

**UNIVERSIDADE FEDERAL DE ALFENAS**

**MARINA DE LIMA MOHALLEM**

**IMPACTO DE *Apis mellifera* L. NO COMPORTAMENTO DE ABELHAS NATIVAS  
E NA REDE DE INTERAÇÕES ABELHA-PLANTA**

**Alfenas/MG**

**2019**

MARINA DE LIMA MOHALLEM

IMPACTO DE *Apis mellifera* L. NO COMPORTAMENTO DE ABELHAS NATIVAS E  
NA REDE DE INTERAÇÕES ABELHA-PLANTA

Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Diversidade Biológica e Conservação.

Orientador: Prof. Dr. Marina Wolowski Torres

Alfenas /MG

2019

Dados Internacionais de Catalogação-na-Publicação (CIP)  
Sistema de Bibliotecas da Universidade Federal de Alfenas  
Biblioteca Central – Campus Sede

Mohallem, Marina de Lima

M697i Impacto de *Apis mellifera* L. no comportamento de abelhas nativas e na rede de interações abelha-planta / Marina de Lima Mohallem. – Alfenas, MG, 2019.  
60 f.: il. –

Orientadora: Marina Wolowski Torres.

Dissertação (Mestrado em Ciências Ambientais) – Universidade Federal de Alfenas, 2019.

Bibliografia.

1. Abelhas africanizadas - Concorrência. 2. Polinização por insetos - Eficiência. 3. Ecologia florestal - Proliferação. I. Torres, Marina Wolowski. II. Título.

CDD-574

Ficha Catalográfica elaborada por um bibliotecário responsável  
Bibliotecário-Documentalista CRB6/XXXX

**MARINA DE LIMA MOHALLEM**

**IMPACTO DE *Apis mellifera* L. NO COMPORTAMENTO DE ABELHAS NATIVAS  
E NA REDE DE INTERAÇÕES ABELHA-PLANTA**

A Banca examinadora abaixo-assinada, aprova a Dissertação apresentada como parte dos requisitos para obtenção do título de Mestre em Ciências Ambientais pela Universidade Federal de Alfenas. Área de concentração: Diversidade Biológica e Conservação.

Aprovado em: 18 de novembro de 2019.

Profª. Dra. Marina Wolowski Torres

Instituição: UNIFAL-MG

Assinatura: 

Prof. Dr. Pietro K. Maruyama Mendonça

Instituição: UFMG

Assinatura: 

Profª. Dra. Kayna Agostini

Instituição: UFSCAR

Assinatura: 

## **AGRADECIMENTOS**

Agradeço aos meus pais Quinho e Zilá por sempre me apoiarem em todos os momentos e pelo amor incondicional.

As minhas irmãs Meire e Miriam pelo companheirismo e por serem minhas melhores amigas desde sempre.

A minha tia Ligia que é e sempre foi minha inspiração em todos os sentidos da vida, e por disponibilizar a Oka para o desenvolvimento deste trabalho.

A Carol por estar ao meu lado enchendo meus dias de leveza, e por se interessar sempre quando eu falo das (fadas) abelhas e plantas.

A minha orientadora Marina Wolowski, pelo aprendizado e confiança ao longo de todo mestrado.

A toda equipe de trabalho de campo, principalmente Gleycon, Rafaela, Ana Teresa, Tássia, Jaqueline, Vanessa, Guilherme e Matheus, por partilharem conhecimentos, aventuras e dificuldades em campo.

A Dona Neusa e Hélio, por sempre acolher a equipe de trabalho de campo em suas casas e pelo carinho que sempre recebemos.

A professora Natália Martins, pela disponibilidade e pela ajuda com análise estatística.

Ao Prof. Dr. Pietro Kiyoshi Maruyama Mendonça, pela contribuição e por compartilhar conhecimentos sobre análises de redes de interações.

Ao Cassio Franco Moreira, pela permissão para realizar a pesquisa em sua propriedade, Fazenda Jacarandá, e pelo apoio logístico.

A todos os membros da banca, pela dedicação colocada na leitura da dissertação que contribuiu fortemente para a melhoria deste trabalho.

A instituição UNIFAL-MG e aos membros do Programa de Pós-Graduação em Ciências Ambientais, pela oportunidade e apoio ao longo de toda Graduação e Pós-Graduação.

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

## RESUMO

*Apis mellifera* é uma espécie exótica invasora que pode causar impactos em abelhas nativas, por exemplo, pela competição e sobreposição do uso de recursos. A competição entre *A. mellifera* e abelhas nativas pode ter efeitos negativos causando a redução de populações de abelhas nativas. Além disso, *A. mellifera* pode ter efeitos no nível da comunidade, sendo a teoria de redes, uma ferramenta útil para entender tais impactos. Neste trabalho buscamos revisar informações sobre as interações entre *A. mellifera* e abelhas nativas e seus principais efeitos no serviço ecossistêmico de polinização (capítulo 1). Concluímos que *A. mellifera* tem o potencial de impactar negativamente as abelhas nativas, bem como é menos eficiente na polinização. Além disso, registramos interações planta-abelha em campo para responder as seguintes questões (capítulo 2): 1) Qual é a sobreposição de uso de recursos entre *A. mellifera* e abelhas nativas ao longo do dia? (2) Como as propriedades estruturais das redes de interações (modularidade, aninhamento ponderado e especialização) variam em relação a diferentes frequências de interações de *A. mellifera*? Para isso, dados de visitação floral foram coletados em plantas ruderais em cultivos de café em três períodos do dia que foram representados em três intervalos de tempo (07:00-09:00, 10:00-12:00 e 13:00-15:00). *Apis mellifera* foi mais frequente no período das de 07:00-09:00 e de 13:00-15:00 ( $p < 0,001$  e  $p = 0,0147$ , respectivamente) quando comparada com abelhas nativas, o que indica uma elevada sobreposição de uso de recursos nesses horários. Além disso, *A. mellifera* tem potencial para alterar a estrutura das redes de interações. No período inicial da manhã, a rede é caracterizada por uma elevada frequência de interação de *A. mellifera*, apresentando especialização e modularidade inferiores quando comparada às redes do final da manhã e início da tarde. O aninhamento ponderado foi superior na primeira rede, revelando que nesta rede há parceiros mutualistas com interações generalistas mais frequentes do que parceiros com maior especialização nas interações. Os resultados sugerem que *A. mellifera* apresenta um comportamento oportunista na busca por recursos por apresentar capacidade de forragear antes das abelhas nativas. Além disso, os resultados mostram que *A. mellifera* altera a estrutura das redes. Portanto, ressaltamos a importância de mais estudos em áreas que sofreram a presença de *A. mellifera* por longo prazo para avaliar quais são os impactos na flora e fauna nativa

Palavras-chave: Competição. Eficiência de polinização. Invasão biológica. Rede de interação.

## ABSTRACT

*Apis mellifera* is an invasive alien species that can impact native bees, for example by competition and overlapping resource use. Competition between *A. mellifera* and native bees can have negative effects causing the reduction of native bee populations. In addition, *A. mellifera* can have community-level effects, with network theory being a useful tool for understanding such impacts. In this paper we seek to review information about the interactions between *A. mellifera* and native bees and their main effects on the pollination ecosystem service (chapter 1). We conclude that *A. mellifera* has the potential to negatively impact native bees, as well as being less efficient in pollination. In addition, we record plant-bee interactions in the field to answer the following questions (chapter 2): 1) What is the overlap of resource use between *A. mellifera* and native bees throughout the day? 2) How do the structural properties of interaction networks (modularity, weighted nesting, and specialization) vary with respect to different frequencies of *A. mellifera* interactions? For this, floral visitation data were collected on ruderal plants in coffee crops at three times of day that were represented at three time intervals (7:00-09:00, 10:00-12:00 and 13:00-15:00). *Apis mellifera* was more frequent in the period from 07:00-09:00 and from 13:00-15:00 ( $p < 0.001$  and  $p = 0.0147$ , respectively) when compared to native bees, which indicates a high overlap of use. resources at these times. In addition, *A. mellifera* has the potential to alter the structure of interaction networks. In the early morning, the network is characterized by a high frequency of interaction of *A. mellifera*, presenting lower specialization and modularity when compared to the late morning and early afternoon networks. Weighted nesting was higher in the first network, revealing that in this network there are mutualist partners with more frequent generalist interactions than partners with greater specialization in interactions. The results suggest that *A. mellifera* presents an opportunistic behavior in the search for resources because it has foraging ability before native bees. In addition, the results show that *A. mellifera* alters the structure of networks. Therefore, we emphasize the importance of further studies in areas that have suffered the presence of *A. mellifera* over the long term to assess what are the impacts on native flora and fauna.

Keywords: Competition. Pollination efficiency. Biological invasion. Network interaction.



## LISTA DE FIGURAS

Figura 1-	Negative impacts of <i>Apis mellifera</i> on native bees (N.B.).....	22
Figura 2-	Classification of pollinating bees in relation to the floral visit and its effect on the reproductive success of the plant.....	24
Figura 3-	Measures most used to determine pollination efficiency.....	27
Figura 4-	Comparative histograms of pollination efficiency of <i>A. mellifera</i> and native bees on continents where <i>A. mellifera</i> is an invasive species.....	30
Figura 5-	Localização da área de coleta de dados no município de Machado, MG, Brasil. A linha vermelha mostra o transecto de 1 km, em uma área adjacente ao cultivo de café com predominância de plantas ruderais .....	43
Figura 6-	Frequência de visita floral de <i>A. mellifera</i> e abelhas nativas em três períodos diferentes do dia. Notar que <i>A. mellifera</i> é significativamente mais frequente no período das 07:00-09:00 e 13:00-15:00 ( $p < 0,001$ e $p = 0,0147$ , respectivamente).....	46
Figura 7-	Redes de interações em três intervalos de tempo durante o dia no município de Machado, MG, Brasil no período de março de 2018 a março de 2019: a) intervalo 1 (07:00-09:00), b) intervalo 2 (10:00-12:00) e c) intervalo 3 (13:00-15:00). Em cada rede, os retângulos superiores vermelhos representam as espécies de abelhas e os retângulos inferiores azuis representam espécies de plantas. As conexões representam as ligações entre as espécies de abelhas e plantas. As conexões de cor rosa representam as interações feitas por <i>A. mellifera</i> . A largura das conexões para cada espécie de abelha representa a frequência de visita floral em cada espécie de planta. ....	47

## LISTA DE TABELAS

- Tabela 1- Non-cultivated plant species and native and exotic bees from studies evaluating pollination efficiency.....27
- Tabela 2 - Species of cultivated plants and native and exotic bees from studies that evaluated pollination efficiency.....28
- Tabela 3 - Espécies de abelhas e plantas visitadas em uma área adjacente ao cultivo de café no município de Machado, MG, Brasil, março de 2018 a março de 2019. A última coluna representa o status das espécies de abelhas no Brasil (exótica ou nativa).....44
- Tabela 4 - Métricas das redes temporais diárias, medidas na Fazenda Jacarandá, Machado, MG, Brasil. O valor de p foi gerado através da modelagem nula, com o objetivo de testar a significância de cada métrica.....48

## SUMÁRIO

<b>1</b>	<b>INTRODUÇÃO GERAL.....</b>	<b>15</b>
<b>2</b>	<b>ARTIGO 1 - INTERACTIONS BETWEEN <i>APIS MELLIFERA</i> L. AND NATIVE BEES AND THEIR EFFECTS ON THE POLLINATION SERVICE.....</b>	<b>18</b>
<b>2.1</b>	<b>INTRODUCTION.....</b>	<b>19</b>
<b>2.2</b>	<b>METODOLOGY.....</b>	<b>20</b>
<b>2.3</b>	<b>RESULTS AND DISCUSSION.....</b>	<b>21</b>
2.3.1	<i>Resource competition.....</i>	<b>21</b>
2.3.2	<i>Pollination efficiency in non-cultivated plants.....</i>	<b>23</b>
2.3.3	<i>Pollination efficiency in cultivated plants.....</i>	<b>25</b>
2.3.4	<i>Comparison of pollination efficiency of <i>A. mellifera</i> and native bees in cultivated and non-cultivated plants.....</i>	<b>26</b>
<b>2.4</b>	<b>CONCLUSION.....</b>	<b>31</b>
<b>2.5</b>	<b>REFERENCES.....</b>	<b>32</b>
<b>3</b>	<b>ARTIGO 2 - INFLUÊNCIA DA <i>APIS MELLIFERA</i> L. NA ESTRUTURA TEMPORAL DE REDES DE INTERAÇÕES ABELHA-PLANTA EM ÁREAS DE CULTIVO DE CAFÉ.....</b>	<b>39</b>
<b>3.1</b>	<b>INTRODUÇÃO.....</b>	<b>40</b>
<b>3.2</b>	<b>METODOLOGIA.....</b>	<b>42</b>
3.2.1	<i>Área de estudo e coleta de dados.....</i>	<b>42</b>
3.2.2	<i>Análise estatística.....</i>	<b>43</b>
<b>3.3</b>	<b>RESULTADOS.....</b>	<b>44</b>
3.3.1	<i>Qual é a sobreposição de uso de recursos entre <i>A. mellifera</i> e abelhas nativas ao longo do dia?.....</i>	<b>44</b>
3.3.2	<i>Como as propriedades estruturais das redes de interações variam em relação a diferentes frequências de interações de <i>A. mellifera</i>?.....</i>	<b>46</b>

<b>3.4</b>	<b>DISCUSSÃO.....</b>	<b>48</b>
<b>3.5</b>	<b>REFERÊNCIAS.....</b>	<b>50</b>
<b>4</b>	<b>CONSIDERAÇÕES FINAIS.....</b>	<b>53</b>
<b>5</b>	<b>REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....</b>	<b>54</b>

## 1 INTRODUÇÃO GERAL

A invasão biológica é um processo que envolve a instalação e a propagação de um organismo em um local fora da sua área de distribuição e é acompanhada de um impacto no meio físico e biológico. *Apis mellifera* é uma espécie exótica invasora que tem uma área de distribuição natural em grande parte da Europa e África e foi introduzida em muitas regiões, incluindo a América do Sul, América do Norte e Austrália (PAINI; ROBERTS, 2005). No Brasil, em meados de 1840, as abelhas-alemãs (*Apis mellifera mellifera*) foram trazidas pelos imigrantes e, em seguida, nos anos de 1870 e 1880, foram introduzidas as italianas (*Apis mellifera ligustica*), que se tornaram dominantes até a chegada das subespécies africanas (DELARIVA e AGOSTINHO 1999). Em 1956, foi introduzida a abelha-africana (*Apis mellifera scutellata*) a fim de aprimorar estudos da apicultura nacional e, posteriormente, essas abelhas começaram a hibridizar, levando a invasão por toda a América do Sul (DE JONG, 1990). Assim, as populações polihíbridas de *Apis mellifera* do Brasil são consequência dos cruzamentos naturais acidentais, entre a abelha africana *Apis mellifera scutellata* e as subespécies europeias de *Apis mellifera* L. (A.B.E.L.H.A., 2015; ALMEIDA, 2008; DE JONG, 1996; FAQUINELLO, 2007; PAULA NETO ; ALMEIDA NETO, 2006; PEDROSO e FEITOSA, 2013; SANDES JÚNIOR, 2007; SEBRAE, 2011) passando a ser conhecidas como abelhas africanizadas por preservarem características prevalentes de abelhas africanas. Portanto, *Apis mellifera* é caracterizada como uma espécie exótica invasora, pois sua introdução foi intencionalmente liberada pelo homem e é um agente de ameaça para a biodiversidade nativa.

