



**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO - CAMPUS RIO VERDE, PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS – AGRONOMIA**

A polinização pela abelha *Tetragonisca angustula* melhora a qualidade do morango em casa de vegetação independente da suplementação luminosa

Autor: Artur Simão Lemos

Orientador: Prof. Dr. Fabiano Guimarães Silva

Coorientadora: Dra. Carmen Silvia Soares Pires

Coorientador: Phd. Altair Dias Moura

Coorientador: Dr. Italo Moraes Rocha Guedes

Rio Verde, GO

Fevereiro- 2026

**INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA
GOIANO - CAMPUS RIO VERDE, PROGRAMA DE
PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS – AGRONOMIA**

ARTUR SIMÃO LEMOS

A polinização pela abelha *Tetragonisca angustula* melhora a qualidade do morango em casa de vegetação independente da suplementação luminosa

Dissertação apresentada, como parte das exigências para obtenção do título de MESTRE EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS, ao Programa de Pós-Graduação em Ciências Agrárias do Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano – Campus Rio Verde- Área de Concentração: Ciências Agrárias

Autor: Artur Simão Lemos

Orientador Prof. Dr. Fabiano Guimarães Silva

Rio Verde – GO

Fevereiro, 2026

TERMO DE CIÊNCIA E DE AUTORIZAÇÃO PARA DISPONIBILIZAR PRODUÇÕES TÉCNICO-CIENTÍFICAS NO REPOSITÓRIO INSTITUCIONAL DO IF GOIANO

Com base no disposto na Lei Federal nº 9.610, de 19 de fevereiro de 1998, AUTORIZO o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano a disponibilizar gratuitamente o documento em formato digital no Repositório Institucional do IF Goiano (RIIF Goiano), sem ressarcimento de direitos autorais, conforme permissão assinada abaixo, para fins de leitura, download e impressão, a título de divulgação da produção técnico-científica no IF Goiano.

IDENTIFICAÇÃO DA PRODUÇÃO TÉCNICO-CIENTÍFICA

- | | |
|--|---|
| <input type="checkbox"/> Tese (doutorado) | <input type="checkbox"/> Artigo científico |
| <input checked="" type="checkbox"/> Dissertação (mestrado) | <input type="checkbox"/> Capítulo de livro |
| <input type="checkbox"/> Monografia (especialização) | <input type="checkbox"/> Livro |
| <input type="checkbox"/> TCC (graduação) | <input type="checkbox"/> Trabalho apresentado em evento |

Produto técnico e educacional - Tipo:

Nome completo do autor:

Artur Simão Lemos

Título do trabalho:

A polinização pela abelha *Tetragonisca angustula* melhora a qualidade do morango em casa de vegetação independente da suplementação luminosa

Matrícula:

2025102310140008

RESTRICÇÕES DE ACESSO AO DOCUMENTO

Documento confidencial: Não Sim, justifique:

Informe a data que poderá ser disponibilizado no RIIF Goiano: 23 /03 /2026


O documento está sujeito a registro de patente? Sim Não

O documento pode vir a ser publicado como livro? Sim Não

DECLARAÇÃO DE DISTRIBUIÇÃO NÃO-EXCLUSIVA

O(a) referido(a) autor(a) declara:

- Que o documento é seu trabalho original, detém os direitos autorais da produção técnico-científica e não infringe os direitos de qualquer outra pessoa ou entidade;
- Que obteve autorização de quaisquer materiais inclusos no documento do qual não detém os direitos de autoria, para conceder ao Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano os direitos requeridos e que este material cujos direitos autorais são de terceiros, estão claramente identificados e reconhecidos no texto ou conteúdo do documento entregue;
- Que cumpriu quaisquer obrigações exigidas por contrato ou acordo, caso o documento entregue seja baseado em trabalho financiado ou apoiado por outra instituição que não o Instituto Federal de Educação, Ciência e Tecnologia Goiano.

Documento assinado digitalmente
 ARTUR SIMAO LEMOS
Data: 24/03/2026 16:21:46-0300
verifique em <https://validar.iti.gov.br>

Local

Data

Assinatura do autor e/ou detentor dos direitos autorais

Ciente e de acordo:

Assinatura do(a) orientador(a)

Documento assinado digitalmente



FABIANO GUIMARAES SILVA

Data: 31/03/2026 07:35:18-0300

verifique em <https://validar.iti.gov.br>

**Ficha de identificação da obra elaborada pelo autor, através do
Programa de Geração Automática do Sistema Integrado de Bibliotecas do IF Goiano - SIBi**

L557c Simão Lemos, Artur
A polinização pela abelha *Tetragonisca angustula* melhora a qualidade do morango em casa de vegetação independente da suplementação luminosa / Artur Simão Lemos. Rio Verde 2026.
47f. il.
Orientador: Prof. Dr. Fabiano Guimarães Silva.
Coorientadora: Prof^a. Dra. Carmen Silvia Soares Pires.
Dissertação (Mestre) - Instituto Federal Goiano, curso de 0231014 - Mestrado em Ciências Agrárias - Agronomia - Rio Verde (Campus Rio Verde).
1. Polinização. 2. *Tetragonisca angustula*. 3. Suplementação luminosa. 4. Cultivo protegido. 5. *Fragaria x ananassa*. I. Título.



SERVIÇO PÚBLICO FEDERAL
MINISTÉRIO DA EDUCAÇÃO
SECRETARIA DE EDUCAÇÃO PROFISSIONAL E TECNOLÓGICA
INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO

Formulário 4/2026 - CGAB-RV/CMPRV/IFGOIANO

INSTITUTO FEDERAL DE EDUCAÇÃO, CIÊNCIA E TECNOLOGIA GOIANO
PRÓ-REITORIA DE PESQUISA E PÓS-GRADUAÇÃO E INOVAÇÃO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS AGRÁRIAS-AGRONOMIA

A POLINIZAÇÃO PELA ABELHA *TETRAGONISCA ANGUSTULA* MELHORA A QUALIDADE DO MORANGO EM CASA DE VEGETAÇÃO INDEPENDENTE DA SUPLEMENTAÇÃO LUMINOSA

Autor(a): Artur Simão Lemos

Orientador(a): Dr. Fabiano Guimarães Silva

TITULAÇÃO: Mestre em Ciências Agrárias-Agronomia - Área de Concentração em Produção Vegetal Sustentável no Cerrado.

APROVADA em 20 de fevereiro de 2026.

Prof. Dr. Fabiano Guimarães Silva (Presidente)

Prof. Dr. Altair Dias de Moura (Avaliador externo)



Documento assinado digitalmente

ALTAIR DIAS DE MOURA

Data: 10/03/2026 11:41:24-0300

verifique em <https://validar.itl.gov.br>

Davi de Lacerda Ramos (Avaliador externo)

Prof.^a Dr.^a Juliana de Fátima Sales (Avaliadora interna)

Documento assinado eletronicamente por:

- **Fabiano Guimaraes Silva, DIRETOR(A) GERAL - CD2 - CMPRV**, em 04/03/2026 19:29:19.
- **Juliana de Fatima Sales, PROFESSOR ENS BASICO TECN TECNOLOGICO**, em 05/03/2026 08:30:14.
- **Davi de Lacerda Ramos, ***.759.761-** - Usuário Externo**, em 06/03/2026 10:07:18.

Este documento foi emitido pelo SUAP em 04/03/2026. Para comprovar sua autenticidade, faça a leitura do QRCode ao lado ou acesse <https://suap.ifgoiano.edu.br/autenticar-documento/> e forneça os dados abaixo:

Código Verificador: 795680

Código de Autenticação: 5996cede5f



INSTITUTO FEDERAL GOIANO
Campus Rio Verde
Rodovia Sul Goiana, Km 01, Zona Rural, 01, Zona Rural, RIO VERDE / GO, CEP 75901-970
(64) 3624-1000

AGRADECIMENTOS

Agradeço ao Laboratório de Estudos Avançados em Agricultura Vertical (LEAV), vinculado ao Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, local onde esta pesquisa foi integralmente desenvolvida, pela estrutura, acolhimento e suporte técnico oferecidos ao longo de todo o processo científico.

Dirijo um agradecimento especial ao Professor Dr. Fabiano Guimarães Silva, coordenador do laboratório, por sua orientação competente, disponibilidade constante e contribuições fundamentais para meu desenvolvimento pessoal e profissional.

Estendo minha gratidão a toda a equipe do LEAV, com destaque para a professora Dra. Fábila Barbosa da Silva, os professores Dr. Lucas Loram Lourenço e Dra. Paula Sperotto Alberto Faria, os pós-doutorandos Dra. Luciana Arantes Dantas, Dr. Mateus Neri Oliveira Reis e Dr. Davi de Lacerda Ramos e os doutorandos, mestrandos e estagiários Welton Luís Gomes Amaro e Alexia Giulia Vasques Silva, que colaboraram ativamente nas etapas de condução do experimento, avaliações, análises estatísticas e elaboração do manuscrito, contribuindo de forma decisiva para a qualidade e a conclusão desta dissertação.

Agradeço também aos pesquisadores da Embrapa, Dra. Carmen Silvia Soares Pires e Dr. Ítalo Moraes Rocha Guedes, e da Universidade Federal de Viçosa, Phd. Altair Dias Moura, cujas contribuições técnicas agregaram valor e enriqueceram este trabalho. Reconheço com apreço o apoio financeiro das instituições de fomento à pesquisa e à formação acadêmica, que viabilizaram esta jornada científica: CAPES, CNPq, FAPEG e Finep.

Manifesto ainda minha profunda gratidão à minha família, em especial ao meu pai, Jorge Henrique Barros Lemos, à minha mãe, Cristiane Lopes Simão Lemos, e ao meu irmão, Bruno Simão Lemos, pelo suporte emocional, incentivo contínuo e confiança em minha trajetória.

Expresso, por fim, minha sincera gratidão à minha namorada, Amanda da Silva Rodrigues de Medeiros, pelo carinho, compreensão e parceria constantes durante os desafios deste percurso acadêmico.

BIOGRAFIA DO AUTOR

Artur Simão Lemos, nascido em Uberlândia (MG), em 19 de junho de 2001, residente em Rio Verde (GO). Concluiu o curso de graduação em Engenharia Agrônoma em 2025, pela Universidade Federal de Viçosa (UFV), durante o qual participou de projetos de pesquisa, extensão e inovação tecnológica com atuação em diferentes laboratórios e programas de iniciação científica, com foco em manejo integrado de pragas, plantas daninhas, fertilizantes, cafeicultura de montanha e agricultura em ambiente controlado. Em 2025, ingressou no Programa de Pós-graduação em Ciências Agrárias, no Instituto Federal Goiano – Campus Rio Verde, sob a orientação do Professor Dr. Fabiano Guimarães Silva. Sua pesquisa está inserida na linha de produção de hortaliças em ambientes controlados, aliando tecnologias emergentes como Internet das Coisas (*IoT*), automação e iluminação LED. Atualmente, desenvolve a Startup Arandu, empresa de base tecnológica incubada no Laboratório de Estudos Avançados em Agricultura Vertical (LEAV).

SUMÁRIO

ÍNDICE DE TABELAS	
ÍNDICE DE FIGURAS	
LISTA DE SIGLAS, ABREVIACÕES E UNIDADES DE MEDIDA	
RESUMO	
ABSTRACT	
INTRODUÇÃO GERAL	
CAPÍTULO 1	
1 INTRODUÇÃO	
2 METODOLOGIA	
2.1 Local de condução dos estudos e condições de manejo do morangueiro.....	
2.2 Aplicação dos tratamentos de luz.....	
2.3 Avaliação da aclimatação e dos serviços de polinização prestados pelas abelhas sem ferrão <i>Tetragonisca angustula</i> no morangueiro cultivado em casa de vegetação.....	
2.4 Avaliação dos efeitos da polinização zoófila e da suplementação luminosa na produção do morangueiro	
2.5 Biometria e qualidade dos frutos de morango.....	
2.6 Trocas gasosas (Avaliação da qualidade fisiológica das plantas)	
2.7 Fluorescência da clorofila a.....	
2.8 Análises fitoquímicas dos frutos de morango (Quantificação do conteúdo de compostos bioativos em frutos de morango)	
2.9 Tratamento dos dados e análise estatística	
3 RESULTADOS	
3.1 Comportamento de forrageamento das abelhas.....	
3.1.1 Número de pouso nas flores	
3.1.2 Número de abelhas entrando na colônia.....	
3.1.3 Número de abelhas saindo da colônia	
3.1.4 Número de eventos de coleta de recursos	
3.2 Efeitos da polinização por <i>Tetragonisca angustula</i> e da suplementação luminosa na fluorescência da clorofila a e nas trocas gasosas	
3.3 Efeitos da polinização por <i>Tetragonisca angustula</i> e da suplementação luminosa na frutificação, morfologia e qualidade dos frutos.....	
3.4 Compostos bioativos em frutos de morango	
3.5 Mapas Auto-Organizáveis.....	
4. DISCUSSÃO	
4.1 Aclimatação a suplementação de luz e ritmo diário de forrageamento de abelhas sem ferrão em ambiente protegido.....	
4.2 A polinização por abelhas sem ferrão modula o desempenho fotossintético das plantas e a concentração de compostos bioativos em frutos de morango	
5. CONCLUSÃO	
6. REFERÊNCIAS	

ÍNDICE DE TABELAS

Tabela 1. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de pousos nas flores de morangueiro com e sem suplementação luminosa por *LED*

Tabela 2. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de abelhas entrando na colônia.

Tabela 3. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de abelhas saindo da colônia.

Tabela 4. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para a coleta de recursos.

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Variação da temperatura média do ar (°C) e da umidade relativa média (%) ao longo do período experimental

Figura 2. Distribuição espectral relativa da luz incidente: (A) Ambiente externo (pleno sol); (B) Interior da casa de vegetação com suplementação; (C) Espectro emitido exclusivamente pelos painéis de *LED*; e (D) Interior da casa de vegetação sem suplementação.

Figura 3. Variação diária dos parâmetros de radiação PPF, PFD, IRR, PFD-UV e *UV-B* ao longo dos dez dias de avaliação, comparando os ambientes interno (com e sem suplementação por *LED*) e externo à casa de vegetação.

Figura 4. Imagem do ambiente experimental: à esquerda, registro noturno do interior da casa de vegetação com iluminação por *LED*; à direita, registro diurno do mesmo ambiente, com iluminação natural complementada pelos painéis de *LED*.

Figura 5. Esquema representativo do ambiente experimental: os círculos verdes indicam as plantas de morango, e as linhas coloridas representam os módulos de *LED*, ilustrando o arranjo experimental e o posicionamento das colônias.

Figura 6. Registro do sistema de gravação posicionado diante da colônia de *Tetragonisca angustula* em bancada sob suplementação luminosa por *LED* e da imagem capturada da colmeia.

Figura 7. Parâmetros de eficiência da fluorescência da clorofila *a* em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m), (B) Eficiência quântica inicial do transporte de elétrons (Ψ_o), (C) Rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons (Φ_{Eo}), (D) Fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (ETo/RC). Para (A), (B) e (D), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto

letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Figura 8. Fluxos específicos de energia e dissipação térmica em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) Fluxo de captura de elétrons pelo centro de reação (TRo/RC), (B) Índice de desempenho fotossintético (PI_ABS), (C) Rendimento quântico da dissipação de energia na forma de calor (ΦDo), (D) Fluxo de energia dissipada por centro de reação (DIo/RC), em função da polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). Barras representam o erro padrão.

Figura 9. Parâmetros de trocas gasosas e eficiência fisiológica em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) Condutância estomática (gs), (B) Taxa de transpiração (E), (C) Taxa fotossintética líquida (A), (D) Eficiência de carboxilação (A/Ci), (E) Eficiência instantânea do uso da água (A/E), (F) Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s). Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Enquanto para (C), (D), (E) e (F), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Figura 10. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA) e condições luminosas: suplementação e luz natural. (A) Comprimento dos frutos; (B) largura dos frutos; (C) peso fresco dos frutos; (D) L^* -cor; (E) a^* -cor; (F) b^* -cor; (G) Chroma; (H) H^o (H.cor). Para (B), (D), (E), (F), (G) e (H), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (A) e (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Figura 11. Frutos de morango provenientes dos tratamentos polinização aberta, com flores expostas à visitação das abelhas (A) e autofecundação espontânea (B). Barra de escala = 1 cm.

Figura 12. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA); e condições luminosas: suplementação e luz natural. (A) Acidez Titulável (%) e (B) *pH*; (C) sólidos solúveis totais (*°Brix*). Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Figura 13. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA); e condições luminosas: suplementação e luz natural. (A) (+)-Catequina, (B) Cianidina; (C) kaempferol. Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Figura 14. Mapas de calor por variável do Self-Organizing Map (SOM). Cada painel representa a distribuição espacial de uma variável no grid hexagonal de neurônios treinados. As cores seguem a escala, em que tons de azul correspondem a valores normalizados baixos, branco/tonalidades neutras, a valores próximos da média, e tons de vermelho, a valores normalizados elevados. A topologia do mapa mantém a relação de vizinhança entre neurônios, de modo que regiões contíguas com cores similares indicam gradientes suaves da variável no espaço multivariado. A disposição dos painéis em grade permite a comparação visual de padrões espaciais entre diferentes atributos morfológicos, bioquímicos e fisiológicos analisados

LISTA DE SIGLAS, ABREVIACÕES E UNIDADES DE MEDIDA

°Brix – Teor de sólidos solúveis	mmol m⁻² s⁻¹ – Milimol por metro quadrado por segundo
μmol m⁻² s⁻¹ – Micromol por metro quadrado por segundo	pH – Potencial hidrogeniônico
A – Taxa fotossintética	PI_ABS – Índice de desempenho fotoquímico
a* – coordenada vermelho-verde	RBW – Vermelho, Azul e Branco
A/Ci – Eficiência de carboxilação	ΦDo – Rendimento quântico de dissipação de energia
A/g_s – Eficiência intrínseca do uso da água	ΦEo – Rendimento quântico de transporte de elétrons
ABS/RC – Absorção de energia por centro de reação	ETFE - Etileno-tetrafluoretileno
b* – coordenada amarelo/azul	PPFD - Densidade de fluxo de fótons fotossintéticos
Ci – Concentração interna de CO ₂	PFD - Fluxo de fótons
CO₂ – Dióxido de carbono	IRR - Irradiância
DIo/RC – Fluxo de dissipação de energia por centro de reação	PFD-UV - PFD na região do ultravioleta
DLI – Integral diária de luz	UV-B – Radiação Ultravioleta B
E – Taxa transpiratória	PA - Polinização aberta
F_o – fluorescência mínima	AE - Autofecundação espontânea
F_v/F_m – Eficiência quântica máxima do fotossistema II	AESL - Autofecundação sem <i>LED</i>
g_s – Condutância estomática	AECL - Autofecundação com <i>LED</i>
L* – Luminosidade	PASL - Polinização aberta sem <i>LED</i>
LEDs – Diodos emissores de luz	PACL - Polinização aberta com <i>LED</i>

RESUMO

A intensificação sustentável da produção agrícola em ambientes protegidos demanda a integração entre tecnologias de manejo e serviços de polinização, especialmente a polinização com abelhas sem ferrão. Este trabalho teve como objetivo avaliar os efeitos da suplementação luminosa por *LED* sobre o comportamento de forrageamento da abelha sem ferrão *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae; Meliponini), suas interações com os serviços de polinização prestados por elas, o desempenho fisiológico das plantas e a qualidade dos frutos do morangueiro (*Fragaria × ananassa* Duch., cv. 'San Andreas') cultivado em casa de vegetação. Partiu-se da hipótese de que a polinização pela abelha jataí melhora o desempenho fisiológico e produtivo do morangueiro, enquanto a suplementação luminosa por *LED* modula processos fotossintéticos e metabólicos sem comprometer o comportamento das abelhas. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, combinando condições de polinização (aberta e autofecundação espontânea) com e sem suplementação luminosa com lâmpadas *LED*. Foram avaliados o comportamento das abelhas, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, atributos morfológicos dos frutos, parâmetros físico-químicos e o perfil de compostos bioativos, além de análises multivariadas por mapas auto-organizáveis. A suplementação luminosa não alterou a frequência de visitação floral das abelhas. Por outro lado, a visitação das abelhas (polinização aberta) promoveu aumento na eficiência fotossintética, no uso da água e no fortalecimento da relação fonte–dreno, refletindo-se em frutos maiores e com alterações na concentração de compostos fenólicos. Em contraste, plantas sem a visitação das abelhas (autofecundação) apresentaram maior dissipação energética, menor peso e comprimento e maior teor de sólidos solúveis totais, sugerindo rearranjos metabólicos sob menor demanda reprodutiva. A suplementação luminosa atuou como fator complementar, com efeitos dependentes da variável avaliada. Conclui-se que a eficiência funcional e a qualidade dos frutos em sistemas protegidos dependem prioritariamente da polinização biótica, enquanto a iluminação artificial deve ser empregada como ferramenta de suporte para a estabilização do ambiente produtivo, especialmente em cenários de limitação luminosa. Os resultados contribuem para a formulação de estratégias de intensificação ecológica em sistemas de cultivo protegido, conciliando produtividade, qualidade e sustentabilidade.

