



UNIVERSIDADE FEDERAL RURAL DE PERNAMBUCO
DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM BIODIVERSIDADE

ISABELLA HEVILY SILVA TORQUATO

**REDES DE INTERAÇÕES ENTRE POLINIZADORES E CULTURAS AGRÍCOLAS
EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

RECIFE – PE

2024

ISABELLA HEVILY SILVA TORQUATO

**REDES DE INTERAÇÕES ENTRE POLINIZADORES E CULTURAS AGRÍCOLAS
EM DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS**

Tese apresentada ao programa de Pós-graduação em Biodiversidade da Universidade Federal Rural de Pernambuco como requisito para obtenção do título de doutorado em Biodiversidade.

Orientadora: Cibele Cardoso de Castro

Coorientadora: Camila Silveira Souza

RECIFE– PE

2024

Dados Internacionais de Catalogação na Publicação
Sistema Integrado de Bibliotecas da UFRPE
Bibliotecário(a): Auxiliadora Cunha – CRB-4 1134

T687r Torquato, Isabella Hevily Silva.
Redes de interações entre polinizadores e culturas agrícolas em diferentes escalas espaciais: Redes de interações entre culturas agrícolas e polinizadores / Isabella Hevily Silva Torquato. – Recife, 2024.
56 f.; il.

Orientador(a): Cibele Cardoso de Castro.
Co-orientador(a): Camila Silveira Souza.

Tese (Doutorado) – Universidade Federal Rural de Pernambuco, Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade, Recife, BR-PE, 2024.

Inclui referências.

1. Polinização. 2. Redes ecológicas. 3. Cultivos agrícolas. I. Castro, Cibele Cardoso de, orient. II. Souza, Camila Silveira, coorient. III. Título

CDD 333.95

ISABELLA HEVILY SILVA TORQUATO

REDES DE INTERAÇÕES ENTRE POLINIZADORES E CULTURAS AGRÍCOLAS EM
DIFERENTES ESCALAS ESPACIAIS

Tese aprovada em ____ de _____ do ano ____.

BANCA EXAMINADORA

Cibele Cardoso de Castro
Orientadora

Patrícia Nunes-Silva
2º examinador

Arthur Domingos de Melo
3º examinador

Pamela Cristina Santana
4º examinador

Natan Messias de Almeida
5º examinador

*“Sempre que olhamos para a vida,
olhamos para redes”*

Fritjof Capra (The web of life)

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo suporte financeiro que viabilizou o desenvolvimento desta tese.

À Universidade Federal Rural de Pernambuco e ao Programa de Pós-Graduação em Biodiversidade pela infraestrutura e recursos disponibilizados.

À minha incrível orientadora, Prof.^a Cibele Cardoso de Castro, pela orientação, amizade, incentivo e apoio ao longo de todas as fases deste trabalho. Agradeço também à minha coorientadora Prof.^a Camila Silveira Souza, por toda colaboração e parceria. As duas são, para mim, grandes inspirações e exemplos de mulheres pesquisadoras.

Aos membros da banca examinadora, tanto da qualificação quanto da defesa, por todas as contribuições para o enriquecimento desta pesquisa.

Aos colegas e professores do Programa de Pós-graduação em Biodiversidade e aos colegas (em especial, Gerlayne, Isabelle e Keyla) do Núcleo de Estudos em Polinização Agrícola (NEPAG) pelo companheirismo e pelas discussões enriquecedoras que tanto contribuíram para a minha formação acadêmica.

Aos meus familiares, principalmente à minha mãe Silvania Lima, agradeço pelo amor, paciência e apoio incondicional em todos os momentos.

À minha companheira Samantha Sales, por todo amor, dengo e bem-querer.

E para finalizar, mas não menos importante, agradeço a todos os meus amigos e amigas pelos momentos de descontração, que também foram essenciais para o desenvolvimento desta tese. Em especial, agradeço ao meu amigo Paulo Felipe, que me conectou ao incrível mundo das redes.

A todos, todas e todes, o meu mais sincero agradecimento.

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO GERAL.....	9
2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA	10
2.1 Interações planta-polinizador.....	10
2.2 Polinização agrícola.....	11
2.3 Redes ecológicas.....	12
2.4 Aplicações da ciência de rede na polinização agrícola	13
CAPÍTULO I	19
Pollinating insects form different modules with Malvaceae crops in a global meta-network	20
CAPÍTULO II.....	31
Cacau e polinizadores: uma fantástica fábrica de chocolate	32
CAPÍTULO III	43
Pollination network of vegetable crops under semiarid climate	44

RESUMO

A polinização é um serviço ecossistêmico crucial para a produção de alimentos. Um dos objetivos da agenda 2030 da ONU é erradicar a fome, garantir a segurança alimentar, melhorar a nutrição e promover a agricultura sustentável. Para isso, é necessário implementar práticas agrícolas resilientes que preservem os ecossistemas e conservem os polinizadores, que são essenciais para as principais culturas alimentares. Através da ciência de redes, esta tese tem como objetivo principal compreender a estrutura das interações entre plantas e polinizadores em diferentes escalas espaciais (global e local) e investigar as principais interações que podem favorecer a polinização de cultivos de importância alimentar e econômica. A tese está estruturada em três capítulos. No Capítulo I, buscamos compreender o padrão das interações entre polinizadores e espécies cultivadas de Malvaceae (algodão, cacau, cupuaçu e quiabo) em escala global por meio de uma meta-rede de interações. Identificamos que a meta-rede de interações Malvaceae-polinizadores possui quatro módulos, cada módulo formado por um cultivo e poucos polinizadores compartilhados. *Apis mellifera* foi a única espécie conectora da rede. Neste capítulo podemos concluir que cada cultura é polinizada por um grupo muito específico de espécies, indicando que a manutenção da produtividade pode ser favorecida pela conservação da diversidade de polinizadores. No Capítulo II, investigamos, através de uma revisão de literatura, a polinização do cacau, descrevendo a distribuição espacial e temporal dos estudos, verificando a distribuição global dos polinizadores (através de uma rede espacial) e identificando os polinizadores-chave para sua produção. 29 artigos foram incluídos nas análises. Os anos das publicações encontradas variaram de 1950 a 2024. Os países que tiveram o maior número de estudos foram Ghana (21%) e Indonésia (17%). A rede registrou um total de 39 links entre 14 países e 13 polinizadores (nove moscas, três formigas e uma abelha). As moscas do gênero *Forcipomyia* foram classificadas como polinizador-chave das flores do cacau. No Capítulo III, objetivamos identificar as interações entre plantas cultivadas co-florentes (abóbora, melancia, melão, maxixe, tomate e pimentão) e abelhas em uma área de agricultura familiar na região semiárida do Brasil e classificar os papéis funcionais das espécies na rede. A rede apresentou estrutura modular, formada por quatro módulos, aparentemente orientados pelos atributos florais. Nenhuma espécie de abelha foi classificada como hub da rede. *Paratrigona incerta* e *Ceratina* sp. foram classificados como hubs de módulos. *Paratrigona incerta* apresentou maior número de interações com culturas, interagindo com todas as culturas, exceto abóbora. *Apis mellifera*, foi a segunda espécie com maior número de interações, estando ligada a todas as Cucurbitaceae. Percebemos, portanto, que as redes de interações entre polinizadores e plantas cultivadas apresentaram estrutura modular independentemente da escala espacial (global ou local) e que a composição dos módulos pode estar relacionada aos atributos florais como tamanho e recursos ofertados. As abelhas nativas apresentam grande potencial para a polinização em áreas agrícolas. As redes de polinização podem constituir um critério importante na tomada de decisões sobre manejo e conservação de polinizadores, uma vez que identificam os polinizadores-chave.

Palavras-chave: Polinização de culturas, serviços ecossistêmicos, ciência de redes

ABSTRACT

Pollination is a crucial ecosystem service for food production. One of the goals of the ONU 2030 agenda is to eradicate hunger, ensure food security, improve nutrition and promote sustainable agriculture. To achieve this, it is necessary to implement resilient agricultural practices that preserve ecosystems and conserve pollinators, which are essential for main food crops. Through network science, this thesis' main objective is to understand the structure of interactions between plants and pollinators at different spatial scales (global and local) and to investigate the main interactions that can favor the pollination of crops of food and economic importance. The thesis is structured into three chapters. In Chapter I, we seek to understand the pattern of interactions between pollinators and cultivated Malvaceae species (cotton, cocoa, cupuaçu and okra) on a global scale through a meta-network of interactions. We identified that the meta-network of Malvaceae-pollinator interactions has four modules, each module formed by a crop and a few shared pollinators. *Apis mellifera* was the only connecting species in the network. In this chapter we can conclude that each crop is pollinated by a very specific group of species, indicating that the maintenance of productivity can be favored by the conservation of the diversity of pollinators. In Chapter II, we investigated, through a literature review, the pollination of cocoa, describing the spatial and temporal distribution of studies, verifying the global distribution of pollinators (through a spatial network) and identifying the key pollinators for their production. 29 articles were included in the analyses. The years of publications found ranged from 1950 to 2024. The countries that had the highest number of studies were Ghana (21%) and Indonesia (17%). The network recorded a total of 39 links between 14 countries and 13 pollinators (nine flies, three ants and one bee). Flies of the genus *Forcipomyia* have been classified as key pollinators of cocoa flowers. In Chapter III, we aimed to identify the interactions between co-flowering cultivated plants (pumpkin, watermelon, melon, gherkin, tomato and pepper) and bees in a family farming area in the semi-arid region of Brazil and classify the functional roles of the species in the network. The network presented a modular structure, formed by four modules, apparently guided by floral attributes. No species of bee was classified as a hub of the network. *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp. were classified as module hubs. *Paratrigona incerta* showed the greatest number of interactions with crops, interacting with all crops, except pumpkin. *Apis mellifera*, was the second species with the highest number of interactions, being linked to all Cucurbitaceae. We realized, therefore, that the networks of interactions between pollinators and cultivated plants presented a modular structure regardless of the spatial scale (global or local) and that the composition of the modules may be related to floral attributes such as size and resources offered. Native bees have great potential for pollination in agricultural areas. Pollination networks can constitute an important criterion in making decisions about pollinator management and conservation, as they identify key pollinators.

Keywords: Crop pollination, ecosystem service, network science

1. INTRODUÇÃO GERAL

Plantas e animais interagem formando redes complexas que proporcionam diversos serviços ecossistêmicos, como a polinização (Windsor, 2022). Ela está ligada ao bem-estar humano através da produção agrícola e segurança alimentar (IPBES, 2016). Cerca de 75% das principais culturas agrícolas tem sua produção aumentada quando submetidas à polinização por animais, especialmente abelhas (Klein *et al.*, 2007). Estima-se que o valor global do serviço ecossistêmico da polinização esteja entre US\$ 235 bilhões e US\$ 577 bilhões anuais (IPBES 2016). No Brasil, estima-se que a polinização relacionada à produção agrícola tem um valor anual de US\$ 12 bilhões (Giannini *et al.* 2015).

Exemplo de cultivos economicamente importantes, que são dependentes e/ou beneficiados pela polinização, são espécies da família Malvaceae, que inclui importantes commodities globais como o cacau e o algodão, e de Cucurbitaceae (por exemplo, abóboras, melancias e melões) e Solonaceae (tomates, pimentões e pimentas), que constituem as principais famílias de hortaliças, possuindo grande importância econômica (Giannini *et al.* 2015). As evidências de declínio das populações de polinizadores, ou crise global dos polinizadores (Potts *et al.* 2010; Potts *et al.* 2019), devido a redução e perda de habitats, espécies invasoras, práticas agrícolas agressivas e mudanças climáticas globais (Khalifa *et al.*, 2021), levantaram preocupações sobre possíveis impactos na polinização de culturas agrícolas e, consequentemente, na produção de alimentos (Gianini *et al.*, 2015; Mashilingi *et al.*, 2022).

Em um planeta em profunda e rápida transformação, e com a população humana em franco aumento, há a necessidade urgente de estabelecer medidas efetivas para a proteção de polinizadores e seus habitats. Para isso, é necessário entender os papéis ecológicos desempenhados pelas espécies de polinizadores (Blüthgen, 2012). A identificação e a compreensão de padrões das comunidades de plantas e polinizadores têm sido impulsionadas pela abordagem de redes ecológicas (Bascompte; Jordano 2007; Vizentin-Bugoni *et al.* 2018). No caso de espécies cultivadas, as redes de polinização podem constituir um critério importante na tomada de decisões sobre manejo e conservação de polinizadores, uma vez que identificam polinizadores-chave (Hass *et al.* 2018).

Existem diferentes formas de coletar dados de interações planta-polinizador para construção de redes como, por exemplo, por meio de levantamento bibliográfico sistemático para a coleta de dados secundários (Nascimento *et al.*, 2020; Guimarães *et al.*, 2021), ou por registro direto das interações observadas em campo (Chakraborty *et al.*, 2020; Howlett *et al.*, 2020). As meta-redes, ou seja, redes construídas a partir de dados secundários e que incluem diferentes localidades, nos permite explorar as interações em escalas espaciais e temporais mais amplas. As redes a partir de observações naturalísticas nos permitem investigar as interações

no nível de comunidades. As duas formas apresentam vantagens e desvantagens, e o método a ser adotado depende da pergunta da pesquisa. No entanto, ambas nos permitem identificar padrões de interações e polinizadores-chave para a produção agrícola.

Os três objetivos principais desta tese representam os três capítulos: 1) Compreender a estruturação da rede de interações entre polinizadores e espécies cultivadas de Malvaceae em escala global por meio de uma meta-rede; 2) Analisar as pesquisas sobre polinização do cacau, descrevendo a distribuição espacial e temporal dos estudos identificando a distribuição global dos polinizadores e identificando os polinizadores-chave para sua produção; 3) Identificar as interações entre plantas cultivadas co-florescentes (abóbora, melancia, melão, maxixe, tomate, e pimentão) e abelhas em uma área de agricultura familiar na região semiárida do Brasil e classificar os papéis funcionais das espécies na rede.

2. FUNDAMENTAÇÃO TEÓRICA

2.1 Interações planta-polinizador

As populações naturais não ocorrem de maneira isolada. Todas as espécies do planeta interagem de forma direta e/ou indireta umas com as outras (Jordano *et al.*, 2006; Andresen, Arroyo-Rodríguez, Escobar, 2018). Este conjunto de interações bióticas é considerada uma das pedras angulares que moldaram evolutivamente células, organismos, populações, comunidades e ecossistemas (Margulis; Fester, 1991). Assim, as interações entre espécies desempenham um papel fundamental na evolução da biodiversidade, na estruturação e dinâmica das comunidades bióticas e no funcionamento dos ecossistemas (Thompson 1999; Tylianakis *et al.* 2008; Mittelbach 2012; Velend 2016).

Considerando a complexa rede de interações supracitada, a conservação da biodiversidade não deve ser focada apenas nas espécies, mas deve considerar também a manutenção de interações e funções ecossistêmicas (Blüthgen, 2012), tais como as interações entre plantas e animais, nas quais a polinização está incluída.

A polinização biótica é uma interação planta-animal fundamental para a preservação da diversidade de plantas e estabilidade dos ambientes naturais e agrícolas (Maués, 2014). Consiste na transferência de grãos de pólen das anteras de uma flor para os estigmas dessa ou de outra flor, podendo resultar na fertilização do óvulo ou óvulos e formação de frutos e sementes (Dafni, 2005). A conquista dos ambientes terrestres pelas plantas com flores esteve, sem dúvida, relacionada aos resultados de suas interações com os animais (Aguiar, 2021). Cerca de 300.000 espécies de Angiospermas são polinizadas por animais (Ollerton, 2011), e estima-se que 350.000 espécies de animais vertebrados e invertebrados estão envolvidas nessas interações

(Ollerton, 2017). As histórias dessas interações estão repletas de adaptações e co-adaptações que se desenrolaram gradual e lentamente ao longo do tempo evolutivo (Thompson, 2012).

2.2 Polinização agrícola

A polinização fornece muitos benefícios aos seres humanos, sendo considerada um serviço ecossistêmico regulatório (promovendo manutenção e a variabilidade genética de populações de plantas), de provisão (garantindo o fornecimento confiável e diversificado de frutos, sementes, mel, entre outros) e cultural (promoção de valores culturais relacionados ao conhecimento tradicional; Wolowski *et al.* 2019)

O potencial da polinização como serviço ecossistêmico pode ser ressaltado quando associado à produção de alimentos (IBPES, 2016). Um dos objetivos da agenda 2030 da ONU é erradicar a fome, alcançar a segurança alimentar, melhorar a nutrição e promover a agricultura sustentável. Dentre as múltiplas atividades desenvolvidas para alcançar tal objetivo está a implementação de práticas agrícolas resilientes, que aumentem a produtividade e a produção impactando minimamente o ambiente e, portanto, ajudando a manter os ecossistemas. Tais ações estão, conseqüentemente, relacionadas à conservação dos polinizadores, visto que estes beneficiam a produção das principais culturas do mundo usadas diretamente para alimentação humana (Klein *et al.* 2007).

A melhoria da produção provida pelos polinizadores pode ser observada tanto em frutos (número, peso, tamanho, cor, composição química de interesse comercial e nutricional) quanto em sementes (número, peso, tamanho, composição química e potencial de germinação; Brittain *et al.*, 2014). Sementes resultantes da polinização por animais fornecem altas proporções de muitos minerais e vitaminas essenciais, incluindo vitaminas A, C e E, e vários carotenóides (Ollerton, 2021).

Mesmo culturas que possuem autofecundação espontânea podem ser beneficiadas pela polinização e diversidade de polinizadores (Klein *et al.*, 2020). A diversidade funcional de polinizadores melhora a produção agrícola porque inclui diferentes morfologias (por exemplo, tamanho corporal, quantidade e localização de pelos, tamanhos de glossas, dentre outros) e comportamentos (por exemplo, estratégias de forrageamento e comportamento na flor) dos polinizadores, os quais se complementam (Garibaldi *et al.*, 2013).

A polinização é, portanto, um serviço ambiental de grande relevância para a manutenção da integridade dos ecossistemas e para a sustentabilidade da agricultura, necessitando que haja maior atenção no manejo agrícola e nas ações para a conservação dos polinizadores (Sigrist *et al.* 2017). É importante que as informações sobre o papel da polinização por insetos sejam divulgadas para agricultores de todo o mundo (IBPES, 2016).

