



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

# **Interações ecológicas planta-abelha em agroecossistemas orgânicos em diferentes escalas espaciais**

Rafaela Mendes Assunção

Orientador: Prof. Dr. Pedro Henrique Brum Togni  
Coorientadora: Dra. Carmen Silvia Soares Pires

Brasília, DF

Junho de 2021



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

# **Interações ecológicas planta-abelha em agroecossistemas orgânicos em diferentes escalas espaciais**

Rafaela Mendes Assunção

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

Junho de 2021

## **AGRADECIMENTOS**

Reconheço e reforço a importância do auxílio dos programas de pesquisa e extensão universitária e das instituições de fomento que fizeram esse trabalho possível. Portanto agradeço ao programa de Pós Graduação em Ecologia, ao CNPq pela bolsa concedida, a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES – PROEX), ao projeto do CNPQ/A.B.E.L.H.A/IBMA/MCTIC (processo nº 400555/2018-2) e a Fundação de Apoio a Pesquisa do Distrito Federal (FAPDF) (processo nº 00193. 0000054/2019-37).

Agradeço a oportunidade que tive de ser orientada por duas pessoas que tanto admiro. Ao Pedro, por ter me acolhido e não limitar nenhuma das minhas ideias, pelos inúmeros ensinamentos que vou levar sempre comigo, por acreditar no meu potencial e pela enorme paciência e dedicação que teve durante todo esse tempo. À Carmen, por ter me despertado o interesse pelo estudo das abelhas, pelos ensinamentos desde a época de estágio durante a graduação e pelo engajamento essencial nesse trabalho. Vocês são exemplos como pesquisadores. Obrigada por tudo.

Agradeço aos colegas do Laboratório de Ecologia de Insetos (Lecoi-UNB) e do Laboratório de Ecologia e Biossegurança da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia pelo suporte nas atividades de campo e triagem de material, especialmente ao Luan Souza e ao Eneas Rocha pela grande dedicação ao trabalho. Também agradeço aos técnicos, motoristas e demais trabalhadores da Embrapa, da Emater-DF e do Departamento de Ecologia da UNB por todo suporte, em particular as técnicas Ana Santos e Maria Castilho, que sempre estiveram disponíveis para ajudar no que fosse preciso. Agradeço ao Nícolás Camargo pela contribuição fundamental no trabalho. Também agradeço aos agricultores Eucácia, Francisco, Guilherme, Idalécio, Josimar, Juã, Leandro, Manoel e Valdimar, que nos receberam de braços abertos e permitiram que o trabalho fosse realizado no quintal de suas casas.

Agradeço à minha família, especialmente minha mãe e meu pai, que sempre trataram

meus estudos e dos meus irmãos como prioridade em qualquer circunstância. Obrigada pelo apoio, pelo incentivo diário, por respeitar minhas escolhas e por celebrar minhas conquistas (as vezes até mais do que eu mesma). Vocês me ensinaram que a educação é a única alternativa. Muito, muito, muito obrigada. Sou grata às amigas e aos amigos que fizeram parte dessa caminhada e que espero levar por toda vida. Em especial o Bee, a Banana e a Dany, pela companhia, pelo carinho, por compartilhar os momentos bons e os perrengues em campo, pelas trocas, conselhos e contribuições. Também sou grata pela convivência com a Evy, Lê e Mari, que estiveram comigo no período mais difícil desse projeto e tornaram a trajetória mais leve. Aprendi muito com todos vocês.

## RESUMO

A estrutura da paisagem (e.g. presença de remanescentes de vegetação natural) e a disponibilidade local de recursos florais (e.g. plantas floridas nas propriedades rurais) podem modular a diversidade de abelhas e suas interações ecológicas em agroecossistemas. Por isso, a teoria prevê que há fatores em diferentes escalas espaciais interagindo na manutenção da biodiversidade. Isso pode ser especialmente importante ao considerar espécies que provêm serviços ecossistêmicos relevantes como as abelhas. Dessa forma, avaliamos como fatores diferentes escalas espaciais (dentro da propriedade e na paisagem circunvizinha), influenciam a comunidade de abelhas visitantes florais do tomateiro em propriedades de agricultura orgânica no Cerrado, entre 2019 e 2020. Também avaliamos a estrutura da rede de interações entre tomateiro, plantas espontâneas e abelhas e como a rede responde a cenários distintos de perda de espécies. Observamos que a diversidade da paisagem pode favorecer as abelhas quando os remanescentes de vegetação natural da paisagem não estão muito fragmentados. Esses remanescentes naturais podem funcionar como um banco de espécies de abelhas que podem colonizar diferentes habitats na paisagem. Além disso, observamos que as plantas espontâneas podem favorecer a permeabilidade dos agroecossistemas para as abelhas porque fornecem recursos florais adicionais e heterogêneos. A rede de interações apresentou estrutura modular, indicando a partição espacial do habitat por abelhas com uma baixa sobreposição no uso de recursos mediada pelas plantas espontâneas. Com os cenários de extinção, identificamos que algumas plantas espontâneas conectoras desempenham um papel central na estabilidade da rede de interações. Concluimos que avaliar as múltiplas escalas espaciais e as redes de interações planta-abelha é fundamental para traçar estratégias que tornem os agroecossistemas tropicais mais permeáveis e funcionais à diversidade de abelhas e o serviço de polinização prestado por elas.

**Palavras-chave:** paisagem, planta espontânea, Cerrado, rede modular, planta daninha

## ABSTRACT

Landscape structure (e.g. presence of remnants of natural vegetation) and local floral resources (e.g. flowering plants inside the farms) can modulate bee diversity and their ecological interactions in agroecosystems. Therefore, theory predicts that there are factors at different spatial scales interacting and influencing the maintenance of biodiversity. This may be especially important when considering species that provide relevant ecosystem services, such as bees. Therefore, we assessed how factors at different spatial scales (within the farm and in the surrounding landscape) influences the community of tomato flower-visiting bees on organic crops in the Cerrado biome between 2019 and 2020. We also evaluated the structure of the network of interactions among tomato, non-crop plants, and bees and how this network responds to distinct scenarios of species loss. We observed that landscape diversity can benefit bee diversity when the natural vegetation remnants are not highly fragmented in the landscape. These natural vegetation remnants acted as a bank of bee species that can colonize different habitats in the landscape. Furthermore, we observed that non-crop plants can promote agroecosystem permeability for bees because they provide additional and diverse floral resources. The network of interactions had a modular structure, indicating that there is a spatial habitat partitioning by bees with a low overlap in resource use mediated by non-crop plants. The extinction scenarios showed that some connector non-crop plants play a key role in the network stability. We conclude that analyzing multiple spatial scales and plant-bee interaction networks is critical for designing strategies to make tropical agroecosystems more permeable and functional to bee biodiversity and the pollination service provided by them.

**Key words:** landscape, non-crop plant, Cerrado, modular network, weeds plants

## SUMÁRIO

Agradecimentos .....	i
Resumo .....	iii
Abstract .....	iv
<b>INTRODUÇÃO</b> .....	6
<b>MATERIAL E MÉTODOS</b> .....	11
Áreas de estudo e localização .....	11
Desenho experimental e amostragem de espécies – escala da paisagem .....	12
Desenho experimental e amostragem de espécies – escala local .....	15
Rede de interações planta-abelha .....	17
Cenários simulados de extinção .....	18
Análises estatísticas .....	19
<b>RESULTADOS</b> .....	21
Influência da estrutura da paisagem na diversidade de abelhas .....	21
O papel das plantas espontâneas na manutenção das abelhas .....	23
Estrutura da rede de interações ecológicas planta-abelha .....	27
Cenários de extinção .....	31
<b>DISCUSSÃO</b> .....	32
<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS</b> .....	40
<b>REFERÊNCIAS</b> .....	41
<b>ANEXOS</b> .....	57

## INTRODUÇÃO

A polinização é um serviço ecossistêmico chave para manter a biodiversidade em ecossistemas naturais e antropizados (MEA, 2005). Cerca de 76% das plantas cultivadas ou silvestres utilizadas para consumo humano dependem, até certo grau, da polinização por animais, especialmente das abelhas (BPBES/REBIP, 2019). Entretanto, a fragmentação e redução de habitats naturais da paisagem devido à expansão agrícola é uma das principais ameaças às populações de abelhas (Ferreira *et al.*, 2020). Tal contradição revela a importância de mitigar os impactos causados pela agricultura sobre as espécies de abelhas, para manter os serviços de polinização nos cultivos (Burkle *et al.*, 2013; Garibaldi *et al.*, 2016). Uma maior diversidade de abelhas tende a aumentar a polinização nos cultivos devido aos efeitos de complementaridade das diferentes espécies de abelhas na paisagem (Dainese *et al.*, 2019). Porém, a simplificação da paisagem causada pela agricultura afeta negativamente a polinização (Kennedy *et al.*, 2013). Apesar da polinização ser o serviço ecossistêmico provido por insetos mais estudado em países tropicais e megadiversos como o Brasil, existem lacunas no conhecimento sobre como o manejo do habitat em agroecossistemas pode ser implementado para favorecer as espécies de abelhas e a polinização (Ramos *et al.*, 2020).

A perda e a fragmentação de habitats nos trópicos é geralmente acompanhada por monoculturas em larga escala que reduzem a disponibilidade de recursos de qualidade para abelhas, sobretudo os sítios de nidificação (Kremen *et al.*, 2007; Klein *et al.*, 2007; Kennedy *et al.*, 2013). Paisagens que apresentam remanescentes de vegetação natural não perturbados tendem a fornecer aos organismos habitats com alta abundância de recursos e sustentam mais espécies de polinizadores (Nery *et al.*, 2018). Por outro lado, paisagens agrícolas simplificadas podem mudar a composição da comunidade de abelhas tropicais e favorecer a ocorrência de espécies dominantes (e.g. espécies de *Apis* e *Trigona*) (Cely-Santos & Philpott, 2019). Abelhas dominantes podem exercer maior pressão competitiva devido a densidade de forrageamento de



seus indivíduos, principalmente em paisagens com recursos escassos (Steffan-Dewenter *et al.*, 2002). A resposta dos visitantes florais à simplificação da paisagem também pode variar de acordo com seus traços funcionais (Diekötter *et al.*, 2007). A expansão agrícola tem efeito mais forte e negativo nas abelhas de tamanho corporal grande (e.g. espécies de *Bombus*), uma vez que estas abelhas tendem a explorar distâncias maiores para garantir a manutenção de seus ninhos (Westphal *et al.*, 2006; Benjamin *et al.*, 2014). Em outro estudo, Blanche e colaboradores (2006) constataram que cultivos de macadâmia e longanas localizados próximos à remanescentes de floresta tropical apresentaram mais espécies de abelhas silvestres nativas, uma vez que as áreas cultivadas faziam parte do raio de forrageamento dessas abelhas.

Portanto, fatores relacionados à escala da paisagem (e.g. fragmentação de vegetação natural e qualidade da matriz) influenciam principalmente o conjunto regional de espécies com potenciais colonizadores de habitats locais (Thies & Tschardtke, 1999; Slancarova *et al.*, 2014; Hansen *et al.*, 2020). Quando o pool regional de espécies é reduzido na paisagem, há um baixo fluxo de organismos entre habitats por causa da homogeneização da paisagem e o isolamento entre as manchas (Ricketts *et al.*, 2008; Tschardtke *et al.*, 2012). A movimentação dos indivíduos entre habitats na paisagem é influenciada principalmente pela qualidade e permeabilidade da matriz (Hadley & Betts, 2012). Geralmente os agroecossistemas dominam a composição da paisagem e devem prover recursos e condições que tornem a paisagem funcionalmente mais permeável aos polinizadores para facilitar a movimentação entre os diferentes habitats (Holzschuh *et al.*, 2008; Winfree *et al.*, 2008). Como a movimentação de organismos através dos habitats na paisagem é determinada principalmente pela busca de recursos alimentares (Tschardtke *et al.*, 2012), a manutenção destes recursos em agroecossistemas é fundamental para garantir a colonização e o fluxo de abelhas entre os habitats naturais e as áreas cultivadas. Há, portanto, uma interação entre fatores e processos relacionados a diferentes escalas espaciais que influenciam os padrões de biodiversidade

observado localmente em habitats naturais e agrícolas.

Uma maneira de tornar os agroecossistemas mais permeáveis às abelhas localmente é fornecer recursos florais por meio de plantas não cultivadas dentro e ao redor dos cultivos (Hass *et al.*, 2019; Albrecht *et al.*, 2020). Neste sentido, as plantas espontâneas, tradicionalmente referidas como ervas daninhas ou plantas invasoras, podem desempenhar um papel funcional importante (Nicholls & Altieri, 2013; Bretagnolle & Gaba, 2015). Espera-se que as plantas espontâneas promovam a coexistência de múltiplas espécies de abelhas no tempo e no espaço, pois aumentam a diversidade e a disponibilidade de recursos devido a sua floração contínua e variedade de morfologias florais (Laha *et al.*, 2020). Estas plantas aumentam a disponibilidade de recursos durante os períodos de entressafra (Pywell *et al.*, 2005; Russo *et al.*, 2013) e contribuem com o melhor desempenho das abelhas durante a época de cultivo (Pernal & Currie, 2001; Alaux *et al.*, 2010). Entender como as comunidades de abelhas interagem com essas plantas em agroecossistemas é fundamental para projetar estratégias de manejo que maximizem a conservação das abelhas e aliviem os impactos da agricultura ao tornar os habitats agrícolas mais permeáveis às abelhas.

Uma abordagem promissora para este fim é compreender a estrutura da rede de interação entre plantas e abelhas e investigar as principais interações que podem favorecer a polinização dos cultivos (Moreira *et al.*, 2015; Saunders *et al.*, 2019). A teoria prevê que a diversidade do habitat afeta a rede de interações entre plantas e visitantes florais, o número de conexões entre espécies e o nível de especialização das espécies coexistentes (Vázquez *et al.*, 2009; Tscharrntke *et al.*, 2012). De fato, uma maior diversidade de plantas não cultivadas promove uma maior diversidade de visitantes florais, o que pode mitigar a supressão de habitat natural (Carvalho *et al.*, 2011). O uso da análise de redes de interações ecológicas para entender os padrões de resiliência e estabilidade entre plantas e seus insetos visitantes florais pode melhorar as previsões sobre como as espécies respondem às perturbações do habitat. Assim, seria possível

desenvolver estratégias de manejo baseadas no papel funcional das plantas e polinizadores (Elle *et al.*, 2012; Tylianakis & Morris, 2017). Tal abordagem poderia ser especialmente importante nos trópicos porque eles concentram a maior parte da biodiversidade na terra, e a expansão agrícola leva a um declínio acelerado de várias espécies de insetos nestas regiões (Fonseca, 2009; Raven & Wagner, 2021).

No Brasil, as áreas de agricultura orgânica são caracterizadas pela alta diversidade de cultivos (geralmente mais de 15 espécies de plantas cultivadas por propriedade rural) e pela manutenção de plantas não cultivadas em pequenas propriedades rurais (4 - 15 ha) que empregam principalmente mão-de-obra familiar no manejo agrícola (Togni *et al.*, 2019b). O sistema de produção orgânica reduz os impactos da intensificação da agricultura porque incluem práticas de manejo que favorecem a biodiversidade dentro das propriedades rurais (Hole *et al.*, 2005; Sandhu *et al.*, 2010; Reganold & Wachter, 2016), incluindo os polinizadores (Morandin & Winston, 2005; Gaba *et al.*, 2017). Além disso, tais sistemas de produção são importantes para a manutenção das comunidades de abelhas tropicais, uma vez que as espécies nativas dessas regiões apresentam sensibilidade à configuração e composição das paisagens e à perturbação do habitat devido a limitação de recursos de qualidade (áreas de nidificação e recursos florais) (Cely-Santos & Philpott, 2019). Portanto, sistemas de produção orgânica são ideais para entender como as plantas espontâneas modulam a diversidade das abelhas, identificando quais são as interações chave entre plantas e insetos que mantem a permanência das espécies nas áreas rurais e pode favorecer a polinização dos cultivos.

Neste estudo, avaliamos como a escala da paisagem (área mais ampla circunvizinha ao cultivo) e a escala local (área imediatamente próxima do cultivo), modulam a diversidade de abelhas e suas interações com o tomateiro (*Solanum lycopersicum* L., 1753) em propriedades de agricultura orgânica produtoras de tomate no Cerrado. Este é o bioma savânico mais diversificado do mundo, é o segundo maior bioma do Brasil e é considerado um hotspot global

de biodiversidade (Myers *et al.*, 2000; Sawyer *et al.*, 2018; Sano *et al.*, 2019). Estima-se que o Cerrado abriga 12% das espécies de abelhas da região Neotropical (cerca de 7.000 espécies), das 820 espécies de abelhas registradas no Cerrado, mais de 50% são endêmicas (Raw, 2007). Atualmente, o bioma concentra a maior parte da produção agrícola brasileira, sendo a expansão agrícola a principal ameaça para a biodiversidade local (Sawyer *et al.*, 2018).