Palavra-chaves: Polinização, *Tetragonisca angustula*, Suplementação luminosa, Cultivo protegido, *Fragaria x ananassa*

ABSTRACT

The sustainable intensification of agricultural production in protected environments demands the integration of management technologies and pollination services, especially those provided by stingless bees. This study aimed to evaluate the effects of LED supplemental lighting on the foraging behavior of the stingless bee *Tetragonisca angustula* (Hymenoptera: Apidae; Meliponini) and its interactions with pollination services, plant physiological performance, and fruit quality of the strawberry (*Fragaria* × *ananassa* Duch., cv. ‘San Andreas’) grown in a greenhouse. The hypothesis was that pollination by *T. angustula* improves the physiological and productive performance of the strawberry, while LED supplemental lighting modulates photosynthetic and metabolic processes without compromising bee behavior. The experiment was conducted in a completely randomized design, combining pollination conditions (open pollination and spontaneous self-pollination) with and without LED supplemental lighting. Bee behavior, gas exchange, chlorophyll *a* fluorescence, fruit morphological attributes, physicochemical parameters, and bioactive compound profiles were evaluated, in addition to multivariate analysis using self-organizing maps. Supplemental lighting did not alter the frequency of floral visitation by the bees. Conversely, bee visitation (open pollination) promoted an increase in photosynthetic efficiency, water use, and the strengthening of the source-sink relationship, resulting in larger fruits and changes in phenolic compound concentrations. In contrast, plants without bee visitation (self-pollination) showed higher energy dissipation, lower weight and length, and higher total soluble solids content, suggesting metabolic rearrangements under lower reproductive demand. Supplemental lighting acted as a complementary factor, with effects depending on the variable evaluated. It is concluded that functional efficiency and fruit quality in protected systems primarily depend on biotic pollination, while artificial lighting should be employed as a support tool to stabilize the production environment, especially in light-limited scenarios. The results contribute to the formulation of ecological intensification strategies in protected cultivation systems, reconciling productivity, quality, and sustainability.

Keywords: Pollination, *Tetragonisca angustula*, Supplemental lighting, Protected cultivation, *Fragaria x ananassa*.

INTRODUÇÃO GERAL

O crescimento da produção agrícola tornou-se uma exigência global diante da expansão populacional, das mudanças climáticas e da crescente limitação de recursos naturais, especialmente água e solo fértil (Roosta et al., 2024). A expansão de sistemas de cultivo protegido e climaticamente controlados tem sido apontada como estratégia promissora para mitigar essas pressões, ao permitir maior estabilidade microclimática, resiliência produtiva e redução do uso de pesticidas, insumos e recursos naturais. Entretanto, tais sistemas exigem modelos de produção que integrem as plantas e a infraestrutura, mas também que levem em conta as interações ecológicas que sustentam a produtividade e a qualidade dos alimentos, entre as quais se destaca a polinização por abelhas (Cao et al., 2023; Avgoustaki et al., 2024).

A polinização constitui um dos fatores mais relevantes para a agricultura moderna, influenciando diretamente a produção e qualidade dos frutos de diversas culturas (Howard et al., 2021; Gudowska et al., 2024). Em escala global, a redução na diversidade e abundância de polinizadores tem gerado preocupação crescente com relação à estabilidade dos sistemas alimentares, especialmente em regiões submetidas à intensificação agrícola e à homogeneização da paisagem (Bergamo et al., 2025). No Brasil, esse cenário é particularmente sensível devido à elevada dependência de culturas entomófilas e à expressiva pressão sobre os habitats de diversas espécies de abelhas nativas, cuja conservação e uso racional emergem como componentes estratégicos para a segurança alimentar e a sustentabilidade produtiva (Santos et al., 2021; Miranda et al., 2024).

Entre os grupos de polinizadores de maior relevância nesses sistemas, as abelhas-sem-ferrão (Meliponini) ocupam posição central tanto pela diversidade taxonômica quanto pela adaptação a ambientes tropicais e subtropicais. A abelha Jataí (*Tetragonisca angustula*, Latreille, 1811) destaca-se como uma das opções mais promissoras para a polinização de morangueiros em cultivos protegidos no Brasil, sendo amplamente reconhecida por sua rusticidade e facilidade de manejo em colmeias artificiais (Miranda et al., 2024). Sua introdução nesses ambientes é capaz de promover incrementos de produtividades, frutos bem formados com maior valor comercial, além da segurança total ao trabalhador rural, pois tem o ferrão atrofiado e não ferroa, facilitando o manejo manual da cultura com maior facilidade e eficiência. Outra vantagem competitiva é a natureza perene de suas colônias, o que permite ao produtor manter o serviço de polinização ativo por longos períodos sem a necessidade de reposição constante das caixas (Wongsa et al., 2023; Miranda et al. 2024). No entanto, a aclimatação desses insetos em ambientes confinados depende de fatores físicos e biológicos

complexos, entre os quais se destacam a temperatura, o regime luminoso, umidade relativa e as características dos materiais de cobertura das casas de vegetação, capazes de alterar profundamente a qualidade espectral da radiação incidente (Cao et al., 2024).

O cultivo protegido, embora proporcione vantagens agronômicas expressivas, impõe modificações substanciais ao microclima e à composição sensorial percebida pelos polinizadores. Filmes plásticos utilizados em casa de vegetação podem reduzir seletivamente frações do espectro da radiação solar, em especial a radiação ultravioleta, como estratégia para limitar a orientação de insetos-praga, o que pode, como efeito colateral, afetar também a navegação e a orientação espacial de muitas espécies de polinizadores (Nouvian e Galizia, 2020; Katsoulas et al., 2020; Chen et al., 2021). Além disso, a distribuição térmica heterogênea no interior das estruturas pode gerar zonas de estresse fisiológico, alterando padrões de voo e frequência de visitação floral (Zhao et al., 2021; Howard et al., 2021; Wongsu et al., 2023). Esses fatores evidenciam que a eficiência da polinização em ambientes protegidos resulta da interação entre engenharia agrícola, manejo agronômico, fisiologia vegetal e comportamento animal.

Paralelamente, avanços em tecnologias agrícolas de suplementação luminosa têm ampliado as possibilidades de controle das condições do ambiente produtivo. A modulação espectral por sistemas artificiais de iluminação surge como ferramenta promissora para estabilizar a fotossíntese, a frutificação e a qualidade dos frutos sob condições climáticas variáveis (Guiamba et al., 2022; Avgoustaki et al., 2024). Todavia, apesar dos benefícios potenciais desses recursos para o metabolismo vegetal, permanece limitado o entendimento sobre como tais intervenções afetam simultaneamente o comportamento dos polinizadores e as interações ecológicas que sustentam o rendimento das culturas (Yang et al., 2024, Ramos et al., 2024; Roosta et al., 2024).

Outro aspecto central diz respeito à integração fisiológica entre reprodução, crescimento e metabolismo nas plantas cultivadas. A polinização biótica influencia a dinâmica fonte–dreno, a alocação de carboidratos e a biossíntese de metabólitos secundários de interesse nutricional, como compostos fenólicos e flavonoides (Ma et al., 2025; Gudowska et al., 2024). Esses processos, por sua vez, são modulados por condições ambientais, incluindo luz e temperatura, configurando um sistema altamente interdependente, no qual alterações abióticas podem repercutir sobre o desempenho vegetativo das plantas, da qualidade funcional dos frutos e da eficiência do serviço ecossistêmico prestado pelos insetos.

Apesar dos avanços recentes, ainda se observa uma carência de estudos integrativos que avaliem simultaneamente os efeitos do ambiente luminoso, do microclima e da

polinização biótica sobre atributos fisiológicos, bioquímicos e produtivos das culturas em sistemas de cultivo protegido, particularmente no contexto tropical (Guiamba et al., 2022; Ramos et al., 2024; Bergamo et al., 2025; Katsoulas et al., 2020; Chen et al., 2021). Essa lacuna limita a formulação de protocolos técnicos capazes de conciliar produtividade elevada, conservação da biodiversidade e estabilidade ecológica em sistemas agrícolas intensificados.

Nesse contexto, este trabalho se insere no esforço de compreender como tecnologias de manejo ambiental e serviços de polinização podem ser articulados em ambientes protegidos para promover sistemas de produção mais resilientes, eficientes e sustentáveis, contribuindo para o avanço científico e para a formulação de estratégias agronômicas compatíveis com os desafios contemporâneos da segurança alimentar.

REFERÊNCIAS

AVGOUSTAKI, D. D. et al. How different daily light integrals and spectral treatments influence the development of *Valerianella locusta* plants grown in an indoor vertical farm. **Scientia Horticulturae**, v. 332, 113044, 2024. DOI: 10.1016/j.scienta.2024.113044.

BERGAMO, P. J. et al. Identifying changes in the drivers of ecosystem services: Socioeconomic changes underlie reduced provision of pollination service. **Journal of Environmental Management**, v. 373, 123466, 2025. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.123466.

CAO, Z. et al. Effects of Bee Density and Hive Distribution on Pollination Efficiency for Greenhouse Strawberries: A Simulation Study. **Agronomy**, v. 13, n. 3, 731, 2023. DOI: 10.3390/agronomy13030731.

CAO, Z.; JIANG, S.; QU, H. Strategies to enhance greenhouse strawberry yield through honey bee pollination behavior: a simulation study. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, 1514372, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2024.1514372.

CHEN, X. et al. Ascorbic Acid-Induced Photosynthetic Adaptability of Processing Tomatoes to Salt Stress Probed by Fast OJIP Fluorescence Rise. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 594712, 2021. DOI: 10.3389/fpls.2021.594712.

GUDOWSKA, A. et al. Pollinators enhance the production of a superior strawberry – A global review and meta-analysis. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 362, 108815, 2024. DOI: 10.1016/j.agee.2023.108815.

GUIAMBA, H. D. S. S. et al. Enhancement of photosynthesis efficiency and yield of strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) plants via LED systems. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 918038, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.918038.

HOWARD, S. R. et al. Towards precision apiculture: Traditional and technological insect monitoring methods in strawberry and raspberry crop polytunnels tell different pollination stories. **PLOS ONE**, v. 16, n. 5, e0251572, 2021. DOI: 10.1371/journal.pone.0251572.

- MA, W.-H. et al. Effects of different pollination methods on tomato fruits' quality and metabolism. **Frontiers in Plant Science**, v. 16, 1560186, 2025. DOI: 10.3389/fpls.2025.1560186.
- MIRANDA, P. S. et al. Polinização de flores da cultivar de morango San Andreas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 59, e03434, 2024. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2024.v59.03434.
- NOUVIAN, M.; GALIZIA, C. G. Complexity and plasticity in honey bee phototactic behaviour. **Scientific Reports**, v. 10, n. 1, 7872, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-64782-y.
- RAMOS, D. de L. et al. Effect of ultraviolet and green radiation and temperature on flight activity and foraging of three tropical stingless bees. **Journal of Apicultural Research**, v. 63, n. 1, 2024. DOI: 10.1080/00218839.2023.2293589.
- ROOSTA, H. R. et al. The growth, nutrient uptake and fruit quality in four strawberry cultivars under different spectra of LED supplemental light. **BMC Plant Biology**, v. 24, 179, 2024. DOI: 10.1186/s12870-024-04880-5.
- SANTOS, C. F. et al. Diversidade de abelhas-sem-ferrão e seu uso como recurso natural no Brasil: permissões e restrições legais consorciadas a políticas públicas. **Revista Brasileira de Meio Ambiente**, v. 9, n. 2, p. 02-22, 2021.
- WONGSA, K. et al. Pollination efficacy of stingless bees, *Tetragonula pagdeni* Schwarz (Apidae: Meliponini), on greenhouse tomatoes (*Solanum lycopersicum* Linnaeus). **PeerJ**, v. 11, e15367, 2023. DOI: 10.7717/peerj.15367.
- YANG, R. et al. LED supplementary strategy based on hourly light integral for improving the yield and quality of greenhouse strawberries. **International Journal of Agricultural and Biological Engineering**, v. 17, n. 5, p. 96-104, 2024. DOI: 10.25165/j.ijabe.20241705.8900
- KATSOULAS, N. et al. Plant responses to UV blocking greenhouse covering materials: A review. **Agronomy**, v. 10, n. 7, 1021, 2020. DOI: 10.3390/agronomy10071021.
- ZHAO, X. et al. Molecular regulation of fruit size in horticultural plants: a review. **Scientia Horticulturae**, v. 288, 110353, 2021. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110353

CAPÍTULO 1

Bee Up: Polinização por *Tetragonisca angustula* melhora o desempenho produtivo e a qualidade do morangueiro sob suplementação de luz em casa de vegetação

Bee Up: Pollination by *Tetragonisca angustula* improves strawberry productivity and fruit quality under supplemental lighting in greenhouse conditions

Artur Simão Lemos

1 INTRODUÇÃO

A crescente demanda por sistemas de produção sustentáveis intensifica-se diante da pressão populacional e das variações climáticas globais, ao mesmo tempo em que o declínio mundial dos polinizadores representa um risco significativo à segurança alimentar e à estabilidade dos agroecossistemas (Dicks et al., 2021). A polinização por abelhas é reconhecida como um serviço ecossistêmico essencial, estando associada à reprodução de aproximadamente 90% das espécies de plantas com flores (Pioltelli et al., 2024). Embora tradicionalmente sua relevância tenha sido mensurada com base no rendimento das culturas, evidências recentes indicam que os serviços de polinização também estão associados a atributos físicos, comerciais e fitoquímicos dos frutos, com potenciais implicações para a qualidade funcional dos alimentos (Anees et al., 2022; Ma et al., 2025). No morangueiro, por exemplo, a limitação de polinização pode resultar em mais de 90% de frutos deformados, além de reduzir significativamente sua qualidade comercial, enquanto a polinização por insetos pode aumentar o valor médio dos frutos em até 92% (Wietzke et al., 2018).

No Brasil, a elevada diversidade de abelhas sem ferrão configura um cenário promissor para a polinização assistida, prática que consiste no manejo deliberado de polinizadores para aumentar a eficiência da transferência de pólen entre flores e melhorar a frutificação das culturas, embora o avanço dessa prática ainda seja limitado pela ausência de políticas públicas e protocolos de manejo consolidados (Santos et al., 2021). Entre as culturas de alto valor agregado, o morangueiro (*Fragaria* × *ananassa*) destaca-se pela dependência da polinização entomófila para a adequada formação dos frutos (Silva et al., 2020). Estudos

indicam que, na cultivar ‘San Andreas’, a visitação por abelhas está associada a diferenças na formação e no desenvolvimento dos frutos em comparação com a autopolinização espontânea (Miranda et al., 2024).

De forma mais ampla, a literatura aponta que a polinização com abelhas sem ferrão pode estar relacionada a variações no desenvolvimento e na qualidade dos frutos em diferentes culturas, abrangendo atributos morfológicos e composição química, em comparação à autopolinização ou a tratamentos artificiais (Pioltelli et al., 2024; Ma et al., 2025). Entre as abelhas sem ferrão, a espécie *T. angustula*, conhecida popularmente como jataí, tem sido apontada como polinizadora adequada para sistemas de cultivo protegido, em razão da sua adaptação às condições de confinamento em casas de vegetação. Estudos indicam elevada eficiência dessa espécie na polinização do morangueiro em casa de vegetação, além de vantagens operacionais relacionadas à segurança no manejo e à facilidade de manutenção das colônias (Miranda et al., 2024). Entretanto, esses efeitos têm sido descritos sob diferentes contextos de cultivo e condições experimentais, o que limita comparações diretas entre estudos.

Paralelamente, o cultivo protegido tem sido amplamente adotado como estratégia para reduzir a variabilidade ambiental e otimizar o uso de insumos agrícolas (Guiamba et al., 2022). No entanto, o ambiente de casa de vegetação pode impor restrições ao comportamento natural dos polinizadores, tendo em vista que materiais de cobertura frequentemente modificam a quantidade e a qualidade espectral da luz incidente, incluindo a filtragem parcial da radiação ultravioleta (Katsoulas et al., 2020; Morandin et al., 2002; Silberglied, 1979). A radiação *UV* desempenha papel relevante na percepção visual, orientação espacial e navegação de insetos polinizadores, de modo que alterações nesse espectro podem influenciar padrões de forrageamento (Ramos et al., 2024).

O uso conjunto de luz artificial por *LED* e de polinização com abelhas sem ferrão tem se mostrado uma abordagem promissora para equilibrar a oferta de energia (fonte) e a demanda metabólica (dreno) nas plantas cultivadas em casa de vegetação. A suplementação luminosa otimiza a assimilação de CO_2 e a produção de fotoassimilados (Guiamba et al., 2022), enquanto a polinização eficaz garante a formação de frutos que atuam como importantes drenos metabólicos (Miranda et al., 2024).

Estudos recentes mostram que a iluminação suplementar com LEDs, especialmente em espectros azul e vermelho, pode aumentar a biomassa, a área foliar e a taxa fotossintética líquida na cultura do morango (Roosta et al., 2024; Yang et al., 2024). Paralelamente, a polinização por abelhas sem ferrão melhora atributos morfológicos dos frutos, como peso e

firmeza, e eleva o teor de compostos bioativos, incluindo vitamina C, antocianinas e catequina (Miranda et al., 2024; Gudowska et al., 2024).