Durante muito tempo, as abelhas invasoras não despertaram preocupação devido à sua importância econômica na produção de mel e nos seus serviços associados à polinização, geralmente considerados positivos no sentido de aumentar a produtividade agrícola (GOULSON, 2003). No entanto, nos últimos 20 anos, estudos tem mostrado que *Apis mellifera* pode causar um impacto nas abelhas nativas aumentando a competição entre as espécies devido à sobreposição de uso de recursos como néctar e pólen (SUGDEN e PYKE, 1991; GROSS, 1993; OLDROYD *et al.*, 1994; PATON, 1996; BUTZ HURYN, 1997), alterando assim, o comportamento de forrageamento das espécies nativas (GORAS *et al.*, 2016). As abelhas invasoras apresentam uma alta capacidade de consumo de alimento, diminuindo a oferta de recursos para os polinizadores nativos, por isso elas têm um

potencial de prejudicar a manutenção de suas populações (GOULSON, 2003; PAINI, 2004). Assim, a competição pode trazer consequências, como a redução das populações de abelhas nativas (HURYN 1997; BADANO & VERGARA 2011) que podem ser agravadas quando as abelhas invasoras e as abelhas nativas convergem sobre o uso do mesmo recurso floral (ANNA-AGUAYO *et al.*, 2017). Esta convergência sobre o recurso floral entre *Apis mellifera* e abelhas nativas ocorre principalmente em flores com características morfológicas não especializadas apresentando simetria radial, corola aberta e estruturas férteis expostas (ROUBIK 1989). Apesar de *Apis mellifera* ser reconhecida como um polinizador eficiente de várias culturas, uma análise mundial verificou que as abelhas nativas são geralmente mais eficientes e são uma importante fonte de polinização tanto em ambientes naturais como em agroecossistemas (GARIBALDI *et al.*, 2013). Sendo assim, as abelhas nativas contribuem para um melhor rendimento da cultura agrícola, bem como na promoção da biodiversidade de plantas nativas. Para que um polinizador seja considerado eficiente, ele deve apresentar um comportamento de forrageio que favoreça os requerimentos de polinização, visitando as flores no horário de receptividade do estigma e comportando-se de forma que proporcione o transporte do pólen das anteras para o estigma de uma flor (FREITAS, 1995; ROUBIK, 1989). Portanto, uma possível abordagem para avaliar a eficiência de polinização de uma determinada espécie de polinizador é observar o seu comportamento e analisar sua capacidade de transferir pólen para fertilizar os óvulos das flores (KREMEN *et al.* 2009, RADER *et al.*, 2009, NE'EMAN *et al.*, 2010, NUNES-SILVA *et al.* . 2013).

Dada à importância das abelhas nativas, uma crescente preocupação com a conservação dessas espécies tornou-se proeminente tanto academia como na elaboração de políticas públicas (SPIVAK *et al.*, 2011). Sendo assim, identificar as alterações do comportamento de forrageio (competição por exploração) entre abelhas nativas e exóticas permite compreender as prováveis consequências ecológicas e evolutivas em um cenário de invasão biológica (ISHII *et al.*, 2008). Além disso, comparar a eficiência de polinização de espécies invasoras e nativas permite identificar polinizadores alternativos para garantir a qualidade do serviço de polinização. Além dos impactos nas abelhas nativas, *A. mellifera* também pode interferir nas redes de interações planta-polinizador (CAMPOS-NAVARRETE *et al.* 2013). Esta espécie pode apresentar diferentes funções em uma rede de interações, modificando a força de interação e a conectividade entre espécies nativas

(RICHARDSON *et al.* 2000, FONTAINE *et al.* 2006, AIZEN *et al.* 2008). Como espécie supergeneralista, *A. mellifera* têm um alto grau de interação e geralmente são importantes para a estabilidade e robustez das redes à perda de outras espécies, pois interagem com múltiplos grupos de plantas e abelhas e aumentam a conectividade da rede (MEMMOTT *et al.*, 2004; OLESEN *et al.*, 2007; VÁZQUEZ *et al.*, 2009). Entretanto, a retirada de *A. mellifera* da rede mostrou uma variação em algumas métricas de rede como a redução do aninhamento (SANTOS *et al.*, 2012; GIANNINI *et al.*, 2015) e aumento da modularidade (SANTOS *et al.*, 2012). Porém, ainda há um restrito conhecimento sobre os impactos das espécies exóticas sobre as redes de interações planta-polinizador (BURKLE & ALARCÓN, 2011).

O presente trabalho está organizado em dois capítulos. O capítulo I é um trabalho de revisão cujo objetivo foi reunir informações sobre interações entre *A. mellifera* e abelhas nativas e seus principais efeitos no serviço ecossistêmico de polinização. Buscamos descrever os principais trabalhos realizados em locais onde *A. mellifera* é classificada como uma espécie invasora, considerando seus efeitos sobre as abelhas nativas em duas grandes áreas: a) competição por recursos; b) comparação da eficiência no serviço ecossistêmico de polinização, esperando-se uma maior eficiência nas abelhas nativas. O capítulo II é um trabalho com estudo observacional onde foram coletados dados em campo e buscamos responder as seguintes questões: 1) Qual é a sobreposição de uso de recursos entre *A. mellifera* e abelhas nativas ao longo do dia? 2) Como as propriedades estruturais das redes de interações (modularidade, aninhamento ponderado e especialização) variam em relação a diferentes frequências de interações de *A. mellifera*? Espera-se uma redução da modularidade em períodos do dia em que *A. mellifera* é mais frequente, uma vez que *A. mellifera* monopoliza uma fração substancial de interações e potencialmente contribuem para desmontar a estrutura modular das interações de polinização das abelhas nativas (VALIDO *et al.*, 2019). Espera-se um aumento do aninhamento ponderado (wtNODF) em períodos do dia que *A. mellifera* é mais frequente, dado o seu efeito negativo em interações raras de especificidade baixa, que provavelmente desapareceriam (VALIDO *et al.*, 2019). Espera-se uma redução de  $H^2$  nos períodos do dia em que *A. mellifera* é mais frequente, já que esta espécie interage com várias espécies de planta, sendo considerada uma espécie supergeneralista.

## 2 ARTIGO 1 - INTERACTIONS BETWEEN *APIS MELLIFERA* L. AND NATIVE BEES AND THEIR EFFECTS ON POLLINATION SERVICE

Marina de Lima Mohallem<sup>1\*</sup>, Karen Cristine Bezerra da Silva Santos<sup>2</sup>, Natália Scanavachia da Silva<sup>3</sup>, Pedro Augusto Lacerda Barbosa<sup>4</sup>, Marina Wolowski<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Institute of Natural Sciences, Federal University of Alfenas, Alfenas - Minas Gerais – Brazil

<sup>2</sup> Institute of Biosciences, Federal University of Mato Grosso do Sul - Campo Grande - Mato Grosso do Sul.

<sup>3</sup> Faculty of Biological Sciences, Pontifical Catholic University of Campinas - São Paulo.

<sup>4</sup> Institute of Biosciences of Botucatu - Paulista State University "Julio de Mesquita Filho, Botucatu - São Paulo

\* marina.mohallem@gmail.com

### Abstract

*Apis mellifera* is an invasive exotic species that can impact native bees, for example, due to competition effects, since there may be an overlap in resource use. This competition can have consequences, such as reducing native bee populations, which in turn can affect the pollination of native plants. The objective of this work was to gather information about the interactions between *A. mellifera* and native bees and their main effects on the pollination service. A search for articles related to this theme was conducted in the Scopus, Web of Science and SciELO databases. The research was developed using the subject descriptor with the following words in English: "*Apis mellifera*" or "honeybee," "behavi\*," "competition," "native bees" and "efficiency." The literature review was divided into the following: description of cases of competition for resources; description of pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees; and comparing the pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees for cultivated and non-cultivated plants. We discuss that *A. mellifera* has the potential to negatively impact native bees, in addition to being less efficient at pollination compared to native bees. However, long-term studies and a standardization of methods to assess the impact of *A. mellifera* on the dynamics of native bee populations are still needed..

**Keywords:** Floral resource. Competition. Pollination efficiency. Biological invasion. Conservation. Niche overlap.

\*Formatado como artigo a ser submetido à revista Journal of Pollination Ecology



## 2.1 INTRODUCTION

Competition can be defined as a negative interaction between populations (Grover, 1997), which can compete for many reasons, including competition for resources such as pollen, nectar and nesting sites. (Hansen *et al.*, 2002). Competition for resources can happen in two ways: 1) through interference, where one species actively prevents the other from having access to vital resources; and 2) exploratory competition, which occurs when there is a reduction of resources by a species leading to the displacement or exclusion of the species (Begon *et al.*, 1990). This scenario can be seen when studying exotic species, which often interfere with the behavior of native species (Roubik & Wolda, 2001). Understanding the robustness and mechanisms of competitive interaction between exotic and native species can contribute to improved management of biological invasions and understanding the role of competition in community structure (Thomson, 2004).

Most of angiosperms can offer floral resources to animals and these plants depend on these animals as pollinators (Faegri & Van Der Pijl, 1979; Fenster *et al.*, 2004). Many animals visit plants and feed on floral resources, but such visits may or may not result in pollination (Ramsey, 1988; Burd, 1994). Pollination efficiency is one of the quantitative ways to verify the pollination level and it is associated to pollinator foraging strategies (Borrell, 2007; Fishbein & Venable, 1996) and related to flower and pollinator morphology (Ramsey, 1988; Burd, 1994). However, many pollinator species visited by a variety of flower species and they have different effect on the pollination service (Goulson, 2003). An efficient pollinator is one that contributes to the reproductive success of a plant in relation to floral resources consumption and pollen wasting (Freitas, 2013). Thus, the most used metrics to measure the efficiency of a pollinator are the pollen rate deposited on the stigma, seed set based on pollen removed and pollinator exclusion, and the rate of nectar consumption (Freitas, 2013).

The consumption of resources and the interactions that a flower-visiting species establishes with other species are fundamental to understanding the plant reproductive success. According to Goulson (2003), invading bees did not concern for a long time, due to their economic importance associated with the ecosystem service of pollination, which is generally considered positive because it increases agricultural productivity. However, studies have shown that *Apis mellifera* can impact native bees by increasing competition due to the overlapping use of resources, such as nectar and pollen (Sugden & Pyke, 1991; Gross, 1993; Oldroyd *et al.*, 1994;

Paton, 1996; Butz Huryn, 1997).

*Apis mellifera* is an invasive alien species that has a natural distribution area in Europe, Asia and Africa and has been introduced in many continents, including South America, North America and Australia (Paini & Roberts, 2005). *Apis mellifera* is recognized as an efficient pollinator of several agricultural crops, however a global analysis has determined that native bees are generally more efficient and important as pollinators, both in natural environments and in agroecosystems (Garibaldi *et al.*, 2013). In addition, native bees alone can satisfactorily pollinate some crops (Kremen, Williams & Thorp 2002, Winfree *et al.*, 2007) and are indispensable for the maintenance of biological diversity in natural environments (Sugden *et al.*, 1996). Therefore, interactions between *A. mellifera* and native bees may cause subtle impacts on the ecosystem service of pollination, since *A. mellifera* may differ from native bees in spatial and / or temporal patterns of pollen transport of the resource collected or the amount of pollen dispersed and consumed (Freitas, 1997; Freitas & Paxton, 1998).

Given the importance of native bees, the conservation of these species has become prominent in academia and for policymakers (Spivak *et al.*, 2011). Thus, identifying agonistic and competitive interactions between native and exotic bees results in a better understanding of the likely ecological consequences in a biological invasion scenario (Ishii *et al.*, 2008), as well as their effects on the pollination service. This work aimed to review the interactions between *A. mellifera* and native bees and their main effects on the ecosystem service of pollination. We described the main studies carried out in places where *A. mellifera* is classified as an exotic species and consider the effects of this species on native bees in two large areas: 1) competition for resources; and 2) comparison of efficiency in the ecosystem service of pollination. We hypothesize that negative (competitive) interactions occur between *A. mellifera* and that native bees are more efficient at pollination..

## **2.2 METHODOLOGY**

We research papers related to the theme searched in the Scopus, Web of Science and SciELO databases to identify studies that verified the effect of *A. mellifera* on native bees through interactions, such as competition, and studies that compared the efficiency of pollination services provided by *A. mellifera* and native bees. We synthesized the literature, wrote a review and describe cases of competition (exploration and interference) between *A. mellifera* and native bees. We

also describe some cases that compare the efficiency of the ecosystem service of pollination provided by *A. mellifera* and native bees for cultivated and non-cultivated plants. To identify studies on behavior and competition between species, we used the terms ("honey bee" OR "*Apis mellifera*") AND (" behavi " OR "competition") AND ("native bees"). To select studies comparing the efficiency of pollination provided by the species, we used the terms ("efficiency" "pollination") AND ("*Apis mellifera*" OR "honey bee") AND ("native bees").

We selected a total of 22 studies comparing pollination efficiency between *A. mellifera* and native bees for the continents where *A. mellifera* is an invasive exotic species. While selecting articles that compare pollination efficiency, we excluded studies that separately evaluated the efficiency of *A. mellifera* or native bees in order to focus on the difference in efficiency between native and exotic species. No time range was established for selecting studies; the oldest study is from 1997 and the most current is from 2018.

## 2.3 RESULTS AND DISCUSSION

### 2.3.1 Resource competition

The main focus of studies about biological invasions is the interaction between exotic and native species (Herbold & Moyle, 1986; Simberloff & Stilling, 1996; Parker & Reichard, 1998). Competition between native bees and *A. mellifera* is primarily due to the overlapping use of floral resources (nectar and pollen) of the same plant species (Thomson, 2004; Traveset & Richardson, 2006; Shavit *et al.*, 2009). Measures such as resource overlap, visitation rate and type of resource collected are based on indirect evidence of competition (Donovan, 1980; Wills *et al.*, 1990; Pedro & Camargo, 1991; Thorp, 1996; Wilms *et al.*, 1996), but are valuable because they indicate the potential for competition between *A. mellifera* and native bees (Paini, 2004). In addition, this evidence may indicate the main consequences of competition, such as the reduction in the size of the native bee population and / or their extinction (Figure 1).

Schaffer and colleagues (1979, 1983) reported many cases of *A. mellifera*, *Bombus* spp. and *Xylocopa* spp. feeding on the same floral resource of an *Agave* species; that is, they reported an overlapping use of the resource among them. Low levels of aggression have been reported for foraging *A. mellifera* (Roubik, 1991). However, during interference competition native bees were often displaced from richer floral sources due to the presence of *A. mellifera* (Holmes, 1964; Schaffer *et*

*al.*, 1979, Ginsberg, 1983). For example, in a study in Panama the presence of *A. mellifera* decreased the foraging activity of native bees in the tribe Meliponini, since they were prevented from visiting their preferred resource sources, resulting in lower pollen accumulation in the nest (Roubik *et al.*, 1986).

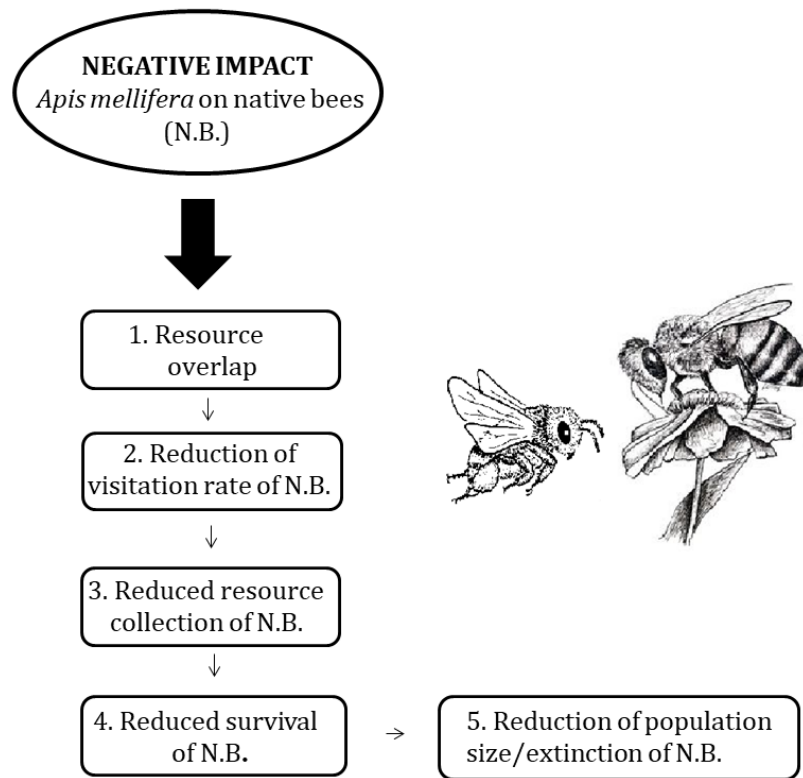


Figure 1. Negative impacts of *Apis mellifera* on native bees (N.B.).

