UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Estrutura de comunidades de abelhas e vespas que nidificam em cavidades
preexistentes em áreas de Cerrado e Mata Estacional Semidecidual com especial
referência ao nicho trófico das espécies de abelhas**

Bruno Nunes da Silva Mello

Versão Corrigida da tese apresentada à
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP, como parte das
exigências para a obtenção do título de Doutor
em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA

RIBEIRÃO PRETO/SP

2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FFCLRP – DEPARTAMENTO DE BIOLOGIA
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

**Estrutura de comunidades de abelhas e vespas que nidificam em cavidades
preexistentes em áreas de Cerrado e Mata Estacional Semidecidual com especial
referência ao nicho trófico das espécies de abelhas**

BRUNO NUNES DA SILVA MELLO

Versão Corrigida da tese apresentada à
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de
Ribeirão Preto da USP, como parte das
exigências para obtenção do título de Doutor
em Ciências, Área: ENTOMOLOGIA.

ORIENTADOR: PROF. DR. CARLOS ALBERTO GAROFALO

RIBEIRÃO PRETO/SP

2019

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.

Mello, Bruno Nunes da Silva

"Estrutura de comunidades de abelhas e vespas que nidificam em cavidades preexistentes em áreas de Cerrado e Mata Estacional Semidecidual com especial referência ao nicho trófico das espécies de abelhas". Ribeirão Preto, 2019. 112 p.

Versão corrigida da Tese de Doutorado apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da USP. Área de concentração: ENTOMOLOGIA.

Orientador: Garófalo, Carlos Alberto.

1. Ninhos-armadilha. 2. Abelhas e Vespas solitárias. 3. Sobreposição de nicho temporal. 4. Pólen. 5. Redes Mutualísticas.

MELLO, B. N. S. **Estrutura de comunidades de abelhas e vespas que nidificam em cavidades preexistentes em áreas de Cerrado e Mata Estacional Semidecidual com especial referência ao nicho trófico das espécies de abelhas.** 2019 110p. Tese (Doutorado em Entomologia) - Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto, USP, Ribeirão Preto.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof (a). Dr (a).: _____
Instituição: _____
Parecer: _____
Assinatura: _____

Prof (a). Dr (a).: _____
Instituição: _____
Parecer: _____
Assinatura: _____

Prof (a). Dr (a).: _____
Instituição: _____
Parecer: _____
Assinatura: _____

Prof (a). Dr (a).: _____
Instituição: _____
Parecer: _____
Assinatura: _____

Prof (a). Dr (a).: _____
Instituição: _____
Parecer: _____
Assinatura: _____

Ribeirão Preto, _____ de _____ de 2019.

AGRADECIMENTOS

Ao Dr. Carlos Alberto Garofalo pela orientação, pelo tempo gasto com meu crescimento profissional e pela dedicação em compartilhar seus conhecimentos e experiências profissionais.

Ao Instituto Chico Mendes de Conservação da Biodiversidade pela concessão da licença de coleta na Estação Ecológica de Jataí - SP.

À Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto/USP, ao Programa de Pós-Graduação em Entomologia e ao LEEAV pelo apoio logístico e pela oportunidade da formação acadêmica.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior – CAPES, pela concessão da bolsa de Doutorado.

Aos membros da banca: por aceitarem participar da minha banca de Doutorado.

Às secretárias da Pós-Graduação, Renata Andrade e Vera Cassia, por toda ajuda e informações.

A Dr^a Maria Juliana Caliman pela ajuda nas acetólises e identificação dos grãos de polén.

Ao Sr. José Carlos Serrano, técnico do Setor de Ecologia do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP, pela identificação das abelhas e vespas do meu projeto.

Ao Sr. Edílson Simão Ribeiro da Silva, funcionário do Setor de Ecologia do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP, pela ajuda na confecção dos ninhos.

À Deus por guiar meus caminhos e iluminar sempre minha vida e minhas conquistas.

Aos meus familiares pelo apoio e confiança depositados em mim. Pela educação e por ser minha inspiração, contribuindo com o profissional que me tornei.

Aos amigos do laboratório pela amizade e caminhada que fizemos juntos, qualquer momento em que precisei podia contar com vocês, mesmo não estando mais todos próximos. E pela troca de conhecimento. Obrigado pelo suporte!

Aos amigos da faculdade pois até hoje somos melhores amigos, também pela troca de conhecimento e experiências tornando essa etapa profissional mais produtiva e mais especial. Em especial, gostaria de agradecer ao meu melhor amigo e companheiro de 11 anos Helder T. de Freitas por todo companheirismo, amizade e tudo que sempre fez por mim.

RESUMO

Estudos de ecologia de comunidade e conservação são importantes para entender quais áreas com diferentes fitofisionomias podem manter maior número de espécies coexistindo. Também é possível compreender o nicho trófico das abelhas, sendo este relacionado com a diversidade de recursos alimentares disponíveis e a sobreposição entre espécies de uma guilda. Uma ferramenta que atualmente vem sendo utilizada em estudos ecológicos de interações inseto-planta são as redes mutualísticas e suas métricas. Com essas ferramentas é possível inferir ou até prever as consequências da extinção de espécies e as perturbações ambientais, além de variações nos padrões para a comunidade como um todo, e a ecologia das abelhas e plantas. A partir disso o objetivo deste trabalho foi caracterizar e analisar a estrutura da comunidade de abelhas e vespas e o nicho trófico da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em áreas de Cerrado e Mata semidecídua. A área de estudo foi a Estação Ecológica Jataí que apresenta diferentes fitofisionomias. Os dados foram obtidos com a utilização do método de ninhos-armadilha instalados em seis pontos, três no cerrado e três na mata semidecídua, em agosto de 2015. Foi utilizado o método de análise polínica e redes mutualísticas para o estudo do nicho trófico das abelhas. Foram amostradas 11 espécies de abelhas e oito de vespas, e essas comunidades apresentaram espécies com ampla distribuição geográfica o que confere a condição de generalistas por explorarem uma alta diversidade de ambientes. Elas tiveram mais nidificações no período chuvoso, refletindo na maior sobreposição temporal das abelhas nesse período. Entretanto na estação seca, a sobreposição temporal das vespas foi maior. Os dados obtidos de riqueza e abundância das abelhas amostradas na mata foram diferentes do cerrado, o que indica que, realmente, as espécies podem ter suas populações mudando significativamente de um ambiente para o outro como consequência de mudanças nos vários fatores abióticos e bióticos. A dieta das abelhas amostradas se mostrou bastante variada, um grande número de tipos polínicos de 14 famílias de plantas. A família mais importante para Anthidiini e Euglossini foi Fabaceae. Como já conhecida, a relação entre *Centris* e plantas que disponibilizam óleo, Malpighiaceae foi a família mais utilizada por *C. analis*. Já para as espécies de Tetrapediini, a família Euphorbiaceae foi mais frequente. As espécies se mostraram, de maneira geral, com comportamento generalista uma vez que suas amplitudes de nichos foram altas. Por outro lado, em alguns momentos, como foi possível perceber na sobreposição de nicho, essas fêmeas adotaram

comportamentos mais especialistas. As *Tetrapedia* tiveram as maiores sobreposições de nicho entre elas mesmas, mas também utilizaram as espécies de plantas mais abundantes. *Ludwigia* foi o tipo polínico mais importante na dieta das abelhas para o cerrado enquanto que *Gliricidia*, *Dalechampia*, *Serjania* e *Desmodium* foram centrais na dieta da mata. As redes para ambas fitofisionomias e anos de coletas foram aninhadas e não-modulares, como esperado para redes mutualísticas. Além disso, provavelmente pelo bom estado de preservação, as redes foram robustas, indicando que a comunidade não está frágil à perda de espécies. A comunidade apresentou um comportamento mais especialista no cerrado e não alterou muito em relação aos dois anos. A especialização das populações foi maior, de maneira geral, para a área de cerrado, com exceção de *Epanthidium erythrocephalum*. A grande diferença nos parâmetros como composição, abundância e métricas de rede em comparação com outros estudos mostra a importância de se conhecer a dinâmica de cada área para pensar de maneira mais eficiente em estratégias específicas de recuperação e preservação de áreas naturais.

PALAVRAS-CHAVE

1. Ninhos-armadilha. 2. Abelhas e Vespas solitárias. 3. Sobreposição de nicho temporal. 4. Pólen. 5. Redes Mutualísticas.

ABSTRACT

Studies on community ecology and conservation are important to understand which areas with different phytophysionomies can maintain a great number of species coexisting. It also understand the trophic niche of bees and this is associated with the diversity of food resources available and with the overlap between species of a guild. A tool that currently is being used in ecological insect-plant studies, mutualistic networks and their metrics. With these tools, it is possible to infer or even predict the consequences of the species extinction, the environmental disruption of the community as a whole, variations in community patterns and bee-plant ecology. Therefore, the aim of this study was to characterize and analyze the community structure of bees and wasps and the trophic niche of bees that nest in preexisting cavities in Brazilian savannah and semideciduous mesophytic forest. The study area was the Estação Ecológica de Jataí that presents different phytophysionomies. The data were obtained from the method of trap-nests installed in six areas, three in the Brazilian savannah and three in the semideciduous mesophytic forest, in August 2015. The methodology of pollen analysis and mutualistic networks was used to study the trophic niche of bees. Eleven species of bees and eight wasps species were sampled and this community showed species with high geographic distribution that confers the status of generalists by exploring a great variety of environments. They nested more in the rainy season reflecting in the larger temporal overlap of the bees in that period. Besides that, the wasps were higher time overlap in the dry season. The richness and abundance of bees in the forest was different from Brazilian savannah, what can indicate that the species can have their populations changing significantly from one environment to another because of changes in the various abiotic and biotic factors. The diet of bees showed a variety of pollen types of 14 plants families. The most important family to Anthidiini and Euglossini was Fabaceae. As well documented, the relationship between Centris and plants that provide oil, Malpighiaceae was the most used family for *C. analis*. For the Tetrapediini species, the family Euphorbiaceae was the most frequent. All species showed a generalist behavior once their breath niche was high. On the other hand, in a few moments, as it was possible to observe in the niche overlap, the species adopted a more specialist behavior. *Tetrapedia* had the

highest overlap niche among them, but they used the most abundant plants in the area. *Ludwigia* was the most important pollen type in the bees' diet in the Brazilian savannah, while *Gliricidia*, *Dalechampia*, *Serjania* e *Desmodium* were the most central in the diet of bees in the forest. The networks for both phytophysiognomies and year of sampling, was nested and not modular, as expected in mutualistic networks. Besides, probably, because of the good state of conservation of the study area, the networks were robust, indicating that the community is not fragile to the loss of species. The community showed a more specialist behavior in the Brazilian savannah and did not change much over the two years. The specialization of populations was greater, in the most cases, in the Brazilian savannah, except *Epanthidium erythrocephalum*. The important difference among the parameters such as composition, abundance and network metrics compared to other studies shows the importance of knowing the dynamics of each area to think more efficiently about specific strategies for recovery and preservation of natural areas.

