



**UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS**

Raimunda Gomes Silva Soares

**COMO A DIVERSIDADE BETA E A HETEROGENEIDADE DOS USOS DO
SOLO NA PAISAGEM AFETAM A POLINIZAÇÃO DO SUB-BOSQUE
FLORESTAL?**



**São Carlos
2023**



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS
CENTRO DE CIÊNCIAS BIOLÓGICAS E DA SAÚDE
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AMBIENTAIS

Raimunda Gomes Silva Soares

**COMO A DIVERSIDADE BETA E A HETEROGENEIDADE DOS USOS DO
SOLO NA PAISAGEM AFETAM A POLINIZAÇÃO DO SUB-BOSQUE
FLORESTAL?**

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, da Universidade Federal de São Carlos, como parte dos requisitos para obtenção do título de doutora em Ciências Ambientais

Orientação: Prof^o. Dr^o: Luciano Elsinor Lopes

São Carlos
2023

Gomes Silva Soares, Raimunda

COMO A DIVERSIDADE BETA E A HETEROGENEIDADE
DOS USOS DO SOLO AFETAM A POLÍNIZAÇÃO DO
SUB-BOSQUE FLORESTAL? / Raimunda Gomes Silva
Soares -- 2023.
99f.

Tese de Doutorado - Universidade Federal de São Carlos,
campus São Carlos, São Carlos
Orientador (a): Luciano Elsinor Lopes
Banca Examinadora: Carolina Reigada Montoya, Danilo
Boscolo, Eduardo Freitas Moreira, Hipólito Ferreira
Paulino Neto, Bárbara Nobrega Rodrigues
Bibliografia

1. Polinização . 2. Biodiversidade. 3. Paisagem. I. Gomes
Silva Soares, Raimunda. II. Título.

Ficha catalográfica desenvolvida pela Secretaria Geral de Informática
(SIn)

DADOS FORNECIDOS PELO AUTOR

Bibliotecário responsável: Ronildo Santos Prado - CRB/8 7325



UNIVERSIDADE FEDERAL DE SÃO CARLOS

Centro de Ciências Biológicas e da Saúde
Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais

Folha de Aprovação

Defesa de Tese de Doutorado da candidata Raimunda Gomes Silva Soares, realizada em 27/09/2023.

Comissão Julgadora:

Prof. Dr. Luciano Elsinor Lopes (UFSCar)

Profa. Dra. Carolina Reigada Montoya (UFSCar)

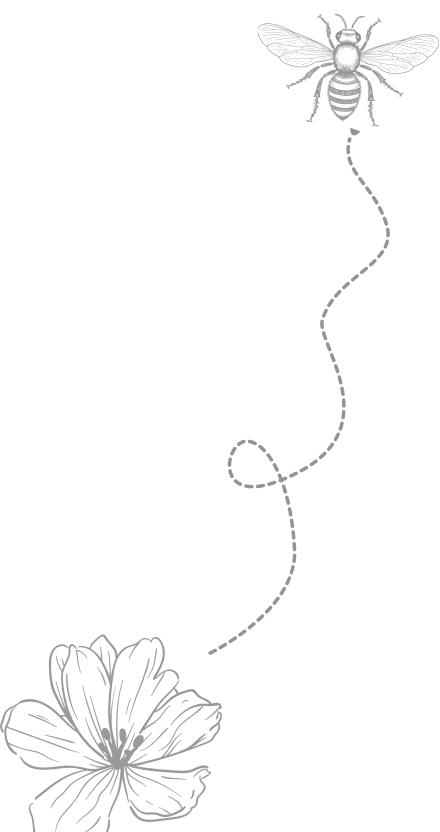
Prof. Dr. Danilo Boscolo (USP)

Prof. Dr. Eduardo Freitas Moreira (USP)

Prof. Dr. Hipólito Ferreira Paulino Neto (UEMG)

Profa. Dra. Bárbara Nobrega Rodrigues (SEESP)

O Relatório de Defesa assinado pelos membros da Comissão Julgadora encontra-se arquivado junto ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais.



Para a minha MÃE, e para a minha FILHA, com todo o
meu AMOR!

Agradecimentos!

A estudante que sonhou com essa Tese, parece bem longe da profissional de hoje. A ideia era ter um desafio, aprender algo completamente novo e consolidar a aprendizagem do método científico. Hoje me emociono em ver nascer um trabalho que mesmo se distanciando tanto da minha realidade atual, tem sido construído às custas de muita teimosia, muita ajuda e principalmente muita vontade de fazer ciência.

Devo um obrigado, e talvez um pedido de desculpas, para todos que conviveram cotidianamente comigo por esses anos. E entre essas pessoas tem meus alunos, meus colegas de trabalho, mas certamente da minha família foi de quem mais exigir.

Professores do DECAm é um privilégio ter estudado com vocês, tive muito apoio, compreensão e a ajuda técnica sempre que precisei, muito obrigado. E isso inclui o Vinícius um exemplo de funcionário público competente, e também empático, ajudando além de sua função.

Faz tempo que estou ausente, e o LEAP cresce e eu fico aqui na torcida pensando que assim como a mim, vocês vem ajudando muitos aspirantes a cientistas. Não custa agradecer novamente a cada um de vocês companheiros nas coletas, são as lembranças mais recentes, mais intensas e divertidas. As maiores aventuras dos meus últimos anos.

Quero deixar registrado meu agradecimento a comunidade Esterina Placco, em especial aos meus colegas da gestão, em todo esse tempo, tive apoio quando precisei mesmo sendo para algo fora do trabalho, e de alguns alunos e colegas professores também. Essa ciência que vim aprender aqui multiplico na escola a cada novo projeto do Clube de Ciências e isso me deixa tão feliz quanto a produção de um artigo, ou muito mais...

Não deve ser fácil me orientar, sempre disse para o Luciano que ele merecia alunos “normais” daqueles que tem além da vontade, a disponibilidade para estudar. Eu tenho demandado feriados, finais de semana, madrugadas, férias com a família... e mesmo com tudo isso, sempre tive apoio, sempre tive ajuda, nunca me sentir só. Isso inclui a Paty também, vocês dois são muito importante para mim e sabem bem que pesquisa é uma pequena parte de tudo isso.

Essas páginas começaram a ser escritas na madrugada do dia da entrega e só agora, depois de tudo pronto, tenho a tranquilidade para retornar, e nesse momento devo também um agradecimento a todos os membros da banca: Danilo Boscolo, Eduardo Moreira, Carolina Reigada, Hipólito Paulino, Sérgio Henrique e Bárbara Nóbrega pela generosidade em aceitar contribuir em um contexto de tanta urgência.



Sou grata ao professor Victor Saito pelas valiosas contribuições a esse trabalho feitas na qualificação.

Ao professor Marcel Tanaka por sua valiosa e divertida contribuição no início desse trabalho, quando eu estava desesperada com a escolha de qual método utilizar. Lembro que antes da ajuda esse sorriu por alguns minutos.

Agradeço ao professor Josué Raizer parceiro nesse segundo capítulo, é uma honra poder contar com sua colaboração. E um prazer imenso conhecê-lo.

E falando em parceiro, já falei do LEAP, mas preciso destacar Danilo, meu orientador emprestado, coloco como orientador por que essa palavra para mim caracteriza uma relação muito mais significativa, é aprendizagem doada além do fazer ciência, é se importar com o outro.

Agradeço a Fabi, minha tecla sap do Arc e companhia nas lamentações.

Esse final de ciclo me emociona não apenas pela dificuldade dessa trajetória, mas por estar finalmente me fazendo cientista, como imagino desde o encantamento com os programas de ciência na tv da minha infância. O doutorado nunca foi o foco, doutora é uma palavra genérica, mas eu não poderia abrir mão de aprender a fazer ciência e me tornar competente para praticar isso como uma meta de vida. Acredito, sou testemunha e prova viva do quão poderosa é a educação.

Eu provavelmente deixei de citar alguém importante para mim e para a construção desse trabalho, devo ser perdoada pelas circunstâncias.

Por fim quero deixar meu profundo agradecimento, ao meu marido Waldemir Soares, tem sido meu apoio em todos os sentidos, sei que me apoia e torce por mim e estar ao meu lado, sempre. Foi com ele me levando para conhecer a UFSCar que essa estória começou. Você também Ju, minha companheira na vida, eu amo muito vocês.

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

O correr da vida embrulha tudo,
a vida é assim: esquenta e esfria,
aperta e daí afrouxa, sossega e depois desinquieta.

O que ela quer da gente é coragem,

O que Deus quer é ver a gente
aprendendo a ser capaz
de ficar alegre a mais,
no meio da alegria,
e inda mais alegre
ainda no meio da tristeza!

A vida inventa!

A gente principia as coisas,
no não saber por que,
e desde aí perde o poder de continuação
porque a vida é mutirão de todos,
por todos remexida e temperada.

O mais importante e bonito, do mundo, é isto:

que as pessoas não estão sempre iguais,
ainda não foram terminadas,
mas que elas vão sempre mudando.

Afinam ou desafinam. Verdade maior.

Viver é muito perigoso; e não é não.

Nem sei explicar estas coisas.

Um sentir é o do sentente, mas outro é do sentidor.”

João Guimarães Rosa



COMO A DIVERSIDADE BETA E A HETEROGENEIDADE DOS USOS DO SOLO AFETAM A POLÍNIZAÇÃO DO SUB-BOSQUE FLORESTAL?

1. RESUMO

Na paisagem ocorrem e interagem processos ecológicos, por isso o estudo das relações da paisagem com processos ecossistêmicos chaves como a polinização pode contribuir com o desenvolvimento de estratégias mais sustentáveis de usos do solo. Estudamos o efeito de características da paisagem na polinização de espécies de sub-bosque de floresta, considerando as relações com a diversidade beta na composição de plantas e abelhas visitantes florais e análise de como a heterogeneidade de usos do solo na paisagem pode contribuir com a polinização. Em áreas de Mata Atlântica, Estado de São Paulo, selecionamos 28 paisagens de 1km de raio em um gradiente de cobertura florestal. Em cada fragmento construímos parcelas hexagonais onde coletamos flores abertas para análise da polinização e visitantes florais. Em 20 paisagens os visitantes florais foram amostrados também em áreas abertas adjacentes, em transecto de até 100m. Geramos os seguintes dados: índice de Shannon da paisagem, proporção de classes de usos, composição de assembleias de abelhas e plantas no sub-bosque e área aberta não manejada adjacente e medidas de polinização das plantas de sub-bosque. No primeiro capítulo analisamos a diversidade beta total entre diferentes ambientes na paisagem, se ocorre predominantemente por turnover ou aninhamento, relacionamos com as taxas de polinização e por fim investigamos se proporção de floresta influencia essa diversidade. Encontramos que todos os ambientes têm composição de espécies diferentes entre si, principalmente devido à alta taxa de rotatividade (turnover), mas que a diferença por aninhamento favorece a polinização no sub-bosque e que o percentual de floresta não influencia essa diversidade. Discutimos que o alto turnover pode decorrer por aumento do isolamento como consequência da fragmentação e também por conta da Floresta Atlântica ser um *hotspot* de biodiversidade com alta incidência de endemismo e raridade entre as espécies fazendo desse padrão de alta rotatividade uma tendência, em vista dessa alta heterogeneidade natural desse ambiente. Vimos também que a polinização é favorecida pelo compartilhamento de espécies entre áreas de floresta e área aberta não manejada, fazendo dessas regiões habitats complementares. No segundo capítulo investigamos se o benefício da heterogeneidade de usos é devido a um efeito complementar dos diversos tipos de ambiente, ou por aumentar a probabilidade de ocorrência de usos favoráveis. Encontramos que a proporção de áreas abertas não manejadas, em interação com a proporção de áreas de floresta, contribuiu mais para a polinização no sub-bosque do que a heterogeneidade dos usos não florestais. Tal resultado reforça que alguns usos antrópicos são mais favoráveis que outros na manutenção dos polinizadores e da polinização. Concluimos que se deve priorizar a conservação do maior número possível de áreas de vegetação natural bem como a promoção de usos antrópicos que forneçam recursos para as espécies a eles associados, e que a maior heterogeneidade de usos é positiva porque aumenta a chance de ocorrência desses usos favoráveis.

Palavras chaves: Polinização, Paisagem, Heterogeneidade, Conservação, Mata Atlântica

2. ABSTRACT

Ecological processes occur and interact in the landscape, which is why the study of landscape relationships with key ecosystem processes such as pollination can contribute to the development of more sustainable land use strategies. We studied the effect of landscape characteristics on the pollination of forest understory species, considering the relationships with beta diversity in the composition of plants and floral visiting bees and analysis of how the heterogeneity of land uses in the landscape can contribute to pollination. In areas of Atlantic Forest, State of São Paulo, we selected 28 landscapes of 1km radius in a gradient of forest cover. In each fragment we built hexagonal plots where we collected open flowers for analysis of pollination and floral visitors. In 20 landscapes, floral visitors were also sampled in adjacent open areas, in transects of up to 100m. We generated the following data: Landscape Shannon Index, proportion of use classes, composition of bee and plant assemblages in the understory and adjacent unmanaged open area, and measures of pollination of understory plants. In the first chapter we analyze the total beta diversity between different environments in the landscape, if it occurs predominantly by turnover or nesting, we relate it to pollination rates and finally we investigate whether the proportion of forest influences this diversity. We found that all environments have different species composition, mainly due to the high turnover rate, but that the difference in nestedness favors pollination in the understory and that the percentage of forest does not influence this diversity. We discuss that the high turnover may be due to increased isolation because of fragmentation and because the Atlantic Forest is a biodiversity hotspot with a high incidence of endemism and rarity among species, making this pattern of high turnover a trend in view of this high heterogeneity, natural in this environment. We also saw that pollination is favored by the sharing of species between forest areas and unmanaged open areas, making these regions complementary habitats. In the second chapter, we investigate whether the benefit of heterogeneity of land uses is due to a complementary effect of different types of environments, or to increase the probability of occurrence of favorable uses. We found that the proportion of unmanaged open areas, in interaction with the proportion of forest areas, contributed more to understory pollination than the heterogeneity of non-forest uses. This result reinforces that some anthropic uses are more favorable than others in maintaining pollinators and pollination. We conclude that priority should be given to the conservation of the greatest possible number of areas of natural vegetation, as well as the promotion of anthropic uses that provide resources for the species associated with them, and that the greater heterogeneity of uses is positive because it increases the chance of occurrence of favorable uses.

Keywords: Pollination, Landscape, Heterogeneity, Atlantic Forest, Conservation

Sumário

1. RESUMO	11
2. ABSTRACT	12
3. INTRODUÇÃO GERAL	15
5. CAPÍTULO I.....	25
5.2 RESUMO	25
5.2 SUMMARY	26
5.3 INTRODUÇÃO.....	27
5. 4 MÉTODOS.....	31
5.4.1 <i>Área de Estudo</i>	31
5.4.2 <i>Métricas da paisagem</i>	32
5.4.3 <i>Amostragem de Flores e Visitantes Florais</i>	33
5.4.4 <i>Amostragem da polinização</i>	34
5.4.5 <i>Análises dos dados</i>	36
5.5 RESULTADOS.....	38
5. 6. DISCUSSÃO.....	45
5.6.1 <i>Conclusões</i>	50
5.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	51
5.8 APÊNDICE- A1	58
6. CAPÍTULO II	70
6.1. RESUMO	70
6.2. ABSTRACT	71
6.3. INTRODUÇÃO.....	72
6.4. MÉTODOS.....	75
6.4.1. <i>Área de Estudo</i>	75
6.4.2. <i>Seleção das paisagens</i>	76

6.4.3. Métricas da paisagem.....	77
6.4.3. Procedimentos de amostragem.....	82
a) A coleta das flores para a análise da polinização	82
6.4.4. Análise dos resultados	84
6.5. RESULTADOS	84
6.6. DISCUSSÃO.....	87
6.6.1. Considerações Finais	92
6.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	93
6.8. APÊNDICE-A1	101

3. INTRODUÇÃO GERAL

A polinização, definida como a deposição de grãos de pólen no estigma de uma flor, é processo chave na manutenção dos ecossistemas (Ollerton et al. 2011). Na paisagem ocorrem e interagem processos ecológicos, por isso o estudo das relações da paisagem com processos ecossistêmicos chaves como a polinização pode contribuir com o desenvolvimento de estratégias mais sustentáveis de usos do solo, tanto dos ecossistemas naturais, quanto dos cultivos que dependem desse serviço (Garibaldi et al. 2013).

Além da importância para a conservação da biodiversidade em si, estudos têm se voltado para a avaliação econômica da polinização por insetos na produção agrícola. Em um estudo de (Gallai et al. 2009) com 100 dos principais cultivos usados diretamente na alimentação humana, os autores estimaram um valor de 153 bilhões de euros, equivalente a 9,5% do valor total da produção agrícola mundial destinada à alimentação humana no ano de 2005. O estudo de (Eilers et al. 2011) ressalta a contribuição do serviço de polinização em cultivos que fornecem diferentes nutrientes essenciais à alimentação humana. Seus dados indicam que plantas que dependem total ou parcialmente da polinização por insetos são responsáveis pelo fornecimento de 90% da vitamina C, todo o licopeno e quase totalidade dos antioxidantes b-criptoxantina e b-tocoferol, a maioria dos Lipídios, vitamina A, carotenóides relacionados, cálcio, flúor, e uma grande porção de ácido fólico. Os autores concluem que a conservação dos polinizadores e consequente processo de polinização está diretamente relacionada a nossa capacidade de fornecimento de uma dieta com todos os nutrientes essenciais para a população global.

Para espécies de plantas e polinizadores, a quantidade e qualidade de áreas de habitat naturais, determinam a manutenção dessas espécies na paisagem (Lienert 2004; Hadley et al. 2014; Ferreira et al. 2015). Para essas espécies, a distância e a qualidade dos usos da terra entre as manchas de floresta na paisagem, por exemplo, afeta a dinâmica de interação entre as populações possibilitando ou não o fluxo gênico (Jules and Shahani 2003). O aumento da quantidade de floresta afeta a riqueza, abundância e diversidade de plantas e polinizadores (Lienert 2004; Hopfenmüller et al. 2014; Ferreira et al. 2015) possibilitando o aumento da frequência de visitas, da polinização e da qualidade do pólen disponível (Aizen and Feinsinger 1994; Hadley et al. 2014) o que resulta em maior eficiência no processo reprodutivo das plantas (Aizen and Feinsinger 1994; Aguilar et al. 2006).

No entanto as florestas não se encontram imersas em um ambiente totalmente inóspito, ou isoladas na paisagem. Os diferentes usos da terra na paisagem podem favorecer grupos de polinizadores diversos e conseqüentemente a polinização (Lopes and Buzato 2007; Williams and Winfree 2013; Boscolo et al. 2017). Assim, o estudo da mudança na composição das espécies em paisagens fragmentadas (diversidade beta espacial) torna-se essencial para o entendimento dos efeitos antrópicos sobre a biodiversidade e desta sobre a manutenção de processos ecossistêmicos associados como a polinização (Socolar et al. 2016)). Sabemos porém que as diferenças entre assembleias dada pela medida da diversidade Beta não são unidimensionais (Baselga et al. 2015). Comunidades podem ter diferentes riquezas por que houve substituição de espécies resultando em baixo compartilhamento, ou porque as espécies da comunidade menos rica estariam aninhadas na comunidade mais rica, uma condição de alto compartilhamento, que pode indicar perda de espécie pela região menos rica (Baselga et al. 2015).

A heterogeneidade da paisagem tida como o número e as proporções dos diferentes tipos de cobertura) e a heterogeneidade configuracional (a disposição espacial dos tipos de cobertura) (Fahrig et al. 2011) é um dos conceitos centrais em estudos de ecologia da paisagem pois parte da perspectiva da funcionalidade de cada classe para diferentes espécies. Mesmo para espécies em habitats florestais, os usos do solo nos quais os fragmentos estão incorporados podem funcionar como áreas de habitat complementar, quando fornece recursos como alimento e áreas de nidificação, permitindo assim a conexão e aumento da permeabilidade. Outra possibilidade é aumentar o isolamento entre populações, a depender das características das espécies quanto a sua capacidade de utilização de cada ambiente (Winfrey, et al. 2007; Fahrig, et al. 2011). Em vista disso, é fundamental uma abordagem mais realista da paisagem, que contemple o mosaico de usos não florestais, para a compreensão geral de como a paisagem pode afetar a comunidade de plantas, de polinizadores e da polinização (Winfree et al. 2007; Boscolo et al. 2017).

A heterogeneidade (ou diversidade) de uso e ocupação da terra é uma das características da estrutura das paisagens que passou a ser foco de atenção. Alguns estudos evidenciam efeitos positivos da heterogeneidade nas paisagens tanto para a riqueza de polinizadores, quanto para a polinização de algumas de espécies vegetais (Lindgren et al. 2018; Nery et al. 2018; Soares et al. 2022). De modo geral, a heterogeneidade e a quantidade de

floresta na paisagem parecem atuar conjuntamente, como por exemplo, no aumento da complexidade de redes de interação planta-visitantes florais (Moreira et al. 2015).

No entanto, os mecanismos desse benefício da heterogeneidade ainda representam uma lacuna no conhecimento disponível. Fazendo se um paralelo com à discussão desenvolvida por (Naeem 2002) no debate sobre a biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (BEFP _ Biodiversity , onde se discute se as espécies são únicas ou redundantes em suas contribuições para a função ecossistêmica, podemos propor duas explicações para o efeito da heterogeneidade da paisagem na polinização. Em um primeiro cenário a maior diversidade de ambientes pode resultar em aumento de polinizadores e polinização pois cada ambiente desempenha um papel positivo complementar. Em explicação alternativa, uma maior diversidade de ambientes pode aumentar a chance de inclusão de determinados usos mais influentes. Nesse segundo caso, os diferentes ambientes não são igualmente favoráveis e complementares.

Neste sentido, o primeiro capítulo faz uma análise dos mecanismos possíveis de como o aumento da heterogeneidade pode favorecer a biodiversidade de plantas e polinizadores e a polinização. Informações dessa natureza podem contribuir em decisões sobre qual cenário seria mais favorável para a conservação da biodiversidade desses grupos de organismos na paisagem: se o aumento da diversidade de usos, ou a incorporação de determinado uso mais importante. O segundo capítulo discute a influência da distribuição de espécies entre os ambientes na paisagem no processo de polinização. Neste sentido, considerando um conjunto de áreas, analisa se as diferenças na composição de espécies ocorrem devido à alta rotatividade, condição onde cada região pode contribuir com espécies não presente em outras, (alto turnover) ou se existem áreas mais ricas que abrangem um conjunto de espécies que também estão presentes nas regiões menos ricas, caracterizando o padrão de maior aninhamento (Socolar et al. 2016).

Este trabalho se debruça, portanto, sobre duas questões fundamentais em estudos da influência da paisagem no processo de polinização: como a heterogeneidade de ambientes, e a distribuição e composição das comunidades afetam a polinização nas paisagens.

4. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICA

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Ahrné K, Bengtsson J, Elmqvist T (2009) Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. *PLoS ONE* 4:e5574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005574>
- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecol Appl* 4:378–392. <https://doi.org/10.2307/1941941>
- Almeida-Neto M, Frensel DMB, Ulrich W (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Glob Ecol Biogeogr* 21:772–777. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x>
- Alonso C, Herrera CM, Ashman T-L (2012) A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytol* 193:532–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03932.x>
- Alonso C, Navarro-Fernández CM, Arceo-Gómez G, et al (2013) Among-species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Ann Bot* 112:1461–1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mct213>
- Arceo-Gómez G, Alonso C, Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V (2016) Patterns and sources of variation in pollen deposition and pollen tube formation in flowers of the endemic monoecious shrub *Cnidoscolus souzae* (Euphorbiaceae). *Plant Biol* 18:594–600. <https://doi.org/10.1111/plb.12445>
- Ashman T-L, Knight TM, Steets JA, et al (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408–2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, et al (2014) Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345:1041–1045. <https://doi.org/10.1126/science.1255768>
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 19:134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga A, Bonthoux S, Balent G (2015) Temporal Beta Diversity of Bird Assemblages in Agricultural Landscapes: Land Cover Change vs. Stochastic Processes. *PLoS ONE* 10:e0127913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127913>
- Bergamin RS, Bastazini VAG, Vélez-Martin E, et al (2017) Linking beta diversity patterns to protected areas: lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodivers Conserv* 26:1557–1568. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1315-y>

- Boscolo D, Tokumoto PM, Ferreira PA, et al (2017) Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspect Ecol Conserv* 15:18–24. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.002>
- Brockhoff EG, Barbaro L, Castagnyrol B, et al (2017) Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodivers Conserv* 26:3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- Caiafa AN, Martins FR (2010) Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodivers Conserv* 19:2597–2618. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9861-6>
- Calviño-Cancela M, Rubido-Bará M, Van Etten EJB (2012) Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *For Ecol Manag* 270:153–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.019>
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Chatterjee A, Chatterjee S, Smith B, et al (2020) Predicted thresholds for natural vegetation cover to safeguard pollinator services in agricultural landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 290:106785. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106785>
- De Lima KB, Ferreira PA, Groppo M, et al (2020) Does landscape context affect pollination-related functional diversity and richness of understory flowers in forest fragments of Atlantic Rainforest in southeastern Brazil? *Ecol Process* 9:62. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00261-6>
- Dormann CF, Schweiger O, Augenstein I, et al (2007) Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob Ecol Biogeogr* 16:774–787. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00344.x>
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>
- Eilers EJ, Kremen C, Greenleaf SS, et al (2011) Contribution of Pollinator-Mediated Crops to Nutrients in the Human Food Supply. *PLOS ONE* 6:e21363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021363>
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Ferreira PA, Boscolo D, Carvalheiro LG, et al (2015) Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landsc Ecol* 30:2067–2078. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0231-3>

- Franceschinelli EV, Elias MAS, Bergamini LL, et al (2017) Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *J Insect Conserv* 21:715–726. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0015-y>
- Gabriel D, Roschewitz I, Tschardt T, Thies C (2006) Beta Diversity at Different Spatial Scales: Plant Communities in Organic and Conventional Agriculture. *Ecol Appl* 16:2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Gallai N, Salles J-M, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ* 68:810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissière BE, et al (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351:388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339:1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Geslin B, Gauzens B, Thébault E, Dajoz I (2013) Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8:e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- González-Chaves A, Jaffé R, Metzger JP, de M. P. Kleinert A (2020) Forest proximity rather than local forest cover affects bee diversity and coffee pollination services. *Landsc Ecol* 35:1841–1855. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01061-1>
- González-Varo JP, Vilà M (2017) Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biol Conserv* 212:376–382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.018>
- Hadley AS, Frey SJK, Robinson WD, et al (2014) Tropical forest fragmentation limits pollination of a keystone understory herb. *Ecology* 95:2202–2212. <https://doi.org/10.1890/13-0929.1>
- Hagen M, Kraemer M (2010) Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biol Conserv* 143:1654–1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- Holzschuh A, Steffan-Dewenter I, Tschardt T (2008) Agricultural landscapes with organic crops support higher pollinator diversity. *Oikos* 117:354–361. <https://doi.org/10.1111/j.2007.0030-1299.16303.x>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>
- Jachula J, Denisow B, Wrzesień M, Ziolkowska E (2022) The need for weeds: Man-made, non-cropped habitats complement crops and natural habitats in providing honey bees and bumble bees with pollen resources. *Sci Total Environ* 840:156551. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156551>

- Jules ES, Shahani P (2003) A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *J Veg Sci* 14:459–464. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02172.x>
- Kaluza BF, Wallace H, Heard TA, et al (2016) Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecol Evol* 6:1304–1316. <https://doi.org/10.1002/ece3.1941>
- Kammerer MA, Biddinger DJ, Rajotte EG, Mortensen DA (2016) Local Plant Diversity Across Multiple Habitats Supports a Diverse Wild Bee Community in Pennsylvania Apple Orchards. *Environ Entomol* 45:32–38. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv147>
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>
- Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Klein A-M, Cunningham SA, Bos M, Steffan-Dewenter I (2008) ADVANCES IN POLLINATION ECOLOGY FROM TROPICAL PLANTATION CROPS. *Ecology* 89:935–943. <https://doi.org/10.1890/07-0088.1>
- Lázaro A, Alomar D (2019) Landscape heterogeneity increases the spatial stability of pollination services to almond trees through the stability of pollinator visits. *Agric Ecosyst Environ* 279:149–155. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.02.009>
- Lienert J (2004) Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *J Nat Conserv* 12:53–72. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.07.002>
- Lindgren J, Lindborg R, Cousins SAO (2018) Local conditions in small habitats and surrounding landscape are important for pollination services, biological pest control and seed predation. *Agric Ecosyst Environ* 251:107–113. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.025>
- Lopes LE, Buzato S (2007) Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). *Oecologia* 154:305–314. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0830-z>
- M MF (1959) Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol* 34:436–437
- Mariano RF, Rezende VL, Mendes CN, et al (2020) Phylogenetic beta diversity in an upper montane Atlantic Forest along an altitudinal gradient. *Plant Ecol* 221:671–682. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01041-0>
- Martínez-Núñez C, Kleijn D, Ganuza C, et al (2022) Temporal and spatial heterogeneity of semi-natural habitat, but not crop diversity, is correlated with landscape pollinator richness. *J Appl Ecol* 59:1258–1267. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14137>

- Moreira EF, Boscolo D, Viana BF (2015) Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE* 10:e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Moreira EF, Santos RLDS, Silveira MS, et al (2017) Influence of landscape structure on Euglossini composition in open vegetation environments. *Biota Neotropica* 17:. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2016-0294>
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest ¹. *Biotropica* 32:786–792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naeem S (2002) Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss: The Evolution of a Paradigm. *Ecology* 83:1537–1552. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1537:ECOBLT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1537:ECOBLT]2.0.CO;2)
- Nakamura S, Kudo G (2019) The influence of garden flowers on pollinator visits to forest flowers: comparison of bumblebee habitat use between urban and natural areas. *Urban Ecosyst* 22:1097–1112. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00891-5>
- Nery LS, Takata JT, Camargo BB de, et al (2018) Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology* 65:686–695. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3472>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate¹. *Biotropica* 32:793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120:1625–1638. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>
- Raub F, Höfer H, Scheuermann L, et al (2015) Conserving landscape structure – conclusions from partitioning of spider diversity in southern Atlantic forests of Brazil. *Stud Neotropical Fauna Environ* 50:158–174. <https://doi.org/10.1080/01650521.2015.1071959>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rundlöf M, Nilsson H, Smith HG (2008) Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biol Conserv* 141:417–426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.011>

- Saturni FT, Jaffé R, Metzger JP (2016) Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agric Ecosyst Environ* 235:1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.008>
- Senapathi D, Goddard MA, Kunin WE, Baldock KCR (2017) Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Funct Ecol* 31:26–37. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12809>
- Soares RGS, Ferreira PA, Boscolo D, et al (2022) Forest cover and non-forest landscape heterogeneity modulate pollination of tropical understory plants. *Landsc Ecol* 37:393–409. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01356-x>
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol Evol* 31:67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soininen J, Heino J, Wang J (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 27:96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Tabarelli M, Mantovani W, Peres CA (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biol Conserv* 91:119–127. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00085-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00085-3)
- Taki H, Kevan PG, Ascher JS (2007) Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landsc Ecol* 22:1575–1587. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9153-z>
- Taki H, Yamaura Y, Okabe K, Maeto K (2011) Plantation vs. natural forest: Matrix quality determines pollinator abundance in crop fields. *Sci Rep* 1:132. <https://doi.org/10.1038/srep00132>
- Tonetti V, Pena JC, Scarpelli MD, et al (2023) Landscape heterogeneity: concepts, quantification, challenges and future perspectives. *Environ Conserv* 50:83–92. <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>
- Valtonen A, Hirka A, Szócs L, et al (2017) Long-term species loss and homogenization of moth communities in Central Europe. *J Anim Ecol* 86:730–738. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12687>
- Weibull A, Bengtsson J, Nohlgren E (2000) Diversity of butterflies in the agricultural landscape: the role of farming system and landscape heterogeneity. *Ecography* 23:743–750. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2000.tb00317.x>
- Weiner CN, Werner M, Linsenmair KE, Blüthgen N (2014) Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology* 95:466–474. <https://doi.org/10.1890/13-0436.1>
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>

- Williams DR, Clark M, Buchanan GM, et al (2020) Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nat Sustain* 4:314–322. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00656-5>
- Williams NM, Winfree R (2013) Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biol Conserv* 160:10–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.035>
- Winfree R, Bartomeus I, Cariveau D (2011) Native pollinators in anthropogenic habitats. *Annual review of ecology. Annu Rev Ecol Syst* 42:1–2222. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecol Lett* 10:1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>
- Woodcock BA, Bullock JM, McCracken M, et al (2016) Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric Ecosyst Environ* 231:15–23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.023>
- Yu C, Fan C, Zhang C, et al (2021) Decomposing Spatial β -Diversity in the temperate forests of Northeastern China. *Ecol Evol* 11:11362–11372. <https://doi.org/10.1002/ece3.7926>
- Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, et al (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66:1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

5. CAPÍTULO I

A diversidade beta de plantas de sub-bosque de floresta e polinizadores: consequências para a polinização e relações com características da paisagem

5.2 RESUMO

Entender como a distribuição e composição das comunidades afetam serviços ecossistêmicos como a polinização e suas relações com a proporção de floresta na paisagem, é fundamental para uma gestão da paisagem para a conservação da biodiversidade. Com esse propósito, em áreas de Mata Atlântica, Estado de São Paulo, selecionamos 20 paisagens de 1km de raio em um gradiente de cobertura florestal entre 12,3% a 96,5%. No interior de cada fragmento construímos parcelas hexagonais de 30m de raio, e em áreas abertas não manejadas adjacentes transectos de até 100m. No interior das parcelas coletamos flores de sub-bosque para análise da polinização. Simultaneamente coletamos por meio de redes entomológicas abelhas visitantes florais tanto na área de sub-bosque quanto em área aberta adjacente. Para os dados de polinização contamos, em microscópio de fluorescência, o número de grãos de pólen no estigma (carga polínica), e o número de tubos polínicos germinados até a base do estilete em cada flor, dividimos cada valor pelo número de óvulos na espécie para fins de comparação entre espécies. Avaliamos as diferenças na composição das assembleias de plantas de sub-bosque e abelhas visitantes florais (diversidade beta total) entre os ambientes: áreas de sub-bosque de floresta e áreas abertas não manejadas entre si nas diferentes paisagens; e áreas de sub-bosque de floresta e áreas abertas não manejadas adjacentes em cada paisagem. A fim de investigar quais processos ocasionam essas diferenças, fizemos a partição da diversidade beta em seus componentes turnover e aninhamento e relacionamos com as taxas de polinização das plantas de sub-bosque. Por fim, avaliamos se a proporção de floresta na paisagem influencia a diversidade de abelhas considerando a comparação entre áreas de sub-bosque e área aberta não manejado em cada paisagem. Encontramos que todos os ambientes têm composição de espécies diferentes entre si, principalmente devido à alta taxa de rotatividade (*turnover*), mas que a proporção da diferença por aninhamento favorece a polinização no sub-bosque e que o percentual de floresta não influencia essa diversidade. Discutimos que a alta diversidade pode decorrer por aumento do isolamento como consequência do histórico de degradação. Característica que pode ser potencializada por se tratar de um *hotspot* de biodiversidade com alta incidência de endemismo e raridade entre as espécies. A polinização no sub-bosque é favorecida pelo compartilhamento de algumas espécies entre áreas de floresta e pasto não manejado, fazendo dessas regiões habitats complementares. E que ambientes florestais, independentemente de seu tamanho ou nível de isolamento e as áreas mais antropizadas quando providas de recursos para polinizadores e em regeneração natural, contribuem com a manutenção do pool regional de espécies. Portanto, deve-se priorizar a conservação do maior número possível de áreas de vegetação natural, bem como a promoção de usos antrópicos que forneçam recursos para as espécies a eles associados.

Palavras chaves: Polinização, Proporção de floresta, Biodiversidade Beta, Floresta Atlântica, Conservação.

Beta diversity of forest understory plants and pollinators: consequences for pollination and relationships with landscape features

5.2 SUMMARY

Understanding how the distribution and composition of assemblages affect ecosystem services such as pollination and their relationship with the proportion of forest in the landscape is fundamental for landscape management for biodiversity conservation. For this purpose, in areas of Atlantic Forest, State of São Paulo, Brazil, we selected 20 landscapes of 1km radius in a forest cover gradient between 12.3% and 96.5%. Inside each fragment we build hexagonal plots of 30m radius, and in adjacent unmanaged open areas transects of up to 100m. Inside the plots, we collected flowers from understory plants for pollination analysis. Simultaneously, we collected floral visitor bees using entomological nets both in the understory area and in an adjacent abandoned open area. For pollination data, we counted, under a fluorescence microscope, the number of pollen grains on the stigma (pollen load), and the number of pollen tubes germinated up to the base of the style in each flower, dividing each value by the number of ovules in the species for comparison purposes between species. We evaluated the differences in the composition of understory plant assemblages and flower-visiting bees (total beta diversity) between environments: forest understory areas and unmanaged open areas among themselves in different landscapes; and adjacent forest understory and unmanaged open areas in each landscape. To investigate which processes, cause these differences, we partitioned the beta diversity into its turnover and nesting components and related it to the pollination rates of understory plants. Finally, we evaluated whether the proportion of forest in the landscape influences bee diversity considering the comparison between understory and unmanaged open areas in each landscape. We found that all environments have different species composition among themselves, mainly due to the high rate of turnover (*turnover*), but that the small proportion of the difference by nesting favors pollination in the understory and that the percentage of forest does not influence this diversity. We argue that the high diversity may be due to increased isolation because of the degradation history associated with a natural feature of the Atlantic Forest as a biodiversity hotspot and high incidence of endemism and rarity among species. Pollination in the understory is favored by the sharing of some species between areas of forest and unmanaged pasture, making these regions complementary habitats. And that forest environments, regardless of their size or level of isolation and the most anthropized areas when provided with resources for pollinators and in natural regeneration, contribute to the maintenance of the regional pool of species. Therefore, priority must be given to the conservation of the largest possible number of areas of natural vegetation, as well as the promotion of anthropic uses that provide resources for the species associated with them.

Keywords: Pollination, Propotion of forest, Beta biodiversity, Atlantic Forest, Conservation

5.3 INTRODUÇÃO

Em ambiente de floresta nativa, a diminuição da cobertura florestal nas paisagens afeta negativamente a biodiversidade e serviços ecossistêmicos relacionados (Taki et al. 2007; Banks-Leite et al. 2014). No entanto, esse efeito não ocorre de forma unidirecional, nem atinge igualmente os diferentes grupos de espécies (Weiner et al. 2014). Entender como as alterações na quantidade de cobertura florestal influenciam a distribuição das espécies e composição das comunidades é fundamental para uma gestão da conservação da biodiversidade e serviços ecossistêmicos em paisagens fragmentadas.

A polinização é um dos serviços ecossistêmicos centrais, pois promove a reprodução cruzada favorecendo o fluxo gênico e diversidade das plantas que sustenta e possibilita o aumento das áreas de floresta. As florestas por sua vez fornecem recursos como áreas de nidificação e alimento para muitas espécies que mantêm a polinização, tanto nos ambientes nativos quanto em culturas importantes para a segurança alimentar das populações humanas (Taki et al. 2007; Kammerer et al. 2016; Franceschinelli et al. 2017; Lindgren et al. 2018).

No entanto, a contribuição de áreas antropizadas na manutenção da comunidade de polinizadores também tem sido demonstrada para espécies que frequentam esses ambientes (Williams and Winfree 2013; Boscolo et al. 2017; Nery et al. 2018; Chatterjee et al. 2020). Estudos têm indicado, por exemplo, aumento de riqueza e abundância de abelhas em paisagens com maior diversidade de campos cultivados associados a habitats de alta qualidade como áreas naturais e seminaturais, para polinizadores (Kennedy et al. 2013). (Nery et al. 2018) encontrou, em pesquisa feita nas mesmas paisagens do presente estudo, maior riqueza e diversidade de abelhas visitantes florais em área aberta não manejado adjacente ao fragmento florestal do que no sub-bosque da floresta. O mesmo estudo sugere que essas áreas abertas não manejadas podem funcionar como áreas de habitats complementares ao ambiente florestal o que ocorre quando espécies conseguem mover-se entre manchas na paisagem para fazer uso de recursos que complementam suas demandas ((Dunning et al. 1992; Fahrig et al. 2011). Essa constatação é apoiada pela disponibilidade de recursos florais e alta frequência de visitas observadas (Nery et al. 2018).

Portanto, a diversidade de polinizadores disponíveis em uma paisagem ou região, pode estar distribuída entre habitats de diferentes qualidades, e ainda em diferentes fragmentos de um mesmo tipo de habitat. Nesta perspectiva as medidas de diversidade entre fragmentos (diversidade beta espacial) podem indicar padrões relevantes para a gestão de paisagens, por exemplo: na definição de áreas para conservação (Socolar et al. 2016); na

quantificação de perda da biodiversidade além do observado em escala local (Karp et al. 2012); na definição de práticas amigáveis à vida selvagem (Gabriel et al. 2006); e no planejamento de ações de conservação considerando um conjunto de áreas em determinada região (Socolar et al. 2016). Para atender a essas demandas de gestão da paisagem para a conservação supracitadas, é necessário considerar a organização da biodiversidade no espaço que pode ser descrita por medidas de diversidade beta (Socolar et al. 2016).

A diversidade beta foi descrita primeiramente por (Whittaker 1960) como “*a variação na composição de espécies da comunidade, entre locais dentro de uma mesma região de interesse*”. Uma das formas mais simples de medir a diversidade beta se dá pela razão entre a diversidade gama (regional) e a diversidade alfa (local), uma abordagem multiplicativa. Posteriormente, Lande, 1996 propôs a partição aditiva na qual a diversidade beta é medida pela diferença entre a diversidade regional e a diversidade média local. Na abordagem multiplicativa temos a indicação de quantas vezes a diversidade regional é maior que a diversidade local ou quantas comunidades distintas são identificadas em determinada região. Enquanto na abordagem aditiva as medidas de diversidade beta indicariam quanto falta na composição de espécies de determinada área para atingir o máximo de espécies existentes na região.

Neste sentido, podemos ter uma área com grande riqueza de espécies, ou um conjunto de áreas de menor riqueza, mas que abrigam espécies diferentes que não estão presentes em outras áreas. Neste contexto de um conjunto de áreas, mesmo os fragmentos florestais menores, quando comparados aos demais de uma mesma região, contribuiriam significativamente para a biodiversidade regional por abrigarem espécies ausentes em outros locais. É importante distinguir o papel dessas diferenças no padrão de distribuição de espécies na conservação da biodiversidade. Uma das estratégias que têm sido aplicadas nesse sentido é a partição da diversidade beta em seus componentes, aninhamento e troca de troca (*turnover*) (Baselga 2010). O aninhamento consiste em uma condição na qual as espécies presentes em uma determinada localidade estão ausentes em outras e não são substituídas por espécies adicionais. Dessa forma, as comunidades das áreas mais pobres formam subconjuntos das comunidades de outras localidades de maior riqueza. Assim, encontra-se o mesmo conjunto de espécies em algumas áreas mais ricas e outras onde essas espécies foram perdidas (Socolar et al. 2016, Baselga 2010). Já o *turnover* é uma condição em que espécies presentes em uma área são substituídas por outras em outra área, levando à dissimilaridade de espécies por diferença na composição. Nessa condição, cada área

contribui de forma singular com a formação do pool regional de espécies. Como vimos, esses são mecanismos distintos, que contribuem para a diversidade beta (Baselga 2010).

Neste trabalho investigamos a distribuição espacial da diversidade de plantas, e polinizadores, e a conservação do processo de polinização em paisagens fragmentadas com diversidade de usos da terra, incluindo cultivos que demandam esse serviço como frutíferos e hortaliças. Com esse propósito analisamos as seguintes perguntas:

1. Quão diferente é a composição taxonômica (diversidade beta) de plantas e abelhas visitantes florais entre os seguintes conjuntos de ambientes.
 - áreas de sub-bosque de floresta entre si, presentes em todas as paisagens estudadas.
 - áreas abertas não manejadas entre si, presentes em todas as paisagens as paisagens estudadas.
 - áreas de sub-bosque de floresta e áreas abertas não manejadas adjacentes, em cada paisagem, comparando par a par
2. Essa diversidade se caracteriza predominantemente por substituição de espécies (*turnover*) ou aninhamento de espécies (*nestedness*)?
3. A Maior semelhança na composição das assembleias de visitantes florais em cada paisagem entre os ambientes: sub-bosque da floresta e a área aberta não manejada adjacente, ou seja, (menor diversidade beta), resultaria em maior polinização das plantas no sub-bosque da floresta?
4. A proporção de floresta influencia a diferença (diversidade beta) na composição de assembleias de plantas e polinizadores entre o sub-bosque de floresta e o pasto não manejado adjacente em cada paisagem?

A nossa expectativa era a de que, em paisagens com menor cobertura florestal as assembleias de plantas e polinizadores de sub-bosque de floresta e áreas de pasto adjacente fossem mais semelhantes (menor diversidade beta). Isto porque a menor quantidade de floresta na paisagem é tida como um indicativo de fragmentação (Fahrig 2013) que pode levar à simplificação das comunidades (Ferreira et al. 2015) e o uso das florestas por espécies típicas de áreas abertas (Lopes and Buzato 2007).

Consideramos também que uma maior semelhança (menor diversidade beta) na composição de espécies de abelhas visitantes florais entre os ambientes: sub-bosque de floresta e área aberta adjacente contribuiu com o processo de polinização no sub-bosque da floresta. Isto porque essa condição de menor disponibilidade de habitat florestais, é indicativo de fragmentos menores com maior efeito de borda e alteração nas condições de temperatura, luminosidade, favorecendo assim a invasão de espécies presentes nas áreas abertas. Neste contexto a área aberta adjacente poderia atuar no fornecimento de recursos de forma complementar para espécies que circulam entre os dois ambientes (Fahrig et al. 2011; Boscolo et al. 2017; Nery et al. 2018).

Essa expectativa se apoiou também em estudo anterior nestas mesmas paisagens (Nery et al. 2018), que encontrou alta diversidade de flores e visitantes florais nas áreas abertas adjacentes. Essa diversidade de recursos florais em uma área adjacente ao ambiente florestal pode favorecer o *spillover* de polinizadores para o ambiente florestal como sugerido por (Hagen and Kraemer 2010) que estudou a diversidade beta de abelhas e as redes de interação planta-visitantes entre três ambientes: terras agrícolas, borda da floresta e sub-bosque da floresta. Os autores sugerem que as terras agrícolas ricas em espécies e estruturalmente diversas atuam como um suporte de polinizadores que contribuem com a comunidade de abelhas dentro do ambiente florestal. Em outro estudo (González-Varo and Vilà 2017), evidenciaram a ocorrência de *spillover* da abelha do mel para o ambiente florestal aumentando a disponibilidade de polinizadores, porém, com possível impacto negativo sobre as espécies de abelhas nativas. Sob outra perspectiva, esse aumento na frequência de visitas às flores poderia resultar em maior sucesso na polinização (Hadley et al. 2014).

Por fim esperávamos que nas áreas com maior cobertura florestal, esse efeito complementar de ambientes antropizados não fosse tão importante visto a existência de áreas de habitats de alta qualidade em proporção suficiente para sustentar o processo de polinização. Um dos estudos que indica essa ideia de que em áreas de maior proporção de floresta o efeito complementar de áreas não florestais adjacentes seria menor, é o de (Soares et al. 2022). O trabalho de Soares et al. (2022) considerou 15 das paisagens presentes nesse estudo, e teve como objetivo relacionar a proporção de cobertura florestal e heterogeneidade de usos do solo com a polinização das plantas de sub-bosque. Esse estudo encontrou maior taxa de polinização em duas condições: paisagens com alta cobertura florestal e menor diversidade de usos do solo, e em paisagens com baixa cobertura florestal e alta diversidade de usos do solo considerados como amigáveis para polinizadores. A classificação como

amigável nesse contexto, se baseia no fornecimento de recursos como por exemplo: alimento e áreas para nidificação.

5. 4 MÉTODOS

5.4.1 Área de Estudo

Esse estudo foi conduzido em áreas de Floresta Atlântica no nordeste do Estado de São Paulo, Brasil, localizadas em municípios situados predominantemente na região do conhecida como Corredor Cantareira-Mantiqueira (-46.628920, -22.951271 Noroeste–NW. -46.256015, -23.315585 Sudeste -SE). Essa região é um importante polo de produção de água e alimento bem como sede de vários municípios de alta densidade populacional e que convive atualmente com as consequências de um histórico processo de degradação ambiental tendo o avanço da agropecuária entre as principais ameaças atualmente (Figura 1).

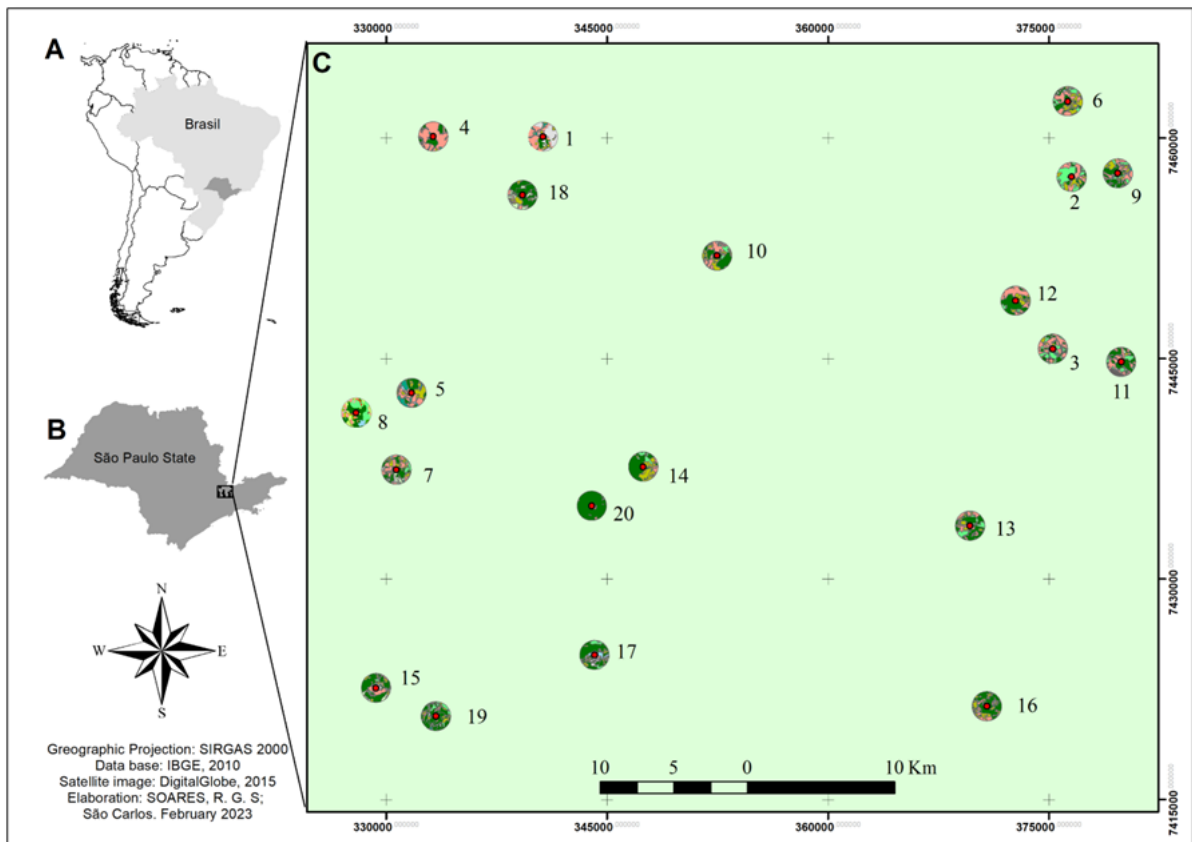


Figura 1: – Localização das paisagens com 1 km de raio. A) América do Sul; B) Estado de São Paulo com a delimitação da região de estudo C) Paisagens dispostas na área de estudo no Estado de São Paulo.