In apple, pear, cherry and apricot orchards in the United States, about one third of the native bees are potential pollinators, but when *A. mellifera* visits the flowers it prevents the foraging of native bees due to its high abundance that displaces the native species (Tepedino *et al.*, 2007). A study in Colorado, USA, found that in a year when *A. mellifera* was naturally scarce, native bees (*Bombus* spp.) expanded their range of diet, including flowers that were generally visited by *A. mellifera* (Pleasants, 1981). In Australia, studies have shown that 91% of the interactions between *A. mellifera* and native bees, on *Melastoma affine*, resulted in the disruption of foraging native bees and agonistic interactions between the species, where *A. mellifera* aggressively grabbed native bees with its jaw and legs and displaced them from stamens and flowers (Gross & Mackay, 1998). In Mexico, studies have suggested a hierarchy during agonistic interactions between *A. mellifera* and native bees in different agricultural crops, where *A. mellifera* was the best competitor (Pinkus-Rendon *et al.*, 2005). In Japan, Sakagami (1959) reported that *A.*

*mellifera* acts as an aggressive thief of artificial nectar in *A. cerana* nests, which eventually led these bees to abandon their nest.

In spite of some occurrence of interference competition most impacts are caused by competition during exploration, and the most commonly used measures to assess these impacts are also the overlapping use of floral resources, visitation rate, quantity, time and type of resource collection, and aspects of foraging behavior. *Apis mellifera* usually initiates foraging earlier than most day-bees (Schaffer *et al.*, 1979), which gives a greater advantage in the exploration of certain sources of nectar and pollen, leading to the exhaustion of these resources before other species forage (Menezes *et al.*, 2007). In Brazil, studies have shown a decline in native bees because *A. mellifera* reduces the availability of *Spondias mombin* L. pollen, reducing the feeding of native bees (Carneiro & Martins, 2012). In addition, Menezes *et al.* (2007) found that when *A. mellifera* competes for the same floral resources, such as *Schefflera arboricola*, the bee *Scaptotrigona* sp. visits three times more flowers and changes its preferred resource to pollen instead of nectar, suggesting an interference in the foraging dynamics of the native bee.

In New Caledonia, researchers concluded that the coexistence of *A. mellifera* and native bees leads to competition for nectar and pollen (Donovan *et al.*, 2013). Pyke and Balzer (1985) studied the abundance of native bees on flowers of *Leptospermum squarrosum*, in the presence and absence of *A. mellifera* through the removal of hives, and concluded that native bees were more abundant when the hives were removed. A similar study was carried out in Greece that reported the average visitation time and frequency of native bees on *Cistus crivicus* flowers in an introduction gradient of beehives of *A. mellifera*; however, there was no clear evidence of significant effects (Goras *et al.*, 2016). In Egypt, Semida and Elbanna (2006) found a negative impact on small generalist bees, while *A. mellifera* divided the foraging time with other medium and large native bees.

### 2.3.2 Pollination efficiency in non-cultivated plants

Foraging and consequently pollination efficiency by bees results in different levels of pollination (Butz Hurin, 1997). Bees can be classified as a primary pollinator (highly efficient), which ensures plant reproductive success, secondary pollinator (less efficient), with low contribution to plant reproductive success, and floral thief, where the bee steals floral resources; generally the latter does not benefit the plant, although accidental pollination might occur (Figure 2). Therefore, the efficiency of the

bee at transferring pollen determines the reproductive success of the plant and, consequently, fruit set and seed production. *Apis mellifera* can reduce the reproduction of or change the population structure of native plants due to its highly general behavior and morphology (Goulson, 2003). Some studies have shown that *A. mellifera* exhibits a low pollination efficiency of native plants, since its visits result in lower seed set compared to visits by native bees (Westerkamp, 1991; Osorio-Beristain *et al.*, 1997; Spira, 2001).

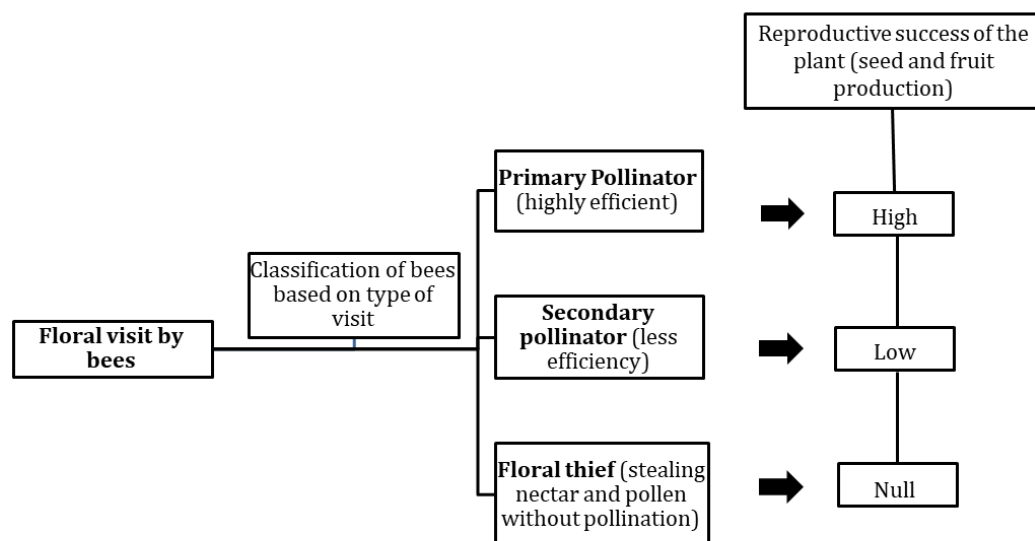


Figure 2. Classification of pollinating bees in relation to the floral visit and its effect on the reproductive success of the plant.

In Australia, during pollination of the native *Melastoma affine*, *A. mellifera* deposited less pollen and removed more pollen than native bees (Gross & Mackay, 1998). In Brazil, Freitas and Sazima (2016) concluded that the two main functional groups of bees that pollinate *Sinningia allagophylla* are *Bombus* sp. and bees of the family Halictidae, while *A. mellifera* acted as pollen thief. In China, *Pedicularis densispica* is an endemic species and during a single visit, native *Bombus* species showed greater efficiency at removing and depositing pollen compared to *A. mellifera* (Sun *et al.*, 2013). Roubik (1996) showed that in the neotropical species *Mimosa pudica* there was a decline in the number of seeds when *A. mellifera* was the dominant visitor compared to places where native bees were more abundant. However, in other sites *A. mellifera* had a different pattern, for example, it was highly efficient at pollinating *Jatropha* sp. in Brazil (Neves & Viana, 2011). This pattern shows that *A. mellifera* may have the potential to recover the ecosystem service of

pollination in highly degraded landscapes where native bees are not present.

Some studies suggest that *A. mellifera* seems to prefer visit flowers of invasive plants (Telleria, 1993; Thorp *et al.*, 1994), which may affect natural areas by increasing the invasion of non-native plants that require management (Aslan *et al.*, 2016). An example is the spread of the invasive *Lantana camara* L. in Australia, caused by *A. mellifera* pollination (Goulson & Derwent, 2004). The same occurred in New Zealand, where *A. mellifera* relies almost exclusively on the pollen of introduced plants during most of the season (Pearson & Braiden, 1990). Woods and colleagues (2012) also reported frequent visits by *A. mellifera* to the invasive species *Lespedeza cuneata*, in Kansas, USA.

It is still unclear whether *A. mellifera* visits increase the reproduction of weeds; however, due to its abundance and foraging preferences, this species accounts for a large proportion of weed floral visits (Goulson, 2003). Thus, Roubik (1996) points out that if native pollinators are lost (e.g., through competition with exotic bees, loss of habitat or use of pesticides), *A. mellifera* can not be expected to provide an adequate pollination service for all plants and wild cultures.

### 2.3.3 Pollination efficiency in cultivated plants

*Apis mellifera* is often used to pollinate agricultural crops due to its high abundance, high constancy to individual plant species, ease of handling, portability and low cost (Butz Hurin, 1997). However, as in many native floras, there is a diversity of pollinators that are more efficient than *A. mellifera* at pollinating cultivated plants. Fruit and seed set is a key component of crop yield and native pollinators can significantly increase this yield, while this exotic species provides a lower quality service (Garibaldi *et al.*, 2013).

A study in Mexico compared the pollination efficiency between *A. mellifera* and *Melipona beecheii* at pollinating *Bixa orellana* L., a cultivated plant species, and concluded that *A. mellifera* deposited significantly less pollen on the stigma and was responsible for a lower yield of fruits, which were lighter and had fewer seeds, than native bees (Caro *et al.*, 2017). Further, *A. mellifera* cannot efficiently pollinate *Bixa orellana* because this species has poricidal anthers that require buzz pollination, an unusual behavior for *A. mellifera*. Another study in Canada compared the performance of *A. mellifera* and *Bombus* sp. with respect to the amount of pollen deposited and concluded that the latter species was more efficient during a pollination visit in an orchard of *Lonicera caerulea*. In addition, *A. mellifera* was not

active during colder temperatures, unlike the *Bombus* sp. that was more tolerant and improved pollination at lower temperatures (Frier *et al.*, 2016). Freitas and Paxton (1998) compared the efficiency of pollination between *Apis mellifera* and the native species *Centris tarsata* for the cashew tree (*A. occidentale*) and concluded that *C. tarsata* was more efficient at depositing pollen on the stigmas than *A. mellifera* and that *C. tarsata* could increase cashew reproductive success. In contrast, some studies have reported a higher efficiency for *A. mellifera* pollinating agricultural crops. Alves and Freitas (2006) showed that *A. mellifera*, *Melipona subnitida* and *Xylocopa frontalis* were effective pollinators of guava (*Psidium guajava*), but only *A. mellifera* achieved good results for fruit production when only one visit was allowed per flower. Witter and Blochtein (2003) reported that in cultivars of *Allium cepa*, although the most abundant visitors were representatives of Hymenoptera and Diptera, *A. mellifera* transported more than 70% of the pollen, indicating that their presence is indispensable for production of onion seeds. Even so, the extensive review by Garibaldi *et al.* (2013) reported that in 600 fields of different agricultural crops, *A. mellifera* did not maximize pollination or replace the contribution of the ecosystem service of pollination provided by native pollinators for fruit production. Garibaldi *et al.* (2013) suggests using integrated management of exotic and native pollinators to provide this ecosystem service.

#### 2.3.4 Comparison of pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees in cultivated and non-cultivated plants

In the reviewed studies, pollination efficiency was measured by several metrics: pollen deposition, pollen removal, seed weight, seed number, fruit number and fruit weight (Figure 3). Using the outcomes of these studies, we classified *A. mellifera* and native bees separately based on their efficiency.



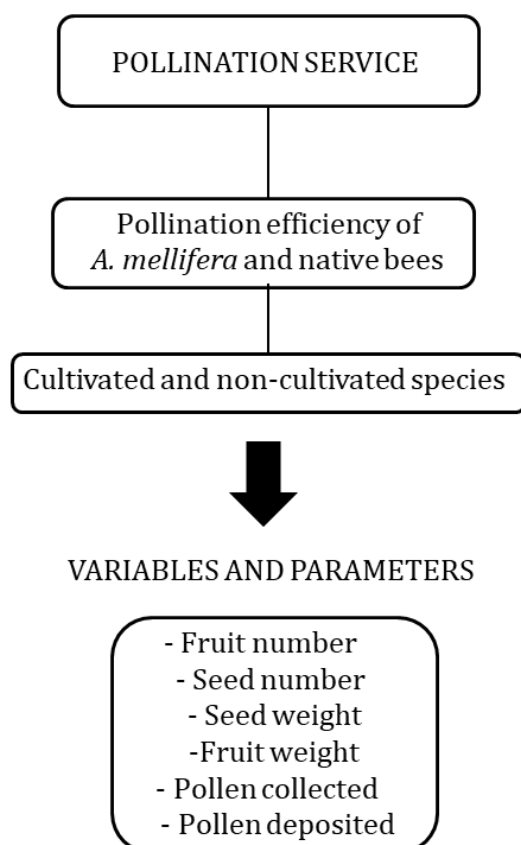


Figure 3. Measures most used to determine pollination efficiency.

Based on these measurements, we reported the efficiency of *A. mellifera* and numerous native bee species at pollinating cultivated and non-cultivated plant species (Tables 1 and 2). Furthermore, the pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees was also compared at sites where *A. mellifera* is invasive (America and Oceania) (Figure 4).

Table 1. Non-cultivated plant species and native and exotic bees from studies evaluating pollination efficiency.

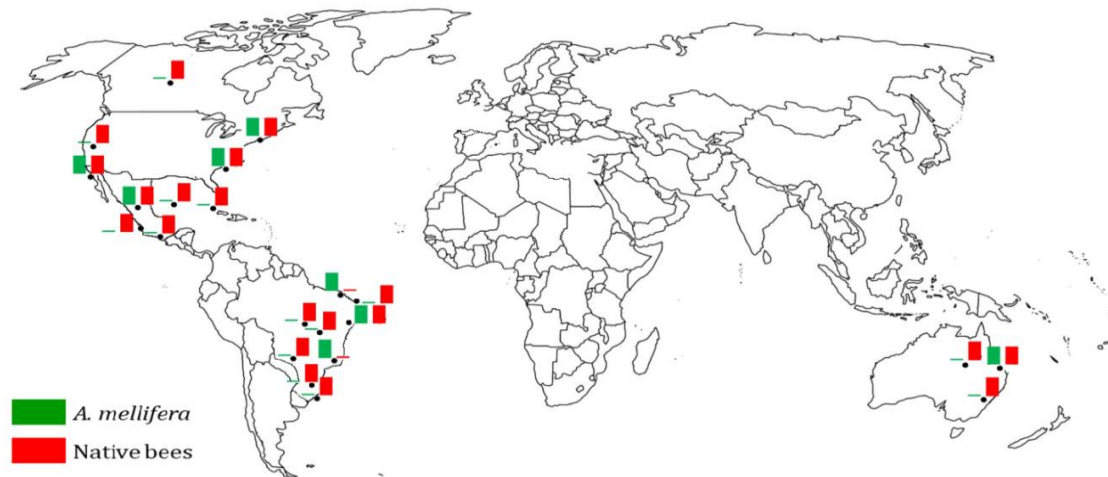
Plant species	Bee species (bold sp. more efficient)	Country	Measures	Reference
<i>Deinandra fasciculata</i>	<i>Apis mellifera</i> <b>Unidentified native species</b>	United States	Pollen collected	Nabors <i>et al.</i> , 2018

<i>Helianthus annuus</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Svastra obliqua</i></b> <b><i>Anthophora urbana</i></b> <b><i>Diadasia ssp.</i></b> <b><i>Melissodes ssp.</i></b> <i>Bombus</i> <i>vosnesenskii</i> <i>Dialictus sp.</i> <i>Halictus ligatus</i> <i>Halictus tripartitus</i> <i>Peponapis pruinosa</i>	United States	Seed number	Greenleaf & Kremen, 2006
<i>Clusia arrudae</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <i>Eufriesea nigrohirta</i>	Brazil	Pollen collected	Carmo & Franceschinelli, 2004
<i>Ipomoea bahiensis</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Melitoma spp.</i></b> <b><i>Pseudaugochlora</i></b> <b><i>pandora</i></b>	Brazil	Fruit number	Araujo <i>et al.</i> , 2018
<i>Dillwynia juniperina</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Leioproctus sp.</i></b>	Australia	Fruit number	Gross, 2001
<i>Melastoma affine</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Lestis bombylans</i></b> <b><i>Nomia sp.</i></b> <b><i>Amegilla anomola</i></b> <b><i>Xylocopa gressitti</i></b>	Australia	Pollen deposited; Fruit number	Gross & Mackay, 1998
<i>Psychotria carthagenensis</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Augochloropsis sp.</i></b>	Brazil	Fruit number	Faria & Araujo, 2015
<i>Adesmia latifolia</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Megachile sp</i></b> <b><i>Centris sp</i></b>	Brazil	Seed number	Camacho & Franke, 2008
<i>Kallstroemia grandiflora</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Frieseomelitta nigra</i></b>	Mexico	Pollen deposited	Osorio- Beristain, <i>et al.</i> , 1997

Table 2. Species of cultivated plants and native and exotic bees from studies that evaluated pollination efficiency.

