

EFEITO DA PAISAGEM NA DIVERSIDADE DE ABELHAS EUGLOSSINA (HYMENOPTERA: APIDAE)

Landscape effect on Euglossina bees' diversity (Hymenoptera: Apidae)

Mariana Raniero

Mestra em Ecologia e Tecnologia Ambiental, Universidade Federal de Alfenas -MG, Brasil

mariana.raniero@sou.unifal-mg.edu.br;

Érica Hasui

Doutora em Ecologia, Universidade Federal de Alfenas-MG, Brasil

erica.hasui@unifal-mg.edu.br

Ronaldo Luiz Mincato

Doutor em Ciências (Geociências), Universidade Federal de Alfenas – MG, Brasil

ronaldo.mincato@unifal-mg.edu.br

Recebido: 01/02/2026

Aceito: 15/04/2026

Resumo

O desmatamento na Mata Atlântica tem alterado a estrutura da paisagem no Brasil. Apesar dos impactos, a fragmentação pode favorecer a diversidade. Este trabalho avalia quais elementos estruturais explicam a riqueza de abelhas Euglossina em uma paisagem fragmentada e qual o limiar crítico de habitat natural para polinizadores de longa distância. Mesmo em áreas fragmentadas, a quantidade de habitat e a heterogeneidade nas paisagens de 1000 m os favorecem, e sua persistência é maior acima de 25% de habitat. A heterogeneidade espacial e a disponibilidade de habitat explicaram melhor a diversidade, representando mecanismos de uso e de forrageio, como recursos florais e materiais de nidificação. Para obter esses resultados, usamos iscas aromáticas para amostrar abelhas Euglossina e analisamos os dados por meio de modelos de regressão. O melhor modelo foi selecionado por meio do WAIC do Critério de Informação de Akaike, comparando GLMs da configuração e da composição da paisagem com a riqueza estimada.

Palavras-chave: Abelhas de orquídeas, Complexidade da paisagem, Grupos funcionais, Limiar crítico.

Abstract

Deforestation in the Atlantic Forest has been altering the landscape structure in Brazil for decades. Despite the impacts, fragmentation can favour diversity. This work evaluates which structural elements explain the richness of Euglossina bees in a fragmented landscape and what the critical limits of natural habitat are for long-distance pollinators. Even in fragmented areas, the amount of habitat and heterogeneity in 1000m landscapes favour them, with persistence greater above 25% habitat. Spatial heterogeneity and habitat availability better explain diversity, representing mechanisms of use and foraging, such as floral resources and nesting materials. To obtain these results, we used aromatic baits to sample Euglossina bees and analysed the data with regression models. The best model was selected via WAIC of the Akaike Information Criterion, comparing GLM of landscape configuration and composition with estimated richness.

Keywords: Critical threshold, Euglossine, functional groups, landscape complexity, orchid bees.

1. INTRODUÇÃO

O desenvolvimento humano tem alterado paisagens naturais inteiras, promovendo desmatamento e mudanças na composição do uso do solo. A Mata Atlântica, após séculos de degradação desde o período colonial, possui menos de 16% de sua área original remanescente (Ribeiro *et al.*, 2009). Após ampla perda de habitat, os processos de fragmentação respondem pela desconexão e pelo aumento do isolamento entre áreas por meio da criação de uma matriz antrópica, afetando diretamente a biodiversidade e os processos ecológicos. Essas novas condições reduzem os recursos disponíveis, a diversidade e o fluxo de organismos, criando um ambiente distinto e em constante mudança (Fahrig 2003; Altieri 2009).

Desde que pesquisadores passaram a utilizar a Teoria da Biogeografia de Ilhas em estudos continentais, percebeu-se que os habitats florestais circundantes, conhecidos como “matriz”, podem desempenhar papel importante na diversidade florestal (Fahrig 2001). Em vez de uma visão binária de habitat, o conceito de heterogeneidade da paisagem incorpora as diferentes formas pelas quais os grupos animais se comportam e utilizam toda a paisagem, seja natural ou antrópica (Fahrig *et al.*, 2011). Mesmo com mudanças no uso do solo e fragmentação, alguns organismos conseguem persistir em áreas agrícolas, utilizando diferentes tipos de matriz e/ou habitats secundários como fontes complementares (Mandelik *et al.*, 2012). Assim, o efeito da fragmentação em si, além da perda de habitat, pode favorecer a diversidade, ao oferecer diferentes habitats adequados bem distribuídos no espaço, de acordo com as necessidades das espécies. A qualidade da matriz, segundo a perspectiva funcional das espécies, também contribui para sua amplitude de uso. Dessa forma, estudos podem focar na área de vida ou na capacidade de dispersão dos organismos-alvo para escolher a escala da paisagem coerente com suas necessidades e respostas específicas (Hadley; Betts, 2012).