Escolhemos o tomateiro como planta modelo devido a sua relevância socioeconômica para o Brasil (CONAB, 2016). O país ocupa a 9ª posição de produção de tomate em nível global, sendo responsável por cerca de 2,5% da produção mundial da hortaliça (Dossa & Fushs, 2017). Além disso, o cultivo de tomateiros é uma das atividades agrícolas que mais gera renda por hectare cultivado e emprega aproximadamente 10% da população brasileira para o manejo da hortaliça (Treichel *et al.* 2016). As flores do tomateiro têm anteras poricidas e seus principais polinizadores são espécies de abelhas silvestres capazes de fazer a polinização por vibração, onde as abelhas usam a musculatura torácica para vibrar a flor e liberar os grãos de pólen (Gaglianone *et al.*, 2015). Embora o tomateiro seja polinizado pelo vento, a polinização pelas abelhas contribui para o aumento das taxas de frutificação, número de sementes, peso e tamanho dos frutos (Silva-Neto *et al.*, 2013; Deprá *et al.*, 2014). Dessa forma, apesar do tomateiro apresentar pouca dependência de polinizadores para formação de frutos, há um incremento de 0% a 10% na produção com a polinização biótica (BPBES/REBIP, 2019).

Apesar de estudos enfatizarem a importância do contexto local e da paisagem na manutenção da biodiversidade e de processos que estruturam as comunidades biológicas, há poucos registros que abordam os dois fatores em conjunto, principalmente para regiões tropicais. Avaliar como as diferentes escalas espaciais (local e da paisagem) regulam a composição da comunidade de abelhas em agroecossistemas pode ajudar a mitigar os efeitos negativos da supressão de habitat na diversidade de polinizadores. Portanto, espera-se que a composição e configuração da paisagem circunvizinha aos cultivos de tomateiros afetem a

diversidade de abelhas, onde habitats naturais são importantes para a manutenção dessas espécies. Localmente, as plantas espontâneas devem tornar as áreas de cultivo mais permeáveis às abelhas ao proverem recursos e auxiliar na manutenção das interações ecológicas entre plantas cultivadas, não cultivadas e abelhas. Procuramos responder especificamente às seguintes perguntas: i) Como a composição da paisagem, em diferentes escalas, influencia a comunidade de abelhas que visitam as flores do tomateiro?; ii) As plantas espontâneas podem favorecer a atração de espécies de abelhas capazes de fazer a polinização do tomateiro?; iii) Como a distribuição das plantas espontâneas dentro e ao redor do cultivo (escala local) afeta a atração das abelhas nas propriedades rurais?; iv) Como a rede de interações da comunidade de abelhas associada às plantas espontâneas e ao tomateiro são estruturadas e permanecem estáveis sob diferentes cenários de extinção local de plantas?.

## **MATERIAL E MÉTODOS**

### **• Áreas de estudo e localização**

Este estudo foi realizado em nove propriedades rurais que adotam o sistema de produção orgânica em toda propriedade entre outubro de 2019 e novembro de 2020. Todas as propriedades cultivaram tomateiros (italiano e salada) e outras hortaliças. As propriedades rurais estavam localizadas no Distrito Federal (15°46'48"S, 47°55'45"W) no bioma Cerrado, Brasil. De acordo com dados do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, no ano de 2017, o Distrito Federal foi a região do país que mais produziu tomate por área cultivada (79,88 toneladas por hectare). A paisagem das áreas estudadas está inserida numa matriz composta principalmente por atividades agropecuárias com pequenos fragmentos de vegetação natural. De acordo com a classificação Köppen-Geiger, o clima é do tipo Aw (inverno seco e verão quente), com duas estações bem definidas (da Silva *et al.*, 2008). A estação seca é de maio a setembro e a estação chuvosa é de outubro a abril, as temperaturas médias anuais variam

de 22°C a 27°C e a pluviosidade média anual é de 1.000 mm (concentrada na estação chuvosa) (Sano *et al.*, 2019).

As propriedades rurais amostradas tinham de 4 a 5 ha, e as áreas cultivadas de tomateiros tinham em média 770 m<sup>2</sup>. Todos os agricultores já cultivavam no sistema orgânico de produção há pelo menos três anos, e utilizavam principalmente mão de obra familiar e manual para o manejo das culturas. Todos os agricultores cultivavam um mínimo de 10 culturas diferentes e mantinham frutas e plantas ornamentais ao redor das áreas cultivadas. Barreiras de vento com pelo menos três espécies de plantas distintas (ver Togni *et al.*, 2019b para detalhes) eram utilizadas para cercar as propriedades rurais e dividir as áreas cultivadas. O manejo de insetos que poderiam causar dano aos cultivos foi realizado liberando *Trichogramma pretiosum* Riley (Hymenoptera: Trichogrammatidae) e utilizando produtos à base de *Bt* e *neem*, conforme permitido pela legislação brasileira (Togni *et al.*, 2019a). As plantas espontâneas cresciam ao redor das áreas cultivadas e nas margens da propriedade rural. Durante a condução do experimento, as plantas espontâneas ao redor do cultivo de tomateiros não foram manejadas. Portanto, sempre havia plantas espontâneas crescendo dentro e ao redor da área cultivada.

• *Desenho experimental e amostragem de espécies de abelhas – escala da paisagem*

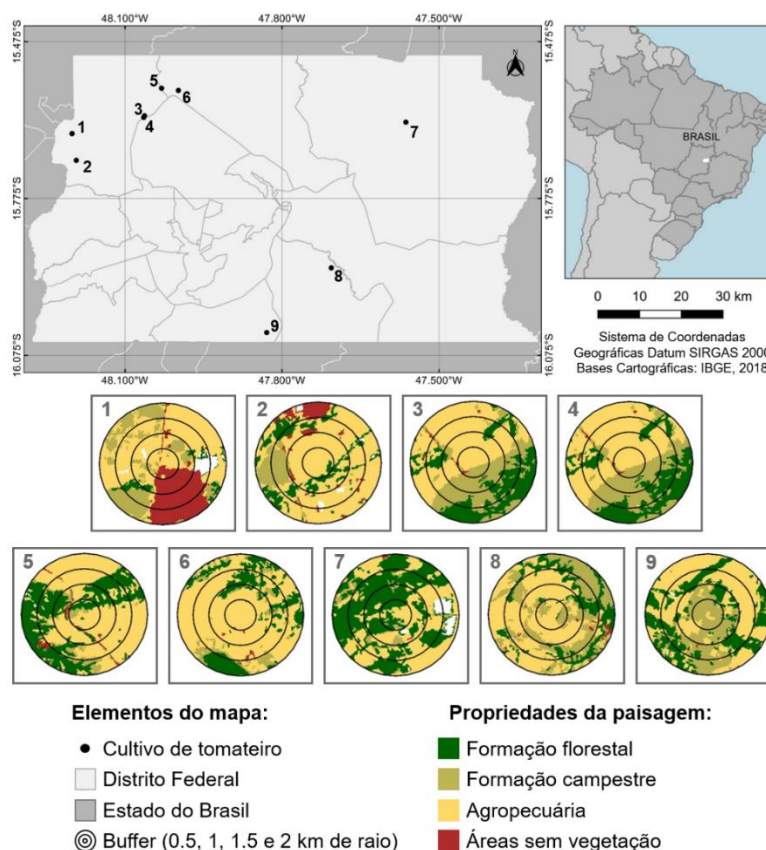
Para compreender o papel da paisagem na manutenção da diversidade de abelhas visitantes florais do tomateiro, avaliamos a estrutura da paisagem circunvizinha aos cultivos de tomateiros. Primeiro, caracterizamos a comunidade de abelhas visitantes florais do tomateiro através da riqueza e abundância de indivíduos amostrados nas nove propriedades rurais entre outubro de 2019 e outubro de 2020. Em cada propriedade, durante os meses de amostragem, as abelhas foram coletadas entre 8h e 12h da manhã (pico de atividade das abelhas). Durante este período, os coletores percorriam as entrelinhas do cultivo de tomateiros e coletavam ativamente todas as abelhas que pousavam diretamente nas flores do tomateiro, utilizando potes plásticos.

As amostragens começaram cerca de 70 dias após o transplante de mudas de tomateiro para o campo, ou seja, quando os tomateiros estavam florindo (estágio reprodutivo). Por esse motivo, teve intervalos sem coleta de abelhas durante os meses de amostragem, uma vez que ainda não havia tomateiros floridos nas propriedades rurais selecionadas. O esforço de amostragem total foi de 41h, durante todo o período de experimento, nas nove propriedades amostradas. O esforço de amostragem foi contabilizado por minuto de coleta e multiplicado pelo número de coletores. Os espécimes de abelhas coletados foram identificados a nível de gênero e depositados na Coleção de Entomologia da Universidade de Brasília (UnB) e na Coleção Entomológica da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia. Ambas instituições são localizadas em Brasília, Distrito Federal, Brasil.

Em seguida, caracterizamos a paisagem das nove propriedades rurais utilizando o mapa de cobertura e uso do solo do bioma Cerrado da Coleção 5 do Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil – MapBiomas (Fig.1) (Souza *et al.*, 2020). Este mapa é do ano de 2019 e tem resolução espacial de 30x30 metros, georreferenciado com base nas cartas topográficas do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, na escala de 1:250.000. As coordenadas foram adquiridas no sistema UTM, Datum WGS84. O mapa foi reclassificado em quatro classes: formação florestal, formação campestre, agropecuária e áreas sem vegetação (Anexo II). Os agrupamentos foram feitos para unificar as classes de vegetação florestal natural do bioma cerrado (e.g. mata ciliar e formação savânica), a classe campestre (e.g. campo sujo e campo limpo), as classes de uso do solo voltadas para a agropecuária (e.g. agricultura e pastagem) e as classes naturais e antrópicas sem vegetação definida (e.g. áreas com rocha exposta e centros urbanos). Para a caracterização e reclassificação da paisagem utilizamos o software QGIS, plataforma de sistema de informação geográfica para análise de dados georreferenciados (QGIS 2020).

Definimos círculos concêntricos (*buffers*) de 0,5, 1, 1,5 e 2 km de raio para analisar se as

diferentes escalas da paisagem interferem na comunidade de abelhas visitantes florais do tomateiro (Fig.1). Os *buffers* foram delimitados tomando como centro cada cultivo de tomateiros e usando o mapa do MapBiomias reclassificado. A distância dos *buffers* foi estabelecida tendo como base a capacidade média de voo das abelhas que visitam as flores do tomateiro (Greenleaf *et al.* 2007; Zurbuchen *et al.* 2010). Para avaliar a diversidade composicional da paisagem dentro de cada buffer, calculamos o índice de diversidade de Shannon (SHID) no nível da paisagem (Neel *et al.*, 2004; Boscolo *et al.*, 2017). O SHID é baseado na abundância proporcional de cada tipo de mancha da paisagem das diferentes classes analisadas. Os valores de SHID aumentam conforme o número de manchas aumenta e a área de distribuição entre estas manchas torna-se mais equitativa (Anexo III) (McGarigal, 2015).



**Fig. 1** – Representação da paisagem circunvizinha aos cultivos de tomateiros (pontos pretos de 1 a 9) localizado em propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil. As escalas espaciais da paisagem foram estabelecidas através de *buffers* de 0,5, 1, 1,5 e 2 km de raio (círculos pretos) tomando como centro o cultivo de tomateiros. A paisagem de cada propriedade foi caracterizada em quatro classes: formação florestal (verde escuro), formação campestre (amarelo escuro), agropecuária (amarelo claro) e áreas sem vegetação (vermelho).



As classes foram definidas com base no mapa de uso da terra do Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil – MapBiomias.

Partindo da hipótese que a diversidade da paisagem pode afetar a diversidade de abelhas, procuramos avaliar como a composição e configuração das diferentes classes (formação florestal, formação campestre, agropecuária e áreas sem vegetação) influenciaram os valores de SHID encontrados. Para isso calculamos a área de cobertura (ha<sup>2</sup>) e o número de manchas das quatro classes dentro de cada *buffer* (Anexo III) (McGarigal, 2015). Tanto a área de cobertura total como o número de manchas de cada classe são indicativos da perda de habitat e nível de fragmentação da vegetação natural (classe de formação florestal e campestre). A diminuição da área de cobertura das classes de vegetação natural aponta a perda de habitat natural (composição da paisagem). Enquanto o aumento no número de manchas das classes de vegetação natural sugere uma maior fragmentação dos habitats naturais (configuração da paisagem). O índice de diversidade de Shannon, a área de cobertura e número de manchas foram calculadas utilizando o pacote LecoS do software QGIS (Jung, 2016).

• *Desenho experimental e amostragem de espécies de plantas espontâneas e abelhas – escala local*

Partindo da premissa que o contexto da paisagem pode influenciar a diversidade de abelhas visitantes florais do tomateiro, buscamos avaliar como a presença de plantas espontâneas contribui para a manutenção da diversidade de abelhas na escala local (dentro das propriedades rurais) e entender o papel dessas plantas para a permeabilidade dos agroecossistemas às abelhas. Para isso, realizamos outro experimento separadamente em apenas três propriedades (dentro das nove amostradas) e medimos a riqueza e abundância de espécies de plantas espontâneas e também a abundância de recursos dessas plantas. Selecionamos três propriedades com composição e configuração da paisagem mais semelhantes

entre si, para reduzir a influência da paisagem na comunidade local de abelhas amostradas neste experimento. As amostragens foram feitas durante a floração dos tomateiros, entre 23 de outubro e 6 de novembro de 2020.

Plantas espontâneas e seus visitantes florais (abelhas) foram amostrados em três áreas (tratamentos): nas entrelinhas do cultivo (dentro), na borda do cultivo (borda), e nas margens do cultivo (margens) a 10 m da área cultivada (Anexo I). Em cada um desses tratamentos (dentro, borda e margens), utilizamos quadrantes de 5m<sup>2</sup> para amostrar as plantas. Os quadrantes foram distribuídos aleatoriamente nos tratamentos. Dezoito quadrantes foram amostrados em cada propriedade rural, sendo dois quadrantes por tratamento, durante três dias de amostragem (três tratamentos × dois quadrantes × três dias de amostragem = 18). Nesses quadrantes, identificamos as espécies de plantas espontâneas com flores. Também avaliamos o número de indivíduos com flores em cada quadrante e o número total de flores por espécie. Para espécies com floração massiva (*Amaranthus* sp. e *Galinsoga parviflora* Cav., 1796) fizemos uma estimativa. Para isso, medimos o número total de flores e indivíduos dessas espécies em 1m<sup>2</sup> de área e multiplicamos este valor pela área total ocupada pela espécie dentro dos quadrantes.

Para avaliar a riqueza e a abundância de abelhas nas plantas espontâneas e nos tomateiros (estágio reprodutivo), coletamos ativamente todas as abelhas visitando as flores dessas plantas utilizando potes de plástico. As amostragens das abelhas nas plantas espontâneas foram realizadas no mesmo período em que se caracterizava a comunidade de plantas espontâneas. As amostragens foram realizadas das 5:30h às 12:00h. Durante este período, os coletores percorriam toda a área cultivada e coletavam as abelhas que pousavam diretamente nas flores do tomateiro. Durante o mesmo período, os demais coletores também caminharam dentro do cultivo de tomateiros, na borda do cultivo e nas margens do cultivo (10 m da área cultivada), coletando todas as abelhas que pousavam nas flores das plantas espontâneas. O

período de amostragem foi dividido em intervalos de 30 minutos. Em cada intervalo, um coletor era responsável pela amostragem em uma das quatro áreas de amostragem estabelecidas: flores dos tomateiros, flores das plantas espontâneas localizadas dentro do cultivo, flores das plantas espontâneas localizadas nas bordas do cultivo e flores das plantas espontâneas localizadas nas margens do cultivo. O esforço total de amostragem para as três propriedades foi de 27h nos tomateiros e 81h nas plantas espontâneas (distribuídas igualmente entre os tratamentos dentro, borda e margens do cultivo).

Os espécimes coletados foram identificados até o menor nível taxonômico possível. Classificamos as espécies de abelhas em espécies que vibram e que não vibram de acordo com seu comportamento nas flores e com base nas informações da literatura disponível para estas espécies. Os espécimes de abelhas coletados foram depositados na Coleção de Entomologia da UNB e na Coleção Entomológica da Embrapa Recursos Genéticos e Biotecnologia.

- *Rede de interações planta-abelha*

Considerando que as plantas espontâneas podem afetar a diversidade de abelhas nas propriedades rurais produtoras de tomate, procuramos entender como as interações planta-abelhas estavam estruturadas e como essas plantas espontâneas contribuíam para a estabilidade dessas interações. Para isso, realizamos uma rede de análises de interação utilizando o pacote “*bipartite*” (Dormann *et al.*, 2008) no Software R (R Core Team, 2018). Para avaliar a estrutura geral da rede, calculamos o aninhamento usando o método NODF (Almeida-Neto & Ulrich, 2011), que mede até que ponto as interações de uma espécie representam um subconjunto de outra. A modularidade foi avaliada usando o algoritmo QuanBiMo, que mede se a rede está organizada de forma que existem grupos de interação (módulos) com mais interações dentro de um módulo do que entre módulos (Dormann & Strauss, 2014). Além disso, também avaliamos o grau de especialização da rede avaliando a sobreposição de nichos considerando as plantas

compartilhadas por cada espécie de abelha (sobreposição de nichos no nível alto - NOHL), e as espécies de abelhas compartilhadas por cada planta (sobreposição de nichos no nível baixo - NOLL). Da mesma forma, também avaliamos a estabilidade da rede (robustez) tanto no nível baixo (RLL) quanto no alto (RHL). O RLL refere-se à robustez das plantas à extinção das abelhas e o RHL à robustez das abelhas à extinção das plantas.