Esses efeitos estão associados a mecanismos como a relação fonte-dreno, em que frutos polinizados induzem maior exportação de açúcares, evitando a inibição da fotossíntese por acúmulo de assimilados nas folhas (Poupard et al., 2025). A luz, por sua vez, ativa fotorreceptores que modulam rotas metabólicas secundárias ligadas à pigmentação e defesa antioxidante dos frutos (Wu et al., 2024).

Contudo, em sistemas produtivos dependentes de polinização entomófila, permanece pouco compreendido como a suplementação luminosa interage com o comportamento dos polinizadores, especialmente quando o espectro luminoso já é alterado pelos materiais de cobertura das casas de vegetação (Kendall et al., 2021; Miranda et al., 2024; Nouvian et al., 2020). Diante desse cenário, torna-se relevante investigar de forma integrada como o manejo do ambiente luminoso e a polinização biótica interagem em sistemas de cultivo protegido.

Assim, este estudo teve como objetivo avaliar o efeito da suplementação luminosa por *LED* sobre o comportamento de forrageamento de abelhas sem ferrão (*Tetragonisca angustula*) e suas implicações na polinização, e consequente produção, fisiologia e qualidade dos frutos do morangueiro ‘San Andreas’ cultivado em ambiente protegido. Partiu-se das seguintes hipóteses: (i) o aumento da frutificação e a melhoria dos atributos morfológicos dos frutos promovidos pela polinização por *T. angustula* alteram o balanço fonte–dreno, favorecendo a produção e o transporte de fotoassimilados; (ii) a suplementação luminosa por *LED* ativa fotorreceptores relacionados à fotossíntese e biossíntese de compostos bioativos, promovendo alterações em características fisiológicas e químicas dos frutos; e (iii) a combinação entre polinização biótica e luz suplementar modula positivamente as respostas fisiológicas e qualitativas do morangueiro, sem comprometer o comportamento de forrageamento das abelhas.

2 METODOLOGIA

2.1 Local de condução dos estudos e condições de manejo do morangueiro

O experimento foi conduzido em casa de vegetação climatizada instalada no Complexo de Biotecnologia Vegetal do IF Goiano, campus Rio Verde (GO), Brasil (-17.803673, -50.906336, altitude de 748 m), no período de julho a novembro de 2025. A estrutura tem aproximadamente 220 m² de área total, com altura central de 5 m. A casa de

vegetação tem piso em concreto-cimento. Para este estudo, foram utilizadas 2 bancadas, totalizando uma área experimental de 17,5 m². Durante o período de avaliações, a temperatura e a umidade relativa do ar foram controladas por meio de sistemas de nebulização, tela aluminet e resfriamento pad-fan, respectivamente. As plantas de morango (*Fragaria x ananassa Duch*), cultivar *San Andreas*, estabelecidas em 2022, foram cultivadas em sistema semi-hidropônico, utilizando slabs contendo substrato composto por casca de arroz carbonizada. Cada slab tinha três plantas dispostas em bancadas suspensas, totalizando 63 plantas, divididas igualmente entre os tratamentos sem suplementação luminosa *LED* e submetidos à luz *LED*. O fotoperíodo de suplementação durante o período experimental foi de aproximadamente 12 horas, iniciando às 07:00 e finalizando às 19:00. A temperatura e a umidade relativa do ar foram monitoradas continuamente por meio de data logger, com temperatura média de 27.11 ± 0.80 °C e umidade relativa média de 70.72 ± 6.29 % (Figura 1). A irrigação com solução nutritiva foi feita por gotejamento cinco vezes ao dia, às 7h30, 10h, 12h30, 15h e às 17h30. A solução foi mantida com condutividade elétrica entre 1,4 dS·m⁻¹ e pH mantido entre 5,5 e 6,0. Antes do experimento, os tratos culturais foram realizados rotineiramente, incluindo a remoção de folhas senescentes e estolões, visando à manutenção da sanidade das plantas. Durante o período experimental, essas práticas foram suspensas para evitar interferências nas avaliações.

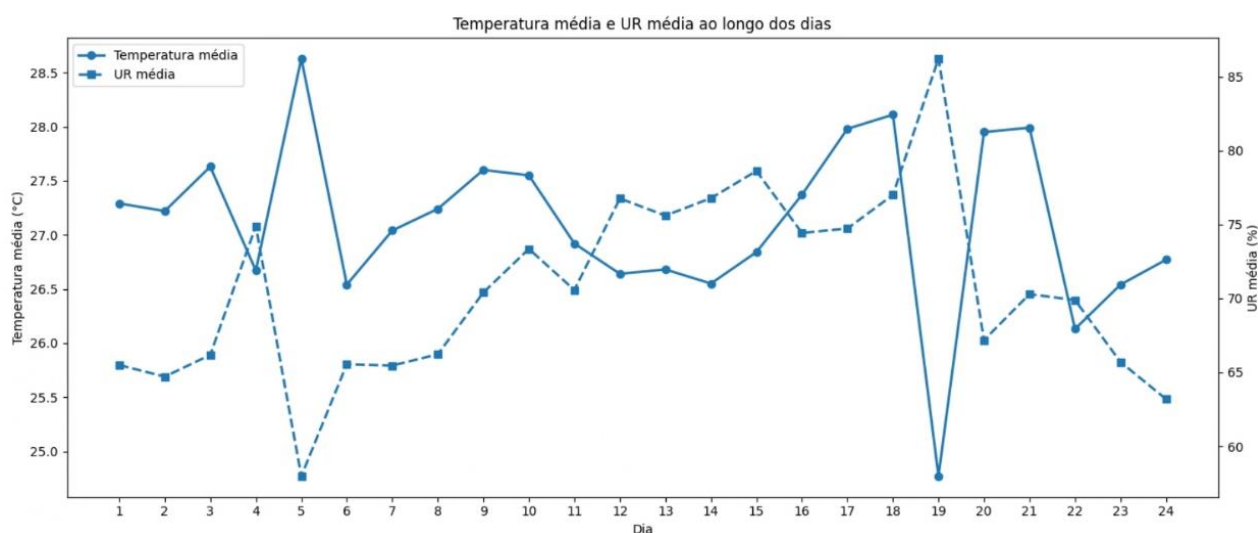


Figura 1- Variação da temperatura média do ar (°C) e da umidade relativa média (%) ao longo do período experimental

O manejo integrado de pragas foi feito pela aplicação de produtos de origem biológica e orgânica, via pulverização, sempre em resposta à identificação de insetos-praga. Os agentes utilizados em rotação incluíram Azamax[®] (Azadiractina A/B), *Beauveria bassiana*,

Trichoderma spp. e um produto comercial à base de extrato de semente de *Sophora flavescens*. Durante o período experimental, no entanto, não foram feitas aplicações para não interferir nas observações comportamentais das abelhas. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, em esquema fatorial 2×2 (com e sem suplementação luminosa por LED; com e sem presença de abelhas), com 40 unidades experimentais por tratamento, totalizando 160 unidades experimentais.

2.2 Aplicação dos tratamentos de luz

A cobertura da casa de vegetação utilizada foi o filme plástico comercial F-CLEAN®, desenvolvido a partir do copolímero ETFE (etileno-tetrafluoretileno). Esse material é caracterizado por alta transmitância no espectro fotossinteticamente ativo, associada à baixa refletância e à capacidade de difusão homogênea da radiação incidente, promovendo a redução de gradientes luminosos abruptos no ambiente de cultivo. Além disso, o filme apresenta baixa filtragem da radiação ultravioleta, favorecendo a manutenção de um ambiente visual mais homogêneo no interior da casa de vegetação, reduzindo limitações visuais que poderiam interferir na orientação espacial e no comportamento de forrageamento de abelhas sem ferrão.

Com objetivo de melhorar a produtividade das plantas de morango, a radiação natural foi complementada com painéis de LED - desenvolvidos pela startup *Spectral-Int* em conjunto com o Laboratório de Estudos Avançados em Agricultura Vertical (LEAV) - do tipo *RBW* (*Red:Blue:White*), com proporções espectrais de 68,17% de vermelho (620–660 nm), 22,6% de azul (430–470 nm), 8,2% de verde (500–550 nm), 0,95% de vermelho-distante (700–740 nm) e 0,08% de UV (<400 nm), instalados a 70 cm do dossel das plantas, tendo a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD) sido mantida em $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, com fotoperíodo de 12 horas. As proporções espectrais foram definidas com base em estudos prévios do grupo de pesquisa (dados não publicados), os quais indicaram melhor desempenho fisiológico, produtivo e qualitativo em plantas de morango. A intensidade de luz LEDs foi ajustada à noite, utilizando o espectrorradiômetro LI-180 (LI-COR Biosciences, Lincoln, EUA).

Durante o período de avaliação, foi feita a caracterização da radiação luminosa natural e da suplementação por LEDs em três ambientes distintos: (i) interior da casa de vegetação sob radiação natural filtrada pelo filme plástico; (ii) interior da casa de vegetação sob os painéis de LED utilizados para suplementação luminosa; e (iii) ambiente externo a pleno sol.

As medições foram feitas na altura do dossel das plantas, nos horários de 10h30, 13h30 e 16h30, com o objetivo de quantificar a disponibilidade e a variabilidade espectral da radiação incidente sob diferentes condições de cultivo. Os parâmetros avaliados incluíram a densidade de fluxo de fótons fotossintéticos (PPFD), o fluxo de fótons totais (PFD), a irradiância (IRR), o PFD na região do ultravioleta (PFD-UV) e a radiação *UV-B*.

A caracterização espectral da radiação incidente nos diferentes ambientes é apresentada na Figura 2, que evidencia as diferenças entre o espectro solar externo (Figura 1 A), a radiação no interior da casa de vegetação com (Figura 1 B) e sem suplementação luminosa (Figura 1 C) e o espectro emitido exclusivamente pelos painéis de LED (Figura 1 D).

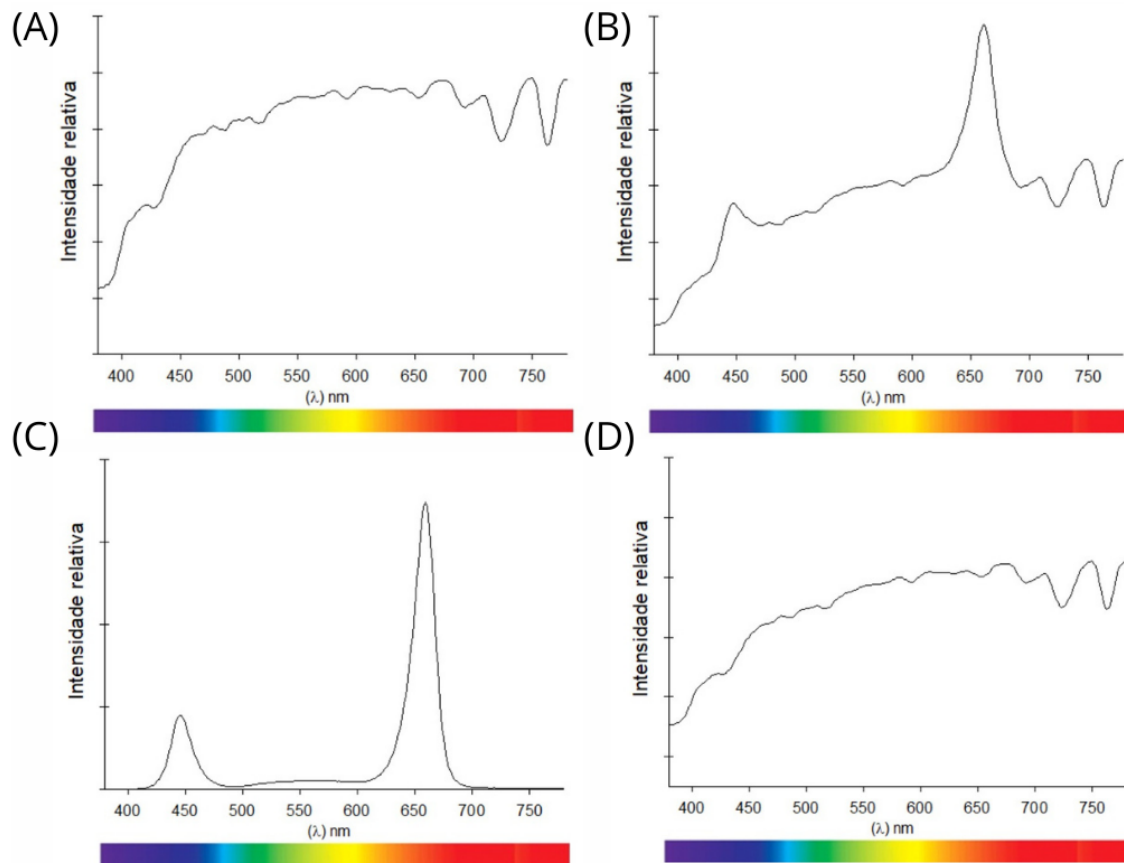


Figura 2. Distribuição espectral relativa da luz incidente: (A) Ambiente externo (pleno sol); (B) Interior da casa de vegetação com suplementação; (C) Espectro emitido exclusivamente pelos painéis de *LED*; e (D) Interior da casa de vegetação sem suplementação

A variação temporal dos principais indicadores de luminosidade ao longo dos dez dias de avaliação, incluindo PPF, PFD, IRR, PFD-UV e UV-B, está sintetizada na Figura 3, permitindo comparar quantitativamente os ambientes interno e externo à casa de vegetação.

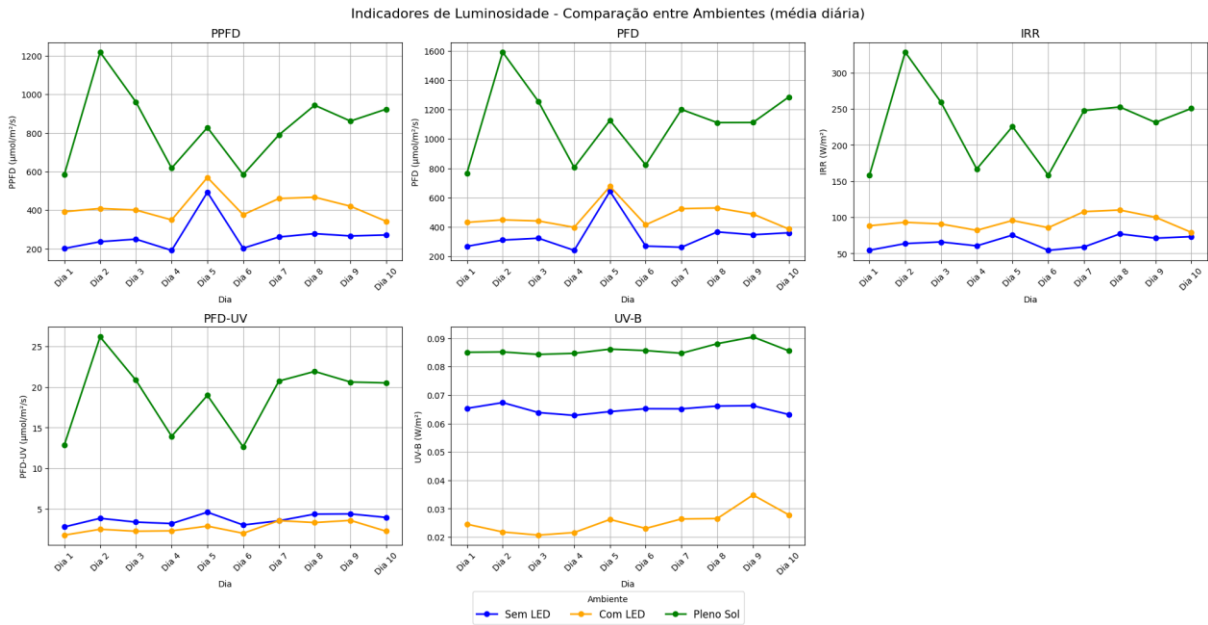


Figura 3 – Variação diária dos parâmetros de radiação PPF, PFD, IRR, PFD-UV e UV-B ao longo dos dez dias de avaliação, comparando o ambiente interno com (faixa amarela) e sem suplementação (faixa azul) por LED e externo à casa de vegetação (faixa verde)

A disposição física dos painéis de LED sobre as bancadas de cultivo, bem como a diferença visual entre os períodos noturno e diurno no interior da estrutura, encontram-se ilustradas na Figura 4, contextualizando o arranjo experimental adotado para a aplicação dos tratamentos de luz.



Figura 4. Imagem do ambiente experimental: à esquerda, registro noturno do interior da casa de vegetação com iluminação por LED; à direita, registro diurno do mesmo ambiente, com iluminação natural complementada pelos painéis de LED

2.3 Avaliação da aclimação e dos serviços de polinização prestados pelas abelhas sem ferrão *T. angustula* no morangueiro cultivado em casa de vegetação

As colônias de *T. angustula* foram mantidas no interior da casa de vegetação com as entradas dos ninhos orientadas para o ambiente externo, assegurando condições microclimáticas adequadas à atividade das abelhas. O experimento com as plantas de morango foi iniciado com a instalação de dois ninhos de *T. angustula* nas bancadas de cultivo com tratamento com e sem suplementação de luz *LEDs*, posicionando a abertura dos ninhos na altura das flores de morango. Durante o período de avaliações, as abelhas não receberam alimentação suplementar, considerando que as colônias já se encontravam estáveis e os recursos florais disponíveis, provenientes das flores do morangueiro, forneceram néctar e pólen suficientes para sua alimentação. O número de flores abertas no dia da amostragem foi avaliado por metro linear, para cada tratamento experimental.

