Mamangavas e irapuás (Hymenoptera, Apoidea): visitas, interações e consequências para polinização do maracujá (Passifloraceae). *Revista Brasileira de entomologia*, 33(1): 109-118.

Silva ALGD, Pinheiro MCB (2007) Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* L.(Myrtaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 21(1): 235-247.
<https://doi.org/10.1590/S0102-33062007000100022>

Silva CI, Pacheco Filho JS, Freitas BM (2015) Polinizadores manejados no Brasil e sua disponibilidade para a agricultura. In: Agricultura e Polinizadores. Associação Brasileira de Estudos das Abelhas (A.B.E.L.H.A., 2015). São Paulo.

Silva FAM, Assad ED, Steinke ET, Müller AG (2008) Clima do bioma Cerrado. In: Albuquerque ACS, Silva AG (Eds.), Agricultura tropical: quatro décadas de inovações tecnológicas, institucionais e políticas. Embrapa Informações Tecnológicas, Brazil. pp. 93-148.

Silva SR, Almeida NM, de Siqueira KMM, Souza JT, Castro CC (2019) Isolation from natural habitat reduces yield and quality of passion fruit. *Plant biology*, 21(1): 142-149. <https://doi.org/10.1111/plb.12910>

Silveira FA, Melo GA, Almeida EA (2002). Abelhas brasileiras: sistemática e identificação. Belo Horizonte, 1:1-253.

Silveira MV, Abot AR, Nascimento JN, Rodrigues ET, Rodrigues SR, Puker A (2012) Is manual pollination of yellow passion fruit completely dispensable?. *Scientia horticultrae*, 146: 99-103. <http://dx.doi.org/10.1016/j.scienta.2012.08.023>

Siqueira KMM, Kiill LHP, Martins CF, Lemos IB, Monteiro SP, Feitoza EDA (2009) Ecologia da polinização do maracujá-amarelo, na região do vale do submédio São Francisco. *Revista Brasileira de Fruticultura*, 31: 1-12. <https://doi.org/10.1590/S0100-29452009000100003>

Somanathan H, Saryan P, Balamurali GS (2019) Foraging strategies and physiological adaptations in large carpenter bees. *Journal of Comparative Physiology A*, 205(3): 387-398. <https://doi.org/10.1007/s00359-019-01323-7>

Souza CMZ, Shimbo J, Rosa MR *et al.* (2020) Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing*, 12(17): 2735. <http://dx.doi.org/10.3390/rs12172735>

Vaissière B, Freitas BM, Gemmill-Herren B (2011) Protocol to detect and assess pollination deficits in crops: a handbook for its use, FAO. pp. 81-p.

Vanbergen AJ, Initiative TIP (2013) Threats to an ecosystem service: pressures on pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(5):251-259.
<http://dx.doi.org/10.1890/120126>

Viana BF (2006). O maracujá-amarelo e seus polinizadores na região do vale médio São Francisco: Manual do produtor. Salvador: Editora da Universidade Federal da Bahia.

Viana BF, Silva FO, Almeida AM (2014) Polinização do maracujá-amarelo no semi-árido da Bahia. In: Yamamoto M, Oliveira PE, Gaglianone MC, Uso sustentável e restauração da diversidade dos polinizadores autóctones na agricultura e nos ecossistemas relacionados: Planos de manejo. Funbio, Rio de Janeiro, pp. 255-280.

Vieira, P. F. D. S. P., de Oliveira Cruz, D., Gomes, M. F. M., de Oliveira Campos, L. A., & de Lima, J. E. (2010). Valor econômico da polinização por abelhas mamangavas no cultivo do maracujá-amarelo. *Revibec: revista iberoamericana de economía ecológica*, 15, 43-53.

Walther-Hellwig K, Fokul G, Frankl R, Büchler R, Ekschmitt K, Wolters V (2006) Increased density of honeybee colonies affects foraging bumblebees. *Apidologie*, 37(5): 517-532. <https://www.apidologie.org/10.1051/apido:200701>

Wojcik VA, Morandin LA, Davies Adams L, Rourke KE (2018) Floral resource competition between honey bees and wild bees: is there clear evidence and can we guide management and conservation?. *Environmental entomology*, 47(4): 822-833.
<https://doi.org/10.1093/ee/nvy077>

Wurz A, Grass I, Tschardt T (2021) Hand pollination of global crops—a systematic review. *Basic and Applied Ecology*. 56: 299-321.

<https://doi.org/10.1016/j.baae.2021.08.008>

Yamamoto M, da Silva CI, Augusto SC, Barbosa AAA, Oliveira PE (2012) The role of bee diversity in pollination and fruit set of yellow passion fruit (*Passiflora edulis* forma *flavicarpa*, Passifloraceae) crop in Central Brazil. *Apidologie*, 43(5): 515-526.

<http://dx.doi.org/10.1007/s13592-012-0120-6>

Zar JH (2005) *Biostatistical analysis*. Pearson Education (Singapore) Pte. Ltd., New Delhi.

Zurbuchen A, Landert L, Klaiber J, Müller A, Hein S, Dorn S (2010) Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, 143(3): 669-676.

<http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2009.12.003>

Zuur AF, Ieno EN, Smith, GM (2007) *Analysing ecological data* (Vol. 680). New York: Springer.