Para explorar a relevância de cada espécie de planta para a estrutura geral da rede, também calculamos a centralidade dessas espécies através das métricas “*weighted-closeness*” (CC) e “*weighted-betweenness*” (BC). A centralidade CC mede a proximidade de um nó (espécie) a todos os outros nós da rede, enquanto a centralidade BC mede a relevância de um nó como conector entre diferentes espécies da rede (Freeman, 1979). Sob a perspectiva ecológica, uma espécie com alto CC tem um grande potencial para afetar outras espécies na rede em caso de mudanças de abundância ou extinção. Por outro lado, espécies com alto BC são relevantes para manter a coesão da rede (Jordán *et al.*, 2006; Estrada, 2007).

- *Cenários simulados de extinção*

Para entender como a rede de interações se comporta ao enfrentar cenários distintos de perda parcial de espécies vegetais, removemos iterativamente as plantas espontâneas e o tomateiro em três cenários possíveis de extinção. Após as extinções, recalculamos as métricas da rede acima mencionadas, com exceção do NOLL e NOHL, e comparamos com a rede original. No primeiro cenário de extinção, removemos sequencialmente cada espécie de planta individualmente da rede. Da mesma forma, no segundo cenário de extinção, removemos sequencialmente o subconjunto de espécies que formava cada módulo da rede. Para estes dois cenários de extinção, removemos uma espécie ou um subconjunto de espécies (módulo) da rede de interações e, em seguida, retornamos a espécie ao modelo antes da remoção de novas espécies. Portanto, pudemos avaliar individualmente o papel das espécies de plantas ou módulo

para a manutenção da estabilidade e estrutura da rede. No terceiro cenário de extinção a remoção foi feita a partir das plantas com mais links (interações) para aquelas com menos links na rede. Isso foi feito sequencialmente e sem substituição de espécies antes de cada nova remoção. Tal procedimento permitiu avaliar as extinções secundárias de abelhas até que o número de ligações na rede chegasse a zero (Dunne *et al.*, 2002; Dunne & Williams, 2009). Isto nos permitiu compreender melhor os efeitos em cascata na estabilidade da rede, com base nas mudanças das interações entre as abelhas e as plantas. Esta análise foi realizada utilizando o pacote NetworkExtinction (Corcoran *et al.*, 2019) no Software R (R Core Team, 2018).

- *Análises estatísticas*

Para as análises da paisagem, calculamos o índice de diversidade de Shannon-Winner (H') para as abelhas visitantes florais do tomateiro e ajustamos Modelos Lineares Generalizados (GLMs) com distribuição de quasipoisson para avaliar como a diversidade da paisagem (SHID), em diferentes escalas (*buffers*), afetou a diversidade de abelhas. Para isso, os GLMs foram ajustados separadamente para cada *buffer* (0,5, 1, 1,5 e 2 km de raio). Também ajustamos GLMs com distribuição de quasipoisson para entender como o número de manchas e área de cobertura de cada classe (formação florestal, formação campestre, agropecuária e áreas sem vegetação) afetaram a diversidade da paisagem nos diferentes *buffers*. Nesse caso, os GLMs foram ajustados separadamente para cada parâmetro: 1) utilizando o número de manchas, os *buffers* e as classes como variáveis explicativas; 2) utilizando a área de cobertura, os *buffers* e as classes como variáveis explicativas. Nestas duas situações, os dados foram transformados em escala logarítmica ( $x+1$ ) para padronizar os valores. A significância das variáveis explicativas foi avaliada utilizando um teste Chi. Se uma dessas variáveis não afetasse a variável resposta, ela era removida do modelo e o novo modelo era comparado com o modelo anterior. Caso não houvesse diferença significativa entre os modelos, era adotado o modelo mais simples. Este

procedimento foi repetido até atingir um modelo mínimo adequado (Crawley, 2012). Depois de ajustar os GLMs, verificamos a adequação do modelo utilizando uma análise de resíduos.

Para comparar a diversidade das espécies de abelhas coletadas nos tomateiros e nas plantas espontâneas, calculamos o índice de diversidade Shannon-Winner ( $H'$ ) para as abelhas coletadas nos dois grupos de plantas. Comparamos o  $H'$  entre o tomateiro e plantas espontâneas utilizando um teste  $t$  modificado (teste Hutchenson) (Hutcheson, 1970). Ajustamos GLMs com distribuição de Poisson (riqueza) ou distribuição binomial negativa (abundância) para testar se a riqueza e a abundância de abelhas variaram entre os grupos funcionais (abelhas que vibram e abelhas que não vibram) e entre o tomateiro e as plantas espontâneas (Crawley, 2012). Ajustamos os GLMs com distribuição Gaussiana para avaliar como localização das plantas espontâneas nas propriedades rurais (dentro, borda e margens do cultivo de tomateiros) afetou a riqueza e abundância das abelhas (Crawley, 2012). Também ajustamos os GLMs com distribuição Gaussiana (abundância de abelhas) ou distribuição binomial negativa (riqueza de abelhas) para entender como o número de indivíduos floridos por espécie de planta espontânea e a abundância de flores por indivíduo por espécie de planta espontânea afetaram a abundância e a riqueza das abelhas (Crawley, 2012). A significância das variáveis explicativas e dos modelos foi avaliada como descrito previamente.

Para testar a significância das métricas de rede calculadas, usamos o modelo nulo Paterfield (Paterfield, 1981) com 10.000 randomizações. Este método randomiza as interações entre espécies, mas mantém certas características da matriz original, como o tamanho da rede, e os totais marginais de cada linha e coluna de acordo com as frequências totais das interações das espécies. Com esta análise, pudemos verificar se os valores medidos para a rede original eram menores, iguais ou maiores do que o esperado ao acaso. O mesmo modelo nulo foi utilizado para verificar as diferenças entre a rede original e aquelas submetidas aos cenários de extinção. A significância das diferenças foi baseada na proporção de valores que eram iguais

ou superiores ao esperado ao acaso. Para o terceiro cenário de extinção, as extinções secundárias foram contrastadas com um modelo nulo no qual a extinção de espécies de plantas ocorreu de forma aleatória.

Para as análises estatísticas, tanto na escala local como na escala da paisagem, consideramos cada propriedade rural como repetição (unidades amostrais independentes). Nos testes estatísticos para escala local, os dados de abundância das espécies foram transformados em raiz quadrada para balancear o peso das espécies abundantes e raras na análise (Hammer *et al.*, 2001). Para calcular o índice de diversidade das abelhas usamos o software PAST (Hammer *et al.*, 2001). Os GLMs foram ajustados usando o software R (R Core Team, 2018).

## RESULTADOS

### • *Influência da estrutura da paisagem na diversidade de abelhas*

Considerando as nove propriedades rurais, no total coletamos 952 indivíduos de abelhas nos tomateiros, distribuídos em 10 gêneros e duas famílias (Apidae e Halictidae). Os gêneros mais abundantes foram *Paratrigona*, *Exomalopsis* e *Bombus* (Tab. 1). Classificamos 38,34% das abelhas amostradas como abelhas que vibram e 61,66% como abelhas que não vibram (Tab. 1). A média do índice de diversidade de Shannon (H') para as abelhas amostradas entre as propriedades foi de 0,93 (IC = 0,17 ± 1,49).

**Tab. 1** – Família, número de indivíduos, frequência de visita e grupo funcional dos gêneros de abelhas visitantes florais do tomateiro. Os dados referem-se a amostras realizadas em nove propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, entre outubro de 2019 – 2020.

Gênero	Família	Nº de indivíduos	Frequência de visita (%)	Abelha que vibra (Sim/Não)
<i>Apis</i>	Apidae	2	0,21	não
<i>Augochloropsis</i>	Halictidae	27	2,84	sim
<i>Bombus</i>	Apidae	70	7,35	sim
<i>Euglossa</i>	Apidae	1	0,11	sim
<i>Exomalopsis</i>	Apidae	234	24,58	sim

<i>Paratrigona</i>	Apidae	564	59,24	não
<i>Pseudaugochlora</i>	Halictidae	31	3,26	sim
<i>Trigona</i>	Apidae	18	1,89	não
Gênero 1	Halictidae	2	0,21	sim
Gênero 2	Apidae	3	0,32	não

De acordo com os GLMs, observamos que o efeito da diversidade da paisagem (SHID) sobre a diversidade de abelhas ( $H'$ ) variou de acordo com a escala espacial (*buffers*). Dentro de 0,5 km ( $\chi^2 = 3,76$ , g.l. = 34,  $P = 0,016$ ) e 1,0 km ( $\chi^2 = 3,51$ , g.l. = 34,  $P = 0,003$ ) de raio do cultivo de tomateiros, a diversidade da paisagem afetou positivamente a diversidade de abelhas (Tab. 2). Por outro lado, dentro de 1,5 km ( $\chi^2 = 3,89$ , g.l. = 34,  $P = 0,033$ ) e 2 km ( $\chi^2 = 3,74$ , g.l. = 34,  $P = 0,013$ ) de raio do cultivo observamos um efeito negativo da diversidade da paisagem sobre a diversidade de abelhas.

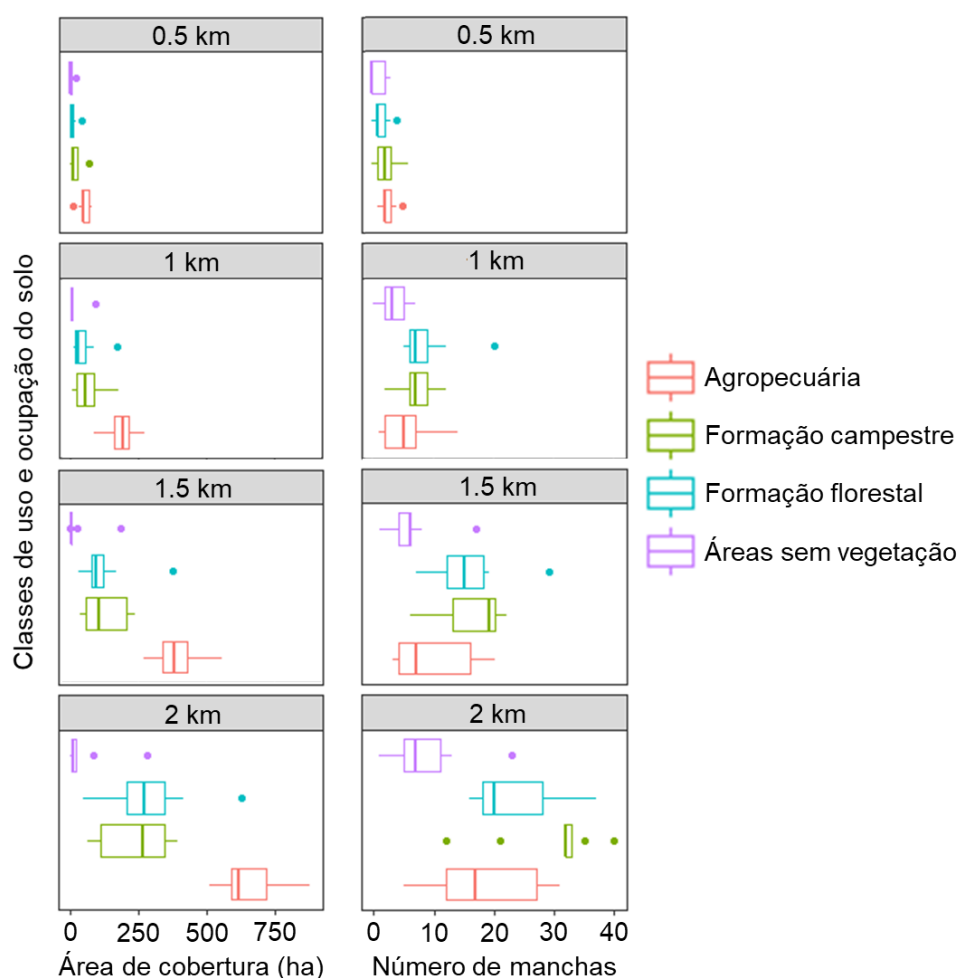
Identificamos que a área de cobertura ( $\chi^2 = 1,13$ , g.l. = 117,  $P < 0,001$ ) e o número de manchas ( $\chi^2 = 1,30$ , g.l. = 117,  $P < 0,001$ ) das classes afetaram significativamente a diversidade total da paisagem. Nas escalas mais amplas da paisagem (1,5 e 2 km de raio), a área de cobertura da classe agropecuária chega a cobrir mais do que o dobro da área de vegetação natural (Fig. 2). Além disso, nessas escalas mais amplas, o número de manchas das classes de vegetação natural (campo e floresta) também aumenta (Fig. 2).

**Tab. 2** – Efeito da diversidade da paisagem (SHID), em diferentes escalas espaciais (*buffers*), na diversidade de abelhas visitantes florais do tomateiro. Os dados referem-se a amostras realizadas em nove propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, entre outubro de 2019 – 2020. Os resultados foram calculados por modelos lineares generalizados (GLMs). Valores em negrito indicam efeito significativo em  $P < 0,05$ .

Buffer*	Parâmetro	Efeito	±EP	Valor-t	Valor-P
0.5 km	Intecept	-0,3992	0,1523	-2,622	0,013
	SHID	0,4528	0,1891	2,395	<b>0,0223</b>
1 km	Intecept	-0,8906	0,2924	-3,046	0,00446
	SHID	0,8307	0,2861	2,904	<b>0,00643</b>
1.5 km	Intecept	0,7458	0,3789	1,968	0,0572
	SHID	-0,7098	0,3292	-2,156	<b>0,0383</b>
2 km	Intecept	1,0703	0,4522	2,367	0,0238



\*Os *buffers* de 0,5, 1, 1,5 e 2 km de raio foram marcados tomando um ponto no centro dos cultivos de tomateiros.



**Fig. 2** – Médias (+ DP) da área de cobertura em hectares e número de manchas das classes de uso e ocupação do solo em diferentes escalas espaciais para o ano de 2019. As classes são: agropecuária (rosa), formação campestre (verde), formação florestal (azul) e áreas sem vegetação (roxo). As escalas espaciais analisadas foram *buffers* de 0,5, 1, 1,5 e 2 km de raio tomando como centro cultivos de tomateiros em propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil. As classes foram definidas com base no mapa de uso da terra do Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil – MapBiomias.

• *O papel das plantas não cultivadas na manutenção das abelhas*

Considerando as três propriedades rurais, no total registramos 16 espécies de plantas espontâneas, mas para as análises, consideramos apenas 10 espécies de plantas em que registramos a visitação de abelhas. Coletamos um total de 620 indivíduos de abelhas nos tomateiros (54 indivíduos) e nas plantas espontâneas (566 indivíduos), distribuídos em 11

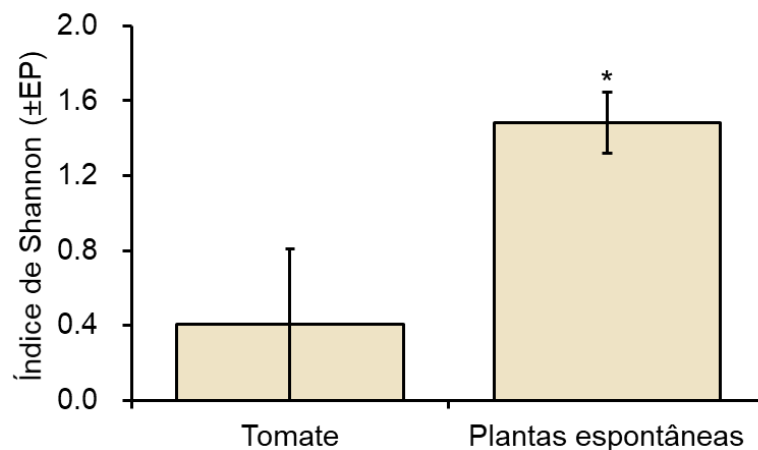
morfoespécies e duas famílias (Apidae e Halictidae) (Tab. 3). As espécies de abelhas mais abundantes foram *Apis mellifera*. L., 1758 (47,90%), *Paratrigona* sp.1 (15,16%), Halictidae sp.1 (11,61%) e *Exomalopsis* sp. 1 (8,55%). Classificamos 67,90% dessas abelhas amostradas como abelhas que não vibram e 32,10% como abelhas que vibram (Tab. 3). As espécies mais abundantes coletadas nos tomateiros foram *Paratrigona* sp.1 (88,89%), Halictidae sp. 1 (7,41%) e duas espécies de *Exomalopsis* (3,70%). Nas plantas espontâneas, as espécies mais abundantes foram *Apis mellifera* (52,47%), uma espécie de Halictidae (12,01%) e uma espécie de *Exomalopsis* (9,19%).

**Tab. 3** – Abundância de abelhas por espécie de planta. As espécies de abelhas estão representadas nas colunas e as espécies de plantas nas linhas. Os dados referem-se a amostras conduzidas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil. As amostragens foram realizadas no período de outubro a novembro de 2020. **Círculos:** azul - abelha que não vibram; rosa - abelha que vibra; verde - planta espontânea nativa; amarelo - planta espontânea exótica; roxo - planta espontânea naturalizada; cinza - planta espontânea sem informação; vermelho - planta cultivada (tomateiro). **Plantas:** AMR - *Amaranthus* sp.1 (2.175), BIDP - *Bidens pilosa* (850), EMI - *Emilia fosbergii* (89), EUP - *Euphorbia heterophylla* (43), GAL - *Galinsoga parviflora* (2.107), OXA - *Oxalis latifolia* (31), LEP - *Lepidium virginicum* (243), SON - *Sonchus oleraceus* (44), TIT - *Tithonia diversifolia* (2), BIDA - *Bidens alba* (81), SOL - *Solanum lycopersicum*. **Abelhas:** API - Apidae sp.1, APM - *Apis mellifera*, PAR - *Paratrigona* sp.1, TR1 - *Trigona* sp.1, TR2 - *Trigona* sp.2, BOM - *Bombus* sp.1, EX1 - *Exomalopsis* sp.1, EX2 - *Exomalopsis* sp. 2, HA1 - Halictidae sp.1, HA2 - Halictidae sp.2, HA3 - Halictidae sp.3. O status de cada planta espontânea como nativa, exótica ou naturalizada é apresentado com base em Kissmann (1991), Amaral *et al.* (2013), GBIF (2021) e RCPol (2021).