2.3 Redes ecológicas

As redes ecológicas descrevem as interações entre espécies em diferentes processos ecológicos, como predação e parasitismo, competição e facilitação, ou interações mutualísticas como dispersão de sementes e polinização (Dehling, 2018). Na Ecologia, esta ferramenta tem auxiliado cada vez mais nos estudos da estrutura das interações entre espécies nas comunidades, incluindo plantas e polinizadores, permitindo uma série de investigações antes limitadas pela ausência das ferramentas matemáticas e softwares adequados (Jordano, Bascompte, Olesen, 2003; Bascompte e Jordano, 2014). Estudar sistemas planta-polinizadores como redes ecológicas, por exemplo, permite a investigação da estrutura e a dinâmica desses complexos conjuntos interativos e facilita a compreensão de fenômenos em nível de sistema que não podem ser inferidos olhando para os componentes de uma comunidade isoladamente (Bascompte, 2009).

As redes são comumente representadas como matrizes ou grafos que consistem em nós ou vértices (que representam as espécies) e arestas (representa a relação entre as espécies). As redes podem ser binárias, se consideramos apenas presença ou ausência da interação, ou ponderadas, se alguma medida da intensidade for atribuída a cada interação observada (Freitas et al, 2014).

Muitas métricas estão disponíveis para caracterizar padrões de interação nos níveis de nó e rede (Costa *et al.* 2007). A escolha da métrica depende dos padrões e questões que estão sendo estudadas. As métricas mais comuns para se descrever a estrutura de redes ecológicas são conectância, aninhamento e modularidade. A conectância é dada pela razão entre o número de interações existentes e o número total de interações possíveis na rede, medindo o quanto as espécies estão ligadas na comunidade (Jordano *et al.*, 2006). O aninhamento mede quanto o conjunto de interações dos vértices (nós) menos conectados é um subconjunto das interações dos vértices mais conectados (Bascompte; Jordano, 2007). A modularidade mensura o quanto as espécies formam subgrupos com densidade de interação interna mais alta do que externa (Guimarães, 2020). As análises de modularidade podem fornecer informações sobre o nível de especialização nas comunidades em relação às afinidades das interações (Vázquez *et al.* 2009).

A distribuição das ligações entre as espécies na rede pode ser analisada através da distribuição de graus, que descreve com que frequência uma espécie com certo número interagentes ocorre em uma rede (Jordano; Bascompte; Olesen, 2003). Nas redes ecológicas, esta distribuição geralmente tem a forma de uma lei de potência ou distribuição de lei de potência truncada, o que significa que a maioria das espécies tende a ter poucos parceiros de interação, enquanto apenas um pequeno número de espécies – chamadas hubs ou supergeneralistas – tem muitas interações (Vázquez; Aizen 2004; Bascompte; Jordano 2014).

Métricas de centralidade como Closeness e Betweenness também podem ser utilizadas para identificar espécies importantes nas redes. Closeness centrality (CC) mensura a proximidade de uma espécie com todos os outros nós da rede (Freeman, 1978). Betweenness centrality descreve a importância de uma espécie como conectora entre as diferentes partes da rede (Freeman, 1977). As métricas de centralidade têm sido utilizadas para identificar possíveis espécies-chave em redes ecológicas (Delmas, *et al.* 2018). Cabe ressaltar que as análises das redes de interações são apenas uma abordagem para estudar a complexidade das relações das espécies dentro da teia da vida.

2.4 Aplicações da ciência de rede na polinização agrícola

A ciência de redes, que tem sua origem na matemática (teoria de grafos - Euler, 1736), possui inúmeras aplicações em diferentes áreas do conhecimento, como física, redes de computadores, redes sociais, entre outros (Newman, 2004). Desde 1970, os trabalhos e grupos de pesquisadores que utilizam conceitos de redes em análises ecológicas cresceram significativamente, criando um novo campo de estudos ecológicos (Heleno *et al.*, 2014). Nesses estudos, o foco principal são as interações entre as espécies, complementando os estudos clássicos de comunidades, que se concentram nos organismos. Através da análise de redes é possível identificar grupos de espécies-chave para a resistência e resiliência das redes em diferentes condições ambientais (Olesen *et al.*, 2007).

Os estudos sobre redes de interações planta-polinizador têm se concentrado principalmente em ambientes naturais (Queiroz *et al.* 2020; Dáttilo *et al.* 2015). Entretanto, nos últimos anos, a ciência de rede começou a ser utilizada também para estudar as interações em ambientes agrícolas. Hass *et al.* (2018) aplicaram a ciência de redes para investigar como a paisagem influencia as interações polinizadores e plantas floridas em áreas de agrofloresta e em áreas de plantações de arroz nas Filipinas. Os autores relataram que os ambientes agroflorestais possuem comunidades de polinizadores funcionalmente mais diversas do que em áreas de plantações isoladas, bem como redes mais estáveis de visitação de polinizadores. Assunção (2021) avaliou a estrutura da rede de interações entre tomateiro, plantas espontâneas e abelhas, e como a rede responde a cenários distintos de perda de espécies. Neste estudo, foi identificado que a rede apresentou estrutura modular e que algumas plantas espontâneas conectoras desempenham um papel central na estabilidade da rede de interações.

Chakraborty *et al.*, (2021) utilizaram métricas de rede para identificar espécies de plantas agrícolas e não agrícolas adequadas para o enriquecimento de polinizadores em agroecossistemas no nordeste da Índia. Os autores descobriram que as plantas cultivadas foram mais importantes na manutenção das redes planta-polinizadores do que as plantas não agrícolas.

O estudo conduzido por Allassino *et al.* (2023) avaliou a relação entre a centralidade das culturas nas redes de interação planta-polinizador e a produção de sementes. Os resultados mostraram que a centralidade das culturas está positivamente associada à produção de sementes agrícolas e sugerem que a utilização de métricas de redes de interação ecológica em sistemas agrícolas pode ser útil para conceber planos de gestão agronômica e aumentar o rendimento das culturas.

Alguns estudos utilizaram dados globais, disponíveis na literatura, para avaliar através de meta-redes os padrões de interações entre polinizadores e cultivos de importância econômica, por exemplo, Leguminosas (Paulino *et al.*, 2021) e Solonaceae (Souza; Torquato; Castro, 2024). A aplicação da ciência de redes é, portanto, uma abordagem promissora para compreender a estrutura das interações entre plantas e polinizadores em diferentes escalas espaciais e investigar as principais interações que podem favorecer a polinização dos cultivos.

Referências

- Aguiar, C. (2021). **Evolução das plantas**. Imprensa Nacional Casa da Moeda. Lisboa
- Allasino, M. L., Haedo, J. P., Lázaro, A., Torretta, J. P., & Marrero, H. J. (2023). Positive relationship between crop centrality and pollination service. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 343, 108279.
- Andresen, E., Arroyo-Rodríguez, V., Escobar F. (2018). **Tropical Biodiversity: The Importance of Biotic Interactions for Its Origin, Maintenance, Function, and Conservation**. In: Ecological Networks in the Tropics. An Integrative Overview of Species Interactions from Some of the Most Species-Rich Habitats on Earth (Dáttilo, W., Rico-Gray V.) © Springer International Publishing
- Assunção, R. M. (2021). Interações ecológicas planta-abelha em agroecossistemas orgânicos em diferentes escalas espaciais. Dissertação (Mestrado em Ecologia) – Instituto de Ciências Biológicas; Universidade de Brasília, Brasília
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annu Rev Ecol Evol Syst** 38:567–593
- Bascompte J (2009) Disentangling the web of life. **Science** 325:416–419
- Bascompte, J., Jordano, P. (2014) **Mutualistic Networks**. Princeton University Press
- Blüthgen N. (2012). Interação plantas-animais e a importância funcional da biodiversidade. In: **Ecologia das interações plantas-animais: uma abordagem ecológico-evolutiva** (Del-Claro K, Torezan-Silingardi HM, orgs. Rio de Janeiro: Technical Books, 261-272
- Brittain, C., Kremen, C., Garber, A., & Klein, A. M. (2014). Pollination and plant resources change the nutritional quality of almonds for human health. **PloS one**, 9(2), e90082.

- Chakraborty, P., Chatterjee, S., Smith, B. M., & Basu, P. (2021). Seasonal dynamics of plant pollinator networks in agricultural landscapes: how important is connector species identity in the network?. **Oecologia**, 196(3), 825-837. <https://doi.org/10.1007/s00442-021-04975-y>
- Costa, L. F., Rodrigues, F. A., Travieso G, Villas Boas, P.R, (2007): Characterization of complex networks: A survey of measurements, **Advances in Physics**, 56:1, 167-242
- Dafni, A.; Kevan, P. G.; Husband, B. C (2005). **Practical pollination biology**. Enviroquest Ltd, Cambridge
- Dáttilo, W., Aguirre, A., Quesada, M., & Dirzo, R. (2015). Tropical forest fragmentation affects floral visitors but not the structure of individual-based palm-pollinator networks. **PloS one**, 10(3), e0121275.
- Dehling, D. M. (2018) **The Structure of Ecological Networks**. In: **Ecological networks in the tropics** © Springer International Publishing
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Poisot, T. (2018). Analysing ecological networks of species interactions. **Biological Reviews**, 94(1), 16-36.
- Dunne, J. A., Williams, R. J., & Martinez, N. D. (2002). Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology letters**, 5(4), 558-567.
- Freitas, L, Vizentin-Bugoni J., Wolowski, M. *et al.* (2014) **Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades**. In: *Biologia da polinização* (Rech, A.R *et al.*), Ceres Belchior. – Rio de Janeiro: Projeto Cultural
- Freeman, L. C. (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. **Sociometry**, 35-41.
- Freeman, L. C. (1978). Centrality in social networks conceptual clarification. **Social Networks** 1, 215–239.
- Giannini T.C. (2015). The Dependence of Crops for Pollinators and the Economic Value of Pollination in Brazil. **J. Econ. Entomol.** 108(3): 849–857
- Guimarães, P. R. J. (2020). The Structure of Ecological Networks Across Levels of Organization. **Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.** 51:433–60
- Guimarães, M. M., Souza, C. S., Sigrist, M. R., Miliato, K. B. M., & Maia, F. R. D. (2021). Assessment of interactions between oil flowers and floral visitors in world biomes. **Biological Journal of the Linnean Society**, 134(2), 366-380.
- Hass, A. L., Liese, B., Heong, K. L., Settele, J., Tschardt, T., & Westphal, C. (2018). Plant-pollinator interactions and bee functional diversity are driven by agroforests in rice-dominated landscapes. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 253, 140-147.

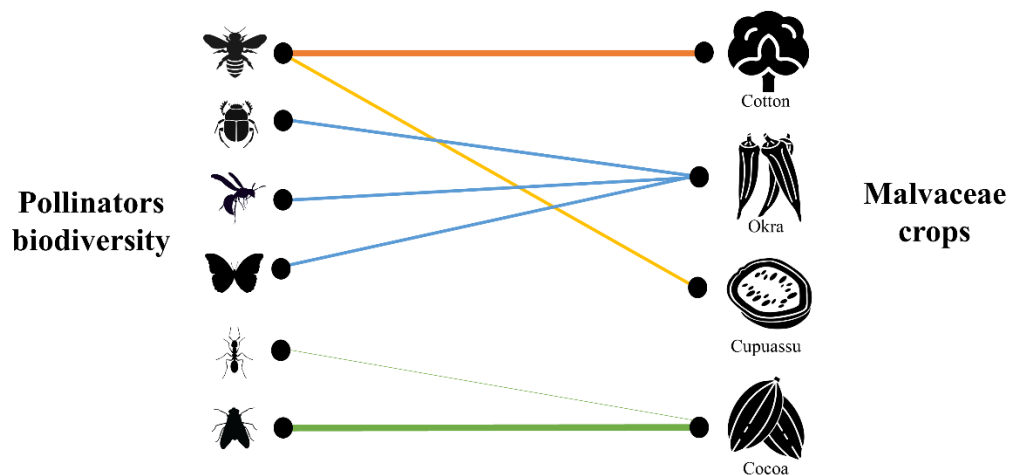
- Heleno R, Garcia C, Jordano P et al (2014) Ecological networks: delving into the architecture of biodiversity. **Biol Lett** 10:20131000
- Howlett, B. G., Todd, J. H., Willcox, B. K., Rader, R., Nelson, W. R., Gee, M., ... & Davidson, M. M. (2021). Using non-bee and bee pollinator-plant species interactions to design diverse plantings benefiting crop pollination services. In *Advances in ecological research*. 64, pp. 45-103). Academic Press.
- IPBES (2016). The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy. **Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production**. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. **Ecol Lett** 6:69–81.
- Jordano P, Bascompte J, Olesen J.M. (2006). The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In: Waser NM, Ollerton J (eds) **Plant-pollinator interactions: from specialization to generalization**. The University of Chicago Press, Chicago, 173–199
- Khalifa, S.A.M.; Elshafiey, E.H.; Shetaia, A.A.; *et al.* (2021). Bee Pollination and Its Economic Value for Crop Production. **Insects**, 12, 688. <https://doi.org/10.3390/insects12080688>
- Klein, A.M.; Vaisse re, B.E.; Cane, J.H. *et al.* (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. **Proc. R. Soc. B**, 274, 303–313
- Klein, A.M. *et al.* (2020). **A Poliniza  o Agr cola por Insetos no Brasil: Um Guia para Fazendeiros, Agricultores, Extensionistas, Pol ticos e Conservacionistas**. Albert-Ludwigs University Freiburg, Nature Conservation and Landscape Ecology
- Margulis L, Fester R (1991). **Symbiosis as a source of evolutionary innovation: speciation and morphogenesis**. MIT Press, Cambridge
- Mashilingi, S. K., Zhang, H., Garibaldi, L. A., & An, J. (2022). Honeybees are far too insufficient to supply optimum pollination services in agricultural systems worldwide. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, 335, 108003. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2022.108003>
- Mau es M.M. (2014) Economia e poliniza  o: custos, amea as e alternativas. In: **Biologia da Poliniza  o**. (Rech AR, Agostini K, Oliveira PE, Machado IC, eds), 461-481
- Mittelbach GG. (2012) **Community ecology**. Sinauer, Sunderland
- Nascimento, V.T., Agostini, K., Souza, C.S., Maruyama, P.K. 2020. Tropical urban areas support highly diverse plant-pollinator interactions: an assessment from Brazil. **Landscape Urban Plan**. 198:1-9

- Newman M. (2004) Analysis of weighted networks. **Physical review**, 70, 5, 056-131
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). **The modularity of pollination networks**. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 19891–19896
- Ollerton J, Winfree R, Tarrant S. (2011) How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos** 120:321326
- Ollerton J. (2017) Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. **Annu Rev Ecol Evol Syst** 48:353–376
- Ollerton J. (2021) **Pollinators & Pollination: Nature and Society**. Pelagic Publishing
- Paulino, C. D. S., C. S. Souza, E. Santa-Martinez, N. M. Almeida, and C. C. Castro. 2022. Global meta-network of legume crops and floral visitors reveals abundance of exotic bees. **Journal of Applied Entomology** 146 (3):252–61.
- Potts, S.G.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; *et al.* (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. **Trends in Ecology and Evolution**, 25, 6, 345–353
- Queiroz, J. A., Diniz, U. M., Vázquez, D. P., Quirino, Z. M., Santos, F. A., Mello, M. A., & Machado, I. C. (2021). Bats and hawkmoths form mixed modules with flowering plants in a nocturnal interaction network. **Biotropica**, 53(2), 596-607.
- Sánchez-Bayo, F., Wyckhuys, K.A.G. (2019) Worldwide Decline of the Entomofauna: A Review of Its Drivers. **Biological Conservation**, 232, 8-27
- Sigrist MR, Aoki C, Souza CS, Laroca S, Maier JE, Vicente MR, Oda FH, Consolaro HN (2017) Listagem da entomofauna antófila do estado de Mato Grosso do Sul, Brasil. Iheringia, **Série Zoologia** 107(SUPL.): 1-15.
- Solé RV, Montoya JM (2001) Complexity and fragility in ecological networks. **Proc R Soc B** 268:2039–2045
- Souza, G. T., Torquato, I. H. S., & Castro, C. C. (2024). Understanding the relations between Solanaceae crops and their pollinators: a global meta-network. **Plant Biology**, 26(2), 157-165.
- Thompson JN (1999). The evolution of species interactions. **Science**, 284:2116–2118
- Thompson RM, Brose U, Dunne JA *et al.* (2012) Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. **Trends Ecol Evol** 27:689–697
- Tylianakis JM, Didham RK, Bascompte J *et al.* (2008) Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. **Ecol Lett** 11:1351–1363
- Vázquez DP, Aizen MA (2004) Asymmetric specialization: a pervasive feature of plant–pollinator interactions. **Ecology** 85:1251–1257

- Vázquez DP, Bluthgen N, Cagnolo L, Chacoff NP (2009) Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Ann Bot** 103:1445–1457
- Vellend M. (2016) **The theory of ecological communities**. Princeton University Press, Princeton
- Vizentin-Bugoni J, Maruyama PK, de Souza CS et al (2018) Plant-pollinator networks in the tropics: a review. In: **Ecological networks in the tropics**, © Springer International Publishing, 73–91.
- Wolowki *et al.* BPBES/REBIPP (2019) **Relatório temático sobre Polinização, Polinizadores e Produção de Alimentos no Brasil**. 1ª ed., São Carlos, SP: Editora Cubo
- Zameer, S., Ali, M., Sajjad, A., Saeed, S., Matloob, A., Bashir, M. A., Alajmi, R. a, Hargis, B. M. Mohamed, H, Alamri, S., Atta, S. (2022). Foraging behavior and visit optimization of bumblebees for the pollination of greenhouse tomatoes. **Journal of King Saud University - Science**, 34, 101744.

CAPÍTULO I

POLLINATING INSECTS FORM DIFFERENT MODULES WITH MALVACEAE CROPS IN A GLOBAL METANETWORK



Publicado no periódico: Agroecology and Sustainable Food Systems

Fator de impacto: 2.6 (2022)

Qualis: A2

Normas do periódico:

<https://www.tandfonline.com/action/authorSubmission?show=instructions&journalCode=wjsa21>

Pollinating insects form different modules with Malvaceae crops in a global meta-network

Isabella Hevily Silva Torquato^a, Camila Silveira de Souza^b, and Cibele Cardoso Castro^{a,c}

^aBiologia, Universidade Federal Rural do Pernambuco, Recife, Brazil; ^bBiologia, Universidade Estadual de Montes Claros, Montes Claros, Brazil; ^cAgronomy, Universidade Federal do Agreste de Pernambuco, Garanhuns, Brazil

ABSTRACT

This study aims to build a global meta-network of interactions between Malvaceae crops (cocoa, cupuassu, cotton and okra) and their pollinators. The network structure was described by connectivity and modularity, and centrality metrics were used to analyze the role of species. A total of 217 pollinator species was recorded, distributed in four orders. The network has four modules, low connectance ($C = 26\%$) and a high modularity ($Q = 0.58$). *Apis mellifera* was the only network connector species. Each crop is pollinated by a very specific group of species, indicating that productivity maintenance may be favored by the conservation of pollinators diversity.