A Floresta Atlântica brasileira é um dos *hotspots* mundiais de biodiversidade (Myers et al. 2000). O número de espécies de angiospermas, por exemplo, é estimado em 15.000 com 7.432 (49,5%) espécies consideradas endêmicas ((Zappi et al. 2015). Apesar de sua importância ecológica, a Floresta Atlântica brasileira é também um dos ambientes mais ameaçados por ações antrópicas. Entre os seus 12% de área de floresta remanescentes 83,4% dos fragmentos têm até 50ha apenas, (Ribeiro et al. 2009) distribuídos em propriedades privadas e principalmente em unidades de conservação

Foram criadas na região várias unidades de conservação, e demais políticas ambientais protetivas que impõem restrições ao uso da terra. Um dos exemplos é a classificação como inadequada pelo zoneamento agroambiental para o setor sucroalcooleiro, que impede os estabelecimentos de monoculturas como a cana de açúcar. Em consequência, prevalece na região culturas como laranja e café e demais frutas e hortaliças importantes economicamente (Data Geo.2017). Uma das características dessas culturas é sua dependência do processo de polinização por insetos. A polinização por sua vez depende da disponibilidade de polinizadores e é condição fundamental tanto para o aumento da produção quanto para a qualidade dos cultivos (González-Chaves et al. 2020)

5.4.2 Métricas da paisagem

Para as perguntas desse primeiro capítulo selecionamos 20, dentre as 28 paisagens totais deste trabalho. Todas, paisagens circulares com 1 km de raio tendo como referência um ponto central no interior de um fragmento de Floresta. Essa escala de 1km foi a que apresentou maior efeito das métricas nas paisagens estudadas, segundo estudo prévio de Nery et al. 2018. Adjacentes a esses fragmentos selecionamos também áreas abertas não manejadas. As paisagens selecionadas formam um gradiente que varia entre 12,3% a 96,5% de proporção de cobertura florestal e possuem um distanciamento mínimo de 1km entre si.

Para o cálculo das métricas da paisagem foram definidas classes de usos e ocupação do solo, por meio de digitalização em tela a partir da interpretação de imagens de Satélites. As imagens utilizadas foram as disponíveis na extensão *Basemap* do *ArcGIS*, na versão 10.2 com resolução espacial de até 1m. As imagens em sua maioria datam de 2015 com exceção de duas imagens que são de 2013 e 2014, com tudo a aferição com imagens recentes não indicou alterações significativas nos usos das paisagens desde as datas das demais imagens. O mapeamento foi feito pelo Laboratório de Ecologia de Espacial e Conservação (LEEC), da Universidade Estadual Paulista: Julio de Mesquita Filho_UNESP/Rio Claro.

As manchas de cada tipo de uso foram delimitadas e classificadas em toda a área de estudo resultando na identificação de 17 classes de usos do solo. Considerando então, o grau de semelhança e funcionalidade para polinizadores essas 17 classes foram agrupadas em 8 da seguinte forma: 1) corpos d'água; 2) áreas de floresta inicial e intermediária (inseridas nos modelos como *quantidade de floresta da paisagem*) 3) floresta pioneira inicial e pasto não manejado (inserida nas análises como *área aberta não manejada*); 4) agricultura anual e agricultura perene; 5) áreas com silvicultura e cerca viva; 6) solo exposto, pasto e áreas degradadas; 7) áreas de várzeas, várzeas com vegetação herbáceo-arbustiva; e 8) vilas rurais, áreas urbanas e estradas. Para mais detalhes das características da região, forma de seleção das paisagens, e a descrição das classes de usos ver (Soares et al. 2022). Nesse estudo trabalhamos com espécies de plantas e abelhas visitantes florais coletados nas classes 2 e 3, e processo de polinização medido no sub-bosque da classe 2. A variável: percentual de floresta, se refere a área da paisagem com cobertura de floresta (classe 2) dividida pela área total da paisagem (Fahrig, 2013). As áreas abertas não manejado (classe 3) são áreas abertas abandonadas, sem uso antrópico aparente, com a presença de espécies ruderais, como gramíneas e Asteraceae em sua maioria, onde se observou o florescimento e visitação por polinizadores. Essas áreas em algumas das paisagens encontram se associadas a áreas também abandonadas, mas já em processo inicial de regeneração da floresta, tendo, portanto, além das espécies campestre, a presença de árvores esparsas. Em vista disso, quando presentes os usos: floresta em estado inicial de regeneração e pasto não manejado foram agrupadas para fins desse estudo.

5.4.3 Amostragem de Flores e Visitantes Florais

No interior de cada fragmento de floresta foi instalada uma parcela hexagonal de 30 m de raio, a localização da parcela foi escolhida de forma a manter um mínimo de 45 m de distanciamento entre a borda da parcela e a borda do fragmento. As áreas abertas não manejadas formam um contorno em torno dos fragmentos apresentando uma disposição mais alongada. Devido a essa disposição, a fim de abranger melhor área de ocorrência da vegetação característica, optamos por construir um transecto de até 100m em vez do hexágono como feito no sub-bosque.

Nas 20 paisagens estudadas, cada parcela na floresta e transecto na área aberta não manejada foi amostrada três vezes no período entre dezembro a março, sendo 15 paisagens amostradas entre 2015-2016 e as outras 5 paisagens entre 2016-2017. Em cada ano

amostrou-se todo o gradiente de variação do percentual de floresta, incluindo paisagens de baixa a alta cobertura florestal, a fim de evitar que diferenças entre os anos estabelecessem um fator de confusão. As amostragens foram feitas em dias quentes (com temperaturas média acima de 25°C), ensolarados e com pouco vento, no menor intervalo de tempo possível entre coletas da mesma campanha, de forma a diminuir a variação temporal.

As abelhas visitantes florais foram coletadas nas parcelas do interior da floresta e nas áreas abertas simultaneamente, com redes entomológicas, os indivíduos coletados, foram dispostos em câmara mortífera e, depois de mortos, acondicionadas individualmente em tubos Falcon identificados. A fim de padronizar o esforço amostral, inicialmente foram selecionadas até 5 plantas de cada espécie em flor. Cada indivíduo de planta marcado foi observado por 15 min, revezando-se entre todas as plantas em flor marcadas dentro do intervalo de tempo entre 7h e 14h. Foram capturados apenas os espécimes nos quais se observou um comportamento compatível com a função de polinizador, contatando os órgãos reprodutivos da planta. Para este estudo, separamos apenas as abelhas, devido a maior facilidade na identificação e sua relevância como principais polinizadores (Winfree et al. 2011).

5.4.4 Amostragem da polinização

Em 18 das 20 áreas estudadas, nas parcelas do interior da floresta, além da coleta de abelhas visitantes florais e das espécies de plantas visitadas, foram coletadas também as flores para avaliação da polinização. As espécies em flores no sub-bosque foram marcadas no início da manhã e as flores abertas coletadas ao final da tarde de forma a garantir um mínimo de 3h de exposição das flores aos visitantes florais. Esse tempo é considerado suficiente para a ocorrência da polinização e crescimento dos tubos polínicos para muitas espécies de plantas (Bjorkman, 1994; Bjorkman, 1995). A meta de coleta mínima consistia em cinco flores de cinco indivíduos de cada espécie, perfazendo 25 amostras para cada espécie por paisagem. As flores coletadas foram acondicionadas em álcool 70% e feitas lâminas para contagem do número de grãos de pólen aderidos ao estigma e de tubos germinados até o terço inferior do estilete em microscopia de epifluorescência (M 1959), *apud* Kearns, Inouye (1993). Foram também coletados botões florais para a contagem dos óvulos na espécie. Nas inflorescências das espécies de plantas das famílias Asteraceae e Rosaceae, em que o conjunto de flores muito pequenas é envolto por brácteas, analisamos 20 flores em cada inflorescência (unidade de atração de visitantes) e consideramos o valor

médio dos resultados como uma unidade amostral. Por conta da dificuldade de manipulação dos estiletos, retiramos as plantas da família *Piperaceae* das análises.

As plantas e insetos coletados foram identificados com o auxílio de especialistas, e dispostos no herbário e na coleção Camargo, ambos na Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo e no Museu de Zoologia da Universidade Federal da Bahia - MZUFBA. Para mais detalhes sobre os procedimentos de amostragem ver Soares et al 2021 (Figura 2).

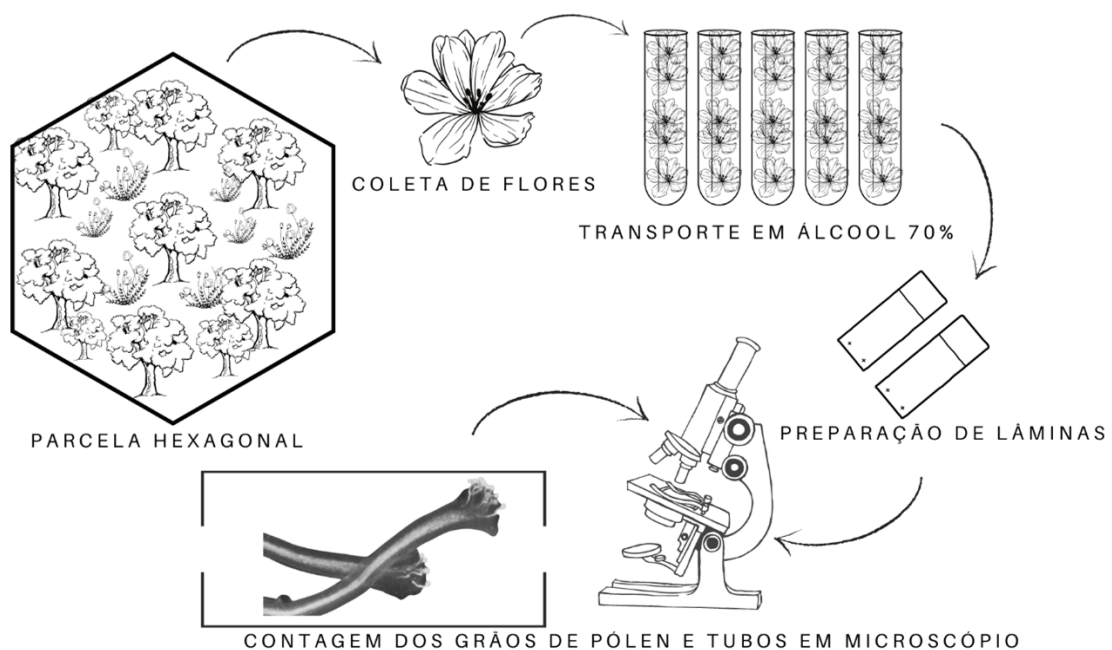


Figura 2: Desenho amostral indicando a sequência de passos da metodologia da coleta e análise das flores

Por meio da análise das lâminas em microscópio de epifluorescência contamos os grãos de pólen aderidos ao estigma e os tubos polínicos germinados até a base do estilete. Com o auxílio de uma lupa ou microscópio óptico, contamos o número de óvulos em cada espécie, gerando as seguintes variáveis:

- carga polínica:* razão entre o número de grãos de pólen aderidos aos estigmas e o número de óvulo de cada espécies (Alonso et al. 2013).

- b) *sucesso na polinização*: razão entre os tubos germinados até a base do estilete e o número de óvulos em cada espécie de forma similar à avaliação pré-zigótica da limitação polínica (Alonso et al. 2013).

Essas variáveis são associadas à limitação polínica (Alonso et al. 2012). A padronização pelo número de óvulos permitiu a comparação entre espécies. Tais medidas de polinização estão forte e positivamente relacionadas à expressão do sucesso reprodutivo das plantas em termos de frutos e sementes gerados (Aguilar et al. 2006). Os tubos polínicos são ainda uma ligação funcional entre a chegada do pólen e a produção de sementes, sendo uma importante medida pré-zigótica da limitação da polinização (Ashman et al. 2004). Esses apresentam-se também como uma alternativa mais simples, quando comparada a estudos que exigem acompanhamento das demais etapas do ciclo reprodutivo, como a formação de frutos e sementes (Alonso et al. 2012).

Em estudos de limitação polínica, por exemplo, experimentos que exigem acréscimo manual de pólen, podem ser impossíveis de serem aplicados ao nível de comunidades, devido à necessidade de conhecimento da biologia floral, dificuldade de manipulação de flores pequenas e ainda à maior vulnerabilidade a perdas por predação ou danos imprevisíveis (Alonso et al. 2012). Uma alternativa proposta para estudos de comunidades, é a proporção de tubos polínicos germinados até a base do estilete e o número de óvulos em cada flor, padronizada entre espécies (Alonso et al. 2012; Arceo-Gómez et al. 2016).

5.4.5 Análises dos dados

Para a análise da diversidade beta entre ambientes utilizamos a análise *pairwise* (Baselga 2010) que permite estimar o quanto cada par de ambiente difere na composição e riqueza, bem como a existência de espécies únicas em comparação a outro ambiente. Dessa forma tem-se um indicativo da contribuição das diferentes áreas para a biodiversidade regional assim como um indicativo de possível interação entre as assembleias que circulam entre os ambientes.

Os dados de espécies de plantas e abelhas visitantes florais foram organizados em matrizes com as espécies em colunas e as localidades em linhas. Para as abelhas, nós temos dados de abundância e para as plantas apenas dados de presença e ausência. Com base nessas tabelas foram calculadas as medidas de dissimilaridade de *Sorensen* (β SORr) através da função *beta.mult* para dados de presença e ausência (assembleia de

plantas e de abelhas) e *beta.mult.abund* para dados de abundância (comunidade de abelhas) ambas do Pacote *betapart*-(R;Baselga 2010). Utilizamos a comparação par a par (*Pairwise_βsor*) para comparar áreas abertas não manejadas e de sub-bosque em cada paisagem, nessa análise temos um valor de diversidade beta e seus componentes para cada paisagem. (Tabela 2 Apêndice). Utilizamos *Sorensen* (β SOR para comparar múltiplas áreas comparando pares de assembleias de diferentes fragmentos florestais e de diferentes áreas abertas não manejadas entre paisagens. Nessa análise múltipla, as matrizes com os valores de cada par geram um valor médio único de dissimilaridade na composição de espécies, para cada par de ambiente comparado.

Nessa análise a dissimilaridade de *Sorensen* (β SOR) resultante é particionada em seus componentes substituição de espécies β SIM (*turnover*) e β SNE (aninhamento). Dessa forma, β SOR = β SIM + β SNE. Cada índice varia de 0 a 1. Quanto mais próximo de 1 maior a dissimilaridade entre as assembleias. Os resultados indicam, portanto, a contribuição de cada um desses processos na diferença entre as assembleias analisadas (Baselga 2010).

Estudos têm indicado outras estratégias de partição da diversidade Beta ((Podani and Schmera 2011; Almeida-Neto et al. 2012). No entanto (Soininen et al. 2018) em um estudo de meta-análise que incluiu 99 artigos com uma diversidade de organismos e ecossistemas diferentes, observa que a abordagem proposta por Baselga (2010) é a mais adotada no particionamento da biodiversidade beta. Outro fator importante é que nessa abordagem a variável riqueza de espécies e o componente turnover são tratados de forma independente. (Baselga et al. 2015).

Em seguida fizemos duas análises dessa dissimilaridade na assembleia de plantas e polinizadores de sub-bosque de floresta e de área aberta não manejado adjacente, primeiramente avaliamos como a dissimilaridade influencia a polinização das espécies de sub-bosque de floresta e em seguida se essa dissimilaridade é influenciada pela proporção de floresta na paisagem. Para essas análises utilizamos Modelos Lineares Mistos Generalizados (GLMM) (Zuur et al. 2009). Foram modelados como variável explicativa (fatores fixos), os valores de dissimilaridade entre área aberta e floresta, e como variável resposta às medidas de polinização no sub-bosque (carga polínica e sucesso na polinização). Para isso formamos uma matriz com os valores das medidas de dissimilaridade (β SIM, β SNE, β SOR) em cada paisagem e as medias de polinização correspondente (Demonstração na Figura 1- Apêndice). Para inclusão nos modelos, dessas medidas de polinização, excluímos os zeros; consideramos apenas as flores que receberam grãos de

pólen e tubos germinados até a base do estilete, suficientes para a fecundação de todos os seus óvulos (razão tubo ou grão maior ou igual a 0,99). Consideramos a carga polínica e sucesso de polinização de cada flor aninhado dentro das plantas (indivíduos) e cada planta dentro de espécies como fatores aleatórios nos modelos. As espécies de plantas foram modeladas como fatores aleatórios porque não encontramos as mesmas espécies em todas as áreas, dessa forma a variação intrínseca do fato de determinada flor pertencer a determinada espécie é levada em consideração estatisticamente.

Em seguida para investigar se a proporção de floresta na paisagem influencia essa dissimilaridade utilizamos nos modelos os valores de proporção de floresta em cada paisagem como variável explicativa e a dissimilaridade como variável resposta. É importante esclarecer que, nessas análises considerando os valores de dissimilaridade foram incluídos apenas os resultados de dissimilaridade entre assembleias de abelhas visitantes florais, uma vez que para as espécies de plantas a dissimilaridade não foi total em apenas duas paisagens. Os melhores modelos foram selecionados com base nos menores valores de para o Critério de Informação de Aikaie (AIC) e o peso de evidência (w_i).

A autocorrelação espacial entre as paisagens, foi avaliada por meio do teste de Moran (Diniz-filho et al. 2003). Todas as análises foram realizados utilizando se o R (<https://www.r-project.org/>) pacotes lme4, gplots, bbmle(Tabela 3; Apêndice A1).

5.5 RESULTADOS

Quanto às abelhas visitantes florais, contabilizamos um total de 1358 indivíduos nas 20 paisagens, pertencentes a 183 espécies. Entre estas, 1212 indivíduos de 165 espécies nas áreas abertas não manejadas, e 146 indivíduos de 50 espécies no interior do fragmento, 32 espécies foram coletadas tanto no interior da floresta quanto áreas abertas (Tabela 1_ Apêndice A1; Figura3).

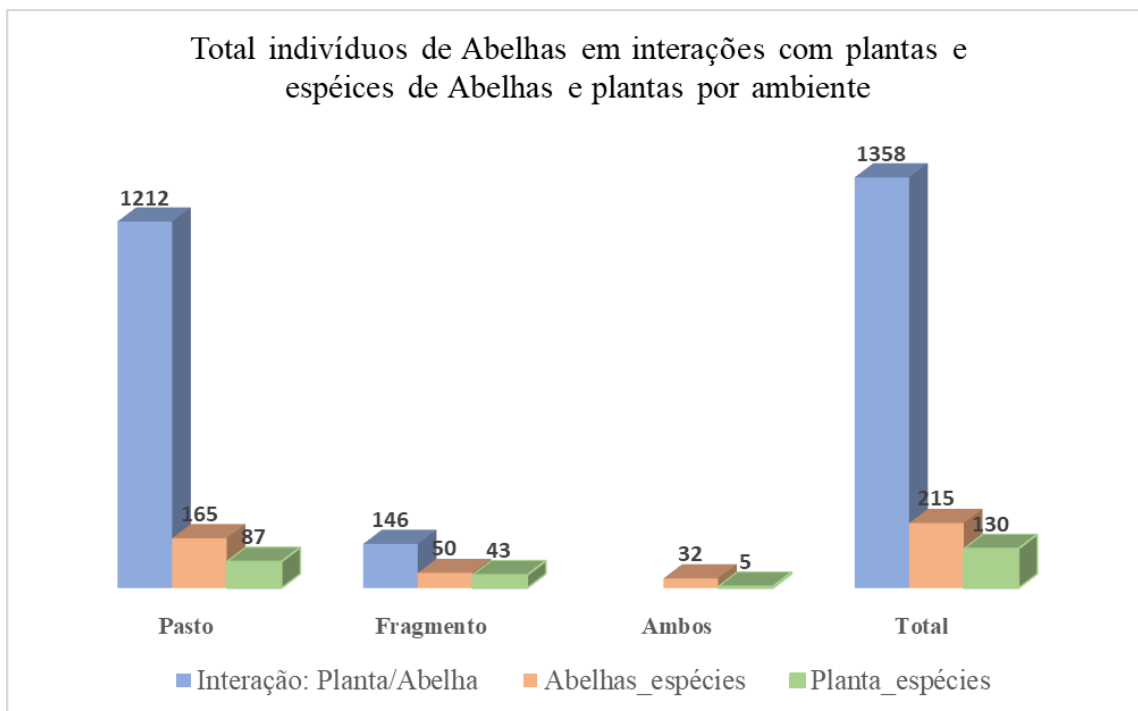


Figura 3: Total de indivíduos de abelhas em interações e espécies Abelhas e de plantas registradas na região de sub-bosque da Floresta, nas áreas abertas não manejadas e as espécies registradas nos dois ambientes.

Para as espécies de plantas, temos dois conjuntos de dados: o grupo de espécies das quais analisamos flores para a contagem de grãos de pólen e tubos polínicos (análise da polinização), e um outro grupo no qual se observou a interação (análise da diversidade). Para o conjunto de plantas consideradas nas análises de diversidade os números referentes a ocorrência nos ambientes área aberta não manejada e fragmento referem-se às interações observadas para cada indivíduo de abelha coletado. Dessa forma para cada polinizador coletado temos o registro da espécie de planta correspondente, caracterizando a interação, que fica, portanto, igual ao número de abelhas, 1212 interações na área aberta e 146 na área do fragmento. Na área aberta não manejada as plantas identificadas nas interações pertenciam a 87 espécies, enquanto no interior do fragmento a 43.

Quanto a ocorrência das espécies, no interior do fragmento a espécie mais frequente foi *Piper gaudichaudianum* que ocorreu em apenas 4 áreas. Entre as áreas de pasto o número de espécies de plantas variou de 2 a 19 com média de 8,8 espécies por área. As espécies com maior frequência entre as áreas foram *Stachytarpheta cayennensis* (7 áreas), *Paspalum notatum* (12 áreas) e *Sida rhombifolia* (13 áreas).

Quanto ao grupo de espécies no qual se fez a análise da polinização, temos 937 flores de 48 espécies, sendo que ao longo das três coletas o número de flores coletadas variou de 3 a 137 por paisagem. Entre estas identificamos ao menos um grão de pólen depositado no

estigma em 587 flores de 139 indivíduos pertencentes a 39 espécies e, ao menos um tubo polínico germinado até a base do estilete, em 451 flores de 102 indivíduos pertencentes a 30 espécies

Para as abelhas visitantes florais o número de espécies encontradas entre os fragmentos variou de 1 a 15 com média de 4 espécies por paisagem. As espécies mais frequentes nos fragmentos de floresta foram *Apis mellifera* e *Trigona braueri* ocorrendo em 6 áreas e *Ceratina* (*Ceratinula*) sp.1 em 5 áreas. Entre as áreas abertas não manejadas, o número de espécies de abelhas visitantes variou de 3 a 39 com média de 18,2 por área. As espécies mais frequentes nas áreas abertas foram *Apis mellifera* (18 áreas), *Trigona spinipes* (12 áreas) e *Paratrigona aff. subnuda* (9 áreas) (Tabela 1, Apêndice A1).

A análise da diferença na composição das espécies (diversidade beta) confirma essa baixa frequência de ocorrência de espécies em comum entre as áreas como um todo. Um dos resultados mais evidentes é a alta dissimilaridade na composição entre as assembleias tanto na escala local (entre ambientes da mesma paisagem), quanto regional (entre as diferentes paisagens) para todos os pares de ambientes comparados. Em ambientes de uma mesma paisagem (área aberta não manejada e floresta adjacente) ou entre fragmentos de paisagens diferentes (áreas de sub-bosque de floresta entre si ou áreas abertas não manejada entre si) encontramos o mesmo padrão de alta variação na composição de espécies tanto para plantas quanto para abelhas, com a diversidade beta (β_{sor}) variando entre 93% a 97%.

A menor diversidade beta ocorreu entre as assembleias de abelhas das áreas abertas das diferentes paisagens ($\beta_{SOR} = 0,93$), e o maior valor ocorreu entre as assembleias de plantas, com valores iguais para a análise entre áreas abertas e sub-bosque de uma mesma paisagem e entre os fragmentos centrais de cada paisagem com o β_{SOR} chegando a 97,6%. Temos, portanto, alta variação nos dois grupos de organismos estudados, tanto quando se considera áreas abertas e floresta de uma mesma paisagem em conjunto ou de forma separada.