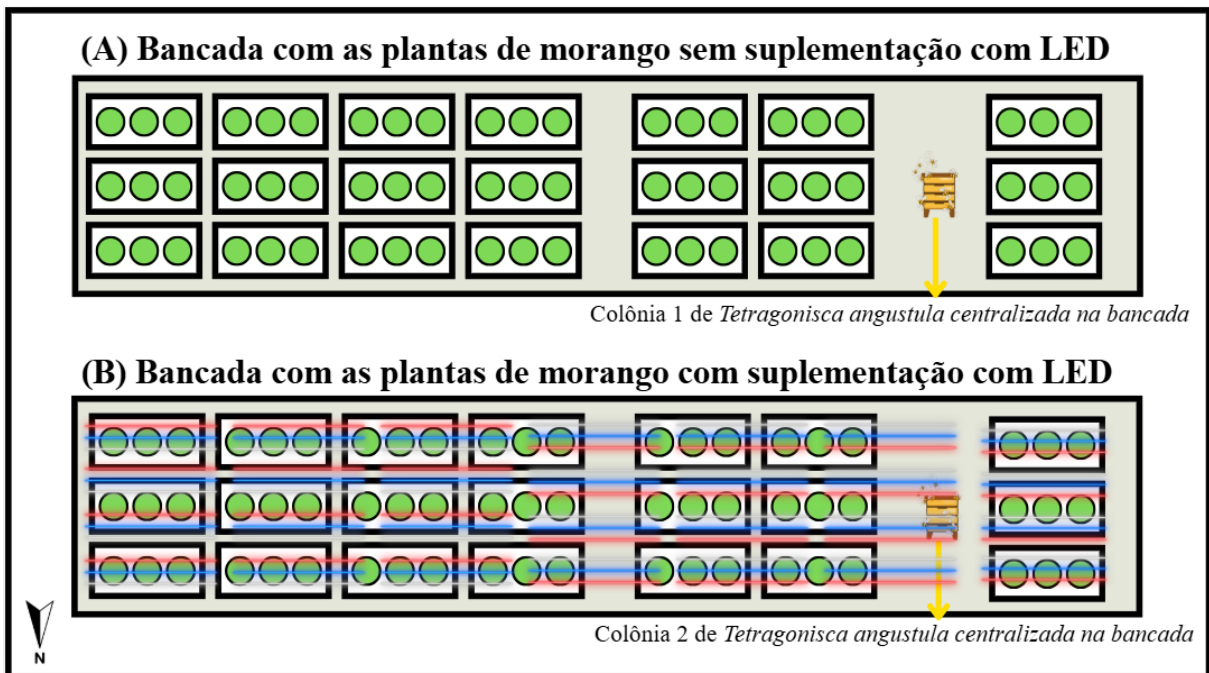


Figura 5. Esquema representativo do ambiente experimental: os círculos verdes indicam as plantas de morango, e as linhas coloridas representam os módulos de *LED*, ilustrando o arranjo experimental e o posicionamento das colônias

Após o período de aclimação predefinido, de cinco dias (Ramos et al., 2024), as observações de comportamento das abelhas foram monitoradas ao longo de 10 dias consecutivos, durante sete horas diárias, entre 10h30 e 17h30, em sessões de 10 minutos por hora, totalizando 70 minutos de observação por dia e 700 minutos por tratamento ao final do período experimental. O monitoramento foi feito por meio de deslocamento lento e silencioso

entre os canteiros, sendo mantida uma distância aproximada de 30 cm das plantas para minimizar qualquer interferência antrópica no comportamento natural das abelhas. Durante esse período, foram registrados parâmetros associados à atividade de forrageamento e interação com o ambiente, incluindo a frequência de visitas às flores, o comportamento fototático positivo em direção às lâmpadas *LED* e ao topo da casa de vegetação, presença de abelhas na região do exaustor de ar da casa de vegetação e a mortalidade de indivíduos ao longo do período experimental, cuja avaliação foi feita por observação direta.

Adicionalmente, a atividade de forrageamento foi monitorada por câmeras de alta definição (60 quadros por segundo-fps, modelo Basler A2A1920-51GCBAS), equipadas com lente Azure 7524 mm, permitindo a quantificação do número de indivíduos saindo e entrando nas colônias, bem como a identificação daqueles que estavam coletando recursos florais, sendo essas variáveis avaliadas segundo os registros videográficos. Ao todo, foi analisado o equivalente a 23 horas e 20 minutos, sendo cada vídeo avaliado duas vezes: a primeira para o registro do fluxo e a segunda para verificar se os indivíduos retornavam com carga de recursos. Essa abordagem garantiu maior precisão, nitidez e padronização entre os tratamentos, conforme ilustrado na Figura 6.



Figura 6. Registro do sistema de gravação posicionado diante da colônia de *T. angustula* em bancada sob suplementação luminosa por *LED* e da imagem capturada da colmeia

2.4 Avaliação dos efeitos da polinização zoófila e da suplementação luminosa na produção do morangueiro

Foi avaliado o papel da polinização por *T. angustula* associado à suplementação de luz sobre os morangueiros. O experimento foi conduzido em delineamento inteiramente casualizado, com quatro tratamentos resultantes da combinação entre condições de

polinização e iluminação artificial, incluindo autofecundação espontânea com suplementação de luz (AECL), autofecundação espontânea sem suplementação de luz (AESL), polinização aberta com suplementação de luz (PACL) e polinização aberta sem suplementação de luz (PASL).

Nos tratamentos de autofecundação (AECL e AESL), botões florais em pré-antese foram protegidos com sacos de voal para evitar a visitação das abelhas. Essa proteção foi removida 10 dias após a instalação, quando foi verificado o início do desenvolvimento do fruto. No tratamento de polinização aberta, os botões florais foram identificados e mantidos livres para a visitação das abelhas. No total, foram instaladas 40 repetições por tratamento ao longo de cinco dias, totalizando 160 unidades experimentais (N total = 160).

2.5 Biometria e qualidade dos frutos de morango

Durante o período experimental, os frutos foram colhidos quando atingiram o padrão comercial de maturação (i.e. coloração vermelha uniforme do ápice à base do fruto). Para a caracterização biométrica, foram avaliados três atributos morfológicos dos frutos: peso fresco, comprimento e largura, tendo as medições sido feitas com balança analítica e paquímetro manual. A qualidade físico-química dos frutos foi avaliada por meio das medidas de coloração da epiderme (L^* , a^* , b^*), definida com base na escala CIE (Comissão Internacional de Iluminação), com um colorímetro Modelo CR-100 Chroma Meter; Konica Minolta Sensing Inc., Tóquio, Japão, previamente calibrado em placa branca. Tendo como referência os valores de a^* e b^* , foi calculado o croma (Ch^*), utilizado como indicador da saturação da cor dos frutos. Além disso, foi calculado o ângulo de matiz (H°), segundo a fórmula $H^\circ = \arctan\left(\frac{b^*}{a^*}\right)$, representando o tom de cor do fruto. A acidez titulável foi determinada em amostras de frutos macerados, por método de titulação ácido-base, sendo os resultados expressos em porcentagem (%). O teor de sólidos solúveis totais ($^\circ Brix$) foi estimado no suco extraído dos frutos macerados e numa alíquota espalhada sobre a lâmina de um refratômetro manual para visualização (BHB-32ATC, Vodex). O pH foi determinado utilizando pHmetro digital, previamente calibrado com soluções tampão padrão (pH 4,0 e 7,0) comercial como referência.

2.6 Trocas gasosas (Avaliação da atividade fisiológica das plantas)

As trocas gasosas dos tratamentos de morango foram feitas registrando as taxas fotossintéticas (A , $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e de transpiração (E , $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) e a condutância estomática (g_s , $\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). A eficiência instantânea do uso da água foi obtida utilizando a fórmula A/E ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ mmol H}_2\text{O}^{-1}$), a eficiência intrínseca do uso da água utilizando a razão A/g_s e a eficiência de carboxilação foi calculada utilizando A/C_i . Essas avaliações foram feitas pelo medidor portátil de troca gasosa LI-6800 (Li-Cor Inc., Nebraska, EUA), entre 9h e 11h, com temperatura do bloco e densidade de fluxo de fótons fotossintéticos de 26°C e $1.000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente.

2.7 Fluorescência da clorofila *a*

A fluorescência da clorofila *a* foi medida utilizando o fluorômetro portátil FluorPen FP 100 (Photon Systems Instruments; Drasov, República Tcheca) nas mesmas folhas em que foram avaliadas as trocas gasosas. Folhas jovens, totalmente expandidas e não destacadas, foram previamente adaptadas ao escuro por 30 minutos para a oxidação completa do sistema de transporte de elétrons fotossintéticos. A fluorescência mínima (F_o) foi medida em $50 \mu\text{s}$, quando todos os centros de reação do PSII estavam abertos, definida como o estágio O, seguido pelos estágios J (em 2 ms) e I (em 30 ms), e a fluorescência máxima (F_m), quando todos os centros de reação do PSII estavam fechados, conhecido como o estágio P. As variáveis de fluorescência foram utilizadas para calcular diversos índices bioenergéticos do PSII: eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m); eficiência quântica inicial do transporte de elétrons (Ψ_o); rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons (Φ_{E_o}); fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (E_{T_o}/RC); fluxo de captura de elétrons pelo centro de reação (T_{R_o}/RC); índice de desempenho fotossintético (P_i_ABS); rendimento quântico da dissipação de energia na forma de calor (Φ_{D_o}) e fluxo específico de dissipação de energia na antena do nível da clorofila (D_{I_o}/RC).

2.8 Quantificação do conteúdo de compostos bioativos em frutos de morango

As amostras foram preparadas a partir de aproximadamente $0,1 \text{ g}$ de massa seca liofilizada de morango (pseudofruto), submetidas à extração com $2,0 \text{ mL}$ de metanol: água acidificada ($0,1\%$ de ácido acético; $70:30 \text{ v/v}$) em banho ultrassônico por 30 minutos. Após a

extração, os sobrenadantes foram transferidos para uma seringa de vidro (Yale com bico de metal Luer Lock) e filtrados diretamente para vials de 1,5 mL (Kasvi®) por meio de filtros de Nylon (13 mm e 0,45 µm de diâmetro de poro) (Analítica®). Aliquotas de 20 µL dos extratos foram injetadas em cromatógrafo líquido de alta eficiência (CLAE). A detecção dos analitos presentes nas amostras foi feita por comparação dos tempos de retenção dos picos de padrões e dos espectros resultantes. A quantificação foi baseada nas áreas dos picos cromatográficos e nas equações das curvas de calibração.

As curvas de calibração foram estabelecidas segundo padrões analíticos de cianidina 3-glucosídeo, kaempferol 3-glucosídeo, (+-catequina, preparados em metanol grau HPLC (J.T. Baker®). As soluções de estoque ($1000 \mu\text{g mL}^{-1}$) foram diluídas para obtenção das faixas de concentrações de 100,0; 50,0; 25,0; 12,5; 6,25; e de $3,125 \mu\text{g mL}^{-1}$ para (+)-catequina e 10,0 a $0,3125 \mu\text{g mL}^{-1}$ para os demais compostos. As soluções padrão foram preparadas em metanol: água acidificada (70:30, v/v) e injetadas em triplicata, e as curvas foram obtidas por regressão linear da área dos picos em função da concentração.

As análises cromatográficas foram feitas por cromatografia líquida de alta eficiência (CLAE), utilizando cromatógrafo Shimadzu® equipado com detector de arranjo de fotodiodos (SPD-M20A), coluna analítica Zorbax Eclipse Plus C18 (250 mm x 4,6 mm, 5 µm; Agilent®) e pré-coluna correspondente. As condições operacionais incluíram volume de injeção de 20 µL, temperatura do forno de 30 °C e fluxo de $1,0 \text{ mL}\cdot\text{min}^{-1}$. A detecção foi conduzida com varredura espectral de 190 a 700 nm, com monitoramento a 254 nm. A fase móvel foi constituída por uma solução aquosa acidificada com ácido acético 0,1% (Fase A) grau UV/HPLC/espectroscópico (Proquimios®) e metanol (Fase B) grau HPLC (J.T. Baker®), empregando-se gradiente de eluição da fase móvel B crescente, de 10 a 66% em 32 minutos, decrescente de 66 a 10% de 32 a 35 minutos e isocrático em 10% por 5 minutos, com tempo total de corrida de 40 minutos. As fases móveis foram filtradas em sistema de filtração (Restek) a vácuo com membrana filtrante de nylon (47 mm x 0,45 µm, FilterPro).

2.9 Tratamento dos dados e análise estatística

Os dados foram inicialmente submetidos à verificação dos pressupostos da análise estatística. A normalidade dos resíduos foi avaliada pelo teste de Shapiro–Wilk, enquanto a homogeneidade das variâncias foi verificada utilizando o teste de Levene. Ambos os testes foram conduzidos adotando nível de significância de 5% ($p \leq 0,05$). A partir do atendimento desses pressupostos, procedeu-se às análises estatísticas subsequentes. As análises estatísticas

foram feitas no software R (R Core Team), adotando nível de significância de 5% ($\alpha = 0,05$). A escolha dos modelos estatísticos considerou a natureza das variáveis resposta e a estrutura experimental do estudo. Para as variáveis relacionadas ao comportamento de forrageamento de *T. angustula*, incluindo o número de abelhas pousando nas flores, número de eventos de coleta de recursos e a entrada e saída da colmeia registrados pelas câmeras, foram ajustados modelos lineares generalizados mistos (GLMMs) com distribuição de Poisson e função de ligação logarítmica.

Os modelos incluíram como efeitos fixos o tratamento com suplementação luminosa por *LED* (com e sem *LED*) e o horário de observação, categorizado em intervalos ao longo do dia, enquanto o fator “dia” foi incluído como efeito aleatório para representar a variabilidade natural entre os dias de coleta e evitar pseudorrepetição. A qualidade do ajuste foi avaliada pelo critério de informação de Akaike (AIC) e da variância associada ao efeito aleatório, e os coeficientes estimados foram interpretados na escala do logaritmo e convertidos em variações percentuais quando apropriado.

Quando necessário, foram estimadas médias marginais ajustadas utilizando o pacote *emmeans*, e as comparações entre níveis dos fatores foram feitas por meio de contrastes múltiplos com ajuste pelo método de Šidák, de modo a controlar o erro do tipo I. Todos os resultados foram expressos como estimativas acompanhadas de seus respectivos erros-padrão e valores de *p*.

Para as variáveis de frutificação, morfologia das plantas, trocas gasosas, fluorescência da clorofila *a*, qualidade dos frutos de morango e composição fitoquímica (cianidina 3-glucosídeo, kaempferol 3-glucosídeo e (+)-catequina, os dados foram submetidos à análise de variância (ANOVA) em esquema fatorial com dois fatores. Considerou-se como fator 1 a polinização (com e sem *T. angustula*) e como fator 2 a iluminação (com ou sem suplementação luminosa). Foram avaliados os efeitos principais de polinização e iluminação, bem como a interação entre esses fatores. A significância estatística dos efeitos foi determinada pelo teste F, adotando nível de significância de 5% ($p \leq 0,05$).

Para explorar padrões em um conjunto de dados multivariado, foi utilizado um Self-Organizing Map (SOM), implementado no software R, por meio do pacote Kohonen. Inicialmente, apenas as variáveis numéricas dos frutos do conjunto de dados foram selecionadas, garantindo que a rede fosse treinada com informações quantitativas. Em seguida, essas variáveis foram normalizadas, utilizando z-score, de modo a padronizar escalas e evitar que variáveis com magnitudes maiores influenciassem desproporcionalmente o treinamento. A grade do SOM foi definida como hexagonal, com dimensões de 4×3,

equilibrando a resolução da rede e a interpretação dos resultados. O SOM foi treinado ao longo de 1000 iterações, com taxa de aprendizado decrescente, e os vetores de peso de cada nó foram ajustados para representar de maneira aproximada as amostras mapeadas. Durante a análise, foram feitas visualizações básicas do SOM, incluindo o acompanhamento do progresso do treinamento, a contagem de amostras por nó, a matriz de distâncias entre vizinhos (Matriz U) e os vetores de peso (codebook), que representam o perfil médio das variáveis em cada nó. Além disso, foram gerados mapas de calor individuais para todas as variáveis numéricas, permitindo observar padrões na distribuição dos valores ao longo da rede. Por fim, variáveis categóricas, como Luz (natural ou suplementação) e Polinização (AE ou PA), foram mapeadas utilizando símbolos distintos, possibilitando a identificação de agrupamentos e padrões específicos de categorias qualitativas no SOM.

3 RESULTADOS

3.1 Comportamento de forrageamento das abelhas

3.1.1 Número de visitas nas flores

Para o número de abelhas visitando de forma efetiva as flores, os resultados indicaram ausência de efeito expressivo da suplementação luminosa por LED, com baixa variabilidade entre os dias de avaliação (Var = 0,03667), e adequado desempenho do modelo ajustado (AIC = 2490,9). Os resultados mostraram que o tratamento com *LED* não teve efeito sobre o número de visitas (Estimate = -0.0265, $p = 0.207$). Em relação ao horário de observação, o intervalo de referência (10:30–11:30), não houve diferença no período seguinte (11:30–12:30). Contudo, observou-se aumento da atividade entre 12:30–13:30 (Estimate = 0.0826; $p = 0.0138$) e entre 13:30–14:30 (Estimate = 0.1086; $p = 0.0011$), indicando maior frequência de pouso no início da tarde, com incrementos de aproximadamente 8,6% e 11%, respectivamente (Tabela 1).

Após esse pico, a visitação caiu de forma acentuada. A partir das 14:30, houve redução de cerca de 33% no intervalo 14:30–15:30 (Estimate = -0.4069; $p < 2 \times 10^{-1}$). No final da tarde, as reduções se tornaram ainda mais intensas: ~64% entre 15:30–16:30 e aproximadamente 90% entre 16:30–17:30, ambos altamente significativos ($p < 2 \times 10^{-1}$) (Tabela 1).

Tabela 1. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de pousos nas flores de morangueiro com e sem suplementação luminosa por *LED*

Variável / Nível	Estimate	SE	z	p-valor	Interpretação
Intercepto (<i>LED</i> = Com <i>LED</i> ; 10:30–11:30)	4.442	0.066	67.247	$< 2 \times 10^{-16}$	Valor base do modelo
<i>LED</i> : Sem <i>LED</i>	-0.0265	0.0210	-1.262	0.2070	Sem efeito significativo do <i>LED</i> no pouso
Horário 11:30– 12:30	-0.0346	0.0345	-1.001	0.3168	Sem diferença significativa
Horário 12:30– 13:30	0.0826	0.0335	2.463	0.0138	Aumento significativo (~8,6%)
Horário 13:30– 14:30	0.1086	0.0333	3.260	0.0011	Aumento significativo (~11%)
Horário 14:30– 15:30	-0.4069	0.0383	-10.634	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa (~33%)
Horário 15:30– 16:30	-1.0198	0.0470	-21.705	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa (~64%)
Horário 16:30– 17:30	-2.2613	0.0787	-28.718	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução muito acentuada (~90%)

Os valores apresentados correspondem às estimativas (Estimate) do modelo linear generalizado misto (GLMM), seus respectivos erros-padrão (SE), estatísticas z e p-valores. O intercepto representa a condição de referência (presença de *LED* no período de 10:30–11:30). As estimativas positivas indicam aumento no número de pousos nas flores em relação ao nível de referência, enquanto estimativas negativas indicam redução. As interpretações em porcentagem ou múltiplos foram obtidas a partir da exponenciação dos coeficientes. Diferenças foram consideradas estatisticamente significativas quando $p < 0,05$.

3.1.2 Número de abelhas entrando na colônia

Para o número de abelhas entrando na colônia, os resultados indicaram efeito da suplementação luminosa por *LED*. O tratamento sem *LED* apresentou um coeficiente positivo (Estimate = 1.097; $p < 2 \times 10^{-1}$), indicando que a entrada de abelhas foi aproximadamente três vezes maior na ausência de *LED*, quando comparada ao tratamento com *LED*. Não houve variabilidade entre os dias de avaliação (Var = 0.1499), demonstrando consistência nos padrões diários de atividade.