KEYWORDS

Pollination; insects; ecosystem services; modularity; agriculture; Malvaceae

SUSTAINABLE DEVELOPMENT GOALS

SDG 11: Sustainable cities and communities; SDG 13: Climate action; SDG 15: Life on land

Introduction

Studying complex communities of interacting species based on network science has significantly contributed to the understanding of ecological systems (Luna and Dáttilo 2021), such as those related to pollination. The network approach reveals the connections among species and their strength (Bascompte and Jordano 2007), as well as the patterns and organizing processes in communities of plants and pollinators (Vizentin-Bugoni et al. 2018). In the case of crop species, pollination networks may constitute an important criterion in decision-making on management and conservation of pollinators, because they can identify key-stone and understudied pollinators. Although several studies have investigated the pollination of specific crops, only a few synthesize the global data by using a meta-network approach (e.g., Paulino et al. 2022; Souza, Torquato, and Castro 2024).

Pollinators represent a key ecosystem service for the maintenance of plant communities and agricultural production (Osterman et al. 2021). These animals contribute to around 75% of global agricultural production (Klein et al. 2007), which corresponds to up to 40% of the nutrient supply for humanity worldwide (Porto et al. 2020). The global economic value of pollination is estimated at between US\$235 and 577 billion annually (IPBES 2016). Although essential for food security, pollinators' populations are declining globally, as a result of global warming, habitat reduction and loss, competition with invasive species, pathogens, and pesticides (Potts et al. 2010, 2016). Consequently, there has been growing concern about the impacts of pollinators' decline on global food production (Giannini et al. 2015; Mashilingi et al. 2022), since even autogamous crops' yield benefits from animal pollination, including nutritional value and shelf life (Baronia 2021; Klein et al. 2020). Therefore, it is broadly accepted that greater attention is needed in the comprehension of the relations between crops and pollinators (FAO 2016; IPBES 2016).

Examples of crops that are dependent on and/or benefit from pollination are those from the Malvaceae family, i.e., the commodities cocoa *Theobroma cacao* L. and cotton *Gossypium hirsutum* L., as well as cupuassu *Theobroma grandiflorum* (Willd. ex Spreng.)

K. Schum and okra *Abelmoschus esculentus*(L.) Moench. The presence of pollinators is essential for cocoa and cupuassu production, while cotton and okra production are moderately dependent on animal pollination (Klein et al. 2020). Considering the relevance of pollination for Malvaceae crops and the economic value that pollination can represent for their production, this study aimed to integrate data on pollination of Malvaceae crops and build a global pollination network to answer the following questions: (1) How are studies distributed through time and space? (2) How are plant-pollinator interactions structured, and (3) What are the roles of species and the functional groups of pollinators?

Materials and methods

Data on interactions recorded between Malvaceae crops and their pollinators were obtained through a systematic review of studies available in the scientific repositories Web of Science (www.webofknowledge.com), Scopus (www.scopus.com) and Google Scholar (www.scholar.google.com), without restriction of year. We used the following search string: (“popular name” OR “scientific name”) AND (“pollination” OR “pollinator” OR “floral visitor” OR “floral biology” OR “breeding system”). The economically relevant Malvaceae crops were identified at FAOFAST (Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database 2022), i.e., cocoa *Theobroma cacao*, cupuassu *Theobroma grandiflorum*, cotton *Gossypium hirsutum* and okra *Abelmoschus esculentus*. The inclusion criterion of studies was that studies clearly identified pollinator species at the species level (to avoid the inclusion of duplicates in the network analysis). From each selected study we extracted the country of data collection, year of publication, plant, and pollinator species. Scientific names of plants were checked in the SpeciesLink (<http://inct.splink.org.br/>) and those of pollinators in the Moure’s Bee Catalog (moure.cria.org.br/).

We used the Chi-square test to compare whether there was a difference in the number of studies carried out in tropical and temperate regions. Interactions data were organized in a binary matrix, with pollinators as columns and plants as rows, and cells filled with 1 when an interaction was recorded and 0 otherwise (Supplementary Information S1). A plant-pollinator interaction meta-network (Araujo et al. 2018; Paulino et al. 2022) was built using the matrix data. This type of meta-network is extremely important for summarizing and illustrating a large data set, as it allows identifying more representative species and assessing the pattern of interactions in a broader context.

The meta-network structure was described by calculating the connectance (C) and modularity (Q). The connectance is given by the ratio between the number of existing interactions and the total number of possible interactions in the network; it measures how much the species are connected in the community (Jordano, Bascompte, and Olesen 2006). Modularity assesses the extent to which species form subgroups with higher internal than external interaction density. This metric is a good proxy for ecological concepts such as guild and functional group (Araujo et al. 2018; Olesen et al. 2007). We used the binary modularity maximization algorithm DIRTLPAB+ (Beckett 2016), estimated with the computeModules function in the Bipartite package in the R program (RCore Team 2022).

As network metrics can be affected by intrinsic characteristics, such as the number of interacting species and sampling from different studies (Blüthgen, Menzel, and Blüthgen 2006; Fründ, McCann, and Williams 2016; Vizentin-Bugoni et al. 2016), the significance of the observed modularity was assessed by comparison with a null model. We use the Shuffles.web binary null model, which limits the connectance of the matrices. The 95% confidence interval for the modularity metric (DIRTLPAB+) was estimated from 1000 dummy values, with a metric value being considered significant if the confidence intervals did not

overlap (0.025–0.975).

To analyze the role of each species in the network, the following centrality metrics were used: 1) Degree, or number of interactions, which analyzes how much it is connected with the others and, consequently, its influence upon others (Jordano, Bascompte, and Olesen 2003), and 2) Betweenness, which describes the importance of a species in connecting other species in the net (Freeman 1977). The centrality metrics contribute to identifying which are the key species of the network and were calculated using the Bipartite package in the R software.

A Chi-square test was used to evaluate the association among species' roles in the network, and among functional groups of pollinators across modules. The proportion/contribution of each functional group to each module was illustrated graphically using Pearson residuals from the Chi-square test with the corplot package in R (Wei and Simko 2017).

Results

Sixty-four studies met the inclusion criteria (Supplementary Information S2) and were published between 1972 and 2022, with the highest number between 2010–2019 (30 studies or 48.67%, Figure 1). The studies were carried out on almost all continents, except Europe and Antarctica (Figure 1), with a significant difference between tropical (62.5%) and temperate regions (37.5%; $\chi^2 = 7.437$; $df = 1$; $p < 0.001$; Figure 1b). Cotton was the crop with the highest number of investigations (40.625%), followed by okra (29.69%), cocoa (21.87%) and cupuassu (7.81%).

A total of 217 pollinator species were recorded, distributed in four orders, with Hymenoptera being the most representative (69.72%), followed by Diptera (19.26%), Lepidoptera (6.88%) and Coleoptera (4.12%). Bees constituted the most frequently recorded group (56.88%). The network had a low connectance value ($C = 26\%$) and a significant modularity value ($Q = 0.58$, $p < 0.001$ for null models), being formed by four modules (Figure 2a), where module III is disconnected from the others. Regarding the relationship of the modules ($\chi^2 = 215.85$, $df = 15$, $p\text{-value} < 2.2e-16$) with the functional groups of pollinators (Figure 2b), it was observed that module I is composed of okra and is more strongly related to beetles, wasps and butterflies; module II includes cotton and is strongly related to bees; module III, associated with cocoa, has a strong relationship with dipterans and ants and module IV contains cupuassu and is associated only with bees.

Cotton had the highest number of degrees' distributions (124 interactions, Figure 3a) and the highest intermediate centrality value (betweenness = 1.0, Figure 3b). Among the pollinators, the bee *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 showed the highest degree (three interactions, Figure 3) and was not connected only to module III (cocoa). It also had the highest network centrality value among pollinators (betweenness = 0.23).

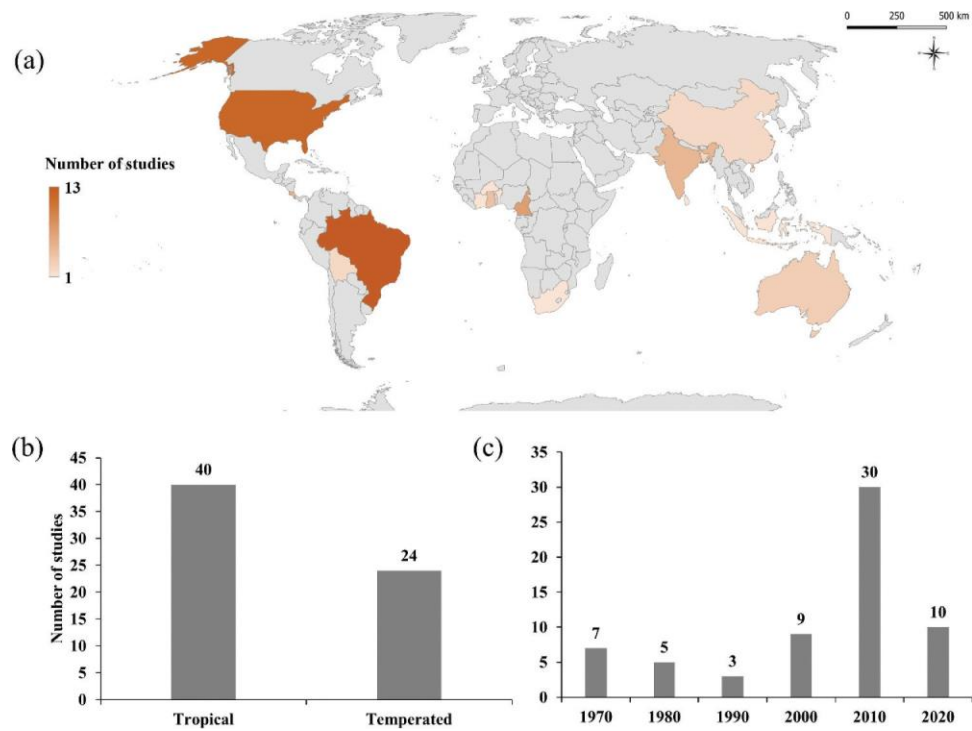


Figure 1. Worldwide distribution and number of studies by decades focusing on pollination of economically important Malvaceae.

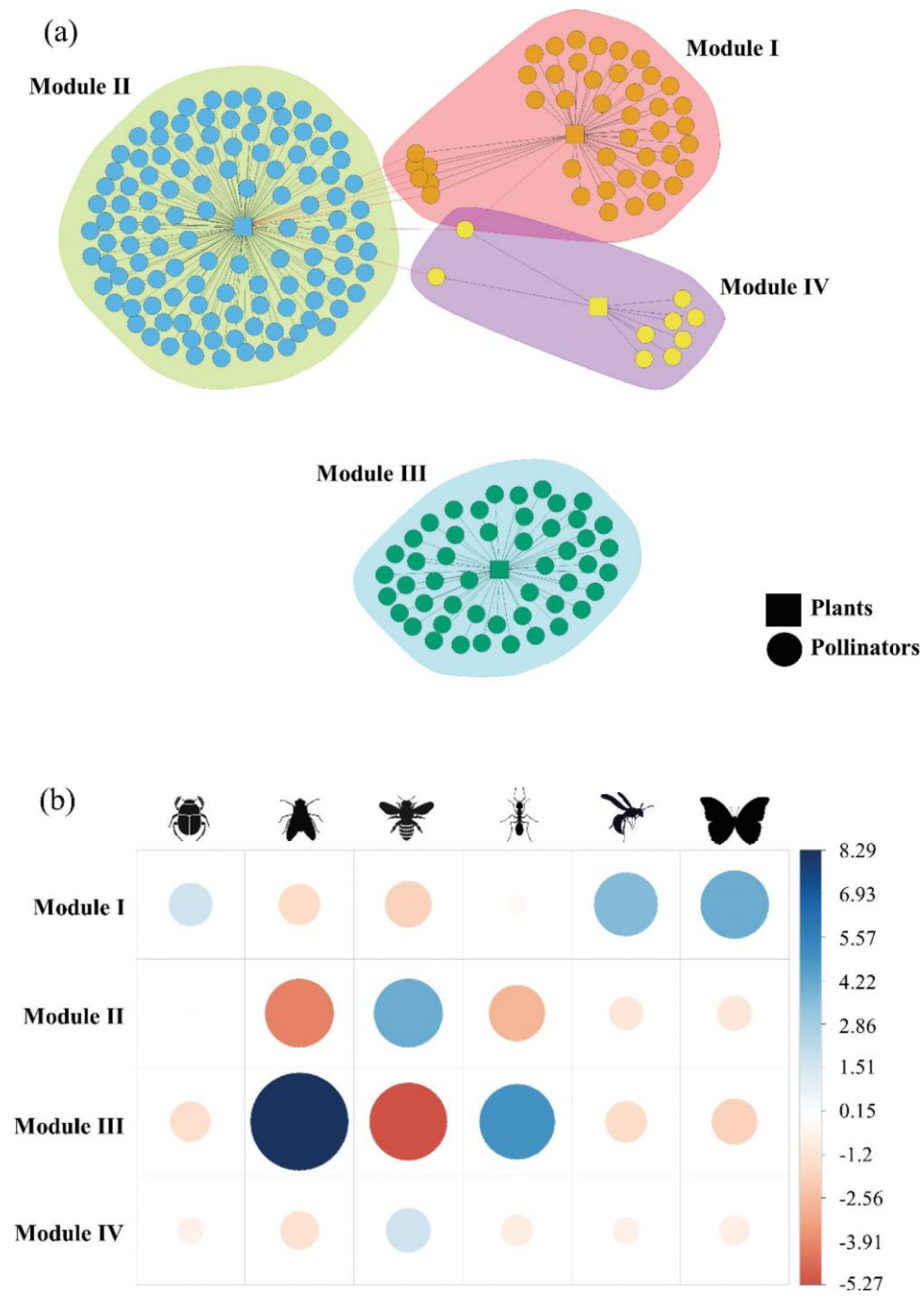


Figure 2. Network of interactions (A) and correlation graph showing the power of association of the composition of pollinator groups and the four modules detected in the meta-network of interactions between Malvaceae of economic importance (B). Positive values (blue circles) in the cells indicate greater attraction/association, while negative values (red circles) indicate less attraction/association with the module.

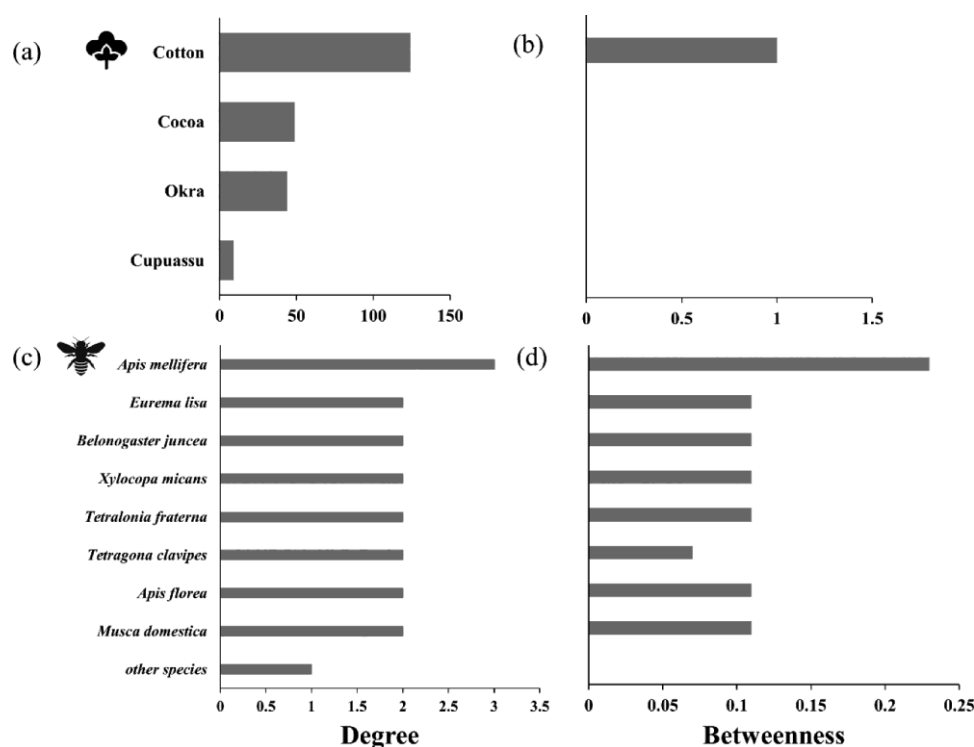


Figure 3. Distribution values of degrees and betweenness of Malvaceae (a and b) species of economic importance and pollinators (c and d).

Discussion

According to the research analyzed, we noticed that there was a large increase in the number of publications from the 2010s, which may be related to the increased concern about the global pollinator crisis, reported mainly at the beginning of the decade (Garibaldi et al. 2014; Potts et al. 2010), thus encouraging a greater number of investigations and, consequently, publications. However, we found studies published from the 1970s onwards, thus demonstrating that the action of pollinators has long been known and considered as a key element of agricultural production (Imperatriz-Fonseca et al. 2012). The greater number of studies conducted in tropical regions compared to temperate regions can be explained by the fact that the four crops originated in tropical zones, where they find excellent growing conditions (Afoakwa 2010; Barbosa and Fonseca 2002; Benchasri 2012; Wendel et al. 2009).

The discrepancy in the number of studies referring to each crop may be directly associated with the economic production value. Cotton, *Gossypium hirsutum*, with the largest number of investigations, is an important global commodity, being the most cultivated cotton species and ranked among the 10 most cultivated crops in the world (Moïse et al. 2020). Cotton cultivation has great economic importance because it is used as a fiber in the textile industry, and its seeds contain oil that is manufactured for human consumption; the residue of oil extraction (cotton bran) is also used in animal feed (Malerbo-Souza and Halak 2011). For okra and cocoa there was no linear relationship between the number of studies and the economic value, since okra had a higher number of papers than cocoa and its production has lower economic value. This result may be associated with the fact that okra is an easy-to-manage crop with a fast vegetative cycle (Goes et al. 2019). The global production of okra has been listed at 6 million tons per year, being one of the most important and popular vegetables cultivated especially in tropical and subtropical regions of the world (Hasnat et al. 2015; Nandhini et al. 2018). Cocoa is one of the agricultural commodities with the highest added value (Afoakwa 2010). World cocoa production in 2019 was 5.6 million tons (FAOSTAT 2022). The world's largest producer is Cote d'Ivoire, with 39.0% of production, where some studies were conducted. Cupuassu had the lowest number of investigations, probably because it is a plant cultivated only in the Amazon region, where it originated (Maués, Souza, and

Miyanaga 2000). The low network connectivity observed here indicates that only a small proportion of potential connections occur (Jordano 1987), revealing the existence of important processes that block the interactions and resulting in a specialized network that tends to have modules (groups of species that interact more strongly with each other than with other groups within the network, Jacobsen, 2018). Modular networks tend to be more resistant and resilient because environmental disturbances spread more slowly and tend to alter their structure less (Olesen et al. 2007). In pollinator-crop networks, this resilience is important as it makes production less vulnerable to environmental changes, ensuring food security. It can also help farmers target conservation and pollinator management efforts specific to the crop of interest (Windsor et al. 2022).