A diversidade beta observada ocorre principalmente devido à turnover (β_{SIM}) responsável por grande proporção da dissimilaridade total de 91,3% a 98,8% (Tabela 1) e uma proporção muito menor corresponde ao aninhamento (β_{NE} entre 3,7% a 7,3%). Os resultados são similares tanto para a análise com dados de presença e ausência quanto para com dados de abundância.

Tabela 1: Análise da diversidade Beta de Plantas e Abelhas visitantes florais entre os ambientes: áreas de sub-bosque de floresta em diferentes paisagens; áreas abertas não manejadas em diferentes paisagens e áreas de sub-bosque de floresta e áreas abertas não manejadas adjacentes em cada paisagem. Nas colunas temos o resultado da diversidade beta total, seguida por seus componentes β SNE (aninhamento) e β SIM (turnover) para cada resultado temos o equivalente em percentuais.

PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DA ASSEMBLEIA DE ABELHAS VISITANTES FLORAIS					
Dados de presença e ausência					
Ambiente	β SOR	β NE	β NE (%)	β SIM	β SIM (%)
Entre sub-bosque de Floresta	0.959	0.04	3.725	0.923	96.275
Entre pasto não manejado	0.935	0.046	4.879	0.891	95.329
Entre sub-bosque e pasto não manejado	0.967	0.043	4.43	0.923	95.451
Dados de Abundância					
Ambiente	β SOR)	β NE	β NE (%)	β SIM	β SIM (%)
Entre sub-bosque de Floresta	0.958	0.038	3.944	0.921	96.056
Entre pasto não manejado	0.939	0.076	8.04	0.858	91.399
Entre sub-bosque e pasto não manejado	0.968	0.071	7.3	0.898	92.699

PARTIÇÃO DA DIVERSIDADE BETA DA ASSEMBLEIA PLANTAS					
Beta multi (dados de presença e ausência)					
Ambiente	β SOR	β NE	β NE (%)	β SIM	β SIM (%)
Entre sub-bosque de Floresta	0.956	0.03	3.163	0.925	96.837
Entre áreas abertas não manejadas	0.95	0.03	3.5	0.91	96.5
Entre sub-bosque e áreas abertas não manejadas	0.976	0.02	2.079	0.955	97.921

A análise da influência da diversidade beta na polinização das espécies de sub-bosque indicou que a dissimilaridade por aninhamento na composição de abelhas visitantes florais, mesmo em pequenas proporções, está relacionada com o aumento do sucesso de polinização e carga polínica entre as flores polinizadas (Tabela 2; Figura 4).

Tabela 2: Comparação entre os principais modelos testados para o efeito da diversidade beta de Abelhas e seus componentes. Variáveis explicativas: diversidade Beta (β SOR); β SIM (diversidade por turnover) e β SNE (diversidade por aninhamento) e as variáveis respostas: **sucesso na polinização**, razão entre os tubos germinados até a base do estilete e o número de óvulos de cada espécie e carga de pólen (quantidade de pólen depositado dividido pelo número de óvulos em cada espécie). Os modelos com menores valores de AIC (Δ AIC ≤ 2) e maior peso de evidência (wi) referentes as variáveis testadas estão destacados em cinza.

ABELHAS			
Modelo__sucesso de polinização (n=451)	dAICc	df	weight
nulo	0	5	0.61
β SOR	0.9	6	0.39
β SIM	0	6	0.56
nulo	0.5	5	0.44
β SNE	0	6	0.81
nulo	2.9	5	0.19
Modelo__carga de pólen (n=587)	dAICc	df	weight
nulo	0	5	0.65
β SOR	1.3	6	0.35
β SIM	0	6	0.57
nulo	0.6	5	0.43
β SNE	0	6	0.79
nulo	2	5	0.21

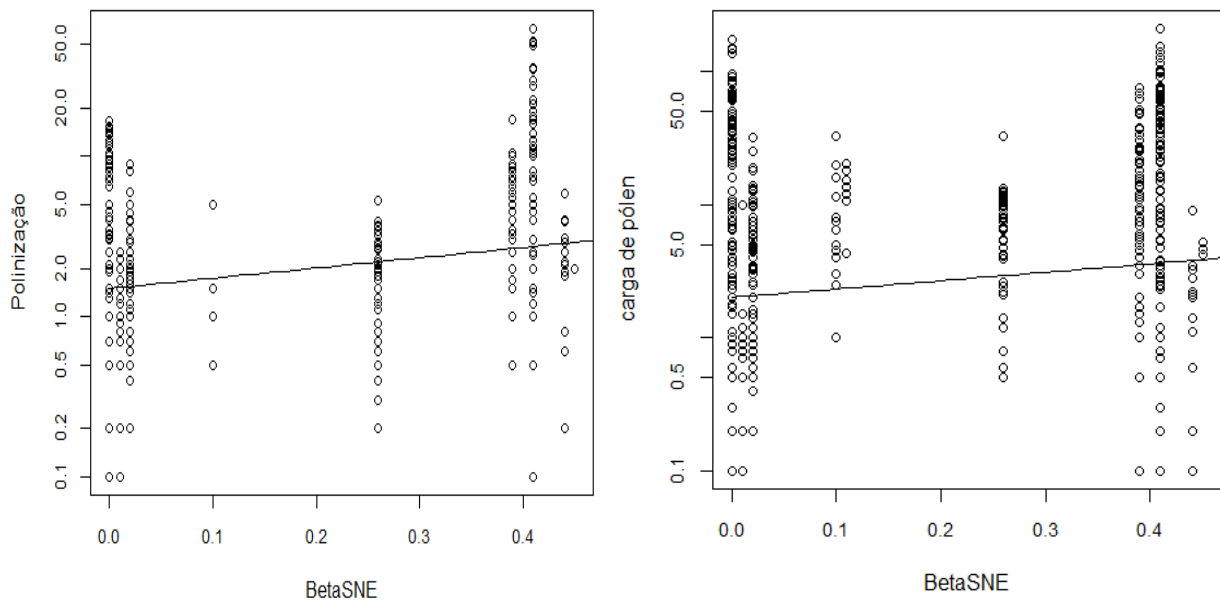


Figura 4: Relação entre a dissimilaridade por aninhamento da assembleia de abelhas visitantes florais nas variáveis: sucesso na polinização e carga de pólen. Cada ponto nos gráficos representa os valores das respectivas variáveis em cada flor.

Quando nos perguntamos se a proporção de floresta na paisagem influencia essa diversidade beta na composição das assembleias de abelhas de sub-bosque e do pasto não manejado adjacente, os modelos indicam não haver relação. Ou seja, a composição de espécies de plantas e abelhas tiveram alta diversidade beta entre o fragmento e pasto não manejado adjacente, independente da proporção de floresta existente na paisagem. Mesmo em locais com menor proporção de floresta, não houve menor diversidade beta como esperávamos (Tabela 3).

Tabela 3: Comparação entre os principais modelos testados para o efeito da paisagem representado pela variável %Floresta (proporção de floresta na paisagem) e as variáveis respostas: diversidade Beta β SOR) e seus componentes: β SIM (diversidade por turnover) e β SOR (diversidade por aninhamento). Os modelos com menores valores de AIC (Δ AIC ≤ 2) e maior peso de evidência (wi) referentes as variáveis testadas estão destacados em cinza

Modelo	nº de obs	20	dAICc	df	weight
nulo	0.0	2	0.8		
β SOR~ %Floresta	2.8	3	0.2		
nulo	0.0	2	0.62		
β SIM~ %Floresta	1.0	3	0.38		
β SNE~ %Floresta	0.0	3	0.52		
nulo	0.2	2	0.42		

5. 6. DISCUSSÃO

Um dos achados mais evidentes em nossa análise é a grande diferença na composição das assembleias de plantas e visitantes florais (diversidade beta entre 93% a 97% no conjunto de ambientes estudados). Esse resultado se mantém tanto na escala regional quanto local, ou seja, para a diversidade entre as 20 paisagens estudadas, e quando comparamos em cada paisagem as áreas de floresta e áreas abertas abandonadas adjacentes.

Sobre a diversidade Beta, Socolar e colaboradores (2016) sugerem que impactos antrópicos, quando em estágios iniciais, podem levar a um aumento da diversidade beta entre assembleias devido a perda de espécies ou ocupação local por espécies invasoras, entre outros. Porém, com a persistência do impacto, as espécies mais sensíveis tendem a se extinguir localmente, enquanto um subconjunto de espécies mais resistentes ou que se beneficiam das mudanças no ambiente conseguem se manter. Este processo resultaria na diminuição da diversidade beta, devido ao processo de homogeneização nas assembleias. Com base nessas considerações temos um indicativo de que tanto o aumento quanto a diminuição da diversidade beta podem ser consequência de distúrbios ambientais, de forma que o valor em si não pode ser dissociado do histórico de distúrbio em cada região de estudo nem das características naturais de cada ambiente.

Os ambientes de Floresta Atlântica são considerados “*hotspots*” de biodiversidade (Myers et al. 2000), o que pode explicar, em parte, a alta diversidade beta encontrada. Nesse sentido, a Floresta Atlântica tem sido descrita por vários estudos como um contínuo de substituição de espécies entre locais, em função de alta heterogeneidade ambiental (Bergamin et al. 2017; Mariano et al. 2020). O mesmo padrão de substituição de espécies também foi verificado por (Oliveira-Filho and Fontes 2000) a partir de registros de 2532 espécies de árvores, incluindo as regiões deste estudo. Esse contínuo de substituição de espécies concorda com os altos valores de diversidade beta encontrados nesta análise.

Em áreas de Floresta Atlântica do Estado de São Paulo foi relatada a predominância de espécies com baixa constância e de distribuição restrita (Scudeller et al. 2001). Constatou-se também o alto número de espécies raras (Caiafa and Martins 2010) e alta taxa de endemismo. Além de uma grande diversidade intrínseca, trata-se de um ambiente que tem sofrido intensa pressão antrópica ao longo dos anos (Tabarelli et al. 1999). As paisagens desse estudo, por exemplo, são compostas por fragmentos de mata secundária (SIFESP, São Paulo, 2009), e em sua maioria com menos de 5ha, condição que pode afetar espécies mais sensíveis (Weiner et al. 2014).

Esse conjunto de fatores associados nos leva a inferir que um dos cenários possíveis é o de que a perda de áreas de floresta pode ter levado ao aumento do isolamento e extinção local de algumas espécies, favorecendo a diferenciação na composição das assembleias de plantas e abelhas entre as regiões. Trata-se de uma condição de aumento da diversidade beta em resposta a um impacto antrópico devido ao desaparecimento de espécies de alguns locais ou ganho de espécies novas devido às alterações nas condições do ambiente (Socolar et al. 2015). Dessa forma, o histórico de distúrbios antrópicos pode ter alterado as condições de solo, clima e disponibilidade de recursos como alimento e locais de nidificação limitando as espécies mantidas em cada área (Dormann et al. 2007). Um indicativo desse contexto, a ser estudado, seria uma análise da composição das espécies nas paisagens com maior quantidade de florestas nativa e se houve diminuição ou perda conforme perda ou ganho de floresta.

É importante considerar que as áreas estudadas estão em diferentes estágios de regeneração e passaram por diferentes históricos de uso do solo, que compõem filtros ambientais específicos para cada área.

Nossa análise da partição da diversidade beta nos mostra ainda que essa alta diversidade encontrada ocorre principalmente por *turnover*, que se manteve alto ao longo de todo o gradiente de cobertura florestal estudado, e entre toda a combinação de áreas

comparadas: fragmentos de floresta entre si, áreas abertas não manejadas entre si, e ainda entre floresta e pasto de cada paisagem.

Esse resultado vai contra nossa expectativa inicial de que a perda de habitat levaria a homogeneização das comunidades (Fharig 2013, Valtonen et al. 2017). Considerando a relação espécie área da teoria da Biogeografia de ilhas por exemplo, nas áreas com menor quantidade de cobertura florestal esperaríamos maior diversidade e riqueza de espécies, no entanto para essa região, Nery et al. (2018) encontrou diminuição da diversidade e riqueza de abelhas com o aumento da cobertura florestal. Temos ainda a ideia de filtros ambientais das espécies com nichos amplos ou estreitos (Valtonen et al. 2017) segundo a qual o aumento do impacto antrópico levaria a extinção de algumas espécies, prevalecendo outras mais resilientes ou que se beneficiam das alterações de habitat. Tudo isso nos levou a supor que a diminuição da cobertura vegetal levasse a um padrão de assembleias mais aninhadas com maior compartilhamento de espécies nas paisagens mais alteradas.

No entanto, as áreas estudadas não atendem a essa expectativa, assim como vários outros estudos que analisaram a partição da diversidade beta em áreas de Floresta Atlântica para vários grupos, nas diversas escalas estudadas, tanto local quanto regional. Carneiro, 2016 e colaboradores estudaram a partição da diversidade beta entre comunidades de árvores do dossel e do sub-bosque em fragmentos de uma paisagem com apenas 9% de cobertura vegetal. Para a comunidade de árvores do dossel, os autores constataram que 92% da diversidade beta encontrada entre os fragmentos é gerada por turnover. De forma similar, o turnover foi responsável por 95% da diversidade beta entre parcelas de um mesmo fragmento. Em trabalho com assembleias de aranhas (Raub et al. 2015) comparando as assembleias existentes em áreas com diferentes estágios de vegetação também encontrou que a diversidade beta é fortemente baseada em turnover, mesmo se tratando de áreas de floresta relativamente bem preservadas. (Bergamin et al. 2017) avaliou os padrões de diversidade beta em três tipos de floresta: Floresta Atlântica, Floresta com Araucária e Floresta Estacional e sua representatividade na rede de Unidades de Conservação do sul do Brasil. O turnover foi também predominante, e responsável por aproximadamente 86% da diversidade beta encontrada em todos os três tipos de florestas.

Padrão semelhante foi encontrado também em comunidades de floresta temperada. (Yu et al. 2021) e colaboradores, concluíram que o *turnover* é um dos principais geradores dos padrões de diversidade beta na comunidade de plantas em um gradiente de latitude. Por fim o turnover foi o componente da diversidade beta encontrado por Soininen et al. 2017 em

uma meta-análise com 99 estudos incluindo vários grupos de organismos e ecossistemas diferentes. Nossos resultados, portanto, fortalecem o que parece ser uma tendência de distribuição das espécies, especialmente em ecossistemas florestais como a Mata Atlântica.

Além dos fatores já mencionados para explicar a alta diversidade beta em geral, o fato de ser principalmente por *turnover* indica alto nível de heterogeneidade na composição de espécies entre as assembleias nas paisagens estudadas. Portanto, mesmo os fragmentos em paisagens com menor cobertura florestal, e ainda áreas abertas não manejadas, contribuem para a manutenção de espécies que podem não se repetir em outras paisagens. Fica evidente, portanto, a necessidade de conservação das áreas de florestas e incentivo a usos antrópicos que forneçam algum tipo de recurso alimentar para polinizadores na conservação do *pool* regional de espécies.

Nesta perspectiva e considerando a demanda de uso econômico da região e a existência de cultivos que necessitam da ação de polinizadores, podemos inferir que as ações de conservação devem considerar que todos os fragmentos de floresta são importantes e que a ampliação dessas áreas deve ser incentivada ao máximo dentro das possibilidades existentes. Nessas paisagens, o percentual de floresta em associação com às áreas abertas abandonadas adjacentes, podem contribuir com a diversidade de polinizadores e com a promoção dos serviços de polinização (Garibaldi et al. 2016; Saturni et al. 2016; Nery et al. 2018; Soares et al. 2022).

Outro indicativo de nossa análise é que a dissimilaridade por aninhamento entre áreas de floresta e área aberta não manejada adjacente favorece a polinização das espécies de sub-bosque de floresta. O que significa que um percentual das espécies de abelhas presentes na área de menor riqueza, que nesse caso é o sub-bosque da floresta, é um subconjunto da assembleia presente aberta não manejada.

Esse compartilhamento pode ser um indicativo de que a disponibilidade de recursos para polinizadores no ambiente adjacente às áreas de floresta pode favorecer o fluxo de espécies capazes de circular entre esses dois ambientes e aumentar a disponibilidade de algumas espécies no sub-bosque da floresta (Hagen and Kraemer 2010). Nessa perspectiva Hagen and Kraemer (2010) sugerem que terras agrícolas ricas em espécies de cultivo e estruturalmente diversas tem efeito positivo sobre a floresta atuando como resgate de polinizadores, sugestão baseada nas altas taxas de rotatividade de abelhas encontradas, entre o ambiente de cultivo adjacente e o ambiente de floresta e no florescimento em massa nos cultivos que disponibiliza abundância de recurso alimentar na ocasião das floradas. Dessa

forma as áreas abertas não manejada quando associadas às áreas de florestas adjacentes, podem contribuir com a polinização no sub-bosque por favorecer a manutenção dessas espécies, podendo funcionar como áreas de habitats complementar para algumas espécies com nichos mais amplos (Fahrig et al. 2011; Nery et al. 2018).

Mesmo de forma indireta o simples registro de ocorrência de espécies nas áreas abertas não manejadas pode indicar que algumas espécies são capazes de circular entre os dois ambientes. Algumas espécies consideradas típicas do interior da floresta também foram coletadas na área aberta nessa região. Além disso, espécies mais comumente encontradas em áreas abertas também se mostraram presentes nos ambientes mais conservados. Ou seja, parece haver uma interação entre os ambientes de floresta e área aberta adjacente no fornecimento de recursos que favorecem diferentes espécies.

O ambiente florestal, caracteriza-se como uma fonte permanente, de abrigo, locais de nidificação como madeira morta, cavidades, e ainda recursos alimentar como arbustos e árvores em flor (Kammerer et al. 2016b) favorecendo também espécies que circulam em áreas abertas (Taki et al. 2007). Temos, portanto, uma via de mão dupla na qual a alta disponibilidade de recursos em áreas abertas adjacentes ao ambiente florestal pode contribuir com o aumento da visitação no interior da floresta (Hagen and Kraemer 2010) enquanto a proximidade da floresta contribui com a riqueza e abundância de abelhas em cultivos, refletindo em aumento da polinização dos mesmos (González-Chaves et al. 2020). Essa ideia se baseia na constatação de que apesar da diversidade beta alta, as espécies mais abundantes na área aberta, também foram abundantes nas áreas de sub bosque de floresta nesse estudo.

É necessário ressaltar que nem sempre esse deslocamento de espécies entre ambientes florestais e áreas abertas antropizadas é tido como benéfico para ambos. González-Varo and Vilà 2017 evidencia o *spillover* de abelhas manejadas para o interior da floresta após o período de floração em massa dos cultivos e demonstra uma preocupação com a invasão do ambiente florestal por esse tipo de abelha não nativa, e a possibilidade de competição com as espécies de abelhas selvagens. No entanto, em nosso estudo apesar da *Apis mellífera* (espécies manejadas comercialmente) ser a espécie mais abundante considerando a totalidade de espécies, não identificamos sua dominância em determinada paisagem quando comparada às demais espécies. Essa espécie teve uma abundância relativa de cerca de 11% no interior dos fragmentos, percentual menor que outras espécies nativas

como *Trigona braueri* com ocorrência de (13,6%), que tem seu registro de ocorrência tanto no interior de fragmentos, como em áreas abertas.

Quanto a influência das características da paisagem, em nosso estudo temos como indicativo de perturbação ambiental a proporção de cobertura florestal na paisagem, tida com uma medida que também representa os efeitos de diminuição do tamanho e da conectividade entre os fragmentos (Fahrig 2013). Em áreas de Floresta Atlântica, tem se registrado maior proporção de espécies de plantas ruderais nos fragmentos menores e mais perturbados (Tabarelli et al. 1999). É conhecido também que a fragmentação de habitat favorece o efeito de borda que tem como uma das consequências o ingresso de espécies de áreas abertas para o interior da floresta (Tabarelli et al. 1999). Com base nessas constatações esperávamos que em paisagens mais antropizadas houvesse maior homogeneização das espécies (Valtonen et al. 2017) favorecendo o compartilhamento de espécies contribuindo assim para um padrão aninhado das assembleias. Nossos modelos, no entanto, indicaram que a proporção de floresta na paisagem não influencia a dissimilaridade de polinizadores entre áreas de floresta e área aberta adjacente, o que sugere que mesmo os fragmentos em paisagens com baixos níveis de cobertura florestal as áreas antrópicas abandonadas próximas a esses ambientes florestais contribuem substancialmente para a *pool* regional de espécies.

Neste cenário considerando a distribuição da composição de espécies nas paisagens estudadas demonstrada pela análise da partição da diversidade beta, temos evidência de que há um alto nível de dissimilaridade entre todos os ambientes e que, portanto, cada um tem uma assembleia de espécies característica que contribui com a diversidade regional. Dessa forma temos que, assim como os fragmentos florestais independentes de seu tamanho e grau de isolamento, contém espécies que não são encontradas em outras paisagens mesmo que próximas. Adicionalmente, mesmo os ambientes antropizados, desde que ofereçam recursos, podem sustentar certa diversidade característica desse ambiente, quando se permite o estabelecimento de vegetação que forneça recursos para polinizadores.

5.6.1 Conclusões

Todos os ambientes têm composição de espécies diferentes, principalmente devido à alta rotatividade independente do percentual de floresta nas paisagens. Isso pode ocorrer por aumento do isolamento como consequência do histórico de degradação associado a uma característica natural da Floresta Atlântica como *hot spot* de biodiversidade. O compartilhamento de espécies entre área de floresta e área aberta não manejada, favorece o

processo de polinização no sub-bosque, fazendo dessas regiões mais antropizadas, áreas de habitats complementar quando associadas às áreas de floresta. A proporção de floresta na paisagem não influencia essas diferenças. O que nos indica que os ambientes florestais independente de seu tamanho ou nível de isolamento e as áreas mais antropizadas quando providas de recursos para polinizadores e deixadas para regeneração natural, contribuem com a manutenção do pool regional de espécies favorecendo a biodiversidade. Dessa forma, ações de conservação devem considerar essa alta heterogeneidade na composição de espécies entre os ambientes e priorizar a conservação do maior número possível de áreas de vegetação natural, bem como a promoção de usos antrópicos amigáveis a ela associados.