Plant species	Bee species (bold sp. more efficient)	Country	Measures	Reference
<i>Anacardium occidentale</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Centris tarsata</i></b>	Brazil	Pollen deposited	Freitas & Paxton, 1998
<i>Brassica napus</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Plebeia emerina</i></b> <b><i>Tetragonisca fiebrigi</i></b>	Brazil	Pollen deposited; Fruit number	Witter <i>et al.</i> , 2015
<i>Bixa orellana</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Melipona beecheii</i></b>	Mexico	Pollen deposited; Fruit number; Seed number; Fruit weight;	Caro <i>et al.</i> , 2017

			Seed weight	
<i>Lonicera caerulea</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Bombus</i> sp.</b> <b><i>Osmia lignaria</i></b>	Canada	Pollen deposited	Friera <i>et al.</i> , 2016
<i>Cucumis sativus</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <i>Bombus impatiens</i>	United States	Pollen deposited	Stanghellini <i>et al.</i> , 2002
<i>Citrullus lanatus</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Bombus impatiens</i></b>	United States	Pollen deposited	Stanghellini <i>et al.</i> , 2002
<i>Vaccinium angustifolium</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Bombus impatiens</i></b>	United States	Fruit number	Stubbs & Drummond, 2001
<i>Persea americana</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Trigona spinipes</i></b> <b><i>Tetragonisca angustula</i></b>	Brazil	Pollen collected	Malerbo-Souza <i>et al.</i> , 2000
<i>Psidium guajava</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <i>Melipona subnitida</i> <i>Partamona cupira</i> <i>Xylocopa frontalis</i> <i>Trigona spinipes</i>	Brazil	Fruit number	Alves & Freitas, 2008
<i>Fragaria ananassa</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Trigona spinipes</i></b> <i>Dialicus</i> sp.	Brazil	Fruit number; Fruit weight	Malagodi-Braga & Kleinert, 2007
<i>Coffea</i> sp.	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Plebeia frontalis</i></b> <b><i>Scaptotrigona mexicana</i></b> <b><i>Trigona nigerrima</i></b> <b><i>Trigona corvina</i></b> <b><i>Ceratina</i> sp.</b>	Mexico	Fruit number	Badano & Vergara, 2011
<i>Solanum</i> sp.	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Exomalopsis</i> sp.</b> <b><i>Augochloropsis</i> sp.</b>	Mexico	Fruit number; Seed number; Fruit weight	Macias- <i>Macias et al.</i> , 2009
<i>Capsicum</i> sp.	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Exomalopsis</i> sp.</b> <b><i>Augochloropsis</i> sp.</b>	Mexico	Fruit number; Seed number; Fruit weight	Macias- <i>Macias et al.</i> , 2009
<i>Cucurbita moschata</i>	<i>Apis mellifera</i> <b><i>Peponapis limitaris</i></b>	Mexico	Pollen collected	Canto-Aguilar & Parra-Tabla, 2000
<i>Macadamia integrifolia</i>	<b><i>Apis mellifera</i></b> <b><i>Trigona carbonaria</i></b>	Australia	Fruit number	Heard, 1994



**Figure 4.** Comparative histograms of pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees on continents where *A. mellifera* is an invasive species.

When comparing the results of each study, it can be observed that in most of the countries where *A. mellifera* is an invasive species, the efficiency of pollination by native bees is higher (63.6%). *Apis mellifera* was more efficient in 9% of the studies. Cases where *A. mellifera* and native bees were equally efficient were also reported (27.2%). In all studies the plants were not classified as exotic or native. Studies that evaluated the pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees for non-cultivated plant species have been conducted in Australia, Brazil, Mexico and the United States. Two studies in Australia reported a higher efficiency of native bees at pollinating *Dillwynia juniperina* and *Melastoma affine* (Gross, 2001; Gross & Mackay, 1998). For *Macadamia integrifolia*, native bees and *Apis mellifera* were equally efficient (Heard, 1994). In California, USA, *A. mellifera* and native bees were equally efficient (pollen collected) at pollinating *Deinandra fasciculata* (Nabors *et al.*, 2018). In the other countries, native bees were shown to be more efficient at pollinating non-cultivated plants.

Studies that evaluated the pollination efficiency of native bees and *A. mellifera* for cultivated plant species have been carried out in Canada, Brazil, Mexico and the United States. Studies in Canada showed that native bees were more efficient than *A. mellifera* at pollinating the cultivated plant *Lonicera caerulea* (Haskap) (Frier *et al.*, 2016). Studies in Brazil have shown that native bees are more efficient at pollinating *Anacardium occidentale* (cashew), *Brassica napus* (cabbage), *Persea americana* (avocado) and *Fragaria ananassa* (strawberry) (Freitas & Paxton 1998; Witter *et al.* 2015; Malerbo-Souza *et al.*, 2000; Malagodi-Braga & Kleinert, 2007). In Brazil, compared to native bees, *A. mellifera* was only more efficient at pollinating *Psidium guajava* (guava), which was based on the number of fruits formed (Alves & Freitas, 2006).

Of four studies in Mexico, three reported a higher efficiency of native bees for the cultivars *Bixa orellana* (urucum), *Cucurbita moschata* (pumpkin) and *Coffea* sp. (coffee), and only one study showed that *A. mellifera* is more efficient than native bees at pollinating *Solanum* sp. (tomato) and *Capsicum* sp. (pepper) (Caro *et al.*, 2017; Canto-Aguilar & Parra-Tabla, 2000; Badano & Vergara, 2011; Macias-Macias *et al.*, 2009). In North Carolina, USA, *A. mellifera* was more efficient at pollinating *Cucumis sativus* (cucumber) and native bees were more efficient at pollinating *Citrullus lanatus* (watermelon) (Stanghellini *et al.*, 2002). In Maine, USA, *A. mellifera* and native bees were equally efficient at pollinating *Vaccinium angustifolium* (blueberry) (Stubbs & Drummond, 2001).

Pollination efficiency of *A. mellifera* was similar to that of native pollinators mainly for large crops (Alves & Freitas, 2006; Witter & Blochtein, 2003; Faria Júnior *et al.*, 2008). This can be explained by the fact that *A. mellifera* has a wide geographical distribution, allowing it to perform pollination services in different regions, including degraded and low diversity areas (Faria Júnior, 2008), which is the case in the vicinity of some regions where large crops are found.

## 2.4 CONCLUSION

Based on the reviewed studies, we pointed out that *A. mellifera* has the potential to negatively impact native bees by competing for resources. However, many studies do not show a direct relationship between invading bees and native bees. There are still few studies that have effectively tested the survival of native bees in the presence of *A. mellifera* and considered population density and fecundity. No cases were reported where *A. mellifera* was an aggressive species. The competition was largely due to the overlapping use of resources that changed the rate of visitation by native bees. This competition is very likely when niche overlap is large and floral resources are limited and is a phenomenon that could restructure interaction networks and ecological communities. Studies comparing the pollination efficiency of *A. mellifera* and native bees in natural areas and cultivated areas are extremely important, since efficiency is used to evaluate reproductive success by quantifying fruit set and seed production. We also highlight that these cases are mostly studies of agricultural crops, which can be an incentive for managing native bees integrated with *A. mellifera*. For non-cultivated plants, the pattern of efficiency was maintained, where *A. mellifera* is less efficient than native bees. However, it is

also possible that *A. mellifera* plays an important role in resilience of critically disturbed systems or areas with low native visitor numbers. Therefore, we emphasize the importance of further studies in areas that have suffered from the presence of *A. mellifera* for a long time to evaluate the impacts this species has on native flora and fauna. Experimental studies in different areas covering different climates, ecosystems and native bee diversity may also provide answers that are currently needed for the conservation and maintenance of ecosystems.

### **AUTHORS' CONTRIBUTIONS.**

All authors conceived the idea, designed the review protocol, contributed critically to the drafts and gave final approval for publication. MLM, KCBSS, NSS, and PALB performed the literature review, data digitalization and analysis.

### **2.5 REFERENCES**

- Alves JE, Freitas BM (2006) Comportamento de pastejo e eficiência de polinização de cinco espécies de abelhas em flores de goiabeira (*Psidium guajava* L.). Revista Ciência Agronômica 37:216–220. [online] URL: <http://ccarevista.ufc.br/seer/index.php/ccarevista/article/view/204>
- Aslan CE, Liang CT, Galindo B, Kimberly H, Topete W (2016) The Role of Honey Bees as Pollinators in Natural Areas. Natural Areas Journal 36:478–488. [online] URL: <http://www.bioone.org/doi/10.3375/043.036.0413>
- Badano EI, Vergara CH (2011) Potential negative effects of exotic honey bees on the diversity of native pollinators and yield of highland coffee plantations. Agricultural and Forest Entomology 13:365–372. [online] URL: <http://doi.wiley.com/10.1111/j.1461-9563.2011.00527.x>
- Begon, M. & Harper, J. L. & Townsend CR (1990) Ecology: Individuals, populations and communities.
- Borrell BJ (2007) Scaling of Nectar Foraging in Orchid Bees. The American Naturalist 169:569–580. [online] URL: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/512689>
- Burd M (1994) Bateman's Principle and Plant Reproduction: The Role of Pollen Limitation in Fruit and Seed Set. Botanical Review 60:83–139.
- Butz Hurin VM (1997) Ecological Impacts of Introduced Honey Bees Vivian. 72:275–297.

- Canto-Aguilar MA, Parra-Tabla V (2000) Importance of conserving alternative pollinators: Assessing the pollination efficiency of the squash bee, *Peponapis limitaris* in *Cucurbita moschata* (Cucurbitaceae). *Journal of Insect Conservation* 4:203–210.
- Carneiro LT, Martins CF (2012) Africanized honey bees pollinate and preempt the pollen of *Spondias mombin* (Anacardiaceae) flowers. *Apidologie* 43:474–486.
- Caro A, Moo-Valle H, Alfaro R, Quezada-Euán JJG (2017) Pollination services of Africanized honey bees and native *Melipona beecheii* to buzz-pollinated annatto (*Bixa orellana* L.) in the neotropics. *Agricultural and Forest Entomology* 19:274–280.
- Donovan BJ (1980) Interactions between native and introduced bees in New Zealand. *New Zealand Journal of Ecology*:104–116.
- Donovan BJ, Munzinger J, Pauly A, McPherson G (2013) Flower-Visiting Records of the Native Bees of New Caledonia <sup>1</sup>. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 99:19–43. [online] URL: <http://www.bioone.org/doi/abs/10.3417/2010076>
- Faegri & Van Der Pijl (1979) *The principles of pollination ecology*.
- Faria LRR, Do Nascimento Bendini J, Barreto LMRC (2008) Eficiência polinizadora de *apis mellifera* L. e polinização entomófila em pimentão variedade cascadura ikeda. *Bragantia* 67:261–266.
- Fenster CB, Armbruster WS, Wilson P, Dudash MR, Thomson JD (2004) Pollination Syndromes and Floral Specialization. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:375–403. [online] URL: <http://www.annualreviews.org/doi/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132347>
- Freitas BM, Paxton RJ (1998) A comparison of two pollinators: The introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range of NE Brazil. *Journal of Applied Ecology* 35:109–121.
- Freitas BM (1997) Number and distribution of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains on the bodies of its pollinators, *Apis mellifera* and *Centris tarsata*. *Journal of Apicultural Research* 36:15–22.
- Freitas L (2013) Concepts of pollinator performance: Is a simple approach necessary to achieve a standardized terminology? *Revista Brasileira de Botânica* 36:3–8.
- Freitas L, Sazima M (2016) Pollination Biology in a Tropical High-Altitude Grassland in Brazil: Interactions at the Community Level. 93:465–516.
- Frier SD, Somers CM, Sheffield CS (2016) Comparing the performance of native and

- managed pollinators of Haskap (*Lonicera caerulea*: Caprifoliaceae), an emerging fruit crop. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 219:42–48.
- Ginsberg HS, (1983) Foraging Ecology of Bees in an Old Field Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/1937338> REFERENCES Linked references are available on JSTOR for this article : You may need to log in to JSTOR to access the linked references . Your use of the JSTOR archiv. 64:165–175.
- Goras G, Tananaki C, Dimou M, Tscheulin T, Petanidou T, Thrasyvoulou A (2016) Impact of honey bee (*Apis mellifera* L.) density on wild bee foraging behaviour. *Journal of Apicultural Science* 60:49–61.
- Goulson D (2003) Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* 34:1–26.
- Goulson D, Derwent LC (2004) Synergistic interactions between an exotic honeybee and an exotic weed: Pollination of *Lantana camara* in Australia. *Weed Research* 44:195–202.
- Gross CL (1993) The Breeding System and Pollinators of *Melastoma affine* (Melastomataceae); A Pioneer Shrub in Tropical Australia. *Biotropica* 25:468. [online] URL: <https://www.jstor.org/stable/2388870?origin=crossref>
- Gross CL, MacKay D (1998) Honeybees reduce fitness in the pioneer shrub *Melastoma affine* (Melastomataceae). *Biological Conservation* 86:169–178.
- Gross C. (2001) The effect of introduced honeybees on native bee visitation and fruit-set in *Dillwynia juniperina* (Fabaceae) in a fragmented ecosystem. *Biological Conservation* 102:89–95. [online] URL: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/S000632070100088X>
- Grover JP (1997) *Resource Competition*. Chapman and Hall, London, UK.
- Hansen DM, Olesen JM, Jones CG (2002) Trees , Birds and Bees in Mauritius : Exploitative Competition between Introduced Honey Bees and Endemic Nectarivorous Birds ? Stable URL : <http://www.jstor.org/stable/827479> Linked references are available on JSTOR for this article : Trees , birds and be. *Journal of Biogeography* 29:721–734.
- Heard TA (1994) Behaviour and pollinator efficiency of stingless bees and honey bees on macadamia flowers. *Journal of Apicultural Research* 33:191–198.
- Holmes FO (1964) The distribution of honey bees and bumblebees on nectar secreting plants. *American bee journal*:12–13.
- Ishii HS, Kadoya T, Kikuchi R, Suda SI, Washitani I (2008) Habitat and flower resource partitioning by an exotic and three native bumble bees in central



- Hokkaido, Japan. *Biological Conservation* 141:2597–2607.
- Kremen C, Williams NM, Thorp RW (2002) PNAS-2002-Kremen-16812-6. 99
- Macias-Macias O, Chuc J, Ancona-Xiu P, Cauich O, Quezada-Euán JJG (2009) Contribution of native bees and Africanized honey bees (Hymenoptera: Apoidea) to Solanaceae crop pollination in tropical México. *Journal of Applied Entomology* 133:456–465.
- Malagodi-Braga KS, Kleinert AMP (2007) Como o comportamento das abelhas na flor do morangueiro (*Fragaria ananassa* Duchesne) influencia a formação dos frutos? *Bioscience Journal* 23:76–81.
- Malerbo-Souza DT, Toledo VDAA De, Silva SR Da, Sousa FF (2000) Polinização em flores de abacateiro (*Persea americana* Mill.). *Acta Scientiarum Agronomy* 22:937–941. [online] URL: <http://periodicos.uem.br/ojs/index.php/ActaSciAgron/article/view/2841/1973>
- Menezes Pedro SR, Camargo JMF (1991) Interactions on floral resources between the Africanized honey bee *Apis mellifera* L and the native bee community (Hymenoptera : Apoidea) in a natural “cerrado” ecosystem in southeast Brazil.
- Menezes C, Silva CI, Singer RB, Kerr WE (2007) Competição entre abelhas durante forrageamento em *Schefflera arboricola* (Hayata) Merr. *Bioscience Journal* 23:63–69.
- Nabors AJ, Cen HJ, Hung KLJ, Kohn JR, Holway DA (2018) The effect of removing numerically dominant, non-native honey bees on seed set of a native plant. *Oecologia* 186:281–289.
- Neves EL& VBF (2011) Pollination efficiency of *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 (Hymenoptera, Apidae) on the monoecious plants *Jatropha mollissima* (Pohl) Baill. and *Jatropha mutabilis* (Pohl) Baill. (Euphorbiaceae) in a semi-arid Caatinga area, northeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 71:107–113.
- Oldroyd BP, Lawler SH, Crozier RH (1994) Do feral honey bees (*Apis mellifera*) and regent parrots (*Polytelis anthopeplus*) compete for nest sites? *Australian Journal of Ecology* 19:444–450.
- Osorio-Beristain M, Domínguez CA, Eguiarte LE, Benrey B (1997) Pollination efficiency of native and invading Africanized bees in the tropical dry forest annual plant, *Kallstroemia grandiflora* Torr ex Gray. *Apidologie* 28:11–16. [online] URL: <http://www.apidologie.org/10.1051/apido:19970102>
- Paini DR (2004) Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera: Apidae) on native bees: a review. *Austral Ecology*:399–407.