The modules can be attributed to several factors such as habitat heterogeneity, temporal variation and morphological, functional, or phylogenetic restrictions (Lewinsohn, Loyola, and Prado 2006; Martín-González et al. 2012; Olesen et al. 2007). In this study, modularity may be strongly associated with the high degree of specialization of pollinator species in each crop, probably due to the great heterogeneity of habitats in which the studies were carried out, as well as to floral characteristics. The studies were carried out in different countries, each with its specific biodiversity. This contributed to the plants under study having different pollinators. Future studies that investigate the pollinators of these crops in the same regions may corroborate or refute the network pattern presented here.

Okra and cotton flowers have a similar morphology and provide large amounts of nectar and pollen, which constitute important floral resources (Malerbo-Souza and Halak 2011; Moïse et al. 2020). Such flowers were visited by a great diversity of insects. Pollinators (mainly beetles, wasps, and butterflies) visiting okra flowers have a positive impact on production yield, mainly on fruiting rate and number of viable seeds (Pando et al. 2020). Module II, represented by cotton and its pollinators, showed a stronger relationship with bees compared to the other modules. Although cotton flowers self-pollinate, cross-pollination performed mainly by bees increases their production (Klein et al. 2020).

There is already a strong consensus in the literature that the main pollinators of cocoa flowers are flies of the genus *Forcipomyia* (Ceratopogonidae; Arnold et al. 2019; Kaufmann 1974; Young and Severson 1994), which are the main representatives of module III. Cocoa flowers are very small and have a complex structure: the anthers are covered by a concave extension of the petals, called cogula, and the ovary is surrounded by a ring of staminodes (Venturirti, Maués, and Miyanaga 1997). *Forcipomyia* species are probably attracted to cocoa flowers by release of floral volatiles (Arnold et al. 2019), and have the appropriate size and morphology to promote pollination (Schawee et al. 2018). The lack of bees in this module was responsible for its isolation from the rest of the network.

In contrast to cocoa, the flowers of cupuacu (module IV) are related to bee pollination, mainly by small bees such as *Plebeia minima*, as the flower has a kind of trap that limits the size of the floral visitor (Endress 1994), and induces them to pass through different cavities in search of the floral resources. Some authors suggest that beetles are the most adapted group of pollinators of cupuacu (Venturirti, Maués, and Miyanaga 1997), but due to taxonomic limitations, no pollinator species of this group was included in the network, as we only included studies that identified pollinators at the species level. Therefore, there is a great gap in the identification of these insects and a need for further research for this crop. The plant with the greatest distribution of degree (cotton) was also the one that presented the highest number of investigations. On the other hand, the species with the lowest degree (cupuassu) had obtained the lowest number of investigations; such data can be attributed to a sampling bias. Blüthgen et al. (2008) warn that variation in sampling effort can generate bias in some network metrics, such as degree. That is, species with a greater number of investigations tend to have a greater number of interactions.

The pollinator that presented the highest centrality (degree and betweenness), the bee *Apis mellifera*, is a supergeneralist (Valido, Rodríguez-Rodríguez, and Jordano 2019), and was recorded in all crops in our study, therefore playing a role of network connector joining parts of the system. This result corroborates other pollination networks (Santos et al. 2012; Paulino et al.,

2021). *Apis mellifera* is the main managed bee species worldwide, predominating in records as floral visitors and pollinators of a wide range of crops (Garibaldi et al. 2013). Because it is a globally invasive species, with generalist foraging, it is quite efficient in locating floral resources (such as nectar and pollen) and in recruiting workers to collect such resources, but its presence is not enough for adequate and quality pollination (Silva et al. 2015).

We conclude that each Malvaceae crop is pollinated by a very specific group of species, indicating that the maintenance of productivity can be favored by the conservation of pollinator diversity. We emphasize the urgency of global public policies to stimulate agricultural production in harmony with the conservation of pollinators, as these perform an ecosystem service of great economic, social, and cultural value.

Acknowledgments

The authors thank the Brazilian National Council for Scientific and Technological Development (CNPq; grants numbers 428303/2018-8, 312372/2021-3, and 141462/2021-3) and the Coordination of Superior Level Staff Improvement (CAPES; Finance code 001 for the financial support, and the Universidade Federal Rural de Pernambuco and the Universidade Federal do Agreste de Pernambuco for the logistical support.

Disclosure statement

No potential conflict of interest was reported by the author(s).

Funding

The work was supported by the Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico [141462/2021-3].

ORCID

Isabella Hevily Silva Torquato <http://orcid.org/0000-0001-6476-2045>

Camila Silveira de Souza <http://orcid.org/0000-0003-0856-9392>

Cibele Cardoso Castro <http://orcid.org/0000-0002-7862-2155>

Highlights

Malvaceae is pollinated by different insects, mainly bees.

The structure of the meta-network of Malvaceae-pollinator interactions is modular.

The keystone (or connector) species *Apis mellifera* was recorded in all crops.

References

- Afoakwa, E. O. 2010. Front Matter. *Chocolate Science and Technology*. doi: [10.1002/9781444319880.fmatter](https://doi.org/10.1002/9781444319880.fmatter).
- Araújo, A. C., A. M. Martín González, B. Sandel, P. K. Maruyama, E. Fischer, J. Vizentin-Bugoni, F. P. de Araújo, A. G. Coelho, R. R. Faria, G. Kohler, et al. 2018. Spatial distance and climate determine modularity in a cross-biomes plant–hummingbird interaction network in Brazil. *Journal of Biogeography* 45(8):1846–58. doi:[10.1111/jbi.13367](https://doi.org/10.1111/jbi.13367).
- Arnold, S. E. J., S. J. Forbes, D. R. Hall, D. I. Farman, P. Bridgemohan, G. R. Spinelli, D. P. Bray, G. B. Perry, L. Grey, S. R. Belmain, et al. 2019. Floral odors and the interaction between pollinating ceratopogonid midges and cacao. *Journal of Chemical Ecology* 45(10):869–78. doi:[10.1007/s10886-019-01118-9](https://doi.org/10.1007/s10886-019-01118-9).
- Barbosa, M. G. V., and C. R. V. Fonseca. 2002. Coleoptera fauna visitante de *Theobroma grandiflorum* Schum. (Sterculiaceae) de uma plantaç o nos arredores de Manaus, Amazonas, Brasil. *Acta Amazonica* 32 (1):83–100. doi:[10.1590/1809-43922002321100](https://doi.org/10.1590/1809-43922002321100).
- Baronio, G. J., C. S. Souza, N. P. Moura, N. N. A. Silva, A. V. L. Leite, A. M. M. Santos, M. I. S. Maciel, and C. C. Castro. 2021. Different visitation frequencies of native and non-native bees to vines: How much vegetation is necessary to improve fruit production?. *Plant Biology* 23 (6):923–30. doi:[10.1111/plb.13327](https://doi.org/10.1111/plb.13327).
- Bascompte, J., and P. Jordano. 2007. Plant-animal mutualistic networks: The architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38 (1):567–93. doi:[10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818](https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818).
- Beckett, S. J. 2016. Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science* 3 (1):140536. doi:[10.1098/rsos.140536](https://doi.org/10.1098/rsos.140536).

- Benchasri, S. 2012. Okra (*abelmoschus esculentus* (L.) Moench) as a valuable vegetable of the world. *Ratarstvo i Povrtarstvo* 49 (1):105–12. doi:10.5937/ratpov49-1172.
- Blüthgen, N., J. Fründ, D. P. Vázquez, and F. Menzel. 2008. What do interaction network metrics tell us about specialization and biological traits? *Ecology* 89 (12):3387–3399. doi:10.1890/07-2121.1.
- Blüthgen, N., F. Menzel, and N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *Ecology* 6 (1):9–12. doi:10.1186/1472-6785-6-9.
- Endress, P. K. 1994. *Diversity and evolutionary biology of tropical flowers*. Cambridge: Cambridge University Press, (Cambridge Tropical Biology Series).
- FAO. 2016. *The state of food and agriculture: Climate change, agriculture and food security*. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations. 2022. <https://www.fao.org/faostat/en/#data> (Accessed 10 March).
- Freeman, L. C. 1977. A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry* 40 (1):35–41. doi:10.2307/3033543.
- Fründ, J., K. S. McCann, and N. M. Williams. 2016. Sampling bias is a challenge for quantifying specialization and network structure: Lessons from a quantitative niche model. *Oikos* 125 (4):502–13. doi:10.1111/oik.02256.
- Garibaldi, L. A., L. G. Carvalheiro, S. D. Leonhardt, M. A. Aizen, B. R. Blaauw, R. Isaacs, M. Kuhlmann, D. Kleijn, A. M. Klein, C. Kremen, et al. 2014. From research to action: Enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12(8):439–47. doi:10.1890/130330.
- Garibaldi, L. A., I. Steffan-Dewenter, R. Winfree, M. A. Aizen, R. Bommarco, S. A. Cunningham, C. Kremen, L. G. Carvalheiro, L. D. Harder, O. Afik, et al. 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honeybee abundance. *Science* 340(6127):1608–11. doi:10.1126/science.1230200.
- Giannini, T. C., G. D. Cordeiro, B. M. Freitas, A. M. Saraiva, and V. L. Imperatriz-Fonseca. 2015. The dependence of crops for pollinators and the economic value of pollination in Brazil. *Journal of Economic Entomology* 108 (3):849–57. doi:10.1093/jee/fov093.
- Goes, G. F., J. D. S. Guilherme, J. D. S. Sales, and G. D. Sousa. 2019. Ambiência agrícola e estresse salino em mudas de quiabo. *Revista Brasileira de Agricultura Irrigada* 13 (5):3646–55. doi:10.7127/rbai.v13n5001125.
- Hasnat, M. A., S. Sarkar, M. S. Hossain, I. F. Chowdhury, and M. A. Matin. 2015. Relative abundance of pollinators, foraging activity of bee species and yield performance of okra at Dhaka (Bangladesh). *Journal of Crop & Weed* 11 (2):34–37. <https://www.cropandweed.com/archives/2015/vol11issue2/7.pdf>.
- Imperatriz-Fonseca, V. L., D. A. L. Canhos, D. A. Alves, and Saraiva, A. M. 2012. *Polinizadores no Brasil. Contribuição e perspectivas para a biodiversidade, uso sustentável, conservação e serviços ambientais*. São Paulo: Editora da Universidade de São Paulo.
- IPBES. 2016. The assessment report of the intergovernmental science-policy. Platform on biodiversity and ecosystem services on pollinators, pollination and food production. *Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services*.
- Jacobsen, R. M., A. Sverdrup-Thygeson, H. Kausarud, and T. Birkemoe. 2018. Revealing hidden insect–fungus interactions; moderately specialized, modular and anti-nested detritivore networks. In *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 285:20172833. doi: 10.1098/rspb.2017.2833.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: Connectance, dependence asymmetries, and coevolution. *The American Naturalist* 129 (5):657–77. doi:10.1086/284665.
- Jordano, P., J. Bascompte, and J. Olesen. 2003. Invariant properties in coevolutionary networks of plant–animal interactions. *Ecology Letters* 6 (1):69–81. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00403.x.
- Jordano, P., J. Bascompte, and J. M. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. In *Plant-pollinator interactions: From specialization to generalization*, ed. N. Waser and J. Ollerton, 173–99. Chicago: The University of Chicago Press.
- Kaufmann, T. 1974. Behavioral biology of a cocoa pollinator, *Forcipomyia inornatipennis* (Diptera: Ceratopogonidae) in Ghana. *Journal of the Kansas Entomological Society* 47 (4):541–48.
- Klein, A. M., B. M. Freitas, I. G. Bomfim, V. Boreux, F. Fornoff, M. O. Oliveira, et al. 2020. *A Polinização Agrícola por Insetos no Brasil: Um Guia para Fazendeiros, Agricultores, Extensionistas, Políticos e Conservacionistas*. Albert-Ludwigs University Freiburg, Nature Conservation and Landscape Ecology. doi:10.6094/UNIFR/151237.
- Klein, A. M., B. E. Vaissière, J. H. Cane, Steffan-Dewenter, I., Cunningham, S. A., Kremen, C. and Tscharntke, T. et al. (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:303–13. doi:10.1098/rspb.2006.3721
- Lewinsohn, T. W., R. D. Loyola, and P. I. Prado. 2006. Matrizes, redes e ordenações: a detecção de estrutura em comunidades interativas. *Oecologia Brasiliensis* 10 (1):90–104. doi:10.4257/oeco.2006.1001.06.
- Luna, P., and Dáttilo. 2021. *Disentangling plant-animal interactions into complex networks: A multi-view approach and perspectives*, eds. K. Del-Claro, H. M. Torezan-Silingardi. Plant-Animal Interactions. doi:10.1007/978-3-030-66877-8_10.
- Malerbo-Souza, D. T., and A. L. Halak. 2011. Frequência e comportamento de abelhas e outros insetos nas flores do algodoeiro (*Gossypium hirsutum*). *Zootecnia Trop* 29 (4):475–84.
- Martín-González, A. M., S. Allesina, A. Rodrigo, and J. Bosch. 2012. Drives compartmentalization in a Mediterranean pollination network. *Oikos* 121 (12):2001–2013. doi:10.1111/j.1600-0706.2012.20279.x.
- Mashilingi, S. K., H. Zhang, L. A. Garibaldi, and J. An. 2022. Honeybees are far too insufficient to supply optimum pollination services in agricultural systems worldwide. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 335:108003. doi:10.1016/j.agee.2022.108003.

- Maués, M. M., L. A. Souza, and R. Miyanaga. 2000. Insetos polinizadores do cupuazeiro (*Theobroma grandiflorum* (Willd. Ex Sprengel) Schum -Sterculiaceae) no estado do Pará, Brasil. *EMBRAPA* 12:1–19.
- Moïse, A., M. S. Taimanga, Y. C. Minéo, and Y. C. Minéo. 2020. *Amegilla* sp. (Hymenoptera:Apidae) visitors to cotton (*Gossypium hirsutum*, Malvaceae) flowers and their role in crop pollination at Djoumassi (north, Cameroon). *Journal of Experimental Agriculture International* 42 (4):145–57. doi:10.9734/JEAI/2020/v42i430509.
- Nandhini, E., Padmini, K., Venugopalan, R., Anjanappa, M. and Lingaiah, H.B. 2018. Flower-visiting insect pollinators of okra [*Abelmoschus esculentus* (L.) Moench] in Bengaluru region. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* 7 (2):1406–08.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 19891–96. doi:10.1073/pnas.0706375104
- Osterman, J., M. A. Aizen, J. C. Biesmeijer, J. Bosch, B. G. Howlett, D. W. Inouye, C. Jung, D. J. Martins, R. Medel, A. Pauw, et al. 2021. Global trends in the number and diversity of managed pollinator species. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 322:107653. doi:10.1016/j.agee.2021.107653.
- Pando, B. J., Djongwangwé, D., Balti, M.O., Tchuenguem, F.F.N. and Tamesse, J.L. 2020. Diversité des insectes floricoles de *Abelmoschus esculentus* (Malvaceae) et leur impact sur les rendements fruitier et grainier à Maroua-Cameroun. *Journal of Animal and Plant Sciences* 43 (1):7350–65. doi:10.35759/JAnmPLSci.v43-1.2.
- Paulino, C. D. S., C. S. Souza, E. Santa-Martinez, N. M. Almeida, and C. C. Castro. 2022. Global meta-network of legume crops and floral visitors reveals abundance of exotic bees. *Journal of Applied Entomology* 146 (3):252–61. doi:10.1111/jen.12956.
- Porto, R. G., R. F. Almeida, O. Cruz-Neto, M. Tabarelli, B. F. Viana, C. A. Peres, and A. V. Lopes. 2020. Pollination ecosystem services: A comprehensive review of economic values, research funding and policy actions. *International Society for Plant Pathology and Springer Nature* 12 (6):425–1442. doi:10.1007/s12571-020-01043-w.
- Potts, S. G., J. C. Biesmeijer, C. Kremen, P. Neumann, O. Schweiger, and W. E. Kunin. 2010. Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution* 25 (6):345–53. doi:10.1016/j.tree.2010.01.007.
- Potts, S. G., V. Imperatriz-Fonseca, H. T. Ngo, M. A. Aizen, J. C. Biesmeijer, T. D. Breeze, L. V. Dicks, L. A. Garibaldi, R. Hill, J. Settele, et al. 2016. Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature* 540(7632):220–29. doi:10.1038/nature20588.
- R CORE TEAM. 2022. *R: A language and environment for statistical computing*. Vienna:R Foundation for Statistical Computing.
- Santos, G. M. M., C. M. L. Aguiar, J. Genini, C. F. Martins, F. C. V. Zanella, and M. A. R. Mello. 2012. Invasive africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14 (11):2369–78. doi:10.1007/s10530-012-0235-8.
- Schawe, C. C., M. Kessler, I. Hensen, and T. Tschamtkke. 2018. Abundance and diversity of flower visitors on wild and cultivated cacao (*theobroma cacao* L.) in Bolivia. *Agroforestry Systems* 92 (1):117–25. doi:10.1007/s10457-016-0019-8.
- Silva, C. I., A. J. S. P. Pacheco Filho, and B. M. Freitas. 2015. Polinizadores manejados no Brasil: sua disponibilidade para a agricultura. In *Agricultura e Polinizadores. Associação Brasileira de Estudos das Abelhas - A.B.E.L.H.A.* São Paulo, SP.
- Souza, G. T., I. H. S. Torquato, and C. C. Castro. 2024. Understanding the relations between Solanaceae crops and their pollinators: A global meta-network. *Plant Biology*. doi:10.1111/plb.13616.
- Valido, A., M. C. Rodríguez-Rodríguez, and P. Jordano. 2019. Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports* 9 (1):4711. doi:10.1038/s41598-019-41271-5.
- Venturirti, G. C., M. M. Maués, and R. Miyanaga. 1997. Polinização do cupuazeiro (*Theobroma grandiflorum*, Sterculiaceae): um caso de cantarofilia em uma fruteira amazônica. In *Seminário Internacional sobre Pimenta-Do-Reino e Cupuaçu 1996, Belém. Anais*, 341–50. Belém: Embrapa-CPATU.
- Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama, V. J. Debastiani, L. D. S. Duarte, B. Dalsgaard, M. Sazima, and D. Stouffer. 2016. Influences of sampling effort on detected patterns and structuring processes of a neotropical plant–hummingbird network. *Journal of Animal Ecology* 85 (1):262–72. doi:10.1111/1365-2656.12459.
- Vizentin-Bugoni, J., P. K. Maruyama, C. S. de Souza, Ollerton, J., Rech, A.R. and Sazima, M. 2018. Plant-pollinator networks in the tropics: A review. In *Ecological networks in the tropics*, ed. W. Dáttilo and V. E. Rico-Gray, 73–91. © Springer International Publishing.
- Wei, T., and V. Simko 2017. R package ‘corrplot’. Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.84). Accessed November 23, 2022. <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wendel, J. F. 2009. Evolution and natural history of the cotton genus. In *Genetics and genomics of cotton, plant genetics and genomics: Crops and models*, A. H. Paterson, ed., 3. doi: 10.1007/978-0-387-70810-2_1
- Windsor, F. M., D. Armenteras, A. P. A. Assis, J. Astegiano, P. C. Santana, L. Cagnolo, L. G. Carneiro, C. Emary, H. Fort, X. I. Gonzalez, et al. 2022. Network science: Applications for sustainable agroecosystems and food security. *Perspectives in Ecology and Conservation* 20(2):79–90. doi:10.1016/j.pecon.2022.03.001.
- Young, A. M., and D. W. Severson. 1994. Comparative analysis of steam distilled floral oils of cacao cultivars (*theobroma cacao* L., sterculiaceae) and attraction of flying insects: Implications for a *theobroma* pollination syndrome. *Journal of Chemical Ecology* 20 (10):2687–2703. doi:10.1007/BF02036201

