UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
INSTITUTO DE BIOCÊNCIAS
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ECOLOGIA

**Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini e
Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em diferentes escalas biológicas**

Letícia Biral de Faria

São Paulo

2014

Letícia Biral de Faria

**Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini e
Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em diferentes escalas biológicas**

Dissertação apresentada ao Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo
para a obtenção de Título de Mestre em
Ciências, na Área de Ecologia.

Orientadora: Profa. Dra. Isabel Alves dos
Santos

São Paulo

2014

Autorizo a reprodução e divulgação total ou parcial deste trabalho, por qualquer meio convencional ou eletrônico, para fins de estudo e pesquisa, desde que citada a fonte.

Ficha Catalográfica

Faria, Letícia Biral de
Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo
das tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera,
Apidae) em diferentes escalas biológicas
95 páginas.

Dissertação (Mestrado) - Instituto de
Biociências da Universidade de São Paulo.
Departamento de Ecologia.

1. Recurso alimentar. 2. Análise polínica. 3.
Apiformes. I. Universidade de São Paulo. Instituto
de Biociências. Departamento de Ecologia.

Comissão Julgadora:

Prof(a). Dr(a).

Prof(a). Dr(a).

Profa. Dra. Isabel Alves dos Santos
Orientadora

*Dedico este trabalho ao meu afilhado, João Carlos,
que nasceu junto com o meu mestrado e
me ensina a manter-me curiosa
em relação à vida.*

Agradecimentos

À minha orientadora, Isabel Alves dos Santos, pelos ensinamentos, pela compreensão, pela confiança e por me ensinar a gostar do que fazemos com sua constante empolgação em conhecer mais as abelhas;

À Cláudia Inês da Silva, que cultivou o meu interesse em Ecologia, por me apresentar à Isa e por colaborar com este trabalho na identificação polínica;

Ao Carlos Alberto Garófalo, pelas conversas sobre assuntos acadêmicos e cotidianos; por aceitar fazer parte do meu comitê de acompanhamento e por me aceitar em seu grupo de pesquisa, me mostrando, com seu exemplo, que é possível aliar quantidade e qualidade quando o assunto é trabalho;

À minha família, pelo apoio e por compreender a minha ausência durante os últimos dois anos e meio;

Ao meu namorado, João Paulo Roma Fadil (Papa), por todo o apoio nos últimos seis anos, especialmente por sua infinita paciência comigo e por estar sempre a postos para me auxiliar;

À família do Papa pelo apoio e pelo empréstimo do apartamento no litoral para realização do campo;

À minha amiga Kátia P. Aleixo, pela companhia, auxílio imenso nas coletas na Estação Ecológica de Jataí e por estar sempre disposta a me ajudar;

Ao meu amigo Léo C. Rocha Filho, pelo auxílio na identificação de plantas e abelhas, pelas dicas de leitura, pela companhia em campo em Cananéia, por me lembrar do meu potencial e por tornar os meus dias de trabalho mais leves e divertidos;

Ao meu amigo Maurício M. N. Castro (Fruty), pelos ensinamentos em relação às abelhas solitárias, por me ensinar a ter confiança no meu trabalho e pelas ajudas de sempre;

À minha amiga e companheira de apê Lúcia T. Bertolino (Sau) pelas longas e enriquecedoras conversas sobre tudo, especialmente sobre a nossa profissão;

Aos amigos da Bio 43, por se fazerem presentes, mesmo com a distância, fazendo com que eu me sinta em casa toda vez que tenho contato com eles;

Ao Sidnei Mateus, por me acompanhar nas primeiras idas exploratórias à Estação Ecológica de Jataí e por compartilhar comigo seus conhecimentos sobre a área e sobre o sistema de estudo;

Ao Edilson S. R. da Silva, por me acompanhar em algumas idas à Estação Ecológica de Jataí, prensando as plantas, contando causos e por nos salvar de um atolamento;

Ao José Carlos Serrano, por me acompanhar em uma ida exploratória à Estação Ecológica de Jataí e por confirmar a identificação e/ou identificar alguns dos meus bichos;

À Patrícia Vilhena, pela identificação de espécimes de *Tetrapedia* e *Anthidini*;

Ao Paulo Guimarães (Miúdo), por aceitar fazer parte do meu comitê de acompanhamento;

À Fundação Florestal e à Estação Ecológica de Jataí, especialmente ao gestor Edson M. de Oliveira, por se mostrarem acolhedores e por estarem dispostos a me auxiliar a fazer um bom trabalho;

Aos especialistas que identificaram prontamente as minhas plantas e aos que identificaram alguns dos meus bichos, como Silvia Pedro, que identificou a espécie de *Epicharis* e Roberto Cambra, da Universidade do Panamá, que identificou os indivíduos da família de vespas Mutillidae;

Ao João do Departamento de Agricultura de Luiz Antônio, por me conceder os dados climáticos;

Ao Marco A. R. Mello por criar e disponibilizar em seu site (<http://marcomello.casadosmorcegos.org>) o Guia para Análise de Redes Ecológicas;

Ao Instituto de Biociências e ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia, especialmente aos seus docentes, funcionários (especialmente à Vera Lima por sanar todas as minhas dúvidas com rapidez!) e aos colegas e amigos que fiz durante as disciplinas;

Ao Laboratório de Abelhas, especialmente ao Carlos Eduardo Pinto, Paulo César Fernandes e Guaraci Duran Cordeiro, por me acompanharem em campo no litoral, e à Sheina Koffler pelas conversas e auxílios acadêmicos;

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFLCRP), por permitir o uso de sua infraestrutura durante o mestrado;

Ao Departamento de Botânica da FFCLRP, especialmente ao Milton Groppo Júnior, pela identificação das plantas e à Maria Helena por me auxiliar no processamento das exsiccatas;

Ao Laboratório de Palinoecologia e ao Laboratório de Insetos Sociais da FFCLRP pelo uso de sua infraestrutura e também aos amigos, Ayrton, Denise, Maria Juliana, Gabi, Patrícia, Morgana, Elisa, Alejandro, que sempre se mostraram dispostos a me auxiliar;

À CAPES, pela bolsa e pela verba PROAP;

Ao Instituto Oceanográfico da USP em Cananéia, pela hospedagem.

Muito obrigada!

Faria, Letícia Biral de. **Nicho trófico de abelhas coletoras de óleo das tribos Centridini e Tetrapediini (Hymenoptera, Apidae) em diferentes escalas biológicas.** 2014. Dissertação – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Informações sobre as plantas visitadas pelas abelhas para a obtenção de recursos alimentares são importantes para conhecimento básico de padrões ecológicos e também para a aplicação desse conhecimento na polinização de plantas cultivadas. Por isso, faz-se necessário não somente conhecer quais plantas são fontes de pólen, néctar e/ou óleo para as abelhas, mas também analisar e compreender como essas plantas são utilizadas. Pode-se, então, estudar o uso dos recursos alimentares em diferentes escalas biológicas: individual, populacional ou comunitária. Nesse contexto, estudando-se espécies de abelhas solitárias coletoras de óleo, este trabalho objetivou compreender como indivíduos de duas populações de *Epicharis dejeanii* (Centridini) do litoral paulista contribuem para o nicho trófico da espécie. A sobreposição/partição dos recursos alimentares também foi estudada para populações de três espécies de *Tetrapedia*: *T. curvitaris*, *T. diversipes* e *T. rugulosa* em uma área de cerrado. Aplicando-se a metodologia de análise polínica do resíduo pós-emergencial dos ninhos-armadilha aliada a um levantamento florístico-fenológico das plantas da área, observou-se que as três espécies de *Tetrapedia* estudadas ao longo de um ano são generalistas. Apesar disso, concentram suas coletas em poucas espécies de plantas, especialmente em espécies do gênero *Croton* (Euphorbiaceae). O mesmo padrão foi observado para as populações de *E. dejeanii* estudadas no litoral paulista: muitas plantas são visitadas, mas poucas intensamente exploradas. Neste caso, os tipos polínicos mais utilizados pertencem às famílias Melastomataceae, Myrtaceae e Malpighiaceae, com destaque para o tipo *Tibouchina* (Melastomataceae). Para todas as espécies de abelhas estudadas, Malpighiaceae foi a única família de plantas visitadas para a obtenção de óleo floral, que é utilizado na construção e no provisionamento de células de cria. As duas populações estudadas de *E. dejeanii* eram compostas por indivíduos

generalistas e especialistas. Mas, os tipos polínicos utilizados pelos indivíduos especialistas estão contemplados na dieta dos indivíduos generalistas. Isso indica que a população provavelmente compartilha um mesmo ranking de fontes de recursos preferidas.

Faria, Letícia Biral de. **Trophic niche of oil-collecting bees of Centridini and Tetrapediini tribes (Hymenoptera, Apidae) in different biological scales.** 2014. MSc. Dissertation – Instituto de Biociências, Universidade de São Paulo, São Paulo.

Information about which plants are visited by bees for gathering food resources is important for basic understanding of ecological patterns and also for applying this knowledge in crop pollination. Therefore, it is necessary to know the plant species that provide pollen, nectar and/or oil for the bees, as well as analyze and understand how these plants are used by them. For this, we can study the use of food resources at different biological scales: individual, population or community level. Within this context, studying solitary oil-collecting bees, this study aimed to understand how individuals of *Epicharis dejeanii* (Centridini) from two populations of São Paulo Coast contribute to the trophic niche of this species. The overlap/partition of food resources was also studied in a Cerrado area, using populations of three species of *Tetrapedia*: *T. curvitaris*, *T. diversipes* and *T. rugulosa*. Through the method of pollen analysis of post-emergency residues from trap-nests, combined with floristic and phenological surveys of plants from the area, we found that the three species of *Tetrapedia* studied over one year are generalists. Despite this, the bees concentrated their collections in just a few plant species, especially in the genus *Croton* (Euphorbiaceae). The same pattern was observed in populations of *E. dejeanii* of the São Paulo Coast, where many plants are visited, but only a few are intensively exploited. In this case, pollen types intensively used belong to Melastomataceae, Myrtaceae and Malpighiaceae, highlighting the *Tibouchina* kind (Melastomataceae). For all studied bees, Malpighiaceae was the only plant family visited for floral oil gathering, an essential resource for the construction and provisioning of brood cells. Regarding *E. dejeanii*, the two populations studied were composed of generalist and specialist individuals, being the pollen types used by specialist individuals included in the diet of the

generalist ones. These results indicate that the population probably shares the same ranking of preferred sources.

Sumário

Introdução geral	1
Referências bibliográficas	3
 Capítulo 1 – Contribuição das fêmeas de <i>Epicharis (Anepicharis) dejeanii</i> Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Centridini) de duas populações do litoral paulista para o nicho trófico da espécie.....	7
Resumo.....	8
Abstract.....	9
1. Introdução.....	10
2. Material e Métodos	12
2.1 Área de estudo	12
2.2 Espécie estudada	13
2.3 Coleta de dados	14
2.3.1 Obtenção do material polínico da escopa de fêmeas de <i>E. dejeanii</i>	14
2.3.2 Observação e coleta de inimigos naturais	16
2.3.3 Levantamento florístico e elaboração da coleção de referência dos grãos de pólen.....	16
2.3.4 Identificação dos grãos de pólen.....	16
2.4 Análise de dados	18
3. Resultados	21
3.1 Descrição geral das agregações e atividade das abelhas	21
3.2 Caracterização do nicho trófico da espécie e individual	25
4. Discussão	30
4.1 Caracterização do nicho trófico da espécie e individual	30
4.2 Outras características das agregações	34
5. Conclusão	36
6. Estudos futuros	37
7. Referências bibliográficas	37
Anexos.....	44

Capítulo 2 – Nicho trófico de três espécies de <i>Tetrapedia</i> Klug, 1810 (Hymenoptera, Apidae, Tetrapediini) com base no conteúdo alimentar das células de cria	48
Resumo.....	49
Abstract.....	50
1. Introdução.....	51
2. Material e Métodos.....	52
2.1 Área de estudo	52
2.2 Espécies estudadas	54
2.3 Coleta de dados	55
2.3.1 Obtenção de ninhos de <i>Tetrapedia</i>	55
2.3.2 Levantamento florístico e fenológico e elaboração da coleção de referência dos grãos de pólen	56
2.3.3 Obtenção do material polínico	59
2.3.4 Identificação dos grãos de pólen.....	60
2.4 Análise de dados	61
3. Resultados	63
3.1 Nidificação das espécies de <i>Tetrapedia</i>	63
3.2 Disponibilidade de recurso.....	64
3.3 Fontes de recursos utilizadas por <i>Tetrapedia</i> spp.....	66
3.4 Caracterização do nicho trófico das três espécies de <i>Tetrapedia</i>	68
4. Discussão	72
4.1 Fontes de recursos utilizadas por espécies de <i>Tetrapedia</i> e caracterização do nicho trófico	72
4.2 Nidificação de <i>Tetrapedia</i>	79
5. Conclusões.....	80
6. Referências bibliográficas	80
Anexos	87

Introdução geral

As abelhas são os principais polinizadores das plantas nativas e cultivadas (Michener, 2007). Estudos destinados a conhecer as plantas usadas como alimento pelas abelhas geram informações importantes sobre a dieta desses insetos e para a biologia reprodutiva das plantas (Silva et al., 2010). Isso permite, por exemplo, a elaboração de planos de manejo para a atração e manutenção de polinizadores em determinada área de cultivo (Vilhena et al., 2012; Magalhães & Freitas, 2013). Além disso, facilita a compreensão da dinâmica das interações ecológicas entre plantas e abelhas (Faria et al., 2012; Aleixo et al., 2013).

A informação sobre quais plantas as abelhas visitam pode ser obtida de dois modos. Um deles é a observação direta da visita da abelha à flor (Sakagami et al., 1967; Pedro, 1994; Mateus, 1998). Esse método permite a determinação do recurso adquirido pela abelha em sua visita e fornece dados sobre a potencialidade da abelha como um polinizador. Isso porque se observa o comportamento do visitante na flor e pode-se, então, notar se há contato com as estruturas reprodutivas ou pilhagem de recursos.

Outra forma de se conhecer as plantas visitadas pelas abelhas é pela análise polínica do material encontrado nos ninhos e/ou em seus corpos (Roubik, 1989; Ne'eman et al., 2006; Silva et al., 2010; Faria et al., 2012; Aleixo et al., 2013). Com essa metodologia, o recurso adquirido pela abelha pode ser determinado adicionando-se à análise polínica o conhecimento da flora local, da morfologia das flores e dos recursos florais que cada planta disponibiliza (Aleixo, 2013; Castro, 2014). A análise polínica tem a vantagem de possibilitar a identificação de fontes de recursos florais inacessíveis pela observação direta por estarem, por exemplo, no dossel de uma floresta (Cane & Sipes, 2006). Além disso, essa metodologia pode permitir um estudo com abordagem temporal maior quando se analisa o material polínico armazenado no ninho, que pode ser resultado de dias de provisionamento (Cane & Sipes, 2006). Entretanto, apesar da importância da análise do conteúdo polínico das células de cria, localizar e escavar ninhos para

se ter acesso ao alimento aprovizionado nem sempre é fácil, principalmente em casos de abelhas solitárias que nidificam no solo (Cane & Sipes, 2006; Thiele & Inouye, 2007).

As abelhas são forrageadoras centrais (Cresswell et al., 2000; Elliott et al., 2009). Isso significa que as fêmeas obtêm os recursos alimentares das flores e voltam a um ponto central, seus ninhos, para o arovizionamento. Com isso, é possível perceber que, tanto operárias de uma mesma colônia quanto fêmeas solitárias de uma agregação, compartilham um mesmo espaço para forragear e, portanto, têm à disposição as mesmas fontes das quais devem obter o próprio alimento e o de sua prole. Isso cria um cenário interessante para o estudo ecológico de como as fêmeas, coespecíficas ou não, vão explorar os recursos alimentares disponíveis, compartilhando-os ou não (Wcislo & Cane, 2006).

A análise da possível partilha de recursos alimentares pode ser feita em diferentes escalas biológicas. Pode-se estudar como uma comunidade de abelhas utiliza os recursos disponíveis (Castro, 2014), investigando-se, por exemplo, como espécies do mesmo gênero exploram recursos da mesma área de forrageio (Camillo & Garófalo, 1989; Eltz et al., 2001; Goulson & Darvill, 2004). Há ainda a possibilidade de se estudar o grau de especialização de indivíduos de uma mesma espécie de abelha (Hagbery & Nieh, 2012).

As abelhas solitárias são a maioria entre as 17 mil espécies de abelhas descritas (Michener, 2007). Neste modo de vida, uma fêmea elege o local de nidificação; constrói, mantém e defende o ninho; arovizona alimento e, normalmente, morre antes de sua cria emergir, não havendo sobreposição de gerações (Batra, 1984; Michener, 2007). O alimento arovizionado pela fêmea normalmente é composto por pólen e néctar. Porém, dentre as abelhas solitárias há cerca de 330 espécies que usam óleo floral ao invés do néctar como fonte de energia. O óleo pode ser usado também na construção do ninho, impermeabilizando as células de cria (Alves dos Santos et al., 2007).

Os materiais utilizados para a construção do ninho de uma abelha solitária podem ser barro, areia, folhas, pétalas, óleo, resina, entre outros (Michener, 2007). Os locais de nidificação variam dependendo do grupo de abelha, podendo ser no solo ou em cavidades preexistentes, com ninhos isolados ou em agregações (Camillo et al., 1995). A localização de ninhos isolados e até mesmo de agregações não é tão simples. Nesse sentido, emprega-se a metodologia de ninhos-armadilha para a obtenção de ninhos ocupados por espécies de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes. Desse modo, estudos sobre aspectos da arquitetura do ninho, de inimigos naturais e de forrageamento dessas espécies de abelhas são facilitados (Camillo et al., 1995; Jesus & Garófalo, 2000).

Nesse contexto, o objetivo geral desse estudo foi conhecer as plantas que fêmeas de espécies de abelhas coletoras de óleo do gênero *Tetrapedia* Klug, 1810 e da espécie *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* Lepeletier, 1841 visitam para a obtenção de recursos para a alimentação de suas crias. Especificamente, para a espécie *E. dejeanii* na Mata Atlântica, pretende-se investigar a contribuição individual de cada fêmea para a amplitude do nicho trófico da espécie. Já para as abelhas do gênero *Tetrapedia* capturadas no Cerrado pretende-se caracterizar o nicho trófico de três espécies, investigando-se a existência de sobreposição de nicho.

Referências bibliográficas

- Aleixo, K.P. 2013. Sazonalidade na disponibilidade de alimento e dinâmica de forrageamento em *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 104p.
- Aleixo, K.P.; Faria, L.B.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2013. Pollen collected and foraging activities of *Frieseomelitta varia* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in an urban landscape. *Sociobiology* 60(3): 266-276.

- Alves dos Santos, I.; Machado, I.C. & Gaglianone, M.C. 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. *Oecologia Brasiliensis* 11(4): 544-557.
- Batra, S. 1984. Solitary bees. *Scientific American* 250(2): 120-127.
- Camillo, E.; Garófalo, C.A.; Serrano, J.C. & Muccillo, G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). *Revista Brasileira de Entomologia* 39(2): 459-470.
- Camillo, E. & Garófalo, C.A. 1989. Analysis of the niche of two sympatric species of *Bombus* (Hymenoptera, Apidae) in southeastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology* 5: 81-92.
- Cane, J.H. & Sipes, S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. *In*: N.M. Waser; J. Ollerton (Eds.) *Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA. 488p.
- Castro, M.M.N. 2014. Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 105p.
- Cresswell, J.E.; Osborne, J.L. & Goulson, D. 2000. An economic model of the limits to foraging range in central place foragers with numerical solutions for bumblebees. *Ecological Entomology* 25: 249-255.
- Elliott, K.H.; Woo, K.J.; Gaston, A.J.; Benvenuti, S.; Dall’Antonia, L. & Davoren, G.K. 2009. Central-place foraging in an arctic seabird provides evidence for Storer-Ashmole’s halo. *The Auk* 126(3): 613-625.
- Eltz, T.; Bruhl, C.A.; van der Kars, S.; Chey, V.K. & Linsenmair, K.E. 2001. Pollen foraging and resource partitioning of stingless bees in relation to flowering dynamics in a Southeast Asian tropical rainforest. *Insectes Sociaux* 48: 273-279.

- Faria, L.B.; Aleixo, K.P.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2012. Foraging of *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae) in an urbanized area: seasonality in resource availability and visited plants. *Psyche*. doi:10.1155/2012/630628
- Goulson, D. & Darvill, B. 2004. Niche overlap and diet breadth in bumblebees: Are rare species more specialized in their choice of flowers? *Apidologie* 35: 55-63.
- Hagbery, J. & Nieh, J.C. 2012. Individual life time pollen and nectar foraging preferences in bumble bees. *Naturwissenschaften* 99: 821-832.
- Jesus, B.M.V. & Garófalo, C.A. 2000. Nesting behaviour of *Centris* (*Heterocentris*) *analís* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). *Apidologie* 31: 503–515.
- Magalhães, C.B. & Freitas, B.M. 2013. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) for pollination of acerola (*Malpighia emarginata*) increases yield. *Apidologie* 44: 234-239.
- Mateus, S. 1998. Abundância relativa, fenologia e visita às flores pelos Apoidea do Cerrado da Estação Ecológica de Jataí – Luiz Antônio – SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 165p.
- Michener, C.D. 2007. The Bees of the World. 2ª edição. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 953p.
- Ne'eman, G.; Shavit, O.; Shaltiel, L. & Shmida, A. 2006. Foraging by male and female solitary bees with implications for pollination. *Journal of Insect Behavior* 19 (3): 383-401.
- Pedro, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do Estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Anais do IX Encontro sobre Abelhas*. p.242.
- Roubik, D. W. 1989. Ecology and natural history of tropical bees. Cambridge University Press, New York. 526p.

- Sakagami, S.F.; Laroca, S. & Moure, J.S.M. 1967. Wild bee biocenotics in São José dos Pinhais (PR), South Brazil. Preliminary report. Journal of the Faculty of Science, Hokkaido University. Series 6, Zoology 16: 253-291.
- Silva, C.I.; Arista, M.; Ortiz, P.L.; Bauermann, S.G.; Evaldt, A.C.P. & Oliveira, P.E. 2010. Catálogo Polínico: Palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa* no Triângulo Mineiro. EDUFU, Uberlândia. 154p.
- Thiele, R. & Inouye, B. D. 2007. Nesting biology, seasonality, and mating behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. Annals of the Entomological Society of America 100(4): 596-602.
- Vilhena, A.M.G.F.; Rabelo, L.S.; Bastos, E.M.A.F. & Augusto, S.C. 2012. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. Apidologie 43: 51-62.
- Weislo, W.T. & Cane, J.H. 2006. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored foods by natural enemies. Annual Review of Entomology 41: 257-286.