5.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Aizen MA, Feinsinger P (1994) Habitat Fragmentation, Native Insect Pollinators, and Feral Honey Bees in Argentine “Chaco Serrano.” *Ecol Appl* 4:378–392. <https://doi.org/10.2307/1941941>
- Almeida-Neto M, Frensel DMB, Ulrich W (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Glob Ecol Biogeogr* 21:772–777. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x>
- Alonso C, Herrera CM, Ashman T-L (2012) A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytol* 193:532–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03932.x>
- Alonso C, Navarro-Fernández CM, Arceo-Gómez G, et al (2013) Among-species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Ann Bot* 112:1461–1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mct213>
- Arceo-Gómez G, Alonso C, Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V (2016) Patterns and sources of variation in pollen deposition and pollen tube formation in flowers of the endemic monoecious shrub *Cnidoscolus souzae* (Euphorbiaceae). *Plant Biol* 18:594–600. <https://doi.org/10.1111/plb.12445>

- Ashman T-L, Knight TM, Steets JA, et al (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408–2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
- Banks-Leite C, Pardini R, Tambosi LR, et al (2014) Using ecological thresholds to evaluate the costs and benefits of set-asides in a biodiversity hotspot. *Science* 345:1041–1045. <https://doi.org/10.1126/science.1255768>
- Baselga A (2010) Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Glob Ecol Biogeogr* 19:134–143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>
- Baselga A, Bonthoux S, Balent G (2015) Temporal Beta Diversity of Bird Assemblages in Agricultural Landscapes: Land Cover Change vs. Stochastic Processes. *PLOS ONE* 10:e0127913. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0127913>
- Bergamin RS, Bastazini VAG, Vélez-Martin E, et al (2017) Linking beta diversity patterns to protected areas: lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodivers Conserv* 26:1557–1568. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1315-y>
- Boscolo D, Tokumoto PM, Ferreira PA, et al (2017) Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspect Ecol Conserv* 15:18–24. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.002>
- Caiafa AN, Martins FR (2010) Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodivers Conserv* 19:2597–2618. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9861-6>
- Chatterjee A, Chatterjee S, Smith B, et al (2020) Predicted thresholds for natural vegetation cover to safeguard pollinator services in agricultural landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 290:106785. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106785>
- Dormann CF, Schweiger O, Augenstein I, et al (2007) Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob Ecol Biogeogr* 16:774–787. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00344.x>
- Dunning JB, Danielson BJ, Pulliam HR (1992) Ecological Processes That Affect Populations in Complex Landscapes. *Oikos* 65:169–175. <https://doi.org/10.2307/3544901>

- Eilers EJ, Kremen C, Greenleaf SS, et al (2011) Contribution of Pollinator-Mediated Crops to Nutrients in the Human Food Supply. *PLOS ONE* 6:e21363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021363>
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>
- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Ferreira PA, Boscolo D, Carvalheiro LG, et al (2015) Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landsc Ecol* 30:2067–2078. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0231-3>
- Franceschinelli EV, Elias MAS, Bergamini LL, et al (2017) Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *J Insect Conserv* 21:715–726. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0015-y>
- Gabriel D, Roschewitz I, Tschardt T, Thies C (2006) Beta Diversity at Different Spatial Scales: Plant Communities in Organic and Conventional Agriculture. *Ecol Appl* 16:2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Gallai N, Salles J-M, Settele J, Vaissière BE (2009) Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecol Econ* 68:810–821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissière BE, et al (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351:388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339:1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- González-Chaves A, Jaffé R, Metzger JP, de M. P. Kleinert A (2020) Forest proximity rather than local forest cover affects bee diversity and coffee pollination services. *Landsc Ecol* 35:1841–1855. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01061-1>

- González-Varo JP, Vilà M (2017) Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biol Conserv* 212:376–382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.018>
- Hadley AS, Frey SJK, Robinson WD, et al (2014) Tropical forest fragmentation limits pollination of a keystone understory herb. *Ecology* 95:2202–2212. <https://doi.org/10.1890/13-0929.1>
- Hagen M, Kraemer M (2010) Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biol Conserv* 143:1654–1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>
- Jules ES, Shahani P (2003) A broader ecological context to habitat fragmentation: Why matrix habitat is more important than we thought. *J Veg Sci* 14:459–464. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2003.tb02172.x>
- Kammerer MA, Biddinger DJ, Rajotte EG, Mortensen DA (2016) Local Plant Diversity Across Multiple Habitats Supports a Diverse Wild Bee Community in Pennsylvania Apple Orchards. *Environ Entomol* 45:32–38. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv147>
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>
- Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Lienert J (2004) Habitat fragmentation effects on fitness of plant populations – a review. *J Nat Conserv* 12:53–72. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2003.07.002>
- Lindgren J, Lindborg R, Cousins SAO (2018) Local conditions in small habitats and surrounding landscape are important for pollination services, biological pest control and seed predation. *Agric Ecosyst Environ* 251:107–113. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.025>

- Lopes LE, Buzato S (2007) Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). *Oecologia* 154:305–314. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0830->
- M MF (1959) Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol* 34:436–437
- Mariano RF, Rezende VL, Mendes CN, et al (2020) Phylogenetic beta diversity in an upper montane Atlantic Forest along an altitudinal gradient. *Plant Ecol* 221:671–682. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01041-0>
- Moreira EF, Boscolo D, Viana BF (2015) Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE* 10:e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naeem S (2002) Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss: The Evolution of a Paradigm. *Ecology* 83:1537–1552. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1537:ECOBLT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1537:ECOBLT]2.0.CO;2)
- Nery LS, Takata JT, Camargo BB de, et al (2018) Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology* 65:686–695. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3472>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate¹. *Biotropica* 32:793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120:1625–1638. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>

- Raub F, Höfer H, Scheuermann L, et al (2015) Conserving landscape structure – conclusions from partitioning of spider diversity in southern Atlantic forests of Brazil. *Stud Neotropical Fauna Environ* 50:158–174. <https://doi.org/10.1080/01650521.2015.1071959>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Saturni FT, Jaffé R, Metzger JP (2016) Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agric Ecosyst Environ* 235:1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.008>
- Soares RGS, Ferreira PA, Boscolo D, et al (2022) Forest cover and non-forest landscape heterogeneity modulate pollination of tropical understory plants. *Landsc Ecol* 37:393–409. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01356-x>
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol Evol* 31:67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soininen J, Heino J, Wang J (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 27:96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660>
- Tabarelli M, Mantovani W, Peres CA (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biol Conserv* 91:119–127. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00085-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00085-3)
- Taki H, Kevan PG, Ascher JS (2007) Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landsc Ecol* 22:1575–1587. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9153-z>
- Valtonen A, Hirka A, Szócs L, et al (2017) Long-term species loss and homogenization of moth communities in Central Europe. *J Anim Ecol* 86:730–738. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12687>
- Weiner CN, Werner M, Linsenmair KE, Blüthgen N (2014) Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology* 95:466–474. <https://doi.org/10.1890/13-0436.1>

- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>
- Williams NM, Winfree R (2013) Local habitat characteristics but not landscape urbanization drive pollinator visitation and native plant pollination in forest remnants. *Biol Conserv* 160:10–18. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2012.12.035>
- Winfree R, Bartomeus I, Cariveau D (2011) Native pollinators in anthropogenic habitats. Annual review of ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 42:1–2222. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145042>
- Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecol Lett* 10:1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>
- Yu C, Fan C, Zhang C, et al (2021) Decomposing Spatial β -Diversity in the temperate forests of Northeastern China. *Ecol Evol* 11:11362–11372. <https://doi.org/10.1002/ece3.7926>
- Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, et al (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66:1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>
- Zuur A, Ieno E N, Walker N, Saveliev AA, Smith G.M. Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer 579 p. 2009

5.8 APÊNDICE- A1

Tabela 1: lista de espécies de PLANTAS e ABELHAS visitantes florais por ambiente, consideradas nas análises de diversidade beta. Em negrito as espécies de plantas registradas nos dois ambientes.

PLANTAS			ABELHAS		
Espécies de Plantas	Qte_área aberta	Qte_Fragme nto	Abelhas	Qte_área aberta	Qte_Fragmento
<i>Agave sp.1</i>	78		<i>Melipona anthidioides</i>		
<i>Ageratum conyzoides</i>	2		<i>Ananthidium sp.1</i>	1	
<i>Alternanthera brasiliana</i>	2		<i>Anthidium aff. hallinani</i>	1	
<i>Amaranthus retroflexus</i>	1		<i>Anthrenoides sp.2</i>	1	
<i>Anemia sp.</i>		1	<i>Augochlorella sp.2</i>	1	
<i>Arecaceae sp</i>		2	<i>Augochlorella sp.5</i>	1	
<i>Asclepias curassavica</i>	4		<i>Augochlorella sp.6</i>	1	
<i>Asparagaceae sp</i>	7		<i>Augochloropsis sp.12</i>	1	
<i>Asteraceae sp</i>	11		<i>Augochloropsis sp.5</i>	1	
<i>Baccharis anomala</i>		1	<i>Augochloropsis sp.9</i>	1	
<i>Baccharis dracunculifolia</i>	24		<i>Brachynomada sp.</i>	1	
<i>Bidens pilosa</i>	37		<i>Centris nitens</i>	1	
<i>Borreria sp.1</i>	58		<i>Ceratina (Ceratinula) sp.?</i>	1	
<i>Borreria sp.2</i>	27		<i>Ceratina (Ceratinula) sp.3</i>	1	
<i>Borreria/Mitracarpus sp.1</i>	1		<i>Ceratina (Ceratinula) sp.6</i>	1	
<i>Chaptalia sp.1</i>	1		<i>Ceratina (Crewella) sp.2</i>	1	
<i>Chromolaena sp.</i>		3	<i>Chilicola sp.1</i>	1	
<i>Chrysolena cognata</i>	2		<i>Colletes sp.1</i>	1	
<i>Cirsium vulgare</i>	21		<i>Dialictus opacus</i>	1	

<i>Commelina erecta</i>	10	<i>Dialictus sp.3</i>	1
<i>Croton lundianus</i>	41	<i>Eulonchopria sp.1</i>	1
<i>Ctenanthe compressa</i>	2	<i>Exomalopsis sp.1</i>	1
<i>Cuphea racemosa</i>	18	<i>Exomalopsis sp.2</i>	1
<i>Desmodium adscendens</i>	11	<i>Larocanthidium sp.1</i>	1
<i>Desmodium affine</i>	1	<i>Megachile (Chrysosaurus)</i>	
<i>Desmodium affine</i>	5	<i>sp.1</i>	1
<i>Desmodium incanum</i>	6	<i>Megachile</i>	
<i>Desmodium uncinatum</i>	3	<i>(Holcomegachile) sp.1</i>	1
<i>Dichorisandra pubescens</i>	2	<i>Megachile (Moureapis)</i>	
<i>Dichorisandra thyrsoflora</i>	1	<i>sp.4</i>	1
<i>Elephantopus mollis</i>	80	<i>Megachile</i>	
<i>Emilia fosbergii</i>	3	<i>(Pseudocentron) sp.4</i>	1
<i>Emilia sonchifolia</i>	4	<i>Megachile sp.1</i>	1
<i>Erechtites valerianifolius</i>	3	<i>Megachile sp.2</i>	1
<i>Galinsoga sp.1</i>	2	<i>Megachile sp.3</i>	1
<i>Hebanthe sp.1</i>	1	<i>Melissoptila sp.1</i>	1
<i>Hibiscus rosa-sinensis</i>	4	<i>Melissoptila sp.3</i>	1
<i>Hydrangea macrophylla</i>	6	<i>Neocorynura sp.5</i>	1
<i>Hypoxis decumbens</i>	7	<i>Osiris sp.3</i>	1
<i>Hyptis radicans</i>	13	<i>Paratetrapedia sp.10</i>	1
<i>Impatiens walleriana</i>	2	<i>Paratetrapedia sp.12</i>	1
		<i>Paratetrapedia sp.16</i>	1
		<i>Paratetrapedia sp.2</i>	1
		<i>Paratetrapedia sp.7</i>	1
		<i>Paratetrapedia sp.8</i>	1

<i>Impatiens walleriana</i>	4	<i>Paratetrapedia sp.9</i>	1
<i>Ipomoea cairica</i>	25	<i>Plebeia aff. droryana</i>	1
<i>Ipomoea sp.1</i>	0	<i>Pseudaugochlora sp.1</i>	1
<i>Ipomoea sp.1</i>	2	<i>Ptiloglossa sp.1</i>	1
<i>Justicia sp.3</i>	14	<i>Rhinocorynura sp.4</i>	1
<i>Lantana camara</i>	1	<i>Rhopitulus sp.3</i>	1
<i>Lantana sp.1</i>	2	<i>Rhopitulus sp.4</i>	1
<i>Leandra melastomoides</i>	3	<i>Scaptotrigona tubiba</i>	1
<i>Leandra variabilis</i>	1	<i>Tetraglossura sp1</i>	1
<i>Lepidaploa cotoneaster</i>	8	<i>Tetrapedia diversipes</i>	1
<i>Lilium sp.</i>	4	<i>Tetrapedia sp.1</i>	1
<i>Ludwigia elegans</i>	5	<i>Tetrapedia sp.1.1</i>	1
<i>Ludwigia sericea</i>	12	<i>Tetrapedia sp.5</i>	1
<i>Macroptilium atropurpureum</i>	6	<i>Thalestria sp.1</i>	1
<i>Manettia cf. gracilis</i>	21	<i>Thectochlora alaris</i>	1
<i>Marsypianthes chamaedrys</i>	10	<i>Thygater palliventris</i>	1
<i>Mesosphaerum suaveolens</i>	2	<i>Trigona aff. fuscipennis</i>	1
<i>Miconia valtheri</i>	1	<i>Augochloropsis sp.10</i>	2
<i>Mimosa pudica</i>	1	<i>Bombus pauloensis</i>	2
<i>Mimosa ramosissima</i>	4	<i>Ceratina (Crewella) sp.1.1</i>	2
<i>Moquiniastrum polymorphum</i>	9	<i>Ceratina (Crewella) sp.5</i>	2
<i>Musa sp.</i>	18	<i>Dialictus sp.5</i>	2
<i>Myrtaceae sp.1</i>	1	<i>Dialictus sp.6</i>	2

<i>Neomarica caerulea</i>	1	<i>Dicranthidium aff.</i>	
<i>Olyra glaberrima</i>	1	<i>arenarium</i>	2
<i>Orthopappus angustifolius</i>	10	<i>Epicharis flava</i>	2
<i>Oxalis latifolia</i>	2	<i>Megachile (Chrysosaurus)</i>	
<i>Oxalis sp.</i>	2	<i>sp.2</i>	2
<i>Palicourea forsteronioides</i>	6	<i>Megachile (Leptorahis)</i>	
<i>Palicourea marcgravii</i>	5	<i>sp.1</i>	2
<i>Paspalum mandiocanum</i>	1	<i>Megachile</i>	
<i>Paspalum notatum</i>	180	<i>(Pseudocentron) sp.1</i>	2
<i>Pavonia communis</i>	23	<i>Megachile</i>	
<i>Pavonia communis</i>	2	<i>(Pseudocentron) sp.3</i>	2
<i>Peixotoa parviflora</i>	7	<i>Nannotrigona</i>	
<i>Peperomia sp.</i>	2	<i>testaceicornis</i>	2
<i>Piper aduncum</i>	1	<i>Paratetrapedia sp.15</i>	2
<i>Piper amalago</i>	4	<i>Partamona helleri</i>	2
<i>Piper gaudichaudianum</i>	8	<i>Pseudaugochlora sp.3</i>	2
<i>Piper richardiifolium</i>	14	<i>Rhinocorynura sp.1</i>	2
<i>Polygalaceae sp.1</i>	4	<i>Tetrapedia sp.2</i>	2
<i>Polygalaceae sp.3</i>	10	<i>Tetrapedia sp.4</i>	2
<i>Pombalia atropurpurea</i>	4	<i>Thalestria spinosa</i>	2
<i>Portulacaceae sp.1</i>	1	<i>Thygater analis</i>	2
		<i>Xylocopa suspecta</i>	2
		<i>Arhysoceble sp.1</i>	3
		<i>Augochlora sp.2</i>	3
		<i>Augochloropsis sp.14</i>	3
		<i>Augochloropsis sp.2</i>	3
		<i>Ceratina (Crewella) sp.3</i>	3

<i>Praxelis diffusa</i>	1		<i>Epanthidium tigrinum</i>	3
<i>Prestonia sp.1</i>	7		<i>Leurotrigona muelleri</i>	3
<i>Psychotria aff. hoffmannseggiana</i>	1		<i>Megachile (Acentron) sp.2</i>	3
<i>Psychotria sp.</i>	1		<i>Megachile (Moureapis) sp.3</i>	3
<i>Psychotria sp.1</i>	1		<i>Melissodes (Ecplectica) nigroaenea</i>	3
<i>Psychotria sp.3</i>	1		<i>Melissodes sp.1</i>	3
<i>Psychotria sp.4</i>	2	2	<i>Nomiocolletes sp.1</i>	3
<i>Psychotria sp.6</i>	7		<i>Oxaea flavescens</i>	3
<i>Psychotria sp.7</i>	14		<i>Paratetrapedia sp.17</i>	3
<i>Psychotria suterella</i>	3		<i>Paratetrapedia sp.6</i>	3
<i>Rubiaceae</i>	14		<i>Psaenythia quinquefasciata</i>	3
<i>Rubiaceae sp</i>	4		<i>Rhinocorynura sp.3</i>	3
<i>Rubus rosifolius</i>	17		<i>Schwarziana quadripunctata</i>	3
<i>Rubus rosifolius</i>	4		<i>Tetraglossula sp.1</i>	3
<i>Salvia splendens</i>	3		<i>Tetrapedia sp.2.1</i>	3
<i>Sarante eichleri</i>	2		<i>Xylocopa sp.2</i>	3
<i>Scleria distans</i>	6		<i>Augochlora sp.1</i>	4
<i>Senecio madagascariensis</i>	5		<i>Augochlora sp.15</i>	4
<i>Sida glaziovii</i>	7		<i>Augochloropsis sp.11</i>	4
<i>Sida planicaulis</i>	9		<i>Augochloropsis sp.16</i>	4
<i>Sida rhombifolia</i>	55		<i>Bombus morio</i>	4
<i>Sida tuberculata</i>	4		<i>Eufriesea sp.1</i>	4

<i>Solanum americanum</i>	3	<i>Friesella schrottkyi</i>	4
<i>Solanum cf.</i>		<i>Megachile (Moureapis)</i>	
<i>palinacanthum</i>	10	<i>sp.2</i>	4
<i>Solanum grandiflorum</i>	2	<i>Paratetrapedia sp.1</i>	4
<i>Solanum</i>			
<i>granulosoleprosum</i>	8	<i>Augochlora sp.11</i>	5
<i>Solidago chilensis</i>	2	<i>Augochlora sp.4</i>	5
<i>Sonchus oleraceus</i>	2	<i>Augochlora sp.6</i>	5
<i>Sphagneticola trilobata</i>	103	<i>Augochlorella sp.4</i>	5
<i>Stachytarpheta</i>			
<i>cayennensis</i>	15	<i>Augochloropsis sp.3</i>	5
<i>Stachytarpheta sp.1</i>	16	<i>Exomalopsis auropilosa</i>	5
		<i>Megachile (Moureapis)</i>	
<i>Stylosanthes guianensis</i>	1	<i>sp.1</i>	5
<i>Stylosanthes viscosa</i>	18	<i>Melissoptila sp.2</i>	5
<i>Tibouchina cerastifolia</i>	16	<i>Parapsaenythia serripes</i>	5
<i>Tibouchina fothergillae</i>	2	<i>Tetragona clavipes</i>	5
<i>Tibouchina pulchra</i>	5	<i>Augochlora sp.12</i>	6
<i>Tradescantia zebrina</i>	1	<i>Melitoma segmentaria</i>	6
<i>Tragia volubilis</i>	2	<i>Plebeia sp.1</i>	6
<i>Trichogoniopsis</i>			
<i>adenantha</i>	1	<i>Tetragonisca angustula</i>	7
		<i>Megachile</i>	
<i>Tripogandra diuretica</i>	2	<i>(Dactylomegachile) sp.1</i>	8
<i>Turnera sp.1</i>	3	<i>Augochloropsis sp.13</i>	9
<i>Vernonanthura polyanthes</i>	21	<i>Ptilothrix plumata</i>	10
<i>Vernonanthura sp.1</i>	1	<i>Anthrenoides sp.1</i>	11

<i>Vernonanthura</i>					
<i>subverticillata</i>	1				
<i>Wilbrandia verticillata</i>		3			
			<i>Augochlora sp.14</i>	11	
			<i>Exomalopsis analis</i>	11	
			<i>Hypanthidium divaricatum</i>	13	
			<i>Rhopitulus sp.1</i>	20	
			<i>Geotrigona subterranea</i>	22	
			<i>Trigona hyalinata</i>	76	
			<i>Augochlora sp.5</i>	1	
			<i>Cephalotrigona capitata</i>	1	
			<i>Euglossa sp.1</i>	1	
			<i>Hylaeus sp.1</i>	1	
			<i>Megachile (Leptorachina)</i>		
			<i>sp.1</i>	1	
			<i>Melipona anthidioides</i>	1	
			<i>Neocorynura sp.3</i>	1	
			<i>Neocorynura sp.4</i>	1	
			<i>Osiris sp.1</i>	1	
			<i>Paratetrapedia sp.4</i>	1	
			<i>Plebeia aff droryana</i>	1	
			<i>Plebeia remota</i>	1	
			<i>Psaenythia sp.2</i>	1	
			<i>Rhopitulus sp.2</i>	1	
			<i>Arhysoceble sp.2</i>	1	1
			<i>Augochlora sp.16</i>	1	1
			<i>Eufriesea violacea</i>	1	1
			<i>Melipona marginata</i>	1	1

<i>Tapinotaspoides sp.1</i>	1	1
<i>Augochlorella sp.1</i>	2	1
<i>Augochloropsis sp.1</i>	2	1
<i>Megachile (Acentron) sp.1</i>	2	1
<i>Augochlora sp.10</i>	3	1
<i>Paratetrapedia sp.3</i>	3	1
<i>Xylocopa sp.1</i>	3	1
<i>Paratetrapedia sp.18</i>	4	1
<i>Augochlora sp.13</i>	5	1
<i>Paratetrapedia sp.5</i>	6	1
<i>Augochlora sp.7</i>	10	1
<i>Paratrigona aff. subnuda</i>	48	1
<i>Trigona spinipes</i>	83	1
<i>Augochloropsis sp.15</i>		2
<i>Neocorynura aff. dilutipes</i>		2
<i>Augochlora sp.8</i>	1	2
<i>Plebeia saiqui</i>	3	2
<i>Ceratina (Ceratinula) sp.4</i>	4	2
<i>Tetragona sp.1</i>	7	2
<i>Dialictus sp.1</i>	12	2
<i>Neocorynura sp.1</i>	40	2
<i>Ceratina (Ceratinula) sp.5</i>	1	3
<i>Augochlorella sp.3</i>	6	4
<i>Ceratina (Crewella) sp.1</i>	17	4
<i>Augochloropsis cupreola</i>		5

	<i>Ceratina (Ceratinula) sp.2</i>		5
	<i>Plebeia phrynostoma</i>	3	5
	<i>Plebeia droryana</i>	8	7
	<i>Ceratina (Ceratinula) sp.1</i>	31	14
	<i>Bombus brasiliensis</i>	6	15
	<i>Apis mellifera</i>	358	17
	<i>Trigona braueri</i>	73	20

Tabela 2: valores de proporção de floresta, diversidade beta (β SOR) e seus componentes turnover (β SIM) e aninhamento (β SNE) seus de assembleia de **ABELHAS** entre sub-bosque de floresta e pasto não manejado em cada paisagem de estudo.

Ponto	FLO1	βSOR	βSIM	βSNE
2p16	12.36	0.91	0.8	0.11
9p28	17.32	1	1	0
1p9	21.435	0.93	0.67	0.26
2p2	24.77	0.85	0.83	0.01
1p26	26.12	1	1	0
1p10	29.761	0.8	0.78	0.02
4p3	33.382	0.89	0.5	0.39
3p16	35.17	0.72	0.71	0.01
3p3	38.07	0.77	0.33	0.44
2p28	41.28	1	1	0
1p25	41.37	1	1	0
1p35	47.53	1	1	0
4p4	50.246	1	1	0
2p8	54.81	1	1	0
2p48	58.63	0.81	0.67	0.14
2p7	60.52	1	1	0
3p69	61.45	0.79	0	0.79
1p16	62.98	0.9	0.8	0.1
4p48	65.85	0.95	0.5	0.45
1p8	96.505	0.91	0.5	0.41

Tabela 3: valores de proporção de floresta, diversidade beta (β SOR) e seus componentes turnover (β SIM) e aninhamento (β SNE) de assembleia de **PLANTAS** entre sub-bosque de floresta e pasto não manejado em cada paisagem de estudo.

Paisage m	FLO1	βSIM	βSNE	βSOR
2p16	12.36	1	0	1
9p28	17.32	1	0	1
1p9	21.43	1	0	1
2p2	24.76	1	0	1
1p26	26.12	1	0	1
1p10	29.76	0.8	0.02	0.81
4p3	33.38	0.75	0.13	0.88
3p16	35.17	1	0	1
3p3	38.06	1	0	1
2p28	41.28	1	0	1
1p25	41.37	1	0	1
1p35	47.53	1	0	1
4p4	50.24	1	0	1
2p8	54.81	1	0	1
2p48	58.63	1	0	1
2p7	60.52	1	0	1
3p69	61.45	1	0	1
1p16	62.98	1	0	1
4p48	65.85	1	0	1
1p8	96.50	1	0	1

ver ao	Paisag em	FLO1	HET1	BetaSIM	BetaSNE	BetaSOR	Planta	Família	Genero	Esp	Amt	Polen	T_INF	T_SUP	Ovul	PO_OV	tub_ov	Car_Flor	Qt_flor
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	2	44	0	0	2	22	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	3	0	0	0	2	0	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	4	25	0	0	2	12.5	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	5	1	0	0	2	0.5	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	6	72	0	0	2	36	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	6	2	0	0	2	1	0	Longistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	1	22	3	3	2	11	1.5	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	2	14	4	5	2	7	2	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	3	9	0	0	2	4.5	0	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	4	3	0	0	2	1.5	0	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	5	68	8	9	2	34	4	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	6	21	3	6	2	10.5	1.5	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	7	9	0	0	2	4.5	0	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	8	2	0	0	2	1	0	Brevistilo	9
1	7	60.3452409	1.095	1.00	0.00	1.00	GA2.2P7	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	9	16	1	1	2	8	0.5	Brevistilo	9
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	2	11	0	0	2	5.5	0	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	3	17	8	NA	2	8.5	4	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	4	43	11	13	2	21.5	5.5	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	5	68	0	0	2	34	0	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	6	30	0	4	2	15	0	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.20P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	7	19	0	0	2	9.5	0	longistilo	7
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.21P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	1	92	11	18	2	46	5.5	longistilo	5
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.21P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	2	13	0	0	2	6.5	0	longistilo	5
1	8	96.5050333	0.184	0.50	0.41	0.91	BA1.21P8	Rubiaceae	Psychotria	Psychotria-suterella	3	89	15	NA	2	44.5	7.5	longistilo	5

Figura 1: Demonstração da estrutura da tabela utilizadas nos Modelos Mistos para análise da influência da dissimilaridade na polinização

6. CAPÍTULO II

COMO A HETEROGENEIDADE DE USOS DA TERRA NA PAISAGEM AFETA A POLINIZAÇÃO NO SUB-BOSQUE DA FLORESTA?