Um melhor entendimento do uso da paisagem pode ser obtido ao substituir a visão binária por uma funcional, que incorpora a forma como os animais percebem os elementos estruturais, como composição e configuração (Viana *et al.*, 2012). Uma gama diversa de habitats de matriz e áreas heterogêneas pode fornecer recursos variados para os organismos. A qualidade da matriz pode promover permeabilidade entre fragmentos e favorecer a conectividade funcional na paisagem, permitindo o fluxo de organismos e o uso adequado do ambiente (Fahrig, 2001). Fahrig *et al.* (2011) mostraram que uma paisagem heterogênea promove aumento na diversidade, considerando o tipo e a configuração da matriz. Elementos de configuração, como conectividade e complexidade da paisagem,

podem melhorar o movimento das espécies e, assim, possibilitar sua sobrevivência em paisagens alteradas (Holzschuh *et al.* 2010).

Para compreender as respostas biológicas às mudanças da paisagem, hipóteses de fragmentação descrevem a relação entre biodiversidade e a diminuição da quantidade de habitat natural. Tais hipóteses preveem que essa relação é não linear, com a existência de um limiar crítico de habitat, abaixo do qual a diversidade cai abruptamente e outros fatores estruturais, além da quantidade de habitat, influenciam a diversidade. Esse limiar representa um ponto crítico no processo de fragmentação (Andrén 1994; Metzger; Decámps 1997; Rompré *et al.*, 2010). O limiar crítico indica quanto habitat natural é suficiente para a persistência da diversidade; abaixo desse valor, pequenas reduções causam mudanças abruptas na estabilidade ecológica, aumentando tendências de extinção (Hadley; Betts 2012). Essa não linearidade pode ser identificada pela observação de pontos de inflexão em modelos de regressão (Metzger; Decámps 1997; Pardini *et al.*, 2010). Estudos mostram que o valor do limiar não é universal, variando entre 20 e 30%, dependendo da escala espacial e dos grupos analisados (Pardini *et al.* 2010). No entanto, tais análises foram realizadas sob uma abordagem binária, deixando espaço para melhorias ao incorporar a perspectiva funcional.

Como as mudanças estruturais na paisagem afetam as espécies de formas distintas, mais relevante do que descrever um limiar para a biodiversidade é considerar grupos funcionais e provedores de serviços. Esses organismos, fortemente afetados, podem desencadear efeitos em cascata no funcionamento ecológico quando ameaçados (MEA 2005; Viana *et al.*, 2012). A polinização é uma função essencial, que promove a reprodução de plantas nativas e cultivadas, além de aumentar a resiliência e a capacidade de recuperação ecológica (Lindenmayer *et al.*, 2008;). Contudo, o desenvolvimento agrícola e as constantes alterações da paisagem convertem vastas áreas em monoculturas simples, com uso intensivo de químicos e maquinário agrícola, resultando em queda da diversidade de polinizadores (Fahrig *et al.*, 2011; Mandelik *et al.* 2012). Abelhas da subtribo Euglossina, conhecidas como abelhas das orquídeas, são capazes de voar longas distâncias para forrageio e polinização em áreas agrícolas. Elas são eficientes polinizadores de várias famílias de plantas ecologicamente e economicamente importantes, presentes em cultivos, áreas abertas e pequenos habitats (Janzen, 1971; Aguiar; Gaglianone, 2012). Estabelecer como esses polinizadores respondem à estrutura da paisagem ajuda a compreender como reconhecem os elementos e utilizam diferentes habitats (Nemesio, 2010). Identificar elementos que favoreçam a diversidade de polinizadores e descrever um limiar crítico de

habitat fornece subsídios para o manejo do uso do solo. Isso é essencial para atender às necessidades dos polinizadores, que, por sua vez, garantem diversos benefícios ao bem-estar humano (MEA, 2005).

Nesse contexto, nossa hipótese é de que a estrutura da paisagem pode favorecer polinizadores de longa distância. Consideramos habitats heterogêneos e seus arranjos em escala compatível com sua mobilidade. Como as abelhas conseguem acessar diferentes habitats, esperamos que a heterogeneidade proporcione uma gama variada de recursos, aumentando a diversidade e a possibilidade de sobrevivência em paisagens altamente fragmentadas (Brosi 2008b; Fahrig 2011). Assim, nosso estudo busca responder a duas questões: I) Quais elementos da estrutura da paisagem favorecem polinizadores de longa distância em ambientes altamente fragmentados? II) Qual é o limiar crítico de habitat natural para esses polinizadores? Nosso estudo confirmou tais hipóteses: a quantidade de habitat natural e a heterogeneidade espacial explicaram melhor a riqueza de polinizadores Euglossina. Se bem manejada, a paisagem pode ampliar a diversidade e a funcionalidade, promovendo exploração sustentável, acima do limiar de 25% de habitat natural encontrado para esses polinizadores.