Capítulo 1 – Contribuição das fêmeas de *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* Lepeletier, 1841 (Hymenoptera, Apidae, Centridini) de duas populações do litoral paulista para o nicho trófico da espécie

Resumo

O uso de recursos alimentares por animais tem sido estudado no nível populacional. Mas, como os indivíduos que compõem a população são diferentes entre si, eles podem diferir também na escolha dos seus alimentos. O objetivo desse estudo foi investigar a contribuição individual de fêmeas da espécie de abelha solitária coletora de óleo *Epicharis (Anepicharis) dejeanii* para o nicho da espécie. Para isso, duas agregações da espécie foram estudadas, sendo uma em Cananéia e outra em Bertioga, SP, ambas incluídas no bioma Mata Atlântica. Nelas, a carga polínica de diferentes fêmeas retornando aos seus ninhos foi coletada mensalmente, por três meses. Pela análise polínica dessas cargas, foram identificados os tipos polínicos usados na alimentação da cria. Nas duas populações o resultado foi semelhante: vários tipos polínicos são encontrados nas amostras (24 em Cananéia; 20 em Bertioga), porém poucas fontes são usadas intensivamente. Os tipos polínicos mais importantes pertencem às famílias Melastomataceae, Myrtaceae e Malpighiaceae, com destaque para o tipo *Tibouchina* (Melastomataceae). Há variação entre a dieta dos indivíduos ($E=0,672$ para Cananéia; $E=0,760$ para Bertioga), sendo a população composta por indivíduos generalistas e especialistas. Os indivíduos parecem partilhar um mesmo *ranking* de recursos preferidos, uma vez que a dieta dos especialistas está contida na dieta dos generalistas, o que ficou evidenciado pelo aninhamento. A concentração da coleta de recursos em determinadas fontes pode estar relacionada, dentre outros fatores, à aprendizagem: uma vez que a abelha aprende a acessar o recurso em determinada flor, seu forrageamento se torna mais rápido e eficiente. Sendo assim, a fêmea pode aprovisionar mais células de cria durante sua vida, passando menos tempo longe do seu ninho, o que pode intimidar a ação de parasitas.

Palavras-chave: abelha solitária, abelha coletora de óleo, dieta, análise individual, carga polínica.

Abstract

The use of food resources by animals have been studied at the population level. But, as the individuals of a population are different, they also differ in their food choice. The aim of this study was to investigate the contribution of females of an oil-collecting bee *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* to the population's niche. For this, two aggregations of the species were studied: one in Cananéia and another in Bertioga, SP (Atlantic Forest). The pollen load of different females returning to their nests were collected monthly for three months. By pollen analysis of these loads, we identified the pollen types used to feed the immatures. The same pattern for the use of the resource was found in two populations: multiple pollen types are found in the samples (24 in Cananéia; 20 in Bertioga), but few sources are used intensively. The most important pollen types belong to the Melastomataceae, Myrtaceae and Malpighiaceae families, especially *Tibouchina* (Melastomataceae) type. There is variation in the diet of individuals ($E=0.672$ for Cananéia; $E=0.760$ for Bertioga) and the population is composed by individuals more generalists and more specialists. The individuals seem to share the same preferred resources, since the diet of the specialists is contained in the diet of the generalists, which was evidenced by nesting. The concentration of collecting resources in certain sources may be related, among other factor, to learning: when the bees learn to access the resource in a certain flower, their foraging becomes faster and more efficient. Thus, the female can provision more brood cells during its life, spending less time away from their nest, which may intimidate the action of parasites.

Key-words: solitary bee, oil bee, diet, individual analysis, pollen load.

1. Introdução

Dados sobre a interação entre animais e seus recursos alimentares normalmente são analisados com referência à população, o que não é diferente para estudos de interação abelha-planta (Quiroz-Garcia et al., 2001; Thiele & Inouye, 2007; Rocha-Filho et al., 2012). Porém, já se sabe que os indivíduos que compõem uma população, por terem diferenças genéticas, fenológicas, fisiológicas e comportamentais, podem variar também na escolha de seus recursos alimentares (Araújo et al., 2011; Tur et al., 2013). Desse modo, uma população pode ser composta apenas por indivíduos especialistas, apenas por indivíduos generalistas ou ainda por uma combinação dos dois tipos de indivíduos (Figura 1) (Araújo et al., 2009).

Figura 1. Quatro diferentes modos de como o uso de recursos alimentares por indivíduos de uma população (linhas mais finas) contribuem para o nicho trófico da espécie (linhas mais espessas). A. Nichos individuais se sobrepõem bastante entre si e com o nicho da população. B. A população é composta por indivíduos generalistas e especialistas e a dieta dos especialistas está contida na dieta dos generalistas. C. Os nichos individuais se sobrepõem pouco entre eles e com o nicho da população. D. Indivíduos formam grupos que usam subconjuntos do nicho da população (Retirado de: Araújo et al., 2009).

A espécie de vespa *Trypoxylon albonigrum* Richards, 1934 (Hymenoptera, Crabronidae), por exemplo, é generalista (Araújo & Gonzaga, 2007). Araújo e Gonzaga (2007) estudaram uma população dessa espécie composta por indivíduos especialistas, resultando em

um padrão parecido ao da Figura 1C. Quando isso acontece, os indivíduos obtêm recursos de um subconjunto das fontes utilizadas por toda a população. Essa especialização individual já foi registrada em grupos de vertebrados e invertebrados (Araújo & Gonzaga, 2007; Tinker et al., 2012).

Métricas de redes de interação podem ser usadas para descrever o padrão observado quanto ao uso de recursos alimentares pelos indivíduos de uma população (Figura 1) (Araújo et al., 2009). O uso dessas métricas auxilia no entendimento dos processos evolutivos, da dinâmica populacional e das interações que se mantêm nas comunidades (Araújo & Gonzaga, 2007; Tinker et al., 2012).

Espécies de abelhas solitárias estão, normalmente, em atividade em apenas algum período do ano (Michener, 2007). Em relação à amplitude do nicho trófico, algumas dessas espécies são classificadas como especialistas ou oligoléticas (Roubik & Michener, 1980; Thiele & Inouye, 2007; Schlindwein, 2010). Diferentemente, espécies de abelhas com ninhos perenes, como as abelhas eussociais, são consideradas generalistas ou poliléticas, uma vez que precisam de recurso o ano todo (Cane & Sipes, 2006; Faria et al., 2012; Aleixo et al., 2013). Poucos trabalhos até o momento se dedicaram a investigar a contribuição dos indivíduos para a amplitude do nicho trófico de espécies de abelhas.

O gênero *Epicharis* Klug, 1807 é representado na região Neotropical desde o México até a província de Misiones da Argentina (Moure et al., 2012). No Brasil, espécies desse gênero estão registradas em praticamente todos os estados (Moure et al., 2012), alcançando alta riqueza em ecossistemas do bioma Cerrado (Mateus, 1998; Gaglianone, 2003; Gaglianone et al., 2011). Trata-se de um gênero de abelhas solitárias e coletoras de óleo floral pertencente à tribo Centridini. As fêmeas constroem seus ninhos no solo e podem formar agregações (Roubik & Michener, 1980; Hiller & Wittmann, 1994; Gaglianone, 2005; Rocha-Filho et al., 2008). Os estudos realizados com espécies desse gênero têm tido como foco principalmente a atividade

de nidificação, a arquitetura do ninho e os inimigos naturais. Os estudos sobre as plantas utilizadas como fonte de alimento para *Epicharis* indicam as famílias Leguminosae, Malpighiaceae, Malvaceae e Melastomataceae como principais fontes (Hiller & Wittmann, 1994; Gaglianone, 2005; Thiele & Inouye, 2007; Rocha-Filho et al., 2008). Informações sobre o uso de recursos alimentares por essas espécies são necessárias, especialmente se oriundas da análise polínica, metodologia que permite uma avaliação mais acurada do grau de especialização da espécie (Thiele & Inouye, 2007).

Nesse contexto, o objetivo deste capítulo é investigar a contribuição individual de fêmeas de duas populações de *Epicharis* (*Anepicharis*) *dejeanii* Lepeletier, 1841 do litoral paulista para a amplitude do nicho da espécie.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O estudo foi realizado no litoral do estado de São Paulo nos municípios de Cananéia (25°01'S; 47°55'W) e Bertioga (23°48'S; 46°02'W), que distam entre si cerca de 300 km (Figura 2), e onde agregações foram localizadas por P.C. Fernandes e G.D. Cordeiro, respectivamente. A vegetação dos dois municípios pertence ao bioma Mata Atlântica, apresentando desde mangues e restingas até morros cobertos por árvores de diversas espécies (Urbanetz, 2005) (Figura 3A). Apesar de estarem próximas à vegetação nativa, as áreas de estudo propriamente ditas – as duas agregações de *E. dejeanii* – estão inseridas nas áreas urbanas dos municípios, estando expostas diariamente à passagem de pedestres e/ou veículos (Figura 3B) e também a modificações da paisagem de seus arredores pela incorporação de espécies de plantas ornamentais.

O clima nos dois locais durante o verão é predominantemente quente e úmido. Em Cananéia, as coletas foram realizadas de novembro de 2012 a janeiro de 2013. Em Bertioga, as coletas foram feitas de dezembro de 2012 a fevereiro de 2013. Durante o desenvolvimento desse

trabalho, outras três agregações de *E. dejeanii* foram encontradas, sendo duas em Cananéia e uma no Guarujá, SP.

Figura 2. Localização dos municípios de Cananéia e Bertioga no litoral do estado de São Paulo (em amarelo), onde o estudo foi realizado. Os municípios distam entre si cerca de 300 km. (Fonte: Google Earth).

Figura 3. A. Vegetação de um morro em Cananéia, distante cerca de 500 m da agregação. B. Detalhe de uma entrada de ninho de *Epicharis dejeanii* reconstruída pela fêmea após a passagem de um veículo (Fotos: L.B. Faria).

2.2 Espécie estudada

Epicharis (Anepicharis) dejeanii Lepeletier, 1841 tem ampla distribuição, ocorrendo na Guiana Francesa e no Brasil, onde está presente desde a Amazônia ao Rio Grande do Sul (Moure et al., 2012) (Figura 4). O óleo floral parece ser utilizado tanto para o aprovisionamento das células de cria quanto para a sua construção e impermeabilização, sendo

oriundos de flores da família Malpighiaceae (Hiller & Wittmann, 1994). É uma espécie sazonal e univoltina, estando em atividade por cerca de dois meses do ano no Rio Grande do Sul (Hiller & Wittmann, 1994). Os machos, como em outras espécies de *Epicharis*, emergem antes que as fêmeas e patrulham a agregação, aguardando a emergência das mesmas.

Figura 4. Fêmea de *Epicharis dejeanii* escava solo em Cananéia (Foto: P.C. Fernandes).

As informações sobre as fontes de recursos visitadas por essa espécie são oriundas de trabalhos de observação direta das visitas das abelhas às flores (Pedro, 1994; Gaglianone, 2003) e do trabalho realizado com análise polínica em uma agregação da espécie no Rio Grande do Sul (Hiller & Wittmann, 1994).

2.3 Coleta de dados

2.3.1 Obtenção do material polínico da escopa de fêmeas de *E. dejeanii*

Fêmeas retornando aos seus respectivos ninhos eram coletadas com rede entomológica e transferidas para um recipiente plástico limpo com tampa que era acondicionado em uma caixa de isopor com gelo. Ali a fêmea permanecia até que cessasse seus movimentos pela diminuição da temperatura. Feito isso, a carga polínica de sua corbícula era retirada com o auxílio de um estilete e transferida para um eppendorf®, contendo 2 ml de álcool 70%, devidamente identificado com a data e horário da coleta. Depois desse procedimento, a fêmea era colocada no chão, de preferência em um local exposto ao sol, para que se aquecesse e readquirisse seus movimentos.

Essas coletas foram realizadas uma vez por mês (por 1 a 3 dias) das 8h às 12h, período de maior atividade nas agregações. É importante ressaltar que qualquer tipo de carga transportada pelas fêmeas foi coletada (predominantemente pólen, óleo ou ainda pólen com óleo) e que se atentou para que a mesma fêmea não fosse coletada duas vezes no mesmo dia, em dias consecutivos e, conseqüentemente, nem no mesmo mês. Para isso, apesar de as fêmeas não terem sido marcadas, a cada dia de coleta concentrou-se a coleta das fêmeas em regiões diferentes dentro da agregação. Sendo assim, neste estudo assume-se que cada carga provém de uma fêmea diferente. Para Cananéia, foram coletadas cargas polínicas de 15 fêmeas por mês, totalizando 45 cargas nos três meses de coleta. Para Bertioga, foram coletadas cargas polínicas de 8, 15 e 10 fêmeas por mês, respectivamente, totalizando 33 cargas nos três meses de coleta.

Em laboratório, o material polínico era transferido para um tubo Falcon com 4 ml de álcool 70% e macerado. Após esse processo, os tubos eram centrifugados, a parte líquida descartada e 4 ml de ácido acético eram adicionados. Depois de ao menos 24 horas, o procedimento de acetólise segundo Erdtman (1960) era realizado. A acetólise tem a finalidade de desintegrar o material citoplasmático dos grãos de pólen, deixando somente a sua exina intacta, o que facilita a observação de suas características morfológicas ao microscópio, permitindo uma identificação e/ou descrição mais acurada (Erdtman, 1960; Salgado-Labouriau, 1973; Silva et al., 2010).

Depois da acetólise, o material polínico era mantido em 4 ml de glicerina 50%. No momento da elaboração das lâminas, os tubos Falcon eram centrifugados por 10 min a 2.000 rpm e a glicerina descartada. Com um pequeno pedaço de gelatina de Kisser com cerca de 0,4 cm de lado espetado na ponta de um estilete, o material polínico era contatado. A gelatina com o material polínico era colocada sobre uma lâmina e, sobre ela, uma lamínula. Feito isso, a lâmina era colocada em uma chapa aquecedora a 65°C por tempo suficiente para a gelatina derreter. Usando a ponta de um espeto de madeira, o material era espalhado sob a lamínula. A

lâmina pronta era limpa com álcool absoluto e vedada com esmalte transparente. Foi feita uma lâmina para a carga polínica de cada fêmea coletada.

2.3.2 Observação e coleta de inimigos naturais

Inimigos naturais encontrados nas áreas de nidificação foram coletados com rede entomológica quando sobrevoavam a agregação, com tubos plásticos que obstruíam a entrada do ninho após a entrada da fêmea parasita e com pinças entomológicas quando o parasita estava no solo. Espécimes de *E. dejeanii* e dos seus inimigos naturais serão incorporados à coleção entomológica CAVS (Coleção de Abelhas e Vespas Solitárias) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) da Universidade de São Paulo (USP).

2.3.3 Levantamento florístico e elaboração da coleção de referência dos grãos de pólen

No dia anterior e/ou no dia posterior ao dia de coleta do material polínico, os arredores das agregações (no máximo até 500 m de distância da agregação) eram percorridos a fim de se fazer um levantamento das espécies de plantas em floração. Botões florais eram coletados para a elaboração da coleção de referência de grãos de pólen da área. As exsicatas obtidas serão incorporadas ao herbário SPFR da FFCLRP-USP. A identificação das plantas foi feita com o auxílio de L.C. Rocha-Filho, M. C. Mamede (Malpighiaceae) e R. Romero (Melastomataceae). O material polínico das plantas também passou pelas etapas de acetólise (Erdtman, 1960) e de elaboração de lâminas já descritas. Foram feitas três lâminas, vedadas com parafina, para cada planta amostrada. Todas as lâminas elaboradas neste estudo serão depositadas na Palinoteca do Laboratório de Palinoecologia da FFCLRP-USP.

2.3.4 Identificação dos grãos de pólen

As lâminas da coleção de referência dos grãos de pólen das plantas que ocorrem na área foram analisadas em um microscópio binocular do laboratório de Palinoecologia da FFCLRP-USP com aumento de até 2560 vezes. Com o programa LAS versão 3.8 e com a câmera

fotográfica acoplada ao microscópio foram obtidas imagens dos grãos de pólen de cada espécie de planta para a construção da base de referência.

A análise polínica inicia-se com a análise qualitativa. Para isso, em um primeiro momento, a lâmina toda era percorrida e os diferentes grãos de pólen contidos nela fotografados. Cada um desses grãos fotografados recebia um número (ex.: Tipo 1) e uma breve descrição não técnica (ex.: circular com poros grandes). Assim, os grãos eram comparados com a base de referência e, quando havia alguma semelhança, anotava-se o nome da suposta família.

Feita essa primeira triagem, o material fotografado e as lâminas foram examinados pela Profa. Dra. Cláudia Inês da Silva (Universidade Federal do Ceará (UFC)) que confirmava e/ou corrigia a identificação também consultando, além da base de referência da área, a coleção do laboratório de Palinoecologia e catálogos polínicos (Silva et al., 2010). Todas as identificações dos grãos de pólen permaneceram com a nomenclatura “Tipo”. Porém, nos resultados e na discussão, cada tipo será considerado como um indicador (*proxy*) de espécie de planta visitada.

Realizada a análise qualitativa, fez-se a análise quantitativa que consiste na contagem dos 400 primeiros grãos de cada lâmina (Montero & Tormo, 1990). Depois disso, somou-se a ocorrência dos grãos e calculou-se a porcentagem de ocorrência do determinado tipo polínico em relação ao total de grãos contados. Os tipos polínicos que tiveram uma porcentagem de ocorrência maior ou igual a 10% foram considerados importantes; aqueles com porcentagem entre 10% e 5% foram considerados fontes alimentares alternativas (Quiroz-Garcia et al., 2001) e, finalmente, aqueles com porcentagem de ocorrência igual ou inferior a 5% foram considerados como contaminantes (Cane & Sipes, 2006). É importante dizer que alguns tipos polínicos vistos na análise qualitativa não aparecem na análise quantitativa. Os resultados e discussão deste estudo se referirão aos grãos considerados na análise quantitativa.

2.4 Análise de dados

Os dados da análise polínica foram trabalhados em tabelas e gráficos com o Microsoft Excel 2010. Para a caracterização do nicho trófico da espécie, foram calculados os seguintes parâmetros:

- **Amplitude do nicho**: calculada pelo número de tipos polínicos que cada população da espécie de abelha coletou (S , riqueza) e pelo Índice de Diversidade de Shannon (H'), que considera a riqueza de tipos polínicos utilizados e o quanto que cada tipo foi utilizado (p_i , abundância):

$$[1] \quad H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

Onde:

S : número total de tipos polínicos usados na dieta da espécie de abelha (riqueza)

i : indica qual tipo polínico está sendo considerado, variando de 1 a S

$p_i = n_i / N$: proporção do número de grãos do tipo polínico i (n_i) em relação ao total de grãos contados para a espécie de abelha (N) (abundância)

$\ln$: logaritmo natural

Os resultados desse parâmetro calculado por H' foram estatisticamente comparados entre as populações de *E. dejeanii* de Cananéia e de Bertioiga pelo teste de Mann-Whitney (U). Foi utilizado o valor crítico para $\alpha=0,05$.

- **Número aparente de tipos polínicos utilizados** ($S_{aparente}$): expressa o número de tipos polínicos (espécies de plantas) mais importantes para a dieta da abelha:

$$[2] \quad S_{aparente} = e^{H'}$$

Onde:

H' : amplitude do nicho calculada pelo Índice de Diversidade de Shannon (com $\ln$)

e : número de Euler (=2,71828...)

- **Equitatividade:** indica se os tipos polínicos foram usados de forma irregular ou uniforme. Neste estudo, utilizou-se o Índice de Equitatividade de Pielou (J'), que varia de 0, quando a utilização dos tipos polínicos for irregular, a 1, quando os tipos polínicos foram utilizados uniformemente:

$$[3] \quad J' = H'/H_{\max}$$

Onde:

H' : amplitude do nicho calculada pelo Índice de Diversidade de Shannon

$H_{\max}$: logaritmo natural ($\ln$) do número total de tipos polínicos usados na dieta da espécie de abelha (S)

Os dados oriundos da análise polínica foram organizados em matrizes qualitativas (0=ausência da interação e 1=presença da interação) e quantitativas (porcentagem ou número bruto dos grãos de determinado tipo encontrado na contagem dos 400 primeiros grãos feita em cada amostra). Para facilitar a visualização das interações realizadas por cada indivíduo que contribuíram para o nicho trófico da espécie, foram elaboradas no programa R duas redes de interação quantitativas (uma para Cananéia e outra para Bertioga) entre as fêmeas de *E. dejeanii* e as espécies de planta representadas pelos tipos polínicos. Nas redes, foram compiladas as informações obtidas nos três meses em cada localidade. Os seguintes parâmetros foram, então, calculados para as redes:

- **Aninhamento:** indica se a dieta dos indivíduos mais especialistas está contida na dieta dos indivíduos mais generalistas (daqui em diante “mais especialistas”=especialistas e “mais generalistas=generalistas”). Foi calculado no programa ANINHADO pelo índice *NODF* (Almeida-Neto et al., 2008) que varia de 0, quando a rede não é aninhada a 100, quando a rede é perfeitamente aninhada. Para o cálculo desse índice, utilizou-se a matriz qualitativa. Foram simuladas 1000 matrizes aleatórias e calculados os valores de *NODF* para cada uma delas. Esse procedimento de Monte Carlo com 1000 aleatorizações foi feito usando-se o modelo nulo Ce

(modelo nulo 2 de Bascompte et al., 2003). A significância de *NODF* foi obtida ao se comparar o valor observado de *NODF* com essa distribuição de valores simulados. Foi utilizado o valor crítico para $\alpha=0,05$.

- **Modularidade:** indica se a rede é composta por módulos. Módulos, no caso deste estudo, seriam grupos formados por fêmeas e plantas que interagem mais entre si do que com o resto da rede ou com outros módulos. Foi calculada no programa MODULAR (Marquitti et al., 2013) pela estatística *M* (Newman & Girvan, 2004), otimizada pelo algoritmo *simulated annealing* (Guimerà & Amaral, 2005). Para esse cálculo, considerou-se os valores qualitativos. O valor de *M* varia de 0, quando a rede está dispersa a 1, quando a rede é formada por módulos. Foram geradas 100 matrizes aleatórias e calculadas a modularidade de cada uma delas. A significância de *M* foi obtida ao se comparar o valor observado de *M* com essa distribuição de valores simulados. Foi utilizado o valor crítico para $\alpha=0,05$.