6.1. RESUMO

O aumento da diversidade de ambientes contribui com a manutenção da biodiversidade e funções ecossistêmicas por ampliar os tipos de habitats para diferentes grupos de organismos. Em relação ao processo de polinização discutimos se o efeito da heterogeneidade de usos pode ocorrer porque cada um dos ambientes oferece recursos complementares ou, porque paisagens mais heterogêneas têm maior probabilidade de abrigar usos mais favoráveis para os polinizadores. Para isso, em áreas de Mata Atlântica, Estado de São Paulo, selecionamos 28 paisagens de 1km de raio em um gradiente de cobertura florestal. A partir da definição das classes de usos, calculamos as métricas: cobertura de cada classe de uso do solo e heterogeneidade de uso e ocupação pelo índice de Shannon Weiner. Construímos, no interior de cada fragmento parcelas hexagonais onde coletamos flores para as medidas de polinização: carga polínica (número de grãos de pólen no estigma) e sucesso da polinização (número de tubos polínicos germinados até a base do estilete), dividimos cada valor pelo número de óvulos na espécie para fins de comparação entres espécies. Encontramos maior polinização em paisagens com baixa proporção de floresta e alta proporção de área aberta não manejada, e menor polinização em paisagens com alta proporção de floresta e baixa proporção de áreas abertas. O menor valor de polinização é predito nas paisagens com pouca proporção de florestas e de áreas abertas. Discutimos que o aumento das taxas de polinização no sub-bosque em paisagens com baixa proporção de floresta e alta proporção de áreas abertas, pode se referir ao fato de que esse tipo de ambiente tem sido relacionado ao aumento da riqueza, diversidade e abundância de polinizadores na paisagem como um todo. Condição apoiada pelo observado nas áreas abertas das paisagens desse estudo, que apresentaram maior diversidade e abundância de recursos florais e de abelhas na área aberta adjacente, quando comparadas ao sub-bosque. Esse resultado pode estar relacionado ainda à abundância de algumas espécies capazes de circular pelos dois ambientes. A menor polinização nas paisagens com alta quantidade de floresta e baixa heterogeneidade de usos não-florestais está relacionada à diminuição da diversidade e abundância de abelhas com o aumento da proporção de floresta na paisagem, resultado compatível com o encontrado para polinização no presente estudo. Concluimos que a maior heterogeneidade de usos é positiva porque aumenta a chance de ocorrência de alguns usos mais favoráveis que outros, que a floresta parece contribuir com maior diversidade de polinizadores na paisagem como um todo por ser área de habitat que fornece recursos e condições não presentes em áreas abertas, enquanto as áreas abertas não manejadas, ricas em recursos florais mais atraentes para visitantes florais em algumas épocas do ano, oferecem recursos complementares.

Palavras chaves: Polinização, Paisagem, Heterogeneidade, Mata Atlântica e Áreas abertas.

6.2. ABSTRACT

The increase in the diversity of environments contributes to the maintenance of biodiversity and ecosystem functions by expanding the types of habitats for different groups of organisms. Regarding the pollination process, we discuss whether the effect of heterogeneity of uses may occur because each of the environments offers complementary resources or because more heterogeneous landscapes are more likely to harbor more favorable uses for pollinators. For this, in areas of Atlantic Forest, State of São Paulo, we selected 28 landscapes of 1km radius in a gradient of forest cover. From the definition of classes of uses, we calculated the metrics: coverage of each class of land use and heterogeneity of use and occupation by the Shannon Weiner index. We built, inside each fragment, hexagonal plots where we collected flowers for pollination measurements: pollen load (number of pollen grains on the stigma) and pollination success (number of pollen tubes germinated to the base of the style), we divided each value by number of ovules in the species for the purposes of comparison between species. We found higher pollination in landscapes with a low proportion of forest and a high proportion of unmanaged open area, and lower pollination in landscapes with a high proportion of forest and a low proportion of open areas, with the lowest pollination value being predicted in landscapes with a low proportion of forests. and open areas. We argue that the increase in pollination rates in the understory in landscapes with a low proportion of forest and a high proportion of open areas, may refer to the fact that this type of environment has been related to increased richness, diversity, and abundance of pollinators in the landscape. Condition supported by what was observed in the open areas of the landscapes of this study, which presented greater diversity and abundance of floral resources and bees in the adjacent open area, when compared to the understory. This result may also be related to the abundance of some species capable of circulating in both environments. The lower pollination in landscapes with a high amount of forest and low heterogeneity of non-forest uses is related to the decrease in diversity and abundance of bees with the increase in the proportion of forest in the landscape, a result compatible with what was found for pollination in the present study. We conclude that the greater heterogeneity of uses is positive because it increases the chance of occurrence of some uses that are more favorable than others, that the forest seems to contribute with greater diversity of pollinators in the landscape as a whole because it is a habitat area that provides resources and conditions not present in open areas, while unmanaged open areas, rich in floral resources more attractive to floral visitors at certain times of the year, offer complementary resources.

Keywords: Pollination, Landscape, Heterogeneity, Atlantic Forest and Open areas

6.3. INTRODUÇÃO

É consenso que a manutenção da biodiversidade em uma paisagem é condição para o bom funcionamento do ecossistema (Cardinale et al. 2012) e ainda que o aumento da diversidade de ambientes contribui com a manutenção da biodiversidade por ampliar os tipos de habitats para diferentes grupos de organismos (Fahrig 2013). No entanto, quando se considera um grupo de organismo mais diretamente associado a uma função específica como, por exemplo, insetos polinizadores e processo de polinização, é importante discutir se o aumento da diversidade de ambientes pode se refletir diretamente no aumento da função ecossistêmica ou se esse efeito depende da qualidade de cada ambiente e sua influência na conservação do grupo de espécies considerado. Informações dessa natureza podem embasar por exemplo: a gestão de paisagens agrícolas onde fica mais evidente o paradoxo entre a urgência de conservação de áreas naturais para a manutenção de funções essenciais como a polinização (Winfrey et al. 2007) e a necessidade de uso antrópico dessas mesmas áreas para ampliação dos cultivos como é o caso de paisagens agrícolas em áreas de floresta tropical.

A manutenção do serviço de polinização nessas paisagens depende da existência de áreas de floresta que mantêm recursos essenciais para muitas espécies de polinizadores selvagens que contribuem com o aumento da qualidade e produtividade de cultivos fundamentais para nossa segurança alimentar (Garibaldi et al. 2013; Lindgren et al. 2018). No entanto, a produção agrícola é um dos usos antrópicos que mais implicam na perda de habitats naturais (Williams et al. 2020), daí a importância de uma gestão da paisagem que considere a interação entre áreas de uso antrópico e naturais, incluindo a importância de cada uma e sua relação com a conservação da biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas.

O serviço ecossistêmico de polinização é um processo primário de conservação da vida como um todo, visto que grande parte das angiospermas dependem da interação com animais para a reprodução e manutenção da diversidade genética, essencial na conservação das espécies (Ollerton et al. 2011). E essa conservação das espécies quando em contexto de ambiente de florestas fornecem habitats de qualidade que mantêm condições de temperatura, umidade e recurso para vários grupos de organismos, entre eles insetos polinizadores (Klein et al. 2008)

Neste sentido, ao se pensar ações de conservação das áreas naturais, é necessário considerar a interação com os usos antrópicos. Esta interação tem sido estudada em pesquisas que focam na interação entre áreas de floresta e a heterogeneidade de usos dos solos na

paisagem na conservação de polinizadores e processo de polinização. Segundo esses estudos, o aumento da heterogeneidade da paisagem, quando associada a uma quantidade de áreas naturais suficientes, contribui com o aumento da complexidade de redes de polinizadores (Moreira et al. 2015), da diversidade e riquezas de abelhas (Nery et al. 2018) e da polinização no sub-bosque de floresta (Soares et al. 2022).

Considerando paisagens agrícolas, o aumento da heterogeneidade de usos da paisagem quando associada a áreas naturais contribui com o aumento da diversidade de polinizadores nas áreas de cultivo (Rundlöf et al. 2008; Hopfenmüller et al. 2014; Martínez-Núñez et al. 2022). Ainda considerando a heterogeneidade em associação com as áreas naturais conclui que, essa condição, mantém alta riqueza de espécies de abelhas que garantem a polinização tanto nos cultivos quanto nas áreas naturais. Essa é também a conclusão de (Brockerhoff et al. 2017) em seu estudo que discute a importância da biodiversidade florestal, funcionamento do ecossistema e provisão de serviços ecossistêmicos.

De forma complementar, temos vários estudos que demonstram a importância de usos do solo que fornecem recursos para os polinizadores desde que associados a áreas de habitats naturais. (Lindgren et al. 2018) evidencia que pequenos habitats de pastagens não agrícolas com árvores e arbustos dispersos se conectados a habitats naturais, tem efeito positivo na polinização e aumento da produção em uma paisagem. Em estudo anterior incluindo 25 das paisagens desse estudo, (De Lima et al. 2020) encontrou alta diversidade de plantas em flor que fornecem recurso para polinizador nessas paisagens. Em outro estudo complementar, também realizado nas mesmas áreas que amostramos neste estudo, (Nery et al. 2018) analisou espécies de abelhas visitantes florais e encontrou associação com a heterogeneidade de usos do solo no aumento da riqueza e diversidade de abelhas no interior do sub-bosque. Temos ainda estudos como o de (Williams and Winfree 2013) que indicam que áreas como jardins e parques urbanos contribuem com a diversidade de polinizadores e processo de polinização. (Nakamura and Kudo 2019) acrescentam ainda que espaços verdes urbanos podem complementar sazonalmente os recursos florais fornecidos pela vegetação natural.

Partindo sempre da associação com áreas naturais, temos, portanto, estudos que indicam a importância de usos antrópicos que fornecem recursos para polinizadores, tanto quanto estudos que demonstram a importância da diversidade de usos considerando como variável a heterogeneidade de uso do solo. Tais resultados nos levam ao questionamento dos mecanismos de atuação dessa heterogeneidade de usos.

Neste sentido fazendo um paralelo com à discussão desenvolvida por ((Naeem 2002), no debate sobre a biodiversidade e funcionamento dos ecossistemas (BEFP _ Biodiversity , onde se discute se as espécies são únicas ou redundantes em suas contribuições para a função ecossistêmica confrontamos dois questionamentos sobre efeito da heterogeneidade da paisagem na polinização: primeiramente nos perguntamos se o efeito positivo da heterogeneidade se dar por conta de um efeito similar a redundância funcional, onde o acréscimo de usos aumentaria a disponibilidade de nichos chegando a um nível de redundância a partir do qual o acréscimo de tipos de usos não contribuiria mais com o funcionamento dos ecossistemas. Nessa condição os usos teriam um efeito complementar entre si de forma a ampliar a ocorrência de nichos para uma maior diversidade de espécies. Outra condição seria um efeito somatório, de forma que cada uso acrescentado se refletiria na diversidade de nichos estabelecendo dessa forma uma relação direta entre a diversidade de usos e o aumento da função ecossistêmica da polinização. Por fim, temos ainda a alternativa de um efeito idiosincrático, onde a influência de cada uso dependeria de sua qualidade como área habitat para as espécies de polinizador e processo de polinização. Dessa forma, a presença de determinado uso de alta influência se sobreporia aos demais, e neste caso, o efeito positivo observado da heterogeneidade de usos na paisagem como um todo seria alavancado pela presença de alguns usos mais importantes.

Neste sentido, este estudo se debruça sobre a seguinte questão: o efeito da heterogeneidade de usos do solo em processos ecológicos na paisagem, se dá por incluir maior diversidade de usos complementares ou por aumentar as chances de inclusão de usos favoráveis?

Com base na literatura, nossa expectativa é, que o efeito positivo da heterogeneidade da paisagem ocorra devido ao um efeito complementar entre diferentes ambientes que forneçam diferentes recursos e condições para polinizadores. Estudos tem demonstrado, por exemplo, que em paisagens com proporção suficiente de ambientes naturais que sustentam certa biodiversidade o aumento da heterogeneidade de usos do solo contribuiria com a polinização das espécies de sub bosque, devido a fatores como: aumento do número de habitats e micro hábitat para diferentes tipos de polinizadores (Holzschuh et al. 2008); podem funcionar como área de habitat complementar por fornecer recurso alimentar para muitas espécies, incluindo espécies de floresta que forrageiam em área aberta (Winfree et al. 2007; Jachula et al. 2022).

Em resumo, o aumento da disponibilidade de recurso alimentar e da oferta de diferentes tipos de ambientes que atendam às necessidades de maior amplitude de espécies de

polinizadores de forma complementar as condições oferecidas pelos ambientes naturais estão entre as causas mais citadas na literatura para explicar o efeito positivo da heterogeneidade da paisagem na riqueza, abundância e diversidade de polinizadores (Hopfenmüller et al. 2014; Nery et al. 2018; Jachuła et al. 2022). Em continuidade, o efeito positivo da heterogeneidade na comunidade de polinizadores é ainda a causa citada em estudos que mediram o serviço ecossistêmico da polinização (Soares et al. 2022).

6.4. MÉTODOS

6.4.1. Área de Estudo

A coleta de dados do presente estudo foi conduzida em áreas de Floresta Atlântica abrangendo municípios situados predominantemente na região conhecida como Corredor Cantareira-Mantiqueira no nordeste do Estado de São Paulo, Brasil (-46.628920, -22.951271 Noroeste-NW. -46.256015, -23.315585 Sudeste -SE) (Figura 1).

O clima da região, segundo a classificação climática de Köppen, é subtropical úmido (cwa), com o período chuvoso e quente ocorrendo entre os meses de outubro a março. As temperaturas médias anuais variam de 13,76°C a 26,13°C. A pluviosidade média anual é de 1465,6mm (Cepagri, 2017). O relevo apresenta-se montanhoso com grande variação de altitude de 634 a 1016m (SMA, 2017). Os fragmentos florestais estudados são de vegetação secundária de floresta ombrófila densa, a maioria em estágio intermediário de regeneração (SIFESP, São Paulo, 2009).

A Mata Atlântica é considerada um dos *hotspots* de biodiversidade com alto nível de endemismo (Morellato and Haddad 2000). A região deste estudo é também uma importante área de abastecimento de água. Abriga o complexo Cantareira, considerado um dos maiores sistemas de produção de água do mundo, que atende a 8,8 milhões de pessoas (Whately and Cunha, 2007). Em vista de sua importância ambiental e econômica, a região tem sido alvo de várias políticas de conservação sendo protegida pela criação de diversas Unidades de Conservação e demais políticas protetivas, que visam conciliar, mitigar e/ ou restaurar a cobertura vegetal original (Data-Geo, 2017). Essa condição torna ainda mais imperativo que sejam estudadas alternativas de gestão das paisagens que considerem a complexidade dessas relações entre a urgência de preservação e a também urgente demanda de uso antrópico.

6.4.2. Seleção das paisagens

Em ambiente de Sistema de Informações Geográficas (SIG) selecionamos 28 fragmentos de floresta de onde, a partir de um ponto central, se delimitou paisagens circulares de 1km de raio. A seleção das paisagens considerou a formação de um gradiente de cobertura florestal entre 12,36 a 96,5% e de heterogeneidade de usos e ocupações (índice de diversidade de Shannon-Wiener) de 0,415 a 1,810.

Foram selecionados fragmentos com maior similaridade quanto a estrutura da vegetação e a localizados em uma distância mínima de 1km um do outro, a fim de garantir um espaçamento suficiente para a independência entre as áreas considerando as variáveis explicativas estudadas. Em cada um dos 28 fragmentos, foi instalado um hexágono de 30m de lado disposto a uma distância mínima de 45m das bordas do fragmento (Figura 1).

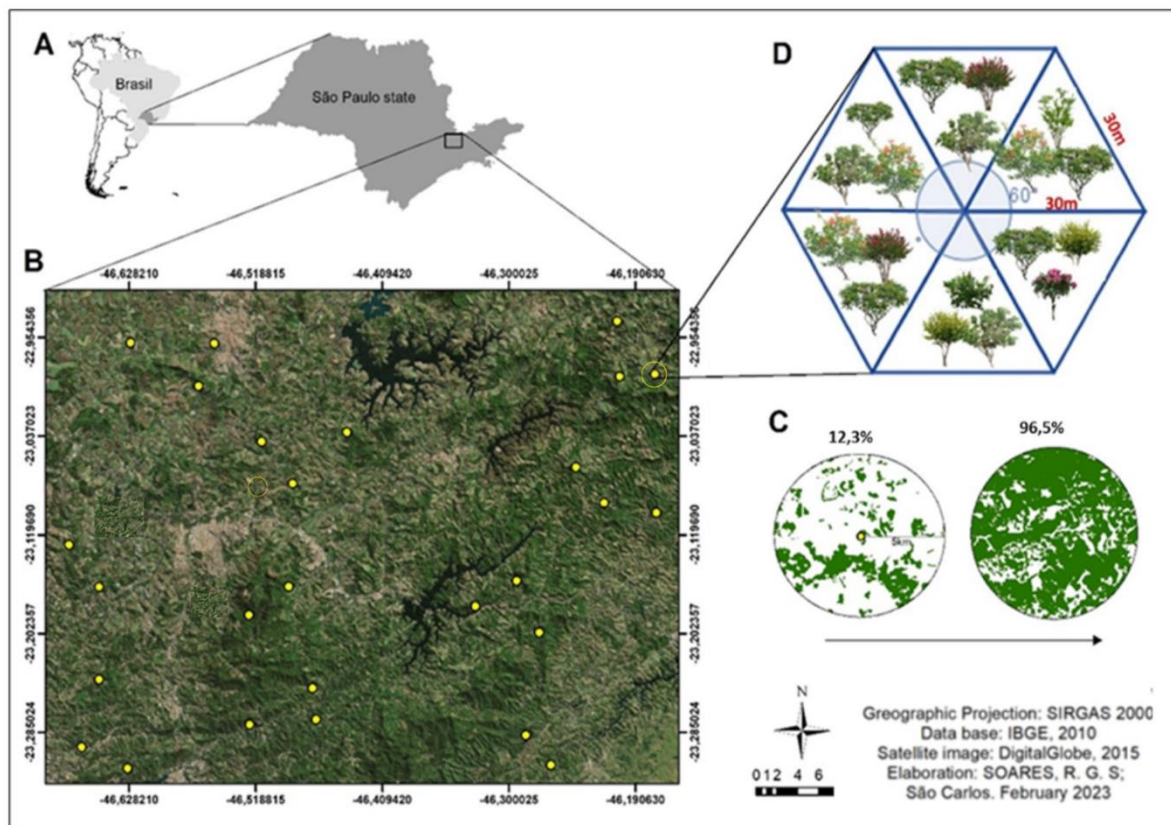


Figura 1: Localização das paisagens com 1 km de raio. A) América do Sul; B) Paisagens dispostas na área de estudo no Estado de São Paulo; C) Detalhe de duas paisagens indicando o gradiente de percentual de floresta estudado; e D) detalhe da área da parcela hexagonal com 30m de lado

6.4.3. Métricas da paisagem

Para o cálculo das métricas foram definidas classes de usos e ocupações do solo, e as manchas de cada tipo foram delimitadas e classificadas em toda a área de estudo por meio de digitalização em tela a partir da interpretação de imagens de Satélites, com resolução espacial de até 1m, disponíveis na extensão Basemap (ArcGIS 10.2).

Quanto aos usos do solo nas paisagens identificamos 17 classes de usos do solo que foram agrupadas em 8 conforme seu grau de semelhança e funcionalidade para polinizadores da seguinte forma: 1) corpos d'água; 2) áreas de floresta inicial e intermediária (inseridas nos modelos como quantidade de floresta da paisagem) 3) floresta pioneira inicial e pasto não manejado (unificada em uma classe denominada área aberta não manejada); 4) agricultura anual e agricultura perene; 5) áreas com silvicultura e cerca viva; 6) solo exposto, pasto e áreas degradadas; 7) áreas de várzeas, várzeas com vegetação herbáceo-arbustiva; e 8) vilas rurais, áreas urbanas e estradas. Abaixo temos a descrição de cada classe e seus respectivos agrupamentos (Tabela 1).

Tabela 1: Agrupamento e descrição das classes de uso do solo, feito de acordo com suas semelhanças funcionais para polinizadores. A primeira coluna indica o agrupamento com a classe que o denomina. Na segunda coluna temos cada uma das classes incluídas no agrupamento e na terceira a descrição das características de cada classe.

Agrupamento	Classes de uso do solo	Descrição da Classe
Corpos d'água (1)	Corpos d'água;	Lagos, Corpos d'água.
Floresta (2)	Floresta inicial	Floresta inicial, mais homogênea na imagem, sem árvores testemunhas, que se sobressaem no dossel.
	Floresta intermediária	Floresta Intermediária, com a presença de árvores mais altas e testemunhas, as quais tornam a imagem mais rugosa.
Área aberta não manejada (3)	Floresta pioneira Inicial	Processo inicial de sucessão ecológica, com árvores esparsas.
	Pasto não manejado	Pasto sem uso antrópico, com espécies herbáceas e arbustivas na maioria das vezes.
Agricultura (4)	Agricultura anual	Cultivos coletados e replantados anualmente.
	Agricultura perene	Cultivos perenes.
Cerca viva / Eucaliptus (5)	Silvicultura	Plantações de eucalipto e pinus, no caso das paisagens a grande maioria se refere à eucalipto.
	Cerca viva	Área de vegetação linear delimitando espaços, ou jardins próximos às construções.
Pasto e solo exposto (6)	Solo exposto	Solo sem cobertura vegetal não pavimentado.
	Pasto	Áreas de pasto utilizadas para agropecuária.
	Área degradada	Áreas degradadas, como mineração, voçorocas etc.
Várzea (7)	Várzea	Área alagada.
	Várzea com vegetação herbáceo-arbustiva	Área alagada com vegetação herbácea – arbustiva (brejos).
Vila rural (8)	Vila rural	Condomínios com baixo adensamento de construções.
	Áreas urbanizadas	Cidades, áreas com impermeabilização do solo e alto adensamento de construções.
	Estradas e rodovias	Estradas de terra ou pavimentadas.

O uso que denominamos área aberta não manejada neste estudo, é uma junção de áreas com vegetação rasteira sem uso antrópico com áreas de regeneração de floresta em estágio inicial, onde temos além da vegetação característica do pasto não manejado a presença de árvores esparsas típicas do sistema floresta. É, portanto, um ambiente aberto que recebe bastante luminosidade, favorecendo o crescimento de várias espécies ruderais que parecem fornecer maior abundância de recurso floral, nesse estrato, entre 1m a 1,5m do nível do solo, se comparado às espécies presentes no sub bosque da floresta.

Consideramos a classe 2 que representa as áreas de floresta nativa como o ambiente mais adequado da região para a conservação dos polinizadores. As florestas são amplamente reconhecidas como fornecedoras de habitats de qualidade associados à conservação da maioria das espécies de polinizadores nativos (Kammerer et al. 2016).

Essas 8 classes de usos também foram analisadas por Soares et al. 2022 indicando a contribuição de cada uso para a conservação dos polinizadores, com base em evidências descritas na literatura. Na tabela abaixo apresentamos os dados das as 28 paisagens analisadas, que incluem 15 paisagens estudadas por de Soares et al. 2022 mais 13 paisagens acrescentadas neste estudo.

Tabela 2: Evidência da contribuição de cada uso da terra para os polinizadores com base na literatura. As colunas referem-se a: Classes de uso do solo na paisagem; Frequência (Freq.) – número de paisagens em que a classe está presente; Cobertura - percentual da paisagem ocupada pelo uso do solo, Média (DP - Desvio Padrão); Contribuição para os polinizadores - funcionalidade e potencial para fornecer recursos alimentares e de nidificação e aumento da permeabilidade para os polinizadores com base na literatura.

Land-use class	Freq.	Cobertura Média (DP)	Contribuição para polinizadores	Referências
1 Corpos d'água	27	1,5% (3,05)	Regula as condições climáticas e fornece recursos hídricos para polinizadores.	Boscolo et al. 2017
2 Floresta	28	51,39% (16,7)	.As florestas fornecem recursos para ninhos (cavidades), bem como recursos alimentares (flores). A floresta e a borda da floresta podem fornecer abrigo, locais de nidificação adequados (madeira morta, cavidades e margens) e arbustos floridos e árvores para forrageamento.	Klein et al. 2008 Kammerer et al. 2016

				Fornece recursos para nidificação e forrageamento para muitas espécies polinizadores	Boscolo et al. 2017
				Fornece recursos para polinizadores e facilita a movimentação entre fragmentos de floresta.	Kennedy et al. 2013
3	área aberta não manejada	27	8.3% (9,3)	Maior diversidade e riqueza de abelhas do que aquelas encontradas no interior da floresta, com três vezes mais espécies visitando flores no ambiente não florestado.	Nery et al. 2018
				Têm efeitos positivos na função de polinização.	(Woodcock et al. 2016)
4	Agricultura	11	1,3% (3.7)	São locais de forrageamento e nidificação de abelhas; a abundância e a riqueza de algumas espécies de abelhas aumentaram nos campos agrícolas e suburbanos. Terras agrícolas ricas em espécies e estruturalmente diversas atuam como um “resgate de polinizadores” que apoia comunidades de abelhas na floresta natural	Winfree et al. 2007 Hagen and Kraemer 2010; Breitbach et al. 2012
5	Cerca viva / Eucaliptus (5)	24	8.3% (9.3)	As plantações de baixo manejo fornecem habitat para espécies típicas de matagais quando jovens. Pode ainda favorecer a conectividade dos habitats mais adequados na paisagem. Os jardins suburbanos aumentaram o consumo de recursos por <i>Tetragonula carbonaria</i> . Houve um aumento na atividade de forrageamento de pólen e néctar.	(Calviño-Cancela et al. 2012) (Kaluza et al. 2016)
				Os recursos florais em áreas abertas podem compensar o declínio sazonal dos recursos florestais.	Nakamura and Kudo 2019
6	Pasto e solo exposto	28	16,3% (14,39)	Ausência de recurso floral	Ferreira et al. 2015
7	Várzea	21	0.74% (0.96)	Fornece recursos florais e abastecimento de água. Contribui para a regulação das condições microclimáticas.	Boscolo et al. 2017
8	Vila rural	27	2,9% (2,5)	O número de interações na rede mutualística e a diversidade de abelhas <i>Bombus</i> diminuíram com o aumento da urbanização.	(Ahrné et al. 2009; Geslin et al. 2013)

Uma vez definidas as classes de usos do solo foram utilizadas no cálculo das seguintes métricas da paisagem:

a) *Cobertura de cada classe de uso do solo:*

Se refere a área da paisagem com cobertura da classe de uso dividida pela área total da paisagem.

b) *Heterogeneidade de usos e ocupações na paisagem: Índice de Shannon-Wiener.*

O índice de Shannon-Wiener é calculado com base na proporção de cada classe na paisagem multiplicado pelo logaritmo neperiano dessa proporção. Considera, portanto, a quantidade de tipos de ambientes e a área ocupada dentro da paisagem.