	API	APM	PAR	TR1	TR2	BOM	EX1	EX2	HA1	HA2	HA3
	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
<b>AMR</b>	● 1	58	5	12	2	1	2	0	1	1	7
<b>BIDP</b>	● 0	157	9	2	0	2	8	5	5	5	4
<b>EMI</b>	● 0	10	0	1	1	2	19	0	1	3	3
<b>EUP</b>	● 0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0
<b>GAL</b>	● 0	9	25	0	4	0	7	0	4	0	20
<b>OXA</b>	● 0	0	3	4	0	0	0	0	0	0	0
<b>LEP</b>	● 0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<b>SON</b>	● 0	63	1	2	1	2	10	2	7	3	33
<b>TIT</b>	● 0	0	0	0	0	26	1	0	0	0	0
<b>BIDA</b>	● 0	0	3	0	0	0	5	0	0	2	0

Amostramos 5.665 indivíduos de plantas espontâneas com flores durante o estudo. As espécies de plantas espontânea mais abundantes foram *Amaranthus* sp. 1 (38,39%), *G. parviflora* (37,20%) e *Bidens pilosa* L., 1753 (15%). A comunidade de plantas espontâneas incluiu espécies nativas (93,47%), exóticas (5,07%) e naturalizadas (0,04%) (Kissmann, 1991; Amaral *et al.*, 2013; GBIF, 2021; RCPol, 2021). As plantas nativas apresentaram 65,16% das abelhas amostradas, seguida pelas plantas exóticas (24,35%) e naturalizadas (4,35%) (Tab. 3).

O índice de diversidade de Shannon mostrou que a diversidade de abelhas foi maior nas plantas espontâneas ( $H' = 1,636$ ,  $CI = 1,544 \pm 1,728$ ) do que no tomateiro ( $H' = 0,445$ ,  $CI = 0,255 \pm 0,636$ ) ( $t = -2,47$ , g.l. = 2,64,  $P = 0,050$ ) (Fig. 3). De acordo com o GLM ajustado, a abundância de abelhas também foi maior nas plantas espontâneas do que no tomateiro ( $\chi^2 = 34,66$ , g.l. = 22,  $P = 0,003$ ), assim como a riqueza de abelhas ( $\chi^2 = 26,96$ , g.l. = 22,  $P = 0,005$ ) (Tab. 3, Fig. 4). As abelhas que não vibram foi o mais abundante nas plantas espontâneas e no tomateiro ( $\chi^2 = 29,79$ , g.l. = 21,  $P = 0,027$ ) (Tab. 3, Fig. 4).

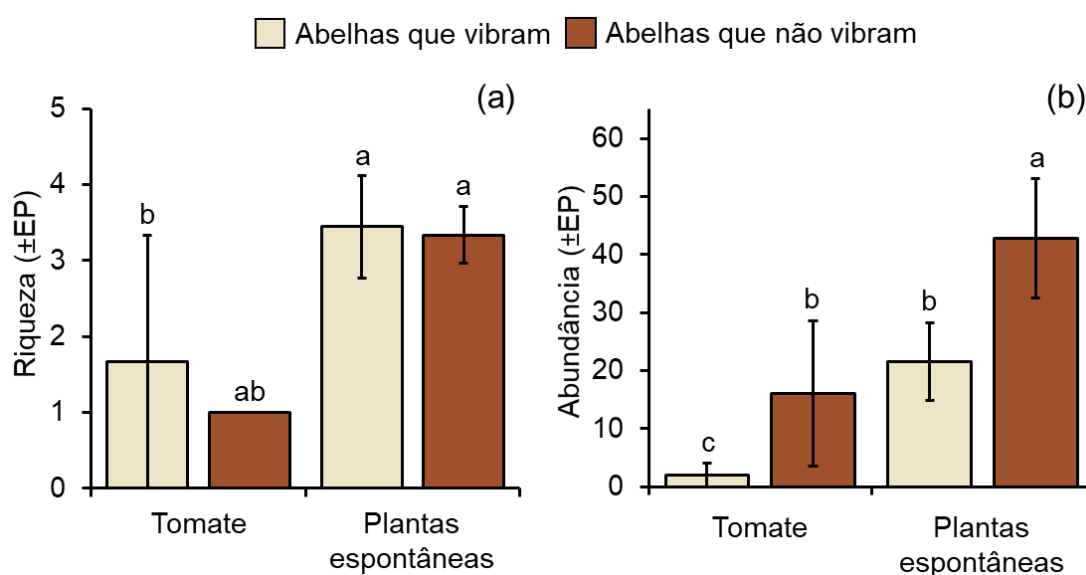


**Fig. 3** – Diferença (média ± IC) na diversidade de abelhas (índice de Shannon) entre tomateiro e plantas espontâneas. Os dados referem-se a amostragens realizadas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil, no período de outubro a novembro de 2020. Os asteriscos indicam diferenças significativas em  $P = 0,05$  para um teste t modificado (teste de Hutchenson) para cada comparação de pares.

**Tab. 3** – Efeito das plantas (plantas espontâneas e tomateiro), grupos funcionais de abelhas (abelhas que vibram e que não vibram), disponibilidade de recursos de plantas espontâneas (número de indivíduos por espécie de planta espontâneas e número de flores por espécies de planta espontânea) e tratamentos (dentro, borda e margens) na abundância e riqueza de abelhas. Os dados referem-se a amostras realizadas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, entre outubro e novembro de 2020. Os resultados foram calculados por modelos lineares generalizados. Valores em negrito indicam efeito significativo em  $P < 0,05$ .

Resposta	Explicativa	Efeito	$\pm EP$	Valor-t	Valor-P
<b>Abundância de abelhas</b>	Intercept	1,4151	0,5291	2,675	0,4674
	Plantas espontâneas <sup>1</sup>	1,5171	0,5381	2,82	<b>0,0052</b>
	Abelhas que não vibram <sup>2</sup>	0,9797	0,4543	2,157	<b>0,0288</b>
	Intercept	2,3069	1,0704	2,1550	<b>0,0467</b>
	N de plantas espontâneas	0,3682	0,1367	2,6940	0,0160
	N de flores <sup>4</sup>	-0,0572	0,0251	-2,2780	<b>0,0368</b>
	Intercept	5,3330	2,1340	2,4990	0,0466
	Borda <sup>3</sup>	3,0000	3,0180	0,9940	0,3587
	Margens <sup>3</sup>	3,0000	3,0180	0,9940	0,3587
	<b>Riqueza de abelhas</b>	Intercept	0,3302	0,3719	3,5930
Plantas espontâneas <sup>1</sup>		0,9328	0,3760	3,2490	<b>0,0131</b>
Abelhas que não vibram <sup>2</sup>		-0,087	0,241	0,841	0,7181
Intercept		1,0160	0,2286	4,4440	<b>&lt;0,001</b>
N de plantas espontâneas		0,0413	0,0250	1,6510	<b>0,0987</b>
N de flores		-0,0037	0,0047	-0,7910	0,4289
Intercept		5,0000	1,2320	4,0580	0,0067
Borda <sup>3</sup>		1,6670	1,7430	0,9560	0,3758
Margens <sup>3</sup>		3,6670	1,7430	2,1040	0,0800

<sup>1</sup>Diferente do tomateiro; <sup>2</sup>Diferente das abelhas que vibram; <sup>3</sup>Diferente do tratamento dentro do cultivo; <sup>4</sup>Número de flores por indivíduo por planta espontânea.



**Fig. 4** – Riqueza (a) e abundância (b) de abelhas (média  $\pm$  EP) no tomateiro e nas plantas

espontâneas por grupos funcionais de abelhas que vibram (marrom claro) e que não vibram (marrom escuro). Os dados referem-se a amostragens realizadas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil, no período de outubro a novembro de 2020. Letras diferentes indicam diferenças significativas em  $P < 0,05$  para modelos lineares generalizados ajustados.

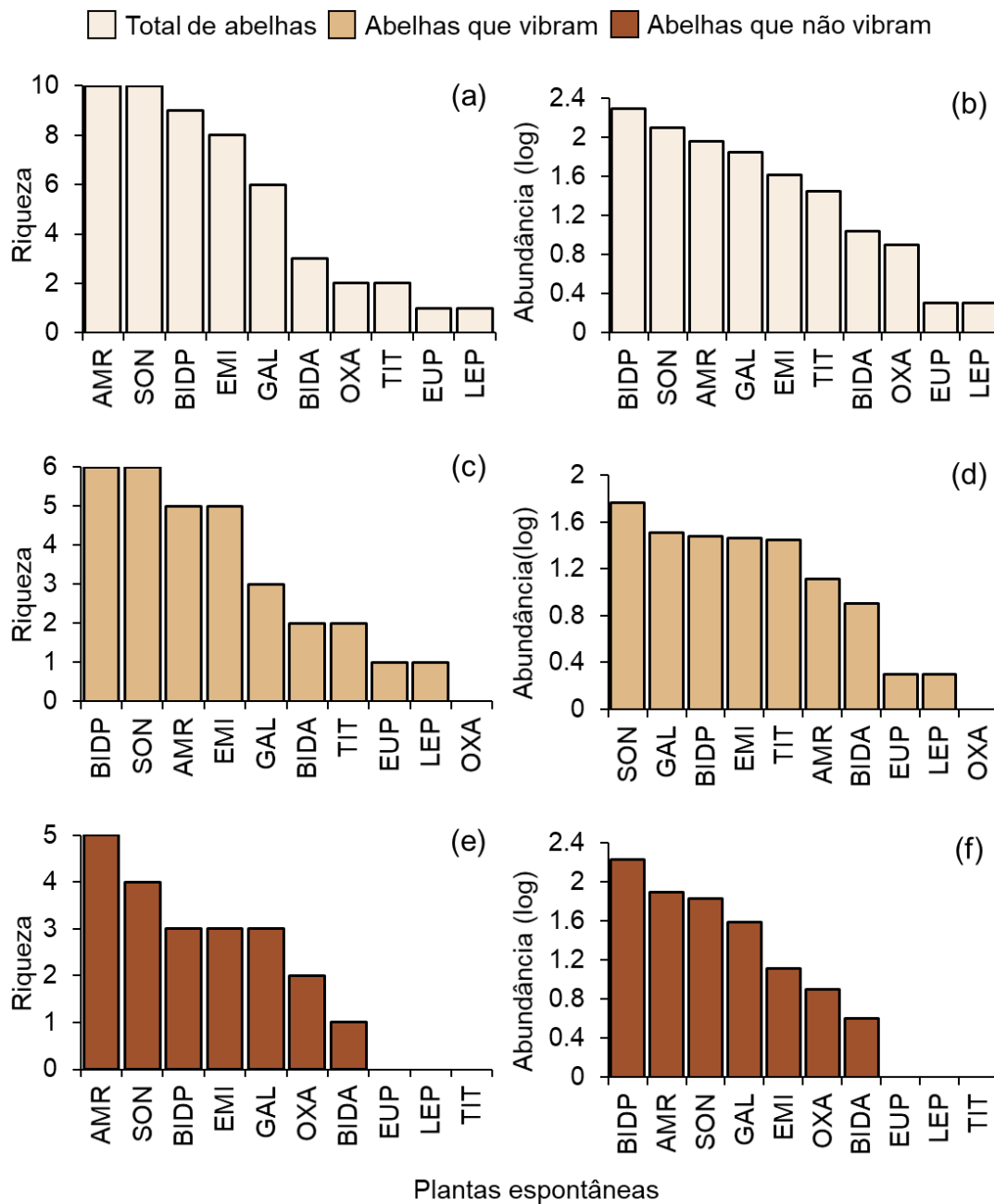
As plantas espontâneas *B. pilosa*, *Sonchus oleraceus* Wall., 1831, *Amaranthus* sp.1, *Emilia fosbergii* Nicolson, 1975, e *G. parviflora* foram as espécies com maior abundância e riqueza de abelhas (Fig. 5). Contudo, a importância dessas espécies de planta para os grupos funcionais de abelhas foi variável. *Amaranthus* sp.1 foi mais visitada por espécies de abelhas que não vibram (Fig. 5). Por outro lado, *T. diversifolia*, *Euphorbia heterophylla* L. e *Lepidium virginicum* L., 1753 foram exclusivamente visitadas por abelhas que vibram. Enquanto *Oxalis latifolia* Kunth, 1821 foi visitada exclusivamente por espécies que não vibram (Fig. 5).

A localização das plantas espontâneas nas propriedades rurais (dentro, na borda e nas margens do cultivo) não afetou a abundância ( $\chi^2 = 82$ , g.l. = 6,  $P = 0,558$ ) e riqueza de abelhas ( $\chi^2 = 27,33$ , g.l. = 6,  $P = 0,190$ ). Contudo, as análises GLM revelaram que o número de flores por indivíduo por espécie de planta espontânea afetou negativamente a abundância de abelhas ( $\chi^2 = 156,14$ , g.l. = 16,  $P = 0,023$ ), enquanto o número de indivíduos floridos por espécie de planta espontânea afetou positivamente a riqueza de abelhas ( $\chi^2 = 19,79$ , g.l. = 17,  $P = 0,048$ ) (Tab. 3).

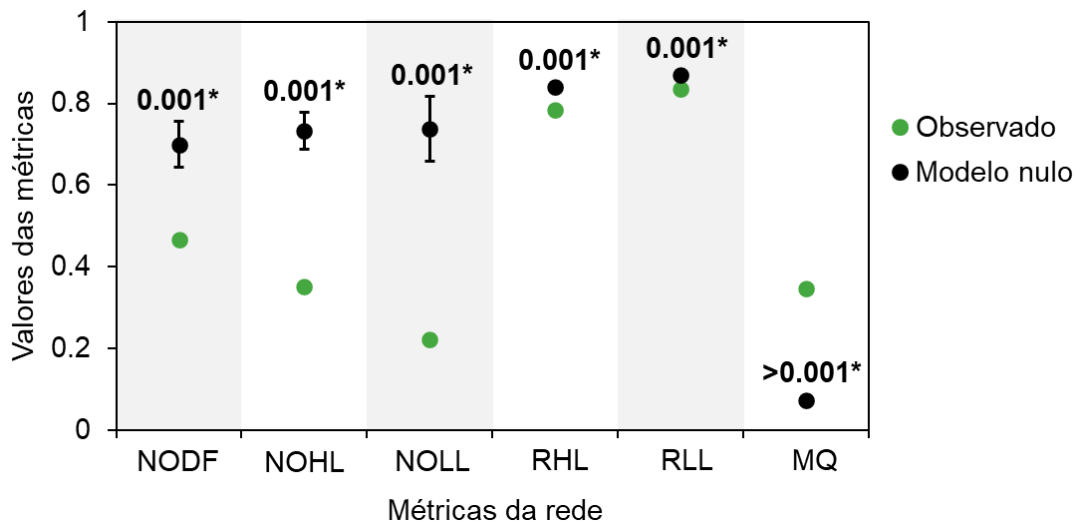
#### • Estrutura da rede de interações ecológicas planta-abelha

De acordo com os modelos nulos, verificamos que a modularidade da rede foi muito maior do que o esperado ao acaso, enquanto o aninhamento da rede foi menor do que o esperado ao acaso. Observamos que a sobreposição de nicho para abelhas (i.e., plantas compartilhadas entre as abelhas [NOHL]) e plantas (i.e., abelhas compartilhadas entre as plantas [NOLL]) foi menor do que o esperado de acordo com o modelo nulo. A estabilidade das abelhas a extinção

de plantas (RHL) e de plantas a extinção de abelhas (RLL) foi menor do que os esperado de acordo com o modelo nulo (Fig. 6).