2. MATERIAIS E MÉTODOS

Realizamos este estudo em 14 paisagens agrícolas seguindo um gradiente de quantidade de habitat natural (Figura 1), no entorno da cidade de Alfenas, sul do Estado de Minas Gerais, Brasil. A região pertence a uma floresta estacional semidecidual altamente degradada, com menos de 4% de cobertura original (Fundação SOS Mata Atlântica e INPE, 2011). A seleção das paisagens amostradas seguiu um mapa de uso e cobertura do solo gerado a partir do processamento digital de imagens do satélite sino-brasileiro CBERS-2B, de 2009, com resolução de 20m. Utilizamos os seguintes critérios: i) similaridade de degradação, por meio da observação de atributos espectrais como cor e textura; ii) distância mínima de quatro quilômetros entre áreas, garantindo independência das amostras; iii) gradiente de habitat natural entre 8 e 62% nas paisagens selecionadas, em raio de 1.000m.

Para testar se e como a estrutura da paisagem afeta a diversidade de Euglossini, relacionamos medidas de composição e configuração da paisagem para estimar a riqueza de espécies. Ao longo do gradiente de habitat natural das 14 paisagens, amostramos o fragmento florestal central para obter e analisar essas variáveis da seguinte forma:

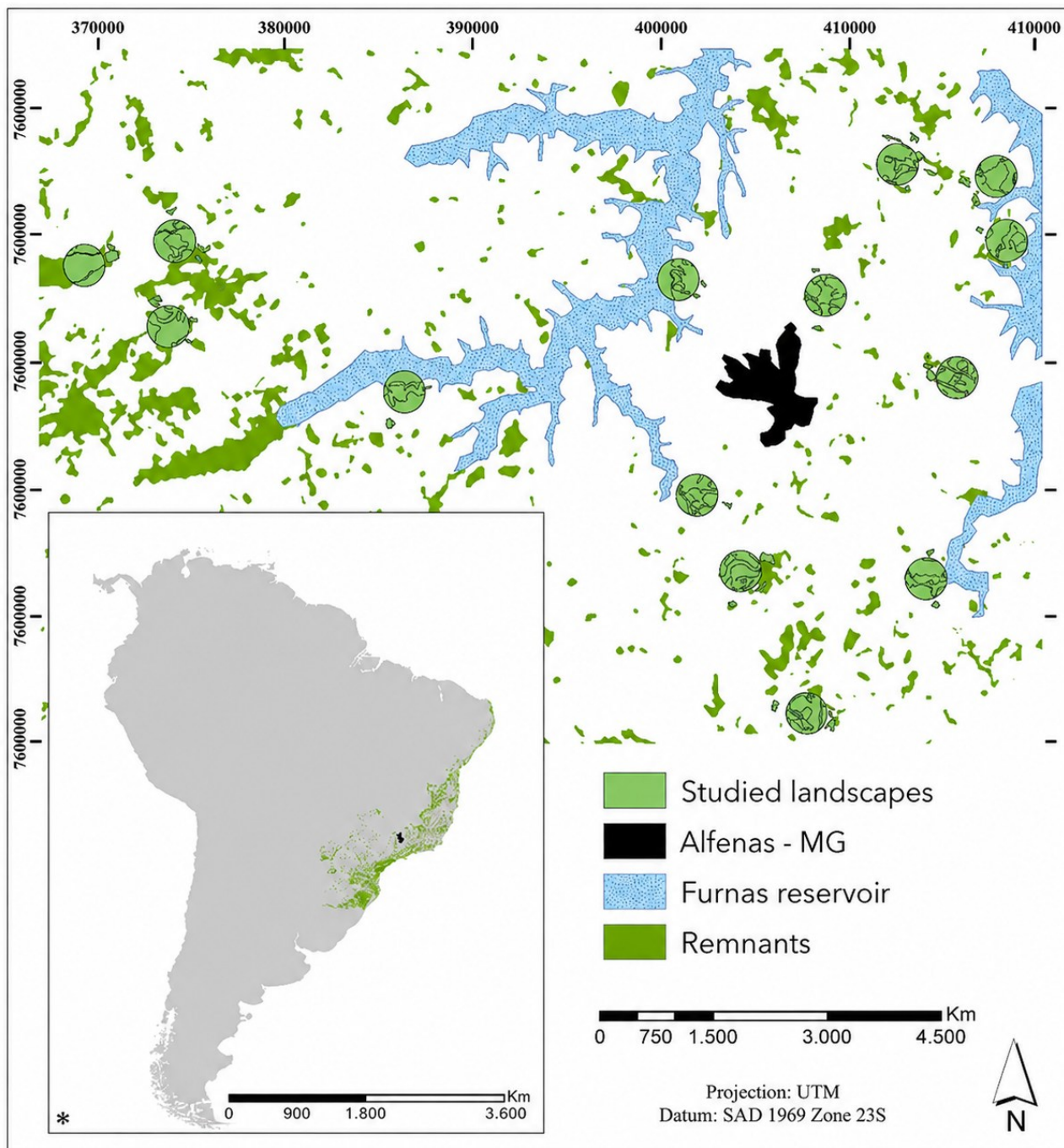


Figura 1 - Área de estudo localizada na Mata Atlântica, evidenciando a fragmentação e as paisagens classificadas em 100m de raio.