Em relação ao horário de observação, o intervalo de referência (10:30–11:30) não apresentou diferença no período seguinte (11:30–12:30). Contudo, a partir do início da tarde,

foram observadas reduções progressivas: o intervalo 12:30–13:30 apresentou uma queda de aproximadamente 12% (Estimate = -0.1240 ; $p = 0.009$), enquanto 13:30–14:30 não diferiu estatisticamente do período anterior ($p = 0.122$). A atividade caiu de forma mais acentuada nos horários posteriores: entre 14:30–15:30, houve uma redução de cerca de 29% (Estimate = -0.3388 ; $p = 1.88 \times 10^{-11}$), seguida por quedas ainda mais expressivas de aproximadamente 54% entre 15:30–16:30 e 76% entre 16:30–17:30, ambas altamente significativas ($p < 2 \times 10^{-16}$) (Tabela 2).

Tabela 2. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de abelhas entrando na colônia.

Variável / Nível	Estimativa (Estimate)	Erro Padrão (SE)	Valor z	p-valor	Interpretação
Intercepto (Com LED; 10:30–11:30)	3.098	0.129	23.981	$< 2 \times 10^{-16}$	Valor base do modelo
LED: Sem LED	1.097	0.033	33.337	$< 2 \times 10^{-16}$	Aumenta a entrada ($\sim 3 \times$)
Horário 11:30– 12:30	-0.0128	0.046	-0.277	0.781	Sem diferença significativa
Horário 12:30– 13:30	-0.1240	0.048	-2.610	0.009	Redução significativa ($\sim 12\%$)
Horário 13:30– 14:30	-0.0726	0.047	-1.548	0.122	Redução não significativa
Horário 14:30– 15:30	-0.3388	0.050	-6.715	1.88×10^{-11}	Redução significativa ($\sim 29\%$)
Horário 15:30– 16:30	-0.7737	0.058	-13.356	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa ($\sim 54\%$)
Horário 16:30– 17:30	-1.4374	0.074	-19.348	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa ($\sim 76\%$)

Os valores apresentados correspondem às estimativas (Estimate) do modelo linear generalizado misto (GLMM), seus respectivos erros-padrão (SE), estatísticas z e p -valores. O intercepto representa a condição de referência (presença de LED no período de 10:30–11:30). As estimativas positivas indicam aumento na entrada de abelhas em relação ao nível de referência, enquanto estimativas negativas indicam redução. As interpretações em porcentagem ou múltiplos foram obtidas a partir da exponenciação dos coeficientes. Diferenças foram consideradas estatisticamente significativas quando $p < 0,05$.

3.1.3 Número de abelhas saindo da colônia

Para o número de abelhas saindo da colônia, os resultados também apontaram efeito da suplementação luminosa por LED. O tratamento sem LED apresentou um coeficiente positivo (Estimate = 0.694) e altamente significativo ($p < 2 \times 10^{-1}$), indicando que a taxa de saída foi aproximadamente duas vezes maior na ausência de LED. A variância do efeito aleatório “dia” foi moderada (Var = 0.2702), mas pequena em comparação com os efeitos fixos, revelando que a maior parte da variação na saída das abelhas foi explicada pelo tratamento e pelo horário, não por flutuações naturais entre os dias de coleta.

Com relação ao horário, tomando como referência o intervalo entre 10:30–11:30, observou-se tendência de redução já entre 11:30–12:30 (Estimate = -0.0888 ; $p = 0.0699$), embora sem significância estatística. A partir de 12:30–13:30, contudo, as reduções foram significativas: cerca de 21% (Estimate = -0.233 ; $p = 4.79 \times 10^{-6}$), 20% entre 13:30–14:30 ($p = 1.46 \times 10^{-6}$), e 38% entre 14:30–15:30 ($p < 2 \times 10^{-1}$). As maiores quedas ocorreram no final da tarde, com reduções de aproximadamente 65% entre 15:30–16:30 e 81% entre 16:30–17:30 (Tabela 3).

Tabela 3. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para o número de abelhas saindo da colônia.

Variável / Nível	Estimate	SE	z	p-valor	Interpretação
Intercepto (LED = Com LED; 10:30– 11:30)	3.258	0.170	19.220	$< 2 \times 10^{-16}$	Valor base do modelo
LED: Sem LED	0.694	0.033	20.890	$< 2 \times 10^{-16}$	Aumenta a saída de abelhas ($\approx 2\times$)
Horário 11:30– 12:30	-0.0888	0.0490	-1.812	0.0699	Tendência à redução (não significativo)
Horário 12:30– 13:30	-0.2330	0.0509	-4.574	4.79×10^{-6}	Redução significativa (~21%)
Horário 13:30– 14:30	-0.2200	0.0508	-4.335	1.46×10^{-5}	Redução significativa (~20%)
Horário 14:30– 15:30	-0.4762	0.0547	-8.705	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa (~38%)
Horário 15:30– 16:30	-1.0396	0.0663	-15.690	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa (~65%)
Horário 16:30– 17:30	-1.6637	0.0849	-19.607	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa (~81%)

Os valores apresentados correspondem às estimativas (Estimate) do modelo linear generalizado misto (GLMM), seus respectivos erros-padrão (SE), estatísticas z e p -valores. O intercepto representa a condição de referência (presença de LED no período de 10:30–11:30). As estimativas positivas indicam aumento na saída de abelhas em relação ao nível de referência, enquanto estimativas negativas indicam redução. As interpretações em porcentagem ou múltiplos foram obtidas a partir da exponenciação dos coeficientes. Diferenças foram consideradas estatisticamente significativas quando $p < 0,05$.

3.1.4 Número de eventos de coleta de recursos

Para os eventos de coleta de recursos registrados pelas câmeras, os resultados indicaram variabilidade diária moderada ($\text{Var} = 0,151$), com adequada qualidade de ajuste do modelo ($\text{AIC} = 2253,0$). O tratamento com *LED* apresentou impacto negativo na atividade de coleta de recursos. O tratamento sem *LED* resultou em um coeficiente positivo e altamente significativo ($\text{Estimate} = 1.4676$; $p < 2 \times 10^{-16}$), indicando que a coleta foi aproximadamente

4,3 vezes maior na ausência de suplementação luminosa. Esse resultado evidencia que a iluminação por *LED* reduz substancialmente a atividade de coleta registrada pelas câmeras (Tabela 4).

O horário de observação também influenciou a coleta de recursos. Em relação ao intervalo de referência (10:30–11:30), o período de 11:30–12:30 não diferiu ($p = 0.3619$). Por outro lado, o intervalo 12:30–13:30 apresentou redução de aproximadamente de 12% (Estimate = -0.1254 ; $p = 0.0182$). O período de 13:30–14:30 não diferiu estatisticamente do intervalo de referência, indicando estabilidade momentânea na atividade (Tabela 4).

A partir das 14:30, foram observadas reduções mais pronunciadas na coleta de recursos. Entre 14:30–15:30, a atividade da coleta diminuiu cerca de 30% (Estimate = -0.3595 ; $p = 2.33 \times 10^{-1}$). As reduções se tornaram ainda mais acentuadas no final da tarde, com decréscimos de $\sim 55\%$ no intervalo de 15:30–16:30 e de $\sim 86\%$ entre 16:30–17:30 ($p < 2 \times 10^{-16}$). Esses resultados evidenciam um declínio abrupto na atividade de coleta de recursos ao final do dia (Tabela 4).

Tabela 4. Resultados do modelo linear generalizado misto (GLMM) para a coleta de recursos.

Variável / Nível	Estimate	SE	z	<i>p</i> -valor	Interpretação
Intercepto (Com <i>LED</i> ; 10:30–11:30)	2.584	0.133	19.484	$< 2 \times 10^{-16}$	Valor base do modelo
<i>LED</i> : Sem <i>LED</i>	1.468	0.041	35.597	$< 2 \times 10^{-16}$	Aumenta fortemente a coleta ($\approx 4,3\times$)
Horário 11:30–12:30	-0.0475	0.0521	-0.912	0.3619	Sem diferença significativa
Horário 12:30–13:30	-0.1254	0.0531	-2.361	0.0182	Redução significativa ($\sim 12\%$)
Horário 13:30–14:30	-0.0160	0.0516	-0.310	0.7564	Sem diferença significativa
Horário 14:30–15:30	-0.3595	0.0567	-6.338	2.33×10^{-10}	Redução significativa ($\sim 30\%$)
Horário 15:30–16:30	-0.7948	0.0652	-12.190	$< 2 \times 10^{-16}$	Redução significativa ($\sim 55\%$)
Horário 16:30–17:30	-1.9446	0.1028	-18.914	$< 2 \times 10^{-16}$	Forte redução ($\sim 86\%$)

Os valores apresentados correspondem às estimativas (Estimate) do modelo linear generalizado misto (GLMM), seus respectivos erros-padrão (SE), estatísticas z e p-valores. O intercepto representa a condição de referência (presença de *LED* no período de 10:30–11:30). As estimativas positivas indicam aumento na coleta de recursos em relação ao nível de referência, enquanto estimativas negativas indicam redução. As interpretações em porcentagem ou múltiplos foram obtidas a partir da exponenciação dos coeficientes. Diferenças foram consideradas estatisticamente significativas quando $p < 0,05$.

3.2 Efeitos da polinização por *T. angustula* e da suplementação luminosa na fluorescência da clorofila *a* e nas trocas gasosas

Na fluorescência da clorofila *a*, houve interação entre polinização e suplementação luminosa para o rendimento quântico máximo do fotossistema II (F_v/F_m), para a eficiência quântica inicial do transporte de elétrons (Ψ_0) e para o fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (E_{To}/RC) (Figura 6 A-B; Figura 6 D). Menores valores de F_v/F_m e aumento de Ψ_0 foram observados nas plantas sem polinização (AE) sob as diferentes condições luminosas, com F_v/F_m com menor valor sob suplementação (Figura 6 A-B). Enquanto E_{To}/RC foi maior em plantas com AE, com valores maiores sob suplementação luminosa (Figura 6 D). O rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons (Φ_{Eo}) diferiu apenas entre as condições de polinização (AE e PA), com aumento em plantas com AE (Figura 7 C).

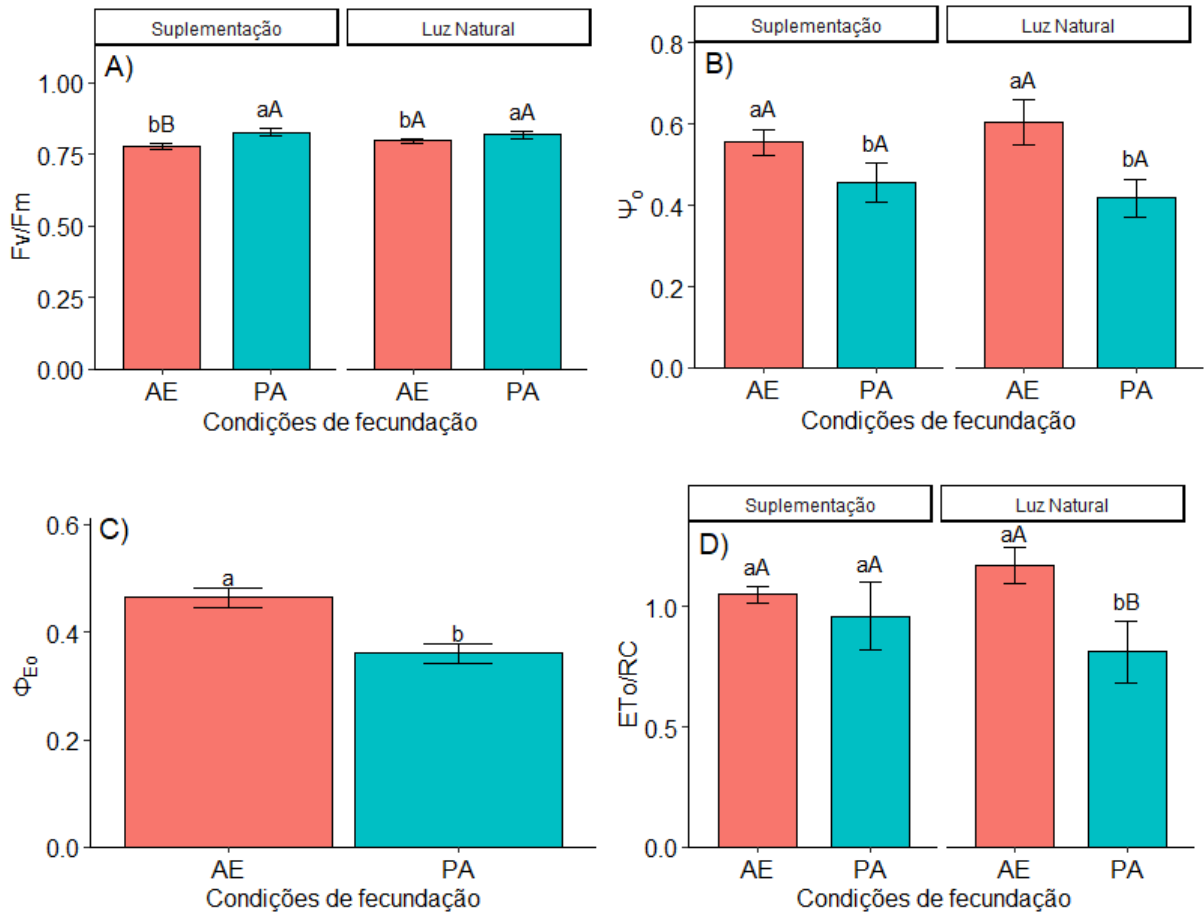


Figura 7. Parâmetros de eficiência da fluorescência da clorofila *a* em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) Eficiência quântica máxima do PSII (F_v/F_m); (B) Eficiência quântica inicial do transporte de elétrons (Ψ_0), (C) Rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons (Φ_{E_0}), (D) Fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (ET_0/RC). Para (A), (B) e (D), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

Os parâmetros de fluxo de energia capturada por centro de reação (TR_0/RC), índice de desempenho fotossintético (PI_{ABS}), rendimento quântico da dissipação de energia na forma de calor (Φ_{Do}) e o fluxo de energia dissipada por centro de reação (DI_0/RC) também diferiram apenas entre a condição de polinização (AE e PA). O TR_0/RC aumentou sob PA, enquanto PI_{ABS} , Φ_{Do} e DI_0/RC aumentaram sob AE (Figura 8 A-D).

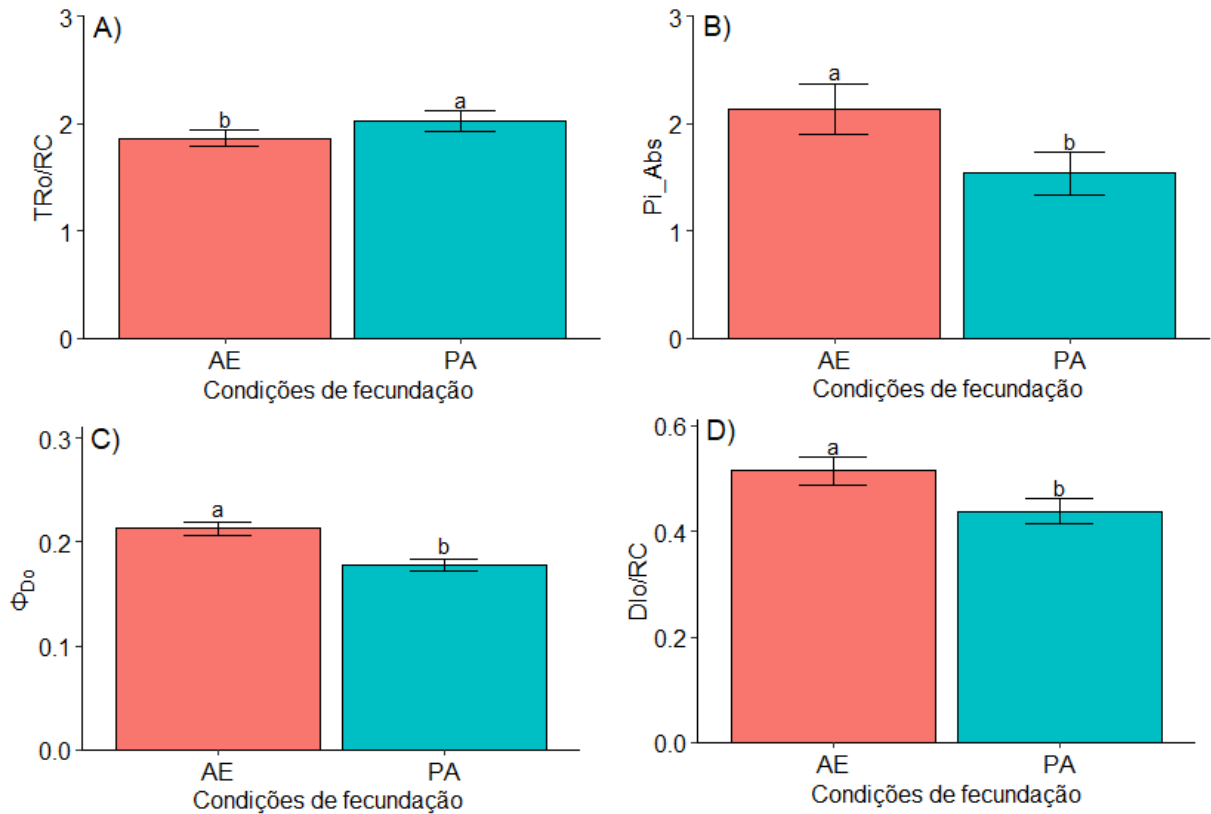


Figura 8. Fluxos específicos de energia (Teste JIP) e dissipação térmica em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) fluxo de captura de elétrons pelo centro de reação (To/RC); (B) Índice de desempenho fotossintético (PI_ABS); (C) Rendimento quântico da dissipação de energia na forma de calor (Φ_{Do}); (D) Fluxo de energia dissipada por centro de reação (Dio/RC), em função da polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). Barras representam o erro padrão.

As variáveis de trocas gasosas foram influenciadas pela condição de polinização e pela suplementação luminosa. A condutância estomática (g_s) e a taxa de transpiração (E) diferiram apenas entre as condições de polinização. Valores mais elevados de g_s e E foram observados em plantas com AE (Figura 8 A; Figura 8 E). Em contrapartida, houve interação entre condições de polinização e de iluminação para a taxa fotossintética líquida (A), a eficiência de carboxilação (A/C_i), a eficiência instantânea do uso da água (A/E) e a eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s) (Figura 8 C-F). A A e A/C_i apresentaram comportamento similar, com maiores valores sob suplementação de luz nas plantas com AE e PA e sob luz natural nas plantas com PA (Figura 8 C-D). A A/E e A/g_s foi maior nas plantas com PA independentemente da condição de luminosidade, com os menores valores em AE sob luz natural (Figura 9 E-F).