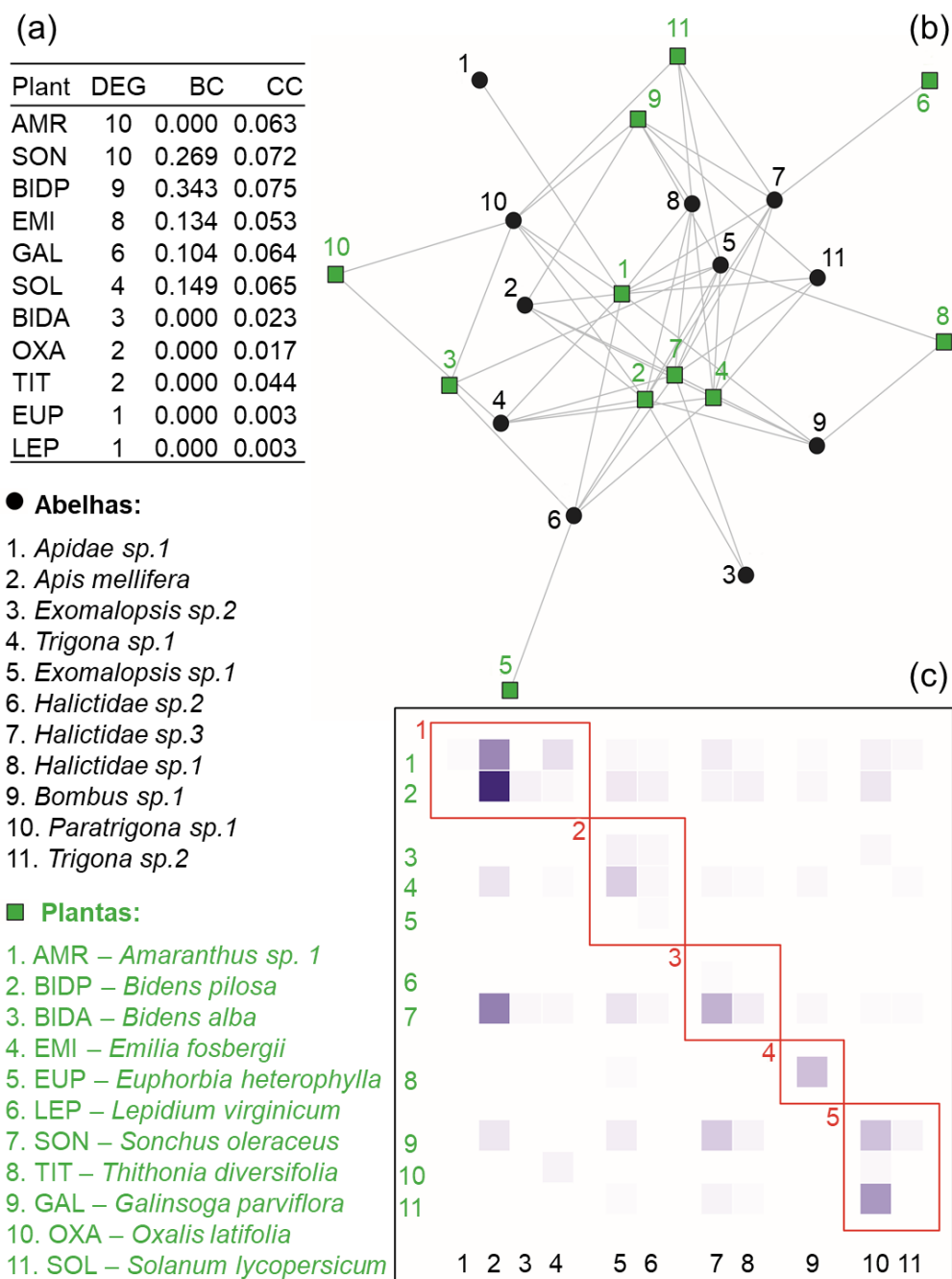


**Fig. 5** – Distribuição da frequência da riqueza e abundância das abelhas por espécies de plantas não cultivadas nos grupos funcionais de abelhas que vibram (marrom claro) e que não vibram (marrom escuro). (a) e (b), valores para o total de abelhas amostradas; (c) e (d), valores para abelhas que vibram; (e) e (f), valores para abelhas que não vibram. Os dados referem-se as abelhas amostradas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, entre outubro a novembro de 2020. **Plantas:** AMR - *Amaranthus* sp. 1, BIDP - *Bidens pilosa*, EMI - *Emilia fosbergii*, EUP - *Euphorbia heterophylla*, GAL - *Galinsoga parviflora*, OXA - *Oxalis latifolia*, LEP - *Lepidium virginicum*, SON - *Sonchus oleraceus*, TIT - *Tithonia diversifolia*, BIDA - *Bidens alba*, SOL - *Solanum lycopersicum*.



**Fig. 6** – Valores observados e esperados das métricas de rede da comunidade de abelhas associadas a plantas espontâneas em áreas de cultivo de tomateiros localizadas em propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, de outubro a novembro de 2020. Os círculos verdes indicam os valores médios observados para as métricas da rede. Os círculos pretos indicam os valores médios esperados ao acaso para as métricas de rede. Barras verticais indicam o desvio padrão dos valores simulados. Métricas: NODF - aninhamento ponderado; NOHL - nível alto de sobreposição de nicho; NOLL - nível baixo de sobreposição de nicho; RHL - alto nível de robustez; RLL - baixo nível de robustez; e MQ - modularidade QuanBiMo. Asteriscos indicam a probabilidade de as distribuições simuladas serem diferentes do esperado ao acaso ( $P < 0,05$ ).

Identificamos cinco módulos de interações em nossa rede (Fig. 7). O módulo 1 (M1) e o módulo 2 (M2) são compostos quase que inteiramente por espécies de abelhas que interagem com plantas espontâneas nativas (Fig. 7). Esses módulos (M1 e M2) concentraram a maioria das interações observadas na rede (Fig. 7). O módulo 3 (M3) foi formado exclusivamente por espécies de abelhas que interagem com espécies de plantas espontâneas exóticas. O módulo 5 (M5) apresenta abelhas que interagem com o tomateiro e uma espécie de espontânea nativa (Fig. 7). As plantas espontâneas *B. pilosa*, *S. oleraceus* e *E. fosbergii* foram consideradas as espécies mais centrais na rede de interações. *Bidens pilosa* e *S. oleraceus* apresentaram os maiores valores de *betweenness* e *closeness*. *Emilia fosbergii* e *G. parviflora* apresentaram centralidade intermediária. *Amaranthus* sp.1 teve um valor baixo de *betweenness*, mas valor de *closeness* relativamente alto (Fig. 7).

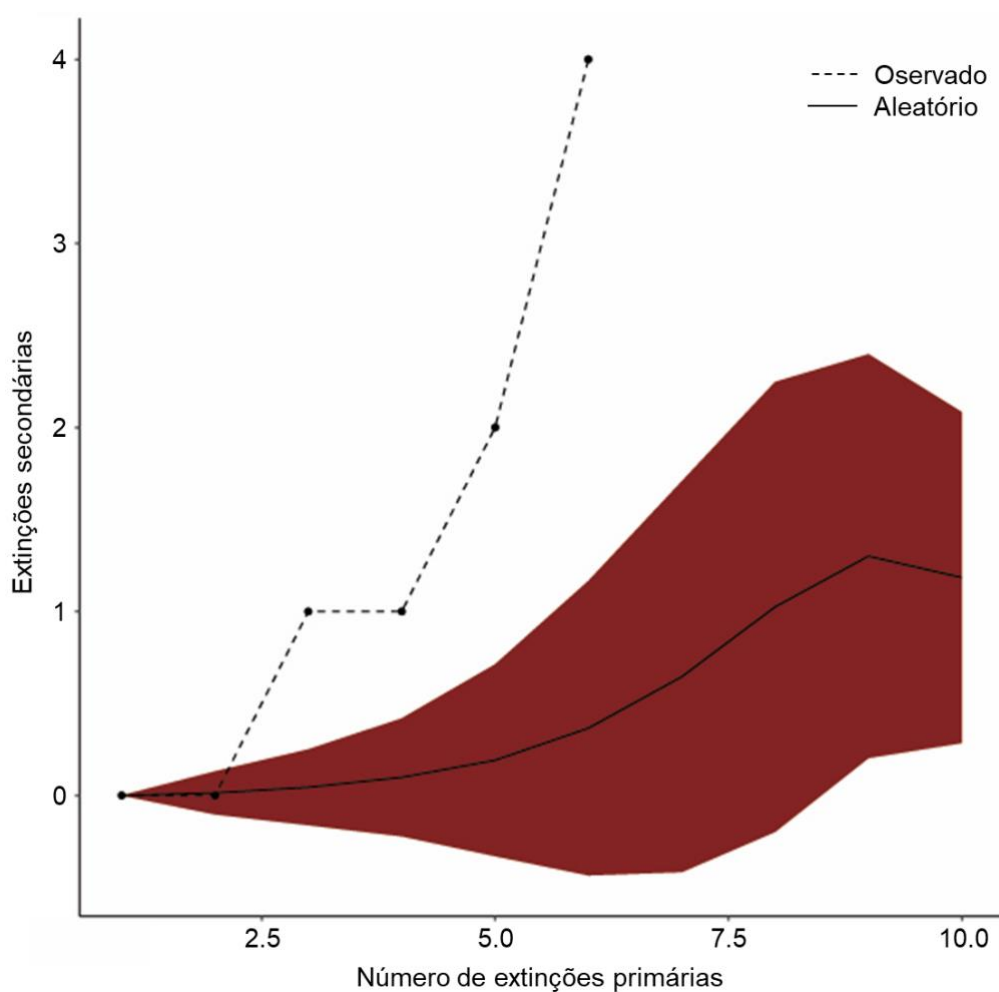


**Fig. 7** – Rede planta-visitante-floral e métricas calculadas a partir da comunidade de abelhas associada a plantas espontâneas em áreas de cultivo de tomateiros localizadas em três propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal - Brasil, de outubro a novembro de 2020. (a) Medidas de centralidade para espécies de plantas, as métricas calculadas foram número de interações (*degree* – DEG), *weighted-closeness* (CC) e *weighted-betweenness* (BC). (b) Representação das redes de polinização obtidas a partir das amostragens em campo, os círculos pretos representam as espécies de abelhas visitantes florais e os quadrados verdes representam as plantas. (c) gráfico mostrando a classificação das espécies em diferentes módulos, de acordo com a análise da modularidade bipartida QuanBiMo, os números pretos representam as espécies de abelhas visitantes florais e os números verdes representam as plantas. Retângulos vermelhos representam os agrupamentos de espécies (módulos). A intensidade dos quadrados roxos indica a abundância relativa de abelhas por espécie de planta.



• Cenários de extinção

A remoção de *S. oleraceus* no primeiro cenário de extinção teve impacto negativo na estabilidade das abelhas (RHL) em comparação com a rede original de interações (RHL original = 0,78, RHL sem *S. oleraceus* = 0,77;  $P = 0,043$ ) (Anexo IV). No segundo cenário de extinção, após a remoção do M2 da rede de interações original, observamos uma redução na estabilidade das plantas (RLL) (RLL original = 0,84; RLL sem o M2 = 0,81;  $P = 0,0150$ ) (Anexo IV). No terceiro cenário de extinção, a extinção sequencial de seis plantas (*S. oleraceus*, *E. fosbergii*, *B. pilosa*, *Amaranthus* sp.1, *G. parviflora* e *B. alba*) resultou em quatro extinções secundárias e, conseqüentemente, no colapso da rede. Com as extinções o número de links (interações) por espécie reduziu de quatro para 0,333 (Fig. 8).



**Fig. 8** - Resposta das extinções secundárias à simulação da perda de espécies das espécies de plantas mais conectadas para as menos conectadas (conectância). A linha tracejada indica as extinções observadas de acordo com os dados originais, e a linha contínua as extinções

ocorrendo aleatoriamente (modelo nulo). O marrom representa o desvio padrão de acordo com o modelo nulo. Os dados referem-se à comunidade de abelhas amostrada em três propriedades rurais de agricultura orgânica produtoras de tomate no Distrito Federal - Brasil, de outubro a novembro de 2020.

## DISCUSSÃO

A diversidade da paisagem pode favorecer os visitantes florais do tomateiro ao promover a manutenção da diversidade de abelhas na paisagem circunvizinha aos cultivos (Ferreira *et al.*, 2020). Contudo, o efeito positivo para a manutenção de polinizadores foi observado apenas quando a perda de habitats naturais e a fragmentação desses habitats não foram muito expressivas nas escalas mais amplas da paisagem. Além disso, demonstramos que as plantas espontâneas auxiliam na permeabilidade dos agroecossistemas orgânicos às comunidades de abelhas que ocorrem naturalmente na paisagem (Holzschuh *et al.*, 2008; Hipólito *et al.*, 2018). A comunidade de plantas espontâneas foi determinante para as interações altamente conectadas e robustas entre plantas e abelhas, ocasionando uma rede de interações modular, assim como as redes planta-polinizador em ecossistemas tropicais (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2018). Os módulos de interações que observamos estavam relacionados a uma partição espacial do habitat por diferentes espécies de abelhas com uma baixa sobreposição no uso de recursos (Olesen *et al.*, 2007). Há, portanto, fatores em diferentes escalas espaciais que afetam a diversidade de abelhas e sua manutenção nas áreas agrícolas. A paisagem parece estar mais relacionada a disponibilidade de habitats para as espécies, enquanto o manejo local do habitat afeta a provisão de recursos para manutenção dessas espécies.

Observamos maior diversidade de abelhas que não vibram durante as amostragens para a escala da paisagem. Isso pode ser explicado pela abundância relativa de abelhas nativas do gênero *Paratrigona*, que não vibram e são comumente amostradas no tomateiro (Silva-Neto *et al.*, 2017). O gênero mais abundante de abelhas que vibram foi *Exomalopsis*, assim como visto em outro estudo feito em propriedades de agricultura orgânica produtoras de tomate no Cerrado

(Franceschinelli *et al.*, 2017). Além disso, a maioria das abelhas amostradas têm tamanho corporal pequeno ou médio (até 8 mm de comprimento), como espécies de *Paratrigona*, *Exomalopsis*, *Augochloropsis* e *Euglossa* comumente amostrados em cultivo de tomateiros (Michener, 2000; Gaglianone *et al.*, 2015). Tal resultado pode ser consequência da morfologia floral do tomateiro (flores pequenas e que só oferecem pólen como recurso) (Deprá *et al.*, 2014) e também da estrutura da paisagem imediatamente próxima aos cultivos de tomateiros. Isso porque a composição e configuração da paisagem podem modular a diversidade da comunidade de abelhas ao filtrar diferentes atributos funcionais dos indivíduos (e.g. tamanho corporal, capacidade de forrageamento e hábito de nidificação) (Kearns *et al.*, 1998; Blanche *et al.*, 2006; Benjamin *et al.*, 2014; Raderschall *et al.*, 2021).

As espécies de polinizadores são fortemente afetadas pela supressão de habitats naturais devido a intensa mudança no uso da terra causada pelas atividades humanas (Winfrey *et al.*, 2009). Paisagens simplificadas podem não oferecer áreas de refúgio e sítios de nidificação adequados para as abelhas nativas em agroecossistemas tropicais (Machado *et al.*, 2020). Por outro lado, é consenso entre muitos estudos que polinizadores, especialmente as abelhas, se beneficiam com o aumento da heterogeneidade funcional da composição da paisagem (Hopfenmüller *et al.*, 2014; Steckel *et al.*, 2014; Dainese *et al.*, 2017, 2019). Isso está de acordo com os nossos resultados, onde a diversidade da paisagem nas áreas imediatamente próximas do cultivo (*buffers* de 0,5 a 1km de raio) teve efeito positivo na diversidade de abelhas. Múltiplos tipos de vegetação nativa facilitam a ocorrência de abelhas com características variadas, tais como nível de sociabilidade e hábitos de nidificação diferentes (Greenleaf & Kremen, 2006; Morandin *et al.*, 2007; Alvarenga *et al.*, 2020). Por isso a importância de manter diferentes fitofisionomias na paisagem, tais como as formações florestais e campestres naturais do bioma Cerrado. Áreas de floresta com solos mais úmidos podem não ser adequadas para ninhos subterrâneos (Michener, 2000). Portanto, espécies de *Exomalopsis*, *Augochloropsis* e

*Euglossa* preferem formações vegetais mais abertas para nidificarem (Augusto *et al.*, 2007; Aranda & Gracioli, 2013; Pietsch *et al.*, 2016; Gibbs, 2017). Enquanto espécies de abelhas nativas eussociais, como as da tribo Meliponini (e.g. *Paratrigona*), têm maior oportunidade de nidificação em áreas florestais com muito substrato lenhoso disponível, tais como troncos caídos e cavidades de árvores (Samejima *et al.*, 2004).

Nossos resultados sobre a composição e configuração da paisagem mostram que o número de manchas das áreas de vegetação natural do Cerrado aumenta conforme a cobertura total das áreas voltadas para agropecuária também aumentam. Isso indica que quando as áreas de agropecuária se tornam mais amplas e contínuas na paisagem resultam na redução e fragmentação dos remanescentes de vegetação natural. Resultado semelhante foi constatado para áreas de Cerrado no nordeste brasileiro, onde as atividades antrópicas de uso da terra têm avançado rapidamente (Oliveira *et al.*, 2017). Contudo, a fragmentação só foi observada em escalas mais amplas (*buffers* de 1,5 a 2km de raio). Somente estas escalas afetaram negativamente a diversidade de abelhas. Esse resultado não é compatível com estudo anterior realizado em propriedades de agricultura orgânica produtoras de tomate no Cerrado, onde a fragmentação dos habitats de vegetação natural afetou positivamente a abundância de abelhas independentemente da escala espacial (*buffers* de 0,75 a 3km de raio) (Franceschinelli *et al.*, 2017). Uma vez que o estudo utilizou imagens de satélite de 2005, essa divergência pode ser explicada pela evolução dos distúrbios antrópicos sobre o Cerrado na última década (Souza *et al.*, 2020). Portanto, mesmo que as espécies de abelhas do bioma sejam adaptadas a viver em ambientes abertos e fragmentados (Franceschinelli *et al.*, 2017), a rápida e intensa alteração de habitats naturais pode colocar em risco inclusive insetos que são menos suscetíveis às perturbações antrópicas (Baaren & Candolin, 2018). Isso indica que provavelmente há um limite de perda de habitat que algumas espécies podem suportar e estudos em longo prazo devem ser conduzidos para monitorar as diferenças nesse tipo de resposta da biodiversidade a

fragmentação do habitat.