2.1. Amostragem das abelhas

A amostragem ocorreu bimestralmente durante a estação chuvosa (dezembro/2012 a março/2013), período de maior atividade das Euglossini. Amostramos cinco horas por dia em cinco paisagens por dia, completando cada ciclo em três dias. Assim, minimizamos diferenças abióticas entre áreas e evitamos dias nublados e chuvosos (Abrahamczyk *et al.*, 2011). Para capturar abelhas, utilizamos seis substâncias atrativas comuns em estudos com Euglossini (acetato de benzila, eucaliptol, eugenol, cinamato de metila, salicilato de

metila e vanilina), dispostas em iscas aromáticas em cada fragmento florestal central (Aguiar e Gaglianone 2008). As seis iscas foram instaladas no interior da floresta, a 100m da borda, a 1,5m do solo e espaçadas 10m entre si (Sofia; Suzuki, 2004). Espécies de fácil identificação e conhecidas pelos coletores (*Eufriesea violacea Blanchard* e *Eulaema nigrita Lepeletier*) foram liberadas para minimizar efeitos adversos. As demais foram coletadas para identificação no Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná (UFPR), onde permanecem na coleção entomológica.

2.2. Análises da paisagem

Delimitamos um raio de 1.000m ao redor do ponto central de cada fragmento amostrado (Watson *et al.*, 2011). A classificação da paisagem foi feita por vetorização manual supervisionada, apresentando a composição em classes de uso e cobertura, validadas por imagens de satélite do Google Earth (2009) e em campo.

Para as análises de paisagem, utilizamos o software ArcGIS (Versão 10.0, ESRI). Selecionamos três grupos de parâmetros principais relacionados à riqueza de Euglossini (McGarigal; Marks 1995): Grupo 1 – complexidade e estrutura da paisagem (métrica awmpfd, calculada para evitar efeito da área do fragmento considerando apenas sua complexidade); Grupo 2 – conectividade da paisagem e grau de fragmentação; Grupo 3 – composição e qualidade da paisagem.

O índice de qualidade foi atribuído em valores de 0,0 a 1,0. Valores próximos de 1,0 representam habitats mais adequados às Euglossini, com mais recursos para sua sobrevivência. Os valores foram definidos pelo método de Conhecimento Especializado (Expert Knowledge – EK; McBride; Burgman 2012), calculando-se a média entre os valores atribuídos. Os pesquisadores envolvidos são especialistas em taxonomia e ecologia do grupo.

Com as extensões do ArcGIS, V-LATE e Patch Analyst 5.0, calculamos essas e outras métricas de paisagem (Newton, 2007). Testamos as correlações entre métricas para evitar redundância, considerando correlação valores $\geq 0,70$, e utilizamos apenas aquelas não correlacionadas.

2.3. Análises dos dados

Utilizamos o estimador Bootstrapping para estimar a riqueza de Euglossini (Ramírez *et al.*, 2010). Esse estimador considera padrões de poucas espécies dominantes e muitas raras, padrão encontrado na comunidade aqui estudada.

Para identificar as variáveis da paisagem que melhor explicam a riqueza de Euglossini, usamos Modelos Lineares Generalizados (GLM) e o Critério de Informação de Akaike (AIC) com seus parâmetros derivados, por meio do pacote *bbmle* no R (Bolker 2008). O parâmetro AICc corrige para amostras pequenas ($n < 70$) e número de parâmetros nos modelos. O $\Delta AICc$ indica a diferença de cada modelo em relação ao mais plausível; o melhor deve ter valor zero.

Consideramos modelos igualmente plausíveis quando $\Delta AICc < 2$. O parâmetro $wAICc$ representa o “peso” do modelo, indicando a probabilidade relativa (0 a 1). O $wAICc$ soma as probabilidades dos melhores modelos, representando a chance total de explicarem a resposta biológica.

Para identificar o limiar crítico de habitat para Euglossini, relacionamos esses dados com o gradiente de cobertura natural e construímos modelos de regressão não linear. Para identificar o ponto crítico, aplicamos *break lines* na curva assintótica da relação, com o pacote *segmented* no R, utilizando reamostragem de 1.000 vezes.

3. RESULTADOS

Após 3.600 horas de campo, nossa amostragem totalizou 1.479 espécimes de 10 espécies pertencentes a quatro gêneros: *Eufriesea* (Cockerell, 1908), *Euglossa* (Latreille 1802), *Eulaema* (Lepelletier, 1841) e *Exaerete* (Hoffmannsegg 1817), gêneros da subtribo Euglossini que esperávamos encontrar no Domínio da Mata Atlântica (Nemesio, 2009). Os dados mostraram *Euglossa* (60% das espécies) como o gênero mais rico, e *Eulaema* (70% dos espécimes) e *Eufriesea* (26%) como os mais abundantes, um padrão já esperado (Quadro 1). Para relacionar e obter a melhor explicação para a resposta das Euglossini, testamos principalmente a riqueza. A amostragem mostrou dominância em abundância de duas espécies principais: *Eulaema nigrita* e *Eufriesea violacea*. A riqueza da comunidade, estimada por *bootstrapping*, apresentou curva assintótica satisfatória, indicando esforço amostral adequado para representar a diversidade.