Como os valores de *NODF* e *M* podem ser influenciados pelo tamanho da rede e, portanto, dificultar a comparação entre os valores obtidos, aplicou-se a eles uma padronização de efeito de tamanho (*Standardized Effect Size* - SES) (Ulrich & Gotelli, 2007) com o cálculo de **Z score** ($Z = (x - \mu) / \sigma$); x = valor observado do índice, μ = média dos valores do índice obtidos nas aleatorizações, σ = desvio padrão dos valores obtidos nas aleatorizações). Essa padronização aponta o número de desvios padrão que o índice observado está acima ou abaixo da média dos índices das matrizes simuladas (Gotelli & McCabe, 2002). Os valores maiores que zero indicam que o *NODF* ou o *M* observados foram maiores que as médias de *NODF* e *M* das matrizes simuladas; o contrário ocorre com valores menores que zero.

- **Grau de variação da dieta da população (*E*)** (Araújo et al., 2008; 2009): indica se as dietas dos indivíduos são idênticas ($E=0$) ou totalmente diferentes entre si ($E=1$). O cálculo de *E* e

procedimento de Monte Carlo com 1000 aleatorizações para se formar o cenário nulo e a ele comparar o valor observado de E e, assim, obter a significância de E para valor crítico de $\alpha=0,05$ foram feitos no programa DIETA1.0 (Araújo et al., 2008). Para esse cálculo utilizou-se a matriz de dados quantitativa.

$$[4] \quad E = 1 - \langle w_{ij} \rangle$$

Onde:

$\langle w_{ij} \rangle$: é a sobreposição média da dieta de pares de indivíduos.

- **Weighted clustering coefficient** (C_{ws}) (Araújo et al., 2008; 2009): C_{ws} varia de -1 a +1 e, para um determinado valor de E , os indivíduos podem variar continuamente pelo eixo dos recursos (Figura 1C), apresentando valores negativos, ou formar agrupamento de dietas (Figura 1D), apresentando valores positivos. A significância dos valores positivos e negativos de C_{ws} foi testada com um modelo nulo semelhante ao descrito para E . O cálculo de C_{ws} e os modelos nulos para obter sua significância foram feitos no programa DIETA1.0 (Araújo et al., 2008). Para esse cálculo utilizou-se a matriz de dados quantitativa.

3. Resultados

3.1 Descrição geral das agregações e atividade das abelhas

A agregação de Cananéia ocupava uma área de 475 m². A cobertura vegetal da área era composta predominantemente por gramíneas e por alguns indivíduos de *Hypochaeris* sp. (Asteraceae), de modo que grande parte da agregação permanecia exposta ao sol e algumas porções apresentavam o solo arenoso exposto (Figura 5). Dois machos de *E. dejeanii* foram observados se pendurando em indivíduos dessa espécie de planta com a mandíbula. A densidade de ninhos era de 7,6 entradas/m² ($\pm 4,27$; n=10). Segundo moradores e trabalhadores dos arredores da agregação, as atividades das abelhas começam em outubro e duram até janeiro. Ainda segundo eles, a agregação deve existir naquele local há mais de 10 anos. Os moradores

se referem a essas abelhas como “vrum-vrum” devido ao som que fazem sobrevoando os ninhos. Esse som foi mencionado por Roubik & Michener (1980) para uma agregação de *Epicharis zonata* Smith, 1854. Foram observadas algumas fêmeas mortas no chão da agregação nos três meses do estudo, mas não foi possível determinar a causa da morte.

Figura 5. A. Vista panorâmica da área de estudo em Cananéia. B. Detalhe da agregação: cada morrinho de areia é a entrada de um ninho. C. Indivíduos de *Hypochaeris* sp. (Asteraceae) presentes na agregação (Fotos: A: L.B. Faria; B e C: P.C. Fernandes).

Em Bertioga, a agregação está localizada às margens da praia e sua cobertura vegetal é composta por gramíneas altas, sendo que também há porções de solo arenoso exposto (Figura 6). Indivíduos de *Stigmaphyllon arenicola* C.E. Anderson (Malpighiaceae) foram encontrados na agregação em meio às entradas dos ninhos, mas, ainda assim, grande parte da agregação estava exposta ao sol.

Figura 6. A. Vista panorâmica da área de estudo em Bertioga. B. Detalhe da agregação: grama mais alta por entre os ninhos. Os pontos pretos (sendo um deles indicado pela seta) são as abelhas da espécie *Epicharis dejeanii* voando. C. Indivíduo de *Stigmaphyllon arenicola* C.E. Anderson (Malpighiaceae) presente na agregação (Fotos A e B: L.B Faria; C: G.D. Cordeiro).

As fêmeas mantinham suas atividades do nascer ao pôr-do-sol e pernoitavam em seus ninhos. Os machos foram observados chegando às agregações pela manhã e permanecendo até cerca de 13h. Eles patrulhavam a área da agregação voando em alta velocidade. Ao localizarem uma fêmea virgem recém-emergida, vários machos se concentravam sobre ela (Figura 7). Vários aglomerados de machos em uma fêmea foram observados, principalmente nos dois primeiros meses de coleta. Alguns machos chegavam a escavar a entrada dos ninhos à espera das fêmeas recém-emergentes para a cópula. Pouca atividade tanto de machos quanto de fêmeas foi observada nas agregações no terceiro mês de coleta.

Figura 7. Grupos de machos sobre fêmeas virgens recém-emergidas. Os machos apresentam as cerdas do terceiro par de pernas mais claras que àquelas das fêmeas. Fotos obtidas em novembro de 2012 em Cananéia. (Fotos: P.C. Fernandes e L.B. Faria).

As seguintes espécies de inimigos naturais foram amostradas nas proximidades da agregação de Bertioga. A saber:

- Abelhas cleptoparasitas:

Rhathymus ater (Smith, 1854): uma única fêmea dessa espécie foi coletada sobrevoando a agregação. Aparentemente as fêmeas de *E. dejeanii* não reagem à presença de fêmeas dessa espécie.

Mesoplia rufipes (Perty, 1833): foram coletadas duas fêmeas dessa espécie. As abelhas foram observadas entrando em dois ninhos da agregação.

- Vespa parasitoide (Mutillidae):

Hoplomutilla spinosa (Swederus, 1787) (Sphaerophthalminae): foram coletadas três fêmeas andando sobre a agregação e suas proximidades.

Traumatomutilla sp. (Sphaerophthalminae): foi coletada uma fêmea andando sobre a agregação.

Timulla sp. (Mutillinae): um macho foi coletado enquanto sobrevoa a agregação.

Em Cananéia, indivíduos de duas espécies de aves foram observados capturando abelhas em janeiro de 2013:

Suriri (*Tyrannus melancholicus* Vieillot, 1819 - Aves, Tyrannidae)

Quero-quero (*Vanellus chilensis* (Molina, 1782) - Aves, Charadriidae)

3.2 Caracterização do nicho trófico da espécie e individual

Nas 45 cargas analisadas quantitativamente para a agregação de Cananéia foram encontrados 24 tipos polínicos pertencentes a, pelo menos, 14 famílias botânicas (Anexo I). Nas 33 cargas analisadas quantitativamente para a agregação de Bertioga foram encontrados 20 tipos polínicos pertencentes a, pelo menos, 9 famílias botânicas (Anexo II).

As famílias com maior riqueza de tipos polínicos presentes nas amostras de Cananéia foram Myrtaceae (5) e Leguminosae (3) (Anexo I). Em Bertioga, essas famílias foram Melastomataceae e Myrtaceae, sendo que cada uma delas foi representada nas amostras por quatro tipos polínicos (Anexo II).

Quanto à amplitude do nicho calculada por H' , os valores obtidos não são diferentes entre si ($p > 0,05$). A equitatividade também foi semelhante entre as duas populações estudadas. Em ambas as populações, cerca de apenas cinco espécies foram consideradas como importantes na dieta dos imaturos, como demonstra o valor do $S_{aparente}$, e os recursos não são utilizados igualmente (Tabela 1).

Tabela 1. Parâmetros de nicho trófico calculados para as populações de *Epicharis dejeanii* estudadas nos municípios de Cananéia e Bertioga, litoral paulista. S = número total de tipos polínicos encontrados nas cargas polínicas (riqueza); H' = Índice de Diversidade de Shannon; $S_{aparente}$ = número aparente de tipos polínicos utilizados; J' = Índice de Equitatividade de Pielou.

	S	H'	$S_{aparente}$	J'
Cananéia	24	1,608	4,992	0,506
Bertioga	20	1,693	5,436	0,565

Os tipos polínicos considerados importantes, combinando os critérios de abundância maior ou igual a 10% com os da indicação pelo *S_{aparente}*, foram: *Tibouchina* (Melastomataceae), Melastomataceae sp1, *Byrsonima* (Malpighiaceae) e *Eugenia* sp1 (Myrtaceae) para Cananéia e *Tibouchina* (Melastomataceae), Myrtaceae sp1, Myrtaceae sp3, *Heteropterys* (Malpighiaceae) e Melastomataceae sp1 para Bertioiga (Anexo I; Anexo II).

O tipo polínico mais utilizado pelas abelhas nas duas populações foi o mesmo: *Tibouchina* (Melastomataceae). Esse tipo polínico foi a principal fonte de pólen para a espécie e seus grãos foram encontrados nos três meses de estudo.

A única família considerada fonte de óleo floral foi Malpighiaceae. Em Cananéia a família foi representada nas lâminas pelos tipos *Byrsonima* e *Malpighia* e em Bertioiga pelo tipo *Heteropterys*.

Em Cananéia, não foi observada nenhuma visita das abelhas às flores. Em um indivíduo de manacá-da-serra (*Tibouchina pulchra* (Cham.) Cogn., Melastomataceae) foi observada uma abelha muito semelhante a uma fêmea de *E. dejeanii*. Porém, como a árvore era muito alta, não foi possível uma identificação acurada e nem a coleta do indivíduo. Em Bertioiga, fêmeas de *E. dejeanii* visitaram flores de *Stigmaphyllon arenicola* (Malpighiaceae) para a coleta de óleo.

O número mínimo de tipos polínicos encontrados na carga polínica de uma fêmea foi um e o máximo sete (média geral= 3,23, n=78; média em Cananéia = 3,60, n=45; média em Bertioiga = 2,73, n=33) (Figura 8). Ainda assim, nas amostras com maior riqueza, normalmente houve predominância de um ou dois tipos polínicos (Anexo III e IV).

Figura 8. Número de amostras oriundas de fêmeas de *Epicharis dejeanii* retornando aos seus respectivos ninhos de acordo com a quantidade de tipos polínicos encontrados nas mesmas. As amostras foram obtidas em Cananéia (n=45) e Bertioga (n=33), litoral paulista.

Quanto à análise das redes de interação entre as fêmeas (indivíduos) e as plantas (representadas pelos tipos polínicos), observou-se o mesmo padrão para as duas localidades: as redes são aninhadas e não são modulares. Além disso, as dietas dos indivíduos são diferentes entre si, mas não formam agrupamentos e nem estão totalmente dispersas (Figuras 9 e 10; Tabela 2).

Tabela 2. Parâmetros calculados para as redes de interação entre fêmeas de *Epicharis dejeanii* e plantas em Cananéia e Bertioga. O * indica que os valores são significativos. Quanto mais altos os valores de *NODF* e *M*, mais aninhada ou modular é a rede, sendo que *NODF* varia de 0 a 100 e a *M* de 0 a 1. *NODF* e *M* estão acompanhados pelos seus *Z score*. Os parâmetros *E* e *Cws* medem a variação interindividual da dieta e agrupamento, respectivamente. *E* varia de 0 a 1 e valores mais altos indicam maior variação na dieta. *Cws* varia de -1 a +1 e valores negativos indicam dispersão e valores positivos indicam agrupamento de dietas.

	<i>NODF</i> *	<i>Z score</i>	Modularidade	<i>Z score</i>	<i>E</i> *	<i>Cws</i> *
Cananéia	40,05	6,655	0,356	-0,905	0,672	-0,069
Bertioga	31,72	3,825	0,423	-0,731	0,760	-0,023

Figura 9. Grafo bipartido representando quantitativamente as interações entre cada uma das 45 fêmeas de *Epicharis dejeanii* (representadas na coluna da direita) amostradas em Cananéia, SP, de novembro de 2012 a janeiro de 2013, com os 24 tipos polínicos (representados na coluna da esquerda) identificados em suas cargas polínicas. As abreviações dos tipos polínicos estão indicadas no Anexo I. A abreviação de cada uma das fêmeas é iniciada pela inicial do mês em que foi coletada. As linhas em cinza representam a interação e suas espessuras a proporção em que cada tipo polínico foi utilizado pela abelha.

Figura 10. Grafo bipartido representando quantitativamente as interações entre cada uma das 33 fêmeas de *Epicharis dejeanii* (representadas na coluna da direita) amostradas em Bertioga, SP, de dezembro de 2012 a fevereiro de 2013, com os 20 tipos polínicos (representados na coluna da esquerda) identificados em suas cargas polínicas. As abreviações dos tipos polínicos estão indicadas no Anexo II. A abreviação de cada uma das fêmeas é iniciada pela inicial do mês em que foi coletada. As linhas em cinza representam a interação e suas espessuras a proporção em que cada tipo polínico foi utilizado pela abelha.

4. Discussão

4.1 Caracterização do nicho trófico da espécie e individual

As coletas das cargas polínicas das fêmeas de *Epicharis dejeanii* ocorreram durante praticamente todo o período de atividades dessas abelhas em ambas as populações estudadas. Portanto, os resultados obtidos a partir da análise das cargas polínicas devem descrever bem o padrão de uso de recurso da espécie. A análise polínica das cargas transportadas por fêmeas de *E. dejeanii* retornando aos seus respectivos ninhos revelou que essas abelhas visitaram ao menos 24 plantas em Cananéia e 20 em Bertioga, de diferentes famílias botânicas. Porém, do total de plantas registradas nas amostras, apenas cerca de cinco tipos polínicos foram considerados importantes tanto pelo cálculo do $S_{aparente}$ quanto pela porcentagem de ocorrência dos grãos de pólen (somando-se os importantes e os alternativos). Esse uso irregular das fontes de recursos, indicando algum grau de seletividade pelas fêmeas, que faz com que o nicho trófico da espécie seja estreitado, foi registrado nas duas populações estudadas e parece ser, então, o padrão da espécie. Esse mesmo padrão, com diversos tipos polínicos nas amostras, mas com poucas fontes sendo intensamente exploradas, foi observado em três espécies de *Centris* (Centridini) no México (Quiroz-Garcia et al., 2001) e em diferentes espécies de Centridini no Cerrado (Rabelo, 2012).

As fontes consideradas importantes nos dois locais de estudo pertencem às mesmas três famílias botânicas: Melastomataceae, Myrtaceae e Malpighiaceae. Juntas essas famílias fornecem os três itens básicos para a alimentação dessas abelhas: pólen, néctar e óleo. Representantes da família Melastomataceae oferecem pólen e/ou néctar aos seus visitantes (Ramalho et al., 1990; Silva et al., 2010) e os da família Myrtaceae também (Silva & Pinheiro, 2007; Tiwari et al., 2010). Já os representantes das Malpighiaceae disponibilizam pólen e óleo (Silva et al., 2012).

Tanto em Cananéia quanto em Bertioga, durante os três meses de estudo, muitos indivíduos do manacá-da-serra (*Tibouchina pulchra* (Cham.) Cogn. Melastomataceae) estavam

em floração. Trata-se de uma planta arbórea que se destaca na paisagem pela floração em massa, formando um *display* visual que possivelmente facilita sua localização pelos visitantes. Além dessa espécie, indivíduos de *Tibouchina clavata* (Pers.) Wurdack (Melastomataceae), uma herbácea, também se encontravam floridos nos arredores de ambas agregações. Os grãos de pólen dessas duas espécies podem ter sido agrupados no tipo *Tibouchina*. Essas seriam fontes de recursos abundantes na paisagem para as abelhas. As espécies da família Melastomataceae apresentam anteras poricidas (Silva et al., 2010), mas as fêmeas de *Epicharis* utilizam a vibração para a coleta ativa de pólen nestas flores (Gaglianone, 2000).

A família Myrtaceae, além de ter tipos polínicos considerados importantes, foi uma das famílias com maior riqueza (com até cinco tipos polínicos pertencentes a ela dentre os 20 ou mais utilizados nas populações). Abelhas, de modo geral, usam com frequência recursos alimentares oriundos de plantas da família Myrtaceae, uma família botânica muito diversificada na região Neotropical (Ramalho et al., 1990). Plantas dessa família apresentam comumente flores com muitos estames e anteras com abertura longitudinal, expondo os grãos de pólen e, portanto, facilitando a visita das abelhas (Ferreira et al., 2010). No caso de plantas do gênero *Eugenia*, além dessas características, apresentam floração em massa, que também forma um *display* visual para os visitantes florais (Silva & Pinheiro, 2007).

Sendo assim, concentrar a coleta de recursos em fontes abundantes na paisagem, localizadas próximas aos ninhos e com bastante recurso disponível - o que é o caso das duas espécies de *Tibouchina*, por exemplo - pode ser energeticamente vantajoso para as abelhas, o que condiz com a teoria do forrageamento ótimo (MacArthur & Pianka, 1966). Outros fatores como a facilidade de acesso ao recurso (como o pólen em Myrtaceae) e a qualidade do recurso obtido (ex.: alto teor de proteína no caso de pólen) também podem explicar a alta frequência de visitas em determinadas espécies de plantas (Kleinert et al., 2009).

Em relação à Malpighiaceae, em Cananéia, foram encontrados grãos de pólen de ao menos duas espécies (tipos *Byrsonima* e *Malpighia*) nas amostras e em Bertioga apenas do tipo polínico *Heteropterys*. Porém, em Bertioga, observou-se as fêmeas visitando *Stigmaphyllon arenicola* (Malpighiaceae) para a coleta de óleo. Com isso, pode-se dizer que *E. dejeanii* coleta óleo de, ao menos, quatro espécies de Malpighiaceae no litoral paulista. Estudos sobre o gênero *Epicharis* indicam que a única fonte de óleo para abelhas desse gênero é Malpighiaceae (Hiller & Wittmann, 1994; Gaglianone, 2000; 2005; Thiele & Inouye, 2007; Rocha-Filho et al., 2008), o que também foi corroborado por este estudo. Plantas que oferecerem óleo, conforme já dito, são essenciais para o provisionamento e para a construção das células de cria para abelhas coletoras de óleo.

Essas três famílias – Melastomataceae, Myrtaceae e Malpighiaceae –, foram identificadas pela análise de cargas polínicas, de células de cria e de gotas de néctar de *E. dejeanii* no Rio Grande do Sul juntamente com Leguminosae e Malvaceae (*Luehea divaricata* Mart.). Essa última espécie foi apontada como principal fonte de pólen e néctar e duas espécies de Malpighiaceae como as únicas fontes de óleo (Hiller & Wittmann, 1994). Uma espécie da família Malvaceae (*Apeiba membranacea* Spruce ex Benth.) também foi apontada como principal fonte de pólen para *E. metatarsalis*, sendo a espécie de abelha classificada como oligolética (Thiele & Inouye, 2007). No presente estudo, apenas um tipo polínico da família Malvaceae foi encontrado nas amostras de Cananéia e em pequena porcentagem (0,02%). Isso indica que a preferência do gênero *Epicharis* por espécies da família Malvaceae como fonte de pólen e/ou néctar pode variar de acordo com a localidade, devido a diferenças na disponibilidade de fontes de recurso no ambiente.

É interessante notar que os tipos polínicos considerados importantes, além de serem abundantes quando ocorrem nas amostras, estão presentes na maioria delas e, inclusive, em amostras de meses diferentes. Mesmo nas fêmeas das fêmeas que apresentaram até 7 tipos

polínicos na escopa, 3 a 4 eram contaminantes ($\leq 5\%$, possíveis fontes de néctar ou óleo) e 2 a 3 eram tipos importantes para a espécie. Além disso, as 13 fêmeas que tiveram suas cargas consideradas monoflorais (Anexos III e IV) transportavam 100% do pólen de uma das espécies intensamente exploradas, pertencentes a uma daquelas três famílias. Isso indica que as fêmeas têm como preferidos os mesmos tipos polínicos. Esse fato ficou evidenciado nas duas populações amostradas quando se analisou o aninhamento das redes de interações: como os itens preferidos são compartilhados pelos indivíduos que compõem a população, a dieta dos indivíduos especialistas está contida na dieta dos generalistas.

Mas, porque nem todas as fêmeas (ou pelo menos a maioria) apresentaram carga monofloral com um dos tipos polínicos considerados importantes, uma vez que estes tipos eram abundantes no ambiente? As abelhas podem visitar, nas primeiras viagens de coleta de alimento do dia, diferentes fontes. Depois disso, elas tendem a concentrar suas coletas em uma determinada fonte, usualmente a mais rentável energeticamente. Se os recursos da fonte eleita se tornarem escassos, as abelhas podem fazer viagens como as primeiras do dia e eleger uma nova fonte para concentrar suas coletas (Heinrich, 1979). Sendo assim, é possível que as cargas que continham mais tipos polínicos fossem de fêmeas retornando de viagens de exploração de fontes de recursos na área.

Essa mudança da primeira fonte de recurso mais rentável para uma outra pode ser causada por competição e deve seguir um ranking que pode ou não variar entre os indivíduos de uma população, conforme modelos elaborados por Svanback e Bolnick (2005). No caso, conforme já dito, as fêmeas de *E. dejeanii* devem seguir o modelo de preferências compartilhadas uma vez que as redes de interação são aninhadas.

O fato de a paisagem floral em florestas neotropicais serem espacialmente e temporalmente heterogênea pode levar a uma diferença na dieta dos indivíduos (Smith et al., 2012). Aplicando isso ao presente estudo, como as fêmeas de *E. dejeanii* não marcam as fontes

para que fêmeas coespecíficas possam encontrar recursos de qualidade, como fazem algumas espécies de abelhas sociais (Jarau et al., 2003), é possível que fêmeas diferentes forrageiem em diferentes porções da paisagem, encontrando diferentes fontes de recursos.

O fato de alguns indivíduos se especializarem (especialização individual), mesmo que por determinado período de tempo, em uma determinada fonte de recurso pode estar relacionado com aprendizagem. Indivíduos de diferentes grupos animais tendem a mostrar certa constância na coleta de um recurso quando aprendem a obtê-lo da fonte (Araújo et al., 2009). Lewis (1986) mostrou que, para determinada espécie de borboleta, o tempo para encontrar néctar em um tipo de flor diminuía depois de algumas tentativas. Sendo assim, a experiência aumenta a eficiência de forrageamento, o que pode levar a uma especialização individual por um curto tempo (Araújo et al., 2009).