A fragmentação de habitats em múltiplas escalas espaciais pode afetar de forma diferenciada os táxons conforme a capacidade de dispersão e forrageamento das espécies (Fischer & Lindenmayer, 2007). A capacidade de voo das abelhas é influenciada pelo tamanho corporal, de modo que espécies de tamanho pequeno respondem a escalas menores (Greenleaf *et al.*, 2007). Isso pode explicar o fato de escalas menores afetarem positivamente a diversidade de abelhas encontrada, uma vez que identificamos mais abelhas de tamanho corporal pequeno e médio visitando as flores dos tomateiros. Dessa forma, entender como a estrutura da paisagem em diferentes escalas induz a resposta das espécies de abelhas pode ser importante para manter a estabilidade e provisão do serviço de polinização nos agroecossistemas (Winfree & Kremen, 2009; Mitchell *et al.*, 2014).

Ao avaliar o papel das plantas espontâneas na permeabilidade dos agroecossistemas em uma escala local, observamos que a abundância e riqueza de espécies de abelhas foi maior nas plantas espontâneas do que no tomateiro. Este padrão era esperado uma vez que a diversidade de plantas em agroecossistemas tende a afetar positivamente a diversidade dos visitantes florais devido a uma maior variedade de recursos florais disponíveis (Sutter *et al.*, 2017, 2018). Supomos que a baixa abundância de abelhas nos tomateiros pode ser uma consequência do número relativamente baixo de flores disponíveis durante as amostragens. Entretanto, isso reforça a relevância das plantas espontâneas para manter as abelhas visitantes florais, mesmo fora do período de floração do cultivo (Albrecht *et al.*, 2020). As abelhas que não vibram foram mais abundantes do que as abelhas que vibram, possivelmente porque o número de indivíduos de *A. mellifera* foi desproporcionalmente alto. A exótica *A. mellifera*, além de forragear em uma grande variedade de plantas espontâneas, está frequentemente associada a ambientes perturbados, tais como agroecossistemas (Rollin *et al.*, 2013; Bretagnolle & Gaba, 2015; Requier *et al.*, 2015). Mas independentemente da presença de *A. mellifera*, as plantas

espontâneas também mantiveram espécies de abelhas que vibram dentro e ao redor da área cultivada.

Observamos que a disponibilidade de recursos nas plantas espontâneas afetou a diversidade das abelhas, como demonstrado em estudos anteriores (Haaland *et al.*, 2011; Kremen *et al.*, 2019). As espécies dominantes (e.g., *A. mellifera*) preferem utilizar recursos florais de plantas que fornecem uma grande quantidade de recursos. Este comportamento força o movimento de outras espécies de abelhas para outras plantas e aumenta o uso de diferentes espécies de plantas pelas abelhas (Hung *et al.*, 2019). Tal comportamento pode explicar nossos resultados, indicando um efeito negativo do número de flores por indivíduo por espécie de planta sobre a abundância de abelhas. Por outro lado, a abundância de indivíduos com flores pode direcionar padrões de forrageamento e utilização de recursos pelos visitantes florais de forma complementar (Aguiar *et al.*, 2013). A heterogeneidade na provisão de recursos promovida por uma floração simultânea de espécies distintas permite a coexistência de mais espécies de abelhas devido a partição espacial de recursos entre elas (Ghazoul, 2006; Vellend, 2008; Sutter *et al.*, 2017). Isto está de acordo com nossos resultados, mostrando uma relação positiva entre a riqueza das abelhas e o número de indivíduos de plantas espontâneas floridas.

Não encontramos diferença na comunidade de abelhas (riqueza, abundância e composição) considerando a localização das plantas espontâneas, isto indica que as plantas espontâneas podem ser mantidas dentro, nas bordas e nas margens da área cultivada para favorecer a manutenção das espécies de abelhas. Isso corrobora com estudos que evidenciam a importância do contexto local na riqueza e abundância de insetos polinizadores, sobretudo os aspectos relacionados a heterogeneidade do habitat e provisão de recursos nas propriedades rurais (Blüthgen & Klein, 2011; Hass *et al.*, 2018). Portanto, visitantes florais com características funcionais distintas (espécies de abelhas que vibram e que não vibram) seriam continuamente atraídos e utilizariam os recursos florais disponíveis (Cartar, 2004).

A rede de interações planta-abelha foi menos aninhada, mas mais modular do que o esperado ao acaso. De acordo com estudo anterior com redes de planta-polinizador em ecossistemas tropicais (Vizentin-Bugoni *et al.*, 2018), a modularidade mostrou ser relevante para estruturar as interações entre plantas espontâneas e abelhas em agroecossistemas. Uma rede mais aninhada permite a coexistência de mais espécies e é menos afetada pela extinção de espécies especializadas, já que os generalistas também interagem com as mesmas espécies que os especialistas (Bastolla *et al.*, 2009). Entretanto, a teoria prevê que uma rede modular também pode ser associada a interações mais resilientes e resistentes na presença de distúrbios (May, 1972; Dupont & Olesen, 2012). A estrutura modular restringe os impactos negativos das perturbações a um determinado módulo, com menor probabilidade de propagação de seus impactos através de outros módulos da rede (Krause *et al.*, 2003; Olesen *et al.*, 2007).

Nossos resultados sugerem que a modularidade relativamente alta da rede planta-abelha está relacionada à correspondência de características entre plantas e visitantes florais (Heithaus *et al.*, 1979; Donatti *et al.*, 2011; Carvalho *et al.*, 2014). Encontramos abelhas formando módulos separados com plantas espontâneas nativas e não nativas. Traços vegetais relacionados à disponibilidade de recursos, como tamanho e morfologia floral, podem ser associados à distribuição espacial das abelhas nestas plantas (Freitas *et al.*, 2014), e foi previamente demonstrado na região neotropical (Maglianesi *et al.*, 2015). Os módulos de interação M4 e M5 eram compostos de plantas e abelhas com características morfológicas compatíveis. Por exemplo, os indivíduos de *Bombus* sp. 1 têm corpo grande e foram encontrados visitando flores de *T. diversifolia*, que foi a maior flor que amostramos (M4), amplamente aberta e com uma grande quantidade de pólen e néctar disponível (Michener, 2000). Ao contrário, plantas com flores menores, como *O. latifolia*, interagiram principalmente com a menor abelha que amostramos, *Paratrigona* sp.1 (4-6 mm de comprimento) (M5) (Michener, 2000). Outras flores de plantas como *Amaranthus* spp. e *Bidens* são mais generalistas em termos de acessibilidade

de recursos e têm muitas flores. Portanto, os módulos de interação destas espécies (M1 e M2) parecem ser caracterizados pela alta quantidade de recursos disponíveis para diferentes espécies de abelhas. Plantas com recursos facilmente acessíveis para abelhas, como as da família Asteraceae são conhecidas por atrair muitas espécies de abelhas (Kaiser-Bunbury *et al.*, 2014; Watts *et al.*, 2016).

Curiosamente, o módulo M3 era composto exclusivamente de plantas exóticas não cultivadas (*L. virginicum* e *S. oleraceus*) interagindo com espécies de abelhas que vibram. As plantas exóticas também podem ser manejadas para atrair polinizadores silvestres e aumentar a visitação floral de outras espécies de plantas, incluindo as cultivadas (Muñoz & Cavieres, 2008; Nicholls & Altieri, 2013; Staab *et al.*, 2020). Em nosso estudo, as espécies de plantas da família Asteraceae *S. oleraceus*, *B. pilosa* e *E. fosbergii* foram as espécies mais centrais na rede de interações. Algumas destas espécies foram encontradas em diferentes módulos, tais como M1, M2 e M3. Estas espécies podem atuar como conectoras chaves na interação entre abelhas e plantas, revelando que a disponibilidade de recursos de plantas generalistas é crucial para manter as interações planta-abelha em agroecossistemas (Kaiser Bunbury *et al.*, 2010; Stouffer & Bascompte, 2011; Quinto *et al.*, 2012). Além disso, a remoção de plantas mais conectadas da comunidade, tais como *S. oleraceus*, *B. pilosa* e *E. fosbergii*, foi igualmente relevante para a estabilidade das interações. Em nossas simulações, a exclusão de seis plantas mais conectadas resultou em quatro extinções secundárias de abelhas, levando ao colapso da rede. Esta abordagem complementar dá suporte para a identificação de plantas espontâneas potenciais para a estabilidade da rede, as quais favorecem as interações dos seus visitantes florais com o tomateiro e outras plantas no agroecossistema (Gibson *et al.*, 2006; Lowenstein *et al.*, 2019). Portanto, a interação planta-abelha em agroecossistemas orgânicos tropicais e a conservação de espécies de plantas conectoras deveria ser melhor investigada para reduzir o impacto da expansão agrícola sobre os polinizadores (Maccagnani *et al.*, 2020).



Os fatores da escala local e da paisagem (e.g. composição da comunidade de plantas espontâneas dentro das propriedades rurais, diversidade da paisagem e fragmentação da vegetação natural), em conjunto, podem ter influenciado as interações planta-abelha nas propriedades de agricultura orgânica produtoras de tomate. A estrutura da paisagem afeta o pool regional de polinizadores disponíveis e a dinâmica de movimentação desses polinizadores entre os remanescentes de vegetação natural e as áreas cultivadas (Ricketts *et al.*, 2008; Lihoreau *et al.*, 2011). Em estudo realizado em áreas de Cerrado foi sugerido que a heterogeneidade local e da paisagem e o arranjo espacial de seus elementos contribuem com o fluxo de abelhas entre habitats naturais e antropizados (Moreira *et al.*, 2015). Além disso, a heterogeneidade local, a disponibilidade de recursos florísticos e o manejo adotado nas propriedades rurais favorecem a manutenção e atração de polinizadores localmente. Isso pode ter atuado como um filtro para a diversidade de polinizadores que ocorrem na paisagem (Holzschuh *et al.*, 2008; Winfree *et al.*, 2008). De fato, conforme demonstrado para outras culturas em agroecossistemas tropicais a diversidade local de plantas espontâneas é ainda mais importante para a manutenção das interações planta-abelha quando os cultivos estão distantes de remanescentes de vegetação natural (Carvalho *et al.*, 2011). Portanto, o papel da composição florística local de plantas espontâneas sobre a manutenção de abelhas visitantes florais do tomateiro pode ser ainda mais efetivo quando consideramos a integridade dos remanescentes de vegetação natural da paisagem.

Sugerimos que a fragmentação nas escalas mais amplas possivelmente é um resultado das atividades de manejo individuais dos fazendeiros. Estes concentram seus esforços de conservação nas áreas proximais às suas propriedades, ao invés de um esforço coletivo entre grupos de fazendeiros que promova a conservação na escala mais ampla da paisagem (Benjamin *et al.*, 2014). Contudo, manter remanescentes de vegetação natural na paisagem circunvizinha aos cultivos, em múltiplas escalas espaciais, pode ser benéfico para esses pequenos produtores.

Isso porque os habitats naturais favorecem a conservação de componentes relevantes da biodiversidade na provisão de serviços ecossistêmicos (e.g. polinização e controle biológico), como as abelhas e inimigos naturais (Dainese *et al.*, 2019). Além disso, para maximizar a diversidade de abelhas em agroecossistemas, o manejo de plantas espontâneas, especialmente aquelas identificadas como conectoras de módulos, deve receber mais atenção dos agricultores. O custo de implementação é um impasse na adesão de práticas benéficas para polinizadores em agroecossistemas. Por isso, práticas de manejo fora da área cultiva oferecem vantagens visto que não modificam o manejo dentro do próprio cultivo (Garibaldi *et al.* 2014). É importante ressaltar que este manejo fora da propriedade deve levar em consideração a funcionalidade da composição e configuração da paisagem para as abelhas de interesse.

### **CONSIDERAÇÕES FINAIS**

Por fim, concluímos que a composição da comunidade de plantas espontâneas e a manutenção de habitats naturais íntegros na paisagem circunvizinha aos cultivos pode desempenhar um papel chave na conservação das abelhas em agroecossistemas localizados em um dos principais *hotspots* de biodiversidade no Brasil, o Cerrado. Também comprovamos a importância do estudo das redes de interações entre planta e visitante floral para traçar estratégias de conservação pautadas no melhor entendimento da dinâmica desses organismos em agroecossistemas. Além disso, também mostramos a importância de considerar uma abordagem em múltiplas escalas espaciais para melhor entendimento dos efeitos das perturbações antrópicas sobre a biodiversidade tropical e a provisão de serviços ecossistêmicos.

## REFERÊNCIAS

- Aguiar, C.M., Santos, G.M.D.M., Martins, C.F. & Presley, S.J. (2013) Trophic niche breadth and niche overlap in a guild of flower-visiting bees in a Brazilian dry forest. *Apidologie*, **4**, 153-162.
- Alaux, C., Ducloz, F., Crauser, D. & Le Conte, Y. (2010) Diet effects on honeybee immunocompetence. *Biology letters*, **6**, 562-565.
- Albrecht, M., Kleijn, D., Williams, N.M., Tschumi, M., Blaauw, B.R., Bommarco, R., Campbell, A.J., ... & Sutter, L. (2020) The effectiveness of flower strips and hedgerows on pest control, pollination services and crop yield: a quantitative synthesis. *Ecology letters*, **23**, 1488-1498.
- Almeida-Neto, M. & Ulrich, W. (2011) A straightforward computational approach for measuring nestedness using quantitative matrices. *Environmental Modelling and Software*, **26**, 173-178.
- Alvarenga, A.S., Silveira, F.A., dos Santos Júnior, J.E., de Novais, S.M.A., Quesada, M. & de Siqueira Neves, F. (2020) Vegetation composition and structure determine wild bee communities in a tropical dry forest. *Journal of Insect Conservation*, **24**, 487-498.
- Amaral, D.S., Venzon, M., Duarte, M.V., Sousa, F.F., Pallini, A. & Harwood, J. D. (2013) Non-crop vegetation associated with chili pepper agroecosystems promote the abundance and survival of aphid predators. *Biological Control*, **64**, 338-346.
- Aranda, R. & Graciolli, G. (2013) First report of *Exomalopsis fulvofasciata* (Hymenoptera: Anthophoridae) as host of two *Timulla* species (Hymenoptera: Mutillidae). *Biota Neotropica*, **13**, 382-384.
- Augusto, S.C. & Garófalo, C.A. (2007) Nidificação de *Euglossa* (*Euglossa*) *melanotricha* Moure (Hymenoptera: Apidae) no solo do Cerrado. *Neotropical Entomology*, **36**, 153-156.
- Baaren, J. & Candolin, U. (2018) Plasticity in a changing world: behavioural responses to

- human perturbations. *Current opinion in insect science*, **27**, 21-25.
- Bastolla, U., Fortuna, M.A., Pascual-Garcia, A., Ferrera, A., Luque, B. & Bascompte, J. (2009) The architecture of mutualistic networks minimizes competition and increases biodiversity. *Nature*, **458**, 1018-1021.
- Benjamin, F.E., Reilly, J.R. & Winfree, R. (2014) Pollinator body size mediates the scale at which land use drives crop pollination services. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 440-449.
- Blanche, K.R., Ludwig, J.A. & Cunningham, S.A. (2006) Proximity to rainforest enhances pollination and fruit set in orchards. *Journal of applied ecology*, **43**, 1182-1187.
- Blüthgen, N. & Klein, A.M. (2011) Functional complementarity and specialisation: the role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology*, **12**, 282-291.
- Boscolo, D., Tokumoto, P.M., Ferreira, P.A., Ribeiro, J.W. & dos Santos, J.S. (2017) Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspectives in Ecology and Conservation*, **15**, 18-24.
- BPBES/REBIP (2019) Relatório temático sobre Polinização, Polinizadores e Produção de Alimentos no Brasil. Editora Cubo, São Carlos, Brazil.
- Bretagnolle, V. & Gaba, S. (2015) Weeds for bees? A review. *Agronomy for Sustainable Development*, **35**, 891-909.
- Burkle, L.A., Marlin, J.C. & Knight, T.M. (2013) Plant-pollinator interactions over 120 years: loss of species, co-occurrence, and function. *Science*, **339**, 1611-1615.
- Cartar, R.V. (2004) Resource tracking by bumble bees: responses to plant-level differences in quality. *Ecology*, **85**, 2764-2771.
- Carvalho, L.G., Veldtman, R., Shenkute, A.G., Tesfay, G.B., Pirk, C.W.W., Donaldson, J.S. & Nicolson, S.W. (2011) Natural and within-farmland biodiversity enhances crop productivity. *Ecology letters*, **14**, 251-259.
- Carvalho, D.M., Presley, S.J. & Santos, G.M.M. (2014) Niche overlap and network

- specialization of flower-visiting bees in an agricultural system. *Neotropical entomology*, **43**, 489-499.
- Cely-Santos, M. & Philpott, S.M. (2019) Local and landscape habitat influences on bee diversity in agricultural landscapes in Anolaima, Colombia. *Journal of Insect Conservation*, **23**, 133-146.
- CONAB – Companhia Nacional de Abastecimento. (2016) Tomate: análise dos indicadores da produção e comercialização no mercado mundial, brasileiro e catarinense. *Compêndio de Estudos Conab*, v.1, Brasília – DF.
- Corcoran, D., Ávila-Thieme, M.I., Valdovinos, F.S., Navarrete, S.A. & Marquet, P.A. (2019) NetworkExtinction, v0. 1.1. <<https://www.rdocumentation.org/packages/NetworkExtinction/versions/0.1.1>>
- Crawley, M.J. (2012) *The R book*. John Wiley & Sons, Chichester, UK.
- da Silva, F.A.M., Assad, E.D., Steinke, E.T. & Müller, A.G. (2008) Clima do bioma Cerrado. *Agricultura tropical: quatro décadas de inovações tecnológicas, institucionais e políticas*. (ed. by Albuquerque A.C.S. & Silva A.G.), 93-148. Embrapa Informações Tecnológicas, Brazil.
- Dainese, M., Martin, E.A., Aizen, M.A., Albrecht, M., Bartomeus, I., Bommarco, R., Carvalheiro, L.G., ... & Steffan-Dewenter, I. (2019). A global synthesis reveals biodiversity-mediated benefits for crop production. *Science advances*, **5**(10), eaax0121.
- Dainese, M., Montecchiari, S., Sitzia, T., Sigura, M. & Marini, L. (2017) High cover of hedgerows in the landscape supports multiple ecosystem services in Mediterranean cereal fields. *Journal of Applied Ecology*, **54**, 380-388.
- Deprá, M.S., Delaqua, G., Carla, G., Freitas, L. & Gaglianone, M.C. (2014) Pollination deficit in open-field tomato crops (*Solanum lycopersicum* L., Solanaceae) in Rio de Janeiro state, southeast Brazil. *Journal of Pollination Ecology*, **12**, 1-8.