A proporção de habitat natural na paisagem foi o modelo que melhor explicou a riqueza das Euglossini, seguido por seu efeito combinado à heterogeneidade espacial (métrica *awmpfd*, Sh_2). Os melhores modelos representaram mais de 70% do $wAICc$, sendo 50% referentes apenas ao efeito do habitat natural e 21% à combinação de habitat natural e heterogeneidade, demonstrando consistência frente a outros modelos e ao nulo (Quadro 2). Essas variáveis representaram a melhor explicação da variação de riqueza em paisagens agrícolas (Figura 2). Isso significa que uma maior proporção de habitat natural

associada à heterogeneidade espacial resulta em maior riqueza de Euglossini, caracterizando a melhor estrutura de paisagem para as abelhas (Figura 3).

Quadro 1: Espécies amostradas nas 14 paisagens. Observamos duas espécies mais abundantes *Ef. violacea* e *El. Nigrita*, entretanto a riqueza amostrada refletiu o padrão de distribuição das abelhas.

Espécies	Abundância
<i>Euglossa amazonica</i> Dressler, 1982	1
<i>Euglossa truncata</i> Rebêlo and Moure, 1996	1
<i>Euglossa townsendi</i> Cockerell, 1904	2
<i>Eulaema pseudocingulata</i> Oliveira, 2006	2
<i>Euglossa cordata</i> (Linnaeus, 1758)	3
<i>Exaerete smaragdina</i> (Perty, 1833)	9
<i>Euglossa annectans</i> Dressler, 1982	16
<i>Euglossa fimbriata</i> Rebêlo and Moure, 1996	18
<i>Efriesea violacea</i> (Blanchard, 1840)	388
<i>Eulaema nigrita</i> Lepeletier, 1841	1039
Total de espécimes	1479
Total de espécies	10

Fonte: Elaborado pelos autores.

Quadro 2: Modelos lineares generalizados selecionados por AIC. Quantidade de habitat (C1), seguida por quantidade de habitat mais medida de awmpfd (Sh2) foram os modelos que melhor explicaram a riqueza das Euglossine. O peso combinado da quantidade de habitat chega a 71%.

Models	ΔAIC	wAICc	wAICacc
C1	0.0	0.50	0.71
C1_Sh2	1.8	0.21	
Null	5.3	0.03	

Critério de Informação de Akaike (AIC) selecionou o melhor modelo. Refinamos esse resultado por correção de amostras pequenas e pelo cálculo dos parâmetros derivados $\Delta AICc$ e wAICc. Esses representam a dimensão entre cada modelo e o melhor deles; e o peso do modelo, ou a probabilidade deste ser o melhor, respectivamente. O wAICacc apresenta o valor acumulado do melhor modelo, calculado pela soma de wAICc dos melhores modelos.

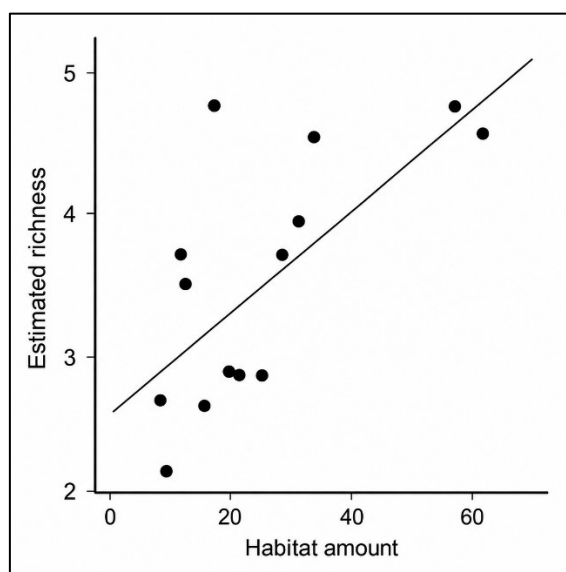


Figura 2 - Relação entre porcentagem de habitat e a riqueza estimada por bootstrapping. É possível observar um aumento da diversidade de abelhas Euglossina com a quantidade de habitat.

Fonte: Dados da pesquisa.