- Paini DR, Roberts JD (2005) Commercial honey bees (*Apis mellifera*) reduce the fecundity of an Australian native bee (*Hylaeus alcyoneus*). *Biological Conservation* 123:103–112.
- Parker & Reichard (1998) *Conservation Biology*.
- Paton DC (1996) Overview of feral and managed honeybees in Australia: distribution, abundance, extent of interactions with native biota, evidence of impacts and future research. Australian Nature Conservation Agency, *Environment ...*:71. [online] URL: <http://www.environment.gov.au/node/13953>
- Pearson WD, Braiden V (1990) Seasonal Pollen Collection by Honeybees from Grass/Shrub Highlands in Canterbury, New Zealand. *Journal of Apicultural Research* 29:206–213.
- Pleasants JM (1981) Bumblebee Response to Variation in Nectar Availability Published by: Ecological Society of America BUMBLEBEE RESPONSE TO VARIATION. 62:1648–1661.
- Pyke, G. H. & Balzer L (1985) National Parkes and Wildlife Service (1985). The effects of the introduced honeybee (*Apis mellifera*) on Australia native bees: a report prepared for NSW National Parks & Wildlife Service. National Parks and Wildlife Service Occasional Paper
- Ramsey MW (1988) Differences in pollinator effectiveness of birds and insects visiting *Banksia menziesii* (Proteaceae). *Oecologia* 76:119–124.
- Roubik D. (1996) African honey bees as exotic pollinators in French Guiana. *The conservation of bees*:173–182.
- Roubik DW (1991) Aspects of Africanized honey bee ecology in tropical America. Westview Press:259–281.
- Roubik DW, Moreno JE, Vergara C, Wittmann D (1986) Sporadic food competition with the African honey bee: Projected impact on neotropical social bees. *Journal of Tropical Ecology* 2:97–111.
- Roubik WD, Wolda H (2001) Do competing honey bees matter? Dynamics and abundance of native bees before and after honey bee invasion Received: 7273:72731P–72731P–12. [online] URL: <http://proceedings.spiedigitallibrary.org/proceeding.aspx?articleid=818051>
- Sakagami S (1959) Some Interspecific Relations Between and European Honeybees. *The Journal of Animal Ecology* 28:51–68. [online] URL: <http://www.jstor.org/stable/10.2307/2013>
- Schaffer WM, Jensen DB, Hobbs DE, Gurevitch J, Todd JR, Schaffer MV (1979)

- Competition, Foraging Energetics, and the Cost of Sociality in Three Species of Bees. *Ecology* 60:976–987. [online] URL: <http://doi.wiley.com/10.2307/1936866>
- Schaffer WM, Zeh DW, Buchmann SL, Kleinhaus S (1983) Competition for Nectar between Introduced Honey Bees and Native North American Bees and Ants Valentine Schaffer , Jeb Antrim Published by: Ecological Society of America Stable URL: <http://www.jstor.org/stable/1939976> . Your use of the JSTOR archive indi. 64:564–577.
- Semida F, Elbanna S (2006) Impact of Introduced Honey Bees on Native Bees at St . Katherine Protectorate , South Sinai , Egypt. *Int. J. Agri. Biol.* 8:191–194.
- Shavit O, Dafni A, Ne'Eman G (2009) Competition between honeybees ( *Apis mellifera* ) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel — Implications for conservation Competition between honeybees ( *Apis mellifera* ) and native solitary bees in the Mediterranean region of Israel.
- Spira TP (201AD) Plant-pollinator interactions: A threatened mutualism with implications for the ecology and management of rare plants. *Natural Areas Journal*:78–88.
- Spivak M, Mader E, Vaughan M, Euliss NH (2011) The Plight of the Bees. *Environmental Science & Technology* 45:34–38. [online] URL: <http://pubs.acs.org/doi/abs/10.1021/es101468w>
- Stanghellini MS, Ambrose JT, Schultheis JR (2002) Diurnal activity, floral visitation and pollen deposition by honey bees and bumble bees on field-grown cucumber and watermelon. *Journal of Apicultural Research* 41:27–34. [online] URL: <http://www.tandfonline.com/doi/full/10.1080/00218839.2002.11101065>
- Stubbs CS, Drummond FA (2001) *Bombus impatiens* (Hymenoptera: Apidae): an alternative to *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) for lowbush blueberry pollination. *Journal of Economic Entomology* 94:609–616.
- Sugden EA, Pyke GH (1991) Effects of honey bees on colonies of *Exoneura asimillima*, an Australian native bee. *Australian Journal of Ecology* 16:171–181.
- Sugden EA, Thorp RW, Buchmann SL (1996) Honey bee-native bee competition: Focal point for environmental change and apicultural response in Australia. *Bee World* 77:26–44.
- Sun S-G, Huang S-Q, Guo Y-H (2013) Pollinator shift to managed honeybees enhances reproductive output in a bumblebee-pollinated plant. *Plant Systematics and Evolution* 299:139–150. [online] URL: <http://link.springer.com/10.1007/s00606-012-0711-8>

- Telleria MC (1993) Floraison et récolte du pollen par les abeilles domestiques (*Apis mellifera* L var *ligustica*) dans la pampa argentine. *Apidologie* 24:109–120. [online] URL: <http://www.apidologie.org/10.1051/apido:19930204>
- Tepedino VJ, Alston DG, Bradley BA, Toler TR, Griswold TL (2007) Orchard pollination in Capitol Reef National Park, Utah, USA. Honey bees or native bees? *Biodiversity and Conservation* 16:3083–3094.
- Thomson D (2004) Competitive Interactions Between the Invasive European. *Ecology* 85:458–470.
- Thorp RW (1996) Resource overlap among native and introduced bees in California. In: *The Conservation of Bees*, Academic Press, London. pp 134–152.
- Thorp, R. W. , Wenner, A. M. , Barthell JF (1994) Flowers visited by honeybees and nativebees on Santa Cruz Island. In: *Fourth California Islands Symposium: Update on the Status of Resources*. pp 351–365.
- Traveset A, Richardson DM (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends in Ecology and Evolution* 21:208–216.
- Westerkamp C (1991) Honeybees are poor pollinators - why? *Plant Systematics and Evolution* 177:71–75.
- Wills, R. T., M. N. Lyons & DTB (1990) The European honey bee in western Australian kwongan: foraging preferences and some implications for management. *Proceedings of the Ecological Society of Australia*:167–176.
- Wilms W, Imperatriz-Fonseca VL, Engels W (1996) Resource Partitioning between Highly Eusocial Bees and Possible Impact of the Introduced Africanized Honey Bee on Native Stingless Bees in the Brazilian Atlantic Rainforest. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 31:137–151. [online] URL: <http://www.tandfonline.com/doi/abs/10.1076/snfe.31.3.137.13336>
- Winfree R, Williams NM, Dushoff J, Kremen C (2007) Native bees provide insurance against ongoing honey bee losses. *Ecology Letters* 10:1105–1113.
- Witter S, Nunes-Silva P, Lisboa BB, Tirelli FP, Sattler A, Both Hilgert-Moreira S, Blochtein B (2015) Stingless Bees as Alternative Pollinators of Canola. *Journal of Economic Entomology* 108:880–886. [online] URL: <https://academic.oup.com/jee/article-lookup/doi/10.1093/jee/tov096>
- Woods TM, Jonas JL, Ferguson CJ (2012) The invasive *Lespedeza cuneata* attracts more insect pollinators than native congeners in tallgrass prairie with variable impacts. *Biological Invasions* 14:1045–1059.

### 3. ARTIGO 2 - INFLUÊNCIA DA *Apis mellifera* L. NA ESTRUTURA TEMPORAL DE REDES DE INTERAÇÕES ABELHA-PLANTA EM CULTIVO DE CAFÉ NO SUL DE MINAS)

Marina de Lima Mohallem<sup>1</sup>, Natalia Martins<sup>2</sup>, Camila S. Souza<sup>3</sup>, Marina Wolowski<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ciências da Natureza, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas - Minas Gerais – Brasil

<sup>2</sup> Instituto de Ciências Exatas, Universidade Federal de Alfenas, Alfenas - Minas Gerais – Brasil

<sup>3</sup> Universidade Federal de Mato Grosso do Sul, Campo Grande, MS, Brasil

**Resumo:** *Apis mellifera* L. é uma espécie exótica invasora que pode afetar negativamente os polinizadores nativos através da competição por recursos florais, pois apresentam uma capacidade antecipada de acesso às flores e são capazes de forragear em temperaturas mais baixas, promovendo uma grande vantagem na competição com abelhas nativas. Além disso, *A. mellifera* pode ter efeitos no nível da comunidade, sendo a teoria de redes, uma ferramenta útil para entender os impactos de *A. mellifera* com foco nas interações entre espécies. Ao interpretar as redes de interações é importante levar em consideração que as interações não ocorrem ao mesmo tempo e que a frequência de interações varia ao longo do tempo. Existem poucos trabalhos que estudaram a influência de *A. mellifera* na estrutura das redes. Neste trabalho, buscamos responder: 1) Qual é a sobreposição de uso de recursos entre *A. mellifera* e abelhas nativas ao longo do dia? (2) Como as propriedades estruturais das redes de interações (modularidade, aninhamento ponderado e especialização) variam em relação a diferentes frequências de interações de *A. mellifera*? O estudo observacional foi realizado no município de Machado, MG, Brasil, de março de 2018 e março de 2019. As interações planta-abelha foram registradas todos os meses, ao longo de um transecto de 1 km inspecionado por 9 horas consecutivas (07:00 às 15:00 h). Foram feitas observações focais durante 20 minutos em plantas que apresentavam recursos florais e quantificada a frequência de interação de cada espécie de abelha nas flores observadas, totalizando 62 h horas de observação. Os dados de frequência de visitaç o floral foram agrupados em tr s per odos do dia que representam tr s intervalos de tempo (intervalo 1: 07:00-09:00, intervalo 2: 10:00-12:00 e intervalo 3: 13:00-15:00). A visitaç o floral de *A. mellifera* foi mais frequente no per odo das 07:00-09:00 e 13:00-15:00 ( $p < 0,001$  e  $p = 0,015$ , respectivamente). A rede de intervalo 1,   caracterizada por uma elevada frequ ncia de intera o de *A. mellifera* e apresentou  $H_2'$  e  $M$  inferiores quando comparada  s redes dos intervalos 2 e 3. O

que revela que a rede de intervalo 1 é mais generalista e que *A. mellifera* monopolizam uma fração substancial de interações e potencialmente desmontam a estrutura modular da interações de polinização por abelhas nativas. Já wtNODF foi superior na rede de intervalo 1, revelando que nesta rede há parceiros mutualistas com interações generalistas mais frequentes do que parceiros com maior especialização nas interações. Nossos resultados sugerem que *A. mellifera* apresenta um comportamento oportunista na busca por recursos e alteram a estrutura das redes.

**Palavras-chave:** Competição. Rede de interação. Aninhamento ponderado. Modularidade. Especialização.

### 3.1 INTRODUÇÃO

*Apis mellifera* L. é uma espécie exótica invasora que foi introduzida em sistemas agrícolas em todo o mundo a fim de impulsionar a polinização e a produção de alimentos e se espalhou rapidamente, predominando na maior parte dos ecossistemas (Moritz et al., 2005). Quando espécies são introduzidas, estas podem afetar negativamente os polinizadores nativos através da competição por recursos florais (Goulson, 2003), além de mudar o comportamento de forrageamento e os padrões de movimento das espécies nativas (Traveset & Richardson, 2006). *Apis mellifera* não é particularmente agressiva enquanto forrageia e o impacto ocorre principalmente através da competição por exploração (Goulson 2003; Roubik 2009; Roubik e Villanueva-Gutiérrez 2009). Essa espécie apresenta uma alta capacidade de consumo de recursos florais diminuindo a oferta de alimentos para os polinizadores nativos, por este motivo, elas têm o potencial de interferir na estabilidade de populações de abelhas nativas (Goulson, 2003; Paine, 2004). Além disso, esta espécie invasora apresenta capacidade de forragear em temperaturas mais baixas do que a maioria das abelhas nativas, garantindo-lhe acesso às flores mais cedo do que as abelhas nativas (Heinrich, 1980; Pacheco; Kerr, 1989; Bruijn; Sommeijer, 1997). Isso promove uma grande vantagem na competição com as abelhas nativas, pois quando essas chegam às flores, uma parte considerável dos recursos já foi consumido por *A. mellifera* (Menezes et al. 2007).

Espécies invasoras bem-sucedidas são geralmente supergeneralistas, como no caso de *A. mellifera* (Giannini et al. 2015) e podem ter efeitos em nível de comunidade. A teoria de Redes de Interação é muito útil para entender o impacto

das invasões nas comunidades, pois fornece a melhor estrutura conceitual para analisar sistemas complexos com muitos elementos, como comunidades de polinizadores e plantas, mantendo como foco as interações entre espécies (Bascompte & Jordano 2007). Ao interpretar tais redes, é importante lembrar primeiro que nem todas as ligações representadas entre plantas e polinizadores ocorrem ao mesmo tempo (Baldock *et al.*, 2011) e que a frequência de interações das espécies varia com o tempo. Existem poucos trabalhos que estudaram os efeitos temporais das interações de *A. mellifera* em redes de interação como em Baldock *et al.*, 2011 e Valido *et al.*, 2019. Como espécie supergeneralista, *A. mellifera* têm um alto grau de interação e geralmente são importantes para a estabilidade e robustez das redes quando ocorre a perda de outras espécies, pois interagem com múltiplos grupos de plantas e abelhas e aumentam a conectividade da rede (Memmott *et al.*, 2004; Olesen *et al.*, 2007; Vázquez *et al.*, 2009). Entretanto, a retirada de *A. mellifera* da rede mostrou uma variação em algumas métricas como a redução do aninhamento (Santos *et al.*, 2012; Giannini *et al.*, 2015) e aumento da modularidade (Santos *et al.*, 2012).

Sabendo que *A. mellifera* apresenta uma maior capacidade de forragear nos primeiros horários do dia e em temperaturas mais baixas, avaliamos o padrão temporal diário de visitação floral em diversas espécies de plantas entre *A. mellifera* e abelhas nativas em área de cultivo de café no Sul de Minas. Além disso, calculamos três métricas de rede (propriedades estruturais) e descrevemos como essas métricas variam ao longo do dia. Especificamente, buscamos responder as seguintes questões: 1) Qual é a sobreposição de uso de recursos entre *A. mellifera* e abelhas nativas ao longo do dia? (2) Como as propriedades estruturais das redes de interações (modularidade, aninhamento ponderado e especialização) variam em relação a diferentes frequências de interações de *A. mellifera*?