CAPÍTULO II

CACAU E POLINIZADORES: UMA FANTÁSTICA FÁBRICA DE CHOCOLATE

Será submetido ao periódico: REVISTA CIÊNCIA AGRONÔMICA

Qualis: A3

Cacau e polinizadores: uma fantástica fábrica de chocolate

Resumo

O cacau, uma importante commodity global, apresenta declínios na produção devido a diferentes fatores, dentre eles a baixa taxa de polinização natural. A associação da autoincompatibilidade e da complexa morfologia floral faz com que o cacau necessite de insetos polinizadores. Considerando a alta dependência do cacau aos polinizadores, sua importância econômica e a inexistência de estudos que explorem a distribuição global de seus polinizadores, este estudo teve como objetivo realizar um levantamento das pesquisas sobre a ecologia da polinização desta cultura mundialmente importante. Foram utilizados os repositórios de dados científicos Web of Science, Scopus e Google Scholar. A partir dos dados obtidos foi construída uma rede espacial dos polinizadores identificados. Para identificar polinizadores-chave na rede, foi calculado o degree, betweenness centrality (BC), closeness centrality (CC). 29 artigos foram incluídos nas análises. Os anos das publicações encontradas variaram de 1950 a 2024. Os países que tiveram o maior número de estudos foram Ghana (21%) e Indonésia (17%). A rede registrou um total de 39 links entre 14 países e 13 polinizadores (nove moscas, três formigas e uma abelha). As moscas do gênero *Forcipomyia* foram classificadas como polinizador-chave das flores do cacau. Formigas e abelhas sem ferrão possuem também grande potencial de atuarem como polinizadores. A adoção de práticas que favoreçam as populações desses polinizadores é essencial para garantir os serviços de polinização e consequentemente melhorar o rendimento e a qualidade do cacau.

Palavras-chave: *Theobroma cacao*; polinização; *Forcipomyia*

Cocoa and pollinators: a fantastic chocolate factory

Abstract

Cocoa, an important global commodity, has shown declines in production due to various factors, among them the low rate of natural pollination. The combination of self-incompatibility and a specialized floral morphology makes cocoa production completely dependent on insect pollinators. Considering the high dependence of cocoa on pollinators, its economic importance and the lack of studies that explore the global distribution of its pollinators, this study aimed to conduct a literature survey of research on the ecology of cocoa pollination. The scientific data repositories Web of Science, Scopus, and Google Scholar were used. Based on the data obtained, a spatial network of identified pollinators was constructed. To identify key pollinators in the network, degree, betweenness centrality (BC), and closeness centrality (CC) were calculated. 29 articles were included in the analysis. The years of the publications found ranged from 1950 to 2024. The countries with the highest number of studies were Ghana (21%) and Indonesia (17%). The network recorded a total of 39 links between 14 countries and 13 pollinators (nine flies, three ants, and one bee). Flies of the genus *Forcipomyia* were classified as key pollinators of cocoa flowers. Ants and stingless bees also have great potential to act as pollinators. The adoption of practices that favor the populations of these pollinators is essential to ensure pollination services and consequently improve cocoa yield and quality.

Keywords: *Theobroma cacao*; pollination; *Forcipomyia*

Introdução

O cacau (*Theobroma cacao* L., Malvaceae), matéria-prima da produção de chocolate (Lopes *et al.* 2022), é uma das culturas agrícolas globalmente mais conhecidas, desempenhando um papel fundamental tanto na economia quanto na cultura de diversas regiões do planeta (ICCO, 2024). Nos últimos anos, houve um crescimento constante na busca por grãos de cacau e seus derivados (Sun e Lomua, 2022). No entanto, a produção não acompanhou o aumento da demanda, pois enfrenta declínios de rendimentos associados, entre outros fatores, a déficits de polinização (Jebuni-Dotsey; Senadza; Akpalu, 2023).

A autoincompatibilidade na maioria das variedades de cacau faz com que as flores necessitem de insetos polinizadores (Lanaud *et al.*, 2017; Toledo-Hernández *et al.*, 2020). Montero-Cedeño *et al.* (2022) confirmaram que flores isoladas de polinizadores não se reproduzem. Devido à baixa polinização, apenas 10% das flores produzem frutos maduros (Groeneveld *et al.*, 2010). Além disso, técnicas de polinização manual aumentaram os rendimentos em diferentes experimentos (Forbes *et al.* 2019; Toledo-Hernández *et al.*, 2020; Asante *et al.* 2023). O conjunto desses resultados sugere que a polinização é um importante fator para o rendimento da cultura. No entanto, o pequeno tamanho das flores (menos de 1 cm de diâmetro) e a complexa morfologia (onde as anteras estão revestidas pelas pétalas e o estigma encontra-se envolvido por cinco estaminódios) limitam o tamanho dos insetos polinizadores (Smith *et al.*, 1985).

As primeiras investigações sobre a biologia da polinização do cacau identificaram as pequenas moscas do gênero *Forcipomyia* spp. (Ceratopogonidae) como os principais polinizadores (Soria, 1971; Winder and Silva, 1972). Há relatos de outros insetos potenciais polinizadores (Adjaloo e Oduro, 2013; Toledo-Hernández, Wanger, Tschardtke, 2017; Schawe *et al.*, 2018), porém existem lacunas de conhecimento na identidade de tais insetos e de comprovações de suas eficácias no processo de polinização. Há, ainda, demandas sobre qual é o principal polinizador em cada região de plantio. As interações podem mudar ao longo do espaço (Poisot, Stouffer, Gravel, 2015), portanto, mapear regionalmente as principais interações é essencial para que se identifique polinizadores-alvo para conservação e manejo.

Considerando a alta dependência da produção de cacau em relação aos polinizadores, sua importância econômica e a inexistência de estudos que explore a distribuição global de seus polinizadores, este estudo teve como objetivo realizar um levantamento das pesquisas sobre a ecologia da polinização do cacau para responder às seguintes questões: i) Qual a distribuição espacial dos estudos e dos polinizadores? ii) Quem são os polinizadores-chave? iii) Quais as lacunas de conhecimento?

Material e métodos

Foi realizada uma revisão sistemática da literatura, sem restrição de ano, que seguiu o protocolo Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and meta-Analysis (PRISMA). O diagrama de fluxo (Fig. 1) fornece as etapas da metodologia e o processo de seleção usado para a revisão sistemática. Foram utilizados os repositórios de dados científicos Web of Science (www.webofknowledge.com), Scopus (www.scopus.com) e Google Scholar (www.scholar.google.com) com a string de busca ((“cocoa” OR “cacao”) AND (pollinat*)). De cada estudo que continha informações relevantes (isto é, a identificação, em nível de gênero, de polinizadores do cacau), extraímos o país de coleta de dados, ano de publicação e os polinizadores.

Para a construção da rede espacial dos polinizadores, estes foram classificados em três grupos funcionais: fly, ant and bee. A rede foi criada a partir de uma matriz binária, com os países em linhas e os polinizadores em colunas. As células foram preenchidas com o número 1 quando existe a ocorrência de uma espécie polinizadora em determinado país e 0 caso contrário. Para identificar espécies-chave na rede, calculamos as seguintes métricas: degree, betweenness centrality (BC), closeness centrality (CC). Degree indica o quanto uma espécie (nó) está conectada a outros nós da rede (Rodrigues, 2019), betweenness centrality descreve a importância de uma espécie como conectora entre as diferentes partes da rede (Freeman, 1977) e closeness centrality (CC) mensura a proximidade de uma espécie com todos os outros nós da rede (Freeman, 1978; Delmas, 2018).

Resultados

Um total de 29 artigos satisfizeram os critérios de inclusão. O artigo mais antigo foi publicado em 1950 (Fig 2a). As próximas nove publicações aparecem na década de 1970 (1971 a 1977). Entre os anos de 1980 a 2010 apenas dois artigos foram publicados. No entanto, a partir de 2011 houve uma ascensão no número de publicações, totalizando 18 artigos. Os continentes onde as pesquisas foram desenvolvidas foram a América (52%), África (24%), Ásia (21%) e Oceania (3%). Os países que tiveram o maior número de estudos foram Ghana (21%) e Indonésia (17%).

Com relação à identidade dos polinizadores, identificamos duas ordens (Diptera e Hymenoptera), seis famílias e 13 gêneros. A família mais diversa da ordem Diptera foi Ceratopogonidae (38%), e da ordem Hymenoptera foi Formicidae (23%, Fig. 3). Os gêneros classificados como moscas foram: *Cecidomyiid*, *Parallelodiplosis*, *Atrichopogon*, *Culicoides*, *Dasyhelea*, *Forcipomyia*, *Stilobezzia*, *Drosophila* e *Bactrocera*; como formigas foram *Lasius*, *Monomorium* e *Solenopsis*. E a única abelha registrada foi do gênero *Tetragonisca*. É

importante destacar que 48% dos estudos tiveram como foco investigar somente o papel do grupo *Forcipomyia* (Ceratopogonidae, Diptera). Os demais, 52%, investigaram a atividade de todos os visitantes florais.

A rede espacial registrou um total de 39 links (Fig. 4) entre 14 países e 13 polinizadores. As moscas apresentaram o maior número de links com os países da rede e, entre estas, o gênero *Forcipomyia* (sp6) apresentou os maiores valores de degree (14, conectada a todos os países da rede) betweenness centrality (0.77) e closeness centrality (0.10), sendo considerada o polinizador-chave da rede. As formigas do gênero *Lasius* (sp10) e *Solenopsis* (sp12) foram registradas polinizando as flores do cacau na Indonésia e o gênero *Monomorium* (sp11) foi registrado na Indonésia e Costa Rica. A única abelha da rede *Tetragonisca angustula* (sp13) foi registrada apenas na Colômbia.

Discussão

Podemos perceber que existem dois picos de publicações, o primeiro na década de 1970 e o segundo a partir de 2011. O primeiro pico de publicações pode estar associado aos incentivos na valoração do cacau após a criação da International Cocoa Organization (ICCO), fundada em 1973. As baixas das publicações entre os anos 1990 a 2000 podem estar relacionadas aos surtos de pragas no cacau e consequente queda nas produções mundiais, como por exemplo, a doença da Vassoura de Bruxa, causada pelo fungo *Moniliophthora perniciosa*, que se espalhou por toda a América do Sul, Panamá e Caribe, causando grandes perdas na produção (ICCO, 2024). O aumento no número de publicações a partir de 2010 deve-se a uma combinação de fatores, incluindo o crescimento de iniciativas governamentais e privadas para melhorar gradualmente e estimular a recuperação do setor cacauero (por exemplo, o Projeto de Reabilitação do Cacau -CRP, Kozicka *et al.* 2018), o que gerou mais financiamentos e apoio para produtores e pesquisadores. Além disso, a partir de 2010, a crise global dos polinizadores tornou-se mais evidente (Potts *et al.* 2010), impulsionando o número de estudos sobre os serviços de polinização.

Todos os continentes produtores (África, América Latina, Ásia e Oceania; Poelmans and Swinnen, 2016) tiveram estudos sobre a polinização realizados em países localizados entre 10°N e 10°S do Equador. Essa faixa é considerada a ideal para o cultivo de cacau devido aos fatores climáticos, principalmente temperaturas quentes, precipitação adequada, alta umidade (ICCO, 2024). Gana e Indonésia foram os países líderes no número de pesquisas, provavelmente por estarem entre os principais países responsáveis pela maior produção mundial (Asante *et al.* 2023).

Os insetos pertencentes à família Ceratopogonidae (Diptera) desempenham um papel fundamental na produtividade do cacau, sendo considerados os mais eficazes polinizadores (Adjaloo e Oduro, 2013; Córdoba *et al.*, 2013). Nossos resultados confirmam que essas pequenas moscas são as mais frequentes nas plantações em todos os países da rede. A família possui 75 espécies pertencentes a 10 gêneros, sendo *Forcipomyia* o mais importante para o cacau (Rios, 2015). As espécies de *Forcipomyia* foram os polinizadores-chave da rede. Possuem tamanho muito pequeno (3 mm), adequado para realizar a polinização (Aguayo; Maridueña; Cajilema, 2018). A polinização efetiva é altamente dependente da sincronização das populações desses insetos com os ciclos de floração das plantas (Bridgemohan *et al.*, 2017). Eles são mais abundantes nos plantios durante a estação chuvosa (Kaufmann, 1974) e substratos de matéria orgânica, como pseudocaule de bananeiras e cascas de cacau, são recomendados para fornecer habitat para a reprodução de tais insetos e aumentar sua população nas plantações (Frimpong *et al.*, 2011; Montero-Cedeño *et al.*, 2019).

O fato do gênero *Forcipomyia* ter sido registrado em todos os países da rede pode ser um viés de amostragem. Devido aos registros pioneiros desses Dípteros nas flores (Soria, 1971; Cruz and Sória, 1973; Winder 1977) pesquisadores foram incentivados a focar na investigação de fatores que afetam sua abundância nas plantações (Zakariyya Sulistyowati; Rahayu, 2016; Adjaloo *et al.* 2017; Bridgemohan *et al.* 2017). Mesmo sendo considerado os principais polinizadores, uma alta taxa de outros grupos de visitantes florais, como afídios, besouros e vespas (Toledo-Hernadéz *et al.* 2021) foram registrados. Portanto, é possível que a polinização ocorra também por outros grupos que não foram incluídos na rede devido à insuficiência de informações taxonômicas. Isso evidencia uma grande lacuna de conhecimento na identificação e investigação da eficácia de polinização por outros insetos além dos dípteros.

Entre os himenópteros, as formigas se destacam como principais insetos registrados. No entanto, especula-se que atuem como polinizadores indiretos, incomodando outros polinizadores quando pousam nas flores e, desta forma, incentivam esses polinizadores a se deslocarem para outras árvores, facilitando o processo de polinização (Toledo-Hernández *et al.* 2021).

O papel da abelha sem ferrão *Tetragonisca angustula* Latreille (Apidae: Meliponini) como polinizadora é um resultado promissor. Ela foi observada carregando uma grande carga de pólen e entrando em contato com os órgãos masculinos e femininos das flores (Jaramillo, Reyes-Palencia e Jiménez, 2024). Conhecida popularmente como jataí, é uma abelha que tem uma ampla distribuição desde o sul do México até a Argentina (Urquizo *et al.* 2022). É considerada polinizadora eficaz de muitas culturas de importância econômica como morango, café e laranja (Giannini *et al.* 2020; Klein *et al.* 2020). Devido ao seu pequeno tamanho e fácil

manejo (Santos et al. 2023), pode ser considerada uma boa alternativa para incrementar a polinização do cacau no continente latino-americano, onde a abelha é nativa. Outra espécie de abelha sem ferrão, *Plebeia* cf. *flavocinta*, foi testada como polinizadora do cacau (Lemos, 2014). Porém, apesar de grãos de pólen terem sido encontrados nas células de cria dessas abelhas, a sua eficácia como agentes polinizadores do cacau não foi comprovada.

Conclusão

Podemos perceber que nos últimos anos houve um aumento nos estudos sobre a polinização do cacau, principalmente nas regiões líderes em produção. As moscas do gênero *Forcipomyia* têm sido reportadas como os principais polinizadores em todos os países da rede. Estudos futuros são necessários para identificar e testar a eficácia de polinização de outros visitantes florais. Formigas e abelhas sem ferrão possuem grande potencial de atuarem como polinizadores. A adoção de práticas que favoreçam as populações dos polinizadores é essencial para garantir os serviços de polinização e consequentemente melhorar o rendimento da produção. Destacamos que a conscientização dos produtores sobre a importância dos polinizadores nas plantações é um passo essencial para enfrentar os desafios atuais e futuros da produção de cacau.

Referências

- Adjaloo, M. K., & Oduro, W. (2013). Insect assemblage and the pollination system in cocoa ecosystems. *Journal of Applied Biosciences*, 62, 4582-4594.
- Adjaloo, M. K., Owusu-Ansah, E., Oduro, W., & Fleischer, T. (2017). Preference of cocoa pollinators for different breeding substrates in a cocoa agroecosystem: a proxy approach. *Ghana Journal of Forestry*, 33, 38-47.
- Aguayo, A. A., Maridueña, M. C., & Cajilema, J. M. (2018). Importancia de la mosquilla *Forcipomyia* spp. en la polinización y producción del cultivo de cacao. *DELOS: Desarrollo Local Sostenible*, 11(33).
- Asante, B. O., Etuah, S., Faizal, A., Mensah, A., Prah, S., Mensah, J. O., & Aidoo, R. (2023). Does adoption of cocoa hand pollination (CHP) improve welfare of farmers? Evidence from smallholder cocoa farmers in Ghana. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 21(1), 2253659.
- Bridgemohan, P., Singh, K., Cazoe, E., Perry, G., Mohamed, A., & Bridgemohan, R. S. (2017). Cocoa floral phenology and pollination: Implications for productivity in Caribbean Islands. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 9(7), 106-117.