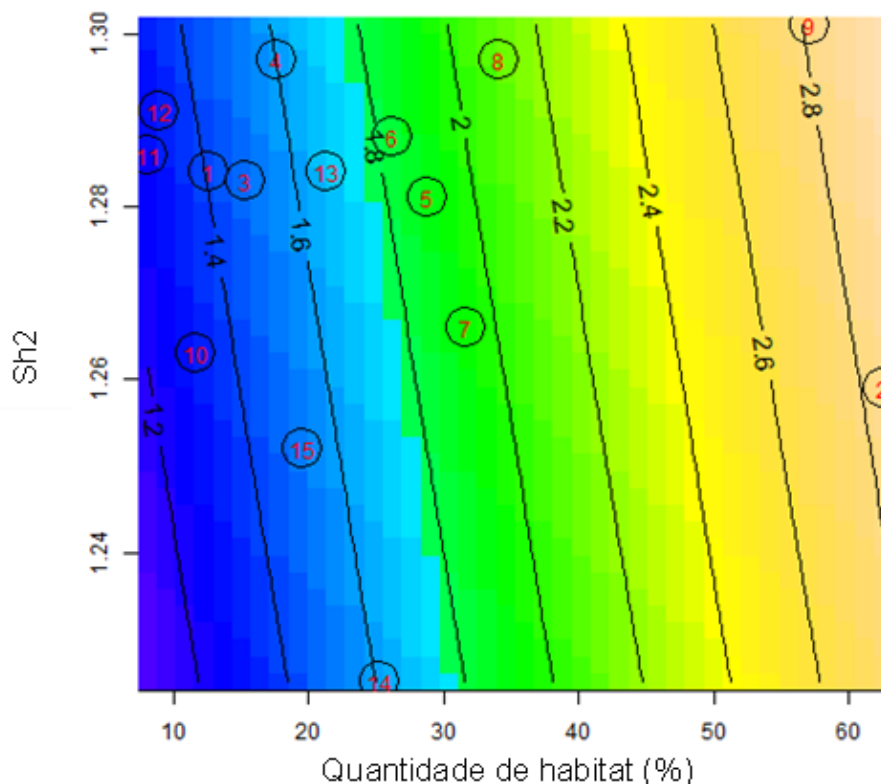


Figura 3 - Efeito da quantidade de habitat (C1) e da complexidade da paisagem (Sh2) na riqueza estimada de abelhas Euglossina (círculos). Uma maior proporção de habitat suporta maiores riquezas, que se torna ainda maior com uma estrutura da paisagem mais complexa.

Fonte: Dados da pesquisa.

Hipotezamos que medidas de conectividade formariam um modelo consistente, mas uma delas (Prx1) apresentou alta correlação com a quantidade de habitat e foi excluída. A outra (Prx2) não apresentou peso significativo. O índice de qualidade da matriz também não apresentou consistência entre os modelos.

Os resultados para determinar o limiar crítico de habitat indicaram que o modelo não linear *Power* apresentou melhor ajuste e padrões significativos ($R=0,69$; $p<0,01$). Estimamos o valor médio do limiar crítico em 24,3% (mín=23,6; máx=24,5) de habitat natural (Figura 4).

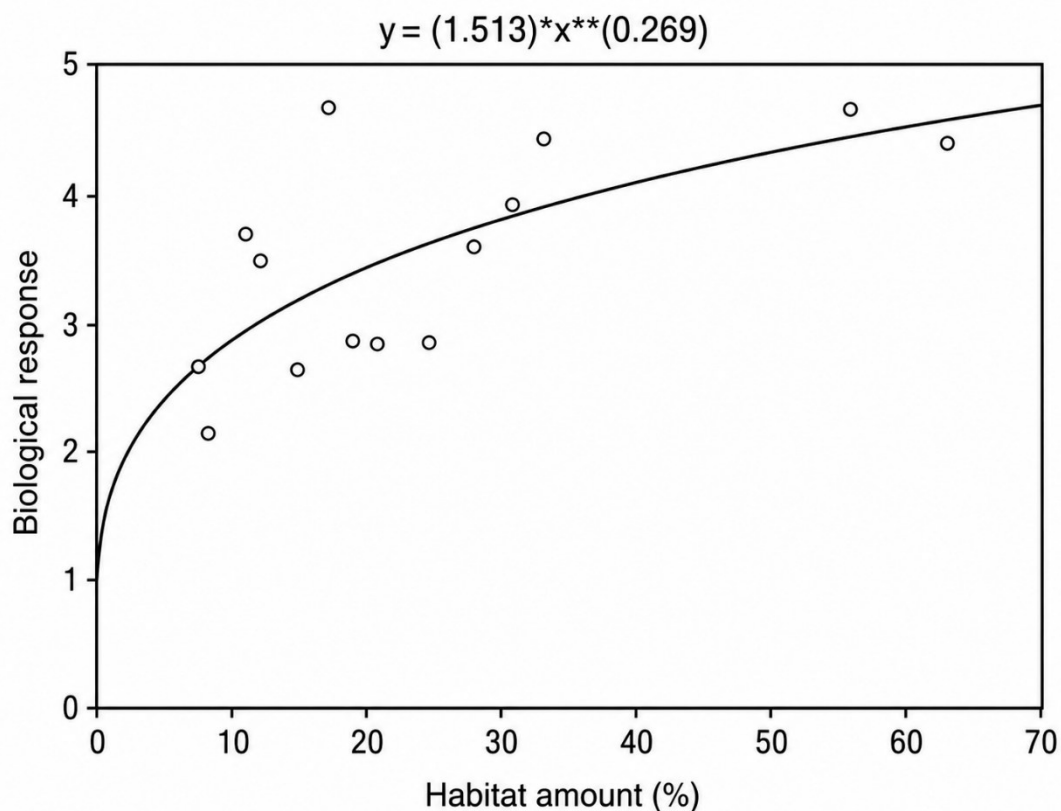


Figura 2 - Modelo de Regressão Não Linear, 'Power', apresentando a relação entre a resposta biológica, riqueza de euglossine, e o gradiente de quantidade de habitat na paisagem. É possível observar um limiar acerca de 24% da quantidade de habitat, abaixo disso a riqueza tende a cair abruptamente.