As métricas foram escolhidas com base em métricas que representam propriedades estruturais das redes de interações. A modularidade identifica grupos de espécies da rede que interagem mais entre si do que com outras espécies da mesma rede (Olesen *et al.* 2007; Mello *et al.* 2011). Espera-se uma redução da modularidade em períodos do dia em que *A. mellifera* é mais frequente, uma vez que os indivíduos monopolizam uma fração substancial de interações e potencialmente desmontam a estrutura modular das interações de polinização por abelhas nativas (Valido *et al.*, 2019). O aninhamento ponderado incorpora

informações sobre a frequência com que as interações planta-polinizador ocorrem (Almeida-Neto *et al.*, 2008). Uma rede aninhada ponderada é caracterizada por uma classificação adequada da frequência de interação, onde parceiros mutualistas com interações mais generalizadas aparecem com maior frequência do que os parceiros com maior especificidade de interações (Valido *et al.*, 2019). Espera-se um aumento do wtNODF em períodos do dia que *A. mellifera* é mais frequente, dado o seu efeito negativo em interações raras de especificidade baixa, que provavelmente desapareceriam (Valido *et al.*, 2019). O H2' é uma métrica que descreve o nível de especialização de uma rede bipartida que varia de 0 (as espécies são generalistas) a 1 (as espécie são especialistas) (Blüthgen *et al.* 2006), dada a diversidade de parceiros disponíveis. Espera-se uma redução de H2' nos períodos do dia em que *A. mellifera* é mais frequente, já que esta espécie interage com várias espécies de planta, sendo considerada uma espécie supergeneralista.

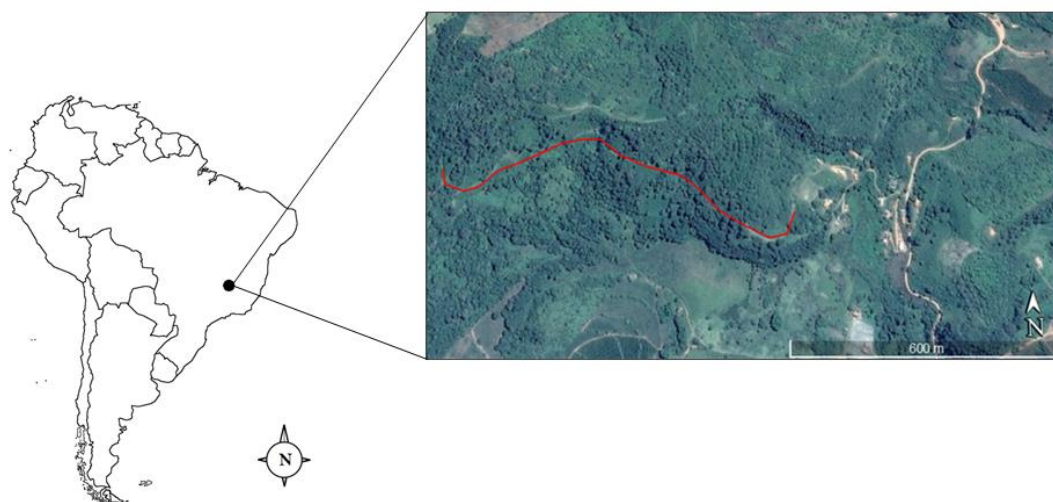
## 3.2 METODOLOGIA

### 3.2.1 Área de estudo e coleta de dados

O estudo foi realizado no município de Machado, MG, Brasil, na Fazenda Jacarandá. Nesta propriedade, há cultivo de café em sistema orgânico a pleno sol e orgânico sombreado em sistema agroflorestal. A propriedade está situada em uma altitude média de 1.140 metros, latitude 21° 42'S e longitude 46° 5' W (figura 1). As coletas ocorreram mensalmente no período de março de 2018 e março de 2019. Foram feitas observações focais durante 20 minutos em plantas que apresentavam recursos florais e quantificada a frequência de interação de cada espécie de abelha nas flores observadas. O esforço amostral foi totalizado em 62 h de observação nos treze meses. A amostragem foi conduzida em um transecto de 1 km de comprimento preexistente na área de estudo em uma área adjacente ao cultivo de café. As sessões de observações focais foram feitas ao longo deste transecto das 07:00 às 15:00. A escolha pela espécie de planta observada foi definida pela sua abundância e presença de recurso floral, ou seja, em cada dia de coleta inicialmente selecionamos as espécies de plantas mais abundantes e que apresentavam flores. Em meses que não havia recursos florais no transecto, as observações focais foram feitas nas áreas mais próximas possíveis do transecto que apresentavam recursos florais. As dezenove espécies vegetais observadas pertencem às famílias Asteraceae, Lamiaceae, Myrtaceae, Verbenaceae, Fabaceae, Bignoniaceae, Poaceae, Rubiaceae, Malpighiaceae, Rutaceae, Melastomataceae e



Commelinaceae. As abelhas foram coletadas e armazenadas em frasco com acetato de etila, montadas com alfinetes entomológicos e identificadas com auxílio de chaves taxonômicas. As plantas e abelhas coletadas foram depositadas, respectivamente, no Herbário e na Coleção Entomológica da Universidade Federal de Alfenas.



*Figura 5. Localização da área de coleta de dados no município de Machado, MG, Brasil. A linha vermelha mostra o transecto de 1 km, em uma área adjacente ao cultivo de café com predominância de plantas ruderais.*

### 3.2.2 Análise estatística

Para análise dos dados foi realizada uma análise de variância (ANOVA), para verificar se há diferença entre a frequência de visitação floral de *A. mellifera* e abelhas nativas por intervalo de tempo. As pressuposições de normalidade, independência e homogeneidade de variâncias foram avaliadas por meio dos testes de Shapiro Wilk, Durbin-Watson e Bartlett, respectivamente. Posteriormente, foi realizado o teste de comparações múltiplas de Tukey para avaliar em quais períodos e espécies havia diferenças. Todas as análises foram realizadas considerando um nível de significância de 5%. As análises foram realizadas no software R versão 3.5.3, com auxílio do pacote ExpDes.

Os dados de interações abelha-plantas foram reunidos para montar redes de interações a partir de matrizes quantitativas (número de visita) relativizadas em três intervalos de tempo durante o dia (intervalo 1: 07:00-09:00, intervalo 2: 10:00-12:00,

intervalo 3: 13:00-15:00). Para cada rede foram calculadas métricas que representam propriedades estruturais das redes: modularidade (M), aninhamento ponderado (wtNODF), e especialização (H2'). As métricas foram calculadas utilizando o pacote Bipartite do ambiente R. Para avaliar a significância destas métricas, utilizamos o modelo nulo de Patefield (Patefield, 1981) para matrizes quantitativas, pois ele mantém constante o número de vezes que cada espécie interagiu nas matrizes aleatórias. Geramos o total de 100 redes aleatórias.

### 3.3 RESULTADOS

#### 3.3.1 Qual é a sobreposição de uso de recursos entre *A. mellifera* e abelhas nativas ao longo do dia?

Foram observadas 19 espécies de plantas e 30 espécies de abelhas (tabela 1). A comparação da frequência de visitação floral entre *A. mellifera* e abelhas nativas em diferentes horários do dia permitiu-nos observar evidências de competição por recursos. Nosso resultado revelou que o período do dia e o *status* das espécies de abelha não atuam de modo independente ( $p < 0,05$ ). Além disso, mostrou que há uma diferença significativa entre *A. mellifera* e abelhas nativas no primeiro período do dia (07:00-09:00) ( $p < 0,001$ ) e no último período do dia (13:00-15:00) ( $p = 0,015$ ). Nota-se que *A. mellifera* (média=14,04) apresentou maior frequência de visita do que abelhas nativas (média=3,61) no primeiro período do dia. No último período *A. mellifera* (média=8,63) apresentou maior frequência de visitação quando comparada com as abelhas nativas (média=3,99). A alta frequência de visitação de *A. mellifera* nos primeiros horários do dia pode refletir competição, já que as abelhas nativas são mais frequentes nos períodos subsequentes (Figura 2).

Tabela 3. Espécies de abelhas e plantas visitadas em uma área adjacente ao cultivo de café no município de Machado, MG, Brasil, março de 2018 a março de 2019. A última coluna representa o status das espécies de abelhas no Brasil (exótica ou nativa).

Família planta	Espécie planta	Status planta	Família abelha	Espécie abelha	Status abelha
	<i>Bidens pilosa</i> L.	Exótica		<i>Apis mellifera</i> L.	Exótica
	<i>Emilia fosbergii</i> (Nicolson)	Exótica		<i>Bombus</i> sp1.	Nativa
Asteraceae	<i>Tithonia diversifolia</i> (Hemsl)	Exótica	Apidae	<i>Bombus</i> sp2.	Nativa
	<i>Trixis antimenorrhoea</i> (Schrank)	Exótica		<i>Bombus</i> sp4.	Nativa

	<i>Vernonia polysphaera</i> (Spreng.)	Exótica	<i>Centris</i> sp1.	Nativa
	<i>Leonurus japonicus</i> (Houtt.)	Exótica	<i>Centris</i> sp2.	Nativa
Lamiaceae	<i>Plectranthus barbatus</i> (Andr.)	Exótica	<i>Centris</i> sp3.	Nativa
	<i>Ocimum basilicum</i> L.	Exótica	<i>Cephalotrigona</i> sp.	Nativa
	<i>Eugenia</i> <i>uvalha</i> (Cambess.)	Exótica	<i>Ceratina</i> ( <i>Crewella</i> ) sp1.	Nativa
Myrtaceae			<i>Ceratina</i> ( <i>Crewella</i> ) sp2.	Nativa
	<i>Psidium guajava</i> L.	Exótica		
Verbenaceae	<i>Aloysia virgata</i> (Ruiz & Pav.)	Exótica	<i>Exomalopsis</i> sp2.	Nativa
Fabaceae	<i>Inga blanchetiana</i> (Benth.)	Nativa	<i>Friesomielita</i> sp.	Nativa
			<i>Melipona</i> <i>quadrifasciata</i> (Lepeletier)	Nativa
Bignoniaceae	<i>Tabebuia chrysotricha</i> (Mart. Ex DC.)	Exótica		
	<i>Urochloa decumbens</i> (Stapf.)	Exótica	<i>Oxytrigona</i> sp.	Nativa
Poaceae			<i>Plebeia</i> sp.	Nativa
Rubiaceae	<i>Coffea arabica</i> L.	Exótica	<i>Tetragonisca</i> sp.	Nativa
Malpighiaceae	<i>Malpighia glabra</i> L.	Exótica	<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius)	Nativa
Rutaceae	<i>Citrus limonia</i> L.	Exótica		
	<i>Tibouchina</i> <i>heteromalla</i> (D.Don)			
Melastomataceae	<i>Cogn.</i> <i>Tripogandra diuretica</i>	Nativa	<i>Trigona</i> sp1.	Nativa
Commelinaceae	(Mart.)	Exótica	<i>Trigona</i> sp2.	Nativa
			<i>Trigona</i> sp3.	Nativa
			<i>Halictidae</i> sp9.	Nativa
			<i>Halictidae</i> sp3.	Nativa
			<i>Halictidae</i> sp5.	Nativa
		Halictidae	<i>Halictidae</i> sp6.	Nativa
			<i>Halictidae</i> sp7.	Nativa
			<i>Halictidae</i> sp8.	Nativa
			<i>Megachile</i> sp.	Nativa
		Megachilidae	<i>Megachilidae</i> sp2.	Nativa
		Não identificada	sp1.	
			sp7.	

---

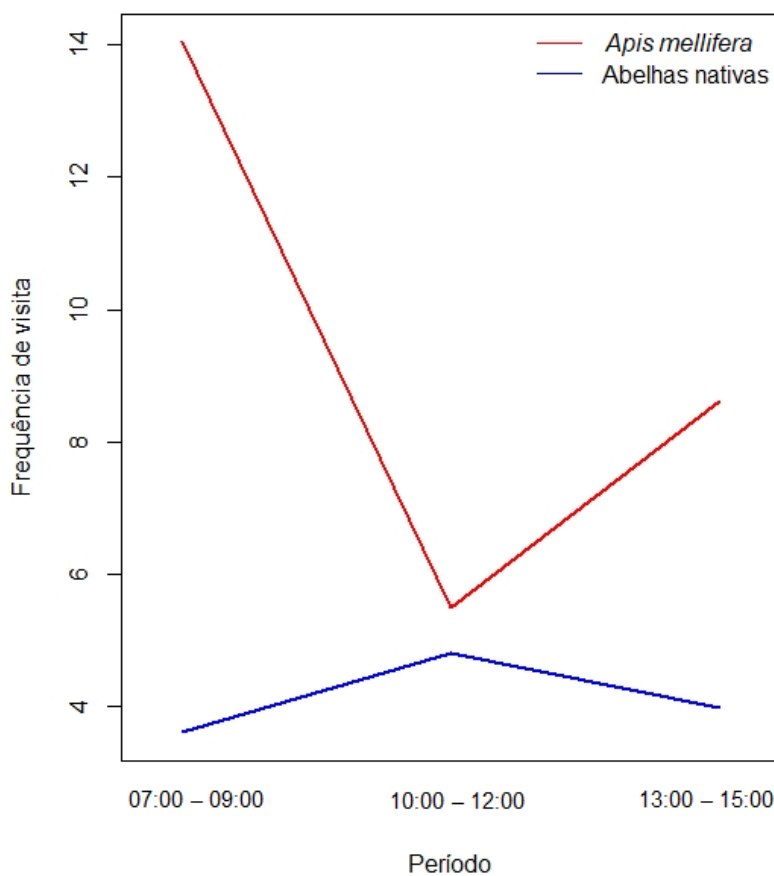


Figura 6. Frequência de visita floral de *A. mellifera* e abelhas nativas em três períodos diferentes do dia. Notar que *A. mellifera* é significativamente mais frequente no período das 07:00-09:00 e 13:00-15:00 ( $p < 0,001$  e  $p = 0,0147$ , respectivamente).

### 3.3.2 Como as propriedades estruturais das redes de interações variam em relação a diferentes frequências de interações de *A. mellifera*?

As redes de interações abelha-planta foram separadas por período do dia (figura 3) e mostram uma elevada frequência de visitação na rede de intervalo 1. Registramos o total de 2.934 interações em 13 meses de coleta de dados. *Apis mellifera* foi a espécie de visitante floral mais frequente (53% de todas as visitas).

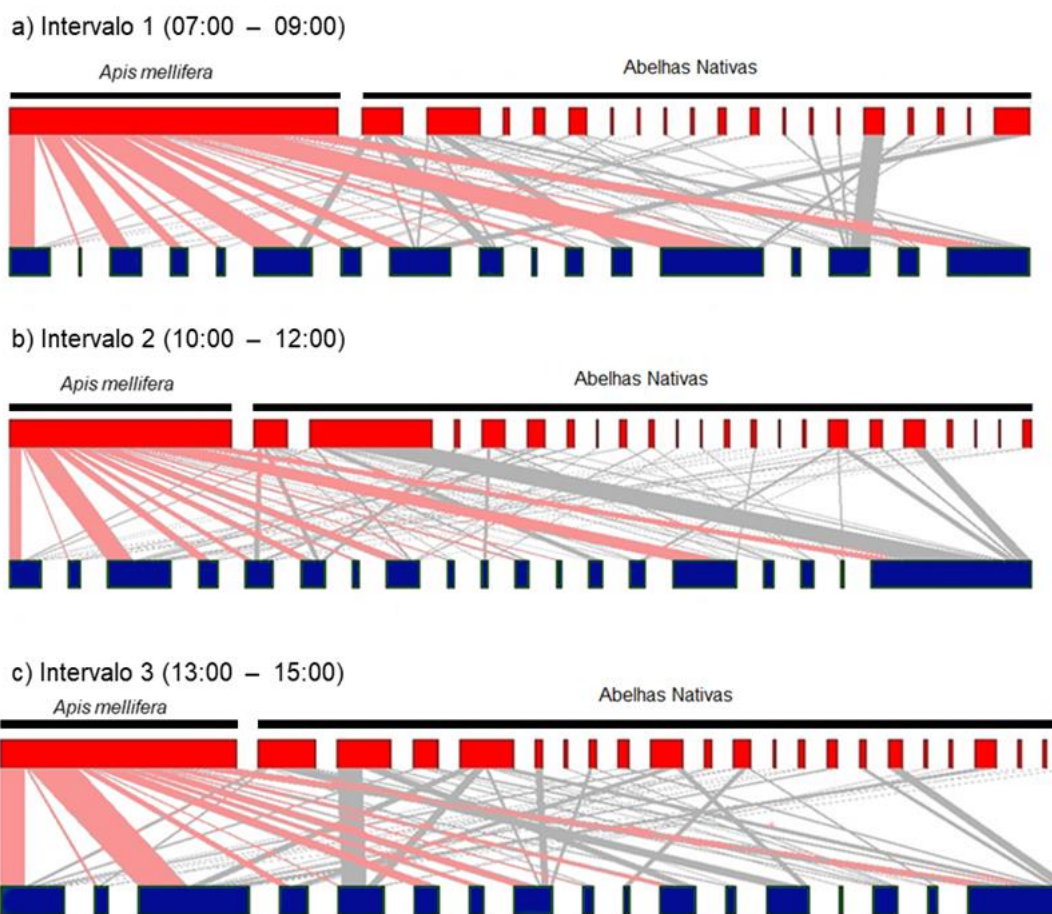


Figura 7. Redes de interações em três intervalos de tempo durante o dia no município de Machado, MG, Brasil no período de março de 2018 a março de 2019: a) intervalo 1 (07:00-09:00), b) intervalo 2 (10:00-12:00) e c) intervalo 3 (13:00-15:00). Em cada rede, os retângulos superiores vermelhos representam as espécies de abelhas e os retângulos inferiores azuis representam espécies de plantas. As conexões representam as ligações entre as espécies de abelhas e plantas. As conexões de cor rosa representam as interações feitas por *A. mellifera*. A largura das conexões para cada espécie de abelha representa a frequência de visita floral em cada espécie de planta.