KEYWORDS

1. Trap-nest. 2. Solitary bees and wasps. 3. Time overlap niche. 4. Pollen. 5. Mutualistic Network.

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1:** Sítio C2 localizado em área de cerrado na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....24
- Figura 2:** Sítio M2 localizado em área de mata semidecídua na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....25
- Figura 3:** Suporte de ferro instalado em cada sítio amostral na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, com placa de madeira contendo em seus orifícios ninhos-armadilha confeccionados com cartolina preta e canos de PVC contendo gomos de bambu de diversos diâmetros e comprimentos. A seta indica o reservatório contendo óleo automotivo servindo de barreira às tentativas de acesso das formigas aos ninhos das abelhas e vespas sendo provisionados.....26
- Figura 4:** Precipitação mensal, temperatura média mensal e abundância mensal de ninhos de abelhas e vespas amostrados na Estação Ecológica Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.....34
- Figura 5:** Abundância mensal de ninhos de abelhas amostrados na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.....36
- Figura 6:** Abundância mensal de ninhos de vespas amostrados na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.....38
- Figura 7:** Tipos polínicos encontrados nos ninhos das espécies de abelhas amostradas na EEJ, Luiz Antônio, SP. Identificação das espécies: **A**= *Amaranthaceae* sp; **B**= *Araceae* sp; **C**= *Didymopanax vinosum*; **D**= *Asteraceae* sp1; **E**= *Asteraceae* sp2; **F**= *Asteraceae* sp3; **G**= *Pyrostegia venusta*; **H**= *Bignoniaceae* sp; **I**= tipo *Croton*; **J**= tipo *Dalechampia*; **K**= *Anadenanthera falcata*; **L**= *Bauhinia longifolia*; **M**= *Bauhinia microstachya*; **N**= *Fabaceae* sp1; **O**= *Fabaceae* sp2; **P**= *Mimosa* sp; **Q**= tipo *Cassia*; **R**= tipo *Desmodium*; **S**= tipo *Gliricidia*; **T**= tipo *Peltophorum*; **U**= tipo *Senna*; **V**= *Malpighiaceae* sp; **W**= tipo *Heteropterys*; **X**= *Malvaceae* sp; **Y**= *Myrtaceae* sp; **Z**= tipo *Ludwigia*; **AA**= *Poligalaceae* sp; **AB**= tipo *Casearia*; **AC**= tipo *Serjania*; **AD**= NI 1; **AE**= NI 2; **AF**= NI 3. Barra preta= 50µm.....43
- Figura 8:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir da frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no cerrado da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.....48

- Figura 9:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos na mata da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.....49
- Figura 10:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no primeiro ano de coleta da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.....51
- Figura 11:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no segundo ano de coleta da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.....52
- Figura 12:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos amostrados no cerrado da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A:** *Anthodiocetes* sp; **B:** *Epanthidium erythrocephalum*; **C:** *Euglossa townsendi*; **D:** *Centris analis*; **E:** *Tetrapedia curvitaris*; **F:** *Tetrapedia diversipes*; **G:** *Tetrapedia rugulosa*).....55
- Figura 13:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos amostrados na mata da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A:** *Anthodiocetes* sp; **B:** *Epanthidium erythrocephalum*; **C:** *Euglossa townsendi*; **D:** *Centris analis*; **E:** *Tetrapedia curvitaris*; **F:** *Tetrapedia diversipes*; **G:** *Tetrapedia rugulosa*).....56
- Figura 14:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos estabelecidos no cerrado e na mata, no primeiro ano de amostragem, na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A:** *Anthodiocetes* sp; **B:** *Epanthidium erythrocephalum*; **C:** *Euglossa townsendi*; **D:** *Centris analis*; **E:** *Tetrapedia curvitaris*; **F:** *Tetrapedia diversipes*; **G:** *Tetrapedia rugulosa*).....58
- Figura 15:** Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos estabelecidos no cerrado e na mata, no segundo ano de amostragem, na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A:** *Anthodiocetes* sp; **B:** *Epanthidium erythrocephalum*; **C:** *Euglossa townsendi*; **D:** *Centris analis*; **E:** *Tetrapedia curvitaris*; **F:** *Tetrapedia diversipes*; **G:** *Tetrapedia rugulosa*).....59
- Figura 16:** Centralidade da rede de interação abelhas e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no cerrado da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....60

Figura 17: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos na mata da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....	61
Figura 18: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no primeiro ano de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....	63
Figura 19: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no segundo ano de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....	64

LISTA DE TABELAS

- Tabela 1:** Espécies de abelhas solitárias que ocuparam ninhos-armadilha disponibilizados em uma área de cerrado e em uma área de mata semidecídua, duas das fitofisionomias da área de estudo.....33
- Tabela 2:** Espécies de vespas solitárias que ocuparam ninhos-armadilha disponibilizados em uma área de cerrado e em uma área de mata semidecídua, duas das fitofisionomias que compõem a Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, nos períodos de março/2016 a fevereiro/2017 (Ano 1) e de março/2017 a fevereiro/2018 (Ano 2)34
- Tabela 3:** Sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p) calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de abelhas durante todo o período de estudo, em estações e em períodos de um ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Índices com $p > 0,05$ não diferem estatisticamente do esperado ao acaso.....39
- Tabela 4:** Sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p) calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de vespas durante todo o período de estudo, em estações e em períodos de um ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Índices com $p > 0,05$ não diferem estatisticamente do esperado ao acaso.....39
- Tabela 5:** Porcentagem de grãos de pólen presentes no material fecal de imaturos de espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Cada letra representa uma espécie: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitorsis*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.....41
- Tabela 6:** Índices de amplitude (Shannon) de nicho trófico de espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha em duas fitofisionomias e em dois anos de amostragem na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.....44
- Tabela 7:** Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha no cerrado na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de provisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitorsis*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.....45
- Tabela 8:** Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha na mata na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de provisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitorsis*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.....45

- Tabela 9:** Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha no primeiro ano na Estação Ecológica de Jatai, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.....46
- Tabela 10:** Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha no segundo ano na Estação Ecológica de Jatai, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.....46
- Tabela 11:** Métricas calculadas a partir das redes ponderadas de interação entre abelhas e plantas nas diferentes fitofisionomias e diferentes anos de coleta na Estação Ecológica de Jatai, município de Luiz Antônio, SP.....66
- Tabela 12:** Métrica da especialização da população (d') para cada espécie calculada a partir das redes ponderadas de interação entre abelhas e plantas nas diferentes fitofisionomias e diferentes anos de coleta na Estação Ecológica de Jatai, município de Luiz Antônio, SP.....67

SUMÁRIO

1.	INTRODUÇÃO	16
2.	OBJETIVO GERAL	22
	2.1 Objetivos Específicos	22
3.	MATERIAL E MÉTODOS	23
	3.1 Área de estudo	23
	3.2 Procedimento de amostragem: espécies de abelhas e vespas que ocuparam os ninhos-armadilha	23
	3.3 Obtenção do material polínico para a determinação do nicho trófico das espécies de abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha.....	27
	3.4 Análise de dados	28
	3.4.1. Estrutura da Comunidade.....	28
	3.4.2. Nicho Trófico.....	29
	3.4.3 . Redes ecológicas e suas métricas.....	30
4.	RESULTADOS	32
	4.1 Estrutura da comunidade de abelhas e vespas solitárias.....	32
	4.2 Variação temporal nas atividades de nidificação.....	34
	4.3 Sobreposição do nicho temporal.....	39
	4.4. Nicho trófico das abelhas.....	40
	4.5. Redes de Interações.....	46
	4.6. Métricas de rede.....	60
5.	DISCUSSÃO	67
	5.1 Estrutura da comunidade e variações temporais da nidificação.....	67
	5.2 Sobreposição de nicho temporal	72
	5.3 Nicho trófico.....	74
6.	CONCLUSÃO	91
7.	REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	92

1. INTRODUÇÃO

1.1. Estrutura da comunidade

Abelhas e vespas, juntamente com as formigas, pertencem à Ordem Hymenoptera, uma das mais diversas entre os insetos (Gauld & Bolton, 1988). Estimativas sugerem a existência de 250 mil a 500 mil espécies de himenópteros (Gaston, 1991), com isso é possível perceber a grande diversidade ecológica que eles apresentam, sendo fundamentais para a manutenção dos ecossistemas terrestres devido a seus serviços ecossistêmicos como polinizadores ou controle biológico.

A distribuição geográfica e a diversidade da comunidade das espécies de abelhas e vespas podem ser primariamente determinadas pelas condições físicas ambientais como temperatura, umidade e altitude (Ricklefs, 2003). A heterogeneidade de habitats, o grau de interferência antrópica e os fatores bióticos (como a história evolutiva, a variação no raio de voo, a competição e a predação, por exemplo) também podem influenciar fortemente a diversidade de espécies em uma comunidade (Hatley & Macmahon, 1980; Begon *et al.*, 2007, Araujo *et al.*, 2018a). Quando o espaço físico é alterado, ocorrem mudanças na comunidade podendo diminuir a diversidade e assim, serviços ecossistêmicos podem ser reduzidos ou deixar de serem realizados (Larsen *et al.*, 2005).

Alterações antrópicas (introdução de espécies exóticas, de doenças e parasitas, além da perda e fragmentação de habitats para a agricultura, silvicultura e pecuária, a urbanização, o uso indiscriminado de agrotóxicos e alterações climáticas) vêm sendo apontadas como as principais causas da alteração dos nichos ecológicos das espécies, podendo levar a perda de diversidade e homogeneização biótica nos ecossistemas (Biesmeijer *et al.*, 2006; Freitas & Pinheiro, 2010; Martins & Melo, 2010; Gámez-Virués *et al.*, 2015). A partir disso, tem-se discutido o desenvolvimento de estratégias para manutenção dos ambientes e consequentemente preservação das comunidades, e a recuperação de áreas degradadas (Matheson *et al.*, 1996; Moreti *et al.*, 2006; Aguiar *et al.*, 2013, Araujo *et al.*, 2018a).

Na preservação de comunidades deve ser pensado não só nas necessidades das espécies individualmente mas entender como elas interagem. Por exemplo, vespas e

abelhas solitárias se assemelham por construírem ninhos formados por várias células, em que as fêmeas adultas colocam uma quantidade de alimento e, em seguida, depositam um ovo. As atividades de nidificação de ambas podem ocorrer nos mesmos períodos de tempo, como nos mesmos meses ou horas do dia, com as fêmeas podendo utilizar uma variedade de locais para o estabelecimento de seus ninhos, tais como cavidades preexistentes (Silveira *et al.*, 2002). Este comportamento permite o uso de ninhos-armadilha (NA) como uma metodologia de amostragem dessas espécies, já que ninhos naturais (em orifícios de árvores, cavidades escavadas por besouros ou ninhos abandonados por outras espécies) são difíceis de serem encontrados (Roubik, 1989). Além disso, em áreas degradadas com deficiência de locais naturais para a nidificação, a disponibilização de NA poderia ainda representar possibilidades de manutenção e/ou enriquecimento das espécies solitárias que dependem de cavidades preexistentes para se estabelecerem (Viana *et al.*, 2001; Morato & Martins, 2006; Westerfelt *et al.*, 2015). Com essa ferramenta é possível obter informações mais precisas sobre aspectos da história de vida das espécies tais como a biologia de nidificação, as interações hospedeiros-inimigos naturais, agentes envolvidos na regulação populacional das espécies, e diferenças nos nichos espacial, temporal e trófico. Tais aspectos fornecerão informações permitindo um melhor conhecimento sobre a estrutura e a dinâmica das comunidades.

Estudos de ecologia de comunidade e conservação são importantes para entender quais áreas com diferentes fitofisionomias podem manter maior número de espécies coexistindo, o que pode contribuir com o aumento da diversidade e preservação delas (Ebeling *et al.*, 2012; Rubene *et al.*, 2015). Por esses estudos é possível identificar e entender cada componente da comunidade e suas alterações ao longo do tempo, além de proporcionar a possibilidade de compreender se tais componentes estão sendo influenciados por fatores ambientais ou antrópicos e poder utilizar essas informações em programas de conservação e manejo visando a preservação de uma maior diversidade de espécies (Loyola *et al.*, 2006, Araújo *et al.*, 2018a, b).

Áreas com uma maior complexidade de ambientes e preservadas permitem que mais nichos estejam disponíveis, uma vez que mais recursos estariam disponíveis para mais espécies (Stein *et al.*, 2014). O conceito de nicho ecológico refere-se a uma faixa de tolerância que uma espécie apresenta e as necessidades de recursos bióticos e abióticos

que ela usa em um ecossistema (Pianka, 1983; Campbell, 1996; Vitt, 2000; Chase & Leibold, 2003; Begon *et al.*, 2007; Chase, 2011). A partir do nicho fundamental, que indica os potenciais totais das espécies para ela existir, crescer e se reproduzir, o nicho realizado representa uma parte do nicho fundamental resultante das condições e recursos na presença de outras espécies e de seus processos históricos que podem prejudicar sua existência (Begon *et al.*, 2007). Por exemplo, alguns grupos de vespas e abelhas de hábito solitário podem ter seus nichos fundamentais afetados pela disponibilidade de substrato para a construção de seus ninhos ou pelos recursos alimentares disponíveis (Evans, 1966; Roubik, 1992; Michener, 2000; Cane *et al.*, 2006).