- Diekötter, T., Haynes, K.J., Mazeffa, D. & Crist, T.O. (2007) Direct and indirect effects of habitat area and matrix composition on species interactions among flower-visiting insects. *Oikos*, **116**, 1588-1598.
- Donatti, C.I., Guimaraes, P.R., Galetti, M., Pizo, M.A., Marquitti, F.M.D. & Dirzo, R. (2011) Analysis of a hyper-diverse seed dispersal network: modularity and underlying mechanisms. *Ecology Letters*, **14**, 773-781.
- Dormann, C. F. & Strauss, R. (2014) A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, **5**, 90-98.
- Dormann, C.F., Gruber, B. & Fründ, J. (2008) Introducing the bipartite package: analysing ecological networks. *Interaction*, **1**, 8-11.
- Dossa, D. & Fuchs, F. (2017) Tomate: análise técnico-econômica e os principais indicadores da produção nos mercados mundial, brasileiro e paranaense. Boletim Técnico, Paraná, Brazil.
- Dunne, J.A. & Williams, R.J. (2009) Cascading Extinctions and Community Collapse in Model Food Webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **364**, 1711-23.
- Dunne, J.A., Williams, R.J. & Martinez, N.D. (2002) Food-Web Structure and Network Theory: The Role of Connectance and Size. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **99**, 12917-22.
- Dupont, Y.L. & Olesen, J.M. (2012) Stability of modular structure in temporal cumulative plant–flower–visitor networks. *Ecological Complexity*, **11**, 84-90.
- Elle, E., Elwell, S.L. & Gielens, G.A. (2012) The use of pollination networks in conservation. *Botany*, **90**, 525-534
- Estrada, E. (2007) Characterization of topological keystone species local, global and “meso-scale” centralities in food webs. *Ecological Complexity*. **4**, 48-57.

- Ferreira, P.A., Boscolo, D., Lopes, L.E., Carvalheiro, L.G., Biesmeijer, J.C., da Rocha, P.L.B. & Viana, B.F. (2020) Forest and connectivity loss simplify tropical pollination networks. *Oecologia*, **192**, 577-590.
- Fischer, J. & Lindenmayer, D.B. (2007) Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global ecology and biogeography*, **16**, 265-280.
- Fonseca, C.R. (2009) The silent mass extinction of insect herbivores in biodiversity hotspots. *Conservation Biology*, **23**, 1507-1515.
- Franceschinelli, E.V., Elias, M.A., Bergamini, L.L., Silva-Neto, C.M. & Sujii, E.R. (2017) Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *Journal of Insect Conservation*, **21**, 715-726.
- Freeman, L.C. (1979) Centrality in social networks conceptual clarification. *Social networks*, **1**, 215-239.
- Freitas, L., Vizentin-Bugoni, J., Wolowski, M., Souza, J.M.T. & de Varassin, I.G. (2014) Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. *Biologia da Polinização*, 496-533.
- Gaba, S., Perronne, R., Fried, G., Gardarin, A., Bretagnolle, F., Biju-Duval, L., Colbach, N., ... & Reboud, X. (2017). Response and effect traits of arable weeds in agro-ecosystems: a review of current knowledge. *Weed Research*, **57**, 123-147.
- Gaglianone M.C., Campos L.A.O., Campos M.J.O., Franceschinelli E., Deprá M.S., Silva P.N., Montagnana P.C., Hautequestt A.P. & Moraes M.C.M. (2015) Plano de manejo para os polinizadores do tomateiro. Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (Funbio), Rio de Janeiro, Brazil.
- Garibaldi, L. A., Carvalheiro, L. G., Leonhardt, S. D., Aizen, M. A., Blaauw, B. R., Isaacs, R., ... & Winfree, R. (2014). From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **12**, 439-447.

- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Vaissière, B.E., Gemmill-Herren, B., Hipólito, J., Freitas, B.M., Ngo, H.T, ... & Zhang, H. (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science*, **351**, 388-391.
- GBIF (2021) *GBIF – the Global Biodiversity Information Facility Home Page*. <<https://www.gbif.org>> 26 March 2021.
- Ghazoul, J. (2006) Floral diversity and the facilitation of pollination. *Journal of ecology*, **94**, 295-304.
- Gibbs, J. (2017) Notes on the nests of *Augochloropsis metallica fulgida* and *Megachile mucida* in central Michigan (Hymenoptera: Halictidae, Megachilidae). *The Great Lakes Entomologist*, **50**, 4.
- Gibson, R.H., Nelson, I.L., Hopkins, G.W., Hamlett, B.J. & Memmott, J. (2006) Pollinator webs, plant communities and the conservation of rare plants: arable weeds as a case study. *Journal of applied ecology*, **43**, 246-257.
- Grande, T.O., Aguiar, L.M. & Machado, R.B. (2020) Heating a biodiversity hotspot: connectivity is more important than remaining habitat. *Landscape Ecology*, **35**, 639-657.
- Greenleaf, S.S., Kremen, C. (2006) Wild bee species increase tomato production and respond differently to surrounding land use in Northern California. *Biological Conservation*, **13**, 81-87.
- Greenleaf, S.S., Williams, N. M. ... & Kremen, C. (2007) Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia*, **153**, 589-596.
- Haaland, C., Naisbit, R.E. & Bersier, L.F. (2011) Sown wildflower strips for insect conservation: a review. *Insect Conservation and Diversity*, **4**, 60-80.
- Hadley, A.S., & Betts, M.G. (2012) The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. *Biological Reviews*, **87**, 526-544.
- Hammer, O., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. (2001) Paleontological statistics software package



- for education and data analyses. *Paleontologia Electronica*, **4**, 1-9.
- Hansen, K., Sritongchuay, T., Bumrungsri, S., Simmons, B.I., Strange, N. & Dalsgaard, B. (2020) Landscape-level effects of forest on pollinators and fruit set of guava (*Psidium guajava* L.) in orchards across southern Thailand. *Diversity*, **12**, 259.
- Hass, A.L., Brachmann, L., Batáry, P., Clough, Y., Behling, H. & Tschardtke, T. (2019) Maize-dominated landscapes reduce bumblebee colony growth through pollen diversity loss. *Journal of Applied Ecology*, **56**, 294-304.
- Hass, A.L., Kormann, U.G., Tschardtke, T., Clough, Y., Baillod, A.B., Sirami, C., ... & Batáry, P. (2018) Landscape configurational heterogeneity by small-scale agriculture, not crop diversity, maintains pollinators and plant reproduction in western Europe. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, **285**, 20172242.
- Heithaus E.R. (1979) Flower-feeding specialization in wild bee and wasp communities in seasonal neotropical habitats. *Oecologia*, **42**, 179-194
- Hipólito, J., Boscolo, D. & Viana, B.F. (2018) Landscape and crop management strategies to conserve pollination services and increase yields in tropical coffee farms. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **256**, 218-225.
- Hole, D.G., Perkins, A.J., Wilson, J.D., Alexander, I.H., Grice, P.V. & Evans, A.D. (2005) Does organic farming benefit biodiversity?. *Biological conservation*, **122**, 113-130.
- Holzschuh, A., Steffan-Dewenter, I. & Tschardtke, T. (2008) Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos*, **117**, 354-361.
- Hopfenmüller, S., Steffan-Dewenter, I. & Holzschuh, A. (2014) Trait-specific responses of wild bee communities to landscape composition, configuration and local factors. *PLoS One*, **9**, e104439.
- Hung, K.L.J., Kingston, J.M., Lee, A., Holway, D.A. & Kohn, J.R. (2019) Non-native honey bees disproportionately dominate the most abundant floral resources in a biodiversity

- hotspot. *Proceedings of the Royal Society B*, **286**, 20182901.
- Hutcherson, K. (1970) A test for comparing diversities based on the Shannon formula. *Journal of Theoretical Biology*, **29**, 151-154.
- Jordán, F., Liu, W. & Davis, A.D. (2006). Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos*, **112**, 535-546
- Jung, M. L. (2016). A python plugin for automated landscape ecology analysis. *Ecological informatics*, **31**, 18-21.
- Kaiser-Bunbury, C. N., Muff, S., Memmott, J., Müller, C. B. & Caflisch, A. (2010) The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. *Ecology letters*, **13**, 442-452.
- Kaiser-Bunbury, C.N., Vazquez, D.P., Stang, M., Ghazoul, J. (2014) Determinants of the microstructure of plant–pollinator networks. *Ecology*, **95**, 3314-3324.
- Kearns, C.A., Inouye, D.W., Waser, N.M. (1998) Endangered mutualisms: The conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **29**, 83-112.
- Kennedy, C.M., Lonsdorf, E., Neel, M.C., Williams, N.M., Ricketts, T.H., Winfree, R., Bommarco, R., ... & Kremen, C. (2013). A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecology Letters*, **16**, 584-599.
- Kissmann K.G. (1991) Plantas Infestantes e Nocivas. Basf Brasileira S.A, São Paulo, Brazil.
- Klein, A.M., Vaissiere, B.E., Cane, J.H., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C. & Tscharntke, T. (2007) Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the royal society B: biological sciences*, **274**, 303-313.
- Krause, A.E., Frank, K.J., Mason, D.M., Ulanowicz, R.E. & Taylor, W.W. (2003) Compartments revealed in food web structure. *Nature*, **426**, 282-285.
- Kremen, C., Albrecht, M. & Ponisio, L. (2019) Restoring pollinator communities and pollination services in hedgerows in intensively managed agricultural landscapes. *The*

- ecology of hedgerows and field margins* (ed. by Dover, J.W.), pp. 163-185. Routledge, New York, USA.
- Kremen, C., Williams, N. M., Aizen, M. A., Gemmill-Herren, B., LeBuhn, G., Minckley, R., Packer, L., ... & Ricketts, T.H. (2007) Pollination and other ecosystem services produced by mobile organisms: a conceptual framework for the effects of land-use change. *Ecology letters*, **10**, 299-314.
- Laha, S., Chatterjee, S., Das, A., Smith, B. & Basu, P. (2020) Exploring the importance of floral resources and functional trait compatibility for maintaining bee fauna in tropical agricultural landscapes. *Journal of Insect Conservation*, **24**, 431-443.
- Lihoreau, M., Chittka, L. & Raine, N.E. (2011) Trade-off between travel distance and prioritization of high-reward sites in traplining bumblebees. *Functional Ecology*, **25**, 1284-1292.
- Lowenstein, D.M., Matteson, K.C. & Minor, E.S. (2019) Evaluating the dependence of urban pollinators on ornamental, non-native, and ‘weedy’ floral resources. *Urban Ecosystems*, **22**, 293-302.
- Maccagnani, B., Veromann, E., Ferrari, R., Boriani, L. & Boecking, O. (2020) Agroecosystem Design Supports the Activity of Pollinator Networks. *Entomovectoring for Precision Biocontrol and Enhanced Pollination of Crops* (ed. by Smagghe G., Boecking O., Maccagnani B., Mänd M. & Kevan P.), pp. 1-17. Springer, Cham.
- Machado, T., Viana, B.F., da Silva, C.I. & Boscolo, D. (2020) How landscape composition affects pollen collection by stingless bees?. *Landscape Ecology*, **35**, 747-759.
- Maglianesi, M.A., Böhning-Gaese, K. & Schleuning, M. (2015) Different foraging preferences of hummingbirds on artificial and natural flowers reveal mechanisms structuring plant–pollinator interactions. *Journal of Animal Ecology*, **84**, 655-664.
- May, R.M. (1972) Will a large complex system be stable? *Nature*, **238**, 413-414.

- McGarigal, K. (2015) FRAGSTATS help. University of Massachusetts: Amherst, USA, 182.  
<<https://www.umass.edu/landeco/research/fragstats/documents/fragstats.help.4.2.pdf>>
- MEA – Millennium Ecosystem Assessment. (2005) Ecosystems and human well-being: synthesis. Island Press, Washington, DC.
- Michener, C.D. (2000) The bees of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, USA.
- Mitchell, M.G., Bennett, E.M. & Gonzalez, A. (2014) Forest fragments modulate the provision of multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, **51**, 909-918.
- Morandin, L.A. & Winston, M.L. (2005) Wild bee abundance and seed production in conventional, organic, and genetically modified canola. *Ecological applications*, **15**, 871-881.
- Morandin, L.A., Winston, M.L., Abbott, V.A., Franklin, M.T. (2007) Can pastureland increase wild bee abundance in agriculturally intense areas?. *Basic and Applied Ecology*, **8**, 117-124.
- Moreira, E.F., Boscolo, D. & Viana, B.F. (2015) Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PloS one*, **10**, e0123628.
- Muñoz, A.A. & Cavieres, L.A. (2008) The presence of a showy invasive plant disrupts pollinator service and reproductive output in native alpine species only at high densities. *Journal of Ecology*, **96**, 459-467.
- Myers, N., Mittermeier, R.A., Mittermeier, C.G., Da Fonseca, G.A. & Kent, J. (2000). Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, **403**, 853-858.
- Neel, M. C., McGarigal, K., & Cushman, S. A. (2004). Behavior of class-level landscape metrics across gradients of class aggregation and area. *Landscape ecology*, **19**, 435-455.
- Nery, L.S., Takata, J.T., de Camargo, B.B., Chaves, A.M., Ferreira, P.A. & Boscolo, D. (2018) Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest.

- Sociobiology, 65, 686-695.
- Nicholls, C.I. & Altieri, M.A. (2013) Plant biodiversity enhances bees and other insect pollinators in agroecosystems. A review. *Agronomy for Sustainable development*, **33**, 257-274.
- Olesen, J.M., Bascompte, J., Dupont, Y.L. & Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **104**, 19891-19896.
- Oliveira, S.N., Carvalho Júnior, O.A., Gomes, R.A.T., Guimaraes, R.F. & McManus, C.M. (2017) Landscape-fragmentation change due to recent agricultural expansion in the Brazilian Savanna, Western Bahia, Brazil. *Regional environmental change*, **17**, 411-423.
- Pernal, S.F. & Currie, R.W. (2001) The influence of pollen quality on foraging behavior in honeybees (*Apis mellifera* L.). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **51**, 53-68.
- Pietsch, C., Köhler, A., Zillikens, A. & Engels, W. (2016) Nests of the soil dwelling sweat bee *Augochloropsis caerulans* (Hymenoptera: Halictinae) in a waterlogged environment in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, **51**, 1-6.
- Pywell, R.F., Warman, E.A., Carvell, C., Sparks, T.H., Dicks, L. V., Bennett, D., Wright, A., Critchley, C.N.R. & Sherwood, A. (2005) Providing foraging resources for bumblebees in intensively farmed landscapes. *Biological conservation*, **121**, 479-494.
- QGIS Development Team (2020) *QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project*. <<http://qgis.osgeo.org>>
- Quinto, J., Marcos-García, M.Á., Diaz-Castelazo, C., Rico-Gray, V., Brustel, H., Galante, E. & Mico, E. (2012) Breaking down complex saproxylic communities: understanding sub-networks structure and implications to network robustness. *PloS one*, **7**, e45062.
- R Core Team (2018) *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. Version 3.5.2. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <<https://www.r-project.org/>>.
- Raderschall, C.A., Bommarco, R., Lindström, S.A. & Lundin, O. (2021) Landscape crop

- diversity and semi-natural habitat affect crop pollinators, pollination benefit and yield. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, **306**, 107189.
- Ramos, D.L., Cunha, W.L., Evangelista, J., Lira, L.A., Rocha, M.V.C., Gomes, P.A., Frizzas, M.R. & Togni, P.H.B. (2020) Ecosystem Services Provided by Insects in Brazil: What Do We Really Know?. *Neotropical Entomology*, **49**, 783-794.
- Raven, P.H. & Wagner, D. L. (2021) Agricultural intensification and climate change are rapidly decreasing insect biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **118**, e2002548117.
- Raw, A. (2007) A riqueza de espécies e aspectos zoogeográficos nos cerrados. *Biodiversidade do Cerrado e Pantanal: áreas e ações prioritárias para conservação* (ed. by Brasil. Ministério do Meio Ambiente. Secretaria de Biodiversidade e Florestas), pp. 173-189, Brasília, Brazil.
- RCPol – Rede de catálogos polínicos online. (2021) *RCPol – Rede de catálogos Polínicos online Palinoecologia*. < <http://chaves.rcpol.org.br/eco> > 26 March 2021.
- Reganold, J.P. & Wachter, J.M. (2016) Organic agriculture in the twenty-first century. *Nature plants*, **2**, 1-8.
- Requier, F., Odoux, J.F., Tamic, T., Moreau, N., Henry, M., Decourtye, A. & Bretagnolle, V. (2015) Honey bee diet in intensive farmland habitats reveals an unexpectedly high flower richness and a major role of weeds. *Ecological Applications*, **25**, 881-890.
- Ricketts, T.H., Regetz, J., Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S.A., Kremen, C., Bogdanski, A. ... & Viana, B.F. (2008) Landscape effects on crop pollination services: are there general patterns?. *Ecology letters*, **11**, 499-515.
- Rollin, O., Benelli, G., Benvenuti, S., Decourtye, A., Wratten, S.D., Canale, A. & Desneux, N. (2016) Weed-insect pollinator networks as bio-indicators of ecological sustainability in agriculture. A review. *Agronomy for sustainable development*, **36**, 8.