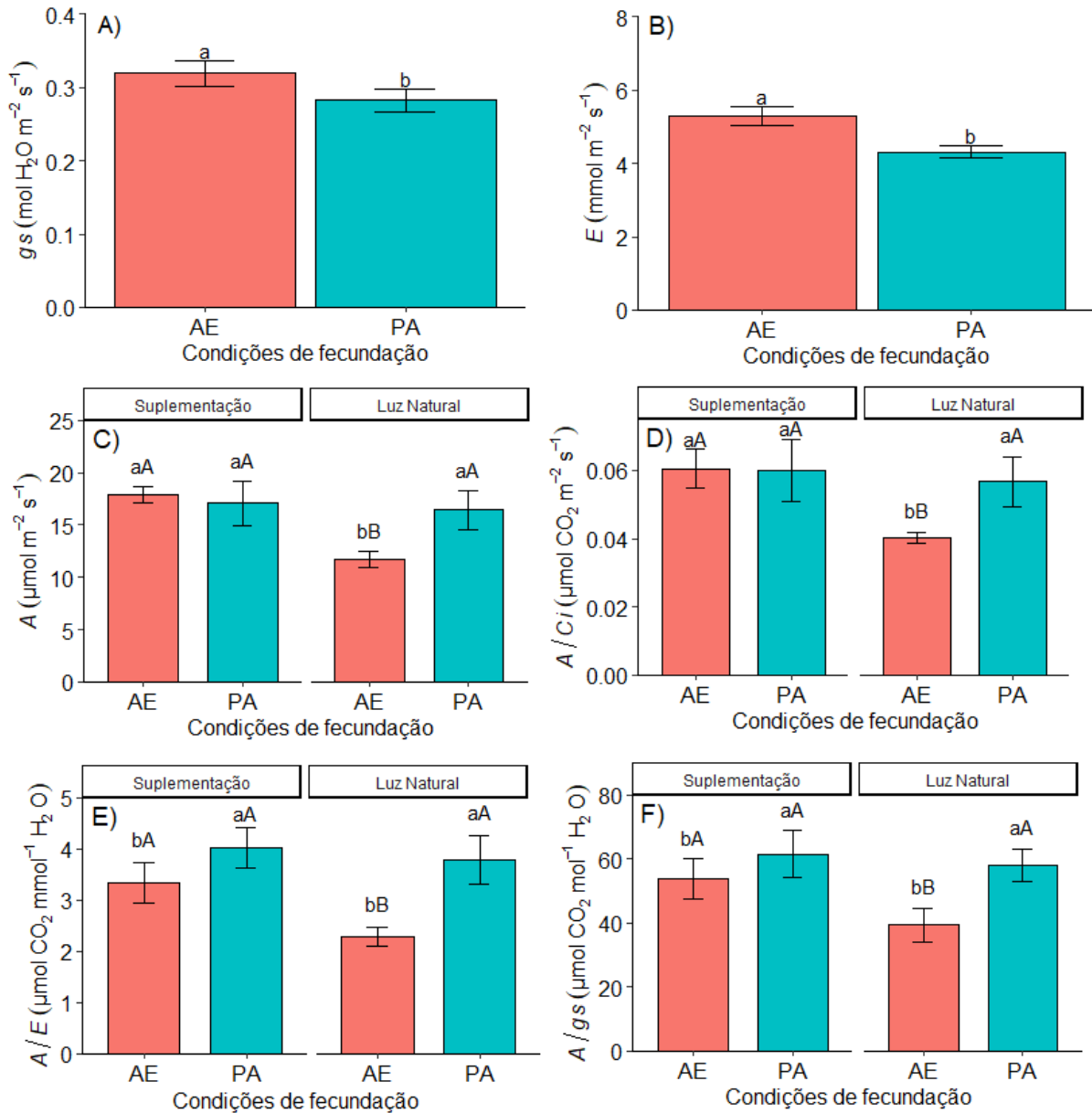


Figura 9. Parâmetros de trocas gasosas e eficiência fisiológica em plantas de morango sob diferentes condições de polinização e suplementação luminosa. (A) Condutância estomática (g_s), (B) Taxa de transpiração (E), (C) Taxa fotossintética líquida (A), (D) Eficiência de carboxilação (A/C_i), (E) Eficiência instantânea do uso da água (A/E), (F) Eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s). Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Enquanto para (C), (D), (E) e (F), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

3.3 Efeitos da polinização por *T. angustula* e da suplementação luminosa na frutificação, morfologia e qualidade dos frutos

Para as variáveis comprimento e peso dos frutos, houve diferenças apenas para as condições de polinização (AE e PA). A PA influenciou nos maiores comprimentos médios

($34,039 \pm 6,234$ mm) e de peso dos frutos ($11,8 \pm 4,172$ g), em relação às plantas com AE com valores menores de $30,609 \pm 6,910$ mm e $10,1 \pm 4,209$ g, respectivamente (Figuras 10 A e 9 C). Esses resultados podem estar associados à formação do fruto como evidenciado na Figura 11, que mostra os frutos de AE mal formados. Não houve interação significativa entre condições de polinização e de iluminação para largura dos frutos, L^* -cor, a^* -cor, b^* -cor, Chroma e H° (H.cor) (Figura 10 C-H).

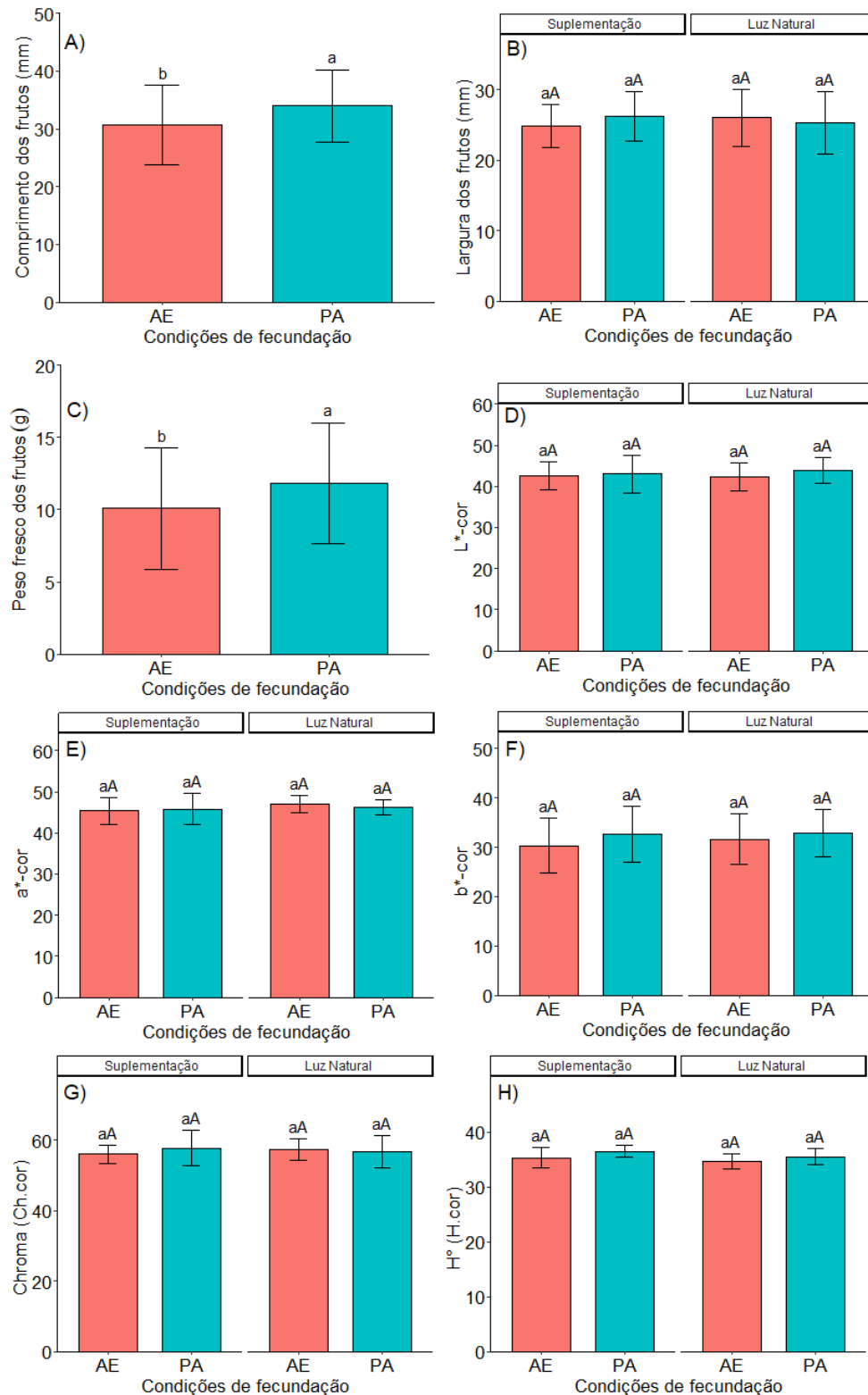


Figura 10. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA) e condições luminosas: suplementação e luz natural. (A) Comprimento dos frutos; (B) largura dos frutos; (C) peso fresco dos frutos; (D) L^* -cor; (E) a^* -cor; (F) b^* -cor; (G) Chroma; (H) H° (H.cor). Para (B), (D), (E), (F), (G) e (H), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (A) e (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos

métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

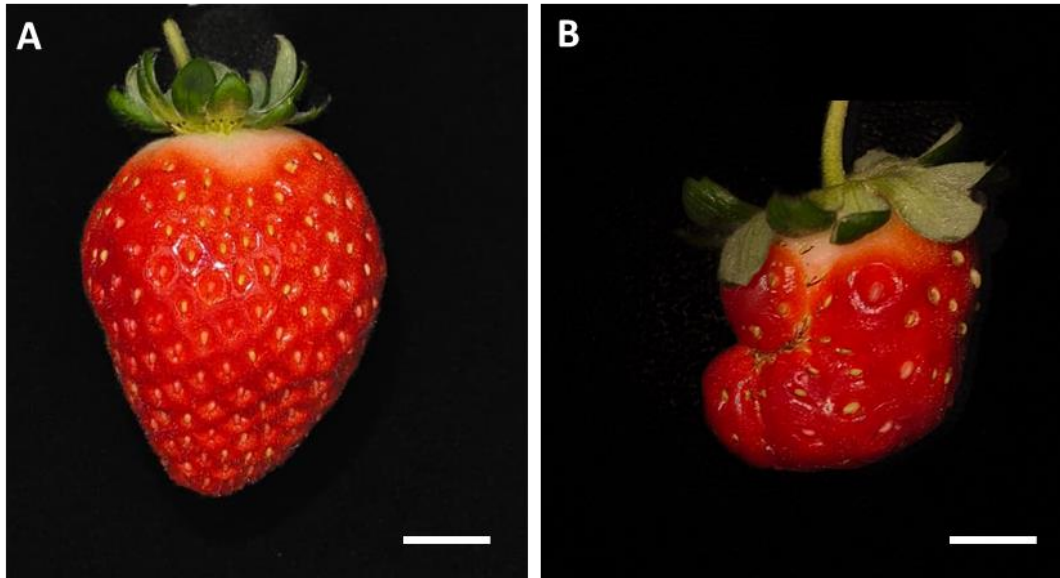


Figura 11. Frutos de morango provenientes dos tratamentos: polinização aberta, com flores expostas à visitação das abelhas (A), e autofecundação espontânea (B). Barra de escala = 1 cm.

Para os parâmetros químicos de acidez titulável (%) e *pH*, não foram encontradas diferenças entre os tratamentos (Figura 12 A-B). Enquanto os teores de sólidos solúveis (*°Brix*) apresentaram diferenças entre as condições de polinização (Figura 12 C). A AE promoveu maior *°Brix* ($8,070 \pm 1,672$) em comparação a PA ($6,657 \pm 1,272$).

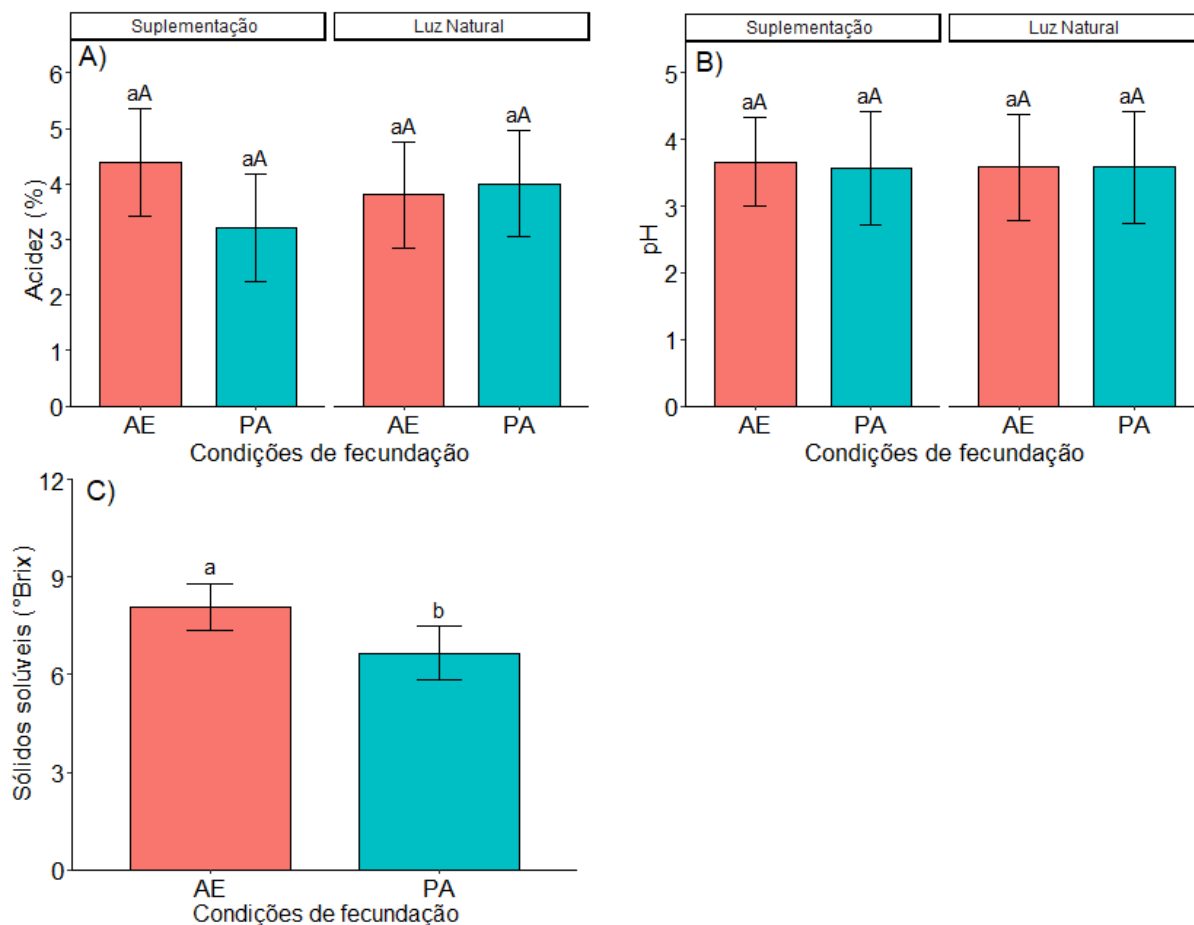


Figura 12. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA); e condições luminosas: suplementação e luz natural. (A) Acidez Titulável (%) e (B) *pH*; (C) sólidos solúveis totais (*°Brix*). Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

3.4 Compostos bioativos em frutos de morango

Os compostos bioativos catequina e cianidina demonstraram interação entre as condições de polinização (AE e PA) e de iluminação (Figura 13 A-B). Enquanto kaempferol foi significativo apenas entre as condições de polinização (Figura 13 C). As plantas submetidas à suplementação luminosa com polinização por AE apresentaram concentrações de catequina e cianidina semelhantes às observadas em plantas cultivadas sob luz natural com polinização por PA. No entanto, para catequina e cianidina, a combinação entre suplementação luminosa e polinização aberta resultou nas menores concentrações desses compostos. (Figura 13 A-B). O kaempferol também foi aumentado sob PA (Figura 13 C).

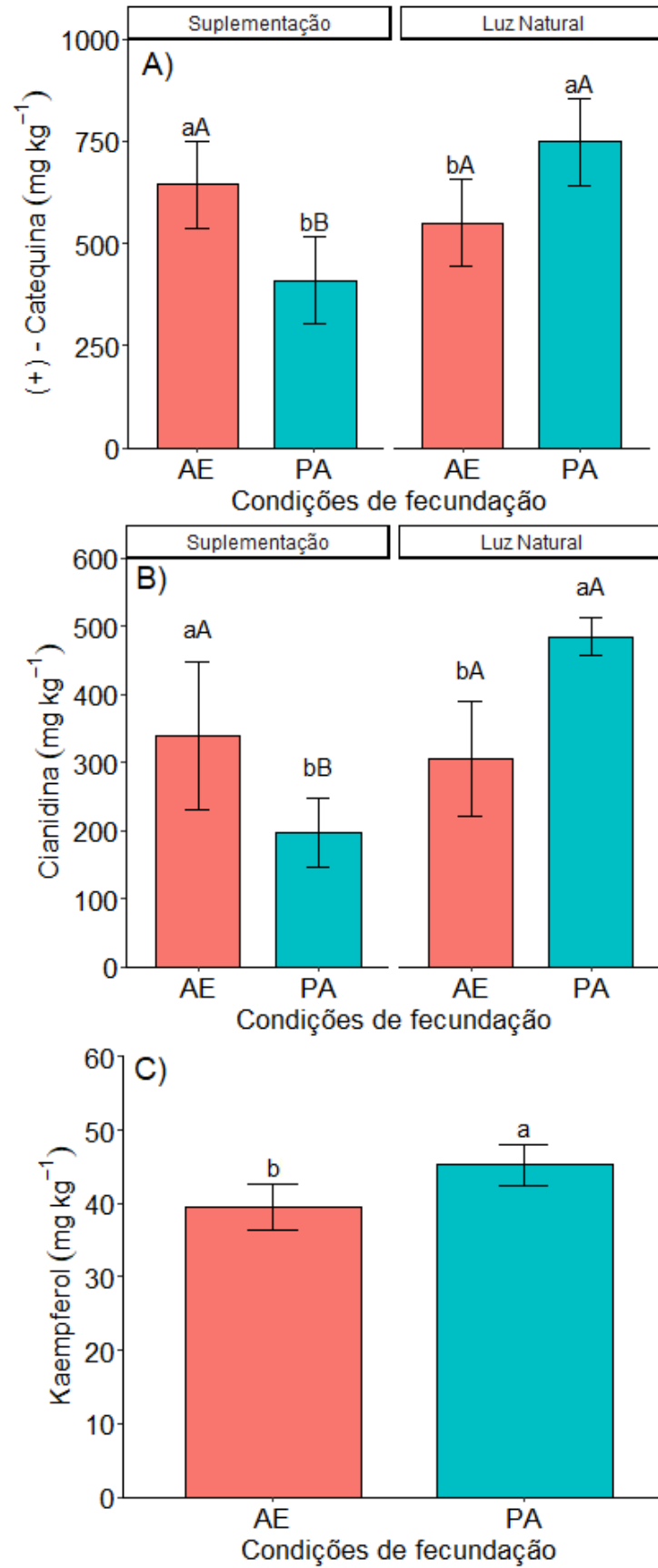


Figura 13. Características físicas dos frutos de morango sob diferentes condições de fecundação: autofecundação espontânea (AE) e polinização aberta (PA); e condições luminosas: suplementação e

luz natural. (A) (+) -Catequina, (B) Cianidina; (C) kaempferol. Para (A) e (B), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto ao método de polinização dentro de cada condição de luz, enquanto letras maiúsculas iguais não diferem entre si quanto à condição de luz dentro de cada método de polinização. Para (C), letras minúsculas iguais não diferem entre si quanto aos métodos de polinização. Letras diferentes indicam diferenças estatísticas pelo teste de Tukey (5% de probabilidade). As barras representam o erro padrão.