1.2. Nicho trófico

A maioria dos estudos de nicho feitos com abelhas está relacionado com os recursos florais. No entanto, praticamente, não foram considerados a partilha desses recursos alimentares em um espaço (Hoehn *et al.*, 2008), ou tempos distintos (Castro-Arellano & Lacher, 2009, Dáttilo *et al.*, 2014). Os mesmos recursos utilizados em períodos diferenciados, por exemplo, podem levar na diminuição da competição ao longo dos anos, pois as espécies de abelhas aproveitam melhor o espaço e os recursos alimentares disponíveis, uma vez que estes se tornam cada vez mais exclusivos, com isso, a diversidade local pode aumentar (Loreau, 1992).

O nicho trófico está relacionado com a diversidade de recursos alimentares disponíveis, sendo este determinante na amplitude do nicho e, por conseguinte, na sobreposição de nichos entre espécies que utilizam os mesmos recursos alimentares. Com a simplificação de um habitat natural, mudanças das condições ambientais podem ocorrer e uma consequência disto pode ser a redução do suprimento alimentar e a sobreposição de nichos alimentares das populações de visitantes florais (Emlen, 1966; Heithaus, 1979; Mayer & Kuhlmann, 2004). Essa diminuição dos alimentos disponíveis pode levar também ao estreitamento dos nichos e ao uso diferenciado dos recursos, possibilitando a coexistência das espécies (Begon *et al.*, 2007). Um exemplo dessa separação pode ser visto em um trabalho clássico com espécies do gênero *Bombus*, em que Pyke (1982) identificou quatro grupos de abelhas relacionados ao tamanho da probóscide e ao comprimento da corola das plantas visitadas em diferentes localidades no Colorado, EUA. Esta diferenciação pode estar relacionada com o uso diferencial dos recursos ou

com as diferenças morfológicas através de deslocamento de caráter, conforme também analisado por Vickruck & Richards (2012).

As abelhas são os principais insetos visitantes contribuintes na polinização (Allen-Wardell, 1998; Michener, 2000; Buchmann & Ascher, 2005). Essa maior eficiência das abelhas como polinizadores é devida à dependência destes insetos por serem, praticamente, os únicos que coletam pólen não só para alimentação mas também para o provisionamento dos ninhos. Por isso, o serviço prestado pelas abelhas é importante na manutenção de ambientes tropicais, uma vez que estes ambientes apresentam uma alta diversidade de angiospermas com uma grande variedade de tipos de flores, necessitando de uma alta diversidade de visitantes associados (Bawa, 1990; Neff & Simpson, 1993; Endress, 1994; Imperatriz-Fonseca & Nunes-Silva, 2010). Em ecossistemas tropicais, a porcentagem de plantas polinizadas por abelhas em uma comunidade pode chegar a 80% (Kevan & Baker, 1983; Ollerton *et al.*, 2011) e grande parte da polinização é realizada por espécies solitárias.

Existem espécies de abelhas solitárias generalistas que são mais frequentemente encontradas e são as que podem coletar uma ampla gama de recursos florais, podendo servir como espécies fundamentais para a manutenção de populações vegetais. E as espécies de abelhas especialistas, as oligoléticas, que usam poucas espécies vegetais como fontes de pólen, podem também ser espécies importantes na polinização de plantas com as quais têm relação mais estreita (Roubik, 1989; Memmott *et al.*, 2007; Buschini, 2009).

A maioria dos estudos da interação entre abelhas foi feita levando-se em consideração os recursos florais (Johnson, 1986; Camillo & Garófalo, 1989; Steffan-Dewenter & Tschardt, 2000; Dupont *et al.*, 2004). O estudo da identidade de cada espécie envolvida na interação inseto-planta, pode contribuir com a compreensão da dinâmica dos ecossistemas terrestres, pode gerar informações sobre a dieta das abelhas e sobre a biologia reprodutiva das plantas (Biesmeijer *et al.*, 2005; Ebeling *et al.*, 2008; Silva *et al.*, 2010; Aleixo *et al.*, 2013). Estudos com essa temática podem, então, permitir e facilitar a elaboração de planos de manejo para a manutenção da comunidade de polinizadores tanto em áreas naturais quanto em áreas cultivadas (Vilhena *et al.*, 2012; Magalhães & Freitas, 2013).

O estudo do nicho alimentar, das fontes de recursos florais e dos serviços de polinização das abelhas esbarra na dificuldade da obtenção de informações no campo. Isso decorre do fato de que ninhos naturais são difíceis de serem encontrados e o acompanhamento das visitas das abelhas nas plantas em áreas naturais também é difícil, como por exemplo, no dossel de uma floresta (Cane & Sipes, 2006). Sendo assim, uma maneira de se estudar quais plantas são visitadas por diferentes espécies de abelhas é através do material polínico encontrado nos ninhos (Silva *et al.*, 2010; Faria *et al.*, 2012; Aleixo *et al.*, 2013). Neste sentido, os grãos de pólen podem servir como marcadores naturais, que podem ser usados para definir os recursos de forrageamento utilizados pelos polinizadores, além dos próprios mecanismos da polinização (Jones & Jones, 2001). O grão de pólen apresenta uma camada (exina) estratificada e ornamentada, com aberturas bem variadas quanto à morfologia, número e posição. Estas características da exina são diferentes para cada espécie de planta, o que facilita a identificação taxonômica das espécies visitadas pelas abelhas (Silva *et al.*, 2010).

No início, os trabalhos relacionados com pólen foram feitos com abelhas eussociais como por exemplo, Camilo & Garófalo (1989), Ortiz (1994), Moreti *et al.* (2000), Carvalho *et al.* (2001), Alves *et al.* (2006), Faria *et al.* (2012), Aleixo *et al.* (2013). Devido a esses marcadores naturais polínicos que permitiram estudos mais aprofundados do nicho trófico de abelhas solitárias, e a preocupação com a queda das abundâncias dos polinizadores eussociais, trabalhos com espécies nativas e solitárias vêm crescendo e trazendo importantes informações nessa temática (Aguilar *et al.*, 2005; Dórea *et al.*, 2009; Pigozzo & Viana, 2010; Aguilar *et al.*, 2013; Carvalho *et al.*, 2014; Landry *et al.*, 2014; Torretta *et al.*, 2014; Aidar *et al.*, 2015; Diniz & Buschini, 2015; Ferreira & Absy, 2015; Giannini *et al.*, 2015; Rabelo *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2017; Rocha-Filho *et al.*, 2018).

1.3. Redes ecológicas e suas métricas

Apesar da utilização de estudos de redes ecológicas serem conhecidas há algum tempo, somente atualmente elas estão sendo consideradas como ferramentas em estudos ecológicos envolvendo interações insetos-planta (Bascompte *et al.*, 2006; Guimarães *et al.*, 2007; Carvalho *et al.*, 2013; Ferreira & Absy, 2015). Essas redes ecológicas podem ser antagonísticas levando em consideração hospedeiros e seus inimigos naturais (Araujo *et al.*, 2018; Lima *et al.*, 2018) ou mutualísticas e demonstrarem a relação entre abelha e

seu alimento e/ou planta e visitante floral, ou até planta e seus polinizadores (Aidar *et al.*, 2015; Rocha-Filho *et al.*, 2018). Com as redes mutualísticas pode-se inferir ou até prever as consequências da extinção de espécies e as perturbações ambientais para a comunidade como um todo (Pascual & Dunne, 2006). Além da comparação entre essas redes, que pode auxiliar na explicação das variações nos padrões de especializações nas comunidades (Olesen & Jordano, 2002), análises mais refinadas de redes podem também revelar padrões de estruturas das comunidades (modular, aninhada e robusta), como também informações sobre a ecologia de abelhas e plantas (Dunne *et al.*, 2002; Lewinsohn & Prado, 2006).

Métricas de redes de interação podem ser usadas para auxiliar no entendimento dos processos evolutivos, da dinâmica populacional e das interações que se mantêm nas comunidades (Araújo *et al.*, 2011; Tinker *et al.*, 2012). O estudo de métricas de redes ecológicas pode trazer, como citado anteriormente, informações sobre a comunidade como a centralidade (que está relacionada com a importância relativa de cada vértice para a estrutura da rede como um todo, levando em consideração a quantidade e qualidade de conexões). Com ela, podemos perceber quais itens alimentares são importantes nas dietas das abelhas uma vez que eles são tipos centrais na rede como um todo.

O aninhamento da comunidade também é uma métrica utilizada para redes de comunidades e é caracterizada por espécies generalistas que interagem umas com as outras e espécies especialistas que interagem apenas com generalistas (Guimarães Jr. *et al.*, 2006). Bascompte *et al.* (2003), por exemplo, demonstraram que a maioria das redes mutualísticas apresenta um padrão aninhado, mesmo em ecossistemas distintos.

Outra métrica que pode ser utilizada na análise de redes é a especialização nos níveis da população e comunidade, onde é possível perceber dentro da comunidade o padrão das populações em relação a um comportamento mais generalista ou especialista à coleta de alimento para prole. O melhor método de calcular especialização disponível foi proposto por Blüthgen *et al.* (2006). O método baseia-se na Teoria da Informação e no índice de diversidade de Shannon (H'). Para a população, pode-se calcular o índice de especialização d' e para a comunidade, o índice de especialização $H2'$.

A modularidade é caracterizada por um grupo de espécies que estão mais intimamente ligadas entre si do que com espécies de outros módulos (Olesen *et al.*, 2007).

Esta métrica pode refletir a heterogeneidade de habitats, e agrupamento filogenético de espécies estreitamente relacionadas, levando a padrões de interações não aleatórias e contribuindo para o aumento da complexidade das redes ecológicas (Olesen *et al.*, 2007). Por fim, a robustez a qual é caracterizada como a capacidade da rede da comunidade de resistir a extinções. Bezerra *et al.* (2009), por exemplo, encontraram um padrão de alta robustez para uma rede de polinização entre plantas que disponibilizam óleo e abelhas da tribo Centridini. Isto porque as espécies de abelhas desta tribo têm uma relação estreita bem maior com essas plantas produtoras de óleo; assim, uma espécie assume o papel de outra espécie caso a primeira seja extinta.

2. OBJETIVO GERAL

Caracterizar e analisar a estrutura das comunidades de abelhas e vespas e o nicho trófico da comunidade de abelhas que nidificam em cavidades preexistentes em áreas de Cerrado e Mata Estacional Semidecídua.

2.1. Objetivos Específicos

- Identificar a estrutura das comunidades de abelhas e vespas nidificantes na área de estudo, levando em consideração também a temperatura média e precipitação total;
- Verificar a ocorrência e analisar diferenças nos padrões de sobreposição temporal e espacial das atividades de nidificação;
- Identificar os recursos alimentares e comparar os nichos tróficos das espécies de abelhas e investigar a existência de sobreposição interespecífica analisando se as diferenças espaciais ou filogenéticas influenciam as interações abelhas-plantas da comunidade;
- Identificar diferenças, padrões e/ou fragilidades da comunidade de abelhas utilizando ferramentas de redes ecológicas e suas métricas;

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Área de estudo

A área de estudo foi a Estação Ecológica de Jataí (EEJ), localizada no município de Luiz Antônio-SP, entre as coordenadas 21°33' e 21°37' S e 47°45' e 47°51' O, com altitude média de 675 m.

A área total da Estação possui pouco mais de 9.000 ha e é uma das maiores áreas de Cerrado (*lato sensu*) do Estado de São Paulo (Cavalheiro *et al.* 1990). A fitofisionomia desta Estação é composta predominantemente por Cerradão, Cerrado (*stricto sensu*) e Mata Estacional Semidecidual, também composto por Cerrado em regeneração, campo sujo, vegetação de várzea, plantio de *Pinus* e *Eucalyptus* (Toppa, 2004). Segundo a classificação de Köppen (1984), o clima da região é Aw (Cavalheiro *et al.* 1990), ou seja savânico. Sendo assim possui duas estações climáticas bem definidas, sendo uma chuvosa, com pluviosidade e temperaturas elevadas (novembro a abril) e outra seca, com pluviosidade e temperaturas mais baixas (maio a outubro).