O índice de Shannon é uma das métricas mais comumente usadas na análise da heterogeneidade da paisagem (Tonetti et al. 2023). Nesse índice cada classe de uso tem a mesma importância, sendo os maiores valores de heterogeneidade serão de paisagens com maior quantidade de tipos de usos e mais igualmente distribuídos no espaço. A heterogeneidade foi calculada nesse estudo considerando todas as classes de usos sem incluir as áreas de floresta (classe-2), trata-se, portanto, da heterogeneidade de usos não florestais. Uma vez que as áreas de florestas já são amplamente aceitas como habitats de maior qualidade de efeito positivo na diversidade e riqueza de polinizadores (Taki et al. 2007, 2011). Analisar o efeito da heterogeneidade de usos da terra considerando áreas da paisagem de maior uso antrópico, permite avaliar por exemplo: se, dentro de um contexto de usos considerados amigáveis, é mais eficiente para a conservação uma maior diversidade ou implementação de determinado uso mais importante.

A heterogeneidade de usos calculada a partir do agrupamento em 7 classes variou de 0,18 a 1,8 nas 28 paisagens. As classes com maior proporção de ocupação foram a 6 (pasto, e solo exposto), seguido pela classe 3 (área aberta não manejada e floresta em regeneração), e classe 5 (floresta de eucalipto e cerca viva). Quando consideramos somente os usos antrópicos, as áreas de pasto e agrícolas (incluindo plantações de eucalipto) são os que ocupam maior área nas paisagens. No entanto, entre os tipos de cultivo considerados agrícolas (Lei nº 8.171, de 17 de janeiro de 1991), o cultivo de alimentos ocupa em média 1,3% de toda área estudada encontrado em apenas 11 das 28 paisagens. Outro ponto importante são os tipos de alimentos cultivados. Nas áreas adjacentes aos fragmentos observamos plantio de frutas e hortaliças como: uvas,

pêssego, cítricos, lichia, chuchu, pomares e hortas familiares. Culturas que possuem riqueza de recurso floral e são polinizadas por insetos.

6.4.3. Procedimentos de amostragem

a) A coleta das flores para a análise da polinização

Cada paisagem foi amostrada três vezes entre os meses de dezembro a março nos anos de 2015 e 2017, período de maior floração na região (Morellato, LPC, comunicação pessoal). Dentro do hexágono, todos os indivíduos com flores abertas (estigmas expostos; Schuepp et al. 2013) foram marcados no início da manhã e suas flores foram coletadas à tarde após um mínimo de 3 horas expostas à visitação. Esse tempo é considerado suficiente para a ocorrência da polinização e crescimento dos tubos polínicos para muitas espécies de plantas (Bjorkman. 1995). Além da constatação desse tempo mínimo de três horas observados no dia da coleta, não tivemos como determinar se as flores já estavam abertas anteriormente ou abriram no mesmo dia.

Foram coletados também botões para a contagem do número de óvulos e flores e anotados o número de flores na planta amostrada. A meta de coleta máxima consistiu em cinco flores de cinco indivíduos de cada espécie, perfazendo até 25 amostras para cada espécie por paisagem.

b) Coleta de dados da Polinização

As flores coletadas foram conservadas em álcool 70%. No laboratório, os estiletos foram retirados, tratados em solução de hidróxido de sódio (NaOH), lavado com água destilada, corados com azul de anilina e preparados em lâmina, seguindo o procedimento proposto por Martin (1959) e descrito em Kearns, Inouye (1993). Em microscópio de epifluorescência, contamos os grãos de pólen aderidos ao estigma, e os tubos polínicos germinados na base do estilete de cada flor (Figura 2).

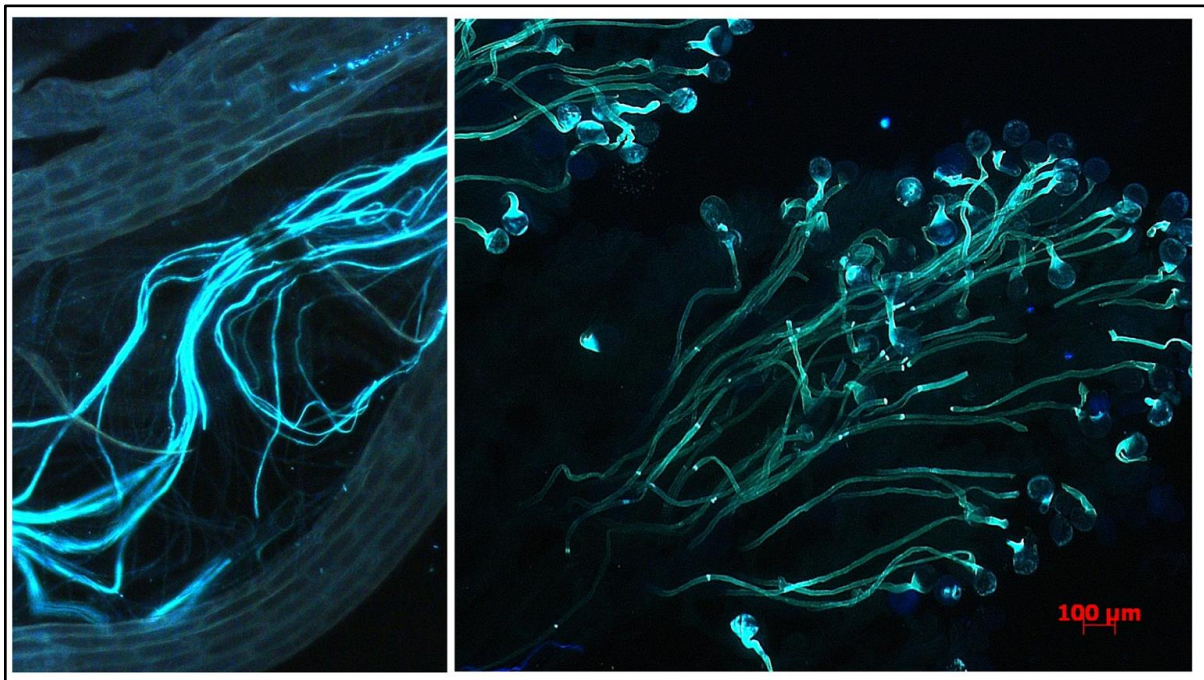


Figura 2: Imagem em microscópio de fluorescência de grãos de pólen e seus tubos polínicos germinados em flores das espécies: *Sida rhombifolia* (à direita) e *Palicourea marcgravii* à esquerda.

Tais medidas originaram as variáveis resposta descritas a seguir:

- a) *carga polínica*: razão entre o número de grãos de pólen aderidos aos estigmas e o número de óvulo de cada espécie (Alonso et al. 2013). Os óvulos de cada flor eram contados e em casos de variação no número de óvulos utilizou-se a média do número de óvulos contabilizados entre as unidades de flores analisadas.
- b) *sucesso na polinização*: razão entre os tubos germinados até a base do estilete e o número de óvulos em cada flor de forma similar à avaliação pré-zigótica da limitação polínica em (Alonso et al. 2013). Essas variáveis são associadas à limitação polínica (Alonso et al. 2012). A padronização pelo número de óvulos nas duas variáveis permite a comparação entre espécies.

O sucesso na polinização (razão tubo/óvulo), está forte e positivamente relacionado à expressão do sucesso reprodutivo das plantas em termos de frutos e sementes (Aguilar et al. 2006). Os tubos polínicos são ainda uma ligação funcional entre a chegada do pólen e a produção de sementes, sendo uma importante medida da limitação da polinização (Ashman et al. 2004). Apresenta-se também como uma alternativa mais simples, quando comparada a

estudos que exigem acompanhamento de mais etapas do ciclo reprodutivo, como a formação de frutos e sementes (Alonso et al. 2012).

Em estudos de limitação polínica, por exemplo, experimentos que exigem acréscimo manual de pólen podem ser impossíveis de serem aplicados ao nível de comunidades, devido à necessidade de conhecimento da biologia floral, dificuldade de manipulação de flores pequenas, e ainda à maior vulnerabilidade das observações a perdas por predação ou danos imprevisíveis (Alonso et al. 2012). Uma alternativa proposta para estudos de comunidades é a proporção de tubos polínicos germinados até a base do estilete e o número de óvulos em cada flor, padronizada entre espécies (Alonso et al. 2012; Arceo-Gómez et al. 2016).

6.4.4. Análise dos resultados

Foram ajustados Modelos Lineares Mistos Generalizados (ZUUR et al. 2009) tendo como variáveis explicativas concorrentes as variáveis: proporção de classes de uso do solo e os valores de heterogeneidade (Índice de diversidade de Shannon-Wiener). Na análise feita com as classes de usos foi possível incluir apenas as classes 2 (Floresta inicial) e 4 (área aberta não manejada) por serem as únicas a apresentaram variação suficiente ao longo do gradiente estudado. Como variáveis respostas tivemos as medidas de polinização (sucesso de polinização e carga de pólen. Foi selecionado o modelo de menor AIC e maior peso de evidência (wi).

6.5. RESULTADOS

Nas áreas do sub-bosque de floresta das 28 paisagens alisamos 1390 estiletos pertencentes a 276 indivíduos de 65 espécies. Ao longo das três coletas o número de espécies em flor no sub-bosque variou de 1 a 14 com uma média de 3,5 por paisagem, enquanto o número de flores variou de 3 a 137 por paisagem. Quanto às medidas de polinização, em 35,43% do total de flores, a razão tubo/óvulo (sucesso de polinização) foi maior ou igual a 1,0 (Figura 2, valores iguais ou maiores que 0 devido ao Logaritmo), indicando quantidade de tubos germinados até a base do estilete em número suficiente para fertilização de todos os óvulos em

cada flor. Em 45,7 % (637) das flores a carga de pólen no estigma foi maior ou igual ao número médio de óvulos em cada flor.

A proporção de floresta na paisagem e a proporção de áreas abertas não manejadas foram as variáveis que melhor explicaram a variação da polinização no sub-bosque da floresta. Os modelos contendo a proporção de um uso da terra (áreas abertas) apresentaram melhor poder explicativo do que aqueles contendo a heterogeneidade de usos (Índice de Shannon) na paisagem (Tabela 3).

Tabela 3: Comparação entre os principais modelos testados para o efeito da paisagem tendo como variáveis explicativas concorrentes: heterogeneidade (Shannon), proporção de floresta e de área aberta não manejada) e as variáveis respostas: carga de pólen (quantidade de pólen depositado); sucesso na polinização (razão entre os tubos germinados até a base do estilete e o número de óvulo). Os modelos com menores valores de AIC ($\Delta AIC \leq 2$) e maior peso de evidência (wi) referentes às variáveis testadas estão em destaque.

HETEROGENEIDADE & USOS DO SOLO			
Modelo: sucesso de polinização (n=1390)	dAICc	df	weight
Floresta*área aberta	0	7	0.8038
Floresta+ área aberta	2.9	6	0.1848
Área aberta	9.7	5	0.0062
Heterogeneidade *Floresta	10.1	7	0.0051
nulo	19.2	4	<0.001
Heterogeneidade	20.4	5	<0.001
Floresta	20.4	5	<0.001
Modelo: carga de pólen (n=1382)	dAICc	df	weight
Floresta*área aberta	0.07	7	0.9905
Floresta+ área aberta	9.3	6	0.0094
Heterogeneidade *Floresta	19.6	7	<0.001
Área aberta	22.3	5	<0.001
Heterogeneidade	24.5	5	<0.001
Floresta	26.1	5	<0.001
nulo	27.9	4	<0.001

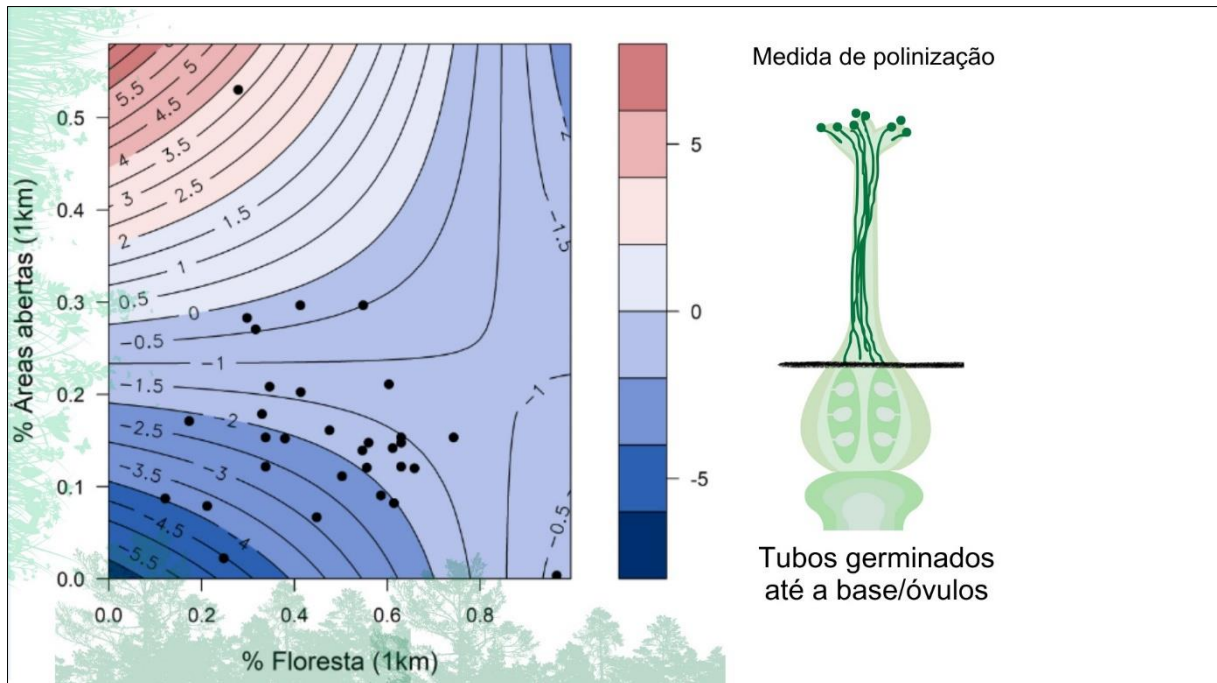


Figura3: O gradiente de cores representa os valores do sucesso na polinização (logaritmo da razão tubo/óvulo) preditos pelo melhor modelo a partir da interação entre as variáveis explicativas proporção de floresta (eixo x) e proporção de área aberta não manejada (eixo y) na paisagem. Cores com valores maiores ou iguais a 0 representam paisagens em que houve, em média, tubos polínicos suficientes para fecundar todos os óvulos. Observa-se maior sucesso na polinização em regiões de menor quantidade de floresta e maior proporção de área aberta (canto superior esquerdo) e números negativos indicando menor sucesso na polinização em regiões com alta proporção de floresta e menor proporção de áreas abertas abandonadas (canto inferior direito). Os pontos pretos representam as paisagens amostradas e os valores de percentual de floresta e percentual de área aberta não manejado de cada uma delas.

O melhor modelo ajustado indica que em paisagens com baixa proporção de floresta e alta proporção de área aberta apresentaram a maior polinização das plantas no sub-bosque (Figura 3). Por outro lado, em paisagens com alta proporção de floresta e baixa proporção de áreas abertas, houve menor polinização. O menor valor de polinização é predito nas paisagens com pouca proporção de florestas e de áreas abertas. Não estamos utilizando os resultados previsto pelos modelos nas condições de paisagens com alta proporção de floresta de área aberta não manejada, pois trata-se de uma condição pouco provável em paisagens reais.

6.6. DISCUSSÃO

É consenso que a quantidade de vegetação nativa é o fator mais relevante para a manutenção de espécies e processos ecológicos nas paisagens (Taki et al. 2007; Fahrig 2013). Recentemente, alguns estudos têm indicado que a diversidade de usos da terra não nativos também pode contribuir, oferecendo recursos complementares (Fahrig et al. 2011; Nery et al. 2018). No presente estudo discutimos porque a polinização no sub-bosque florestal pode ser maior em paisagens mais heterogêneas, com maior diversidade de usos do solo. Essa relação pode ocorrer porque cada um dos ambientes oferece recursos complementares ou, por outro lado, porque paisagens mais heterogêneas têm maior probabilidade de abrigar algum uso da terra particularmente favorável para os polinizadores. As duas explicações concorrentes contrastam em relação ao papel dos diferentes usos do solo para os polinizadores e a polinização.

Em relação aos usos do solo, algumas áreas de uso antrópico notadamente ricas em recursos florais, como jardins urbanos (Williams and Winfree 2013), vegetação de beira de estradas (Hadley et al. 2014) e pastos não manejados ((Boscolo et al. 2017), são capazes de promover aumentos na riqueza e abundância de polinizadores (Weibull et al. 2000; Holzschuh et al. 2008). Esse efeito positivo na assembleia de polinizadores pode se refletir na dispersão do pólen e aumento do sucesso reprodutivo das plantas, quando associados a áreas naturais (Hadley et al. 2014; Lindgren et al. 2018).

Considerando a heterogeneidade na perspectiva do conjunto de ambientes e a proporção que ocupam na paisagem, seu aumento tem sido associado à maior riqueza e diversidade de abelhas e demais polinizadores ((Hopfenmüller et al. 2014; Senapathi et al. 2017; Lázaro and Alomar 2019). Esse efeito positivo da heterogeneidade na assembleia de polinizadores (Nery et. al 2018) e processo de polinização (Soares et al. 2022) e ainda nas redes de interação planta polinizadores (Moreira et al. 2015), é encontrado nesses estudos associado a uma certa proporção de ambientes naturais que se considera ser capaz de manter certa diversidade. O argumento comum a todos, é que a heterogeneidade aumenta a oferta de tipos de recursos e condições para mais espécies e funciona como áreas de habitats que complementam de alguma forma os recursos e condições presentes nos ambientes nativos. Estes por sua vez abrangem espécies mais sensíveis a alterações antrópicas na paisagem.

É também comum na literatura estudos que constataam a importância das áreas de floresta na manutenção de serviços ecossistêmicos como a polinização em ambientes antrópicos

a ela associados (Lindgren et al. 2018; González-Chaves et al. 2020). Nesses ambientes a proporção de floresta tem sido associada, por exemplo: ao aumento da diversidade, abundância e riqueza de polinizadores (Taki et al. 2011; Hadley et al. 2014; Ferreira et al. 2015; Franceschinelli et al. 2017). Em paisagens agrícolas as florestas podem contribuir com a manutenção de polinizadores silvestres importantes, bem como espécies manejadas que dependem de recursos presentes nas áreas de floresta como por exemplo: troncos, podres, umidade e temperatura mais adequadas para a nidificação (Garibaldi et al. 2013; Kammerer et al. 2016).

Em estudo anterior com 14 das 28 paisagens do presente estudo, Soares et al. (2022) encontraram duas condições de paisagens com maior taxa de polinização no sub-bosque: paisagens com menor proporção de floresta e alta heterogeneidade de usos da terra, seguidas por paisagens com maior proporção de floresta e baixa heterogeneidade. Tais resultados foram interpretados como evidência de que a heterogeneidade de usos do solo pode oferecer complementação de recursos e condições para polinizadores, e com isso contribuir com manutenção dessas assembleias, refletindo em maior polinização no sub-bosque. (Soares et al. 2022).

Os padrões encontrados para polinização em Soares et al. (2022) foram compatíveis com o encontrado comparando as assembleias de abelhas no sub-bosque da floresta nas mesmas paisagens e no mesmo período por (Nery et al. 2018). Este estudo sugeriu que a heterogeneidade de usos da terra influenciou positivamente a diversidade e riqueza das abelhas no sub-bosque florestal. Os autores afirmam que o efeito positivo do aumento da heterogeneidade na assembleia de abelhas do sub-bosque seria um indicativo de que essas áreas abertas com maior abundância de recurso floral que o sub-bosque, poderiam funcionar como áreas de fornecimento de recurso que complementam algumas das demandas para espécies que frequentam esse ambiente (Nery et al. 2018).

Nossos resultados indicam que a proporção de áreas abertas não manejadas na paisagem, em interação com a proporção de áreas de floresta, contribuíram mais para a polinização no sub-bosque do que a heterogeneidade dos usos não florestais. Ou seja, a cobertura de um tipo de ambiente foi mais explicativa do que a diversidade de ambientes na paisagem. Tal resultado reforça a ideia de que alguns usos antrópicos da terra são mais favoráveis que outros na manutenção dos polinizadores e da polinização, e que a maior

heterogeneidade de usos é positiva porque aumenta a chance desses usos favoráveis estarem presentes.

A condição apresentada neste estudo, de aumento das taxas de polinização no sub-bosque da floresta em paisagens com baixa proporção de floresta e alta proporção de áreas abertas adjacentes, pode se referir ao fato de que esse tipo de ambiente tido como semi natural, têm sido relacionadas ao aumento da riqueza (Kammerer et al. 2016), diversidade ((Kennedy et al. 2013) e abundância de polinizadores na paisagem como um todo ((Taki et al. 2011). Um dos fatores desses ambientes que favorecem esse efeito positivo é a capacidade de fornecimento de pólen extra promovendo a oferta ao longo do ano. Alguns estudos falam dessa oferta de pólen como uma complementação sazonal de fornecimento de recurso alimentar uma vez que em seu estudo, o tempo de floração na área aberta foi maior que no ambiente florestal. (Nakamura and Kudo 2019; Jachula et al. 2022). Essa constatação condiz com o observado nas áreas abertas das paisagens desse estudo, que apresentaram maior diversidade de plantas em flor e maior abundância de recursos florais e de abelhas visitantes florais quando comparadas ao sub-bosque da floresta (Nery et al. 2018; De Lima et al. 2020).

Ao contrário do esperado, encontramos menor polinização nas paisagens com alta quantidade de floresta e baixa proporção de áreas abertas. Nery et al. (2018) observou, no sub-bosque florestal, a diminuição da diversidade e abundância de abelhas com o aumento da proporção de floresta na paisagem, resultado compatível com o encontrado para polinização no presente estudo. Os autores sugerem que a baixa diversidade de abelhas encontrada no sub-bosque com o aumento da proporção de floresta pode ser devido às características do sistema, visto que em florestas maduras a floração pode ser maior no dossel bem iluminado que pode atrair as abelhas para o forrageio (Nery et al. 2018).

Outro fator importante é que a maior proporção de floresta pode ser também um indicativo de áreas florestais maiores e mais maduras. Tem-se a expectativa de árvores mais espessas e dossel mais fechado, com menor incidência de luz solar, e, portanto, menor floração no sub-bosque de florestas maduras quando comparadas às florestas em estágios mais iniciais de regeneração florestal (Terborgh, 1985). Em estudo anterior considerando a estrutura da vegetação de algumas das paisagens presentes neste estudo, Takata, 2017 aponta que estruturas com árvores mais altas, com maior área basal e maior cobertura de dossel, poderiam indicar florestas com estágios sucessionais mais avançados e mais estruturados. Esse indicativo de maior qualidade ambiental, é uma das explicações apontadas para a diminuição da riqueza e

abundância de abelhas no sub-bosque com o aumento da proporção de floresta na paisagem. Reforça, portanto, a ideia de que em paisagens mais maduras a menor floração no sub-bosque levaria a menor taxa de visitas, podendo, portanto, ter menor taxa de polinização neste substrato da floresta. Vários estudos têm evidenciado essa relação entre maior percentual de floresta influenciando na diminuição da diversidade de polinizadores no interior da floresta, pelo simples efeito de ser a menor quantidade de recurso floral uma característica natural dessas áreas (Winfrey et al. 2007; Williams and Winfrey 2013).

Neste sentido, o fato de as regiões de área aberta não manejada contribuírem com o aumento da polinização no sub-bosque pode estar relacionado à abundância de algumas espécies capazes de circular pelos dois ambientes. As análises das espécies coletadas em cada um desses ambientes, (Cap 1) encontrou que entre as 5 espécies mais abundantes nas áreas de sub-bosque com exceção da espécie *Plebeia droryana*, todas também estão entre as 5 mais abundantes nas áreas abertas. As espécies e suas respectivas abundâncias foram: *Plebeia droryana* (4,8% no sub-bosque e 0,6% na área aberta), *Bombus brasiliensis*, (incidência de 10,3% no sub bosque e 0,5% área aberta), *Ceratina (Ceratinula) sp.1* (9,6% no sub bosque e 2,6% na área aberta), *Apis mellifera*, (11,6% no sub bosque e 29,5% área aberta) *Trigona braueri*, a espécie mais frequente no sub bosque com 13,7% e com uma incidência de 6% na área aberta. Esse pode ser um indicativo de que a circulação dessas espécies mais abundantes entre os dois ambientes pode estar contribuindo com o aumento da frequência de visitas no sub-bosque, se refletindo no aumento da polinização.