- Córdoba, C., Cerda Bustillos, R., Deheuvels, O., & DeClerck, F. A. (2013). Polinizadores, polinización y producción potencial de cacao en sistemas agroforestales de Bocas del Toro, Panamá. *Agroforestería en las Américas*, 49
- Cruz, J.; Soria, S. J.(1973). Estudio de fluctuaciones de polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia* spp.(Diptera, Ceratopogonidae), en Palmira, Valle, Colombia. *Acta Agronómica*, 23(3-4), 1-17.
- Delmas, E., Besson, M., Brice, M. H., Burkle, L. A., Dalla Riva, G. V., Fortin, M. J., ... & Poisot, T. (2018). Analysing ecological networks of species interactions. *Biological Reviews*, 94(1), 16-36.
- Forbes, S. J., Mustiga, G., Romero, A., Northfield, T. D., Lambert, S., & Motamayor, J. C. (2019). Supplemental and synchronized pollination may increase yield in cacao. *HortScience*, 54(10), 1718-1727.
- Freeman, L. C. (1977). A set of measures of centrality based on betweenness. *Sociometry*, 35-41.
- Freeman, L. C. (1978). Centrality in social networks conceptual clarification. *Social Networks* 1, 215–239.
- Frimpong, E. A., Gordon, I., Kwapong, P. K., & Gemmill-Herren, B. (2009). Dynamics of cocoa pollination: tools and applications for surveying and monitoring cocoa pollinators. *International Journal of Tropical Insect Science*, 29(2), 62-69.
- Giannini, T. C., Alves, D. A., Alves, R., Cordeiro, G. D., Campbell, A. J., Awade, M., ... & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2020). Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie*, 51, 406-421.
- Groeneveld, J. H., Tschardtke, T., Moser, G., & Clough, Y. (2010). Experimental evidence for stronger cacao yield limitation by pollination than by plant resources. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12(3), 183-191.
- Jaramillo, M. A., Reyes-Palencia, J., & Jiménez, P. (2024). Floral biology and flower visitors of cocoa (*Theobroma cacao* L.) in the upper Magdalena Valley, Colombia. *Flora*, 313, 152480.
- Jebuni-Dotsey, S., Senadza, B., & Akpalu, W. (2023). Valuing Pollination as an Ecosystem Services: The Case of Hand Pollination for Cocoa Production in Ghana. *Journal of Agricultural Science*, 15(8).
- Kaufmann, T. (1974). Behavioral biology of a cocoa pollinator, *Forcipomyia inornatipennis* (Diptera: Ceratopogonidae) in Ghana. *Journal of the Kansas entomological society*, 541-548.

- Klein, A. M., Freitas, B. M., Bomfim, I. G. A., Boreux, V., FORNOFF, F., & OLIVEIRA, M. (2020). A polinização Agrícola por insetos no Brasil. *Um guia para fazendeiros, agricultores, extensionistas, políticos e conservacionistas. Albert-Ludwigs University Freiburg, Freiburg*, 149.
- Kozicka, M., Tacconi, F., Horna, D., Gotor, E. (2018). Forecasting cocoa yields for 2050. Bioversity International, Rome, Italy. 49 p., ISBN: 978-92-9255-114-8, URI: <https://hdl.handle.net/10568/93236>.
- Lanaud, C., Fouet, O., Legavre, T., Lopes, U., Sounigo, O., Eyango, M. C., ... & Clément, D. (2017). Deciphering the Theobroma cacao self-incompatibility system: from genomics to diagnostic markers for self-compatibility. *Journal of Experimental Botany*, 68(17), 4775-4790.
- Lopes, U. V., Viana, I. N., Magalhães, D. M. A., dos Santos, R. P., & dos Santos, R. F. (2022). Number of pollen grains, ovules and pollen-ovule ratio in cacao clones. *Agrotrópica*, 3(2) 95.
- Montero Cedeño, S. L., Cañarte Bermudez, E. G., Navarrete Cedeño, J. B., Pinargote Borrero, A., & Sanchez Hernández, P. (2022). Ceratopogonidae: their role in pollination and fertilization at various technological levels of *Theobroma cacao* L. production. *Rev. Fac. Agron. (LUZ)*. 39(3): e223943
- O'Doherty, D. C., & Zoll, J. J. (2012). *Forcipomyia hardyi* (Diptera: Ceratopogonidae), a potential pollinator of cacao (*Theobroma cacao*) flowers in Hawaii. *Hawaiian Entomological Society*, 44, 79:81
- Poelmans, E., & Swinnen, J. (2016). A Brief Economic History of Chocolate. In M. P. Squicciarini & J. Swinnen (Eds.), *The economics of chocolate* (pp. 11–42). Oxford University Press.
- Poisot, T., Stouffer, D. B., & Gravel, D. (2014). Beyond species: why ecological interaction networks vary through space and time. *Oikos*, 124(3), 243-251.
- Potts, S.G.; Biesmeijer, J.C.; Kremen, C.; *et al.* (2010) Global pollinator declines: trends, impacts and drivers. *Trends in Ecology and Evolution*, 25, 6, 345–353
- Rodrigues, F. A. (2019). Network centrality: an introduction. *A mathematical modeling approach from nonlinear dynamics to complex systems*, 177-196.
- Santos, R. B., de Menezes Filho, A. C. P., de Souza Castro, C. F., & Ventura, M. V. A. (2023). Qualidade do mel de *Tetragonisca angustula* Latreille, 1811 em área nativa da região Sudoeste, Estado de Goiás, Brasil. *Brazilian Journal of Science*, 2(6), 1-11.

- Schawe, C. C., Kessler, M., Hensen, I., & Tschardtke, T. (2018). Abundance and diversity of flower visitors on wild and cultivated cacao (*Theobroma cacao* L.) in Bolivia. *Agroforestry systems*, 92, 117-125.
- Soria, S. J. (1971). La polinización del cacao por las mosquitas *Forcipomyia* spp. (Diptera, Ceratopogonidae) en Palmira, Colombia. *Acta Agronómica*, 21(2), 77-82.
- Suh, N. N.; Molua, E. L. (2022). Cocoa production under climate variability and farm management challenges: Some farmers' perspective. *Journal of Agriculture and food Research*, 8, 100282.
- Toledo-Hernández, M., Wanger, T. C., & Tschardtke, T. (2017). Neglected pollinators: Can enhanced pollination services improve cocoa yields? A review. *Agriculture, ecosystems & environment*, 247, 137-148.
- Toledo-Hernández, M., Tschardtke, T., Tjoa, A., Anshary, A., Cyio, B., Wanger, T.C., 2020. Hand pollination, not pesticides or fertilizers, increases cocoa yields and farmer income. *Agric. Ecosyst. Environ.* 304, 107160.
- Toledo-Hernández, M., Tschardtke, T., Tjoa, A., Anshary, A., Cyio, B., & Wanger, T. C. (2021). Landscape and farm-level management for conservation of potential pollinators in Indonesian cocoa agroforests. *Biological Conservation*, 257, 109106.
- Urquiza, O. N., Cardozo-Alarcón, F., Adler, M., Lozano, R., Calcina-Mamani, S., Collao-Alvarado, K., ... & Pinto, C. F. (2022). Pollen Preference Patterns by *Tetragonisca angustula* (Apidae: Meliponini) in a Boliviano–Tucumano Forest. *Neotropical Entomology*, 51(5), 649-659.
- Winder, J. A., & Silva, P. (1972). Cacao pollination: Microdiptera of cacao plantations and some of their breeding places. *Bulletin of Entomological Research*, 61(4), 651-655.
- Winder, J. A. (1977). Field observations on Ceratopogonidae and other Diptera: Nematocera associated with cocoa flowers in Brazil. *Bulletin of Entomological Research*, 67(1), 57-63.
- Zakariyya, F., Sulistyowati, E., & Rahayu, D. S. (2016). Abundance of pollinator insect (*Forcipomyia* spp.) of cocoa under some shade trees. *Pelita Perkebunan*, 32(2), 91-100.

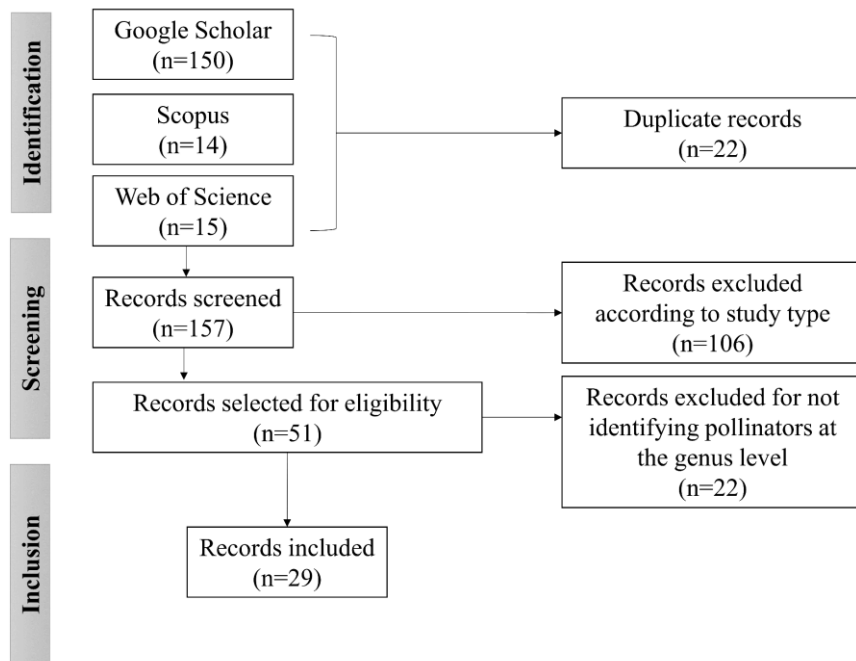


Figure 1. PRISMA flowchart of the selection of studies on cocoa pollinators

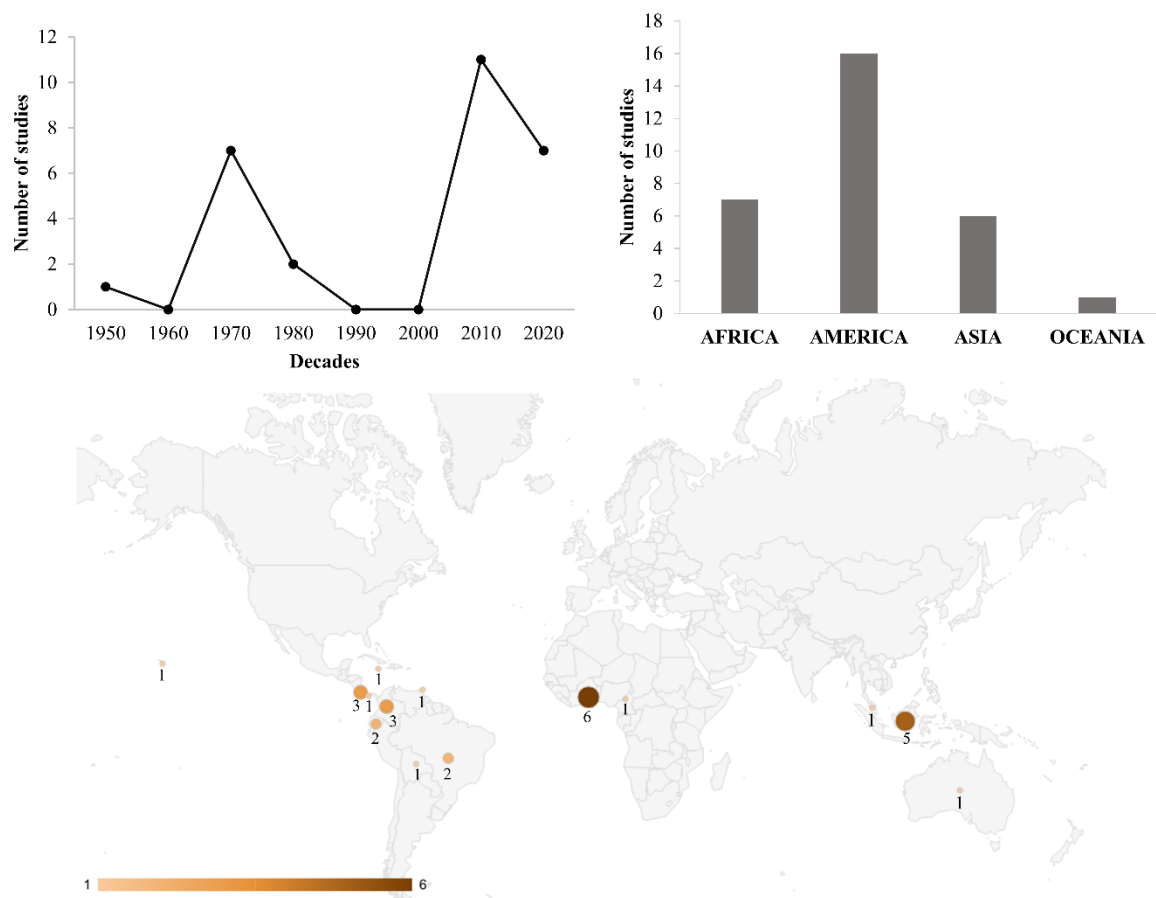


Figure 2. Number of studies per decades and worldwide distribution of research on cocoa pollinators.

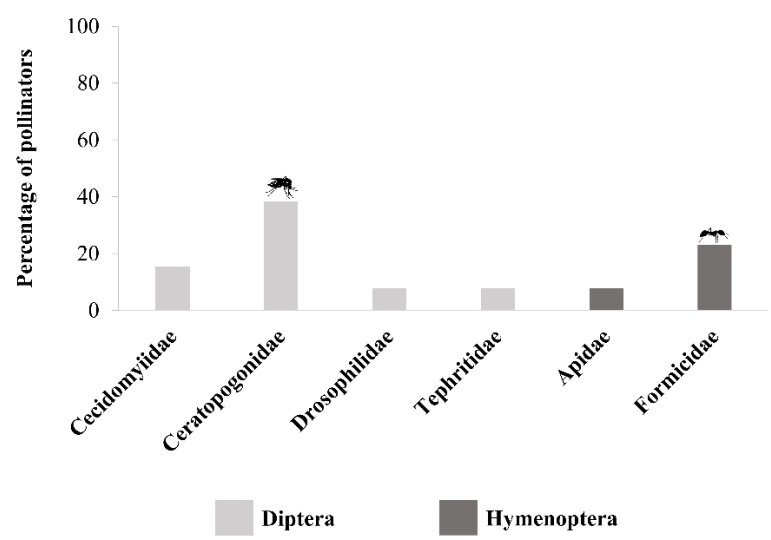


Figure 3. Cocoa (*Theobroma cacao* L.) families of pollinators around the world.

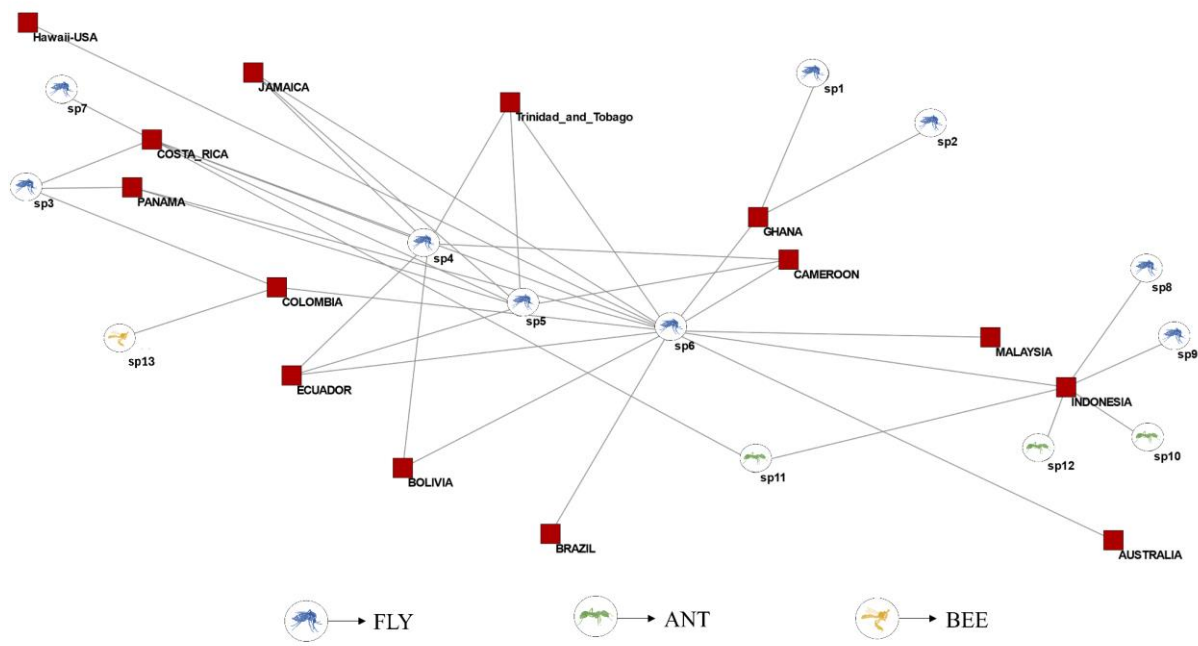


Figure 4. Spatial network of cocoa (*Theobroma cacao* L.) pollinators around the world.

CAPÍTULO III

POLLINATION NETWORK OF VEGETABLE CROPS UNDER SEMIARID CLIMATE

Submetido ao periódico: Journal of the Science of Food and Agriculture

Fator de impacto: 8.1 (2023)

Qualis: A2

Pollination network of vegetable crops under semiarid climate

Isabella Hevily Silva Torquato^a; Camila Silveira Souza^b; Daniele Regina Parizotto^a; Cibele

Cardoso de Castro ^{ad*}

^a Universidade Federal Rural de Pernambuco, Rua Manoel de Medeiros s/n, 52171-900, Recife, Pernambuco, Brasil. isabella.torquato@ufrpe.br ; daniele.parizotto@ufrpe.br

^b Universidade Estadual de Montes Claros, Avenida Rui Braga, s/n, Vila Mauricéia, 39401-089, Montes Claros, MG, Brazil. souza.camila.bio@gmail.com

^d Universidade Federal do Agreste de Pernambuco, Avenida Bom Pastor, s/n, 55292272, Garanhuns, Pernambuco, Brasil. cibele.castro@ufape.edu.br

*Corresponding author

Running title: Pollination network of vegetable crops

Highlights

The structure of the crop-pollinator interaction network is modular.