3.2. Procedimento de amostragem: espécies de abelhas e vespas que ocuparam os ninhos-armadilha

Os dados foram obtidos com a utilização de ninhos-armadilha (= NA) instalados em agosto de 2015, inicialmente, em quatro sítios amostrais na área de estudo. Dois sítios, C1 e C2, foram instalados em áreas com vegetação de cerrado (21°35'44,34" S e 47°45'24,90" O; 21°35'10,56" S e 47°45'28,74" O, respectivamente), onde há o predomínio de plantas ruderais, arbustos e árvores espaçadas (fig. 1). Os outros dois sítios (M1 e M2) foram instalados em áreas com vegetação de mata estacional semidecidual com predomínio de árvores e poucos arbustos (21°36'11,47" S e 47°46'45,77" O; 21°36'49,44" S e 47°49'4,08" O, respectivamente) (fig. 2). A partir de setembro de 2016, dois novos sítios foram adicionados às coletas, C3 e M3, um em cada uma das fitofisionomias citadas anteriormente. Esses novos sítios foram instalados para aumentar a amostragem, uma vez que poucos ninhos tinham sido coletados até o momento. Esses pontos foram utilizados comparativamente apenas levando em consideração o ano de

coleta ao qual eles pertencem ($21^{\circ}36'2,52''$ S e $47^{\circ}45'14,28''$ O; $21^{\circ}37'25,32''$ S e $47^{\circ}48'21,84''$ O, respectivamente).

Figura 1: Sítio C2 localizado em área de cerrado na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Figura 2: Sítio M2 localizado em área de mata semidecídua na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Foram utilizados dois tipos de NA. Um dos tipos consistia de tubos de cartolina preta com uma das extremidades fechadas com o mesmo material, e apresentavam o tamanho de 5,8 cm de comprimento e 0,6 cm de diâmetro. Essas dimensões foram escolhidas para coletar uma maior quantidade de ninhos de abelhas e vespas, pois em estudos anteriores do laboratório, foram os NA mais utilizados. Para disponibilizá-los no campo, esses tubos de cartolina foram inseridos em orifícios feitos em placas de madeira com dimensões de 30,0 x 11,0 x 4,5 cm. Cada sítio amostral recebeu uma placa de madeira com cada uma delas possuindo 55 orifícios. O outro tipo de NA utilizado para pegar espécies maiores e que não constroem em ninhos de cartolina, podendo aumentar a riqueza de espécies coletadas, consistia de gomos de bambu (= GB), com diversos diâmetros e comprimentos, e fechados em uma das extremidades por um nó. Os GB foram agrupados em conjuntos de 10 a 20 unidades, amarrados com tiras de borracha e introduzidos em três tubos de PVC, fechados em uma das extremidades por uma tampa do mesmo material. As placas contendo os tubos de cartolina e os tubos de PVC contendo os outros NA foram distribuídos em suportes de ferro (fig. 3) instalados nos sítios de amostragens.

Figura 3: Suporte de ferro instalado em cada sítio amostral na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, com placa de madeira, contendo em seus orifícios NA confeccionados com cartolina preta, e canos de PVC, contendo gomos de bambu de diversos diâmetros e comprimentos. A seta indica o reservatório contendo óleo automotivo servindo de barreira às tentativas de acesso das formigas aos ninhos.

Em agosto de 2015, foram instalados aproximadamente 220 NA de cartolina e 200 de gomos de bambu nos sítios amostrais e, após o acréscimo dos novos pontos, os números de NA passaram para aproximadamente 330 e 300, respectivamente. Os NA foram inspecionados mensalmente (desde setembro/2015) e aqueles que continham ninhos operculados eram removidos de seus locais originais e levados para o laboratório para acompanhamento dos indivíduos emergentes. Os NA removidos para o laboratório eram substituídos por outros NA de dimensões similares. Este procedimento mantinha a disponibilidade de NA constante ao longo do ano.

No laboratório, uma mangueira ou outro material transparente foi inserido na extremidade aberta dos NA de bambu e fechada com algodão para o acompanhamento diário da emergência dos indivíduos. Os ninhos de cartolina foram inseridos em tubos de ensaio, de tamanhos apropriados, e fechados com tampões de algodão. Os indivíduos emergentes eram capturados, mortos sob vapor de acetato de etila e, em seguida, foram

montados em alfinetes entomológicos, etiquetados, identificados e depositados na coleção de Abelhas e Vespas Solitárias (CAVES) do Setor de Ecologia do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP.

Ninhos que continham todos os imaturos mortos ou que tiveram apenas a emergência de inimigos naturais foram identificados quanto a espécie nidificante apenas ao nível de gênero, tribo, subfamília ou família. Isso foi possível pela análise das características da construção dos ninhos e/ou pelos materiais residuais utilizados pelas fêmeas no aprovisionamento de suas respectivas proles.

3.3. Obtenção do material polínico para a determinação do nicho trófico das espécies de abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha

Todos os ninhos, com emergências ou não, foram posteriormente abertos e seus conteúdos analisados e o material polínico foi coletado, proveniente, principalmente, de conteúdo residual dos ninhos, foi obtido removendo-o, com a utilização de uma espátula, das paredes das células de cria, após a emergência dos indivíduos. Nos casos em que alguns imaturos morreram, o conteúdo residual consistiu do alimento larval restante na célula. Alguns ninhos coletados e posteriormente abertos, não tinham conteúdo residual para realizar a análise polínica e foram desconsiderados nessa análise. As amostras do material polínico provenientes de um ninho foram acondicionadas em frascos Eppendorff com álcool 70% e foram etiquetadas com todos os seguintes dados: número do ninho, localização do ponto amostral, data de coleta da amostra ou data de coleta do ninho. Seguindo a metodologia de Silva *et al.* (2010), o material polínico permaneceu por 24h em álcool 70%. Em seguida, as amostras foram centrifugadas por 10 min a 2.000 rpm. Após a centrifugação, o álcool foi descartado e acrescentado ao material polínico 2 mL de ácido acético glacial. Depois de permanecer por 24 horas no ácido acético glacial, o material foi centrifugado por 5 min a 2.000 rpm e o ácido foi retirado. Posteriormente, foi iniciada a acetólise, seguindo o procedimento de Erdtman (1960), e foram confeccionadas três lâminas para cada amostra (Dafni, 1992). O material polínico foi analisado sob microscopia ótica e sua identificação foi feita por comparação morfológica com a coleção de pólen da Palinoteca do Laboratório de Ecologia do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP e consultas em catálogos polínicos de referência na literatura. A

quantificação dos tipos polínicos foi realizada dividindo a amostra na lâmina em quatro quadrantes e com a contagem de 100 grãos de pólen em cada quadrante, dando um total de 400 grãos por lâmina de cada amostra. Posteriormente à contagem dos tipos polínicos, foram calculadas as frequências de ocorrência para cada um deles, seguindo Villanueva-Gutiérrez & Roubik (2004).

As imagens dos grãos de pólen foram capturadas com o auxílio de uma câmera (Leica DFC500) acoplada a um microscópio (Leica MZ16) e analisadas frente ao software LAS (*Leica Application Suite*) versão 3.8.

3.4. Análise de dados

3.4.1. Estrutura da comunidade

Nessa análise foram considerados os ninhos referentes ao período de 24 meses que tiveram mais ninhos coletados (mar/2016 a fev/2018). A temperatura média mensal e a precipitação total mensal foram coletadas na estação meteorológica mais próxima da EEJ. Os dois últimos meses de coleta não apresentam os valores das temperatura e pluviosidade pois a estação meteorológica teve problemas na medição das mesmas. Análises da correlação de Pearson (r) foram feitas para avaliar a associação entre a abundância mensal de ninhos de abelhas e de vespas e condições climáticas (temperatura média mensal e precipitação) da região do estudo, no programa estatístico Past (versão 2.03, Hammer *et al.*, 2001).

Para a análise de sobreposição do nicho temporal foram construídas, matrizes quantitativas contendo as espécies de abelhas e de vespas (em linhas) e os meses de amostragem de ninhos operculados (em colunas). Foram construídas diferentes matrizes a fim de comparar diferentes escalas de tempo: 1) todas as espécies, considerando todo período amostral, 2) espécies com atividade na estação seca (para cada ano separadamente), 3) espécies com atividade na estação chuvosa (idem estação seca), 4) espécies com atividade ao longo dos doze primeiros e doze segundos meses de coleta (ano 1 e ano 2).

Através de uma matriz contendo a frequência relativa de ninhos operculados de cada espécie em cada mês foi calculado o índice de sobreposição de Pianka utilizando um modelo nulo do algoritmo Rosario (Castro-Arellano *et al.*, 2010). Neste algoritmo é testado se os valores encontrados a partir da matriz original são maiores ou menores do que os esperados pelo acaso, que são repetidos 10.000 vezes permitindo determinar a significância dessa diferença. Para valores acima de 0,6 a sobreposição é considerada alta, enquanto entre 0,3 e 0,6 sobreposição é moderada, e abaixo de 0,3 a sobreposição é baixa (Santos *et al.* 2013). Essas análises foram realizadas no programa TimeOverlap (Castro-Arellano *et al.* 2010).

3.4.2. Nicho Trófico

Para esta análise foram utilizados os ninhos das sete espécies de abelhas mais abundantes no período de março de 2016 a fevereiro de 2018. Foi construída uma tabela com as frequências relativas dos tipos polínicos utilizados pelas abelhas e uma prancha com fotos dos tipos polínicos correspondentes da tabela.

Índices de amplitude do nicho trófico foram obtidos a partir da frequência relativa dos tipos polínicos nas amostras obtidas. A amplitude do nicho trófico foi calculada pelo índice de diversidade de Shannon, conforme sugerido por Aguiar (2003). Este índice mede o grau de incerteza em prever a que espécie pertencerá um indivíduo escolhido (no caso, um tipo polínico) ao acaso, de uma amostra com determinado número de espécies e de indivíduos. Quanto menor o valor do índice, menor o grau de incerteza e, portanto, a diversidade da amostra é baixa. Estes dados foram gerados pelo programa estatístico Past (versão 2.03, Hammer *et al.*, 2001).

A sobreposição do nicho trófico das espécies par a par foi analisada pelo índice de sobreposição de Pianka no programa R, no pacote bipartite (R Development Core Team-<http://www.r-project.org>), utilizando matrizes da frequência relativa dos tipos polínicos encontrados nos ninhos das duas espécies comparadas, repetindo até que cada espécie tenha sido analisada com as outras. Foram construídas tabelas de sobreposição de nicho par a par para cada fitofisionomia (cerrado e mata) e para cada ano separadamente com o intuito de avaliar diferenças espaciais e temporais no uso dos recursos.

3.4.3. Redes ecológicas e suas métricas

Redes de interações plantas e abelhas, quantitativas, foram construídas para mostrar as relações entre as espécies de abelhas e as plantas fontes de recursos alimentares. Uma rede quantitativa foi gerada levando em consideração as famílias de plantas para destacar a importância das famílias de plantas, onde cada família está plotada com uma cor diferente na rede, e na outra rede, as abundâncias tanto de plantas quanto de abelhas foram plotadas para destacar a importância dos tipos polínicos em relação a suas abundâncias. Ambas foram construídas a partir de uma matriz de frequência relativa dos tipos polínicos nos ninhos das espécies de abelhas. Ambas foram construídas levando em consideração diferentes fitofisionomias (cerrado e mata) e escalas de tempo (primeiro e segundo anos). As redes foram geradas utilizando o programa estatístico R (abundância das espécies) e Pajek (famílias de plantas - Program for Large Network Analysis – Batagelj & Mrvar, 1998).

As redes apresentam propriedades que podem ser mensuradas através do cálculo de métricas (Bascompt *et al.*, 2003). A centralidade, conectância, aninhamento, robustez, modularidade e especialização da comunidade e das populações foram calculados para cada fitofisionomia e cada ano de coleta para auxiliar na diferenciação espacial e temporal do nicho trófico, na compreensão do nicho das espécies por poder demonstrar fragilidade nas interações das redes.

A centralidade na rede está relacionada à importância relativa de cada vértice para a estrutura da rede como um todo e avalia a contribuição de cada espécie à sua coesão (Borgatti & Everett, 2006). Foram construídas redes baseadas na centralidade pelo grau que se baseia no número e padrões das conexões. As redes foram geradas pelo programa Pajek (Program for Large Network Analysis – Batagelj & Mrvar, 1998).

A conectância mede proporção de interações estabelecidas na rede em relação ao número de interações que seriam possíveis na rede e foi calculada no programa Pajek (Program for Large Network Analysis – Batagelj & Mrvar, 1998). Com essa métrica também podemos perceber a fragilidade da rede e assim, inferir em relação ao estado da comunidade.