3.4 Mapas Auto-Organizáveis

O Mapa Auto-Organizável (SOM) revelou agrupamentos distintos entre os tratamentos de autofecundação (AE) e polinização aberta (PA), sob condições de Luz Natural e Suplementação luminosa (Figura 14). O treinamento resultou em 12 neurônios ativos, que capturaram perfis multivariados representativos das respostas fisiológicas, morfológicas e bioquímicas das plantas e frutos de morango.

A AE sob luz natural associou-se predominantemente aos neurônios 8 e 4, caracterizando-se por elevados valores de $^{\circ}Brix$, A , E , gs , Ψ_o , ΦE_o , ΦD_o e $D I_o/RC$, juntamente com menores valores de comprimento e peso dos frutos, baixos teores de cianidina, catequina e kaempferol e reduzida eficiência fotoquímica (Fv/Fm), $T R_o/RC$ e $P I_{ABS}$. Esse conjunto de respostas indica que, apesar da limitação fotoquímica, as plantas mantiveram elevada atividade fisiológica, sugerindo uma estratégia de dissipação energética sob restrições fotossintéticas e menor síntese de compostos bioativos. Adicionalmente, frutos de menor tamanho demandaram menores quantidades absolutas de açúcares solúveis para alcançar maiores concentrações de $^{\circ}Brix$.

A AE sob suplementação luminosa distribuiu-se entre os neurônios 3, 11 e 12, com valores elevados de catequina, enquanto cianidina e kaempferol permaneceram baixos. Os parâmetros fisiológicos A e E mantiveram-se elevados, e os valores de $^{\circ}Brix$ foram moderados. O comprimento e o peso dos frutos permaneceram reduzidos. A eficiência fotoquímica seguiu baixa, com destaque para elevados índices de dissipação (ΦD_o e $D I_o/RC$). Esses padrões indicaram que a suplementação luminosa promoveu respostas fisiológicas pontuais e alterações específicas no metabolismo secundário, sem evidências de melhora consistente na eficiência energética.

A PA sob luz natural agrupou-se principalmente nos neurônios 6, 9 e 10. Esse tratamento apresentou os maiores teores de cianidina e catequina entre os grupos avaliados, além de valores elevados de $T R_o/RC$ e Fv/Fm , indicando elevada eficiência fotoquímica

associada a um perfil bioquímico caracterizado por altos teores de compostos fenólicos. Em contraste, os valores de °Brix foram muito baixos, sugerindo um possível *trade-off* entre o acúmulo de açúcares solúveis e a produção de compostos bioativos sob essa condição.

A PA sob suplementação luminosa concentrou-se nos neurônios 1, 2 e 5, caracterizando-se pelo maior peso fresco dos frutos, altos teores de kaempferol e valores moderados a baixos de catequina e cianidina. A eficiência fotoquímica foi elevada, com altos valores de Fv/Fm e TRo/RC, enquanto os parâmetros de dissipação energética (ΦDo e DIo/RC) permaneceram baixos. Esse perfil indicou que a combinação entre polinização aberta e suplementação luminosa esteve associada a elevado desempenho fotossintético e a maior desenvolvimento dos frutos, com modulação na síntese de compostos fenólicos.

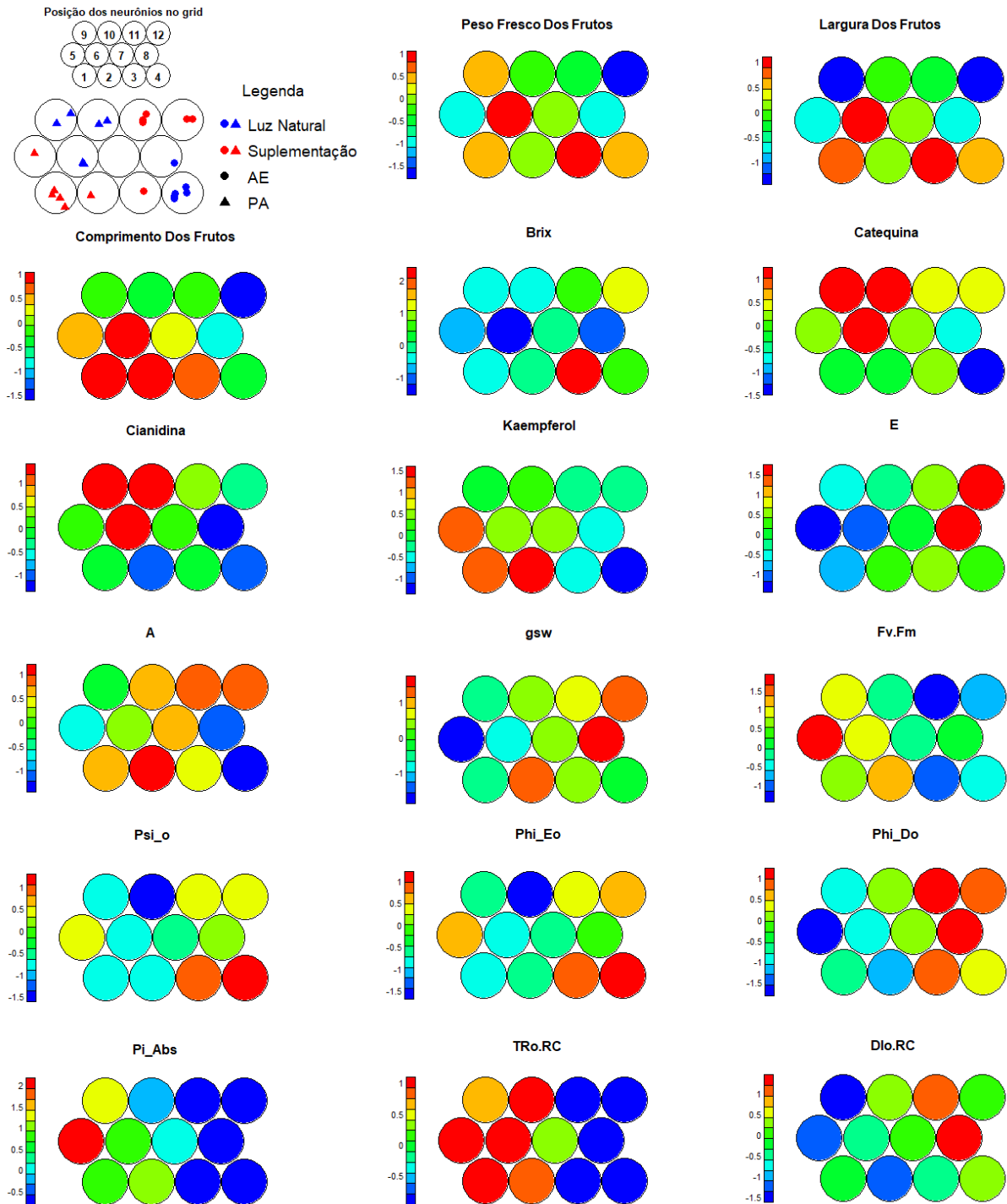


Figura 14. Mapas de calor por variável do Mapa Auto-Organizável (SOM). Cada painel representa a distribuição espacial de uma variável no grid hexagonal de neurônios treinado. As cores seguem a escala, em que tons de azul correspondem a valores normalizados baixos, branco/tonalidades neutras a valores próximos da média, e tons de vermelho a valores normalizados elevados. A topologia do mapa mantém a relação de vizinhança entre neurônios, de modo que regiões contíguas com cores similares indicam gradientes suaves da variável no espaço multivariado. A disposição dos painéis em grade permite a comparação visual de padrões espaciais entre diferentes atributos morfológicos, bioquímicos e fisiológicos analisados.

4. DISCUSSÃO

Esse estudo mostrou que a iluminação suplementar pode ser incorporada ao cultivo do morangueiro sem comprometer a visitação floral por abelhas sem ferrão, ao mesmo tempo em que a polinização exerce papel determinante na melhoria da eficiência fotossintética e fixação de CO₂ das plantas, evidenciando melhor eficiência no uso da água, promovendo aumento na concentração de alguns compostos bioativos nos frutos. Em sistemas de cultivo, o ambiente luminoso regula a fotossíntese e a modulação metabólica das plantas, além de influenciar os sinais espectrais percebidos pelos organismos associados à cultura (Avgoustaki et al., 2024; Guiamba et al., 2022). Quando a radiação natural é limitante, a suplementação luminosa por *LED* pode ser empregada para melhorar as condições de crescimento (Yang et al., 2024; Roosta et al., 2024). Contudo, ao modificar a quantidade e a qualidade da luz, essas intervenções podem interagir com os serviços de polinização, que são determinantes para o desempenho fisiológico de plantas e a qualidade dos frutos (Kendall et al., 2021).

4.1 Aclimação à suplementação de luz e ritmo diário de forrageamento de abelhas sem ferrão em ambiente protegido

O uso de iluminação suplementar por *LED* no cultivo de morango em casa de vegetação não alterou a frequência de visitação floral pelas abelhas. Isso porque a percepção visual e a fototaxia de *T. angustula* estão associadas a espectros de luz nas regiões do ultravioleta (345 nm), azul (440 nm) e verde (540 nm) (Ramos et al., 2024; Nouvian; Galizia, 2020). Apesar de a intensidade da qualidade espectral ser filtrada pela cobertura plástica da casa de vegetação, a quantidade que chegou ao dossel das plantas foi suficiente para ser percebida pelas abelhas sem ferrão, sem prejuízos no forrageamento (Figura 1, Figura 2 e Tabela 2). A manutenção de ambientes protegidos com qualidades espectrais que contemplem de forma integrada o metabolismo vegetal e a percepção visual das abelhas potencializam a eficiência dos serviços de polinização assistida, promovendo a agregação de valor fitoquímico e a sustentabilidade dos sistemas produtivos (Guiamba et al., 2025). Adicionalmente, a suplementação luminosa não induziu alterações na visitação floral das abelhas nas flores de morango, o que é compatível com a similaridade entre os espectros no interior da casa de vegetação com e sem suplementação (Figuras 1 B e 1 D) e com a intensidade de *UV* (PFD-*UV*) observada entre os tratamentos (Figura 2). Ainda assim, filmes de cobertura em casa de vegetação podem restringir o comportamento natural dos polinizadores ao alterar a quantidade

e a qualidade espectral da luz, principalmente na faixa ultravioleta, como estratégia para limitar a orientação de insetos-praga (Katsoulas et al., 2020; Chen et al., 2021).

Independentemente da suplementação luminosa por *LEDs*, o horário do dia, 12:30 e 14:30, exerceu influência marcante no padrão temporal da visitação floral de *T. angustula*, o que pode estar associado à interação entre intensidade de luz, a condições microclimáticas no ambiente protegido e à percepção do inseto. Segundo Wongsa et al. (2023), o horário do dia exerce influência limitante sobre o forrageamento de abelhas, corroborando o padrão observado neste experimento. Ramos et al. (2024) também relataram maior frequência de visitação floral no início da tarde (entre 12:00 e 14:00) por abelhas sem ferrão de menor tamanho corporal em ambientes protegidos em plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum Mill*). Isso pode ser justificado pelo fato de espécies de pequeno porte perderem calor rapidamente, aliado aos mecanismos de resfriamento da casa de vegetação, o que permitiu o forrageamento no período de maior irradiância (Nouvian et al., 2020; Pereboom & Biesmeijer, 2003.).

Além dos fatores inerentes ao metabolismo das abelhas e das condições abióticas, os horários de maior visitação coincidiram com os períodos de maior receptividade floral do morangueiro, momento em que a proporção de anteras em deiscência aumenta com a elevação da temperatura, atingindo máxima liberação de pólen ao meio-dia (Wietzke et al., 2018; Cao et al., 2023; Miranda et al., 2024). Sheid *et al.* (2020) também demonstraram esse padrão no morangueiro da cultivar ‘*San Andreas*’, utilizada neste experimento, na qual os picos de visitação por *Apis mellifera*, *Dialictus* spp. e *Plebeia* spp. ocorreram entre 11:00 e 14:00. Esses resultados são particularmente relevantes, pois indicam que a efetividade potencial da polinização não depende apenas da presença dos polinizadores, mas também do momento do dia em que ocorre a interação planta–abelha. O reconhecimento dessa janela temporal permite otimizar práticas no cultivo protegido, como o planejamento de intervenções fitossanitárias com defensivos agrícolas, potencialmente prejudiciais às abelhas, fora do seu período de maior atividade (Wongsa et al., 2023). Essa estratégia de manejo está diretamente relacionada à forma como o serviço de polinização se organiza ao longo do período diário de atividade. Ainda assim, diferentemente da polinização mecânica pontual, a polinização por abelhas ocorre de forma contínua, antes, durante e após o pico de atividade e receptividade floral, favorecendo uma deposição gradual e mais uniforme de pólen nos estigmas, reduzindo o risco de falhas na fecundação dos óvulos (Cao et al., 2023).

Os registros videográficos forneceram informações complementares sobre a atividade diária das abelhas, indicando maior frequência de eventos de coleta e de fluxo de saída e

retorno das colônias na ausência de suplementação luminosa por *LED*, sugerindo que a luz suplementar pode ter atuado como fator de desconforto ou perturbação para as colônias. No entanto, os dados de visitação floral, marcados pela presença dos polinizadores nas flores do morango, não apresentaram diferenças entre os tratamentos, indicando que a suplementação luminosa não comprometeu diretamente a interação entre abelhas e flores. Ressalta-se, contudo, que as métricas geradas pelos registros videográficos não constituem uma medida direta de eficiência de polinização, considerando que não informam sobre carga polínica transportada, deposição efetiva de pólen nos estigmas ou sucesso de fecundação, devendo ser interpretada como um recurso auxiliar para a caracterização do comportamento geral das abelhas no ambiente de cultivo. Estudos baseados em monitoramento por câmeras apresentam vantagens importantes em relação à observação humana, como padronização espacial, registro contínuo e possibilidade de reanálise dos dados, mas ainda dependem de refinamento metodológico em relação à distribuição dos equipamentos, ao tempo de amostragem e à interpretação dos eventos registrados (Howard et al., 2021). Ainda assim, as observações comportamentais registradas nas gravações demonstraram menor exposição das abelhas guardas e operárias na entrada do ninho, indicando possível interferência da iluminação LED no seu comportamento. Assim, os efeitos negativos associados à luz artificial podem estar mais relacionados à localização física dos ninhos em relação às fontes luminosas. Dessa forma, recomenda-se, em experimentos futuros, posicionar os ninhos fora do eixo direto das lâmpadas, visto que não há necessidade agrônômica de expor as colônias diretamente à luz.

De forma geral, os resultados obtidos trazem informações relevantes sobre o uso dos serviços de polinização no cultivo protegido sob suplementação luminosa de frutos como o morango. A qualidade espectral da luz mostrou-se um componente importante da adaptação das abelhas ao ambiente, em interação com fatores temporais e microclimáticos. A suplementação luminosa não alterou o padrão de visitação floral observado neste estudo, indicando seu potencial como ferramenta no cultivo protegido em contextos de sazonalidade climática, desde que considerada em conjunto com estratégias de manejo integradas.

4.2 A polinização por abelhas sem ferrão modula o desempenho fotossintético das plantas e a concentração de compostos bioativos em frutos de morango

A crescente dependência de culturas dependentes de polinização reforça a importância desse serviço para sistemas produtivos sustentáveis (Bergamo et al., 2025). No cultivo de morango em ambiente protegido, a polinização adequada pode aumentar a produtividade e

melhorar a qualidade dos frutos, reduzir o uso de defensivos químicos e valorizar os serviços de polinização (Miranda et al., 2023). Neste estudo, foi demonstrado que a polinização mediada por abelhas sem ferrão vai além da simples transferência de grãos de pólen que garantem o sucesso reprodutivo e a boa formação dos frutos, mas também se configura como um evento biológico integrativo capaz de desencadear uma cascata de sinalização que atua diretamente nas respostas fisiológicas e metabólicas nas plantas de morango. Diversos estudos têm evidenciado que a interação planta–polinizador atua como um sinal antecipatório, informando a planta sobre o sucesso reprodutivo iminente, induzindo a modulação e a alocação de recursos para sustentar o desenvolvimento do fruto até sua maturação fisiológica (Schiestl; Johnson, 2013; Kessler et al., 2015; Herrera, 2020).

A polinização por *T. angustula* esteve associada à modulação de parâmetros fotoquímicos no morangueiro, resultando em um uso mais eficiente da energia nos processos fotossintéticos, refletidos pelo aumento da taxa fotossintética (A), eficiência de carboxilação (A/C_i), eficiência instantânea do uso da água (A/E) e eficiência intrínseca do uso da água (A/g_s), bem como por diferenças na condutância estomática (g_s) e na taxa de transpiração (E) entre as condições de polinização. Esses ajustes podem estar relacionados a uma reprogramação funcional do metabolismo primário induzida pela polinização, aumentando a assimilação de carbono para atender a uma maior demanda por fotoassimilados imposta pelo desenvolvimento dos frutos (Poupard et al., 2025; Miranda et al., 2023). Trabalhos anteriores demonstraram que sinais derivados da polinização e da fecundação são capazes de alterar o balanço hormonal (auxinas, citocininas e giberelinas) e a atividade fotossintética em tecidos fonte e estabelecer uma comunicação eficiente entre órgãos reprodutivos e folhas. Esses sinais promovem o redirecionamento funcional de recursos dos órgãos fonte, especialmente as folhas, para os órgãos dreno, que, após a fecundação, passam a ser representados prioritariamente pelo fruto em crescimento. Nesse contexto, o desenvolvimento do fruto assume a dominância-dreno, tornando-se uma prioridade fisiológica na alocação de carbono, água e nutrientes durante esse estágio do ciclo reprodutivo. Isso está ligado diretamente aos processos fotossintéticos (Herrera, 2020; Schiestl; Johnson, 2013; Lankinen et al., 2016).

A análise integrativa por meio do mapa auto-organizável (SOM) reforça essa resposta coordenada ao evidenciar o agrupamento espacial entre variáveis associadas à assimilação de carbono (A , A/C_i , A/E e A/g_s) e à condição de polinização aberta, especialmente sob suplementação luminosa, indicando que o fortalecimento do dreno reprodutivo constitui um dos principais eixos estruturantes do desempenho fisiológico do sistema. Nesse contexto, os resultados reforçam que a polinização atua além da fecundação direta dos óvulos,

influenciando na modulação dos processos fisiológicos integrados ao crescimento e à qualidade dos frutos. Isso acontece porque a maior fecundação dos aquênios foi capaz de modular a dinâmica fonte–dreno da planta, com reflexos diretos sobre o funcionamento do aparato fotossintético e a translocação de fotoassimilados (Cao et al., 2023). Esse mecanismo é amplamente reconhecido na literatura, especialmente em culturas cujo desenvolvimento do fruto depende fortemente do sucesso reprodutivo, tendo em vista que cada aquênio fecundado atua como fonte local de auxinas, estimulando a divisão e a expansão celular do receptáculo, demandando maior alocação de carboidratos (Poupard et al., 2025; Dung et al., 2021).