Araújo e colaboradores (2009) discutem implicações ecológicas dessa especialização individual para uma espécie de vespa que podem ser aplicadas ao forrageamento realizado pelas abelhas. Considerando que haja diminuição do tempo para se obter determinado recurso (viagens de coleta de alimento mais curtas), a fêmea fica menos tempo exposta a predadores. Além disso, é possível que haja maior número de células aprovisionadas ao longo da vida e menos chances de parasitismo pela fêmea retornar mais frequentemente ao ninho.

O fato de as populações de *E. dejenaii* serem compostas por indivíduos especialistas e generalistas é um forte indicador que as fêmeas não são ecologicamente equivalentes. Isso reforça a ideia de que trabalhos relacionados a nicho trófico de abelhas devem se atentar para as conclusões obtidas quando se estuda apenas o nicho trófico populacional (Bolnick et al., 2003).

4.2 Outras características das agregações

Hiller & Wittmann (1994) afirmam que há vários registros de espécies de *Epicharis* nidificando em solos arenosos e próximos a bancos de rios, como *E. metatarsalis* Friese, 1899

(Thiele & Inouye, 2007). Tanto as agregações estudadas quanto as outras três agregações de *E. dejeanii* que foram encontradas durante o desenvolvimento desse estudo (Figura 11) estão em solos arenosos e algumas são próximas a rios:

- Cananéia: Além da agregação estudada, há outra menor dentro da Associação dos Pescadores, à margem do rio que desemboca na Baía de Trapandé (Baía dos Golfinhos), e outra no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, também próxima a um rio que desemboca na Baía dos Golfinhos.
- Guarujá: baseando-se em relatos de G.D. Cordeiro e dos salva-vidas da base ao lado da agregação de Bertioga, foi encontrada uma agregação no campo de futebol da Praia Branca.

Figura 11. Outras agregações de *Epicharis dejeanii* encontradas durante o desenvolvimento deste trabalho. A. Agregação localizada nos fundos da Associação dos Pescadores, Cananéia, SP. B. Agregação localizada no Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. C. Abelhas voando na agregação do Parque Estadual da Ilha do Cardoso, Cananéia, SP. D. Agregação no campinho de futebol da Praia Branca, Guarujá, SP (Fotos B e C: P.C. Fernandes; A e D: L.B. Faria).

Outra característica recorrente entre todas as agregações é a presença da vespa-caçadora *Sphex* sp. (Sphecidae). Vários ninhos dessa espécie foram observados nas bordas da agregação

estudada em Cananéia e da agregação de Praia Branca. Esses animais são agressivos em relação à presença humana e parecem não atacar as abelhas da agregação (Figura 12).

Figura 12. A Cópula da vespa-caçadora registrada em novembro de 2012 em Cananéia. O macho apresenta as manchas brancas na frente (Foto: P.C. Fernandes). B. Indivíduo de *Epicharis dejeanii* morto próximo (indicado pela seta) à entrada do ninho da vespa-caçadora (Foto: L.B. Faria).

Em relação aos inimigos naturais, Hiller & Wittmann (1994) também observaram a espécie *Mesoplia rufipes* em ninhos de *E. dejeanii*. Esta espécie cleptoparasita também foi observada entrando em ninhos de *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Gaglianone, 2005) e *Epicharis bicolor* Smith, 1854 (Rocha-Filho et al., 2008), sendo que neste último foram registrados indivíduos que emergiram de células mantidas em laboratório. Com relação a *Rhathymus ater*, Hiller & Wittmann (1994) também relataram a presença dessa espécie na agregação. Porém no trabalho deles, ela foi citada como *R. niger* (Moure & Melo, 2012).

Quanto à *Hoplomutilla spinosa*, fêmeas também foram observadas na agregação de *Centris (Melacentris) conspersa* Mocsáry, 1899 na Ilha Anchieta em abril e maio de 2008 (Rocha-Filho, comunicação pessoal) e em ninhos de *Eulaema nigrita* (Apidae, Euglossini) (Mateus & Zucchi, 1999).

5. Conclusão

Com este trabalho conclui-se que as populações de *Epicharis dejeanii* estudadas são compostas por fêmeas com dietas variadas e a dieta das generalistas contém a dieta das especialistas. Com isso, as fêmeas parecem compartilhar o mesmo ranking de recursos

preferidos e exploram mais intensamente alguns poucos tipos polínicos, o que estreita o nicho trófico da espécie, resultando em um padrão semelhante ao observado na Figura 1B.

6. Estudos futuros

A estrutura genética da população das abelhas pertencentes às cinco agregações indicadas nesse estudo poderia ser analisada com base em marcadores microssatélites e mitocondriais. Desse modo, seria possível compreender se há estruturação genética entre as agregações ou se elas se comportam como uma única população (onde haveria fluxo gênico entre elas). Se os estudos indicarem a presença de estruturação, seria possível analisar se a diferença genética oscila de acordo com a distância geográfica, o que permitiria uma melhor compreensão sobre a colonização dessas áreas por *E. dejeanii*.

7. Referências bibliográficas

- Aleixo, K.P.; Faria, L.B.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2013. Pollen collected and foraging activities of *Frieseomelitta varia* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in an urban landscape. *Sociobiology* 60(3): 266-276.
- Almeida-Neto, M.; Guimarães, P.; Guimarães, P.R.; Loyola, R.D.; Ulrich, W. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- Araújo, M. S. & Gonzaga, M.O. 2007. Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61:1855–1863.
- Araújo, M.S.; Bolnick, D.I. & Layman, C.A. 2011. The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters* 14: 948–958.

- Araújo, M.S.; Martins, E.G.; Cruz, L.D.; Fernandes, F.R.; Linhares, A.X.; Reis, S.F. & Guimarães Jr., P.R. 2009. Nested diets: a novel pattern of individual-level resource use. *Oikos*. doi: 10.1111/j.1600-0706.2009.17624.x
- Araújo, M.S.; Guimarães Jr., P.R.; Svanback, R.; Pinheiro, A.; Guimarães, P.; Reis, S.F. & Bolnick, D.I. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* 89(7): 1981-1993.
- Bascompte, J.; Jordano, P.; Melián, C.J.; Olesen, J.M. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 9383-9387.
- Bolnick, D.I.; Svanback, R.; Fordyce, J.A., Yang, L.H.; Davis, J.M.; Hulsey, C.D. & Forister, M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* 161 (1): 1-28.
- Cane, J.H. & Sipes, S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: N.M. Waser; J. Ollerton (Eds.) *Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Erdtman, G. 1960. The acetolized method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561-564.
- Faria, L.B.; Aleixo, K.P.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2012. Foraging of *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae) in an urbanized area: seasonality in resource availability and visited plants. *Psyche*. doi:10.1155/2012/630628
- Ferreira, M.G.; Manente-Balestieri, F.C.D. & Balestieri, J.B.P. 2010. Pólen coletado por *Scaptotrigona depilis* (Moure) (Hymenoptera, Meliponini), na região de Dourados, Mato Grosso do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 54(2): 258–262.

- Gaglianone, M.C. 2000. Interações de *Epicharis* (Apidae, Centridini) e flores de Malpighiaceae em um ecossistema de Cerrado. Anais do IV Encontro sobre Abelhas. p. 246-252.
- Gaglianone, M.C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luiz Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In: G. A. R. Melo & I. Alves-dos-Santos, Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 Anos de Jesus Santiago Moure. Editora UNESC, Criciúma.
- Gaglianone, M.C. 2005. Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. Studies on Neotropical Fauna and Environment 40(3): 191-200.
- Gaglianone, M.C.; Aguiar, A.J.C.; Vivallo, F. & Alves dos Santos, I. 2011. Checklist das abelhas coletoras de óleos do Estado de São Paulo, Biota Neotropica 11: 1-10.
- Gotelli, N.J. & McCabe, D.J. 2002. Species co-occurrence: a meta-analysis of J.M. Diamond's assembly rules model. Ecology 83: 2091-2096.
- Guimerà, R. & Amaral, L.A.N. 2005. Functional cartography of complex metabolic networks. Nature 433(7028): 895-900.
- Heinrich, B. 1979. "Majoring" and "minoring" by foraging bumblebees, *Bombus vagans*: an experimental analysis. Ecology 60(2): 245-255.
- Hiller, B. & Wittmann, D. 1994. Seasonality, nesting biology and mating behavior of the oil-collecting bee *Epicharis dejeanii* (Anthophoridae, Centridini). Biociências 2: 107-124.
- Jarau, S.; Hrncir, M.; Schmidt, V.M.; Zucchi, R. & Barth, F.G. 2003. Effectiveness of recruitment behavior in stingless bees (Apidae, Meliponini). Insectes Sociaux 50 (4): 365-374.
- Kleinert, A. M. P.; Ramalho, M.; Cortopassi-Laurino, M.; Ribeiro, M. F. & Imperatriz-Fonseca, V. L. 2009. Abelhas sociais (Bombini, Apini, Meliponini). In: Panizzi, A.R.; Parra, J.R.P.

- (Eds.) Bioecologia e Nutrição de Insetos para o Manejo Integrado de Pragas. Editora Embrapa. pp. 373–426.
- Lewis, A.C. 1986. Memory constraints and flower choice in *Pieris rapae*. *Science* 232:863–865.
- MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. 1966. On optimal use of a patchy environment. *The American Naturalist*, 100 (916): 603-609.
- Marquitti, F.M.D.; Guimarães, P.R.; Pires, M.M.; Bittencourt, L.F. 2013. MODULAR: Software for the Autonomous Computation of Modularity in Large Network Sets. *Ecography*. Disponível em: <arXiv:1304.2917.>. Acessado em: out. 2013.
- Mateus, S. 1998. Abundância relativa, fenologia e visita às flores pelos Apoidea do Cerrado da Estação Ecológica de Jataí – Luiz Antônio – SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 165p.
- Mateus, S. & Zucchi, R. 1999. Total parasitismo por *Hoplomutilla spinosa* Swederus (Hymenoptera, Mutillidae) em relação a prováveis eto-espécies de *Eulaema nigrita* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Euglossinae). *Anais do XVII Encontro Brasileiro Anual de Etologia*. p. 60.
- Michener, C.D. 2007. *The Bees of the World*. 2ª edição. Baltimore, The Johns Hopkins University Press. 953p.
- Montero, I. & Tormo, R. 1990. Análisis polínico de mieles de cuatro zonas montañosas de Extremadura. *Nacional Asociación Palinologica Lengua Española* 5: 71-78.
- Moure, J. S. & Melo, G. A. R. 2012. Ericrocidini Cockerell & Atkins, 1902. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region – online version*. Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Acessado Mar/04/2014.

- Moure, J. S.; Melo, G. A. R. & Vivallo, F. 2012. Centridini Cockerell & Cockerell, 1901. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region – online version. Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Acessado Mar/04/2014.
- Newman, M.E.J.; Girvan, M. 2004. Finding and evaluating community structure in networks. *Physical Review E* 69(2): 026113.
- Pedro, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do Estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). *Anais do IX Encontro sobre Abelhas*. p.242.
- Quiroz-Garcia, D.L.; Martinez-Hernandez, E.; Palacios-Chavez, R. & Galindo-Miranda, N.E. 2001. Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees from Jalisco, Mexico. *Journal of the Kansas Entomological Society* 74(2): 61-69.
- Rabelo, L.S. 2012. Diversidade de fontes de pólen utilizadas por abelhas Centridini em áreas de Cerrado. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Uberlândia, Uberlândia. 84p.
- Ramalho, M.; Kleinert -Giovannini, K. & Imperatriz-Fonseca, V. L. 1990. Important bee plants for stingless bees (*Melipona* and *Trigonini*) and Africanized honeybees (*Apis mellifera*) in neotropical habitats: a review. *Apidologie* 21(5): 469–488.
- Rocha-Filho, L.C.; Krug, C.; Silva, C.I. & Garófalo, C.A. 2012. Floral resources used by Euglossini bees (Hymenoptera: Apidae) in Coastal Ecosystems of the Atlantic Forest. *Psyche*. doi 10.1155/2012/934951.
- Rocha-Filho, L.C.; Silva, C.I.; Gaglianone, M.C. & Augusto, S.C. 2008. Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis* (*Epicharis*) *bicolor* Smith, 1854 (Hymenoptera Apidae). *Tropical Zoology* 21: 227-242.

- Roubik, D.W. & Michener, C.D. 1980. The seasonal cycle and nests of *Epicharis zonata*, a bee whose cells are below the wet-season water table (Hymenoptera, Anthophoridae). *Biotropica* 12(1): 56-60.
- Salgado-Labouriau, M.L. 1973. Contribuição à palinologia dos cerrados. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro. 291p.
- Schlindwein, C. 2010. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee–plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 33: 46–59.
- Silva, A. L. G. & Pinheiro, M.C. B. 2007. Biologia floral e da polinização de quatro espécies de *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Acta Botanica Brasilica* 21(1): 235-247.
- Silva, C.I.; Araújo, G. & Oliveira, P.E.A.M. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 748-760.
- Silva, C.I.; Arista, M.; Ortiz, P.L.; Bauermann, S.G.; Evaldt, A.C.P. & Oliveira, P.E. 2010. Catálogo Polínico: Palinologia aplicada em estudos de conservação de abelhas do gênero *Xylocopa* no Triângulo Mineiro. EDUFU, Uberlândia. 154p.
- Smith, A.R.; Quintero, I.J.L.; Patiño, J.E.M.; Roubik, D.W. & Wcislo, W.T. 2012. Pollen use by *Megalopta* sweat bees in relation to resource availability in a tropical forest. *Ecological Entomology* 37: 309 – 317.
- Svanback, R. & Bolnick, D. 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: an optimal diet theory method. *Evolutionary Ecology Research* 7: 993–1012.
- Tiwari, P.; Tiwari, J.K. & Ballabha, R. 2010. Studies on sources of bee-forage for rock bee (*Apis dorsata* F.) from Garhwal Himalaya, India: A Melissopalynological Approach. *Nature and Science*. 8(6): 5-15.

- Tur, C.; Vigalondo, B.; Trojelsgaard, K; Olesen, J.M. & Traveset, A. 2013. Downscaling pollen– transport networks to the level of individuals. *Journal of Animal Ecology*. doi: 10.1111/1365-2656.12130.
- Thiele, R. & Inouye, B.D. 2007. Nesting biology, seasonality, and mating behavior of *Epicharis metatarsalis* (Hymenoptera: Apidae) in Northeastern Costa Rica. *Annals of the Entomological Society of America* 100(4):596-602.
- Tinker, M.T.; Guimarães Jr., P.R.; Novak, M.; Marquitti, F.M. D.; Bodkin, J.L.; Steadler, M.; Bentall, G. & Estes, J.A. 2012. Structure and mechanism of diet specialisation: testing models of individual variation in resource use with sea otters. *Ecology Letters* 15: 475–483.
- Ulrich, W. & Gotelli, N.J. 2007. Null model analysis of species nestedness patterns. *Ecology* 88: 1824-1831.
- Urbanetz, C. 2005. Estudos florísticos da floresta ombrófila densa atlântica da Fazenda Folha Larga, Cananéia, SP. Dissertação de Mestrado. Universidade Estadual de Campinas, Campinas. 106p.

Anexos

Anexo I. Lista dos tipos polínicos encontrados nas cargas polínicas de 45 fêmeas de *Epicharis dejeanii* em Cananéia, SP. % = porcentagem de ocorrência em relação ao total de grãos contados. As porcentagens em negrito são as maiores ou iguais a 10% e indicam os tipos polínicos considerados importantes. As porcentagens em cinza são as menores ou iguais a 5% e indicam tipos polínicos contaminantes. As porcentagens em preto e sem negrito indicam as fontes alimentares alternativas. Os tipos polínicos com os mesmos nomes no Anexo II não são iguais.

Nº	Abreviação	Família	Tipo	%
1	Thunbergia	Acanthaceae	<i>Thunbergia</i>	0.01
2	Mandevilla	Apocynaceae	<i>Mandevilla</i>	0.03
3	Handro	Bignoniaceae	<i>Handroanthus</i>	0.23
4	Costus	Costaceae	<i>Costus</i>	0.13
5	Indet_1	Indeterminado	Indeterminado 1	0.51
6	Indet_2	Indeterminado	Indeterminado 2	0.13
7	Indet_3	Indeterminado	Indeterminado 3	0.07
8	Andira	Leguminosae	<i>Andira</i>	2.95
9	Caj_cajan	Leguminosae	<i>Cajanus cajan</i>	0.29
10	Mimosa_cae	Leguminosae	<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	1.46
11	Byrsonima	Malpighiaceae	<i>Byrsonima</i>	12.38
12	Malpighia	Malpighiaceae	<i>Malpighia</i>	0.34
13	Malvaceae1	Malvaceae	Malvaceae sp1	0.02
14	Mela_sp1	Melastomataceae	Melastomataceae sp1	15.77
15	Tibouchina	Melastomataceae	<i>Tibouchina</i>	49.39
16	Eugenia_1	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp1	11.88
17	Eugenia_2	Myrtaceae	<i>Eugenia</i> sp2	0.23
18	Myrtaceae1	Myrtaceae	Myrtaceae sp1	2.42
19	Myrtaceae2	Myrtaceae	Myrtaceae sp2	0.14
20	Myrtaceae3	Myrtaceae	Myrtaceae sp3	0.04
21	Polyga	Polygalaceae	Polygalaceae sp1	0.01
22	Palicourea	Rubiaceae	<i>Palicourea</i>	0.01
23	Sapin	Sapindaceae	Sapindaceae sp1	0.11
24	Vochysia	Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	1.47
Soma da %				100
Total dos grãos contados				18000

Anexo II. Lista dos tipos polínicos encontrados nas cargas polínicas de 33 fêmeas de *Epicharis dejeanii* em Bertioga, SP. % = porcentagem de ocorrência em relação ao total de grãos contados. As porcentagens em negrito são as maiores ou iguais a 10% e indicam os tipos polínicos considerados importantes. As porcentagens em cinza são as menores ou iguais a 5% e indicam tipos polínicos contaminantes. As porcentagens em preto e sem negrito indicam as fontes alimentares alternativas. Os tipos polínicos com os mesmos nomes no Anexo I não são iguais.

Nº	Abreviação	Família	Tipo	%
1	Adenocalym	Bignoniaceae	<i>Adenocalymma</i>	0.28
2	Handro	Bignoniaceae	<i>Handroanthus</i>	0.02
3	Bromelia	Bromeliaceae	Bromeliaceae sp1	0.01
4	Indet_1	Indeterminado	Indeterminado 1	0.08
5	Indet_2	Indeterminado	Indeterminado 2	0.02
6	Indet_3	Indeterminado	Indeterminado 3	0.05
7	Indet_4	Indeterminado	Indeterminado 4	0.25
8	Centrosema	Leguminosae	<i>Centrosema</i>	0.07
9	Mimos_ cae	Leguminosae	<i>Mimosa caesalpinifolia</i>	0.08
10	Heteropter	Malpighiaceae	<i>Heteropterys</i>	9.59
11	Mela_sp1	Melastomataceae	Melastomataceae sp1	8.20
12	Mela_sp2	Melastomataceae	Melastomataceae sp2	2.27
13	Mela_sp3	Melastomataceae	Melastomataceae sp3	0.13
14	Tibouchina	Melastomataceae	<i>Tibouchina</i>	36.73
15	Eugenia	Myrtaceae	<i>Eugenia</i>	0.25
16	Myrtaceae1	Myrtaceae	Myrtaceae sp1	27.52
17	Myrtaceae2	Myrtaceae	Myrtaceae sp2	4.71
18	Myrtaceae3	Myrtaceae	Myrtaceae sp3	9.67
19	Passiflora	Passifloraceae	<i>Passiflora</i>	0.04
20	Vochysiace	Vochysiaceae	Vochysiaceae sp1	0.05
Soma da %				100
Total dos grãos contados				13200

Anexo III. Matriz representando quantitativamente as interações entre cada uma das 45 fêmeas de *Epicharis dejeanii* amostradas em Cananéia, SP, de novembro de 2012 a janeiro de 2013 (colunas), com os 24 tipos polínicos identificados em suas cargas polínicas (abreviações no Anexo I). A abreviação de cada uma das fêmeas é iniciada pela inicial do mês em que foi coletada. Em cada amostra (oriunda de uma fêmea) contou-se 400 grãos. Os valores de 1 a 20, que estão preenchidos com cinza, correspondem aos tipos polínicos contaminantes na amostra. Os valores maiores que 20, preenchidos com preto, indicam os tipos alternativos e importantes. Grau = número de interações que cada abelha ou “tipo polínico” realizou.

Tipos polínicos	N_7C	J_4C	J_15C	J_5C	J_29C	J_20C	N_8C	N_9C	N_16C	D_11K	D_13L	D_35C	J_18C	J_21C	N_11C	N_3C	D_12F	D_11J	J_11C	J_27C	J_12C	J_25C	N_6C	N_25C	N_5C	D_29C	D_VIF	D_23C	D_30V	D_34	J_30C	J_13C	N_13C	N_19C	N_20C	N_11C	N_26C	D_12C	D_25R	J_1C	N_15C	D_10C	D_23Q	D_6E	J_8C	Gr au
Tibouchina	278	0	180	86	65	355	336	358	265	110	2	298	315	41	40	278	85	385	152	0	0	287	389	0	397	397	391	0	10	372	286	200	122	397	0	391	397	0	0	25	400	400	0	400	0	35
Eugenia_1	1	72	25	269	95	6	0	0	0	5	1	29	0	254	0	0	0	13	215	50	0	10	0	0	0	2	0	251	370	27	0	0	0	0	0	0	0	43	0	0	0	400	0	0	20	
Mela_sp1	0	0	95	0	205	10	59	0	0	0	0	25	28	19	0	110	300	1	27	0	0	0	0	395	0	0	0	0	0	0	0	186	0	0	391	0	0	213	0	375	0	0	0	0	400	17
Malpighia	1	1	0	1	0	0	3	0	0	0	0	5	0	0	0	10	9	0	0	0	0	0	2	3	2	0	0	0	0	0	0	0	3	9	9	3	0	0	0	0	0	0	0	0	14	
Byrsonima	111	0	0	0	0	0	4	130	273	395	0	0	0	349	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	145	0	0	0	0	278	0	0	0	0	187	357	0	0	0	0	0	10	
Vochysia	1	90	7	16	0	3	0	0	0	0	0	0	0	85	0	0	0	0	6	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	41	14	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10		
Caj_caján	0	0	0	0	0	0	0	15	0	11	1	0	0	0	2	0	6	0	0	0	0	0	9	0	1	1	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	
Indet_1	0	0	0	15	9	0	0	0	0	0	0	43	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	20	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6		
Handro	7	0	0	0	0	0	0	22	0	0	0	0	0	0	9	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
Andira	0	165	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	306	16	27	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5		
Mimosa_cae	0	36	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	34	0	76	0	0	0	0	0	0	0	0	73	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5		
Mandevilla	1	0	0	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4		
Myrtaceae1	0	0	75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	359	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Eugenia_2	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3		
Myrtaceae2	0	0	3	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Sapin	0	0	0	0	9	0	0	1	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Costus	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Malvaceae1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Thunbergia	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Indet_2	0	23	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Indet_3	0	0	0	13	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Myrtaceae3	0	0	0	0	0	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Polyga	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Palicourea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Grau	7	7	7	6	6	6	5	5	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	4	4	4	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	

Anexo IV. Matriz representando quantitativamente as interações entre cada uma das 33 fêmeas de *Epicharis dejeanii* amostradas em Bertioga, SP, de dezembro de 2012 a fevereiro de 2013 (colunas), com os 20 tipos polínicos identificados em suas cargas polínicas (abreviações no Anexo II). A abreviação de cada uma das fêmeas é iniciada pela inicial do mês em que foi coletada. Em cada amostra (oriunda de uma fêmea) contou-se 400 grãos. Os valores de 1 a 20, que estão preenchidos com cinza, correspondem aos tipos polínicos contaminantes na amostra. Os valores maiores que 20, preenchidos com preto, indicam os tipos alternativos e importantes. Grau = número de interações que cada abelha ou “tipo polínico” realizou.