- Russo, L., DeBarros, N., Yang, S., Shea, K. & Mortensen, D. (2013) Supporting crop pollinators with floral resources: network-based phenological matching. *Ecology and evolution*, **3**, 3125-3140.
- Samejima, H., Marzuki, M., Nagamitsu, T. & Nakasizuka, T. (2004) The effects of human disturbance on a stingless bee community in a tropical rainforest. *Biological Conservation*, **120**, 577-587.
- Sandhu, H.S., Wratten, S.D. & Cullen, R. (2010) Organic agriculture and ecosystem services. *Environmental science & policy*, **13**, 1-7.
- Sano, E.E., Rodrigues, A.A., Martins, E.S., Bettiol, G.M., Bustamante, M.M., Bezerra, A.S., Couto Jr, A.F., Vasconcelos, V., Schüler, J. & Bolfe, E.L. (2019) Cerrado ecoregions: A spatial framework to assess and prioritize Brazilian savanna environmental diversity for conservation. *Journal of environmental management*, **232**, 818-828.
- Saunders, M.E. & Rader, R. (2019) Network modularity influences plant reproduction in a mosaic tropical agroecosystem. *Proceedings of the Royal Society B*, **286**, 20190296.
- Sawyer, D., Mesquita, B., Coutinho, B., Almeida, F.D., Figueiredo, I., Lamas, I., Pereira, L.E., Pinto, L.P., Pires, M.O. & Kasecker, T. (2018) Ecosystem Profile: Cerrado Biodiversity Hotspot: Full Report. Supernova, Brasília, Brazil.
- Silva-Neto, C.D.M., Bergamini, L.L., Elias, M.A.D.S., Moreira, G.L., Morais, J.M., Bergamini, B.A.R. & Franceschinelli, E.V. (2017) High species richness of native pollinators in Brazilian tomato crops. *Brazilian Journal of Biology*, **77**, 506-513.
- Silva-Neto, C.M., Lima, F.G., Gonçalves, B.B., Bergamini, L., Bergamini, B.A.R., Elias, M.A.S. & Franceschinelli E.V. (2013) Native bees pollinate tomato flowers and increase fruit production. *Journal of Pollination Ecology*, **11**, 41-45.
- Slancarova, J., Benes, J., Kristynek, M., Kepka, P. & Konvicka, M. (2014) Does the surrounding landscape heterogeneity affect the butterflies of insular grassland reserves? A

- contrast between composition and configuration. *Journal of insect conservation*, **18**, 1-12.
- Souza, C.M.Z, Shimbo, J., Rosa, M. R. ... & de Oliveira, S.W. (2020) Reconstructing three decades of land use and land cover changes in brazilian biomes with landsat archive and earth engine. *Remote Sensing*, **12**, 2735.
- Staab, M., Pereira-Peixoto, M.H. & Klein, A.M. (2020) Exotic garden plants partly substitute for native plants as resources for pollinators when native plants become seasonally scarce. *Oecologia*, **194**, 465-480.
- Steckel, J., Westphal, C., Peters, M. K., Bellach, M., Rothenwoehrer, C., Erasmi, S., ... & Steffan-Dewenter, I. (2014) Landscape composition and configuration differently affect trap-nesting bees, wasps and their antagonists. *Biological Conservation*, **172**, 56-64.
- Steffan-Dewenter, I., Münzenberg, U., Bürger, C., Thies, C. & Tscharntke, T. (2002). Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. *Ecology*, **83**, 1421-1432.
- Stouffer, D.B. & Bascompte, J. (2011) Compartmentalization increases food-web persistence. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **108**, 3648-3652.
- Sutter, L., Albrecht, M. & Jeanneret, P. (2018). Landscape greening and local creation of wildflower strips and hedgerows promote multiple ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, **55**, 612-620.
- Sutter, L., Jeanneret, P., Bartual, A.M., Bocci, G. & Albrecht, M. (2017) Enhancing plant diversity in agricultural landscapes promotes both rare bees and dominant crop-pollinating bees through complementary increase in key floral resources. *Journal of Applied Ecology*, **54**, 1856-1864.
- Thies, C. & Tscharntke, T. (1999) Landscape structure and biological control in agroecosystems. *Science*, **285**, 893-895.
- Togni, P.H.B., Venzon, M., Lagôa, A.C.G. & Sujii, E.R. (2019a). Brazilian legislation leaning towards fast registration of biological control agents to benefit organic agriculture.

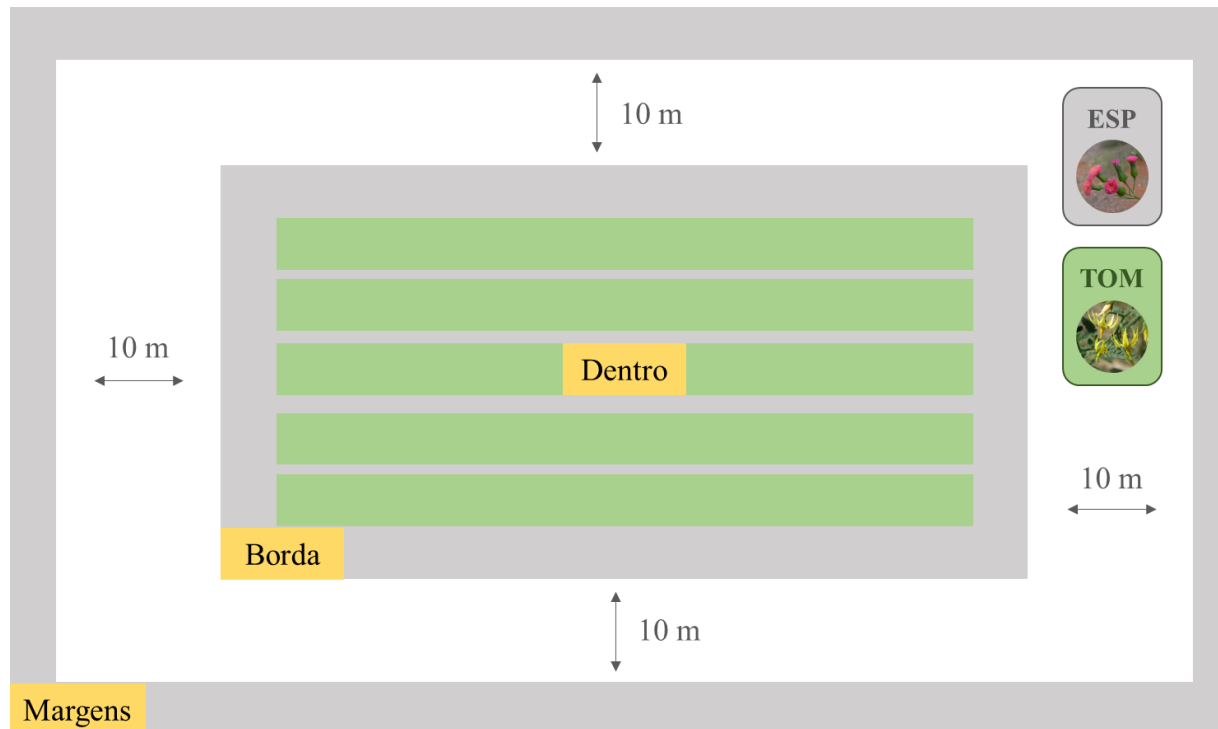


- Neotropical entomology*, **48**, 175-185.
- Togni, P.H.B., Venzon, M., Souza, L.M., Sousa, A.A.T.C., Harterreiten-Souza, É.S., Pires, C.S.S. & Sujji, E.R. (2019b) Dynamics of predatory and herbivorous insects at the farm scale: the role of cropped and noncropped habitats. *Agricultural and Forest Entomology*, **21**, 351-362.
- Treichel, M. *et al.* (2016) Anuário Brasileiro do Tomate 2016. Santa Cruz do Sul: Editora Gazeta Santa Cruz, 64 p. Disponível em: <https://www.editoragazeta.com.br/flip/anuario-tomate-2016/files/assets/basic-html/index.html#1>.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., ... & Westphal, C. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes-eight hypotheses. *Biological reviews*, **87**, 661-685.
- Tylianakis, J.M. & Morris, R.J. (2017) Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, **48**, 25-48.
- Vázquez, D.P., Blüthgen, N., Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. (2009) Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of botany*, **103**, 1445-1457.
- Vellend, M. (2008) Effects of diversity on diversity: consequences of competition and facilitation. *Oikos*, **117**, 1075-1085.
- Vizentin-Bugoni, J., Maruyama, P.K., Souza, C.S., Ollerton, J., Rech, A.R. & Sazima, M. (2018). Plant-pollinator networks in the tropics: A review. *Ecological networks in the tropics* (ed. by Dáttilo, W. & Rico-Gray, V.), pp. 73-91. Springer, Cham, Netherlands.
- 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. *Annals of Botany*, **118**, 415-429.
- Westphal, C., Steffan-Dewenter, I. & Tscharntke, T. (2006) Bumblebees experience landscapes at different spatial scales: possible implications for coexistence. *Oecologia*, **149**, 289-300.

- Winfree, R. & Kremen, C. (2009) Are ecosystem services stabilized by differences among species?. A test using crop pollination. *Proceedings of the Royal Society B*, **276**, 229-237.
- Winfree, R., Aguilar, R., Vázquez, D.P., LeBuhn, G., Aizen, M.A. (2009) A meta-analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*, **90**, 2068-2076
- Winfree, R., Williams, N.M., Gaines, H., Ascher, J.S. & Kremen, C. (2008) Wild bee pollinators provide the majority of crop visitation across land-use gradients in New Jersey and Pennsylvania, USA. *Journal of applied ecology*, **45**, 793-802.
- Zurbuchen, A., Landert, L. ... & Dorn, S. (2010) Maximum foraging ranges in solitary bees: only few individuals have the capability to cover long foraging distances. *Biological Conservation*, **143**, 669-676.

## ANEXO I

Representação esquemática do desenho experimental utilizado para a amostragem de abelhas em propriedades rurais de agricultura orgânica produtoras de tomate na região do Distrito Federal – Brasil, entre outubro e novembro de 2020. Plantas espontâneas e seus visitantes florais (abelhas) foram amostrados em três áreas (retângulos amarelos): dentro do cultivo (dentro), na borda do cultivo (borda), e nas margens do cultivo (margens) a 10 m da área cultivada. Áreas cinzas representam a localização das plantas espontâneas (ESP) nas diferentes áreas de amostragem. Áreas verdes representam as fileiras de tomateiros (TOM).



## ANEXO II

Classes com base no sistema de classificação de uso da terra do Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil – MapBiomas utilizadas para reclassificação da paisagem das propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil. Para a reclassificação foi utilizado o mapa de cobertura e uso do solo do bioma Cerrado da Coleção 5 do MapBiomas do ano de 2019 (Souza *et al.*, 2020). O mapa tem resolução espacial de 30x30m e é georreferenciado com base nas cartas topográficas do Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística – IBGE, na escala de 1:250.000.

<b>Classe</b>	<b>Descrição</b>
<b>Formação florestal</b>	Tipos de vegetação com predominância de espécies arbóreas, com formação contínua de dossel (Mata Ciliar, Mata de Galeria, Floresta Seca e Cerrado), bem como Florestas Estacionais Semidecíduais. Formações de savana com estratos arbóreo e arbustivo-herbáceo definidos (Cerrado Stricto Sensu: Savana Densa, Típica, Esparsa e Rupestre).
<b>Formação campestre</b>	Formações campestres com predominância de estrato herbáceo (campos sujos, limpos e rupestres).
<b>Agropecuária</b>	Áreas de pastagem, natural ou plantada, vinculadas à atividade agropecuária. Áreas predominantemente ocupadas por lavouras anuais e com presença de lavouras perenes. Áreas de cultivo onde não foi possível distinguir entre pastagem e agricultura.
<b>Áreas sem vegetação</b>	Áreas urbanas com predominância de superfícies não vegetadas, incluindo estradas, rodovias e construções. Rochas naturalmente expostas na superfície terrestre sem cobertura do solo, muitas vezes com presença parcial de vegetação rochosa.

### ANEXO III

Métricas e índices da paisagem usados para descrever as características composicionais da paisagem das propriedades rurais de agricultura orgânica no Distrito Federal – Brasil. As métricas foram aplicadas a mapas de 2019 do bioma Cerrado da Coleção 5 do Projeto de Mapeamento Anual da Cobertura e Uso do Solo no Brasil – MapBiomias. Cada métrica ou índice apresentam suas respectivas definições e interpretações (McGarigal, 2015; Grande *et al.*, 2020).

<b>Métrica/Índice</b>	<b>Definição</b>	<b>Interpretação</b>
Índice de diversidade de Shannon (SHID)	O SHID é uma medida popular de diversidade em ecologia de comunidade, aplicada aos estudos de paisagens. SHID é igual a soma da abundância proporcional de cada tipo de mancha multiplicado por essa proporção. É baseado na área total da paisagem.	SHID aumenta conforme o número de diferentes tipos de manchas aumenta e a distribuição proporcional de área entre os tipos de mancha torna-se mais equitativa. O SHID é um pouco mais sensível a tipos de manchas raros do que o índice de diversidade de Simpson.
Número de manchas	Número de manchas de cada classe na paisagem	É uma medida simples da extensão da subdivisão ou fragmentação de cada classe.
Área de cobertura de cada classe	Soma das áreas (m) de todas as manchas de cada classe, dividido por 10.000 para converter em hectares. Indica a área total da classe.	Medida da composição da paisagem. Especifica quanto da paisagem é composta por um tipo de mancha específica.

## ANEXO IV

Na tabela 1 temos os valores calculados para as métricas da rede de interação principal (sem remoção de espécies) da comunidade de abelhas associadas a plantas espontâneas e ao tomateiro em propriedades rurais de agricultura orgânica localizadas no Distrito Federal - Brasil, de outubro a novembro de 2020. Na tabela 2 temos o resultado do primeiro e segundo cenários de extinção: no primeiro cenário de extinção, removemos cada espécie de planta individualmente; no segundo cenário de extinção, retiramos cada módulo formado na rede de interação individualmente. Os valores apresentados na segunda tabela indicam a diferença dos valores obtidos para a rede de interação principal (primeira tabela). A rede foi construída com base nas interações entre abelhas, plantas espontâneas e o tomateiro. **Métricas:** NODOF - aninhamento ponderado; NOHL - nível alto de sobreposição de nicho; NOLL - nível baixo de sobreposição de nicho; RHL - alto nível de robustez; RLL - baixo nível de robustez; MQ - modularidade QuanBiMo; e MOD - módulos da rede.

**Tabela 1 – Valores das métricas para a rede de interações principal**

NODF	NOHL	NOLL	RHL	RLL	MQ	MOD
46,669	0,350	0,222	0,783	0,836	0,346	5

**Tabela 2 – Diferença dos valores das métricas da rede de interações principal após as simulações dos cenários de extinções**

Cenários de extinção	Parâmetro removido	NODF	NOHL	NOLL	RHL	RLL	MQ	MOD
Primeiro cenário de extinção	<i>Amaranthus</i> sp.1	-0,122	0,046	-0,023	-0,005	0,015	0,030	1
	<i>Bidens alba</i>	-2,305	0,006	-0,009	-0,002	0,002	-0,008	0
	<i>Bidens pilosa</i>	-3,585	0,013	-0,014	-0,015	-0,040	0,037	-1
	<i>Emilia Fosbergii</i>	-0,663	0,026	-0,019	-0,013	-0,028	-0,013	0
	<i>Euphorbia heterophylla</i>	0,000	0,009	0,039	0,030	-0,004	-0,001	0
	<i>Galinsoga parviflora</i>	-1,905	0,017	-0,032	-0,016	-0,010	-0,004	0
	<i>Lepidium virginicum</i>	-1,952	0,000	0,023	0,041	-0,010	-0,001	0
	<i>Oxalis latifolia</i>	2,731	0,003	0,014	0,013	0,001	0,001	0
	<i>Solanum lycopersicum</i>	-1,188	0,033	0,004	-0,002	0,009	-0,050	-1
	<i>Sonchus oleraceus</i>	-2,988	-0,015	-0,030	-0,012	-0,042	0,065	-1
<i>Tithonia diversifolia</i>	2,595	0,091	0,045	0,015	-0,004	-0,038	-1	
Segundo cenário de extinção	Módulo 1	-5,084	0,052	-0,025	-0,026	-0,045	0,079	0
	Módulo 2	1,1696	0,039	0,035	0,024	-0,029	-0,015	-1
	Módulo 3	-4,529	-0,015	-0,003	0,014	-0,043	0,065	-1
	Módulo 5	0,537	0,091	0,014	-0,002	-0,012	-0,082	0