A medida de aninhamento (NODF – “Nestedness Metric Based on Overlap and Decreasing Fill”) tem sido descrita em muitas redes polinizadores-plantas (Bascompt *et al.*, 2003; Bascompt *et al.*, 2006). O índice NODF varia de 0 (não aninhada) a 100 (totalmente aninhada) e foi calculada pelo programa ANINHADO (Guimarães Jr & Guimarães, 2006). O valor de aninhamento foi gerado a partir de uma matriz com a frequência relativa de tipos polínicos utilizados pelas diferentes espécies de abelhas. Para avaliar a significância do índice, o programa ANINHADO simula 1000 matrizes aleatórias e seus respectivos NODF através do modelo nulo Er (Bascompte *et al.*, 2003 – modelo1) e compara com o valor gerado pela matriz original.

A especialização da comunidade foi calculada pelo método proposto por Blüthgen *et al.* (2006) através do índice H2’ de Shannon pelo pacote *bipartite* no programa R (R Development Core Team-<http://www.r-project.org>). A especialização varia de 0 (ausência de especialização) a 1 (alta especialização). Assim, pode-se tentar entender e comparar diferentes padrões de especialização nas redes de interação.

Foi gerado o valor de robustez a partir de uma matriz com a frequência relativa de tipos polínicos utilizados pelas diferentes espécies de abelhas no programa estatístico R (R Development Core Team-<http://www.r-project.org>). Com essa métrica é possível avaliar a estabilidade da rede à extinção de espécies podendo avaliar a fragilidade das interações abelha e seus alimentos na comunidade amostrada.

A modularidade foi calculada através do valor de Q no programa R pelo algoritmo QuanBiMo (proposto por Dorman & Strauss, 2014) utilizando verossimilhança e utilizando o procedimento de Monte Carlo. O nível de modularidade varia de zero (nada modular) a 1 (altamente modular). A significância de Q pode ser calculada por Monte Carlo, confrontando o valor real de Q com valores de Q provindo de redes aleatorizadas. Assim é possível avaliar a estabilidade da rede (May, 1973), as diferenças temporal, espacial e/ou filogenética, além do potencial de coevolução de espécies (Thompson, 2005). Isso pode contribuir com a preservação da biodiversidade, através de grupos chave que desempenham um papel fundamental na persistência da rede. Para avaliar a significância da modularidade o valor de p foi calculado pelo programa R, caso seja significativo, gráficos serão criados no programa Pajek (Program for Large Network

Analysis – Batagelj & Mrvar, 1998) para visualizar quantos módulos e quais espécies compõem esses módulos.

Por fim, a especialização da população foi calculada pelo índice d' pelo método proposto por Blüthgen *et al.* (2006). O método baseia-se na Teoria da Informação e no índice H' de Shannon. Com esse índice é possível observar o nível de especialização que as populações de abelhas apresentaram na rede em relação às quantidades e tipos polínicos utilizados para alimentação de sua prole.

4. RESULTADOS

4.1. Estrutura da comunidade de abelhas e vespas solitárias

Fêmeas de onze espécies de abelhas ocuparam NA durante o estudo. Essas espécies se distribuíram por seis tribos e duas famílias: Apidae, com nove representantes, e Megachilidae, com apenas duas espécies. Das espécies amostradas, *Centris analis*, *Tetrapedia rugulosa*, *Tetrapedia curvitaris*, *Tetrapedia diversipes* e *Epanthidium erythrocephalum* foram as que nidificaram com maior abundância enquanto *Centris tarsata*, *Melitoma* sp e *Xylocopa frontalis* construíram apenas um ninho cada. As espécies com maiores frequências de nidificação ocuparam NA nas duas áreas enquanto as mais raras ocorreram apenas no cerrado (*C. tarsata*) ou apenas na mata (*Melitoma* sp. e *X. frontalis*). *C. analis* e *E. erythrocephalum* nidificaram em maiores frequências no cerrado enquanto as três espécies de *Tetrapedia* nidificaram preferencialmente na mata. Embora as diferenças entre os números totais de nidificações ocorridas a cada ano, nas duas áreas, sejam pequenas, o primeiro ano no cerrado e o segundo ano na mata foram os que tiveram mais nidificações (Tabela 1).

Tabela 1. Espécies de abelhas solitárias que ocuparam ninhos-armadilha disponibilizados em áreas de cerrado e de mata estacional semidecidual na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, nos períodos de março/2016 a fevereiro/2017 (Ano 1) e de março de 2017 a fevereiro de 2018 (Ano 2).

Família/tribo	Espécies	Cerrado		Mata		Nº total de ninhos
		Ano 1	Ano2	Ano 1	Ano 2	
Megachilidae/ Anthidiini	<i>Anthodioctes</i> sp	1	0	2	4	7
	<i>Epanthidium erythrocephalum</i> (Schrottky, 1902)	16	8	7	4	35
Apidae/ Centridini	<i>Centris analis</i> (Fabricius, 1804)	39	33	22	11	105
	<i>Centris tarsata</i> Smith, 1874	0	1	0	0	1
Apidae/ Emphorini	<i>Melitoma</i> sp	0	0	0	1	1
Apidae/ Euglossini	<i>Eufriesea violacea</i> (Blanchard, 1840)	0	1	0	1	2
	<i>Euglossa townsendi</i> Cockerell, 1904	1	1	1	1	4
Apidae/ Tetrapediini	<i>Tetrapedia curvitaris</i> Friese, 1899	6	10	36	16	68
	<i>Tetrapedia diversipes</i> Klug, 1810	0	2	13	36	51
	<i>Tetrapedia rugulosa</i> Friese, 1899	2	3	29	51	85
Apidae/ Xylocopini	<i>Xylocopa frontalis</i> (Olivier, 1789)	0	0	0	1	1
Total de ninhos		65	59	110	126	360

Dentre as vespas, oito espécies pertencentes a três tribos e quatro famílias ocuparam os NA. Família Crabronidae, representada pelo gênero *Trypoxylon*, e Vespidae, representada pelos gêneros *Monobia*, *Montezumia* e *Pachodynerus*, foram as que tiveram mais espécies amostradas. *A. subaurarius*, *T. lactitarse*, *T. punctivertex* e *M. brethesi* foram as espécies exclusivas da mata e as outras quatro espécies foram amostradas nos dois ambientes. *Trypoxylon* aff *nitidum*, amostrada nos dois ambientes, foi a mais abundante em nidificações enquanto *M. angulosa* e *M. brethesi*, com duas nidificações cada uma, foram as espécies mais raras. O primeiro ano no cerrado e o segundo ano na mata foram os mais produtivos em números totais de nidificação pelas espécies (Tabela 2).

Tabela 2. Espécies de vespas solitárias que ocuparam ninhos-armadilha disponibilizados em áreas de cerrado e de mata estacional semidecidual na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, nos períodos de março/2016 a fevereiro/2017 (Ano 1) e de março/2017 a fevereiro/2018 (Ano 2).

Família/ Subfamília ou Tribo	Espécies	Cerrado		Mata		No. de ninhos
		Ano 1	Ano 2	Ano 1	Ano 2	
Pompilidae/ Ageniellini	<i>Auplopus subaurarius</i> Dreisbach, 1963	0	0	3	7	10
Sphecidae/ Podiini	<i>Podium aff rufipes</i>	2	0	0	1	3
Crabronidae/ Trypoxylini	<i>Trypoxylon aff nitidum</i>	53	36	14	37	140
	<i>Trypoxylon lactitarse</i> Saussure, 1867	0	0	6	1	7
	<i>Trypoxylon punctivertex</i> Richards, 1934	0	0	9	0	9
Vespidae/ Eumeninae	<i>Monobia angulosa</i> Saussure, 1852	1	0	1	0	2
	<i>Montezumia brethesi</i> Berton, 1918	0	0	0	2	2
	<i>Pachodynerus guadulpensis</i> (Saussure, 1853)	12	0	0	1	13
Total de ninhos		68	36	33	49	186

4.2. Variação temporal nas atividades de nidificação

As atividades de nidificação tanto de abelhas quanto de vespas foram maiores no período quente/chuvoso (novembro a abril), não ocorrendo nidificações apenas em maio do primeiro ano e junho do segundo, ambas na estação seca (fig. 4). No primeiro ano, as frequências mensais de nidificação foram significativamente correlacionadas apenas com os valores mensais de precipitação ($r = 0,79$ e $p = 0,0007$; $r = 0,76$ e $p = 0,003$, para abelhas e vespas, respectivamente), enquanto que em relação à temperatura, os valores da correlação foram marginalmente significativos ($r = 0,54$ e $p = 0,06$; $r = 0,57$ e $p = 0,05$, para abelhas e vespas, respectivamente). No segundo ano, não foi observada correlação entre as frequências de nidificação das abelhas e os valores da precipitação ($r = 0,36$; $p = 0,24$) nem com os valores da temperatura ($r = 0,4$; $p = 0,2$). No caso das vespas, contudo, foi encontrado uma correlação entre o número de ninhos e os valores de precipitação ($r = 0,70$; $p = 0,01$) mas não em relação aos valores de temperatura ($r = 0,47$; $p = 0,12$).

Figura 4: Precipitação mensal, temperatura média mensal e abundância mensal de ninhos de abelhas e vespas amostrados na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.

A análise das frequências mensais de ocupação dos NA mostrou que *Anthodiocetes* sp nidificou em dois meses no período chuvoso do primeiro ano e em dois meses no período seco do segundo ano com pico de atividade em agosto daquele ano. Com exceção de uma nidificação ocorrida em junho do primeiro ano (2016) e outra em julho do segundo ano (2017), as demais nidificações de *E. erythrocephalum* ocorreram no período chuvoso com o pico de atividade sendo observado em fevereiro do segundo ano. Os quatro ninhos amostrados de *E. townsendi* foram estabelecidos em quatro meses distintos distribuídos tanto no período chuvoso do primeiro ano como no seco do segundo ano. *E. violacea*, *Melitoma* sp, *C. tarsata* e *X. frontalis* nidificaram apenas no segundo ano com baixo número de ninhos (máximo dois ninhos), sendo a primeira espécie em ambos períodos, a segunda somente na chuvosa e as duas últimas somente na seca. *C. analis* construiu apenas quatro ninhos nos nove primeiros meses de coleta e sua maior abundância de ninhos foi no período chuvoso com o pico de nidificação ocorrendo em janeiro do

primeiro ano. As três espécies de *Tetrapedia* nidificaram mais no período chuvoso mas não exclusivamente nesse período. Os picos de nidificação foram próximos, mas não nos mesmos meses, *T. curvitaris* em dezembro e janeiro, *T. diversipes* em março e abril e *T. rugulosa* em janeiro e fevereiro (fig. 5).

Figura 5: Abundância mensal de ninhos de abelhas amostrados na Estação Ecológica Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.

Entre as espécies de vespas, *Trypoxylon aff nitidum*, a espécie mais abundante, nidificou em 17 dos 24 meses de estudo com os picos de atividades ocorrendo em fevereiro/17 e janeiro/18. *T. lactitarse* e *T. punctivertex* nidificaram somente no período chuvoso com picos de atividades em janeiro/17 e dezembro/16, respectivamente, enquanto *P. guadulpensis* teve ninhos construídos exclusivamente na estação seca com pico em setembro/16. *A. subaurarius* ocorreu somente no período chuvoso do primeiro ano e somente na seca do segundo e seu pico de atividade foi em agosto/17. As três espécies com menor abundância nidificaram entre novembro/16 e maio/17. *Podium aff rufipes* nidificou apenas no período chuvoso dos dois anos (fig.6).

Figura 6: Abundância mensal de ninhos de vespas amostrados na Estação Ecológica Jataí, município de Luiz Antônio, SP, no período de março/2016 a fevereiro/2018.

4.3. Sobreposição do nicho temporal

Todas as escalas de tempo analisadas apresentaram diferenças estatisticamente significativas, com valores superiores ou inferiores em relação aos valores esperados e diferentes do ao acaso (Tabelas 3 e 4).

Os valores dos índices de Pianka indicaram que para a comunidade de abelhas ocupando os NA as sobreposições dos períodos de atividades reprodutivas nas duas estações chuvosas foram maiores do que as observadas para as estações secas. Embora maiores, os valores de 0,47, tanto para a estação chuvosa de 2017/2018 como para o primeiro ano, indicam sobreposição moderada no nicho temporal. Para todas as escalas de tempo analisadas, os resultados mostraram que as abelhas apresentaram sobreposição maior do que o esperado com exceção da seca de 2016 cujo valor observado foi menor do que se esperaria para a área.