Tipos polínicos	F_6 B	D_1 B	D_5 B	D_9 B	D_12 B	J_55 B	D_7 B	D_17 B	J_13 B	F_1 B	F_5 B	D_15 B	J_8 B	F_4 B	D_11 B	J_31 B	J_56 B	J_57 B	J_73 B	J_75 B	F_2 B	F_3 B	F_11 B	F_15 B	FIL_9 B	J_12 B	J_9 B	J_17 B	J_22 B	J_33 B	J_71 B	J_77 B	F_9 B	Gra u	
Tibouchina	222	140	309	0	0	81	0	0	0	387	0	245	10	398	385	0	136	0	0	381	376	301	280	399	399	0	0	0	0	0	0	0	0	400	17
Heteropter	4	68	64	2	199	0	5	25	17	9	353	103	0	1	15	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	400	0	0	0	0	0	0	0	15	
Myrtaceae1	1	186	1	0	100	3	0	373	161	0	0	0	0	0	0	399	0	384	0	0	24	0	0	0	0	0	0	400	400	400	400	400	0	15	
Mela_sp1	170	0	0	0	63	300	0	0	100	0	14	52	0	0	0	0	264	0	0	0	0	0	120	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	
Myrtaceae3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	357	0	0	0	0	0	398	19	0	99	0	1	0	400	0	0	0	0	0	0	0	7	
Indet_4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	30	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Indet_1	0	2	0	7	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Mela_sp2	0	0	0	58	0	0	226	0	0	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Myrtaceae2	0	0	0	332	0	0	168	0	122	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Vochysiace	2	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	
Adenocalym	0	0	0	0	36	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Handro	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Passiflora	0	4	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
Bromelia	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Mimos_cae	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Centrosema	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Indet_3	0	0	0	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Mela_sp3	0	0	17	0	0	0	0	0	0	0		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Eugenia	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	33	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Indet_2	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
Grau	6	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	3	3	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1		

Capítulo 2 – Nicho trófico de três espécies de *Tetrapedia* Klug, 1810 (Hymenoptera, Apidae, Tetrapediini) com base no conteúdo alimentar das células de cria

Resumo

Recurso é tudo aquilo que o indivíduo consome e, assim, fica indisponível para outro indivíduo. Caso o recurso se torne escasso no ambiente, pode haver competição intra ou interespecífica. O objetivo desse estudo foi conhecer as fontes de recursos utilizadas na alimentação dos imaturos de três espécies simpátricas de *Tetrapedia* e caracterizar seus respectivos nichos tróficos (amplitude, equitatividade e sobreposição), considerando-se a disponibilidade de alimento no ambiente. Foram instalados ninhos-armadilhas (NA) na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, inserida no bioma Cerrado. Os NA foram inspecionados mensalmente de dezembro de 2012 a novembro de 2013 e os ocupados foram mantidos em laboratório até a emergência dos adultos. O conteúdo dos NA estabelecidos por *Tetrapedia curvitaris* (13), *T. diversipes* (16) e *T. rugulosa* (10) foi processado e, a partir do material de cada NA, uma lâmina foi elaborada. Pela análise polínica, foram identificados os tipos polínicos. Paralelamente a isso, um levantamento florístico e fenológico das espécies em floração foi realizado mensalmente, a fim de se conhecer a disponibilidade de alimento e de se elaborar uma coleção polínica da área. Houve maior disponibilidade de alimento e maior concentração da atividade de nidificação na estação chuvosa. As espécies de *Tetrapedia* utilizaram 48 tipos polínicos pertencentes a, pelo menos, 26 famílias botânicas. Mas, as três espécies concentraram suas coletas em, no máximo, três tipos polínicos, o que indica um uso preferencial de algumas fontes de recurso. O tipo polínico *Croton* (Euphorbiaceae), cuja planta oferece pólen e néctar, foi o mais importante na dieta das três espécies de abelhas. Malpighiaceae foi a única família utilizada como fonte de óleo. Foi detectada uma alta sobreposição de nicho entre as espécies, o que indica uma relativa redundância funcional. Porém, o compartilhamento de recursos se dá aparentemente sem competição.

Palavras-chave: ninho-armadilha, resíduo pós-emergencial, comunidade, Cerrado.

Abstract

Resource is everything that an individual consumes and, thus, is not available to another individual. If the resources become scarce in the environment, there may be intra- or interspecific competition. The aim of this study was to investigate the sources of resources used in the feeding of immature of three sympatric species of *Tetrapedia* and to characterize their trophic niches (width, evenness and overlap), considering the availability of food in the environment. Trap-nests (TN) were installed in “Estação Ecológica de Jataí”, Luiz Antônio, SP, Cerrado biome. The TN were inspected monthly from December 2012 to November 2013 and occupied ones were kept in the laboratory until emergence of adults. The content of TN established by *Tetrapedia curvitaris* (13), *T. diversipes* (16) and *T. rugulosa* (10) was processed and one slide per TN was made. By pollen analysis, the pollen types were identified. At the same time, a floristic and phenological survey of the species in bloom was performed monthly, in order to check the availability of food in the environment and to create a pollen collection of the area. A greater food availability and higher concentration of nesting activity occurred in the rainy season. *Tetrapedia* spp. used 48 pollen types belonging to, at least, 26 botanical families. But, the three species concentrated their activities at no more than three pollen types, which indicates an irregular use of food sources. The pollen type *Croton* (Euphorbiaceae), whose plant provides pollen and nectar, was the most important in the diet of the three species. Malpighiaceae family was the only source of oil. A high niche overlap among species was detected, indicating a relative functional redundancy. However, resource partitioning occurs apparently without competition.

Key-words: trap-nest, post-emergence residue, community, Cerrado.

1. Introdução

Recurso é tudo aquilo que o indivíduo consome. Isto inclui não somente alimento, mas também outros elementos que, uma vez adquiridos e usados, não estão mais disponíveis no ambiente para outro indivíduo usar, como por exemplo, uma toca (Begon et al., 2006). Nesse sentido, a quantidade de recursos disponíveis no ambiente diminui conforme sua utilização. Isso pode ter consequências ecológicas como a competição, caso os recursos se tornem escassos (Begon et al., 2006).

Considerando os extremos da classificação quanto ao uso dos recursos alimentares por abelhas, existem espécies generalistas e especialistas (Cane & Sipes, 2006). Generalistas são aquelas que se alimentam de uma diversidade de plantas (Cane & Sipes, 2006; Schlindwein, 2010), mas que podem apresentar preferências alimentares e um ranque de escolhas caso o alimento preferido não esteja disponível (Begon et al., 2006). Já as espécies especialistas, consomem alimentos oriundos de um grupo mais restrito de espécies, de um grupo de espécies relacionadas ou até de apenas uma espécie (Cane & Sipes, 2006; Schlindwein, 2010). A espécie de abelha especialista *Tetraglossula bigamica* (Strand, 1910), por exemplo, tem sua atividade diária e anual sincronizada com o período de floração de *Ludwigia elegans* (Camb.) Hara (Onagraceae), fonte de pólen e néctar para adultos e imaturos (Gimenes, 1997).

Levantamentos de visitantes florais indicam as abelhas do gênero *Tetrapedia* como especialistas (Schlindwein, 1998). Porém, trabalhos realizados com a análise polínica do material provisionado pelas abelhas, mostram um número maior de espécies de plantas visitadas por espécies de *Tetrapedia*, indicando que as mesmas podem ser generalistas (Siqueira-Neto et al., 2007; Coelho et al., 2010; Menezes et al., 2012; Rocha-Filho & Garófalo, 2012). Ainda assim, há alguns recursos alimentares que são comumente e/ou altamente explorados nas dietas de espécies desse gênero, o que indica algum grau de seletividade (Menezes et al., 2012).

Nesse contexto, o objetivo do presente estudo foi conhecer quais fontes de recursos são exploradas por fêmeas do gênero *Tetrapedia* para o provisionamento das células de cria em uma área de cerrado. Mais especificamente, objetivou-se determinar parâmetros de amplitude e sobreposição do nicho trófico de três espécies simpátricas desse gênero, a fim de se observar o grau de partição de recurso alimentar, considerando-se a disponibilidade de recursos ao longo de um ano.

2. Material e Métodos

2.1 Área de estudo

O presente estudo foi realizado na Estação Ecológica de Jataí (EEJ), localizada no município de Luiz Antônio, nordeste do estado de São Paulo (21°62'S, 47°80'W) e com área de 9.074 ha. A vegetação presente na área é composta por Floresta Estacional Semidecidual e diferentes fisionomias do Cerrado, de mata de galeria até cerradão, em diferentes estágios de regeneração (Gaglianone, 2005; Fundação Florestal, 2014). Na EEJ, a altitude varia de 500 a 800 m. Seu entorno é composto principalmente por cana-de-açúcar, seguido por silvicultura e citricultura (Fundação Florestal, 2014). Especificamente, o estudo foi feito nas proximidades das “Ruínas do Porto” e da “Cruz do Diogo”. Nesta porção da EEJ, há plantas características de cerrado e plantas que suportam solo úmido, pois estão próximas de onde costumava se formar a “Lagoa do Diogo” (Figura 1). O clima na região é caracterizado por duas estações: úmida, com altos índices de precipitação e as maiores temperaturas (outubro – março), e seca, com temperaturas mais amenas e pouca chuva (abril – setembro) (Figura 2).

Figura 1. Vistas da Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, onde o levantamento florístico e fenológico foi realizado. A. Uma das trilhas percorridas. B. Proximidades das “Ruínas do Porto”. C. Outra trilha percorrida. D. Proximidades da “Cruz do Diogo”. (Fotos: L.B. Faria).

Figura 2. Precipitação mensal (mm) e temperatura média mensal (°C) do município de Luiz Antônio, SP, de novembro de 2012 a novembro de 2013. (Fonte: Departamento de Agricultura de Luiz Antônio, SP).

2.2 Espécies estudadas

As espécies de abelhas estudadas pertencem ao gênero *Tetrapedia*, que tem distribuição na região Neotropical. São elas: *T. curvitaris* Friese, 1899 (registrada para os estados brasileiros do Espírito Santo e de São Paulo), *T. diversipes* Klug, 1810 (registrada para Argentina, Brasil, Paraguai e Costa Rica) e *T. rugulosa* Friese, 1899 (registrada para Brasil e Paraguai) (Moure, 2012) (Figura 3). Apesar do conhecimento que existe quanto a nidificações, arquitetura dos ninhos, sazonalidade e seus inimigos naturais (Camillo, 2000; 2005; Alves dos Santos et al., 2002), informações sobre as plantas utilizadas como recursos alimentares só existem para a espécie *T. diversipes* (Coelho et al., 2010; Menezes et al., 2012; Rocha-Filho & Garófalo, 2012).

Figura 3. Fêmea da espécie *Tetrapedia rugulosa* Friese, 1899 em vista frontal (A) e lateral (B). Comprimento total aproximado (CTA) = 13 mm. Largura da cabeça = 2,5 mm (Fotos: A. P. Hinojosa).

Espécies de *Tetrapedia* são solitárias, coletoras de óleo e as fêmeas usam esse recurso para alimentação da larva e impermeabilização das células de cria e do ninho (Alves dos Santos et al., 2006). Abelhas desse gênero nidificam em cavidades preexistentes em madeira (Michener et al., 1958; Camillo, 2000; 2005; Alves dos Santos et al., 2002), o que permite a obtenção de seus ninhos com o uso da metodologia de ninhos-armadilha (Camillo et al., 1995; Garófalo, 2008). Nesse caso, cria-se uma situação artificial de uma agregação de ninhos, concentrando as fêmeas em uma mesma área de forrageamento. Além disso, essa metodologia permite estudar os hábitos alimentares das abelhas por permitir acesso a grandes quantidades de pólen.

As espécies de *Tetrapedia* estão ativas em diversos meses do ano, havendo menos nidificação nos meses de inverno (Camillo, 2000). Além disso, são morfologicamente semelhantes, especialmente no que diz respeito às estruturas de coleta de óleo (Neff & Simpson, 1981; Alves dos Santos et al., 2006). Possuem tamanhos semelhantes entre si, com fêmeas de *T. curvitaris* e *T. rugulosa* sendo maiores que os machos das mesmas espécies (Camillo, 2005).

2.3 Coleta de dados

2.3.1 Obtenção de ninhos de *Tetrapedia*

Para obter ninhos de *Tetrapedia*, foram instalados, em novembro de 2012, dois ranchos (suportes de metal) distantes entre si 1 km e contendo ninhos-armadilha (NA). Cada rancho continha duas placas de madeiras e três tubos de PVC abertos em suas extremidades (Figura 4). As placas de madeira continham NA confeccionados com cartolina preta e fita adesiva transparente no formato de tubo, tendo uma extremidade aberta e outra fechada. Em uma das placas de madeira havia 44 NA com 0,8 cm de diâmetro por 8,5 cm de comprimento, denominados tubos grandes (TG). Na outra placa de madeira, havia 55 NA com 0,6 cm de diâmetro por 5,8 cm de comprimento, denominados tubos pequenos (TP). Cada um dos tubos de PVC continha, em média, 26 NA de bambu. Desses, 13 NA eram voltados para cada uma das extremidades do tubo de PVC. Os NA de bambu eram cortados a fim de que uma de suas extremidades estivesse aberta e a outra fechada pelo próprio nó do bambu e foram denominados tubos de bambu (TB). Os diâmetros dos TB eram variados por serem oriundos de caules com diferentes espessuras. Os ranchos foram protegidos do sol e da chuva por uma telha e continham um recipiente com água e óleo em sua base a fim de impedir o acesso de formigas aos NA.

Uma vez por mês, de dezembro de 2012 a novembro de 2013, os NA eram inspecionados com o auxílio de uma lanterna. Caso o NA estivesse ocupado e fechado, era removido do rancho e substituído por outro ninho vazio do mesmo tipo (TP, TG ou TB).

Figura 4. Um dos ranchos instalados na área de estudo na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. A. Placa de madeira com 55 ninhos-armadilha (NA) do menor tamanho e tubos de PVC contendo tubos de bambu. B. Placa de madeira com 44 NA do maior tamanho e a outra extremidade dos mesmos tubos de PVC contendo outros tubos de bambu. (Fotos: L.B. Faria).

2.3.2 Levantamento florístico e fenológico e elaboração da coleção de referência dos grãos de pólen

De novembro de 2012 (um mês antes da primeira inspeção aos ninhos) a outubro de 2013, uma vez ao mês, trilhas existentes nas proximidades dos ranchos foram percorridas, por no máximo 500 m a partir dos ranchos, buscando-se por indivíduos em floração (Figura 5). Durante a busca, permaneceu-se no caminho das trilhas, observando-se os indivíduos floridos, sem sair da mesma. Foram considerados todos os estratos segundo o hábito ou forma de vida das plantas: árvore, arbusto, erva ou liana (Silva et al., 2012). Quando um indivíduo florido era encontrado, era fotografado e dele coletados dois ramos contendo folhas e flores para a elaboração das exsicatas a serem depositadas no herbário SPFR (Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (FFCLRP) – USP) ou no herbário SPF (Instituto de Biociências (IB) – USP).

Figura 5. Localização dos ranchos 1 e 2 onde estavam os ninhos-armadilha dentro da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Os ranchos distam entre si 1 km. As linhas em vermelho indicam as trilhas percorridas mensalmente para o levantamento florístico e fenológico. (Fonte: Google Earth).

As fotos eram usadas para a elaboração de um guia de campo que auxiliava nas coletas posteriores. As exsicatas eram primeiramente triadas com o auxílio de K.P. Aleixo e L.C. Rocha-Filho. Feito isso, as exsicatas tiveram suas identificações confirmadas ou foram identificadas pelo curador do herbário SPFR, Prof. Dr. Milton Groppo. Exsicatas e fotos das plantas não identificadas eram enviadas para especialistas (*Forsteronia glabrescens* (Apocynaceae): I. Koch & C.P. Bruniera; Bignoniaceae: L.G. Lohmann; Convolvulaceae: R. Simão-Bianchini; Euphorbiaceae: I. Cordeiro; *Aegiphila verticillata* (Lamiaceae): P. Dodonov, P. Viana & J. Santos; Malpighiaceae: M. C. Mamede; Melastomataceae: R. Goldenberg; R. Romero; F.S. Meyer; Myrtaceae: M. Sobral; Orchidaceae: J.M. Robazzi; Rubiaceae: C.P. Bruniera & J. Amaral, Solanaceae: M.F. Agra; *Qualea grandiflora* (Vochysiaceae): G. Shimizu).

Dos indivíduos floridos encontrados, eram também coletados botões em pré-antese para que, de suas anteras, o pólen fosse obtido e a coleção de referência dos grãos de pólen das plantas que ocorrem na área fosse elaborada. As anteras desses botões passavam pelo procedimento de acetólise (Erdtman, 1960) e elaboração de lâminas já descrito no capítulo 1. Todas as lâminas elaboradas durante este estudo serão incorporadas à Palinoteca do Laboratório de Palinoecologia da FFCLRP-USP.

Depois de fotografar o indivíduo em floração, coletar ramos para a elaboração de exsicata e botões em pré-antese, era atribuída à espécie a qual o indivíduo pertencia um número. Num caderno de campo eram anotadas características da planta. Feito isso, os indivíduos em floração da espécie eram contados em cada ida a campo. Essa metodologia permite conhecer a disponibilidade de recursos florais para as abelhas a cada mês, possibilitando a identificação de períodos com mais ou menos recursos no ambiente (Faria et al., 2012; Aleixo, 2013; Castro, 2014).

Fazendo-se um levantamento das espécies de plantas com flor em todos os estratos, amostram-se plantas que não são usualmente polinizadas por abelhas, como é o caso das espécies da família Annonaceae, que são comumente polinizadas por besouros (Jurgens et al., 2000). Ainda assim, justifica-se o levantamento dessas espécies, pois as abelhas podem visitar plantas não melitófilas por engano ou ainda pilhar delas algum recurso floral, não sendo um visitante legítimo. Sendo assim, caso isso ocorresse, haveria o grão de pólen dessas espécies de planta na coleção de referência para a identificação.

É importante ressaltar também que no levantamento florístico foram incluídas espécies de plantas que foram amostradas em visitas a campo anteriores ou posteriores aos 12 meses de estudo e também algumas espécies que foram amostradas fora das trilhas usualmente percorridas. Apesar de estas plantas não terem tido seus indivíduos contabilizados, elas foram amostradas para a elaboração da coleção de referência de grãos de pólen da área.

Sobre o levantamento fenológico, é importante mencionar que há algumas espécies de lianas que são difíceis de serem identificadas e diferenciadas em campo por suas flores estarem muito altas, como as do gênero *Serjania* Mill. (Sapindaceae). Sendo assim, é possível que tenham sido contabilizados indivíduos de espécies diferentes como se fossem de uma mesma espécie.

2.3.3 Obtenção do material polínico

Os NA ocupados eram trazidos para o laboratório e mantidos a temperatura ambiente para que se aguardasse a emergência dos adultos. Para isso, os TP e TG eram colocados em tubos de ensaio pequenos vedados com fita adesiva. Na extremidade do TB era colocado um pedaço de mangueira transparente fechado com uma rolha. Os NA eram etiquetados quanto: ao tipo do NA (TP, TG ou TB), ao rancho (1 ou 2), data de coleta e eram também numerados. Ao emergir, os indivíduos eram sacrificados em câmara mortífera com acetato de etila, alfinetados, montados e etiquetados provisoriamente com informações sobre o NA do qual o adulto emergiu. Feito isso, os espécimes eram encaminhados para especialistas (L.C. Rocha-Filho, J.C. Serrano, P.S. Vilhena) para identificação. Caso nenhum adulto emergisse do NA cerca de quatro meses após a sua data de coleta, o NA era aberto. Caso houvesse algum indivíduo vivo, o NA era guardado. Caso contrário, a arquitetura do ninho e a presença de algum indivíduo morto eram observadas e, se possível, o gênero da abelha ocupante do NA era determinado. Os adultos que emergiram serão incorporados à coleção entomológica CAVS (Coleção de Abelhas e Vespas Solitárias) da Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto.

Ao determinar que o NA havia sido ocupado por *Tetrapedia*, através da identificação do(s) adulto(s) que emergiu(ram) ou pela arquitetura do ninho e a presença de fezes com formato cilíndrico característico, todo o seu conteúdo era retirado com o auxílio de uma espátula. Esse material poderia ser resíduo pós-emergencial (restos de alimento não consumido pela larva, fezes da larva e material de construção do ninho) ou material de construção

misturado com alimento larval que não foi consumido pelo indivíduo que morreu durante seu desenvolvimento. Esse conteúdo era colocado em um tubo Falcon com 4 ml de álcool 70% e macerado. Feito isso, o material passava pelas mesmas etapas já descritas no capítulo 1 em relação à acetólise (Erdtman, 1960) e à elaboração das lâminas. Foi feita uma lâmina, vedada com esmalte, para cada ninho-armadilha.

Tendo sido observado que nas primeiras lâminas elaboradas havia muita areia, o que dificultava o contato entre a lamínula e a lâmina e o que também rompia muitos grãos de pólen, começou-se a separar as fezes das larvas da areia antes de transferir o material para o tubo Falcon com 4 ml de álcool 70%.