Em resumo a floresta parece contribuir com maior diversidade de polinizadores na paisagem como um todo por ser área de habitat que fornece recursos e condições não presentes em áreas abertas como locais para nidificação (Klein et al. 2008). As áreas abertas não manejadas, por sua vez, são áreas ricas em recursos florais mais atraentes para visitantes florais em algumas épocas do ano, oferecendo recursos complementares. Assim, a partir dos resultados de Nery et al. 2018 e do presente estudo, nós propomos às áreas abertas não manejadas deixadas em processo de regeneração natural, associadas a quantidade de floresta na paisagem, parecem favorecer a diversidade, riqueza e abundância de polinizadores na paisagem como um todo. Porém, o forrageio no sub-bosque florestal e conseqüentemente polinização parece ser maiores quando as paisagens tem menor cobertura vegetal, devido à maior efeito de borda e de fragmentos com um sub-bosque florestal mais abundante em recursos florais devido à maior incidência de luz. Apesar de não termos encontrado maior semelhança entre as espécies de visitantes florais de sub-bosque e áreas abertas adjacentes nas paisagens com menor cobertura

florestal como esperávamos (Capítulo 1), as espécies de abelhas mais abundantes em ambos os usos da terra são as mesmas, o que pode estar contribuindo com a polinização no sub bosque. O compartilhamento de espécies de abelhas visitantes florais e sua relação com o aumento da polinização é demonstrado também pela partição da diversidade beta feita no primeiro capítulo 1, a qual indica que a dissimilaridade por aninhamento entre as assembleias de abelhas entre dois ambientes favorece a polinização no sub bosque.

É interessante notar que apenas um dos componentes da heterogeneidade de ambientes não florestais, pode ser tão eficiente para determinado grupo de organismo que se sobressai em detrimento da interação de todos os demais usos considerados no cálculo da heterogeneidade. Esse resultado é também visto em um único estudo que encontramos que incluiu em seus modelos concorrentes a heterogeneidade e algumas classes de usos do solo. Moreira et al. 2017 testou diferentes hipóteses para explicar o efeito da estrutura da paisagem na abundância e composição de espécies de abelhas da tribo Euglossini. Esse estudo indica a proporção de floresta na paisagem como a característica de maior efeito se sobressaindo sobre fatores como a heterogeneidade, a configuração da paisagem e a complexidade da vegetação local.

Voltando então a nosso paralelo com a função das espécies no ecossistema discutida por (Naeem 2002) no caso dessa paisagens, parece que efeito positivo da heterogeneidade demonstrado em estudos como Soares et al. 2022 e Nery et al. 2018 pode ser um efeito dado principalmente pela presença de um único uso de maior valor para os polinizadores. Condição que caracteriza um efeito idiossincrático entre as classes de uso do solo a depender da assembleia e do processo ecossistêmico considerado. É importante ressaltar que essas áreas abertas analisadas neste estudo, incluem regiões em processo inicial de regeneração, o que evidencia a contribuição dessas áreas deixadas em regeneração natural para a polinização, processo fundamental na manutenção tanto das florestas quanto de usos antrópicos presentes como cultivos (Garibaldi et al. 2013; González-Chaves et al. 2020).

A maior polinização no sub-bosque em contexto de aumento de área aberta e pouca floresta, pode representar um sub bosque mais denso e aumento do processo de regeneração dessas áreas em um contexto em que há maior interação entre esses ambientes devido ao efeito de borda.

Por fim, esse resultado nos indica que ao se pensar na gestão da paisagem para a conservação do processo de polinização, é necessário considerar o aumento das regiões de floresta como habitats fundamentais, e nos ambientes reservados para uso antrópico promover

maior diversidade de usos ou o incentivo a manutenção de áreas deixadas para regeneração natural próximas aos fragmentos de florestas.

6.6.1. Considerações Finais

Esse estudo faz uma análise das contribuições da heterogeneidade dos usos não florestais na paisagem em comparação com a contribuição de seus componentes considerados individualmente. Encontramos que a proporção de único uso na paisagem, áreas abertas não manejadas, quando em interação com as áreas de floresta, explica melhor a diferença na polinização no sub-bosque da floresta do que a heterogeneidade de usos propriamente dita. Essa análise não exclui a importância da heterogeneidade, mas indica que a maior proporção de determinado uso pode ser um dos fatores mais influentes nos benefícios demonstrados da heterogeneidade, quando o foco é um único grupo de organismo e seu papel em determinado serviço ecossistêmico. As áreas abertas não manejadas representam um estágio inicial de regeneração do ambiente florestal, e na literatura internacional poderiam ser classificadas como ambiente seminatural.

Ao contrário do que esperávamos, a polinização foi menor nas paisagens com maior cobertura florestal do que nas dominadas por áreas abertas não manejadas. Consideramos que uma maior polinização pode ocorrer no sub-bosque de fragmentos florestais sob maior efeito de borda e de dossel mais aberto, representando uma condição diferente de áreas de floresta mais maduras. Pode-se pensar, portanto, que se trata de uma condição em que espécies mais resilientes sustentam um processo chave que também é mais resiliente às alterações ambientais. No entanto, é importante considerar o fato de que existem espécies menos resilientes, fundamentais na polinização das espécies nativas e de cultivos e que os polinizadores que utilizam recursos na área aberta podem ser dependentes da floresta para sua nidificação e consumo de recursos intrínsecos desse ambiente.

Nossas informações se referem a uma análise da polinização no sub-bosque da floresta, uma visão parcial do que acontece na floresta como um todo. Assim, recomendamos manter o princípio geral para a gestão das paisagens: priorizar o aumento da proporção de vegetação nativa e, complementarmente, identificar usos da terra que ofereçam recursos para polinizadores. Tais usos antrópicos poderão ajudar a manter o processo de polinização em paisagens onde não é viável o aumento da cobertura florestal.

6.7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aguilar R, Ashworth L, Galetto L, Aizen MA (2006) Plant reproductive susceptibility to habitat fragmentation: review and synthesis through a meta-analysis. *Ecol Lett* 9:968–980. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00927.x>
- Ahrné K, Bengtsson J, Elmqvist T (2009) Bumble Bees (*Bombus* spp) along a Gradient of Increasing Urbanization. *PLoS ONE* 4:e5574. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0005574>
- Almeida-Neto M, Frensel DMB, Ulrich W (2012) Rethinking the relationship between nestedness and beta diversity: a comment on Baselga (2010). *Glob Ecol Biogeogr* 21:772–777. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00709.x>
- Alonso C, Herrera CM, Ashman T-L (2012) A piece of the puzzle: a method for comparing pollination quality and quantity across multiple species and reproductive events. *New Phytol* 193:532–542. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2011.03932.x>
- Alonso C, Navarro-Fernández CM, Arceo-Gómez G, et al (2013) Among-species differences in pollen quality and quantity limitation: implications for endemics in biodiverse hotspots. *Ann Bot* 112:1461–1469. <https://doi.org/10.1093/aob/mct213>
- Andersson, G. K., Birkhofer, K., Rundlöf, M., & Smith, H. G. (2013). Landscape heterogeneity and farming practice alter the species composition and taxonomic breadth of pollinator communities. *Basic and Applied Ecology*, 14(7), 540-546. <https://doi.org/10.1016/j.baae.2013.08.003>
- Arceo-Gómez G, Alonso C, Abdala-Roberts L, Parra-Tabla V (2016) Patterns and sources of variation in pollen deposition and pollen tube formation in flowers of the endemic monoecious shrub *Cnidoscolus souzae* (Euphorbiaceae). *Plant Biol* 18:594–600. <https://doi.org/10.1111/plb.12445>
- Ashman T-L, Knight TM, Steets JA, et al (2004) Pollen limitation of plant reproduction: ecological and evolutionary causes and consequences. *Ecology* 85:2408–2421. <https://doi.org/10.1890/03-8024>
- Bergamin RS, Bastazini VAG, Vélez-Martin E, et al (2017) Linking beta diversity patterns to protected areas: lessons from the Brazilian Atlantic Rainforest. *Biodivers Conserv* 26:1557–1568. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1315-y>

- Boscolo D, Tokumoto PM, Ferreira PA, et al (2017) Positive responses of flower visiting bees to landscape heterogeneity depend on functional connectivity levels. *Perspect Ecol Conserv* 15:18–24. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2017.03.002>
- Brocknerhoff EG, Barbaro L, Castagneyrol B, et al (2017) Forest biodiversity, ecosystem functioning and the provision of ecosystem services. *Biodivers Conserv* 26:3005–3035. <https://doi.org/10.1007/s10531-017-1453-2>
- Caiafa AN, Martins FR (2010) Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. *Biodivers Conserv* 19:2597–2618. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9861-6>
- Calviño-Cancela M, Rubido-Bará M, Van Etten EJB (2012) Do eucalypt plantations provide habitat for native forest biodiversity? *For Ecol Manag* 270:153–162. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2012.01.019>
- Cardinale BJ, Duffy JE, Gonzalez A, et al (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486:59–67. <https://doi.org/10.1038/nature11148>
- Chatterjee A, Chatterjee S, Smith B, et al (2020) Predicted thresholds for natural vegetation cover to safeguard pollinator services in agricultural landscapes. *Agric Ecosyst Environ* 290:106785. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106785>
- Data-Geo, Sistema Ambinetal Paulista, Infraestrutura de Dados Espaciais Ambientais do Estado de São Paulo–(IDEA-SP), 2017. Disponível em: <http://datageo.ambiente.sp.gov.br/> Acesso em abril de 2020
- De Lima KB, Ferreira PA, Groppo M, et al (2020) Does landscape context affect pollination-related functional diversity and richness of understory flowers in forest fragments of Atlantic Rainforest in southeastern Brazil? *Ecol Process* 9:62. <https://doi.org/10.1186/s13717-020-00261-6>
- Dormann CF, Schweiger O, Augenstein I, et al (2007) Effects of landscape structure and land-use intensity on similarity of plant and animal communities. *Glob Ecol Biogeogr* 16:774–787. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00344.x>
- Eilers EJ, Kremen C, Greenleaf SS, et al (2011) Contribution of Pollinator-Mediated Crops to Nutrients in the Human Food Supply. *PLOS ONE* 6:e21363. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0021363>
- Fahrig L (2013) Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *J Biogeogr* 40:1649–1663. <https://doi.org/10.1111/jbi.12130>

- Fahrig L, Baudry J, Brotons L, et al (2011) Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol Lett* 14:101–112. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Ferreira PA, Boscolo D, Carvalheiro LG, et al (2015) Responses of bees to habitat loss in fragmented landscapes of Brazilian Atlantic Rainforest. *Landsc Ecol* 30:2067–2078. <https://doi.org/10.1007/s10980-015-0231-3>
- Franceschinelli EV, Elias MAS, Bergamini LL, et al (2017) Influence of landscape context on the abundance of native bee pollinators in tomato crops in Central Brazil. *J Insect Conserv* 21:715–726. <https://doi.org/10.1007/s10841-017-0015-y>
- Gabriel D, Roschewitz I, Tschardt T, Thies C (2006) Beta Diversity at Different Spatial Scales: Plant Communities in Organic and Conventional Agriculture. *Ecol Appl* 16:2011–2021. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2006\)016\[2011:BDADSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2006)016[2011:BDADSS]2.0.CO;2)
- Gallai, N., Salles, J. M., Settele, J., & Vaissière, B. E. (2009). Economic valuation of the vulnerability of world agriculture confronted with pollinator decline. *Ecological economics*, 68(3), 810-821. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2008.06.014>
- Garibaldi LA, Carvalheiro LG, Vaissière BE, et al (2016) Mutually beneficial pollinator diversity and crop yield outcomes in small and large farms. *Science* 351:388–391. <https://doi.org/10.1126/science.aac7287>
- Garibaldi LA, Steffan-Dewenter I, Winfree R, et al (2013) Wild Pollinators Enhance Fruit Set of Crops Regardless of Honey Bee Abundance. *Science* 339:1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Geslin B, Gauzens B, Thébault E, Dajoz I (2013) Plant Pollinator Networks along a Gradient of Urbanisation. *PLoS ONE* 8:e63421. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0063421>
- González-Chaves A, Jaffé R, Metzger JP, de M. P. Kleinert A (2020) Forest proximity rather than local forest cover affects bee diversity and coffee pollination services. *Landsc Ecol* 35:1841–1855. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01061-1>
- González-Varo JP, Vilà M (2017) Spillover of managed honeybees from mass-flowering crops into natural habitats. *Biol Conserv* 212:376–382. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2017.06.018v>
- Hadley AS, Frey SJK, Robinson WD, et al (2014) Tropical forest fragmentation limits pollination of a keystone understory herb. *Ecology* 95:2202–2212. <https://doi.org/10.1890/13-0929.1>

- Hagen M, Kraemer M (2010) Agricultural surroundings support flower–visitor networks in an Afrotropical rain forest. *Biol Conserv* 143:1654–1663. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.03.036>
- 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. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0104439>
- Jachuła J, Denisow B, Wrzesień M, Ziółkowska E (2022) The need for weeds: Man-made, non-cropped habitats complement crops and natural habitats in providing honey bees and bumble bees with pollen resources. *Sci Total Environ* 840:156551. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.156551>
- Kaluza BF, Wallace H, Heard TA, et al (2016) Urban gardens promote bee foraging over natural habitats and plantations. *Ecol Evol* 6:1304–1316. <https://doi.org/10.1002/ece3.1941>
- Kammerer MA, Biddinger DJ, Rajotte EG, Mortensen DA (2016) Local Plant Diversity Across Multiple Habitats Supports a Diverse Wild Bee Community in Pennsylvania Apple Orchards. *Environ Entomol* 45:32–38. <https://doi.org/10.1093/ee/nvv147>
- Karp DS, Rominger AJ, Zook J, et al (2012) Intensive agriculture erodes β -diversity at large scales. *Ecol Lett* 15:963–970. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01815.x>
- Kennedy CM, Lonsdorf E, Neel MC, et al (2013) A global quantitative synthesis of local and landscape effects on wild bee pollinators in agroecosystems. *Ecol Lett* 16:584–599. <https://doi.org/10.1111/ele.12082>
- Klein A-M, Cunningham SA, Bos M, Steffan-Dewenter I (2008) Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89:935–943. <https://doi.org/10.1890/07-0088.1>
- Klein, A. M., Boreux, V., Fornoff, F., Mupepele, A. C., & Pufal, G. (2018). Relevance of wild and managed bees for human well-being. *Current Opinion in Insect Science*, 26, 82-88. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2018.02.011>
- Lande, R. (1996). Statistics and Partitioning of Species Diversity, and Similarity among Multiple Communities. *Oikos*, 76(1), 5–13. <https://doi.org/10.2307/3545743>
- Lindgren J, Lindborg R, Cousins SAO (2018) Local conditions in small habitats and surrounding landscape are important for pollination services, biological pest control and seed predation. *Agric Ecosyst Environ* 251:107–113. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2017.09.025>

- Lopes LE, Buzato S (2007) Variation in pollinator assemblages in a fragmented landscape and its effects on reproductive stages of a self-incompatible treelet, *Psychotria suterella* (Rubiaceae). *Oecologia* 154:305–314. <https://doi.org/10.1007/s00442-007-0830-z>
- M MF (1959) Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technol* 34:436–437
- Mariano RF, Rezende VL, Mendes CN, et al (2020) Phylogenetic beta diversity in an upper montane Atlantic Forest along an altitudinal gradient. *Plant Ecol* 221:671–682. <https://doi.org/10.1007/s11258-020-01041-0>
- Martínez-Núñez C, Kleijn D, Ganuza C, et al (2022) Temporal and spatial heterogeneity of semi-natural habitat, but not crop diversity, is correlated with landscape pollinator richness. *J Appl Ecol* 59:1258–1267. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.14137>
- Moreira EF, Boscolo D, Viana BF (2015) Spatial Heterogeneity Regulates Plant-Pollinator Networks across Multiple Landscape Scales. *PLOS ONE* 10:e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0123628>
- Moreira EF, Santos RLDS, Silveira MS, et al (2017) Influence of landscape structure on Euglossini composition in open vegetation environments. *Biota Neotropica* 17:. <https://doi.org/10.1590/1676-0611-bn-2016-0294>
- Morellato LPC, Haddad CFB (2000) Introduction: The Brazilian Atlantic Forest ¹. *Biotropica* 32:786–792. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00618.x>
- Myers N, Mittermeier RA, Mittermeier CG, et al (2000) Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- Naeem S (2002) Ecosystem Consequences of Biodiversity Loss: The Evolution of a Paradigm. *Ecology* 83:1537–1552. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[1537:ECOBLT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[1537:ECOBLT]2.0.CO;2)
- Nakamura S, Kudo G (2019) The influence of garden flowers on pollinator visits to forest flowers: comparison of bumblebee habitat use between urban and natural areas. *Urban Ecosyst* 22:1097–1112. <https://doi.org/10.1007/s11252-019-00891-5>
- Nery LS, Takata JT, Camargo BB de, et al (2018) Bee diversity responses to forest and open areas in heterogeneous Atlantic Forest. *Sociobiology* 65:686–695. <https://doi.org/10.13102/sociobiology.v65i4.3472>
- Oliveira-Filho AT, Fontes MAL (2000) Patterns of Floristic Differentiation among Atlantic Forests in Southeastern Brazil and the Influence of Climate¹. *Biotropica* 32:793–810. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2000.tb00619.x>

- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? *Oikos* 120:321–326. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18644.x>
- Podani J, Schmera D (2011) A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence – absence data. *Oikos* 120:1625–1638. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19451.x>
- Ribeiro MC, Metzger JP, Martensen AC, et al (2009) The Brazilian Atlantic Forest: How much is left, and how is the remaining forest distributed? Implications for conservation. *Biol Conserv* 142:1141–1153. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.02.021>
- Rundlöf M, Nilsson H, Smith HG (2008) Interacting effects of farming practice and landscape context on bumble bees. *Biol Conserv* 141:417–426. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.011>
- Saturni FT, Jaffé R, Metzger JP (2016) Landscape structure influences bee community and coffee pollination at different spatial scales. *Agric Ecosyst Environ* 235:1–12. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.10.008>
- Scudeller, VV, Martins, FR & Shepherd, GJ Distribuição e abundância de espécies arbóreas na floresta ombrófila densa atlântica no sudeste do Brasil*. *Plant Ecology* 152 , 185–199 (2001). <https://doi.org/10.1023/A:1011494228661>
- Senapathi D, Goddard MA, Kunin WE, Baldock KCR (2017) Landscape impacts on pollinator communities in temperate systems: evidence and knowledge gaps. *Funct Ecol* 31:26–37. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12809>
- Soares RGS, Ferreira PA, Boscolo D, et al (2022) Forest cover and non-forest landscape heterogeneity modulate pollination of tropical understory plants. *Landsc Ecol* 37:393–409. <https://doi.org/10.1007/s10980-021-01356-x>
- Socolar JB, Gilroy JJ, Kunin WE, Edwards DP (2016) How Should Beta-Diversity Inform Biodiversity Conservation? *Trends Ecol Evol* 31:67–80. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.11.005>
- Soininen J, Heino J, Wang J (2018) A meta-analysis of nestedness and turnover components of beta diversity across organisms and ecosystems. *Glob Ecol Biogeogr* 27:96–109. <https://doi.org/10.1111/geb.12660v>

- Tabarelli M, Mantovani W, Peres CA (1999) Effects of habitat fragmentation on plant guild structure in the montane Atlantic forest of southeastern Brazil. *Biol Conserv* 91:119–127. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(99\)00085-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(99)00085-3)
- Takata, Juliana Toshie, Abelhas visitantes florais: efeitos de fatores locais e de paisagem” 71 p. : il. ; 30 cm Monografia (Bacharelado em Ciências Biológicas), apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/Universidade de São Paulo. Departamento de Biologia. Ribeirão Preto. 2017.
- Taki H, Kevan PG, Ascher JS (2007) Landscape effects of forest loss in a pollination system. *Landscape Ecol* 22:1575–1587. <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9153-z>
- Taki H, Yamaura Y, Okabe K, Maeto K (2011) Plantation vs. natural forest: Matrix quality determines pollinator abundance in crop fields. *Sci Rep* 1:132. <https://doi.org/10.1038/srep00132>
- Terborgh, J. (1985). The vertical component of plant species diversity in temperate and tropical forests. *The American Naturalist*, 126(6), 760-776.
- Tonetti V, Pena JC, Scarpelli MD, et al (2023) Landscape heterogeneity: concepts, quantification, challenges and future perspectives. *Environ Conserv* 50:83–92. <https://doi.org/10.1017/S0376892923000097>
- Valtonen A, Hirka A, Szócs L, et al (2017) Long-term species loss and homogenization of moth communities in Central Europe. *J Anim Ecol* 86:730–738. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12687>
- Weiner CN, Werner M, Linsenmair KE, Blüthgen N (2014) Land-use impacts on plant–pollinator networks: interaction strength and specialization predict pollinator declines. *Ecology* 95:466–474. <https://doi.org/10.1890/13-0436.1>
- Whately, Marussia; CUNHA, Pilar. Cantareira 2006: um olhar sobre o maior manancial de água da Região Metropolitana de São Paulo. Instituto Socioambiental, 2007
- Whittaker RH (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecol Monogr* 30:279–338. <https://doi.org/10.2307/1943563>
- Williams DR, Clark M, Buchanan GM, et al (2020) Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nat Sustain* 4:314–322. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-00656-5>
- Williams DR, Clark M, Buchanan GM, et al (2020) Proactive conservation to prevent habitat losses to agricultural expansion. *Nat Sustain* 4:314–322. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0065>
- Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecol Lett* 10:1105–1113. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01110.x>

Woodcock BA, Bullock JM, McCracken M, et al (2016) Spill-over of pest control and pollination services into arable crops. *Agric Ecosyst Environ* 231:15–23. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2016.06.023>

Yu C, Fan C, Zhang C, et al (2021) Decomposing Spatial β -Diversity in the temperate forests of Northeastern China. *Ecol Evol* 11:11362–11372. <https://doi.org/10.1002/ece3.7926>

Zappi DC, Filardi FLR, Leitman P, et al (2015) Growing knowledge: an overview of Seed Plant diversity in Brazil. *Rodriguésia* 66:1085–1113. <https://doi.org/10.1590/2175-7860201566411>

6.8. APÊNDICE-A1

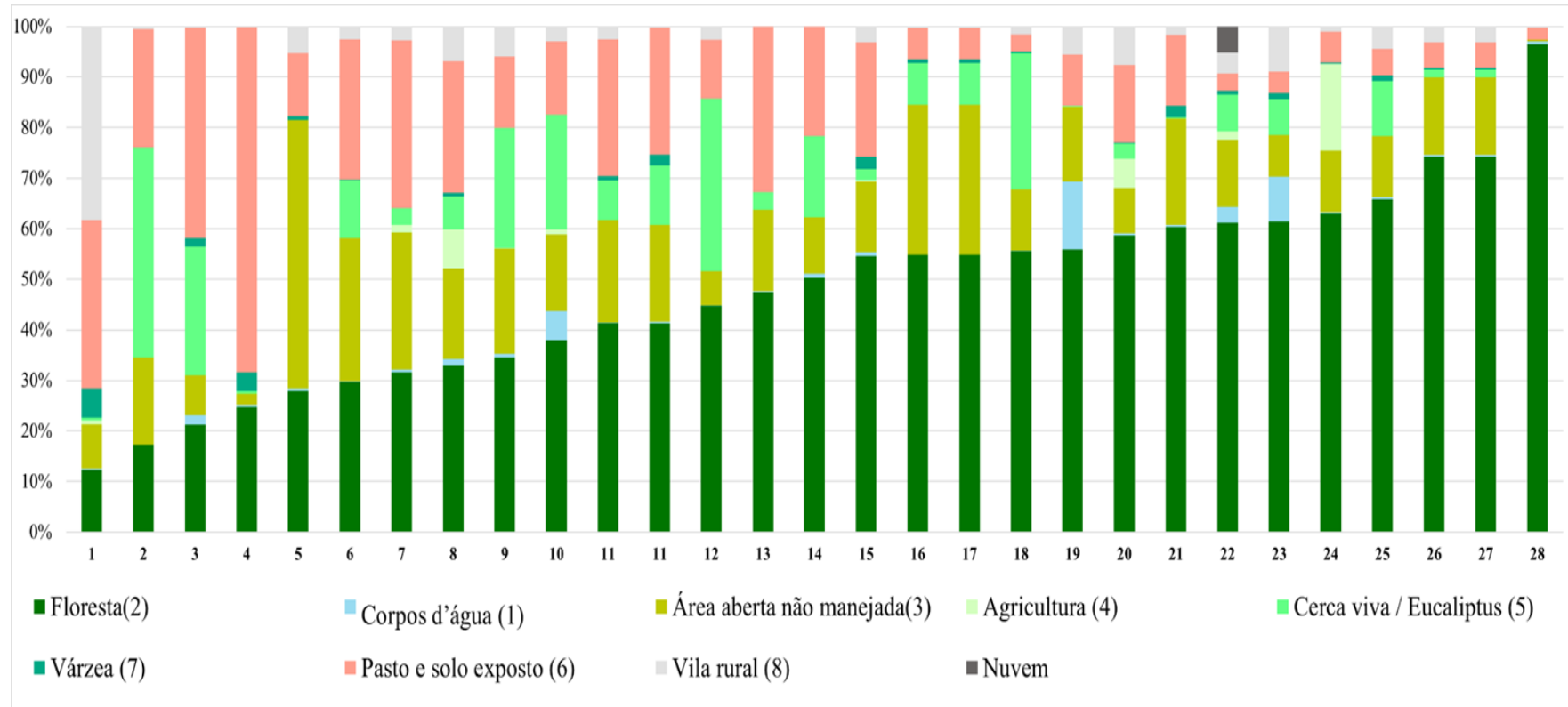


Figura 1: Percentual de cada uso e ocupação nas paisagens, organizadas em ordem crescente de proporção de Floresta. Os usos que podem apresentar algum tipo de recurso ou condição favorável a polinizadores estão em tons de verde.