Em relação às vespas, os maiores índices de Pianka foram os referentes às épocas secas cujos valores indicam uma sobreposição moderada (0,45 e 0,33 em ambas as estações secas). Similarmente às abelhas, os valores de sobreposição encontrados para todas as escalas de tempo foram maiores do que se esperaria para a área, exceto aquele encontrado para o segundo ano que foi menor do que o esperado. A diferença das vespas em relação às abelhas foi que as sobreposições temporais das vespas foram maiores apenas na estação seca do que nas outras escalas de tempo consideradas.

Tabela 3: Sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p) calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de abelhas durante todo o período de estudo, em estações e em períodos de um ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Índices com $p > 0,05$ não diferem estatisticamente do esperado ao acaso.

	Total	Chuvosa 16/17	Chuvosa 17/18	Seca 16	Seca 17	1º ano	2º ano
Índice Pianka	0,23	0,43	0,47	0,14	0,37	0,47	0,25
p	0,002	0,0003	0,0001	0,0003	0,0002	0,01	0,0006

Tabela 4: Sobreposição de nicho temporal e respectivos valores de significância (p) calculados pelas abundâncias relativas dos ninhos de vespas durante todo o período de estudo, em estações e em períodos de um ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Índices com $p > 0,05$ não diferem estatisticamente do esperado ao acaso.

	Total	Chuvosa 16/17	Chuvosa 17/18	Seca 16	Seca 17	1º ano	2º ano
Índice Pianka	0,11	0,29	0	0,45	0,33	0,22	0,06
p	0,0002	0,0008	0*	0,0001	0,0006	0,0001	0,0002

* Análise não realizada devido à ocorrência de apenas duas espécies de vespas com baixo número de ninhos em meses diferentes.

4.4. Nicho trófico das abelhas

A determinação do nicho trófico foi realizada para sete das onze espécies que apresentaram mais de dois ninhos amostrados. Essas sete espécies, as mais abundantes em número de nidificações, foram: *Anthodiocetes* sp. (5 ninhos, sendo 1 no cerrado e 4 na mata), *E. erythrocephalum* (21 ninhos, sendo 12 e 9, respectivamente), *E. townsendi* (4 ninhos, 2 em cada fitofisionomia), *C. analis* (77 ninhos, 36 no cerrado e 41 na mata), *T. curvitaris* (56 ninhos, 10 e 46, respectivamente), *T. diversipes* (34 ninhos, 8 e 26, respectivamente) e *T. rugulosa* (47 ninhos, 11 no cerrado e 36 na mata). Essas espécies utilizaram como alimento para suas proles 32 tipos polínicos distribuídos por 14 famílias (tabela 5; fig. 7). As famílias de plantas com maior riqueza de tipos polínicos foram Fabaceae (11 tipos) e Asteraceae (3 tipos) e as famílias com maiores frequências dos tipos polínicos foram Euphorbiaceae (até 69% de frequência), Malpighiaceae (até 54%), Fabaceae (até 46%) e Sapindaceae (até 33%).

As espécies de abelhas utilizaram alguns tipos polínicos em comum (tabela 5), mas o tipo mais abundante na dieta de suas proles foi de espécies de plantas diferentes. *Anthodiocetes* sp, por exemplo, utilizou 8 tipos polínicos de 4 famílias, sendo os mais abundantes os tipos *Gliricidia* (Fabaceae) e *Serjania* (Sapindaceae). *E. erythrocephalum* utilizou 15 tipos de 8 famílias e os tipos *Desmodium* (Fabaceae) e *Pyrostegia venusta* (Bignoniaceae) foram os mais frequentes nas amostras. A maior frequência de utilização para *E. townsendi* foi uma espécie não identificada de Fabaceae e dois tipos polínicos de duas famílias. No caso de *C. analis*, as maiores frequências foram duas espécies de Malpighiaceae (uma não identificada e o tipo *Heteropterys*) e 16 outros tipos encontrados em 9 famílias. As dietas com frequências mais similares em relação ao tipo mais abundante foram as de *T. curvitaris* (20 tipos de 10 famílias) e *T. diversipes* (13 tipos de 9 famílias) que utilizaram mais o tipo *Dalechampia* (Euphorbiaceae). Por fim, *T. rugulosa* (19 tipos de 13 famílias) utilizou mais tipos polínicos com frequências menores (próximo de 20%) das famílias Euphorbiaceae, Onagraceae e Sapindaceae.

Tabela 5: Porcentagem de grãos de pólen presentes no conteúdo residual de imaturos de espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. Cada letra representa uma espécie: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.

Família	Tipo polínico	A	B	C	D	E	F	G
Amaranthaceae								
	Amaranthaceae sp	0	0	0	0	0	0,15	0,15
Araceae								
	Araceae sp	0	0	0	0	1,19	0	0,61
Araliaceae								
	<i>Didymopanax vinosum</i>	0	9,96	0	0	8	0	6
Asteraceae								
	Asteraceae sp1	0	1,63	0	0	4,42	0	0,77
	Asteraceae sp2	0	0	0	0	0,66	0,36	1,38
	Asteraceae sp3	0	0,21	0	0	0	0	0
Bignoniaceae								
	<i>Pyrostegia venusta</i>	0	23,36	0	0,95	1,8	0,31	0,48
	Bignoniaceae sp	0	0	0	0,32	0	0	0
Euphorbiaceae								
	tipo <i>Croton</i>	0	3,18	0	0,77	2,12	13,85	18,85
	tipo <i>Dalechampia</i>	2,43	0	0	1,16	41,72	69,01	14,51
Fabaceae								
	<i>Anadenanthera falcata</i>	0,56	0	0	0	0	0,13	0,82
	<i>Bauhinia longifolia</i>	0	0	0	0	1,31	0	0,93
	<i>Bauhinia microstachya</i>	0	0	0	0	1,21	0,34	0
	Fabaceae sp1	0	0	0	0,42	0	2,94	0
	Fabaceae sp2	0	1,93	50	0	0	0	0
	<i>Mimosa</i> sp	0	2,48	0	0	0	0	0
	tipo <i>Cassia</i>	8,87	0	0	0	0	0	0,15
	tipo <i>Desmodium</i>	8,47	46,34	0	4,03	4	1	7,24
	tipo <i>Gliricidia</i>	35,38	1,82	25	11,74	3,2	0,78	0
	tipo <i>Peltophorum</i>	0	0	0	0,11	1,36	0	0
	tipo <i>Senna</i>	6,62	2,08	0	1,51	3,36	0	7,97
Malpighiaceae								
	Malpighiaceae sp	0	0	0	54,27	0,26	0	0
	tipo <i>Heteropterys</i>	0	0	0	20,59	0,7	0,74	4,4
Malvaceae								
	Malvaceae sp	0	0	0	0	0	0,15	0,15
Myrtaceae								
	Myrtaceae sp	4,28	0	0	0,37	1,36	0	2,76

Tabela 5: continuação

Onagraceae								
	tipo <i>Ludwigia</i>	0	3,33	0	1,69	6,92	6,77	16,53
Poligalaceae								
	Poligalaceae sp	0	0	0	0,16	0	0	0
Salicaceae								
	tipo <i>Casearia</i>	0	2,31	25	1,46	2,14	0	1,96
Sapindaceae								
	tipo <i>Serjania</i>	33,39	0,21	0	0,45	13,99	3,47	14,34
Não identificada								
	NI 1	0	0	0	0	0,28	0	0
	NI 2	0	1,03	0	0	0	0	0
	NI 3	0	0,13	0	0	0	0	0

Figura 7: Tipos polínicos encontrados nos ninhos das espécies de abelhas coletadas. Identificação das espécies: **A**= *Amaranthaceae* sp; **B**= *Araceae* sp; **C**= *Didymopanax vinosum*; **D**= *Asteraceae* sp1; **E**= *Asteraceae* sp2; **F**= *Asteraceae* sp3; **G**= *Pyrostegia venusta*; **H**= *Bignoniaceae* sp; **I**= tipo *Croton*; **J**= tipo *Dalechampia*; **K**= *Anadenanthera falcata*; **L**= *Bauhinia longifolia*; **M**= *Bauhinia microstachya*; **N**= *Fabaceae* sp1; **O**= *Fabaceae* sp2; **P**= *Mimosa* sp; **Q**= tipo *Cassia*; **R**= tipo *Desmodium*; **S**= tipo *Gliricidia*; **T**= tipo *Peltophorum*; **U**= tipo *Senna*; **V**= *Malpighiaceae* sp; **W**= tipo *Heteropterys*; **X**= *Malvaceae* sp; **Y**= *Myrtaceae* sp; **Z**= tipo *Ludwigia*; **AA**= *Poligalaceae* sp; **AB**= tipo *Casearia*; **AC**= tipo *Serjania*; **AD**= NI 1; **AE**= NI 2; **AF**= NI 3. Barra preta= 50µm.

A amplitude de nicho trófico variou de 0 para um único tipo polínico utilizado por *Anthodiocetes* sp e *E. townsendi* no cerrado e no primeiro ano a 2,3 para *T. rugulosa* no cerrado e no segundo ano (tabela 6). Ninhos de *Anthodiocetes* sp, *E. townsendi*, *C. analis* e *T. diversipes* estabelecidos na mata revelaram uma maior amplitude de nicho em comparação com os ninhos provenientes do cerrado e *E. erythrocephalum* e *T. rugulosa* apresentaram o oposto. *T. curvitaris* não diferiu seu valor de amplitude em nenhuma fitofisionomia ou ano considerados. No primeiro ano, *E. erythrocephalum* e *T. diversipes* exibiram valores de amplitude de nicho maior do que no segundo ano e *Anthodiocetes* sp, *E. townsendi*, *C. analis* e *T. rugulosa* apresentaram o inverso das espécies anteriores com amplitude maior no segundo ano.

Tabela 6: Índices de amplitude (Shannon) de nicho trófico calculado por área de nidificação, cerrado e/ou mata estacional semidecidual, e por ano de amostragem (março/2016-fevereiro/2017, Ano 1, março/2017-fevereiro/2018, Ano 2) de espécies de abelhas que ocuparam NA na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Espécies	Amplitude de nicho (Shannon)			
	Cerrado	Mata	Ano 1	Ano 2
<i>Anthodiocetes</i> sp	0	1,7	0	1,6
<i>Epanthidium erythrocephalum</i>	1,1	0,9	1,8	1
<i>Euglossa townsendi</i>	0	0,7	0	0,7
<i>Centris analis</i>	1,4	1,5	1,2	1,4
<i>Tetrapedia curvitaris</i>	2	2	2	2
<i>Tetrapedia diversipes</i>	0,5	1,2	1,4	1
<i>Tetrapedia rugulosa</i>	2,3	2,1	1,8	2,3

As análises da sobreposição de nicho trófico par a par das espécies de abelhas nas duas fitofisionomias e nos dois anos de coleta mostraram que no cerrado (tabela 7) a maior sobreposição ocorreu entre *T. diversipes* e *T. curvitaris* (Pianka= 0,77) e não ocorreu sobreposição entre *E. townsendi* e as demais espécies amostradas. A sobreposição entre *T. curvitaris* e *T. rugulosa*, e entre *E. erythrocephalum* e *T. rugulosa* também foram consideradas altas nessa fitofisionomia. A maior sobreposição de nicho trófico na mata (tabela 8) ocorreu entre cada espécie de *Tetrapedia* com outras espécies de *Tetrapedia*, e também entre *Anthodiocetes* sp. e *T. rugulosa*. Nessa fitofisionomia não houve sobreposição somente entre *E. townsendi* e *E. erythrocephalum*.

Tabela 7: Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha no cerrado na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.

	A	B	C	D	E	F	G
A							
B	0,06						
C	0	0					
D	0,22	0,07	0				
E	0,08	0,21	0	0,03			
F	0	0,006	0	0,01	0,77		
G	0	0,55	0	0,08	0,45	0,04	

Tabela 8: Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha na mata estacional semidecidual na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.