2.3.4 Identificação dos grãos de pólen

A construção da base de referência com os grãos de pólen oriundos das plantas que ocorrem na área foi feita conforme já descrito no capítulo 1. A diferença é que nessa base de referência, foram incluídas também as respectivas fotos das flores. Esse material fotográfico será utilizado para a elaboração de um Catálogo Polínico do Cerrado (Silva et al., in prep.).

A análise polínica foi feita da mesma maneira que a descrita para o capítulo 1, contando também com a colaboração da Profa. Dra. Cláudia Inês da Silva (UFC). Primeiramente era feita a análise qualitativa dos tipos polínicos presentes nas lâminas e, posteriormente, fez-se a análise quantitativa contando-se os 400 primeiros grãos de cada lâmina e calculando-se a porcentagem de ocorrência de cada tipo polínico. Nas lâminas dos ninhos fundados por *Tetrapedia* spp. não foi feita a análise quantitativa. Os tipos polínicos que tiveram uma porcentagem de ocorrência maior ou igual a 10% foram considerados importantes; aqueles com porcentagem entre 10% e 5% foram considerados fontes alimentares alternativas (Quiroz-Garcia et al., 2001) e, finalmente, aqueles com porcentagem de ocorrência igual ou inferior a 5% foram considerados como contaminantes (Cane & Sipes, 2006).

2.4 Análise de dados

Os dados da ocupação dos NA por *Tetrapedia*, do levantamento florístico e fenológico e da análise polínica foram trabalhados em tabelas e gráficos com o Microsoft Excel 2010.

Foi realizado o teste de uniformidade de Rayleigh (Z) considerando os dados de fenologia de floração (para indivíduos e para espécies) a fim de se identificar a distribuição (uniforme ou sazonal) dos eventos “floração de indivíduos” e “floração de espécies” dentro do período de um ano e para a obtenção da data média da floração de indivíduos e de espécies. Esse teste e seu gráfico circular foram feitos no R (R Development Core Team, 2012) utilizando uma função desenvolvida por L.B. Faria (2012) (disponível em: http://ecologia.ib.usp.br/bie5782/doku.php?id=bie5782:05_curso_antigo:alunos2012:alunos:trabalho_final:leticiabf:start).

Para a caracterização do nicho trófico das espécies estudadas, foram calculados os seguintes parâmetros:

- **Amplitude do nicho:** indicada pelo número de tipos polínicos que cada população coletou (S , riqueza) e calculada pelo Índice de Diversidade de Shannon (H'), que considera a riqueza de tipos polínicos utilizados (S) e o quanto que cada tipo foi utilizado (p_i , abundância) (ver equação [1] do capítulo 1).

Os resultados desse parâmetro (H') foram estatisticamente comparados entre as espécies de *Tetrapedia* pelo teste de Mann-Whitney (U). Foi utilizado o valor crítico para $\alpha=0,05$.

- **Número aparente de tipos polínicos utilizados** ($S_{aparente}$): expressa o número de tipos polínicos (*proxy* de espécies de plantas) mais importantes para a dieta da população (ver equação [2] do capítulo 1).

- **Equitatividade:** indica se os tipos polínicos foram usados de forma irregular ou uniforme pela população. Neste estudo, utilizou-se o Índice de Equitatividade de Pielou (J'), que varia de 0,

quando a utilização dos tipos polínicos for irregular, a 1, quando os tipos polínicos foram utilizados uniformemente (ver equação [3] do capítulo 1).

- **Sobreposição do nicho:** para esse cálculo foi usado o Índice de Pianka (O_{jk}) e o Índice de Similaridade Percentual (PS_{jk}). O O_{jk} varia de 0, quando não há sobreposição alguma, a 1, quando há sobreposição total entre os nichos tróficos das duas espécies consideradas no cálculo. Esse índice, que foi calculado pelo programa EcoSim, considera apenas a **ocorrência** do tipo polínico na dieta da espécie de abelha:

$$[1] \quad O_{jk} = \frac{\sum p_{ij} p_{ik}}{\sqrt{\sum p_{ij}^2 \sum p_{ik}^2}}$$

Onde:

p_{ij} : representa a ocorrência do tipo polínico i na dieta da espécie de abelha j

p_{ik} : representa a ocorrência do tipo polínico i na dieta da espécie de abelha k

$\sum$: somatórias que consideram os valores relativos ao tipo polínico 1 até o tipo polínico S .

Da mesma forma, o PS_{jk} , varia de 0, quando não há sobreposição alguma, a 1, quando há sobreposição total entre os nichos tróficos das duas espécies consideradas no cálculo. Esse índice considera a **abundância** do tipo polínico na dieta da espécie de abelha:

$$[2] \quad PS_{jk} = \sum_{i=1}^S \min(p_{ij}, p_{ik})$$

Onde:

p_{ij} : proporção do tipo polínico i na dieta da espécie de abelha j

p_{ik} : proporção do tipo polínico i na dieta da espécie de abelha k

3. Resultados

3.1 Nidificação das espécies de *Tetrapedia*

Fêmeas de pelo menos três espécies de *Tetrapedia* ocuparam os NA e fundaram 66 ninhos: 13 de *T. curvitaris*, 16 de *T. diversipes*, 10 de *T. rugulosa* e 27 de *T. spp.* (Tabela 1). Os ninhos de *Tetrapedia* spp. são aqueles dos quais nenhum indivíduo emergiu e, portanto, não foi possível identificar a espécie. Mas, pela arquitetura do ninho e pela presença das fezes características, foi possível saber que se tratava de um ninho de alguma espécie do gênero *Tetrapedia* (poderia ser uma das três espécies amostradas ou ainda outra(s) espécie(s) do gênero).

Dos 66 ninhos construídos, 46 foram obtidos do rancho 1 e 20 do rancho 2. As fêmeas utilizaram apenas os tubos de cartolina para construírem seus ninhos (TP e TG), não havendo nidificação no bambu (TB). *Tetrapedia diversipes* foi a única espécie que nidificou apenas em TP. Os ninhos de *T. curvitaris*, *T. rugulosa* e *T. spp.* foram estabelecidos tanto em TP quanto em TG (Tabela 1).

Tabela 1. Número de ninhos-armadilha (NA) ocupados por espécies de *Tetrapedia* por rancho e por tipo de NA, de dezembro de 2012 a novembro de 2013, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. TP = tubo pequeno (com 0,6 cm de diâmetro por 5,8 cm de comprimento); TG = tubo grande (com 0,8 cm de diâmetro por 8,5 cm de comprimento).

Espécie	Rancho 1		Rancho 2		Total
	TP	TG	TP	TG	
<i>Tetrapedia curvitaris</i> Friese, 1899	1	7		5	13
<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug, 1810	15		1		16
<i>Tetrapedia rugulosa</i> Friese, 1899	1	7	2		10
<i>Tetrapedia</i> spp.	5	10	1	11	27
Total parcial	22	24	4	16	
Total	46		20		66

As abelhas ocuparam as armadilhas ao longo de todo o ano com exceção dos meses de junho e setembro de 2013. Os meses com mais ninhos ocupados foram março e abril, com 17 e 19 ninhos, respectivamente (Figura 6). *Tetrapedia curvitaris* foi a espécie com ninhos

construídos em mais meses do ano (seis meses). Fêmeas de *T. rugulosa* construíram ninhos principalmente em março e *T. diversipes* entre dezembro e abril, sem interrupção (Figura 6; Tabela 2).

Figura 6. Número de ninhos-armadilha (NA) ocupados por espécies de *Tetrapedia*, de dezembro de 2012 a novembro de 2013, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP.

Tabela 2. Período de atividade das espécies de *Tetrapedia* indicado pelo número de ninhos-armadilha (NA) ocupados de dezembro de 2012 a novembro de 2013, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP.

Espécie	2012	2013											
	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	nov	
<i>Tetrapedia curvitaris</i> Frieze, 1899			1	5	1	1		1				4	
<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug, 1810	1	1	5	2	7								
<i>Tetrapedia rugulosa</i> Frieze, 1899			1	8					1				
<i>Tetrapedia</i> spp.	4		2	2	11	3			1		4		

3.2 Disponibilidade de recurso

Durante o trabalho foram amostradas 168 espécies de plantas pertencentes a 48 famílias botânicas (Anexo I). Leguminosae foi a família mais rica com 25 espécies, seguida por Asteraceae (14) e Bignoniaceae (14), Malpighiaceae (12) e Rubiaceae (10) (Figura 7).

Figura 7. Número de espécies de plantas das nove famílias botânicas mais ricas amostradas nas trilhas percorridas na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, de novembro de 2012 a outubro de 2013.

Durante os 12 meses de estudo indivíduos de diferentes espécies floresceram na área (Anexo I). Apesar disso, a disponibilidade de recurso alimentar ao longo do ano não foi uniforme. Ou seja, o número de espécies e de indivíduos em floração foi sazonal ($p_{\text{esp}} < 0,001$; $p_{\text{ind}} < 0,001$), concentrando-se na estação chuvosa, principalmente nos meses de janeiro e fevereiro. Apesar desta sazonalidade, ambos os eventos (“floração de indivíduos” e “floração de espécies”) foram pouco concentrados em suas datas médias (janeiro e fevereiro, respectivamente; $r_{\text{esp}} = 0,121$, $r_{\text{ind}} = 0,207$) (Figura 8).

Figura 8. Distribuição circular do número de espécies (A) e do número de indivíduos (B) em floração de novembro de 2012 a outubro de 2013, nas trilhas percorridas na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. A seta em vermelho aponta a data média do evento (em A=jan; em B=fev) e seu comprimento, que varia de 0 a 1, indica a concentração do evento na sua data média. jan= janeiro, fev=fevereiro, mar=março... dez=dezembro.

3.3 Fontes de recursos utilizadas por *Tetrapedia* spp.

Nos 66 ninhos analisados qualitativamente foram encontrados 48 tipos polínicos pertencentes a, pelo menos, 26 famílias botânicas (Anexo II). Assumindo que esses 48 tipos polínicos correspondam a 48 espécies de plantas, esse número indica que as abelhas utilizaram apenas 28,57% do total de espécies de plantas amostradas em floração na área percorrida para o levantamento florístico e fenológico.

O tipo polínico mais frequente foi *Croton* (Euphorbiaceae), presente em 54 das 66 lâminas analisadas (Figura 9). Esta planta foi a principal fonte de pólen para as espécies de *Tetrapedia* e seus grãos foram encontrados nos ninhos coletados durante todo o ano com exceção de Agosto.

A única família considerada fonte de óleo floral foi Malpighiaceae, sendo representada nas lâminas principalmente pelos grãos dos tipos *Heteropterys*, *Byrsonima intermedia* e *Stigmaphyllon*. Para a obtenção de néctar, as abelhas visitaram diversas plantas, destacando-se os seguintes tipos polínicos: *Croton*, *Serjania perulacea* e *Polygalaceae* (Figura 9).

As famílias com maior número de tipos polínicos presentes nas amostras foram Leguminosae (9), Malpighiaceae (6) e Euphorbiaceae (3) (Anexo II).

Figura 9. Número de amostras em que cada um dos 48 tipos polínicos foi encontrado, de acordo com a espécie de *Tetrapedia*. As amostras, oriundas de ninhos-armadilha, foram obtidas na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, de novembro de 2012 a outubro de 2013.

O número mínimo de tipos polínicos em um ninho foi dois e o máximo foi 11 (média = 5,75) (Figura 10).

Figura 10. Número de tipos polínicos encontrados nas 66 amostras analisadas de acordo com a espécie de *Tetrapedia*. As amostras, oriundas de ninhos-armadilha, foram obtidas na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, de novembro de 2012 a outubro de 2013.

3.4 Caracterização do nicho trófico das três espécies de *Tetrapedia*

Dos ninhos de *T. curvitaris*, *T. diversipes* e *T. rugulosa* analisados quantitativamente (39), observou-se que os tipos polínicos considerados importantes, seguindo o critério de abundância maior ou igual a 10%, foram: *Croton*, *Dalechampia* e *Serjania perulacea*. Os tipos considerados fontes alimentares alternativas (com abundância entre 5 e 10%) foram: *Byrsonima intermedia*, *Miconia fallax*, Myrtaceae e *Ludwigia* (Anexo III).

Considerando-se o nicho trófico de cada espécie ao longo do ano, observa-se que *T. diversipes* apresentou em sua dieta 30 espécies de plantas e *T. curvitaris* obteve os recursos alimentares em 21. Quanto à amplitude do nicho calculada por H' , os valores obtidos para as três espécies variaram de 0,962 para *T. diversipes* a 1,634 para *T. curvitaris* (Tabela 3) e não são diferentes entre si ($p > 0,05$).

Em relação à equitatividade, pode-se observar que *T. diversipes* e *T. rugulosa* foram as espécies que utilizaram seus recursos de forma mais irregular (Tabela 3), concentrando o seu forrageio em *Croton*.

O *S_{aparente}* mostrou que até cinco espécies de plantas foram consideradas importantes para a dieta de cada espécie de *Tetrapedia* (Tabela 3). A espécie mais explorada foi *Croton* (Euphorbiaceae). Para *T. curvitaris*, além de *Croton*, que correspondeu a 53,58% de sua dieta, *Serjania perulacea* (Sapindaceae) (11,27%), *Dalechampia* (Euphorbiaceae) (10,02%), Myrtaceae (8,75%) e *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) (6,43%) compõem as cinco espécies mais importantes. Para *T. diversipes*, *Croton* correspondeu a quase 80% da dieta, sendo seguido por *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae) (6,06%) e por *Ludwigia* (Onagraceae) (3,40%). Finalmente, para *T. rugulosa*, *Croton* correspondeu a 77,1% da dieta, sendo seguido por *Ludwigia* (Onagraceae) (9,5%) e *Miconia fallax* (Melastomataceae) (5,08%) (Anexo II).

Quanto à sobreposição de nicho, tanto considerando *PS_{jk}* quanto *O_{jk}*, os valores entre as espécies foram elevados, sendo todos superiores a 0,598 e os maiores observados entre *T. diversipes* e *T. rugulosa* (Tabela 3).

Tabela 3. Parâmetros calculados para a caracterização do nicho trófico das espécies do gênero *Tetrapedia* que ocuparam os ninhos-armadilha de dezembro de 2012 a novembro de 2013, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. *S* = número total de tipos polínicos encontrados no provisionamento da espécie de abelha (riqueza); *H'* = Índice de Diversidade de Shannon; *S_{ap}* = *S_{aparente}*, número aparente de tipos polínicos utilizados; *J'* = Índice de Equitatividade de Pielou; *PS_{jk}* = Índice de Similaridade Percentual; *O_{jk}* = Índice de Pianka. *T.c* = *Tetrapedia curvitaris*; *T.d* = *T. diversipes*; *T.r* = *T. rugulosa*; *T.spp.* = *Tetrapedia* spp..

Espécies	Amplitude		Equitatividade		Sobreposição				
					<i>PS_{jk}</i> (abundância)		<i>O_{jk}</i> (ocorrência)		
	<i>S</i>	<i>H'</i>	<i>Sap</i>	<i>J'</i>	<i>T.d</i>	<i>T.r</i>	<i>T.d</i>	<i>T.r</i>	<i>T.spp.</i>
<i>T.c</i>	21	1,634	5,125	0,537	0,631	0,598	0,637	0,672	0,627
<i>T.d</i>	30	0,962	2,618	0,283		0,835		0,703	0,648
<i>T.r</i>	27	0,989	2,688	0,300					0,683
<i>T.spp.</i>	35								

Os valores de amplitude, equitatividade e sobreposição do nicho trófico das três espécies oscilaram ao longo do ano (Tabelas 4 e 5; Figura 11), indicando a importância do fator temporal

ao se considerar esses parâmetros. Além disso, é importante ressaltar que se deve observar o número de amostras analisadas a cada mês para a elaboração dos cálculos de parâmetros do nicho trófico (Figura 6).

Quando indicada pelo número de plantas (S), a amplitude de nicho foi menor no mês de julho acompanhada também pelo menor índice de diversidade (H'). Os maiores valores de riqueza ocorreram em março e fevereiro, quando as espécies de *Tetrapedia* utilizaram entre 6 (*T. curvitaris*) a 19 (*T. diversipes*) espécies vegetais (Tabela 4).

A equitatividade mensal variou de 0,045 a 0,920 para *T. curvitaris*, de 0,104 a 0,506 para *T. diversipes* e de 0,195 a 0,405 para *T. rugulosa* (Tabela 4). A figura 11 mostra melhor a variação do valor desses parâmetros ao longo do ano.

Tabela 4. Parâmetros calculados mensalmente para a caracterização do nicho trófico das espécies do gênero *Tetrapedia* que ocuparam os ninhos-armadilha de dezembro de 2012 a novembro de 2013, na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. S = número total de tipos polínicos usados na dieta da espécie de abelha (riqueza); H' = Índice de Diversidade de Shannon; J' = Índice de Equitatividade de Pielou; T.c = *Tetrapedia curvitaris*; T.d = *T. diversipes*; T.r = *T. rugulosa*; T.spp. = *Tetrapedia* spp; jan= janeiro, fev=fevereiro, mar=março... dez=dezembro.

Meses	Amplitude				Equitatividade					
	S				H'			J'		
	T.c	T.d	T.r	T.spp.	T.c	T.d	T.r	T.c	T.d	T.r
dez	-	7	-	8	-	0,202	-	-	0,104	-
jan	-	8	-	-	-	1,053	-	-	0,506	-
fev	6	19	11	9	0,114	0,591	0,970	0,064	0,201	0,405
mar	11	9	21	15	0,759	0,593	0,593	0,317	0,270	0,195
abr	5	13	-	19	0,872	0,637	-	0,542	0,249	-
mai	6	-	-	10	1,649	-	-	0,920	-	-
jun	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
jul	2	-	-	-	0,031	-	-	0,045	-	-
ago	-	-	8	6	-	-	0,821	-	-	0,395
set	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
out	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-
nov	11	-	-	-	1,793	-	-	0,748	-	-

Figura 11. Valores mensais dos parâmetros do nicho trófico para *Tetrapedia curvitaris*, *T. diversipes*, *T. rugulosa* e *T. spp.*. A. Número de plantas visitadas (S). B. Índice de Diversidade de Shannon (H'). C. Equitatividade (J').

Quando se observa a sobreposição de nicho nos meses em que mais de uma espécie esteve em atividade, é possível notar que os maiores valores foram obtidos, majoritariamente, quando calculados considerando-se a abundância. Nos meses em que as três espécies estudadas estavam ativas, os valores de PS_{jk} foram maiores que 0,720 (Tabela 5).

Tabela 5. Parâmetros de sobreposição de nicho calculados nos seis meses em que houve atividade de mais de uma espécie do gênero *Tetrapedia* na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, considerando-se o período de dezembro de 2012 a novembro de 2013. PS_{jk} = Índice de Similaridade Percentual; O_{jk} = Índice de Pianka; T.c = *Tetrapedia curvitaris*; T.d = *T. diversipes*; T.r = *T. rugulosa*; T. spp. = *Tetrapedia* spp; dez=dezembro, fev=fevereiro, mar=março, abri=abril, mai=maio, ago=agosto.

Meses	Espécies		Sobreposição				
			PS_{jk} (abundância)		O_{jk} (ocorrência)		
			T.d	T.r	T.d	T.r	T.spp
dez	T.c	-	-	-	-	-	-
	T.d	-	-	-	-	-	0,802
	T.r	-	-	-	-	-	-
fev	T.c	0,878	0,720	0,468	0,123	0,272	
	T.d	-	0,730	-	0,484	0,535	
	T.r	-	-	-	-	0,603	
mar	T.c	0,789	0,800	0,316	0,483	0,245	
	T.d	-	0,854	-	0,436	0,430	
	T.r	-	-	-	-	0,507	
abr	T.c	0,115	-	0,453	-	0,468	
	T.d	-	-	-	-	0,468	
	T.r	-	-	-	-	-	
mai	T.c	-	-	-	-	0,774	
	T.d	-	-	-	-	-	
	T.r	-	-	-	-	-	
ago	T.c	-	-	-	-	-	
	T.d	-	-	-	-	-	
	T.r	-	-	-	-	0,433	

4. Discussão

4.1 Fontes de recursos utilizadas por espécies de *Tetrapedia* e caracterização do nicho trófico

A análise polínica do material residual de ninhos das espécies de *Tetrapedia* na EEJ revelou que essas abelhas visitaram ao menos 48 espécies de plantas para a obtenção de recursos para sua prole. Isso indica que as abelhas são generalistas, mas apresentaram certa seletividade ao utilizarem apenas 28,57% das espécies de plantas que estavam oferecendo recurso floral na área. Ao se analisar o número de espécies importantes na dieta das abelhas, a seletividade em relação às plantas utilizadas fica ainda mais evidente: apenas três a cinco espécies de plantas

são consideradas importantes na dieta dos imaturos de cada espécie de abelha. Muitas das outras fontes, devem oferecer principalmente néctar. Esse recurso não varia muito qualitativamente entre as espécies de plantas que o produz, e diversas fontes podem ser visitadas para a obtenção do néctar (Eickwort & Ginsberg, 1980).

Os tipos polínicos apontados como importantes pelo cálculo do *S_{aparente}* estão contidos nos tipos indicados como importantes e alternativos pela porcentagem decorrente da análise quantitativa. Será, então, a esses sete tipos considerados importantes pela análise quantitativa e pelo *S_{aparente}* que a expressão “espécies importantes” se referirá e neles essa discussão será baseada.

Para *T. rugulosa*, as três espécies importantes oferecem pólen e néctar. Porém, conforme já mencionado, sabe-se que fêmeas do gênero *Tetrapedia* coletam óleo e, portanto, espécies da família Malpighiaceae, por exemplo, também são importantes na dieta. O fato de fontes de óleo não terem sido indicadas como importantes para essa espécie de abelha se justifica por não terem ocorrido muitos de seus grãos nas amostras. Isso se deve ao modo como o óleo é coletado das glândulas de óleo: pela face abaxial da flor (Cappellari et al., 2012), minimizando as chances de contato com as anteras. Desse modo, poucos grãos de pólen de Malpighiaceae são levados ao ninho quando das flores se coleta apenas o óleo.

Já as espécies de plantas consideradas importantes para a dieta dos imaturos das espécies *T. curvitaris* e *T. diversipes* oferecem juntas pólen, néctar e óleo. Nesse caso, é possível afirmar que essas abelhas coletaram ativamente pólen de *Byrsonima intermedia* (Malpighiaceae).