Fonte: Dados da pesquisa.

4. DISCUSSÃO

Polinizadores de longa distância respondem positivamente à estrutura da paisagem em região altamente fragmentada. A quantidade de habitat natural, seguida pela heterogeneidade espacial, explicou melhor a riqueza de abelhas, apesar da fragmentação. O gradiente de habitat apresentou relação não linear com a riqueza, gerando um limiar crítico em torno de 25%. Esse valor representa o ponto em que o efeito da fragmentação passa a depender também da heterogeneidade espacial, além da perda de habitat.

O habitat natural é amplamente reconhecido como principal elemento para a biodiversidade, sendo essencial a diversos grupos (Hadley; Betts 2012). Esses locais oferecem ampla gama de recursos, sítios seguros de nidificação e forrageio, e menor frequência de distúrbios. Contudo, mudanças estruturais da paisagem, como efeito da fragmentação afetam fortemente a diversidade. Na região estudada, altamente degradada, a diversidade depende tanto da quantidade de habitat quanto do arranjo dos elementos da paisagem. Isso foi observado na resposta das abelhas à heterogeneidade espacial (Steffan-Dewenter *et al.* 2002; Holzschuh *et al.* 2010).

A heterogeneidade espacial atua como elemento de suporte ao efeito do habitat, representando o entrelaçamento entre ecótonos, bordas, corredores, pequenos fragmentos e a matriz. Esses ambientes oferecem recursos complementares – cavidades e materiais para nidificação, fontes florais de diferentes estágios sucessionais e sazonalidades – aumentando a riqueza (Roubik; Hanson 2004). Assim, mesmo em paisagens agrícolas, essa heterogeneidade pode compensar a escassez do habitat primário (Hadley; Betts 2012).

Nossos resultados confirmam a existência de um limiar crítico (~25%) para manutenção da diversidade em paisagens fragmentadas, valor compatível com outras pesquisas sobre biodiversidade e processos ecológicos (Martensen et al. 2012). Em áreas menos fragmentadas, esse limiar pode assumir outros valores, refletindo distintos graus de conectividade ou separação funcional dos habitats (Keitt *et al.*, 2001). No caso das paisagens estudadas, com apenas 4% de cobertura original, verificou-se que ainda é possível sustentar polinizadores de longa distância, desde que a paisagem mantenha pelo menos 25% de habitat em escala local (1000m).

As abelhas Euglossini, com sua alta capacidade de dispersão, exploram habitats variados, incluindo áreas agrícolas, utilizando diferentes materiais e recursos florais. Isso reforça o papel da heterogeneidade como fator essencial para sustentar a diversidade em paisagens degradadas.

5. CONCLUSÃO

Nosso estudo demonstra que, além da quantidade de habitat, a heterogeneidade espacial é um elemento crucial da paisagem para polinizadores de longa distância. O limiar crítico identificado (~25%) mostra que, mesmo em regiões altamente fragmentadas, é possível manter a riqueza das Euglossini se houver gestão adequada da paisagem, promovendo diversidade e processos ecológicos.

REFERÊNCIAS

- ABRAHAMCZYK, S.; GOTTLEUB, G.; MÜLLER, C.; KESSLER, M. Sampling techniques for stingless bees (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). **Apidologie**, Paris, v. 42, p. 103–114, 2011.
- AGUIAR, W. M.; GAGLIANONE, M. C. Comunidades de abelhas Euglossina (Hymenoptera, Apidae) em fragmentos de Mata Atlântica no Sudeste do Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Londrina, v. 52, n. 4, p. 607–618, 2008.

AGUIAR, W. M.; GAGLIANONE, M. C. Euglossine bees (Hymenoptera, Apidae) in Atlantic Forest fragments in southeastern Brazil. **Revista Brasileira de Entomologia**, Londrina, v. 56, n. 2, p. 210–219, 2012.

ALTIERI, M. A. Agroecology, small farms, and food sovereignty. **Monthly Review**, New York, v. 61, n. 3, p. 102–113, 2009.

ANDRÉN, H. Effects of habitat fragmentation on birds and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. **Oikos**, Netherlands, v. 71, n. 3, p. 355–366, 1994.

BOLKER, B. M. **Ecological models and data in R**. Princeton: Princeton University Press, 2008. 408p.

BROSI, B. J. Pollinator specialization: from the individual to the community. **New Phytologist**, London, v. 178, n. 2, p. 327–329, 2008.

FAHRIG, L. How much habitat is enough? **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 100, p. 65–74, 2001.

FAHRIG, L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, New York, v. 34, p. 487–515, 2003.

FAHRIG, L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. **Journal of Biogeography**, New Jersey, v. 40, n. 9, p. 1649–1663, 2011.

FAHRIG, L. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. **Ecology Letters**, London, v. 14, p. 101–112, 2011.