Todas as métricas apresentaram variação nos diferentes intervalos de tempo e a única métrica de rede significativa foi a especialização  $H2'$  (tabela 2). A modularidade e o aninhamento ponderado não foram significativos (tabela 2). O índice de especialização ( $H2'$ ) foi significativa nos três intervalos de tempo. No intervalo 1:  $H2' = 0,38$  e  $p < 0,001$ ; no intervalo 2:  $H2' = 0,369$  e  $p < 0,001$  e no intervalo 3:  $H2' = 0,425$  e  $p < 0,002$ . Observa-se que no intervalo 3, em que há uma maior frequência de abelhas nativas, o índice de especialização está mais próximo de 1, ou seja, a rede apresenta mais espécies especialistas, enquanto que no intervalo 1 e

2, o índice é menor. A elevada frequência de *A. mellifera* nos intervalos 1 e 2 pode explicar a redução do índice de especialização, resultando em uma rede estruturalmente mais generalista.

*Tabela 4. Métricas das redes temporais diárias, medidas na Fazenda Jacarandá, Machado, MG, Brasil. O valor de p foi gerado através da modelagem nula, com o objetivo de testar a significância de cada métrica.*

Métrica (valor de $p$ )	Intervalo de tempo		
	07:00 - 09:00	10:00 - 12:00	13:00 - 15:00
H2'	0,38 (< 0,001)	0,369 (< 0,001)	0,425 (< 0,001)
wtNODF	21,44 (0,97)	20,046 (1)	16,101 (1)
M	0,333 (0,191)	0,385 (0,167)	0,418 (0,2450)

O aninhamento ponderado (wtNODF) não foi significativo nos três intervalos de tempo, mas apresentou variação entre os intervalos. No intervalo 1: wtNODF= 21,44 e  $p=0,97$ ; no intervalo 2: wtNODF= 20,046 e  $p=1$  e no intervalo 3: wtNODF= 16,10 e  $p=1$ . Observa-se que no intervalo 1 o valor do wtNODF não foi significativo, enquanto no intervalo 3 há uma redução do valor. Portanto, na rede onde há maior frequência de *A. mellifera* (intervalo 1), há um aumento do wtNODF, pois esta espécie supergeneralista torna-se um nó central nas redes de polinização, visitando espécies de plantas generalistas e especialistas (Valido *et al.*, 2019). A modularidade (M) também não foi significativa nos três intervalos de tempo, mas também apresentou variação entre os intervalos de tempo. No intervalo 1:  $M=0,333$  e  $p=0,191$ ; no intervalo 2:  $M=0,385$  e  $p=0,167$  e no intervalo 3:  $M=0,418$  e  $p=0,245$ . A modularidade foi inferior no intervalo de tempo em que *A. mellifera* é mais frequente, o que pode explicar uma modificação na estrutura dos módulos da rede neste intervalo.

### 3.4 DISCUSSÃO

*Apis mellifera* pode causar impacto nas abelhas nativas aumentando a competição devido à sobreposição de uso de recursos como néctar e pólen (Sugden & Pyke, 1991; Gross, 1993; Oldroyd *et al.*, 1994; Paton, 1996; Butz Huryn, 1997). Nossos resultados sugerem que *A. mellifera* tem um potencial de competir com abelhas nativas por recursos florais devido a sua elevada frequência de visitação floral, nos primeiros horários (07:00-09:00) do dia. Isso promove uma grande vantagem na competição com abelhas nativas, já que a frequência de abelhas

nativas começa a aumentar no período do meio da manhã (10:00-12:00), período em que uma parte considerável do alimento já foi consumida por *A. mellifera*. Portanto, como já observado em ecossistemas naturais, ocorre uma diminuição na oferta de recursos florais para abelhas nativas, devido ao consumo por *A. mellifera* (Roubik, 1978; Roubik et al., 1986).

Nos últimos anos, houve um aumento de trabalhos com redes de interações, mas poucos estudaram o efeito de *A. mellifera* nessas redes (Geslin et al., 2017). Observamos uma influência da *A. mellifera* na estrutura das redes em diferentes horários do dia. O maior número de interações de algumas espécies pode estar em muitos casos, associado à sua abundância (Gianini et al., 2015). Neste estudo, registramos um número elevado de interações de *A. mellifera* o que indica que esta espécie teve sucesso em seu processo de invasão e estabelecimento nesta comunidade localizada no município de Machado, MG, Brasil.

Nos primeiros horários do dia observamos uma dominância de interações de *A. mellifera*. Este fato está relacionado à sua capacidade de forragear em temperaturas mais baixas do que a maioria das abelhas nativas (Heinrich, 1980; Pacheco; Kerr, 1989; Bruijn; Sommeijer, 1997). Nossos resultados mostraram que na rede onde há um elevado número de interação de *A. mellifera*, ou seja, nos primeiros horários do dia, a métrica  $H2'$  está mais próxima de zero quando comparado com as outras duas redes em horários posteriores. Este fato leva-nos a concluir que a elevada presença de interações de *A. mellifera* torna a rede mais generalista e com uma elevada sobreposição de nicho e redes onde as abelhas nativas são mais interativas tendem a ser mais especializadas e com uma baixa sobreposição de nicho. O aninhamento ponderado (wtNODF) foi superior na rede onde *A. mellifera* era dominante nas interações, ou seja, a presença da espécie invasora tornou a rede mais aninhada, influenciando na estrutura da rede. O aninhamento é considerado uma métrica que aumenta a resiliência (Bascompte e Jordano 2007; Bastolla et al. 2009), portanto, uma invasão por *A. mellifera* poderia potencialmente aumentar a estabilidade do sistema de polinização (Santos et al. 2012). A modularidade (M) foi inferior na rede em que *A. mellifera* era dominante nas interações, ou seja, a presença da espécie invasora tornou a rede menos modular. De fato, dois trabalhos realizados no Brasil mostraram uma modificação na estrutura da rede na presença de *A. mellifera*. A retirada da espécie invasora mostrou uma redução do aninhamento (Santos et al., 2012; Giannini et al., 2015) e aumento da modularidade, porém ainda não está claro se essas mudanças têm consequências

positivas ou negativas (Santos *et al.*, 2012). O risco das mudanças estruturais nas redes de interações está no fato de que essas mudanças podem afetar o funcionamento da rede, alterando a dinâmica ecológica e evolutiva de certas espécies (Aizen *et al.*, 2008, Santos *et al.*, 2012, Montero-Castaño e Vilà, 2017). Porém, devido a sua complexidade, são poucos os trabalhos que estudaram as mudanças em escala de comunidade na presença de *A. mellifera* e nas suas interações com as plantas (Valido *et al.*, 2004; Roubik 2009). A facilitação do estabelecimento e propagação de espécies exóticas invasoras é um exemplo claro da importância dos impactos nesta escala (Agüero *et al.*, 2018). No geral, os resultados sugerem que *A. mellifera* apresenta um forte impacto invasor na comunidade, tendo um comportamento oportunista e vantajoso na busca por recursos, devido a sua capacidade de forragear nos primeiros horários do dia. Além disso, os resultados mostram que *A. mellifera* altera a estrutura das redes, aumentando o aninhamento e evitando a formação de módulos, tornando a rede mais generalista. Portanto, a monopolização das interações no nível de rede por *A. mellifera* pode criar uma estrutura que parece mais consistente, porém de pior qualidade, considerando os serviços de polinização fornecidos por essa espécie invasora. Além disso, devido ao seu comportamento e morfologia altamente generalista, *A. mellifera* frequentemente poliniza espécies de plantas exóticas, com o potencial de facilitar as taxas de disseminação (Stokes *et al.* 2006). Essa dinâmica pode afetar as áreas naturais, aumentando a invasão de plantas exóticas que requerem manejo. No entanto, apesar de tantos impactos negativos de *A. mellifera* sobre as abelhas nativas deve-se levar em conta que exterminar bruscamente esta espécie invasora das comunidades locais não é a melhor opção, devido a sua importância na integração das redes onde abelhas nativas já foram extintas por outros fatores (Santos *et al.*, 2012).

### 3.5 REFERÊNCIAS

Agüero JI, Rollin O, Torretta JP, Aizen MA, Requier F, Garibaldi LA (2018) Impactos de la abeja melífera sobre plantas y abejas silvestres en hábitats naturales. *Ecosistemas* 27:60–69.

Aizen, M.A., Morales, C.L., Morales, J.M. 2008. Invasive mutualists erode native pollination webs. *PLoS Biol* 6(2): e31.

Almeida-Neto, M., Guimarães, P. R. Jr., Loyola, R. D. & Ulrich, W. A. consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling



concept and measurement. *Oikos* **117**, 1227–39 (2008).

Baldock KCR, Memmott J, Carlos Ruiz-Guajardo J, Roze D, Stone GN (2011) Daily temporal structure in African savanna flower visitation networks and consequences for network sampling. *Ecology* **92**:687–698.

Bascompte J, Jordano P (2007) Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. *Annu Rev Ecol Evol Syst* **38**:567–593. doi:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095818

Blüthgen, N., Menzel, F. and Blüthgen N. (2006) Measuring specialization in species interaction networks. *BMC (BioMed Central) Ecology* **6**(9), 1-12

Bruijn, L. L. M.; Sommeijer, M. J. Colony foraging in different species of stingless bees (Apidae, Meliponinae) and the regulation of individual nectar foraging. *Insectes Soc.*, v. 44, n. 1, p. 35-47, 1997.

Geslin, B., Gauzens, B., Baude, M., Dajoz, I., Fontaine, C., Henry, M. *et al.* 2017. Massively introduced managed species and their consequences for plant-pollinator interactions. *Advances in Ecological Research* **57**: 147-199.

Giannini TC, Garibaldi LA, Acosta AL, Silva JS, Maia KP, Saraiva AM, Guimarães Jr PR & Kleinert AMP. 2015. Native and Non-Native Supergeneralist Bee Species Have Different Effects on Plant-Bee Networks. *PLoS One* **10**: 1-13.

Giannini TC, Garibaldi LA, Acosta AL, Silva JS, Maia KP, Saraiva AM, *et al.* (2015) Native and Non-Native Supergeneralist Bee Species Have Different Effects on Plant-Bee Networks. *PLoS ONE* **10**(9): e0137198.

Giannini, T.C., Garibaldi, L.A., Acosta, A.L., Silva, J.S., Maia, K.P., Saraiva, A.M., *et al.* 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. *PloS one* **10**(9): e0137198.

Goulson, D. (2003) Effects of introduced bees on native ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. S.* **34**: 1–26.

Heinrich, B. Mechanisms of body temperature regulation in honeybees *Apis mellifera*. *J. Exp. Biol.*, v. 85, n. 1, p. 61-72, 1980.

Mello, M.A.R, Marquitti, F.M. D., Guimarães Jr., P.R. Kalko, E.K.V., Jordano, P., Aguiar, M.A.M. (2011) The modularity of seed dispersal: differences in structure and robustness between bat– and bird–fruit networks. *Oecologia*, **161**(1),131-140

Memmott, J., Waser, N.M., Price, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **271**(1557): 2605-2611.

Menezes C, Silva CI, Singer RB, Kerr WE (2007) Competição entre abelhas

durante forrageamento em *Schefflera arboricola* (Hayata) Merr. *Bioscience Journal* 23:63–69.

Montero-Castaño, A., Vilà, M. 2017. Influence of the honeybee and trait similarity on the effect of a non-native plant on pollination and network rewiring. *Functional Ecology* 31(1): 142-152.

Moritz, R.F., S. Härtel, and P. Neumann. 2005. Global invasions of the western honeybee (*Apis mellifera*) and the consequences for biodiversity. *Ecoscience* 12:289-301.

Olesen, J.M, Bascompte, J., Dupont, Y.L. Jordano, P. (2007) The modularity of pollination networks. *ProcNatlAcadSci USA* 104, 19891–1989

Pacheco, R. L. F.; Kerr, W. E. Temperatura em abelhas da espécie *Melipona compressipes fasciculata*. *Cienc. Cult.* v. 41, n. 5, p. 490-495, 1989.

Paini, D. R. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera : Apidae) on native bees: A review. *Austral Ecol.*, v. 29, n. 4, p. 399-407, 2004.

Patefield, W. M. Algorithm AS 159: An efficient method of generating  $r \times c$  tables with given row and column totals. *Applied Statistics*, 30, 91–97, 1981.

Roubik, D.W. 2009. Ecological impact on native bees by the invasive Africanized honey bee. *Acta Biológica Colombiana* 14(2): 115-124.

Roubik, D.W., Villanueva-Gutiérrez, R. (2009) Invasive Africanized honey bee impact on native solitary bees: a pollen resource and trap nest analysis. *Biol. J. Linn. Soc.* 98, 152–160

Santos, G.M. de M., Aguiar, C.M.L., Genini, J., Martins, C.F., Zanella, F.C.V., Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. *Biological Invasions* 14(11): 2369-2378.

Sugden, E.A., Pyke, G. H. 1991. "Effects of Honey Bees on Colonies of *Exoneura Asimillima*, an Australian Native Bee." *Australian Journal of Ecology* 16:171–181.

Stokes, K.E., Y.M. Buckley, A.W. Sheppard. 2006. A modelling approach to estimate the effect of exotic pollinators on exotic weed population dynamics: Bumblebees and broom in Australia. *Diversity and Distributions* 12:593-600.

Traveset, A. and D. M. Richardson (2006) Biological invasions as disruptors of plant reproductive mutualisms. *Trends Ecol. Evol.* 21: 208–216.

Valido A, Rodríguez-rodríguez MC, Jordano P (2019) Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. *Scientific Reports*:1–11.

Valido, A., Rodríguez-Rodríguez, M. C., Jordano, P. 2014. Impacto de la

introducción de la abeja doméstica (*Apis mellifera*, Apidae) en el Parque Nacional del Teide (Tenerife, Islas Canarias). *Ecosistemas* 23(3): 58-66.

Vázquez, D.P.; Blüthgen, N.; Cagnolo, L. & Chacoff, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany*, 103, 1445-145

#### 4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

Diante dos estudos revisados e dos dados coletados em campo, podemos perceber que *A. mellifera* tem o potencial para impactar negativamente as abelhas nativas por meio da competição por recursos e apresenta uma forte influência nas redes de interação. Quando comparamos eficiência de polinização, *A. mellifera* se mostra menos eficiente que as abelhas nativas, sendo mais eficiente em apenas 9% dos estudos revisados. Destacamos ainda que esses casos são em sua grande maioria de culturas agrícolas, o que pode ser um incentivo para o manejo de abelhas nativas integrado com *A. mellifera*. Em plantas não cultivadas, este padrão de eficiência se manteve. Entretanto, também é possível que *A. mellifera* tenha um papel importante na resiliência de sistemas criticamente perturbados ou em áreas com baixo índice de visitantes nativos.