	A	B	C	D	E	F	G
A							
B	0,19						
C	0,28	0					
D	0,1	0,08	0,13				
E	0,4	0,11	0,07	0,07			
F	0,11	0,02	0,01	0,05	0,91		
G	0,47	0,14	0,05	0,1	0,74	0,69	

No primeiro ano de coleta (tabela 9) a maior sobreposição observada foi igual ao da mata para as três espécies de *Tetrapedia*, mas somente entre elas, e não ocorreu sobreposição entre *E. townsendi* e todas as outras espécies e entre *Anthodiocetes* sp e *T. diversipes* e *T. rugulosa*. As sete espécies apresentaram sobreposição com todas no segundo ano (tabela 10), sendo que somente entre *T. curvitaris* e *T. diversipes* a sobreposição foi alta (Shannon= 0,92). *T. rugulosa* e *Anthodiocetes* sp sobrepuseram suas dietas, nesse ano, com todas as outras espécies, mas foram sobreposições de baixas (Pianka=0,11 e Pianka=0,14, respectivamente) a moderada (Pianka= 0,36 e Pianka=0,33, respectivamente).

Tabela 9: Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam ninhos-armadilha no primeiro ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.

	A	B	C	D	E	F	G
A							
B	0,01						
C	0	0,09					
D	0,07	0,02	0				
E	0,05	0,12	0	0,05			
F	0	0,09	0	0,04	0,9		
G	0	0,1	0	0,05	0,94	0,88	

Tabela 10: Índice de sobreposição de nicho trófico (Pianka) par a par das espécies de abelhas que ocuparam os ninhos-armadilha no segundo ano na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP, baseado em material de aprovisionamento das células de cria. Identificação das espécies: **A**= *Anthodiocetes* sp; **B**= *Epanthidium erythrocephalum*; **C**= *Euglossa townsendi*; **D**= *Centris analis*; **E**= *Tetrapedia curvitaris*; **F**= *Tetrapedia diversipes*; **G**= *Tetrapedia rugulosa*.

	A	B	C	D	E	F	G
A							
B	0,22						
C	0,28	0,02					
D	0,14	0,1	0,2				
E	0,23	0,16	0,07	0,05			
F	0,08	0,001	0,01	0,01	0,92		
G	0,33	0,34	0,06	0,11	0,36	0,28	

4.5. Redes de Interações

As redes ponderadas no cerrado e na mata, das espécies de abelhas com plantas utilizadas na dieta de suas proles, são mostradas nas figuras 8 e 9. No cerrado (figura 8), as espécies de abelhas utilizaram um menor número de tipos de plantas em relação à rede das interações ocorridas na mata (figura 9), com exceção apenas de *E. erythrocephalum* que apresentou resultado oposto. No geral, a família mais importante para Anthidiini foi Fabaceae, assim como para Euglossini. Centridini utilizou mais Malpighiaceae enquanto Tetrapediini usou mais Euphorbiaceae.

A família mais utilizada por *Anthodiocetes* sp no cerrado foi Fabaceae, sendo que na mata foi Sapindaceae seguida de Fabaceae. *E. erythrocephalum* também utilizou mais Fabaceae em ambas fitofisionomias, mas também coletou de Bignoniaceae. No cerrado, *E. townsendi* coletou mais tipos polínicos de Fabaceae e na mata, além de Fabaceae, um tipo de Salicaceae foram os mais abundantes nas amostras. *C. analis* utilizou tanto no cerrado quanto na mata apenas Malpighiaceae, a diferença entre as fitofisionomias se deu pelo fato de ser mais um tipo no cerrado e dois tipos na mata. Euphorbiaceae foi a família mais importante em ambas fitofisionomias tanto para *T. curvitaris* quanto para *T. diversipes*, a diferença ocorreu devido aos outros tipos que também foram importantes para cada uma delas. *T. curvitaris* utilizou Araliaceae no cerrado e Sapindaceae na mata. Já para *T. diversipes* somente na mata que um segundo tipo de Euphorbiaceae também foi importante. *T. rugulosa* foi a espécie que utilizou maior número de famílias diferentes quando comparado com as outras espécies, sendo Euphorbiaceae, Araliaceae e Onagraceae no cerrado, e Euphorbiaceae (2 tipos), Onagraceae, Sapindaceae e Fabaceae na mata.

Figura 8: Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no cerrado da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.

Figura 9: Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos na mata da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.

Quando o tempo foi separado nos dois anos (figuras 10 e 11) *C. analis* e *E. erythrocephalum* utilizaram mais tipos polínicos no primeiro ano do que no segundo e o oposto foi observado para as cinco outras espécies consideradas. *Anthodiocetes* sp no primeiro ano utilizou somente Fabaceae enquanto que no segundo ano utilizou mais Sapindaceae e depois Fabaceae. No primeiro ano, Bignoniaceae e depois Fabaceae foram mais coletadas por *E. erythrocephalum*, enquanto no segundo ano as famílias foram Fabaceae e depois Araliaceae. Para *E. townsendi*, Fabaceae foi mais importante em ambos os anos, mas no segundo ano Salicaceae também foi mais utilizada. *C. analis*, assim como para as diferentes fitofisionomias, somente teve Malpighiaceae como a família mais abundante, sendo que no segundo ano 2 tipos dessa família foram importantes comparado com o único tipo no primeiro ano. Euphorbiaceae foi mais utilizada pelas três espécies de *Tetrapedia* em ambos os anos, mas *T. curvitaris* também utilizou mais Sapindaceae no primeiro ano e Onagraceae no segundo. Já para *T. diversipes* somente Sapindaceae foi importante no primeiro ano e *T. rugulosa* foi igual à *T. curvitaris* quanto às demais famílias mais abundantes.

Figura 10: Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no primeiro ano de coleta da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.

Figura 11: Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e famílias de plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos no segundo ano de coleta da EEJ, Luiz Antônio, SP. Plantas representadas com círculos de mesma cor pertencem à mesma família botânica.

A rede ponderada mostrou também que no cerrado (figura 12) a espécie de abelha mais abundante foi *C. analis* e a espécie de planta foi a espécie não identificada de Malpighiaceae. Na mata (figura 13), diferentemente, *T. curvitaris* foi a mais abundante e o tipo *Dalechampia* a mais abundante entre as plantas.

Euglossa townsendi não entrou na rede com as outras espécies amostradas no cerrado pois foi a única que utilizou um tipo não identificado de Fabaceae e na mata ela utilizou outros dois tipos diferentes (tipo *Gliricidia* e tipo *Casearia*). O tipo *Gliricidia* foi utilizado na mata também por todas as outras espécies, mas em uma proporção maior por *C. analis*, *Anthodioctes* sp e *T. curvitaris*. Esse tipo polínico no cerrado foi mais utilizado por *C. analis*, *Anthodioctes* sp e *E. erythrocephalum*. O tipo *Casearia* além de *E. townsendi*, foi utilizado por *T. rugulosa* e *T. curvitaris* na mata e somente por *C. analis*, *E. erythrocephalum* e *T. curvitaris* no cerrado.

Anthodioctes sp coletou no cerrado somente o tipo *Gliricidia*, também coletado na mata em menor proporção, sendo o tipo *Serjania* o mais abundante para essa espécie. Na mata, o tipo *Serjania* também foi coletado em maior proporção por *T. curvitaris* e *T. rugulosa*, enquanto no cerrado esse tipo foi mais utilizado somente pelas três espécies de *Tetrapedia*.

Epanthidium erythrocephalum, tanto no cerrado quanto na mata, utilizou em maior proporção os tipos *Desmodium* e *P. venusta* e somente o tipo *D. vinosum* no cerrado. O tipo *Desmodium* também foi mais utilizado por *T. rugulosa* e *C. analis* em ambas fitofisionomias e por *T. curvitaris* na mata. Os tipos *P. venusta* e *D. vinosum* também foram utilizados por *T. rugulosa* e *T. curvitaris* no cerrado. Na mata, *P. venusta* também foi mais coletado por *C. analis* e *T. curvitaris* e *D. vinosum* coletado somente por *T. curvitaris* e *T. rugulosa*.

Centris analis utilizou no cerrado em maior abundância o tipo não identificado de Malpighiaceae e os tipos *Heteropterys* e *Gliricidia*, sendo que o tipo *Heteropterys* também foi utilizado por *T. rugulosa*. Na mata, *C. analis* coletou os mesmos tipos que no cerrado somente acrescentando o tipo *Desmodium* a essa fitofisionomia.

Tetrapedia curvitaris e *T. diversipes* utilizaram no cerrado, em maiores proporções, o tipo *Dalechampia*, e *T. curvitaris* também utilizou *D. vinosum*. Já, *T. rugulosa* utilizou mais os tipos *Croton*, *D. vinosum*, *Ludwigia* e *Desmodium*. Na mata, *T. curvitaris* coletou mais os tipos *Dalechampia*, *Serjania*, *Ludwigia*, *D. vinosum* e um tipo não identificado de Asteraceae. *T. diversipes*, além de *Dalechampia*, também utilizou os tipos *Croton* e *Ludwigia*. Por fim, *T. rugulosa* utilizou em maior abundância 6 tipos (*Croton*, *Ludwigia*, *Dalechampia*, *Serjania*, *Senna* e *Desmodium*).

Figura 12. Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos amostrados no cerrado da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A**: *Anthodioctes* sp; **B**: *Epanthidium erythrocephalum*; **C**: *Euglossa townsendi*; **D**: *Centris analis*; **E**: *Tetrapedia curvitaris*; **F**: *Tetrapedia diversipes*; **G**: *Tetrapedia rugulosa*).

Figura 13. Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos amostrados na mata estacional semidecidual da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A**: *Anthodiocetes* sp; **B**: *Epanthidium erythrocephalum*; **C**: *Euglossa townsendi*; **D**: *Centris analis*; **E**: *Tetrapedia curvitaris*; **F**: *Tetrapedia diversipes*; **G**: *Tetrapedia rugulosa*).

Analizando as redes ponderadas correspondentes a cada ano de amostragem, mas com as duas fitofisionomias somadas, observa-se que no primeiro ano (figura 14) as espécies de abelhas mais abundantes foram *T. curvitaris* e *C. analis* e os tipos mais abundantes foram o não identificado de Malpighiaceae e *Dalechampia*. No segundo ano (figura 15), as espécies de abelhas mais abundantes foram *C. analis* e as três de *Tetrapedia*, e os tipos de plantas mais utilizados foram *Dalechampia*, *Desmodium*, *Heteropterys* e o tipo não identificado de Malpighiaceae.

Euglossa townsendi coletou mais abundantemente, no primeiro ano, o tipo não identificado de Fabaceae, também utilizado por *E. erythrocephalum* nesse mesmo ano. No segundo ano, *E. townsendi* coletou mais dois tipos diferentes do primeiro ano (*Gliricidia* e *Casearia*), sendo o primeiro tipo também utilizado por *C. analis* e *Anthodiocetes* sp e o segundo tipo por *T. rugulosa* no mesmo período de tempo.

Anthodiocetes sp utilizou o tipo *Gliricidia* mais frequentemente no primeiro ano, utilizado também por *C. analis* e *T. curvitaris*, mas no segundo ano, os tipos mais abundantes foram: tipo *Serjania*, coletado também por *T. rugulosa* e *T. curvitaris*; tipo *Gliricidia*; tipo *Desmodium*, utilizado também por *E. erythrocephalum*, e as *T. rugulosa* e *T. curvitaris* e o tipo *Cassia* utilizado somente por essa espécie nesse ano.

No primeiro ano, *E. erythrocephalum* coletou em maior quantidade os tipos *P. venusta* e *Desmodium*, ambos também utilizados por *T. curvitaris*. No segundo ano, a coleta foi maior dos tipos *Desmodium* e *D. vinosum*, este último também utilizado por *T. curvitaris* e *T. rugulosa*.

Centris analis utilizou preferencialmente os mesmos tipos nos dois anos que foram o tipo não identificado de Malpighiaceae e os tipos *Heteropterys*, também coletado por *T. rugulosa*, e *Gliricidia*.

No primeiro ano, os tipos mais utilizados pelas três espécies de *Tetrapedia* foram *Dalechampia* e *Serjania*, além disso para *T. diversipes* e *T. rugulosa* o tipo *Croton* também foi bastante coletado. No segundo ano, *T. curvitaris* utilizou mais *Dalechampia* e *Ludwigia*, *T. diversipes* coletou mais *Dalechampia* e *Croton* e *T. rugulosa* utilizou em maior quantidade os tipos *Croton*, *Ludwigia*, *Desmodium* e *Serjania*.

Figura 14: Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos estabelecidos no cerrado e na mata estacional semidecidual, no primeiro ano de amostragem, na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A**: *Anthodiocetes* sp; **B**: *Epanthidium erythrocephalum*; **C**: *Euglossa townsendi*; **D**: *Centris analis*; **E**: *Tetrapedia curvitaris*; **F**: *Tetrapedia diversipes*; **G**: *Tetrapedia rugulosa*).