The bees *Paratrigona incerta* and *Apis mellifera* showed a greater number of interactions.

Native pollinators contribute to the provision of ecosystem pollination services for cultivated plants.

Abstract

- Pollination is responsible for maintaining natural communities and agricultural production, as it allows and/or improve fruit and seed sets. Understanding the structure of interactions between plants and pollinators on a local scale is important to comprehend the main interactions that can favor crop pollination. This study aimed to investigate the relationships between co-flowering crops and pollinators using six crops (pumpkin, watermelon, melon, gherkin, tomato, and sweet pepper) of NE Brazil as a model. The following questions were raised: What is the structural pattern of the network? Which are the bee groups shared among co-flowering crops? What are the key pollinators?
- Field data were collected through focal observations. The network structure was described by connectivity and modularity calculations, and the role of species by centrality metrics.
- A total of 27 species of bees, distributed across 19 genera and three families, were recorded. The most representative family was Apidae (15 species), followed by Halictidae (nine) and Andrenidae (three). The network was modular, formed by four modules, apparently guided by floral attributes. No bee species was classified as a network hub. *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp. were classified as module hubs. *Paratrigona incerta* showed the highest number of interactions as visited all crops except pumpkin. *Apis mellifera*, even though it was not classified as a key pollinator in the network, as is the case in most pollination networks, was the second species with the highest number of interactions, being connected to all Cucurbitaceae.
- Our recommendation is to promote pollinator-friendly conservation practices, including *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp., and to test the management of efficient native bees for crops.

Keywords: Bees, crop pollination, ecosystem service, network science

Introduction

In natural and agricultural systems, species interact with each other forming complex networks of interactions (Pocock, 2016; Windsor, 2022), which include a wide range of ecosystem services, such as pollination (IPBES, 2016). Around 75% of plants used for human consumption depend on pollination by animals and bees are the main pollinators (Klein *et al.*, 2007). Given the decline of pollinators that the world is experiencing (Potts *et al.*, 2010), and its impacts on natural communities and global food security (Ollerton, 2017; Porto *et al.* 2020), identifying interaction networks of crops and pollinators becomes essential to guide strategies of management and conservation of pollinators. A fundamental tool in the study of those networks is to describe their structure (Dehling, 2018). It allows the understanding of ecological

systems' responses to global changes such as, for example, the loss of pollinators (Lever *et al.*, 2014).

In a general matter, studies show that pollination networks may have a nested and/or a modular architecture (Olesen *et al.*, 2007; Bascompte & Jordano, 2007). Nested networks tend to present a high level of generalization, where there is a nucleus of generalist animal and plant species that interact with each other (Bascompte & Jordano, 2014). Conversely, modular networks are strongly related to specialized interactions (Guimarães *et al.*, 2007). In modular networks, species from one module are more strongly linked to each other than to species from other modules (Olesen *et al.*, 2007). The relatively high modularity of the network may be related to floral characteristics such as floral size and type of resource offered by flowers (Freitas *et al.*, 2014). Studies have shown that crop-pollinator networks generally have a modular structure (Assunção, 2021; Torquato; Souza; Castro, 2024)).

In addition to nestedness and modularity, centrality metrics (Dehling, 2018) have helped to identify key pollinators that maintain the networks' structure. Key pollinators (network hubs) generally occupy a central position in the network, are highly connected and interact with various plant species. Therefore, in agricultural environments they can play a vital role in ensuring effective pollination in different crops (Cagua *et al.* 2019), being in the focus of pollination conservation and management.

Several studies have identified *A. mellifera* as a network hub in different pollination networks (Santos *et al.*, 2012; Willcox *et al.*, 2019; Paulino *et al.*, 2021). It is the main pollinator of crops in the globe, as it is the most managed bee species (Valido, 2019). Despite that, it is exotic to many ecosystems, disrupting relationships between native plants and pollinators, and promoting a cascading of negative effects on natural communities (Valido *et al.*, 2019; Iwasaki & Hogendoorn, 2022). Additionally, *A. mellifera* tend to visit many flowers in each individual plant, enhancing self-pollination rates and resulting in a lower offspring fitness when compared to pollination by native insects (Travis & Khon 2023).

Studies have demonstrated that pollinator diversity s, especially native bees, can constitute an important complement in the pollination by *A. mellifera* due to differences in the functional characteristics, improving the quantity and quality of production (Garibaldi *et al.*, 2014; Page *et al.*, 2021). Native bees may also be even more efficient than *A. mellifera* in some crops (eggplant, peppers, and tomatoes; Silva, Pacheco-Filho; Freitas, 2015). Identifying bee groups shared across multiple crops is of crucial importance to support management strategies that improve pollination services and increase crop yields (Giannini *et al.*, 2020).

This study aimed to understand the interactions between cultivated plants and their pollinators in an agricultural landscape in a semi-arid region in northeastern Brazil, in order to

investigate the main interactions that can favor crop pollination on a local scale. The following questions were raised: 1) How the relations between crops and bees are structured? 2) Which bees are shared among flowering crops? 3) What are the key pollinators in the network? Our hypotheses are that the network has a modular pattern, and *A. mellifera* is the network's key pollinator.

Materials and Methods

Study area and studied crops

Data were collected between 16th and 30th, 2022, on a private family farming property in the rural area of the city of Garanhuns, State of Pernambuco, semi-arid region of northeastern Brazil (8°54'49"S and 36°35 '34"W, Fig. 1). The climate is hot, tropical, sub-humid dry, referring to As', BShs' and Cs'a, according to Köppen (Lopes *et al.*, 2017). The average annual temperature is between 20 and 22 °C and rainfall between 751- and 1000-mm. Seasonality is marked by a rainy period with lower temperatures from May to September, and a dry season with higher temperatures from October to April (Barbosa *et al.*, 2016).

The flowering crops were four species of Cucurbitaceae (*Cucurbita pepo* L.-zucchini; *Cucumis melo* L.-melon; *Cucumis anguria*-West Indian gherkin, and *Citrullus lanatus* (Thunb.) Matsum. & Nakai- watermelon), and two species of Solanaceae (*Capsicum annuum* L.-sweet pepper and *Solanum lycopersicum* L.-tomato). Each crop was planted in alternating rows 30 meters long, separated by 2.5 meters.

There was no apiary or meliponary in the area, nor the application of pesticides. The ruderal plants between crops were removed periodically by the farmers.

Sampling plant-pollinator interactions

To sample plant-pollinator interactions, focal observations were carried out for 10 minutes in each flowering crop between 06:00 and 13:00, totaling 105 hours. We maintained an average sampling effort of 17 h for each crop.

During the observations, bees that contacted anthers and stigmas (i.e., pollinators) were collected, identified by a specialist, and incorporated into the entomological collection of the Federal Rural University of Pernambuco.

Data analysis

The interaction network was built from an adjacency matrix, in which plant names were placed in rows and pollinators in columns. The filling of the matrix was based on the frequency of interactions between each crop and pollinator species. To evaluate the sampling effort, the diversity of interactions was estimated using the Chao1 species richness estimator (Chao, 2014). The sampling effort was calculated as the ratio between what was observed and what

was estimated in relation to the richness of interactions. The Chao1 estimator was calculated using the INEXT package (Hsieh *et al.*, 2014) in the R Program.

For the topological characterization of the network, the weighted nesting degree (wNODF) and modularity (Q) were calculated. Nesting measures how much the set of interactions of the least connected species is a subset of the interactions of the most connected species (Bascompte & Jordano, 2007). Modularity (Q) assesses the extent to which species form subgroups with higher internal than external interaction density (Olesen *et al.* 2007). We used Beckett's weighted modularity maximization algorithm DIRTLPawb+ (Beckett, 2016), estimated with the computeModules() function in the Bipartite package in R. Modularity was run 1000 times to check stabilization.

As network metrics can be affected by intrinsic characteristics, their significance was verified by comparing them to Vaznull's null model (Vázquez *et al.*, 2005), which restricts connectivity, network size and total number of interactions in each randomization. The estimated confidence interval was 95% for each metric of the 1000 simulated values. A metric value was considered significant if it did not overlap and was greater than the confidence interval generated by the null model randomizations.

To evaluate the functional role of species in the network, two indices were calculated: c - connectivity between modules and z - degree within the module, with the aim of verifying the importance of a species as a connector of different modules within its module itself. According to the c and z values, the species were classified into four categories: network hub (high c and z values), module hub (high z value and low c value), connector (high c value and low z value) and peripheral (low c and z values; Olesen *et al.*, 2007). Threshold values for c and z were defined following Dormann and Strauss (2014). To do this, we calculated expected c and z values using null models based on the original networks, and then used 95% quantiles as critical values (Dormann & Strauss 2014). Therefore, the threshold values used were 0.72 for c and 1.46 for z. The degree (number of interactions) of the species was also calculated in the Bipartite package in R. The degree analyzes how connected a species is to other species in the network (Jordano *et al.*, 2003).

Results

A total of 27 bee species, distributed in 19 genera and three families, pollinated the crops. The most representative family was Apidae (15 species), followed by Halictidae (9 species) and Andrenidae (3 species). The network included 384 interactions. The sampling effort for interactions was 53% of all possible interactions observed (Observed = 39; Estimator = 73; $p < 0.05\%$).

The network structure was not significantly nested ($WNODF = 22.23$, $p > 0.05$), but it presented a significantly modular structure ($Q = 0.42$, $p < 0.05$) formed by four modules (Fig. 2). Module I is associated with pumpkin and seven pollinators, and *Trigona spinipes* (sp17) had the greatest strength of interaction. Module II is associated with two Cucurbitaceae (melon and West Indian gherkin) and eight pollinators, and *Paratrigona incerta* (sp15) was the pollinator most strongly related to the two crops. Module III is associated with one Cucurbitaceae (watermelon), one Solonaceae (pepper) and four pollinators. Watermelon is strongly linked to *A. mellifera* (sp4), and sweet pepper to *Plebeia flavocincta* (sp16). Module IV is associated with tomatoes and eight bees (seven Halictidae and one Apidae, *Exomalopsis* sp.).

Regarding the functional role of species in the network, most species (99.49%) were classified as peripheral. *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp. were classified as module hub. No species was classified as network connectors and hubs (Fig. 3). The bees with the highest degree values (number of interactions) in the network were *P. incerta* (degree = 5, Fig 4) which visited all crops, except for pumpkin, and *A. mellifera* (degree = 4) which visited all Cucurbitaceae but not visited the Solonaceae.

Discussion

The network of interactions between agricultural crops and pollinators revealed the presence of *A. mellifera* and native bees. According to Willcox *et al.* (2019), communities with pollinator taxonomic diversity are more resilient to fluctuating population dynamics and species extinctions due to their ability to provide functional complementarity. Additionally, studies have shown that the interaction between native and exotic bees increases pollination rates (Khalifa *et al.*, 2021). Such diversity guarantees the production of crops essentially dependent on pollinators, such as Cucurbitaceae, which are monoecious, and maximizes production in crops that are highly, moderately, and weakly dependent on these animals, such as Solanaceae.

Despite the sharing of some bees between crops, the community presented a compartmentalized structure forming modules, with low nestedness. For agricultural environments, this structure can be advantageous as it restricts the negative impacts of disturbances to a specific module, with less probability of their impacts propagating through other modules of the network, without affecting the production of the entire system. The theory predicts that a modular network can be associated with more resilient and resistant interactions in the presence of disturbances (Dupont & Olesen, 2012).

The module I has a single crop, pumpkin. It has the largest flower among those studied, offers a large amount of nectar and pollen, and was the crop with the greatest bee richness. According to Lázaro *et al.* (2019), larger flowers present higher levels of interactions with visitors, as flower size is the main attractive floral attribute. It is also worth noting that the large

pumpkin flowers were the only ones visited by large bees (3-5 cm) such as *Xylocopa* sp. This may be related to the compatibility of morphological characteristics (Rosa & Sytsma, 2021) because, unlike pumpkin flowers, crops with smaller flowers (modules II, III and IV) interacted only with medium (1-1.5 cm) and small (3-7 mm) bees. Module IV, associated with tomatoes, is another example that floral characteristics and the type of resource offered may influence the composition of the modules. Tomato flowers have poricidal anthers and is related to vibrating bees, i.e., those bees that can vibrate during their visits to flowers. These bees use their thoracic muscles to vibrate the flower and release pollen grains from poricidal anthers (Gaglianone *et al.*, 2015). They are generally native, notably the most efficient in collecting pollen and, consequently, in pollinating crops with poricidal anthers, such as tomatoes and eggplant (Nunes-silva, *et al.*, 2010; De Luca & Vallejo-Marín, 2013). All crops were pollinated by native bees. Therefore, the importance of these bees in providing pollination services for agricultural environments is evident.

Our hypothesis that *A. mellifera* would be the network hub was refuted, as there was no hub species. When analyzing the bees with the highest number of interactions (degree), we realized that the native, eusocial (Klein *et al.* 2020) species *P. incerta* played an important role as it interacted with almost all crops. The genus *Paratrigona* Schwarz, 1938 includes more than 500 species of small bees distributed in South America (ITIS 2023) that nest mostly in the ground and efficiently pollinate several crops (Klein *et al.* 2020; Oliveira *et al.* 2020). Species of the genus were recorded in more than ten economically important plants in Brazil (Wolowsky *et al.* 2019). The conservation of ground-nesting bees, which represent around three-fourths of all wild bees in the planet, depends on a better understanding of nesting requirements, as well as the knowledge dissemination among farmers, so that they can provide adequate habitats (Antoine & Forrest 2021).

The bee *Ceratina* sp., connector of Module II, pollinated the flowers of West Indian gherkin and melon. The genus *Ceratina* is cosmopolitan, highly diverse, and nests in dead and broken stems (Rehan, 2020). It is also considered a pollinator of many economically important crops (Ali *et al.*, 2024).

It is important to highlight that *A. mellifera*, even though it is not classified as a key pollinator in the network, was the second bee species with the highest number of interactions, being connected to all Cucurbitaceae. It is the main bee suggested for management in melon and watermelon plantations (Bomfim *et al.*, 2013; Kiill *et al.*, 2015).

Conclusions

The network has a modular structure apparently guided by crops' floral attributes. There was no network hub, and the modules hubs were *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp. The

former is a native, that interacted with all crops except pumpkin. *Apis mellifera* was the second species with the highest number of interactions, being connected to all Cucurbitaceae. Our recommendation is to promote pollinator-friendly conservation practices, including *Paratrigona incerta* and *Ceratina* sp., and to test the management of efficient native bees for crops.

References

- Ali, H., Iqbal, J., Ali, M., Said, F., Abbas, H. M. K., Rasool, K. G., ... & Aldawood, A. S. (2024). Bionomical observations of Small Carpenter Bee, *Ceratina smaragdula* Fabricius (Hymenoptera: Apidae): Bionomics of small carpenter bee, *Ceratina smaragdula*. *Sociobiology*, 71(1), e9505-e9505.
- Antoine, C.M. & Forrest, J.R.K. 2021. Nesting habitat of ground-nesting bees: a review. *Ecological Entomology*, 46, 143-159.
- Barbosa, V. V., Souza, W. M., Galvêncio, J. D., & Costa, V. S. O. (2016). Análise da variabilidade climática do município de Garanhuns, Pernambuco–Brasil. *Revista Brasileira de Geografia Física*, 9(2), 353-367.
- Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 38:567–593. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818>
- Bascompte, J., Jordano, P. (2014) *Mutualistic Networks*. Princeton University Press
- Beckett, S. J (2016). Improved community detection in weighted bipartite networks. *Royal Society Open Science*, (1):140536. <https://doi.org/10.1098/rsos.140536>
- Blüthgen, N., Menzel, F., & Blüthgen, N. (2006). Measuring specialization in species interaction networks. *Ecology*, 6:1–12. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-6-9>
- Bomfim, I. G. A., Cruz, D. D. O., Freitas, B. M., & de Aragão, F. A. S. (2013). Polinização em melancia com e sem semente. EMBRAPA
- Cagua, E. F., Wootton, K. L., & Stouffer, D. B. (2019). Keystoneness, centrality, and the structural controllability of ecological networks. *Journal of Ecology*, 107(4), 1779-1790. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.13147>
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K., & Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological monographs*, 84(1), 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>
- De Luca, P.A., & Vallejo-Marin, M. (2013). What's the 'buzz' about? The ecology and evolutionary significance of buzz-pollination. *Current opinion in plant biology*, 16, 429-435. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2013.05.002>
- Dehling, D. M. (2018) *The Structure of Ecological Networks*. In: *Ecological networks in the tropics* © Springer International Publishing
- Dormann, C. F., & Strauss, R. (2014). A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. *Methods in Ecology and Evolution*, 5(1), 90-98. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12139>
- Dupont, Y. L. and Olesen, J. M. 2012. Stability of modular structure in temporal cumulative plant-flower–visitor networks. – *Ecol. Complex.* 11: 84–90. <https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2012.03.004>
- Freitas, L, Vizentin-Bugoni J., Wolowski, M. *et al.* (2014) Interações planta-polinizador e a estruturação das comunidades. In: *Biologia da polinização* (Rech, A.R *et al.*), Ceres Belchior. – Rio de Janeiro: Projeto Cultural
- Gaglianone M.C., Campos L.A.O., Campos M.J.O., Franceschinelli E., Deprá M.S., Silva P.N., Montagnana P.C., Hautequestt A.P. & Moraes M.C.M. (2015) Plano de manejo para os polinizadores do tomateiro. *Fundo Brasileiro para a Biodiversidade (Funbio)*, Rio de Janeiro, Brazil