Das espécies mais utilizadas, duas pertencem à mesma família, Euphorbiaceae. Estudos feitos com observação direta (Pinheiro-Machado, 2002) e com análise polínica (Alves dos Santos et al., 2002; Siqueira-Neto et al., 2007; Coelho et al., 2010; Menezes et al., 2012; Rocha-Filho & Garófalo, 2012) já registraram plantas dessa família como fontes de recursos para abelhas do gênero *Tetrapedia*. Nos estudos com *T. diversipes*, os tipos *Croton* e *Dalechampia*

também foram classificados como importantes (Alves dos Santos et al., 2002; Coelho et al., 2010; Menezes et al., 2012; Rocha-Filho & Garófalo, 2012). Neste estudo, o tipo *Croton* foi o mais utilizado pelas três espécies de abelhas estudadas. Além de pólen, as espécies do gênero *Croton* também oferecem néctar para seus visitantes (Pires et al., 2004). Já espécies do gênero *Dalechampia*, além de pólen oferecem aos visitantes resina floral. Porém, abelhas do gênero *Tetrapedia* não coletam esse recurso. Esse tipo polínico foi considerado importante apenas para *T. curvitaris*.

Em relação à disponibilidade desses tipos polínicos ao longo do ano, as três espécies de *Croton* que ocorreram na área amostrada (*Croton floribundus* Spreng., *Croton glandulosus* L. e *Croton* sp.) concentraram suas florações nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro e com poucos indivíduos. O fato desse tipo polínico ter sido encontrado em grande quantidade nos ninhos indica que os poucos indivíduos floridos nas proximidades foram suficientes para a coleta de recursos. Com a presença desse tipo polínico em praticamente todos os meses amostrados é possível afirmar que indivíduos desse gênero floresceram fora da área amostrada. Esses indivíduos apresentam muitas flores e são visitados por muitas abelhas e de diferentes espécies. Durante o trabalho em campo, alguns indivíduos de *Croton* foram localizados devido ao alto ruído das abelhas – principalmente de operárias da espécie *Apis mellifera* Linnaeus, 1758 – que coletavam recursos em suas flores.

Indivíduos de *Dalechampia pentaphylla* Lam. estavam localizados a menos de 10 m do rancho 1 e concentraram suas florações na estação seca. Porém, devido à localização das inflorescências no alto das árvores e à coloração clara das brácteas presentes nas inflorescências desse gênero, é possível que tenha ocorrido a floração desses indivíduos em outros meses e isso não tenha sido observado.

Tanto plantas do gênero *Croton* quanto do gênero *Dalechampia* são consideradas melitófilas (Kinoshita et al., 2006). No caso de *Croton*, é bem provável que abelhas do gênero

Tetrapedia sejam polinizadores importantes desse gênero devido à constância das visitas para a obtenção de néctar e pólen e ao elevado número de grãos que são coletados. Na estação chuvosa, a produção de frutos por essas plantas deve ter sido garantida com grande colaboração das espécies de *Tetrapedia*. Quanto à *Dalechampia*, as abelhas coletoras de resina são seus polinizadores (Armbruster, 1984), o que não é o caso das abelhas do gênero *Tetrapedia*.

Plantas do gênero *Ludwigia* (Onagraceae) já foram apontadas como fonte de recurso para abelhas do gênero *Tetrapedia* tanto por observação direta quanto em trabalhos feitos com análise polínica. *Tetrapedia rugulosa* já foi observada visitando indivíduos do gênero *Ludwigia* no Rio Grande do Sul (Alves dos Santos, 1999). Esse tipo polínico foi considerado importante para essa espécie e para *T. diversipes* no presente estudo. *Tetrapedia diversipes* já foi apontada como coletora de recursos em *Ludwigia* por diversos autores e, nos trabalhos realizados com análise polínica, esse tipo polínico também já foi classificado como importante (Alves dos Santos, 1999; Coelho et al., 2010; Menezes et al., 2012; Rocha-Filho & Garófalo, 2012). Não foram encontrados na literatura registros de *T. curvitaris* como coletora de recursos de *Ludwigia*. Espécies desse gênero oferecem aos seus visitantes florais pólen e néctar (Gimenes, 1997).

Grãos de pólen pertencentes ao gênero *Ludwigia* apareceram em mais de 20 ninhos analisados. Apesar disso, não foi registrada a floração de indivíduos do gênero *Ludwigia* na área. Indivíduos de *Ludwigia octovalvis* (Jacq.) P.H.Raven foram vistos somente na borda da Represa Beija-Flor que fica a mais de 6 km do local de instalação dos ninhos. Isso não indica que as fêmeas voaram toda essa distância para obter seus recursos. Pode-se inferir apenas que as fêmeas podem voar mais de 500 m para encontrar o recurso que necessitam. Sabe-se que plantas desse gênero ocorrem em solos úmidos. Como o Rio Mogi-Guaçu está cerca de 500 m do local de nidificação (Figura 5), é possível que haja indivíduos do gênero *Ludwigia* em suas margens.

Há estudos que mostram que abelhas do gênero *Tetrapedia* polinizam ao menos duas espécies de *Ludwigia* ao coletarem pólen (Sazima & Santos, 1982). Segundo Gimenes (1997), *T. rugulosa* coletou pólen e néctar de *L. elegans* e, devido ao seu tamanho e a frequência com que tocava as partes reprodutivas da flor, a autora a considerou um eficiente polinizador.

Trabalhos realizados com observação direta de abelhas visitando flores no cerrado registraram abelhas do gênero *Tetrapedia* visitando flores de plantas do gênero *Serjania* (Sapindaceae) para a coleta de pólen e néctar (Pedro, 1994; Mateus, 1998; Andena et al., 2005). No presente estudo, pelos grãos do tipo *Serjania* terem sido encontrados em pouca quantidade, é bem provável que essa espécie de planta seja utilizada na maior parte do ano como fonte de néctar para as espécies de *Tetrapedia*. O mesmo foi sugerido por Rocha-Filho & Garófalo (2012) para *T. diversipes*. Esse tipo polínico foi considerado importante apenas para *T. curvitaris* e ao menos em dois de seus ninhos (coletados em novembro) foi utilizado como fonte de pólen. Ainda assim, trabalhos relatam que plantas do gênero *Serjania* são fontes apenas de néctar (Moreti et al., 2005; Silva, 2009). Rocha-Filho (comunicação pessoal) considera que a coleta de pólen nas flores de *Serjania* ocorre passivamente: pelas flores serem muito abertas, quando a abelha coleta o néctar se suja bastante de pólen. Indivíduos das espécies *Serjania* sp., *Serjania fuscifolia* Radlk. e *Serjania perulacea* Radlk. floresceram nas proximidades dos ninhos em oito dos 12 meses estudados. Esses indivíduos, quando floridos, continham numerosas flores.

Conforme dito anteriormente, o tipo polínico *Byrsonima intermedia* foi classificado como importante para *T. curvitaris* e para *T. diversipes*, atuando como fonte de pólen e óleo. Indivíduos dessa espécie floresceram nas proximidades dos ninhos apenas em novembro. Porém, um trabalho feito em outra porção da EEJ, indicou que essa espécie floresceu de setembro a abril (Gimenez, 2005). Trabalhos com abelhas no cerrado constataram abelhas do

gênero *Tetrapedia* obtendo recursos de outras três espécies de *Byrsonima* (Pedro, 1994; Mateus, 1998; Andena et al., 2005, Pinheiro-Machado, 2002).

Há registros de fêmeas de *Tetrapedia* spp. obtendo óleo em flores de Malpighiaceae (Neff & Simpson, 1981), Plantaginaceae (Vogel & Machado, 1991), Iridaceae (Alves dos Santos, 1999) e Orchidaceae (Singer & Cocucci, 1999; Mickeliunas et al., 2006; Pansarin & Pansarin, 2011). Na área de estudo havia disponível para as abelhas, segundo o levantamento florístico e fenológico, apenas indivíduos de Malpighiaceae e Orchidaceae. Porém, a espécie de registrada na área, *Ionopsis utricularioides* (Sw.) Lindl., não oferece recurso algum aos seus visitantes, sendo polinizada por engano (Montalvo & Ackerman, 1987). Desse modo, as abelhas só tinham as espécies de Malpighiaceae para a obtenção de óleo, o que condiz com o que foi encontrado nas lâminas analisadas.

Sigrist & Sazima (2004) observaram fêmeas de *T. diversipes* obtendo pólen e óleo de flores de Malpighiaceae. Porém, somente em 18% das visitas as fêmeas coletaram pólen, sendo o óleo o principal recurso coletado. Em relação ao papel dessas abelhas como polinizadores de Malpighiaceae, as autoras relatam que, ao coletar óleo, as abelhas não entram em contato com as partes reprodutivas das flores, pilhando o recurso pela face abaxial das mesmas. Machos desse gênero também foram observados coletando óleo em Malpighiaceae, também acessando as glândulas de óleo pela face abaxial das flores (Cappellari et al., 2012).

O tipo polínico *Miconia fallax* (Melastomataceae) foi considerado como uma das três espécies importantes para *T. rugulosa*. Porém, como sua porcentagem de ocorrência foi bem baixa, quase no limite do que se considerou contaminação (5,08%), e não há registros de tipos polínicos pertencentes à família Melastomataceae serem considerados importantes em outros trabalhos com *Tetrapedia*, apesar de aparecerem nas amostras (Menezes et al., 2012), seu uso não será discutido.

O tipo polínico Myrtaceae foi um dos cinco considerados como importantes para *T. curvitaris*. Há registros de *T. diversipes* coletando recursos de Myrtaceae tanto por observação direta (Mateus, 1998) quanto por análise polínica (Coelho et al., 2010).

Com isso, as espécies de *Tetrapedia* estudadas apresentam um nicho trófico relativamente estreito, intensificando a coleta de recursos em poucas espécies de plantas disponíveis na área. Mas, ao mesmo tempo, a presença de até 11 tipos polínicos em uma mesma amostra indica que muitas plantas são visitadas pelas fêmeas para a obtenção de recursos alimentares em períodos do ano em que as fontes preferidas não estão disponíveis.

Com isso posto, é possível entender a existência do dilema “especialista x generalista” em relação às espécies do gênero *Tetrapedia*: ao considerarmos o espectro polínico nas amostras, elas são generalistas. Porém, quantitativamente, poucas espécies são consideradas importantes, estreitando bastante o nicho trófico.

As sete espécies de planta consideradas importantes para o gênero *Tetrapedia* foram utilizadas pelas três espécies de abelha. Esse fato colaborou para a relativa alta sobreposição de nicho entre as espécies de abelha, mas aparentemente sem competição intra ou interespecífica.

Considerando que as abelhas polinizem as plantas das quais obtêm a maior parte dos seus recursos, pode-se dizer que as três espécies de *Tetrapedia* estudadas apresentam uma redundância funcional. Isso significa que as abelhas teriam um papel ecológico bem semelhante no ambiente em que ocorrem, polinizando as mesmas espécies de plantas (Blüthgen & Klein, 2011). Isso, porém, não faz com que na ausência de uma espécie a polinização das plantas ainda seja garantida. É preciso considerar também a escala temporal: no período do ano em que uma espécie polinizadora não está em atividade, outra espécie assume o seu papel ecológico (Blüthgen & Klein, 2011).

O presente estudo colabora para a ampliação do conhecimento das plantas usadas por espécies de *Tetrapedia*, uma vez que muito da informação relacionada ao nicho trófico desse

gênero é atualmente baseada em trabalhos de observação direta, que subestimam o número de plantas utilizadas por uma espécie (Dorado et al., 2011).

4.2 Nidificação de *Tetrapedia*

Ao eleger um local apropriado para o estabelecimento de seu ninho, as abelhas devem considerar a disponibilidade de recursos como material apropriado para a construção do ninho e alimento para imaturos e adultos (Westrich, 1996). Nesse sentido, como houve nidificação de ao menos três espécies de *Tetrapedia* na área estudada, pode-se concluir que há recursos disponíveis tanto para a construção do ninho quanto para a alimentação. Em relação ao material usado para a construção do ninho, foi observado em ao menos três idas a campo fêmeas de *Tetrapedia* coletando areia do chão das trilhas. No que se refere aos recursos alimentares, o levantamento florístico e fenológico e a própria ocorrência dos ninhos mostrou que houve disponibilidade de alimento.

A maior frequência de nidificação das espécies de *Tetrapedia* ocorreu na estação chuvosa e está de acordo com o que já foi estudado para espécies de abelhas e vespas que nidificam em NA da região (Camillo, 2000). Os resultados do presente estudo indicam que a disponibilidade de alimento, tanto por número de espécie quanto por número de indivíduos em floração, sendo maior na estação chuvosa, é um dos fatores que permite o maior número de ninhos ocupados nesse período.

No caso de *Tetrapedia* e de outras abelhas que nidificam em cavidades preexistentes, a disponibilidade de cavidades naturais também influencia a abundância de ninhos em armadilhas (Westrich, 1996; Viana et al., 2001). Sendo assim, como houve menos ninhos ocupados no rancho 2, é provável que em suas redondezas houvesse mais cavidades naturais disponíveis para as abelhas. Apesar de a disponibilidade de cavidades naturais não ter sido avaliada nesse estudo, foi possível observar que os entornos do rancho 2 apresentavam uma complexidade estrutural maior que os entornos do rancho 1, com mais indivíduos com crescimento secundário.

Outros autores também encontraram mais ninhos de *Tetrapedia* em NA de cartolina com os mesmos diâmetros usados nesse estudo que em bambu (Camillo, 2000; 2005; Cordeiro, 2009; Menezes et al., 2012). Isso pode ser explicado pelo fato de orifícios maiores despendem mais energia e tempo em serem preenchidos (Menezes et al., 2012). Caso houvesse tubos de bambu com diâmetros semelhantes aos dos tubos de cartolina, talvez houvesse alguma nidificação nesse substrato, como discutido por Camillo (2000).

Em relação ao período de atividade das espécies de *Tetrapedia* houve maior atividade e com maior continuidade durante a estação chuvosa. É provável que os indivíduos dos ninhos construídos no final da estação chuvosa passem por diapausa pré-pupal, emergindo quando as condições climáticas estão favoráveis (Camillo, 2005).

5. Conclusões

Com esse estudo, pode-se concluir que as três espécies do gênero *Tetrapedia* têm o nicho trófico semelhante, compartilhando as fontes de alimento visitadas para o provisionamento de células de cria. O compartilhamento de fontes de recurso se dá, aparentemente, sem competição inter ou intraespecífica. Mas, estas espécies devem apresentar certa redundância funcional por forragearem nas mesmas plantas. Conclui-se ainda que as espécies de abelhas estudadas são excelentes modelos para estudos de estrutura da comunidade por forragearem nas mesmas plantas.

6. Referências bibliográficas

Aleixo, K.P. 2013. Sazonalidade na disponibilidade de alimento e dinâmica de forrageamento em *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae, Meliponini). Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 104p.

- Alves dos Santos, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da mata atlântica, restinga e dunas do litoral norte do estado do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Entomologia* 43: 191-223.
- Alves dos Santos, I.; Melo, G.A.R. & Rozen Jr., J.G. 2002. Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). *American Museum Novitates* 3377: 1-45.
- Alves dos Santos, I.; Naxara, S.R.C. & Patrício, E.F.L.R.A. 2006. Notes on the morphology of *Tetrapedia diversipes* Klug 1810 (Tetrapediini, Apidae), an oil-collecting bee. *Brazilian Journal of Morphological Sciences* 23(3-4): 425-430.
- Andena, S.R.; Bego, L.R. & Mechi, M.R. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) de uma área de cerrado (Corumbataí, SP) e suas visitas às flores. *Revista Brasileira de Zoociências* 7(1): 55-91.
- Armbruster, W.S. 1984. The role of resin in Angiosperm pollination: ecological and chemical considerations. *American Journal of Botany* 71(8): 1149-1160.
- Begon, M.; Townsend, C.R. & Harper, J.L. 2006. Ecology - from individuals to ecosystems. 4ª edição. Blackwell Publishing, 759p.
- Blüthgen, N. & Klein, A.M. 2011. Functional complementarity and specialisation: The role of biodiversity in plant–pollinator interactions. *Basic and Applied Ecology* 12: 282-291.
- Camillo, E. 2000. Biologia de quatro espécies de *Tetrapedia* em ninhos armadilha (Hymenoptera, Apidae, Tetrapedini). Tese de Livre Docência. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 85p.
- Camillo, E. 2005. Nesting biology of four *Tetrapedia* species in trap-nests (Hymenoptera, Apidae, Tetrapediini). *Revista de Biologia Tropical* 53: 175-186.
- Camillo, E.; Garófalo, C.A.; Serrano, J.C. & Muccillo, G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). *Revista Brasileira de Entomologia* 39(2): 459-470.

- Cane, J.H. & Sipes, S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: N.M. Waser; J. Ollerton (Eds.) *Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions*. University of Chicago Press, Chicago, USA.
- Cappellari, S.C.; Melo, G.A.R.; Aguiar, A.J.C. & Neff, J.L. 2012. Floral oil collection by male *Tetrapedia* bees (Hymenoptera: Apidae: Tetrapediini). *Apidologie* 43: 39-50.
- Castro, M.M.N. 2014. Estrutura da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes e variação temporal na dieta e nas redes de interações com plantas em um fragmento de floresta higrófila neotropical. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 105p.
- Coelho, T. A.; Araujo, R. B. S. P.; Cordeiro, G. D.; Silva, C. I.; Krug, C. & Alves dos Santos, I. 2010. Rede de interação das plantas visitadas por *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae: Tetrapediini) revelada por análise polínica do alimento larval. *Anais do IX Encontro sobre Abelhas*: 455.
- Cordeiro, G.D. 2009. Abelhas solitárias nidificantes em ninhos-armadilhas em quatro áreas de Mata Atlântica do Estado de São Paulo. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 85p.
- Dorado, J.; Vázquez, D.P.; Stevani, E.L. & Chacoff, N.P. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. *Ecology* 92:19-25.
- Eickwort, G.C. & Ginsberg, H.S. 1980. Foraging and mating behavior in Apoidea. *Annual Review of Entomology* 25: 421-446.
- Erdtman, G. 1960. The acetolized method. A revised description. *Svensk Botanisk Tidskrift* 54: 561-564.

- Faria, L.B.; Aleixo, K.P.; Garófalo, C.A.; Imperatriz-Fonseca, V.L. & Silva, C.I. 2012. Foraging of *Scaptotrigona* aff. *depilis* (Hymenoptera, Apidae) in a urbanized area: seasonality in resource availability and visited plants. *Psyche*. doi:10.1155/2012/630628
- Fundação Florestal. 2014. Plano de Manejo da Estação Ecológica de Jataí.
- Gaglianone, M.C. 2005. Nesting biology, seasonality, and flower hosts of *Epicharis nigrita* (Friese, 1900) (Hymenoptera: Apidae: Centridini), with a comparative analysis for the genus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 40(3): 191-200.
- Garófalo, C.A. 2008. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nidificando em ninhos-armadilha na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. *Anais do VIII Encontro sobre Abelhas*. p. 208-217.
- Gimenes, M. 1997. Pollinating bees and other visitors of *Ludwigia elegans* (Onagraceae) flowers at a tropical site in Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 32: 81-88.
- Gimenez, V.M.M. 2005. Estudo da recomposição florística do componente arbustivo-arbóreo em áreas utilizadas para o plantio de exóticas em um cerrado de Luiz Antônio – SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 176p.
- Jurgens, A.; Webber, A.C. & Gottsberger, G. 2000. Floral scent compounds of Amazonian Annonaceae species pollinated by small beetles and thrips. *Phytochemistry*. 55(6): 551-558.
- Kinoshita, L.S.; Torres, R.B.; Forni-Martins, E.R.; Spinelli, T.; Ahn, Y.J. & Constâncio, S.S. 2006. Composição florística e síndromes de polinização e de dispersão da mata do Sítio São Francisco, Campinas, SP, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 20(2): 313-327.
- Mateus, S. 1998. Abundância relativa, fenologia e visita às flores pelos Apoidea do Cerrado da Estação Ecológica de Jataí – Luiz Antônio – SP. Dissertação de Mestrado. Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. 165p.

- Menezes, G.B.; Gonçalves-Esteves, V.; Bastos, E.M.A.F.; Augusto, S.C. & Gaglianone, M.C. 2012. Nesting and use of pollen resources by *Tetrapedia diversipes* Klug (Apidae) in Atlantic Forest areas (Rio de Janeiro, Brazil) in different stages of regeneration. *Revista Brasileira de Entomologia* 56: 86-94.
- Michener, C.D.; R.B. Lange.; J.J. Bigarella & R. Salamuni. 1958. Factors influencing the distribution of bees in earth banks. *Ecology* 39(2): 207-217.
- Mickeliunas L.; Pansarin, E.R. & Sazima M. 2006. Biologia floral, melitofilia e influência de besouros Curculionidae no sucesso reprodutivo de *Grobya amherstiae* Lindl. (Orchidaceae: Cyrtopodiinae). *Revista Brasileira de Botânica* 29: 251-258.
- Montalvo, A.M. & Ackerman, J.D. 1987. Limitations to fruit production in *Ionopsis utricularioides* (Orchidaceae). *Biotropica* 19(1): 24-31.
- Moreti, A.C.C.C.; Arruda, C.M.F.; Marchini, L.C. & Sodré, G.S. 2005. Análise polínica de amostras de méis de *Apis mellifera* L.(Hymenoptera, Apidae) da Chapada do Araripe, município de Santana do Cariri, Ceará, Brasil. *Boletim de Indústria Animal* . 62(3): 235-244.
- Moure, J. S. 2012. Tetrapediini Michener & Moure, 1957. In Moure, J. S., Urban, D. & Melo, G. A. R. (Orgs). *Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region* - online version. Available at <http://www.moure.cria.org.br/catalogue>. Acessado em Jan/14/2014
- Neff, J.L. & Simpson, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function and use in systematics. *Journal of the Kansas Entomological Society* 54: 95-123.
- Pansarin, E.R. & Pansarin, L.M. 2011. Reproductive biology of *Trichocentrum pumilum*: an orchid pollinated by oil-collecting bees. *Plant Biology* 13: 576-581.

- Pedro, S.R.M. 1994. Interações entre abelhas e flores em uma área de cerrado no NE do Estado de São Paulo: abelhas coletoras de óleo (Hymenoptera: Apoidea: Apidae). Anais do IX Encontro sobre Abelhas. p. 242
- Pinheiro-Machado, C.A. 2002. Diversidade e conservação de Apoidea: relações entre riquezas e alteração ambiental no Brasil. Tese de doutorado. Universidade de São Paulo, São Paulo. 142p.
- Pires, M.M.Y.; Souza, L.A. & Terada, Y. 2004. Biologia floral de *Croton urucurana* Baill. (Euphorbiaceae) ocorrente em vegetação ripária da ilha Porto Rico, Porto Rico, Estado do Paraná, Brasil. Acta Scientiarum. Biological Sciences. 26(2): 209-215.
- Quiroz-Garcia, D.L.; Martinez-Hernandez, E.; Palacios-Chavez, R. & Galindo-Miranda, N.E. 2001. Nest provisions and pollen foraging in three species of solitary bees from Jalisco, Mexico. Journal of the Kansas Entomological Society 74(2): 61-69.
- R Development Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Rocha-Filho, L. C. & Garófalo, C. A. 2012. Nesting biology of *Tetrapedia diversipes* Klug, 1810 (Hymenoptera, Apidae) in a forest fragment surrounded by coffee crops, *Coffea arabica* L. (Rubiaceae). Annals of the 21st International Congress of Zoology. p. 95-95.
- Sazima, M. & Santos, J.U.M. 1982. Biologia floral e insetos visitantes de *Ludwigia sericea* (Onagraceae). Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi: Botânica 54: 1-10.
- Schindwein, C. 1998. Frequent oligolecty characterizing a diverse bee-plant community in a xerophytic bushland of subtropical Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment 33: 46-59.