A partir dos dados coletados no campo, nossos resultados sugerem que *A. mellifera* tem um potencial de competir com abelhas nativas por recursos florais devido a sua elevada frequência de visitação floral, nos primeiros horários (07:00-09:00) do dia. Isso promove uma grande vantagem na competição com abelhas nativas, já que a frequência de abelhas nativas começa a aumentar no período do meio da manhã (10:00-12:00), período em que uma parte considerável do alimento já foi consumida por *A. mellifera*. Além disso, observamos uma influência de *A. mellifera* na estrutura das redes em diferentes horários do dia. Nossos resultados mostraram que na rede onde há um elevado número de interação de *A. mellifera*, ou seja, nos primeiros horários do dia, a métrica H2' está mais próxima de zero quando comparado com as outras duas redes em horários posteriores. Este fato leva-nos a concluir que a elevada presença de interações de *A. mellifera* torna a rede mais generalista e com uma elevada sobreposição de nicho, e, redes onde as abelhas nativas são mais interativas tendem a ser mais especializadas e com uma baixa

sobreposição de nicho. O aninhamento ponderado (wtNODF) foi superior na rede onde *A. mellifera* era dominante nas interações, ou seja, a presença da espécie invasora tornou a rede mais aninhada, influenciando na estrutura da rede. A modularidade (M) foi inferior na rede em que *A. mellifera* era dominante nas interações, ou seja, a presença da espécie invasora tornou a rede menos modular. Apesar de *Apis mellifera* atuar como um polinizador efetivo de plantas generalistas, em particular, e ocupar um papel altamente influente nas redes de interação, provavelmente ela servirá em muitos casos como uma substituição ineficiente para polinizadores nativos (ASLAN *et al.*, 2016).

Portando, a análise de rede implica que as espécies de plantas com menos espécies de polinizadores correm maior risco de impacto negativo da interrupção da polinização resultante da perda dessas espécies de polinizadores (SPIRA, 2001). Ressaltamos ainda a importância de mais estudos em áreas que sofreram com a presença de *A. mellifera* por longo prazo para avaliar quais são os impactos na flora e fauna nativa. Estudos experimentais em diferentes áreas abrangendo variedades de climas, ecossistemas e diversidade de abelhas nativas também podem nos dar respostas que são atualmente necessárias para conservação e manutenção dos ecossistemas.

## 5. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AIZEN MA, MORALES CL & MORALES JM. 2008. Invasive Mutualists Erode Native Pollination Webs. **PLoS Biology** 6: 396-403.

ALBRECHT, M.; DUELLI, P.; SCHMID, B. & MÜLLER, C.B. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. **Journal of Animal Ecology**, 76, 1015-1025.

ALBRECHT, M.; RIESEN, M. & SCHMID, B. 2010. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. **Oikos**, 119, 1610-1624.

ALLEN-WARDELL,G., BERNHARDT,P., BITNER,R., BURQUEZ,A., BUCHMANN,S., CANE,J., COX,P.A., DALTON,V., FEISINGER,P., INGRAM,M., INOUE,D., JONES,C.E., KENNEDY,K., KEVAN,P., KOPOWETZ,H., MEDELLIN,R., MEDELLIN-MORALES,S., NABHAN,G.P., PAVLIK,B., TEPEDINO,V., TORCHIO,P., AND WALKER,S., 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of food crop yields. **Conservation Biology**, 12:8-17 pp.

ANNA-AGUAYO, Ariadna I. Santa *et al.* Behavioral Repertoires and

Interactions between *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and the Native Bee *Lithurgus littoralis* (Hymenoptera). **Florida Entomologist**, [s.l.], v. 100, n. 2, p.396-402, jun. 2017.

ASLAN, C. E., LIANG, C. T., GALINDO, B., HILL, K., & TOPETE, W. 2016. The Role of Honey Bees as Pollinators in Natural Areas. **Natural Areas Journal**, 36(4), 478–488.

ASSOCIAÇÃO BRASILEIRA DE ESTUDOS DAS ABELHAS (A.B.E.L.H.A.). Associação civil, sem fins lucrativos e conotação político-partidária ou ideológica, com o objetivo de liderar a criação de uma rede em prol da conservação de abelhas e outros polinizadores. 2015

BASCOMPTE J, JORDANO P. 2007 Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annu Rev Ecol Evol Syst** 38:567–593.

BASCOMPTE J, JORDANO P, MELIÁN CJ & OLESEN JM. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**.

BASCOMPTE, J. 2008. Networks in ecology. **Basic and Applied Ecology**, 8(6), 485–490.

BLÜTHGEN, N.; MENZEL, F. & BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, 6, 1-12.

BURKLE LA & ALARCÓN R. 2011. The future of plant – pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. **American Journal of Botany** 98: 528–538.

CAMPOS-NAVARRETE, MJ., PARRA-TABLA, V., RAMOS-ZAPATA, JR., DÍAZ-CASTELAZO, C., 2013. Structure of plant-Hymenoptera networks in two coastal shrub sites in Mexico. **Arthropod-Plant Interactions** 7: 607–617.

COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., LIMBURG, K., NAEEM, S., O'NEILL, R.V., PARUELO, J., RASKIN, R.G., SUTTON, P., AND VAN DEN BELT, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. **Nature**, 387:253-260 pp.

DE JONG, D. Potencial reprodutivo das abelhas africanizadas em relação ao das abelhas europeias. In: Reunião anual da sociedade brasileira de zootecnia, 27, 1990, Campinas, São Paulo. Anais... Campinas: SBZ, 1990. p. 577-587.

DELARIVA, R.L. & AGOSTINHO, A. A. 1999. Introdução de espécies: uma síntese comentada. **Acta Sci.** 21(2):255-262.

DEVOTO, M.; BAILEY, S.; CRAZE, P. & MEMMOTT, J. 2012. Understanding

and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. **Ecology Letters**, 15, 319-328.

DRAKE, J.A.; MOONEY, H.A.; DI CASTRI, F.; GROVES, R.H.; KRUGER, F.J.; REJMÁNEK, M.; WILLIAMSON, M. **Biological invasions**. New York: John Wiley e Sons, 1996.

ENCINAS-VISO, F.; REVILLA, T.A. & ETIENNE, R.S. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. **Ecology Letters**, 15, 198-208.

FEINSINGER, P. 1983. Coevolution and pollination. In D. J. FUTUYMA & M. SLATKIN (eds.) , Coevolution, pp. 282 - 310. **Sunderland, Massachusetts, Sinauer Associates**.

FERREIRA, M. G.; ABSY, M. L. Pollen niche and trophic interactions between colonies of *Melipona (Michmelia) seminigra merrillae* and *Melipona (Melikerria) interrupta* (Apidae: Meliponini) reared in floodplains in the Central Amazon. *Arthropod-Plant Interactions*. 2015. 9: 263 – 279.

FONTAINE C, DAJOZ I, MERIGUET J & LOREAU M. 2006. Functional diversity of plant-pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **PLoS Biology** 4: e1.

FREITAS, B. M. 1991. Potencial da caatinga para produção de pólen e néctar para a exploração apícola. Dissertação de Mestrado apresentada a Universidade Federal do Ceará, Fortaleza, 140 p.

FREITAS, B. M. The pollination efficiency of foraging bees on apple (*Malus domestica* Borkh) and cashew (*Anacardium occidentale* L.). 1995. 197 f. Tese (Doutorado) - University of Wales, Cardiff, 1995.

GARIBALDI, L. A., I. STEFFAN-DEWENTER, R. WINFREE, M. A. AISEN, R. BOMMARCO, S. A. CUNNINGHAM, C. KREMEN, L. G. CAVALHEIRO, L. D. HARDER, O. AFIK, *et al.* 2013. Wild pollinators enhance fruit set of crops regardless of honey bee abundance. **Science** 339: 923–924.

GIANNINI TC, GARIBALDI LA, ACOSTA AL, SILVA JS, MAIA KP, SARAIVA AM, GUIMARÃES JR PR & KLEINERT AMP. 2015. Native and Non-Native Supergeneralist Bee Species Have Different Effects on Plant-Bee Networks. **PLoS One** 10: 1-13.

GORAS, G. *et al.* Impact of honeybee (*Apis mellifera* L.) density on wild bee foraging behaviour. **Journal Of Apicultural Science**, [s.l.], v. 60, n. 1, p.49-61, 1 jan. 2016.

GOULSON, D., 2003. Effects of introduced bees on native ecosystems.

**Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, vol. 34, no. 1, p. 1-26.

HAINES-YOUNG, R.; POTSCHIN, M. Common International Classification of Ecosystem Services (CICES): consultation on version 4, August-December 2012. 2013. Report to the European Environment Agency. EEA Framework Contract No EEA/IEA/09/003.

HEITHAUS, E.R., 1974. The role of plant-pollinator interactions in determining community structure. **Annual Missouri Botanical Garden**, 61:675-691 pp.

HURYN, VMB. 1997. Ecological impacts of introduced honey bees. **The Quarterly Review of Biology** 72: 275–297.

ISHII HS, KADOYA T, KIKUCHI R, SUDA SI, WASHITANI I. 2008. Habitat and flower resource partitioning by an exotic and three native bumble bees in central Hokkaido, Japan. **Biological Conservation** 141: 2597–2607.

IUCN (2008) Global Invasive Species. Invasive Species Specialist Group. (<http://www.issg.org/database/species/>).

JOLIVET, P. Plant-feeding insects and arthropods of the geological past. In: JOLIVET, P. Interrelationship between insects and plants. New York: CRC Press. 11-26 p. 1998.

JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **American Naturalist**, 129, 657-677.

KEARNS,C.A., INOUYE,D.W., AND WASER,N.M., 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 29:83-112 pp.

KLEIN, A.M., STEFFAN-DEWENTER, I., e TSCHARNTKE,T., 2003. Pollination of *Coffea canephora* in relation to local and regional agroforestry management. **Journal of Applied Ecology**., 40:837-845 pp.

KREMEN,C., WILLIAMS,N.M., BUGG,R.L., FAY,J.P., e THORP,R.W., 2004. The area requirements of an ecosystem service: crop pollination by native bee communities in California. **Ecol Letters**, 7:1109-1119 pp.

LAROCA S.; C. D. MICHENER & R. M. HOFMEISTER. 1989. Long mouthparts among “short-tongued” bees and fine structure of the labium in *Niltonia* (Hymenoptera, Colletidae). *J. Kans. Entomol. Soc.* 62 (3) : 400-410.

LEWINSOHN, T.M.; PRADO, P.I.; JORDANO, P.; BASCOMPTE, J. & OLESEN, J.M. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. **Oikos**, 113, 174-184.

MACHADO, Clycie Aparecida da Silva. Monitoramento de colônias de abelhas africanizadas (*Apis mellifera* L.) quanto ao desenvolvimento interno e comportamento de forrageamento em linhagens de abelhas higiênicas e não higiênicas. 2013. 94 f. Dissertação (Mestrado) - Curso de Entomologia, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013.

MARTÍN GONZÁLEZ, A.M.; ALLESINA, S.; RODRIGO, A. & BOSCH, J. 2012. Drivers of compartmentalization in a Mediterranean pollination network. **Oikos**, 121, 2001-2013.

MEMMOTT, J., WASER, N.M., PRICE, M.V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 271(1557): 2605-2611.

MICHENER, C. D. 1974. *The Social Behavior of the Bees: A Comparative Study*. Cambridge: **Belknap Press of Harvard University Press**. 404 p.

MOYLE, P. B., LI, H. W., & BARTON, B. A. (1986). The Frankenstein effect: Impact of introduced fishes on native fishes in North America. In R. H. Stroud (Ed.). *Fish culture in fisheries management*. Bethesda: **American Fisheries Society**.

NOGUEIRA-NETO, P. 1997. *Vida e criação de abelhas indígenas sem ferrão*. Editora Nogueirapis, São Paulo–SP, Brasil, 446p.

OLESEN, J. M., DUPONT, Y. L., RASMUSSEN, M. H.C. AND TROJELSGAARD, K. (2012) Structure and dynamics of pollination networks: the past, present, and future. *Evolution of Plant–Pollinator Relationships*, ed S. Patiny. Published by Cambridge University Press. **The Systematics Association** 81, 374-391.

OLESEN, J.M, BASCOMPTE, J., DUPONT, Y.L. JORDANO, P. 2007 The modularity of pollination networks. **ProcNatlAcadSci USA** 104, 19891–19899

OLESEN, J.M.; BASCOMPTE, J.; DUPONT, Y.L. & JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 104, 19891-19896.

PACHECO FILHO, A. J. S. *et al.* Bee-flower association in the Neotropics: implications to bee conservation and plant pollination. *Apidologie*, [s.l.], v. 46, n. 4, p.530-541, 3 fev. 2015. **Springer Nature**.

PAINI, D. R. Impact of the introduced honey bee (*Apis mellifera*) (Hymenoptera : Apidae) on native bees: A review. **Austral Ecol.**, v. 29, n. 4, p. 399-407, 2004.

PAINI, D; R., J. Commercial honey bees () reduce the fecundity of an



Australian native bee (). **Biological Conservation**, [s.l.], v. 123, n. 1, p.103-112, maio 2005.

RADER, R., B.G. HOWLETT, S.A.CUNNINGHAM, D.A. WEST-COTT, L.E. NEWSTROM-LLOYD, M.K.WALKER, D.A.J.TEULON, and W. EDWARDS. 2009. Alternative pollinator taxa are equally efficient but not as effective as the honeybee in a mass flowering crop. **J. App. Ecol.** 46: 1080–1087.

RICHARDSON DM, ALLSOPP N, D'ANTONIO CM, MILTON SJ & REJMANEK M. 2000 Pant invasions: the role of mutualisms. **Biological Review** 75: 65-93.

ROUBIK, D.W. 1989 Ecology and natural history of tropical bees. **Cambridge University Press**, Cambridge.

SANTOS, G.M. DE M., AGUIAR, C.M.L., GENINI, J., MARTINS, C.F., ZANELLA, F.C.V., Mello, M.A.R. 2012. Invasive Africanized honeybees change the structure of native pollination networks in Brazil. **Biological Invasions** 14(11): 2369-2378.

SCHOENER, T.H. 1971. Theory of feeding strategies. **Annual Review of Ecology and Systematics**, 2:369-404.

SIMBERLOFF, D. 1995. Introduced species. In: W. A. Nierenberg (ed.): **Encyclopedia of Environmental Biology**, vol. 2. New York, Academic Press. pp.323-336.

SPIRA, T.P. 2001. Plant-pollinator interactions: A threatened mutualism with implications for the ecology and management of rare plants. **Natural Areas Journal** 21:78-88.

SPIVAK, M., MADER, E., VAUGHAN, M., EULISS, N.H. (2011) The plight of the bees. **Environ. Sci. Technol** 45(1), 34–38

SUGDEN, E.A., PYKE, G.H., 1991. Effects of honey bees on colonies of *Exoneura asimillima*, an Australian native bee. **Australian Journal of Ecology** 16, 171–181.

TYLIANAKIS, J.M.; LALIBERTÉ, E.; NIELSEN, A. & BASCOMPTE, J. 2010. Conservation of species interaction networks. **Biological Conservation**, 143, 2270-2279.

TYLIANAKIS, J.M.; TSCHARNTKE, T. & LEWIS, O.T. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host-parasitoid food webs. **Nature**, 455, 202-205.

VALIDO A, RODRÍGUEZ-RODRÍGUEZ MC, JORDANO P. 2019 Honeybees disrupt the structure and functionality of plant-pollinator networks. **Scientific**

**Reports:**1–11.

VÁZQUEZ, D.P.; BLÜTHGEN, N.; CAGNOLO, L. & CHACOFF, N.P. 2009. Uniting pattern and process in plant-animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, 103, 1445-1457.