Os padrões morfológicos observados reforçam que o fortalecimento do dreno reprodutivo se refletiu diretamente no desempenho agrônômico, com frutos provenientes de polinização aberta apresentando maior peso fresco e maior comprimento, quando comparados à autofecundação. A ausência de fecundação, por sua vez, resulta em sinalização hormonal incompleta, o que pode comprometer a expansão uniforme do tecido reprodutivo e a conformação do fruto (Figura 10), conforme descrito por Atmowidi et al. (2022) e Gudowska et al. (2024). Esses processos reforçam a compreensão dos polinizadores como um sinalizador biológico estruturante do desenvolvimento do fruto, com implicações diretas sobre sua arquitetura, uniformidade e qualidade.

Além disso, a exportação eficiente de açúcares para fora das folhas provavelmente limitou a inibição da fotossíntese por *feedback* associada ao acúmulo de fotoassimilados, favorecendo a manutenção da atividade fotossintética (Poupard et al., 2025). Em contraste, plantas sem polinização apresentaram alterações nos parâmetros de fluorescência da clorofila *a*, com menores valores de F_v/F_m , e no fluxo de captura de elétrons pelo centro de reação (TR_o/RC) e maiores proporções de dissipação de energia (ΦDo), além de modificações no fluxo de transporte de elétrons por centro de reação (ET_o/RC), na eficiência quântica inicial do transporte de elétrons (Ψ_o), no rendimento quântico efetivo do transporte de elétrons (Φ_{Eo}), no índice de desempenho fotossintético (PI_{ABS}), no rendimento quântico da dissipação de energia na forma de calor (ΦDo) e no fluxo de energia dissipada por centro de reação (DI_o/RC), indicando menor eficiência no uso da energia absorvida pelo fotossistema II (Farrali et al., 2022; Wongsu et al., 2023)

Nesse contexto, o rearranjo funcional do aparato fotoquímico sob menor demanda de fotoassimilados e maior dissipação da energia luminosa absorvida resultou em diferenças na relação entre atividade fotoquímica e conversão efetiva de carbono. Esses padrões evidenciam que o sucesso reprodutivo modulou a eficiência funcional do sistema fotossintético, dinâmica

visualmente corroborada pela análise integrativa do mapa auto-organizável (SOM), no qual as variáveis associadas à dissipação energética (ΦDo , DIo/RC e PI_ABS) se organizam em regiões opostas às aquelas relacionadas à assimilação de carbono, evidenciando um *trade-off* funcional entre eficiência fotossintética e dissipação em função da condição de polinização (Miranda et al., 2023).

Evidências em culturas dependentes de polinização indicam que a polinização biótica por abelhas promove alterações significativas no perfil metabólico dos frutos, elevando a síntese de açúcares, aminoácidos, ácidos orgânicos, vitaminas e metabólitos secundários com funções antioxidantes e sensoriais (Ma et al., 2025). Foi observado que os efeitos sobre compostos fenólicos majoritariamente associados às rotas de biossíntese de fenilpropanoides e flavonoides foram dependentes tanto da condição de polinização quanto do regime luminoso (Figura 12). Isso reforça a ideia de que o sucesso reprodutivo e a suplementação luminosa atuam de forma diferenciada e dependente do composto, modulando a canalização do carbono assimilado para vias metabólicas de maior custo energético e relevância funcional (Meyreles et al., 2022; Canzi et al., 2023; Ma et al., 2025).

Com teores elevados de cianidina e catequina sob polinização aberta e luz natural, os resultados refletem um particionamento diferencial do carbono assimilado no sistema fonte-dreno. Esse comportamento pode indicar que, sob suplementação luminosa, mesmo com maior demanda fisiológica imposta pela polinização aberta, as plantas estiveram expostas a um ambiente de menor estresse abiótico. Como consequência, a síntese de compostos antioxidantes como catequina e cianidina pode ter sido menos induzida, sendo esses metabólitos mais expressivamente acumulados em condições naturais mais desafiadoras (Pioltelli et al., 2024; Anees et al., 2022).

Esses compostos fenólicos são sintetizados pela via dos fenilpropanoides, a qual está diretamente conectada ao metabolismo primário, dependendo da disponibilidade de açúcares como precursores químicos e fontes de energia. Assim, o kaempferol respondeu de forma independente, com maiores teores sob polinização aberta, independentemente do regime luminoso. Esse redirecionamento metabólico pode ter sido coordenado pela sinalização hormonal pós-fertilização, em que o aumento dos níveis de auxina e de giberelina esteve associado a uma maior assimilação e translocação de fotoassimilados para o crescimento e à diferenciação bioquímica do fruto (He; Yamamuro, 2022; Ma et al., 2025).

Nesse contexto, embora a polinização biótica tenha promovido aumento no crescimento dos frutos e em determinados compostos fenólicos, observou-se menor acúmulo relativo de sólidos solúveis totais ($^{\circ}Brix$) em frutos provenientes de polinização aberta,

indicando que parte dos carboidratos assimilados foi direcionada preferencialmente à biossíntese de metabólitos secundários de maior custo metabólico, em detrimento do acúmulo de açúcares livres. Esse padrão sugere a existência de um equilíbrio dinâmico entre crescimento estrutural e investimento metabólico, cuja redistribuição dos fotoassimilados integrou o desenvolvimento físico à qualidade fitoquímica dos frutos, resultando em frutos com potencial funcional e qualitativo superiores (Deng et al., 2025). No SOM, esse *trade-off* é visualmente representado pela organização inversa entre °Brix e kaempferol, reforçando a interpretação de redistribuição do carbono assimilado em função das demandas metabólicas pós-polinização.

Considerando o papel central da polinização biótica na modulação do desempenho fisiológico das plantas e da qualidade funcional dos frutos, os resultados indicaram que a suplementação luminosa por *LED* atuou como um componente complementar do sistema produtivo, sem promover incrementos adicionais consistentes nas variáveis fisiológicas, produtivas ou fitoquímicas nas condições experimentais deste estudo. A ausência de respostas expressivas à iluminação artificial foi coerente com a elevada disponibilidade de radiação natural no ambiente tropical de cultivo, condição em que o morangueiro opera próximo à saturação luminosa, tornando os efeitos adicionais do *LED* marginais (Yang et al., 2024).

A ausência de interação estatística entre a suplementação luminosa e polinização biótica para algumas variáveis de frutificação e qualidade físico-química não caracteriza limitação experimental, mas confirma a independência funcional desses fatores, indicando que nas condições desse estudo a suplementação com *LED* pode ser integrada ao cultivo protegido sem comprometer o comportamento de forrageamento das abelhas sem ferrão. Embora a suplementação não tenha promovido incrementos sinérgicos em todas as condições, o potencial agrônomo da suplementação luminosa permanece relevante em cenários de restrição climática ou baixa radiação natural, em que a estabilização da integral diária de luz pode sustentar processos fisiológicos específicos, como a fotossíntese e a eficiência de carboxilação (Guiamba et al., 2022; Wu et al., 2024). O SOM reforça essa interpretação ao indicar que a suplementação luminosa não constitui um eixo dominante de organização das respostas do sistema, mas atua como modulador secundário, com efeitos dependentes da variável avaliada.

Nesse contexto, o manejo integrado avaliado neste experimento emerge como uma estratégia de otimização, em que a polinização biótica se configura como o principal fator estruturante do desempenho produtivo e funcional do morangueiro, enquanto a suplementação luminosa por *LED* atua como ferramenta de suporte energético, contribuindo para a resiliência

do sistema produtivo frente a variações ambientais (Miranda et al., 2024; Gudowska et al., 2024; Roosta et al., 2024).

5. CONCLUSÃO

A polinização por abelhas sem ferrão *T. angustula* exerce papel central na organização fisiológica e na qualidade dos frutos de morangueiro cultivado em ambiente protegido, modulando de forma integrada a eficiência fotossintética, a relação fonte–dreno, a concentração de compostos bioativos, a alocação do carbono assimilado, a expansão estrutural dos frutos e a modulação de sua composição bioquímica, ao passo que evidencia uma dissociação fisiológica entre crescimento e concentração de açúcares solúveis. Em contraste, a suplementação luminosa por *LED* atuou como componente complementar do sistema produtivo, oferecendo suporte energético ao metabolismo vegetal, mas sem interferir na visitação floral das abelhas.

6. REFERÊNCIAS

- ANEES, M. et al. Impact of Bee and Fly Pollination on Physical and Biochemical Properties of Strawberry Fruit. **Horticulturae**, v. 8, 1072, 2022. DOI: 10.3390/horticulturae8111072.
- ATMOWIDI, T. et al. Stingless Bees Pollination Increases Fruit Formation of Strawberry (*Fragaria x ananassa* Duch) and Melon (*Cucumis melo* L.). **Tropical Life Sciences Research**, v. 33, n. 1, p. 43–54, 2022. DOI: 10.21315/tlsr2022.33.1.3.
- AVGOUSTAKI, D. D. et al. How different daily light integrals and spectral treatments influence the development of *Valerianella locusta* plants grown in an indoor vertical farm. **Scientia Horticulturae**, v. 332, 113044, 2024. DOI: 10.1016/j.scienta.2024.113044.
- BERGAMO, P. J. et al. Identifying changes in the drivers of ecosystem services: Socioeconomic changes underlie reduced provision of pollination service. **Journal of Environmental Management**, v. 373, 123466, 2025. DOI: 10.1016/j.jenvman.2024.123466.
- CANZI, F. A. et al. Effect of pollination on the composition of raw arabica coffee (*Coffea arabica* L.): antioxidant capacity, bioactive compounds, and volatiles precursors. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 103, p. 5578–5587, 2023. DOI: 10.1002/jsfa.12635.
- CAO, Z. et al. Effects of Bee Density and Hive Distribution on Pollination Efficiency for Greenhouse Strawberries: A Simulation Study. **Agronomy**, v. 13, n. 3, 731, 2023. DOI: 10.3390/agronomy13030731.

CAO, Z.; JIANG, S.; QU, H. Strategies to enhance greenhouse strawberry yield through honey bee pollination behavior: a simulation study. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, 1514372, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2024.1514372.

CHEN, X. et al. Ascorbic Acid-Induced Photosynthetic Adaptability of Processing Tomatoes to Salt Stress Probed by Fast OJIP Fluorescence Rise. **Frontiers in Plant Science**, v. 12, 594712, 2021. DOI: 10.3389/fpls.2021.594712.

DENG, L. et al. Pollen donor selection modulates fruit quality, bioactive profiles, and antioxidant capacity in 'Fengtang' plum (*Prunus salicina*): links to endogenous hormonal regulation. **BMC Plant Biology**, v. 25, 1292, 2025. DOI: 10.1186/s12870-025-07288-x.

DICKS, L. V. et al. A global-scale expert assessment of drivers and risks associated with pollinator decline. **Nature Ecology & Evolution**, v. 5, p. 1453–1461, 2021. DOI: 10.1038/s41559-021-01534-9.

DUNG, C. D. et al. Cross-pollination affects fruit colour, acidity, firmness and shelf life of self-compatible strawberry. **PLOS ONE**, v. 16, e0256964, 2021. DOI: 10.1371/journal.pone.0256964.

FARALLI, M.; PILATI, S.; BERTAMINI, M. Post-veraison increase in source–sink ratio via manipulation of sink availability gradually reduces leaf functionality in grapevine (cv. Pinot Noir). **Environmental and Experimental Botany**, v. 204, 105092, 2022. DOI: 10.1016/j.envexpbot.2022.105092.

GUDOWSKA, A. et al. Pollinators enhance the production of a superior strawberry – A global review and meta-analysis. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 362, 108815, 2024. DOI: 10.1016/j.agee.2023.108815.

GUIAMBA, H. D. S. S. et al. Enhancement of photosynthesis efficiency and yield of strawberry (*Fragaria ananassa* Duch.) plants via LED systems. **Frontiers in Plant Science**, v. 13, 918038, 2022. DOI: 10.3389/fpls.2022.918038.

HE, H.; YAMAMURO, C. Interplays between auxin and GA signaling coordinate early fruit development. **Horticulture Research**, v. 9, uhab078, 2022. DOI: 10.1093/hr/uhab078.

HERRERA, C. M. Gradual replacement of wild bees by honey bees in flowers of the Mediterranean Basin over the last 50 years. **Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences**, v. 287, 20192657, 2020. DOI: 10.1098/rspb.2019.2657.

HOWARD, S. R. et al. Towards precision apiculture: Traditional and technological insect monitoring methods in strawberry and raspberry crop polytunnels tell different pollination stories. **PLOS ONE**, v. 16, n. 5, e0251572, 2021. DOI: 10.1371/journal.pone.0251572.

KATSOULAS, N. et al. Plant responses to UV blocking greenhouse covering materials: A review. **Agronomy**, v. 10, n. 7, 1021, 2020. DOI: 10.3390/agronomy10071021.

KENDALL, L. K. et al. The effect of protective covers on pollinator health and pollination service delivery. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 319, 107556, 2021. DOI: 10.1016/j.agee.2021.107556.

- KESSLER, D. et al. How scent and nectar influence floral antagonists and mutualists. **eLife**, v. 4, e07641, 2015. DOI: 10.7554/eLife.07641.
- LANKINEN, Å.; LINDSTRÖM, S. A. M.; D'HERTEFELDT, T. Variable pollen viability and effects of pollen load size on components of seed set in cultivars and feral populations of oilseed rape. **PLOS ONE**, v. 13, n. 9, e0204407, 2018. DOI: 10.1371/journal.pone.0204407.
- MA, W.-H. et al. Effects of different pollination methods on tomato fruits' quality and metabolism. **Frontiers in Plant Science**, v. 16, 1560186, 2025. DOI: 10.3389/fpls.2025.1560186.
- MEIRELES, D. A. L. et al. Effects of pollination on the composition of volatile compounds in *Coffea arabica* L. **Journal of the Science of Food and Agriculture**, v. 102, p. 4955–4960, 2022. DOI: 10.1002/jsfa.11769.
- MIRANDA, P. S. et al. Polinização de flores da cultivar de morango San Andreas. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 59, e03434, 2024. DOI: 10.1590/S1678-3921.pab2024.v59.03434.
- MORANDIN, L. A. et al. Effect of greenhouse polyethelene covering on activity level and photo-response of bumble bees. **The Canadian Entomologist**, v. 134, n. 4, p. 539-549, 2002. DOI: 10.4039/Ent134539-4.
- NOUVIAN, M.; GALIZIA, C. G. Complexity and plasticity in honey bee phototactic behaviour. **Scientific Reports**, v. 10, 7872, 2020. DOI: 10.1038/s41598-020-64782-y.
- PEREBOOM, J. J. M.; BIESMEIJER, J. C. Thermal constraints for stingless bee foragers: the importance of body size and coloration. **Oecologia**, v. 137, n. 1, p. 42-50, 2003. DOI: 10.1007/s00442-003-1324-2.
- PIOLTELLI, E. et al. Animal pollination shapes fruits market features, seeds functional traits and modulates their chemistry. **Scientific Reports**, v. 14, 22734, 2024. DOI: 10.1038/s41598-024-73647-7.
- POUPARD, M. et al. Source–sink manipulations through shading, crop load and water deficit affect plant morphogenesis and carbon sink priorities leading to contrasted plant carbon status in grapevine. **Annals of Botany**, v. 136, n. 1, p. 49–66, 2025. DOI: 10.1093/aob/mcae203.
- RAMOS, D. de L. **O uso de abelhas sem ferrão para a polinização de tomateiro (*Lycopersicon esculentum* Mill.) em sistemas de cultivo orgânico protegidos: fatores ambientais, produtividade e valoração econômica**. 2022. 181 f. Tese (Doutorado em Ecologia) – Instituto de Ciências Biológicas, Universidade de Brasília, Brasília, 2022.
- RAMOS, D. de L. et al. Effect of ultraviolet and green radiation and temperature on flight activity and foraging of three tropical stingless bees. **Journal of Apicultural Research**, v. 63, n. 1, 2024. DOI: 10.1080/00218839.2023.2293589.
- RAMOS, D. de L. et al. Acclimatization and foraging of native Brazilian stingless bees in arenas with covering materials of different spectral properties. **Neotropical Entomology**, v. 53, p. 499–513, 2024. DOI: 10.1007/s13744-024-01140-x.

- ROOSTA, H. R. et al. The growth, nutrient uptake and fruit quality in four strawberry cultivars under different spectra of LED supplemental light. **BMC Plant Biology**, v. 24, 179, 2024. DOI: 10.1186/s12870-024-04880-5.
- SANTOS, C. F. et al. Diversidade de abelhas-sem-ferrão e seu uso como recurso natural no Brasil. **Revista Brasileira de Meio Ambiente**, v. 9, n. 2, p. 02–22, 2021.
- SCHEID, L. et al. Eficácia de abelhas como polinizadores do morangueiro (*Fragaria x ananassa* Duch., cultivar San Andreas) no sul do Brasil. **Luminária**, v. 22, n. 2, p. 06–17, 2020.
- SCHIESTL, F. P.; JOHNSON, S. D. Pollinator-mediated evolution of floral signals. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 28, n. 5, p. 307–315, 2013. DOI: 10.1016/j.tree.2013.01.019.
- SILBERGLIED, R. E. Communication in the Ultraviolet. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 10, p. 373–398, 1979.
- SILVA, G. R. et al. Pollination service of *Nannotrigona testaceicornis* stingless bees in strawberry. **Arquivos do Instituto Biológico**, v. 87, e0292019, 2020. DOI: 10.1590/1808-1657000292019.
- UMEMURA, H. et al. Analysis of the effect of each plant hormone on the maturation of woodland strawberry fruit in auxin-induced parthenocarpic fruit. **Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry**, v. 87, p. 592–604, 2023. DOI: 10.1093/bbb/zbad029.
- WIETZKE, A. et al. Insect pollination as a key factor for strawberry physiology and marketable fruit quality. **Agriculture, Ecosystems and Environment**, v. 258, p. 197–204, 2018. DOI: 10.1016/j.agee.2018.01.036.
- WU, W. et al. The role of light in regulating plant growth, development and sugar metabolism: a review. **Frontiers in Plant Science**, v. 15, 1507628, 2024. DOI: 10.3389/fpls.2024.1507628.
- YANG, R. et al. LED supplementary strategy based on hourly light integral for improving the yield and quality of greenhouse strawberries. **International Journal of Agricultural and Biological Engineering**, v. 17, n. 5, p. 96–104, 2024. DOI: 10.25165/ijabe.20241705.8900.
- ZHAO, X. et al. Molecular regulation of fruit size in horticultural plants: a review. **Scientia Horticulturae**, v. 288, 110353, 2021. DOI: 10.1016/j.scienta.2021.110353.