- Garibaldi, L.A., Steffan-Dewenter, I., Winfree, R. *et al.* (2013). Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honeybee abundance. *Science*, 340:1608–1611. <https://doi.org/10.1126/science.1230200>
- Garibaldi, L.A., Carvalheiro, L.G., Leonhardt, S.D. *et al.* (2014) From research to action: enhancing crop yield through wild pollinators. *Frontiers in Ecology and the Environment*.12(8): 439–447. <https://doi.org/10.1890/130330>
- Giannini, T. C., Cordeiro, G. D., Freitas, B. M., Saraiva, A. M., & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2015). The Dependence of Crops for Pollinators and the Economic Value of Pollination in Brazil. *Journal of Economic Entomology*. 108(3): 849–857. <https://doi.org/10.1093/jee/tov093>
- Giannini, T. C., Alves, D. A., Alves, R., Cordeiro, G. D., Campbell, A. J., Awade, M., ... & Imperatriz-Fonseca, V. L. (2020). Unveiling the contribution of bee pollinators to Brazilian crops with implications for bee management. *Apidologie*, 51, 406-421. <https://doi.org/10.1007/s13592-019-00727-3>
- Goulson, D. (2003). Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 1-26. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132355>
- Guimaraes Jr, P. R., Machado, G., de Aguiar, M. A., Jordano, P., Bascompte, J., Pinheiro, A., & Dos Reis, S. F. (2007). Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. *Journal of theoretical biology*, 249(2), 181-189. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.08.004>
- Hsieh, T. C., Ma, K. H.; Chao, A. (2014). CRAN - Package iNEXT: iNterpolation and EXTrapolation for species diversity. R package version 2.0. Retrieved from <http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download>
- IPBES (2016). The assessment report of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services on pollinators, pollination and food production. Secretariat of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services
- ITIS (2023). Integrated Taxonomic Information System. Retrieved on December 30th, 2023) from on-line database (www.itis.gov). <https://doi.org/10.5066/F7KH0KBBK>.
- Iwasaki, J. M.; Hogendoorn, K. (2022). Mounting evidence that managed and introduced bees have negative impacts on wild bees: an updated review. *Current research in insect science*, 100043. <https://doi.org/10.1016/j.cris.2022.100043>
- Jordano P, Bascompte J, Olesen JM (2003) Invariant properties in coevolutionary networks of plant-animal interactions. *Ecol Lett* 6:69–81.
- Khalifa, S. A., Elshafiey, E. H., Shetaia, A. A., El-Wahed, A. A. A., Algethami, A. F., Musharraf, S. G., ... & El-Seedi, H. R. (2021). Overview of bee pollination and its economic value for crop production. *Insects*, 12(8), 688. <https://doi.org/10.3390/insects12080688>
- Kiill, L., Ribeiro, M. D. F., de Siqueira, K. M. M., & Silva, E. (2015). Plano de manejo de polinizadores do meloeiro. EMBRAPA
- Klein, A.M.; Vaisse re, B.E.; Cane, J.H. *et al.* (2007). Importance of pollinators in changing landscapes for world crops. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:303–313. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3721>
- Klein, A.M. *et al.* (2020). A Poliniza  o Agr  cola por Insetos no Brasil: Um Guia para Fazendeiros, Agricultores, Extensionistas, Pol  ticos e Conservacionistas. Albert-Ludwigs University Freiburg, Nature Conservation and Landscape Ecology
- Lever, J. J., van Nes, E. H., Scheffer, M., & Bascompte, J. (2014). The sudden collapse of pollinator communities. *Ecology letters*, 17(3), 350-359 <https://doi.org/10.1111/ele.12236>
- Lopes, I., Melo, J. M. M., Montenegro, A. A. A., Guimaraes, M. J. M., Lopes, B., & Leal, B. G. (2017). Caracteriza  o pluviom  trica, precipita   es m  ximas e balan  o h  drico para

diferentes regimes pluviométricos em mesoregiões de pernambuco. *Revista Brasileira de Agrotecnologia*, 7, 20-33.

- Moreira, E. F., Boscolo, D., & Viana, B. F. (2015). Spatial heterogeneity regulates plant-pollinator networks across multiple landscape scales. *PloS one*, 10(4), e0123628. <https://doi.org/10.1371/journal>.
- Nunes-Silva, P., Hnrcir, M., Imperatriz-Fonseca, V. L. (2010) A Polinização por Vibração. *Oecologia Australis*, 14, 140-151. <https://doi.org/10.1371/journal>.
- Olesen, J. M., Bascompte, J., Dupont, Y. L., & Jordano, P. (2007). The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104: 19891–19896. <https://doi.org/10.1073/pnas.0706375104>
- Oliveira, F. F., Madella-Auricchio, C. R., & Freitas, B. M. (2020). A new species of *Paratrigona* Schwarz, 1938 from northeastern Brazil, with notes on the type material of *Melipona lineata* Lepeletier, 1836 (Hymenoptera: Anthophila: Apidae). *Journal of Natural History*, 54 (25-26), 1637–1659. <https://doi.org/10.1080/00222933.2020.1819455>
- Ollerton, J. (2017). Pollinator diversity: distribution, ecological function, and conservation. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 48, 353-376. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-110316-022919>
- Page, M. L., Nicholson, C. C., Brennan, R. M., Britzman, A. T., Greer, J., Hemberger, J., ... & Williams, N. M. (2021). A meta-analysis of single visit pollination effectiveness comparing honeybees and other floral visitors. *American journal of botany*, 108(11), 2196-2207. <https://doi.org/10.1002/ajb2.1764>
- Paini, D. R. (2004). Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral Ecology*, 29(4), 399-407. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2004.01376.x>
- Pan Insetos Polinizadores 2023. Plano de ação nacional para a conservação dos insetos polinizadores ameaçados de extinção. Ministério do Meio Ambiente, Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade. Lavras: Brazil.
- Paulino, C. D. S., Souza, C. S., Santa-Martinez, E., Almeida, N. M., Castro, C. C. (2022). Global meta-network of legume crops and floral visitors reveals abundance of exotic bees. *Journal of Applied Entomology*, 146(3):252-261. <https://doi.org/10.1111/jen.12956>
- Porto, R. G., Cruz-Neto, O., Tabarelli, M., Viana, B. F., Peres, C. A., & Lopes, A. V. (2021). Pollinator-dependent crops in Brazil yield nearly half of nutrients for humans and livestock feed. *Global Food Security*, 31, 100587. <https://doi.org/10.1016/j.gfs.2021.100587>
- Potts, S.G., Imperatriz-Fonseca, V., Ngo, H.T., *et al.* (2016). Safeguarding pollinators and their values to human well-being. *Nature*, 540:220–229. <https://doi.org/10.1038/nature20588>.
- Pocock, M. J., Evans, D. M., Fontaine, C., Harvey, M., Julliard, R., McLaughlin, Ó., *et al.*, (2016). The visualisation of ecological networks, and their use as a tool for engagement, advocacy and management. In *Advances in ecological research* 54: 41-85. Academic Press.
- Rehan SM. (2020) Small carpenter bees (*Ceratina*). *Encyclopedia of Social Insects*. ed. Chris Stark. Springer. In press. 10.1007/978-3-319-90306-4_106-1
- Rose, J. P., & Sytsma, K. J. (2021). Complex interactions underlie the correlated evolution of floral traits and their association with pollinators in a clade with diverse pollination systems. *Evolution*, 75(6), 1431-1449. <https://doi.org/10.1111/evo.14220>
- Russo, L., DeBarros, N., Yang, S., Shea, K., & Mortensen, D. (2013). Supporting crop pollinators with floral resources: network-based phenological matching. *Ecology and evolution*, 3(9), 3125-3140. <https://doi.org/10.1002/ece3.703>
- Santos, G. M. M., Aguiar, C. M. L., Genini, J. (2012). Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biol Invasions*, 14:2369–2378, <https://doi.org/10.1007/s10530-012-0235-8>
- Silva, C. I., Pacheco-Filho, A. J. S., Freitas, B. M. (2015) Polinizadores manejados no Brasil e sua disponibilidade para a agricultura. In *Agricultura e Polinizadores*, A.B.E.L.H.A

- Souza, C. S., Maruyama, P. K., Santos, K. C., Varassin, I. G., Gross, C. L., & Araujo, A. C. (2021). Plant-centred sampling estimates higher beta diversity of interactions than pollinator-based sampling across habitats. *New Phytologist*, 230(6), 2501-2512. <https://doi.org/10.1111/nph.17334>
- Toledo-Hernandez, E., Pena-Chora, G., Hernandez-Velazquez, V. M., Lormendez, C. C., Toribio-Jimenez, J., Romero-Ramirez, Y., & Leon-Rodriguez, R. (2022). The stingless bees (Hymenoptera: Apidae: Meliponini): a review of the current threats to their survival. *Apidologie*, 53(1), 8. <https://doi.org/10.1007/s13592-022-00913-w>
- Travis DJ, Kohn JR. 2023. Honeybees (*Apis mellifera*) decrease the fitness of plants they pollinate. *Proceedings of the Royal Society B* 290: 20230967.
- Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. (2019). Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*, 9:4711, <https://doi.org/10.1038/s41598-019-41271-5>
- Vázquez, D. P., Morris, W. F., Jordano, P. (2005). Interaction frequency as a surrogate for the total effect of animal mutualists on plants. *Ecology letters*, 8(10), 1088-1094. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00810.x>
- Willcox, B. K., Howlett, B. G., Robson, A. J., Cutting, B., Evans, L., Jesson, L., ... & Rader, R. (2019). Evaluating the taxa that provide shared pollination services across multiple crops and regions. *Scientific Reports*, 9(1), 13538. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-49535-w>
- Windsor F. M. *et al.* (2022). Network science: Applications for sustainable agroecosystems and food security. *Perspectives in Ecology and Conservation* 20: 79–90. <https://doi.org/10.1016/j.pecon.2022.03.001>.

Figures

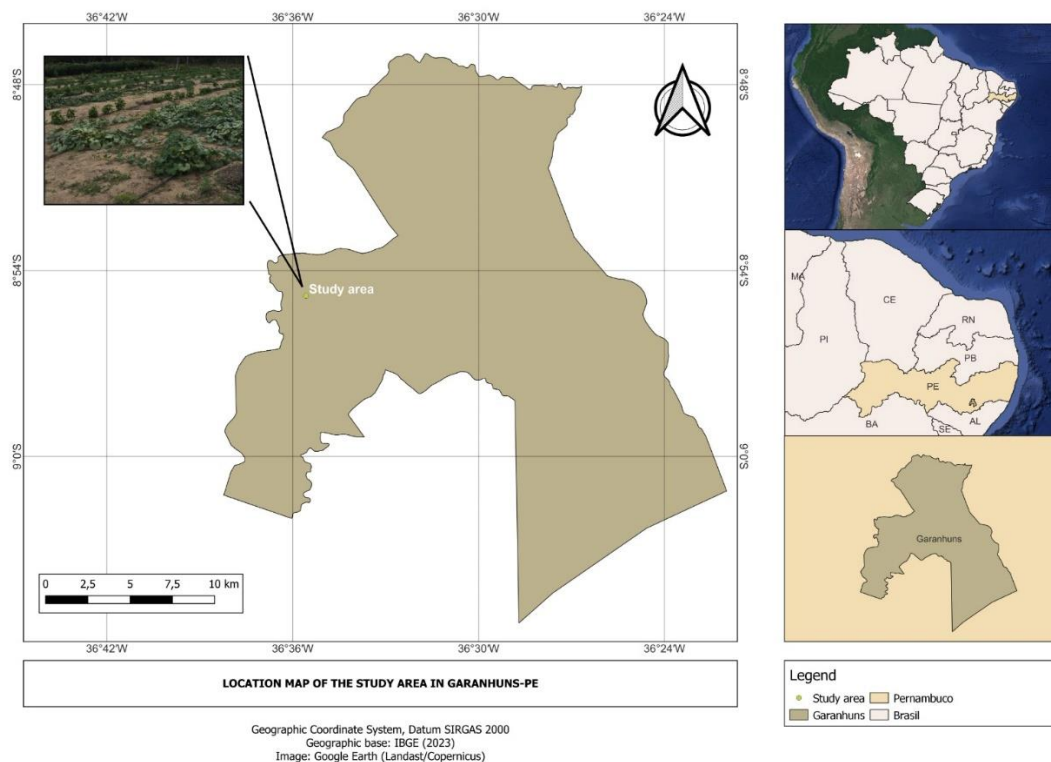


Figure 1. Location map of the study area in Garanhuns-PE, Brazil

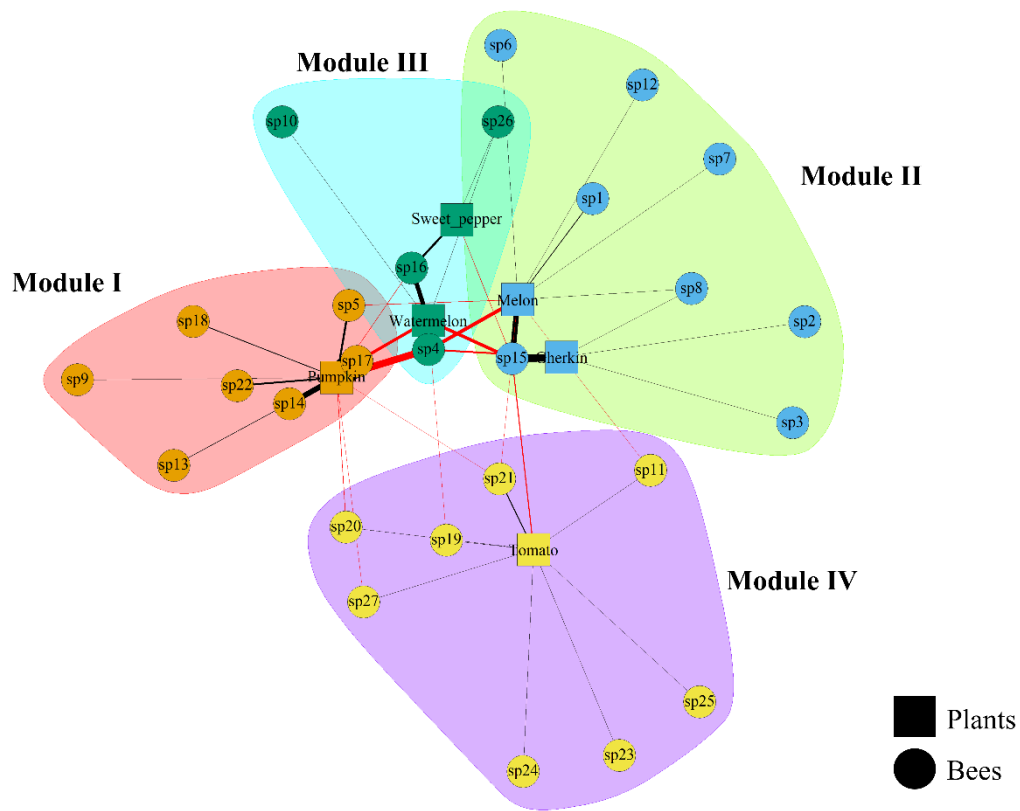


Figure 2. Network of crop-bee interactions in a semi-arid region of NE Brazil. Black lines represent interactions between species from the same module, and the red lines from different modules. Line thickness represents the number of times the interaction was recorded, that is, the strength of the interaction.

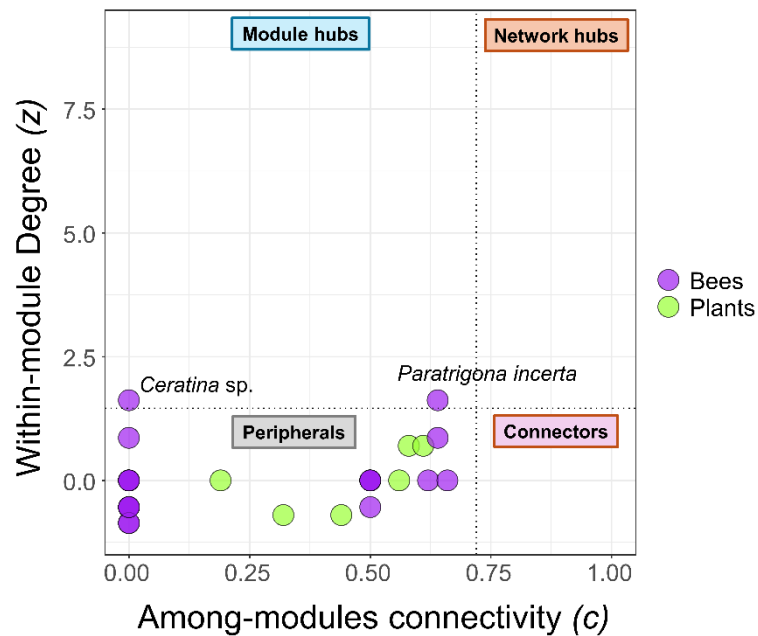


Figure 3. Functional role of species in the crop-bee interaction network according to the values of c (connectivity between modules) and z (degree within the module) in an agricultural landscape in a semi-arid region in northeastern Brazil.

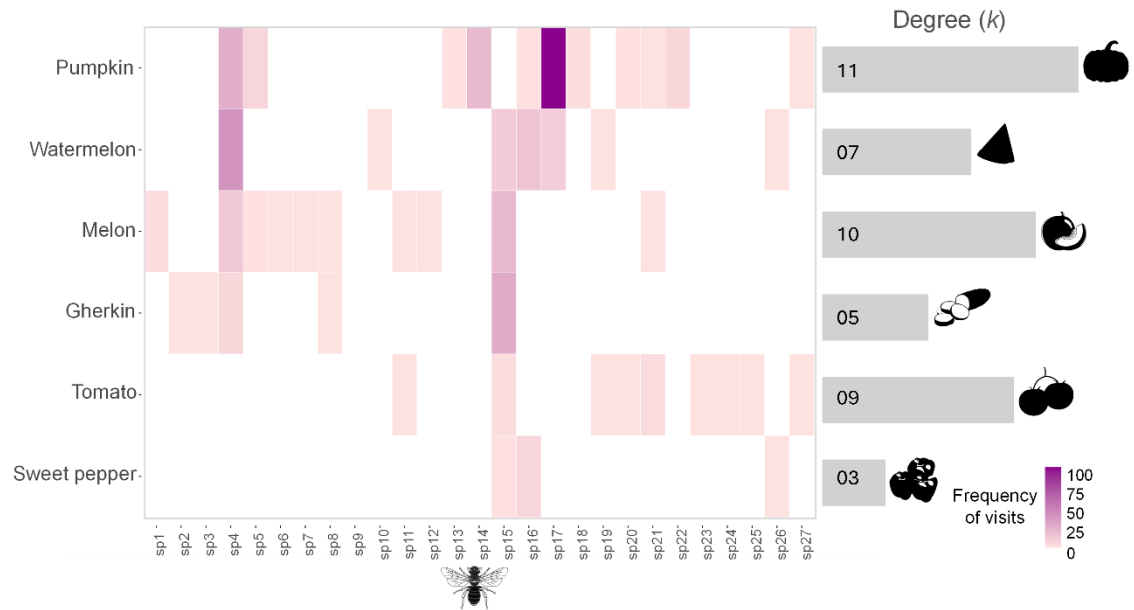


Figure 4. Frequency of pollinator visits and crop Degree (k) in an agricultural landscape in a semi-arid region in northeastern Brazil.