FUNDAÇÃO SOS MATA ATLÂNTICA; INPE. **Atlas dos remanescentes florestais da Mata Atlântica: período 2008–2010**. São Paulo: SOS Mata Atlântica/INPE, 2011.

HADLEY, A. S.; BETTS, M. G. The effects of landscape fragmentation on pollination dynamics: absence of evidence not evidence of absence. **Biological Reviews**, London, v. 87, n. 3, p. 526–544, 2012.

HOLZSCHUH, A.; STEFFAN-DEWENTER, I.; TSCHARNTKE, T. Landscape context of organic and conventional farms: influences on pollinators, natural enemies and plants. **Agriculture, Ecosystems & Environment**, Amsterdam, v. 137, p. 123–130, 2010.

JANZEN, D. H. Euglossine bees as long-distance pollinators of tropical plants. **Science**, Washington, v. 171, n. 3967, p. 203–205, 1971.

KEITT, T. H. Accounting for spatial pattern when modeling organism–environment interactions. **Ecography**, Stockholm, v. 24, p. 616–625, 2001.

LINDENMAYER, D. B.; FISCHER, J.; HOBBS, R. J. **Thresholds in ecological and conservation management**. New York: Springer, 2008.

MANDELIK, Y.; WINFREE, R.; NEESON, T.; KREMEN, C. Complementary habitat use by wild bees in agro-natural landscapes. **Ecological Applications**, Washington, v. 22, n. 5, p. 1535–1546, 2012.

MARTENSEN, A. C.; RIBEIRO, M. C.; METZGER, J. P. Thresholds in landscape structure for three common forest birds in the Atlantic Forest, Brazil. **Landscape Ecology**, Dordrecht, v. 27, p. 259–273, 2012.

MCBRIDE, M. F.; BURGMAN, M. A. What is expert knowledge, how is such knowledge gathered, and how do we use it to address questions in landscape ecology? In: PERERA, A. H.; STURTEVANT, B. R.; BOYCHUK, D. **Models for planning wildlife conservation in large landscapes**. London: Academic Press, 2012. p. 11–38.

MCGARIGAL, K.; MARKS, B. J. **FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure**. Portland: USDA Forest Service, 1995.

MEA – MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT. **Ecosystems and human well-being: biodiversity synthesis**. Washington, DC: World Resources Institute, 2005.

METZGER, J. P.; DECÁMPIS, H. The structural connectivity threshold: an hypothesis in conservation biology at the landscape scale. **Acta Oecologica**, Paris, v. 18, n. 1, p. 1–12, 1997.

NEMESIO, A. The orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of a forest remnant in northeastern Brazil, with new geographic records and an identification key to the known species of the Atlantic Forest of northeastern Brazil. **Zootaxa**, Auckland v. 2041, p. 1–42 2009.

NEMESIO, A. The orchid-bee fauna (Hymenoptera: Apidae) of a forest remnant in southeastern Brazil, with new geographic records and a key to the known species of the Atlantic Forest of southeastern Brazil. **Zootaxa**, Auckland v. 2656, p. 55–66, 2010.

NEWTON, A. C. **Forest ecology and conservation: a handbook of techniques**. Oxford: Oxford University Press, 2007.

PARDINI, R. Beyond the fragmentation threshold hypothesis: regime shifts in biodiversity across fragmented landscapes. **PLoS ONE**, San Francisco, v. 5, n. 10, p. e13666, 2010.

RAMÍREZ, S.; ROUBIK, D. W.; SKOV, C. Euglossine bee communities in seasonal dry forest fragments in lowland Mesoamerica. **Biotropica**, Hoboken, v. 42, n. 3, p. 374–383, 2010.

RIBEIRO, M. C. The Brazilian Atlantic Forest: how much is left, and how is the remaining forest distributed? **Biological Conservation**, Amsterdam, v. 142, p. 1141–1153, 2009.

ROMPRÉ, G. Forest bird declines and increases in the fragmented tropical landscape of the northern Neotropics. **Ecological Applications**, Washington, v. 20, n. 6, p. 1428–1440, 2010.

ROUBIK, D. W.; HANSON, P. E. **Orchid bees of tropical America: biology and field guide**. San José: INBio, 2004. 370p.

SOFIA, S. H.; SUZUKI, K. M. Communities of Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in forest fragments of the southern Brazilian Atlantic Forest. **Neotropical Entomology**, São Paulo, v. 33, n. 6, p. 693–702, 2004.

STEFFAN-DEWENTER, I.; MUNZENBERG, U.; BÜRGER, C.; THIES, C.; TSCHARNTKE, T. Scale-dependent effects of landscape context on three pollinator guilds. **Ecology**, Washington, v. 83, n. 5, p. 1421–1432, 2002.

VIANA, B. F. How well do we understand landscape effects on pollinators and pollination services? **Journal of Pollination Ecology**, Lawrence, v. 7, n. 5, p. 31–41, 2012.

WATSON, J. E. M. The performance and potential of protected areas. **Nature**, London, v. 515, p. 67–73, 2014.

Recebido: 01/02/2026

Aceito: 15/04/2026