- Sigrist, M.R. & Sazima, M. 2004. Pollination and reproductive biology of twelve species of Neotropical Malpighiaceae: stigma morphology and its implications for the breeding system. *Annals of Botany* 94: 33-41.
- Silva, T.F.P. 2009. Biologia floral e aspectos botânicos de *Serjania pernambucensis* Radlk (Sapindaceae). Dissertação de Mestrado. Universidade Federal do Recôncavo da Bahia, Cruz das Almas. 65p.
- Silva, C.I.; Araújo, G. & Oliveira, P.E.A.M. 2012. Distribuição vertical dos sistemas de polinização bióticos em áreas de cerrado sentido restrito no triângulo Mineiro, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica* 26(4): 748-760.
- Singer, R.B. & Cocucci, A.A. 1999. Pollination mechanisms in four sympatric southern Brazilian Epidendroideae orchids. *Lindleyana* 14: 47-56.
- Siqueira-Neto, H.; Oliveira, R. & Schlindwein, C. 2007. Polilectia em *Tetrapedia* (Apidae, Tetrapediini): fêmeas buscam pólen de numerosas espécies na Floresta Atlântica de Pernambuco. Disponível online na World Wide Web em: <http://www.seb-ecologia.org.br/viiiceb/pdf/1754.pdf>
- Viana, B.F.; Silva, F.O. & Kleinert, A.M.P. 2001 Diversidade e sazonalidade de abelhas solitárias em dunas litorâneas no Nordeste do Brasil. *Neotropical Entomology* 30(2): 245-251.
- Vogel, S. & Machado, I.C. 1991. Pollination of four sympatric species of *Angelonia* (Scrophulariaceae) by oil-collecting bees in NE. Brazil. *Plant Systematics and Evolution* 178: 153-178.
- Westrich, P. 1996. Habitat requirements of central European bees and the problems of partial habitats. In: Matheson, A.; Buchamann, S.L.; O'Toole, C.; Westrich, P. & Williams, I.H. (editors). *The conservation of bees*. Academic Press, London, UK, 254p.

Anexos

Anexo I. Fenograma das 168 espécies que floresceram de novembro de 2012 a outubro de 2013 na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP. As células preenchidas de preto, indicam a floração da espécie no mês. O número indica o número de indivíduos da espécie em floração no mês. jan= janeiro, fev=fevereiro, mar=março... dez=dezembro.

Família	Espécie	2012		2013									
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out
Acanthaceae	Acanthaceae sp.							7					
	<i>Hypoestes sanguinolenta</i> (Van Houtte) Hook. f.					2							
Amaranthaceae	<i>Alternanthera brasiliana</i> (L.) Kuntze						4	4		1			
	<i>Chamissoa altissima</i> Kanth							1	1				
Anacardiaceae	<i>Tapiria guianense</i> Aubl.												3
Annonaceae	<i>Duguetia furfuracea</i> (A. St.-Hil.) Saff.		2		2	3		1					1
	<i>Xylopia aromatica</i> (Lam.) Mart.	27	4		5	1							11
Apocynaceae	<i>Forsteronia glabrescens</i> Müll. Arg.	7	2	10									
	Apocynaceae sp.												
	<i>Tabernaemontana catharinensis</i> A. DC.												1
	<i>Temnadenia violacea</i> (Vell.) Miers	2		2									
Aralicaceae	<i>Schefflera cf. macrocarpa</i>								1	1			
	<i>Schefflera vinosa</i> (Cham. & Schltdl.) Frodin & Fiaschi							2	9	6			
Asteraceae	<i>Baccharis dracunculifolia</i> DC.						12	8					
	<i>Bidens gardneri</i> Baker		1	27	34	18	6	5	1				
	<i>Chresta sphaerocephala</i> DC.									1	1		
	<i>Chromolaena</i> sp.									5	11		
	<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H. Rob.	12	41	27	9	5			10	4	4	1	4
	<i>Emilia sonchifolia</i> (L.) DC. ex Wight	11	4	2	1	1	1	1	3				4
	<i>Gochnatia polymorpha</i> (Less.) Cabrera										5		
	<i>Mikania cordifolia</i> (L.f.) Willd.								4				

Família	Espécie	2012		2013										
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	
Asteraceae (cont.)	<i>Mikania</i> sp.				1	57								
	<i>Piptocarpha rotundifolia</i> (Less.) Baker			1										
	<i>Vernonanthura phosphorica</i> (Vell.) H.Rob.							4				2		
	<i>Vernonia</i> sp. 2					18	47			3				
	<i>Wulffia stenoglossa</i> (DC.) Huber			6	3	2		1						
Bignoniaceae	<i>Adenocalymma peregrinum</i> (Miers) L.G. Lohmann													
	<i>Amphilophium elongatum</i> (Vahl) L.G. Lohmann	2	8	14	7									
	<i>Anemopaegma chamberlayinii</i> (Sims) Bureau & K. Schum.				2									
	<i>Cuspidaria convoluta</i> (Vell.) A.H. Gentry												2	
	<i>Cuspidaria pulchra</i> (Cham.) L.G. Lohmann								28					
	<i>Dolichandra unguis-cati</i> (L.) L.G. Lohmann												1	
	<i>Fridericia craterophora</i> (DC.) L.G. Lohmann			5	5	22	2	9						
	<i>Fridericia florida</i> (DC.) L.G. Lohmann				37	10								
	<i>Fridericia platyphylla</i> (Cham.) L.G. Lohmann			8	38	9	5	1	6	2				
	<i>Fridericia speciosa</i> Mart.	10	10	1										
	<i>Fridericia triplinervia</i> (Mart. Ex DC.) L.G. Lohmann					3		1						
	<i>Jacaranda caroba</i> (Vell.) DC.						1	2	2	18	28	6	7	
	<i>Lundia obliqua</i> Sond.				1									
	<i>Pyrostegia venusta</i> (Ker Gawl.) Miers	1							1	73	102	95	51	31
	<i>Cochlospermum regium</i> (Schrunk) Pilg.										1	3	4	1
	Bixaceae													
	Cannabaceae	<i>Trema</i> sp.												3
Caryocaraceae	<i>Caryocar brasiliense</i> Cambess.	3											1	
Commelinaceae	<i>Commelina obliqua</i> Vahl					10		1						
	<i>Commelina</i> sp.	9	10	5		1	5	4	4	1			5	
	<i>Dichorisandra villosula</i> Mant.	1		4	22	19								
Connaraceae	<i>Connarus suberosus</i> Planch.												1	

Família	Espécie	2012		2013										
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	
Convolvulaceae	<i>Aniseia martinicensis</i> (Jacq.) Choisy													
	<i>Jacquemontia blanchetii</i> Moric.							5	3					
Cucurbitaceae	<i>Psiguria ternata</i> (M. Roem.) C. Jeffrey		3	1										
Dilleniaceae	<i>Davilla elliptica</i> A.ST.-Hil. Cf								13					
Euphorbiaceae	<i>Croton floribundus</i> Spreng.	4						5						
	<i>Croton glandulosus</i> L.		2	4										
	<i>Croton</i> sp.	1	10	10										
	<i>Dalechampia pentaphylla</i> Lam.						20	16	12	4				
Indeterminado	Indeterminado sp.													1
Lamiaceae	<i>Aegiphila integrifolia</i> (Jacq.) Moldenke			7		2								
	<i>Aegiphila sellowiana</i> Cham.	5												
	<i>Aegiphila verticillata</i> Vell.													
	<i>Hyptis</i> sp.					7	5	5	2	1				
Leguminosae	<i>Bauhinia longifolia</i> (Bong.) Steud.									4	4			
	<i>Bauhinia</i> sp.		6	7		1			1					
	<i>Chamaecrista desvauxii</i> (Collad.) Killip					5								
	<i>Chamaecrista flexuosa</i> (L.) Greene	1	1	3										
	<i>Chamaecrista rotundifolia</i> (Pers.) Greene	3	2	10	5	9						1	2	
	<i>Chamaecrista</i> sp. 1		3	1										
	<i>Chamaecrista</i> sp. 2													
	<i>Copaifera langsdorffii</i> Desf.			4										
	<i>Crotalaria</i> sp. 1		1											
	<i>Crotalaria</i> sp. 2		36	140	61		25	26	6	6	1			
	<i>Desmodium</i> sp. 1					4								
	<i>Desmodium</i> sp. 2					23	5	17	1					1
	<i>Erythrina velutina</i> Willd.													1

Família	Espécie	2012		2013										
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	
Leguminosae (cont.)	<i>Glycine</i> sp.									1				
	<i>Inga vera</i> Willd.													5
	<i>Leptolobium elegans</i> Vogel	2												
	<i>Mimosa debilis</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.				32	3								
	<i>Mimosa setosa</i> Benth.		13	19										
	<i>Pterodon emarginatus</i> Vogel													1
	<i>Senegalia polyphylla</i> (DC.) Britton & Rose	5	7	6	6									
	<i>Senna</i> af. <i>macranthera</i> (DC. ex Collad.) H.S.Irwin & Barneby								1	1				
	<i>Senna</i> af. <i>spectabilis</i> (DC.) H.S.Irwin & Barneby		2	3	3									
	<i>Senna</i> sp.					1					1			
	<i>Stryphnodendron adstringens</i> (Mart.) Coville		3	2	1									
	<i>Stylosanthes</i> sp.	5	14	8	14	16	6	10	2					
	Lithraceae	<i>Diplusodon virgatus</i> Pohl						3	7					
Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis argyrophylla</i> (A.Juss.) B.Gates							5	1					
	<i>Banisteriopsis muricata</i> (Cav.) Cuatrec.				35	15								
	<i>Banisteriopsis stellaris</i> (Griseb.) B.Gates					1	3							
	<i>Byrsonima intermedia</i> A. Juss.	19				1								
	<i>Diplopterys lutea</i> (Griseb.) W.R.Anderson & C.C.Davis											1	5	
	<i>Diplopterys pubipetala</i> (A. Juss.) W.R. Anderson & C. C. Davis										1	7		
	<i>Heteropterys byrsonimifolia</i> A.Juss.											6	2	2
	<i>Heteropterys cochleosperma</i> A. Juss.					1								
	<i>Mascagnia cordifolia</i> (A. Juss.) Griseb.	1												
	<i>Peixotoa reticulata</i> Griseb.											2		
	<i>Stigmaphyllon</i> sp. 1													1
	<i>Stigmaphyllon</i> sp. 2					1								

Família	Espécie	2012		2013										
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	
Malvaceae	<i>Eriotheca gracilipes</i> (K. Schum.) A. Robyns										1	5		
	<i>Helicteres brevispira</i> A. St.-Hil.													
	<i>Luehea divaricata</i> Mart.													3
	<i>Luehea grandiflora</i> Mart.								3	7	7	2		
	<i>Sida linifolia</i> Cav.		6		2	4	4							
	<i>Sida</i> sp.	2		7	5	25	2	7	1	2		1	2	
	<i>Waltheria indica</i> L.		3	8	11	12	7	5	3			1	1	
	<i>Wissadula subpeltata</i> (Kuntze) R.E.Fr.						2	2						
Maranthaceae	<i>Calathea</i> sp.													
Melastomataceae	<i>Leandra aurea</i> (Cham.) Cogn.	2												
	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Triana											1		
	<i>Miconia nervosa</i> (Sm.) Triana						2			1			1	
	<i>Miconia paucidens</i> DC.		1										1	
	<i>Miconia rubiginosa</i> (Bonpl.) DC.													
	<i>Miconia</i> sp.	2		1			1						8	
	<i>Miconia stenostachya</i> DC.		3	2								2	1	
	<i>Tibouchina stenocarpa</i> (DC.) Cogn.			6	6	3	4							
Meliaceae	<i>Trichilia catigua</i> A.Juss.	1												
Myristicaceae	<i>Virola sebifera</i> Aubl.				3	3	1							
Myrtaceae	<i>Campomanesia pubescens</i> (DC.) O.Berg													4
	<i>Eugenia anomala</i> D.Legrand											1	2	
	<i>Eugenia hiemalis</i> Cambess.						1							
	<i>Myrcia guianensis</i> (Aubl.) DC.	2	1									1	3	
	<i>Myrcia splendens</i> (Sw.) DC.		2	1										
	Ochnaceae	<i>Ouratea spectabilis</i> (Mart.) Engl.										3	4	1
Onagraceae	<i>Ludwigia octovalvis</i> (Jacq.) P.H.Raven													

Família	Espécie	2012		2013										
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out	
Orchidaceae	<i>Ionopsis utricularioides</i> (Sw.) Lindl.											5	1	
Oxalidaceae	<i>Oxalis barrelieri</i> L.	2	2					2						3
	<i>Oxalis physocalyx</i> Zucc. ex Progel		35	35	7		2		1	1				4
Passifloraceae	<i>Passiflora miersii</i> Mast.													
Piperaceae	<i>Piper amalago</i> L.	5	2	1	1						6		3	2
	<i>Piper</i> sp.										2	1		
Polygalaceae	<i>Bredemeyera floribunda</i> Willd.					7	5							
Proteaceae	<i>Roupala montana</i> Aubl.												1	
Rhamnaceae	<i>Gouania ulmifolia</i> Hook. & Arn.				5									
Rubiaceae	<i>Borreria</i> sp.	2	2											
	<i>Coussarea hydrangeifolia</i> (Benth.) Müll. Arg.			1										1
	<i>Diodella teres</i> (Walt.) Small.				2									
	<i>Manettia cordifolia</i> Mart.				5	7	3	5	4		1			
	<i>Palicourea marcgravii</i> A. St.-Hil.	10	15											2
	<i>Palicourea rigida</i> Kunth													
	<i>Psychotria capillacea</i> (Müll. Arg.) Standl.		9	5										
	<i>Psychotria carthagenensis</i> Jacq.	7	4	3										
	<i>Psychotria</i> sp.		14											
	<i>Tocoyena formosa</i> (Cham. & Standl.) K.Schum.		1											
Salicaceae	<i>Casearia sylvestris</i> Sw.								4	7				1
	<i>Prockia crucis</i> P. Browne ex L.	4												1
Sapindaceae	<i>Serjania perulacea</i> Radlk.		13	3									27	
	<i>Serjania</i> sp.					2	4	4	1	29	52			
	<i>Serjania fuscifolia</i> Radlk.								47	3	5			1
Sapotaceae	<i>Micropholis</i> sp.				1			1						
Solanaceae	<i>Solanum lycocarpum</i> A. St.-Hil.	7	16	19	12	9	3	2	2				2	8

Família	Espécie	2012		2013									
		nov	dez	jan	fev	mar	abr	mai	jun	jul	ago	set	out
Solanaceae (cont.)	<i>Solanum</i> sp. 1	17	5		1	1		1	1		3	14	19
	<i>Solanum</i> sp. 2		3	1	1	1		4	3	9	4	1	10
	<i>Solanum</i> sp. 3			2									
	<i>Solanum</i> sp. 4						2	6	1		1		
	<i>Solanum</i> sp. 5												1
Styracaceae	<i>Styrax ferrugineus</i> Nees & Mart.	1	2	1									
Turneraceae	<i>Piriqueta</i> sp.				2	6		2				1	
Urticaceae	<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul												
	<i>Urera baccifera</i> (L.) Gaudich. ex Wedd.			8	7	5		3		2			
Verbenaceae	<i>Lantana camara</i> L.	2	7	11	14	6	10	8	4	7	4	7	12
	<i>Lippia</i> sp.				4	3							
	<i>Stachytarpheta cayennensis</i> (Rich.) Vahl	47	55	19	24	14							1
Violaceae	<i>Hybanthus atropurpureus</i> (A. St.-Hil.) Taub.									1		1	
Vitaceae	<i>Cissus erosa</i> Rich.					6	3						
Vochysiaceae	<i>Qualea grandiflora</i> Mart.		1	10									
	<i>Qualea multiflora</i> Mart.		5	2	1	1							
	<i>Vochysia tucanorum</i> Mart.			4	7								
Total de espécies em floração		37	48	50	44	48	35	41	34	32	25	26	48
Total de indivíduos em floração		244	394	487	446	385	216	208	244	240	259	143	183

Anexo II. Lista dos tipos polínicos encontrados nos ninhos-armadilha de espécies de *Tetrapedia* coletados na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP, de dezembro de 2012 a novembro de 2013. *T.c* = *Tetrapedia curvitaris*; *T.d* = *T. diversipes*; *T.r* = *T. rugulosa*; *T. spp.* = *Tetrapedia spp.*; % = porcentagem de ocorrência em relação ao total de grãos contados. As porcentagens em negrito são as maiores ou iguais a 10% e indicam os tipos polínicos considerados importantes. As porcentagens em cinza são as menores ou iguais a 5% e indicam tipos polínicos contaminantes. As porcentagens em preto e sem negrito indicam as fontes alimentares alternativas (entre 5 e 10%).

Nº	Família	Tipo	<i>T.c</i>	<i>T.d</i>	<i>T.r</i>	<i>Tetrapedia</i> spp.
			%	%	%	Ocorrência nas amostras (n=27)
1	Amaranthaceae	<i>Chamissoa altissima</i>	0,00	0,00	0,03	1
2	Apocynaceae	Apocynaceae sp1	1,31	0,02	0,03	3
3	Apocynaceae	<i>Forsteronia</i>	0,65	0,00	0,00	3
4	Araliaceae	Araliaceae	0,00	0,00	0,00	2
5	Asteraceae	Asteraceae	0,37	0,03	1,40	5
6	Bignoniaceae	<i>Fridericia</i>	0,00	0,02	0,00	0
7	Bignoniaceae	<i>Jacaranda</i>	0,00	0,03	0,03	2
8	Bignoniaceae	<i>Pyrostegia</i>	0,00	0,02	0,00	0
9	Convolvulaceae	<i>Merremia</i>	0,00	0,00	0,50	1
10	Dilleniaceae	<i>Davilla</i>	0,04	0,00	0,68	10
11	Euphorbiaceae	<i>Croton</i>	53,58	79,72	77,10	17
12	Euphorbiaceae	<i>Dalechampia</i>	10,02	0,44	0,05	14
13	Euphorbiaceae	Euphorbiaceae sp1	0,02	0,02	0,00	0
14	Euphorbiaceae	<i>Sebastiania</i>	1,31	0,25	0,00	1
24	Indeterminado	Indeterminado 1	0,00	0,00	0,00	2
25	Indeterminado	Indeterminado 2	0,00	0,03	0,08	2
26	Indeterminado	Indeterminado 3	0,52	0,02	0,03	0
27	Lamiaceae	<i>Hyptis</i>	0,00	0,00	0,00	1
15	Leguminosae	<i>Anadenanthera</i>	0,00	2,31	0,00	0
16	Leguminosae	<i>Bauhinia</i>	0,37	0,08	0,00	1
17	Leguminosae	<i>Copaifera langsdorffii</i>	0,00	1,39	0,20	2
18	Leguminosae	Leguminosae sp1	0,00	0,00	0,00	1
19	Leguminosae	<i>Machaerium</i>	0,00	0,00	0,00	1
20	Leguminosae	Mimosoideae	0,00	1,92	0,15	1
21	Leguminosae	<i>Senegalia</i>	0,06	0,00	0,00	1
22	Leguminosae	<i>Senna</i>	0,02	0,00	0,00	0
23	Leguminosae	<i>Stylosanthes</i>	0,00	0,06	0,00	0
28	Lithraceae	<i>Diplusodon</i>	0,00	0,28	0,00	4
29	Malpighiaceae	<i>Banisteriopsis</i>	0,06	0,00	0,25	0
30	Malpighiaceae	<i>Byrsonima intermedia</i>	6,42	6,06	1,55	8
31	Malpighiaceae	<i>Heteropteris</i>	0,60	1,28	0,18	5

N°	Família	Tipo	T.c	T.d	T.r	<i>Tetrapedia</i> spp.
			%	%	%	Ocorrência nas amostras (n=27)
32	Malpighiaceae	Malpighiaceae sp1	0,00	0,00	0,03	0
33	Malpighiaceae	<i>Mascagania</i>	0,00	0,03	0,00	0
34	Malpighiaceae	<i>Stigmaphyllon</i>	0,02	0,16	0,70	2
35	Malvaceae	<i>Luehea divaricata</i>	0,00	0,48	0,00	2
36	Melastomataceae	<i>Miconia fallax</i>	0,00	0,00	5,08	14
37	Myrtaceae	Myrtaceae	8,85	0,02	0,45	2
38	Onagraceae	<i>Ludwigia</i>	1,54	3,39	9,50	8
39	Oxalidaceae	<i>Oxalis</i>	0,00	1,20	0,03	0
40	Poaceae	Poaceae sp1	0,00	0,02	0,08	4
41	Polygalaceae	Polygalaceae	2,98	0,06	0,95	12
42	Rubiaceae	Rubiaceae	0,00	0,00	0,03	0
43	Sapindaceae	<i>Serjania fuscifolia</i>	0,00	0,00	0,00	3
44	Sapindaceae	<i>Serjania perulacea</i>	11,27	0,38	0,85	14
45	Proteaceae	<i>Roupala</i>	0,00	0,23	0,08	2
46	Solanaceae	<i>Solanum lycocarpum</i>	0,00	0,00	0,00	4
47	Urticaceae	<i>Cecropia</i>	0,02	0,06	0,03	0
48	Vochysiaceae	<i>Vochysia</i>	0,00	0,00	0,00	2
Soma da %			100	100	100	
Total de grãos contados			5200	6400	4000	

Anexo III. Tipos polínicos importantes (*) e alternativos encontrados nos ninhos-armadilha de *Tetrapedia* coletados na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, São Paulo, de dezembro de 2012 a novembro de 2013. A = *Croton**; B = *Dalechampia**; C = *Byrsonima intermedia*; D = *Miconia fallax*; E = Myrtaceae; F = *Ludwigia*; G = *Serjania perulacea**. Escala = 20µm em todas as imagens.