Figura 15. Rede quantitativa de interações entre espécies de abelhas e plantas a partir de frequência de ocorrência dos tipos polínicos provenientes de conteúdo residual de ninhos estabelecidos no cerrado e na mata estacional semidecidual, no segundo ano de amostragem, na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP. (Identificação das espécies: **A**: *Anthodiocetes* sp; **B**: *Epanthidium erythrocephalum*; **C**: *Euglossa townsendi*; **D**: *Centris analis*; **E**: *Tetrapedia curvitaris*; **F**: *Tetrapedia diversipes*; **G**: *Tetrapedia rugulosa*).

4.6. Métricas de rede

As espécies centrais na rede do cerrado (figura 16) são, além das cinco espécies de abelhas, primeiramente o tipo *Ludwigia* depois os tipos *Gliricidia*, *Dalechampia*, *Desmodium*, *Serjania* e *Heteropterys*. Na mata (figura 17), além das seis espécies de abelhas, os tipos mais centrais são *Gliricidia*, *Dalechampia*, *Desmodium* e *Serjania*, seguidas por *Casearia*, *Ludwigia*, *Senna*, *Heteropterys*, *Croton* e *P. venusta*.

Figura 16: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no cerrado da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Figura 17: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos na mata da Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

As cinco espécies centrais de abelhas no cerrado também são centrais na rede do primeiro ano (figura 18), enquanto as espécies centrais de plantas são as dos tipos *Ludwigia* e depois *Gliricidia*, *Desmodium*, *Senna*, *Croton*, *Dalechampia*, *Serjania* e *Heteropterys*. No segundo ano (figura 19), apenas *C. analis* não é uma espécie central de abelha na rede e os tipos polínicos centrais são *Gliricidia* e depois *Casearia*, *P. venusta*, *Desmodium*, *Serjania* e *Heteropterys*.

Figura 18: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no primeiro ano de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Figura 19: Centralidade da rede de interação abelha e tipos polínicos coletados nos ninhos estabelecidos no segundo ano de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Com relação às métricas das redes do cerrado, mata, primeiro ano e segundo ano, a rede mais conectada foi a do segundo ano e as menos conectadas foram as do cerrado e do primeiro ano. Todas foram estatisticamente aninhadas, sendo a mais aninhada a rede do primeiro ano. As redes apresentaram especializações da comunidade de moderada a alta, sendo a mais especializada a rede do cerrado e a menos especializada a da mata. As redes foram robustas, independentemente da fitofisionomia e período de coleta, sendo a do segundo ano a mais robusta. As redes apresentaram de 4 a 5 módulos mas não foram consideradas modulares pois não diferiram estatisticamente do esperado ao acaso (tabela 11).

Tabela 11. Métricas calculadas a partir das redes ponderadas de interação entre abelhas e plantas nas diferentes fitofisionomias e diferentes anos de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

	Cerrado	Mata	Ano1	Ano 2
Conectância (C)	0,33	0,42	0,33	0,43
Aninhamento (NODF)*	33,05	36,26	40,8	32,57
Especialização da Comunidade (H2)*	0,63	0,43	0,51	0,54
Robustez (R)*	0,68	0,75	0,68	0,76
Modularidade (M)**	0,5	0,41	0,46	0,5

* Todos os valores observados foram estatisticamente diferentes com $p < 0,05$.

**Todos os valores observados não foram estatisticamente diferentes com $p > 0,05$

A especialização a nível de população variou de $d'=0,27$, a especialização de *T. curvitaris* na rede da mata, a $d'=1$, para *E. townsendi* no cerrado. *Anthodiocetes* sp teve maior especialização no cerrado e no primeiro ano em relação à mata e ao segundo ano, enquanto que *E. erythrocephalum* apresentou o oposto dessa outra espécie de Anthidiini. *E. townsendi* e *C. analis* tiveram maior especialização no cerrado e no primeiro ano, sendo a última espécie de abelha com especialização bem próxima entre os anos. As três espécies de *Tetrapedia* apresentaram maior especialização no cerrado quando comparado com a mata, porém foram especializações diferentes em relação aos anos. *T. curvitaris* e *T. diversipes* apresentaram valores bem próximos para os dois anos, enquanto que *T. rugulosa* teve valor maior no segundo ano de coleta (tabela 12).

Tabela 12. Métrica da especialização da população (d') para cada espécie calculada a partir das redes ponderadas de interação entre abelhas e plantas nas diferentes fitofisionomias e diferentes anos de coleta na Estação Ecológica de Jataí, município de Luiz Antônio, SP.

Especialização da população (d')				
Espécies	Cerrado	Mata	Ano 1	Ano 2
<i>Anthodioctes</i> sp	0,57	0,39	0,72	0,47
<i>Epanthidium erythrocephalum</i>	0,59	0,75	0,62	0,78
<i>Euglossa townsendi</i>	1	0,66	0,95	0,68
<i>Centris analis</i>	0,73	0,67	0,69	0,65
<i>Tetrapedia curvitaris</i>	0,46	0,27	0,38	0,3
<i>Tetrapedia diversipes</i>	0,74	0,35	0,3	0,55
<i>Tetrapedia rugulosa</i>	0,49	0,28	0,34	0,39

5. DISCUSSÃO

5.1. Estrutura da comunidade e variações temporais da nidificação

Análises comparativas entre os números de espécies nidificando em NA e suas abundâncias a partir de levantamentos feitos em diversas áreas geográficas devem ser interpretadas com muita cautela (Oliveira Nascimento & Garófalo, 2014). Além das diferenças climáticas e fitofisionômicas entre as áreas estudadas, o que por si só já poderiam resultar em diferenças entre as comunidades (Debinski & Holt 2000), a diversidade de métodos de amostragem (Staab et al., 2018), de tipos e disposição dos NA na área e diferentes esforços amostrais podem inviabilizar totalmente tais comparações (Aguiar et al., 2005).

As comunidades de abelhas e vespas nos dois ambientes estudados neste trabalho, cerrado e mata, tiveram, em suas composições, maior similaridade entre as abelhas do que entre as vespas. Entre as abelhas, *C. analis*, *E. erythrocephalum*, *E. violacea*, *E. townsendi*, *T. curvitaris*, *T. rugulosa*, *T. diversipes* e *Anthodioctes* sp. foram as que nidificaram nos dois ambientes e em relação às vespas, *M. angulosa*, *P. guadulpensis*, *Podium* aff *rufipes* e *Trypoxylon* aff *nitidum* foram as espécies que ocuparam NA tanto no cerrado como na mata. Com exceção de *Podium* aff *rufipes*, *Trypoxylon* aff *nitidum*, *Anthodioctes* sp, devido aos problemas taxonômicos, e *T. curvitaris*, com registros de ocorrências apenas nos estados de São Paulo (Camillo et al., 1995; Garófalo, 2000;

Rocha-Filho *et al.*, 2017), Minas Gerais (Mesquita & Augusto, 2011) e Espírito Santo (Moure, 2012), as demais espécies compartilhando as duas fitofisionomias possuem em comum uma ampla distribuição geográfica (Moure, 1960; Willink, 1982; Willink & Roig-Alsina, 1998; Moure, 2012; Moure *et al.*, 2012a; Urban & Moure, 2012;). Entretanto, é importante ressaltar que as outras espécies amostradas e que ocorreram apenas no cerrado, como *C. tarsata*, ou apenas na mata, como *A. subaurarius*, *X. frontalis*, *T. lactitarse*, *M. brethesi* e *T. punctivertex*, com exceção da primeira, compartilham, também, a característica de ampla distribuição geográfica (Bohart & Menke, 1976; Coville, 1981; Willink, 1982; Schlindwein *et al.*, 2003; Aguiar & Garófalo, 2004; Moure *et al.*, 2012b). No caso de *A. subaurarius*, suas ocorrências estão restritas ao Brasil (Dreisbach, 1963) e, até o momento, apenas aos Estados de São Paulo (Gazola, 2003; Aguilar-Benavides, 2017; Rocha-Filho *et al.*, 2017), Bahia (Lima da Cruz, 2016) e Paraná (Cambra *et al.*, 2017).

A característica de apresentar ampla distribuição geográfica pela maioria das espécies amostradas no presente trabalho, independente se ocorrendo nos dois ambientes ou em apenas um deles, resulta na participação delas em inúmeras comunidades de outras regiões. Essa ampla distribuição confere a essas espécies a condição de generalistas por explorarem uma grande diversidade de ambientes. Assim, as comunidades aqui amostradas não possuem algum componente que possa diferenciá-las das demais comunidades já registradas. De maneira similar, as comunidades aqui identificadas apresentaram um padrão consistente com aquele da maioria das comunidades, ou seja, algumas espécies são abundantes e as demais são raras (Krebs, 1994). Embora sendo característica de comunidades, as diferenças que podem ser observadas entre elas dizem respeito às espécies que assumem os papéis de principais atores decorrentes de suas abundâncias. Assim, a análise a respeito do número de nidificações feitas por cada uma das espécies de abelhas, em cada um dos ambientes estudados, mostra que no cerrado 58% do total de ninhos foi construído por *C. analis*, evidenciando uma grande dominância dessa espécie. Por outro lado, na mata, essa alta dominância não ocorreu considerando que as nidificações de *T. rugulosa* corresponderam a 33,9% do total de ninhos e que juntamente com *T. curvitaris* e *T. diversipes* responderam por 76,7% do total de nidificações. Diferentemente das abelhas, tanto no cerrado como na mata, *Trypoxylon aff nitidum* foi significativamente superior a todas as outras espécies respondendo por 85% e 62% das

nidificações no cerrado e na mata, respectivamente. Segundo Price (1984), as comunidades que se caracterizam por apresentar poucas espécies com elevada abundância possuem pequena diversificação de recursos disponíveis. Porém, os recursos presentes aparecem em grandes quantidades propiciando às espécies que os exploram manter grandes populações locais. Aparentemente, os dados obtidos a partir das comunidades de vespas nos dois ambientes poderiam contemplar a sugestão daquele autor para o recurso cavidade de nidificação e com mais estudos poderia elucidar se os recursos alimentares também contemplariam, enquanto que para as comunidades de abelhas teríamos resultados similares apenas para a comunidade ocorrendo no cerrado.

Conforme comentado anteriormente, as espécies que compartilharam das duas comunidades aqui identificadas participam também de comunidades ocorrendo em outras áreas. É interessante ressaltar também que *C. analis* foi, de longe, a espécie dominante na comunidade de abelhas no cerrado enquanto *T. rugulosa* foi a que nidificou com maior frequência no ambiente da mata. A ocorrência de *C. analis* como a mais abundante das espécies de abelhas em uma comunidade foi registrada por Garófalo (2000), em um estudo feito no Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus (PEFBJ), município de Pedregulho, SP, por Gazola & Garófalo (2009), em estudos feitos na Estação Ecológica de Paulo de Faria (EEPF), município de Paulo de Faria, SP, na área com vegetação preservada da Fazenda Santa Cecília (FSCe), município de Patrocínio Paulista, SP, e por Oliveira & Gonçalves (2017), em estudo feito no Parque Estadual São Camilo (PESC), município de Palotina, PR. Semelhante à Estação Ecológica de Jataí em Luiz Antônio, onde o presente estudo foi realizado, o PEFBJ e a FSCe apresentam cobertura vegetal com fitofisionomias de cerrado e mata estacional semidecidual enquanto na EEPF e no PESC a cobertura é de mata estacional semidecidual. Possivelmente, a similaridade da cobertura vegetal entre esses ambientes deve ser um dos fatores que favorecem a ocorrência de populações de *C. analis* que se sobressaem, numericamente, em relação às outras espécies de abelhas que compõem as comunidades. Em relação à comunidade de abelhas ocorrendo na mata, *T. rugulosa* foi a espécie mais abundante e não teve uma presença desse nível em qualquer outro estudo realizado. Em uma análise considerando as três espécies de abelhas mais abundantes em comunidades já estudadas, *T. rugulosa* aparece como a segunda no cerrado da Fazenda Santa Carlota, município de

Cajurú, SP (Camillo *et al.*, 1995); no Parque Estadual de Porto Ferreira (PEPF), município de Porto Ferreira, SP, (Aguilar-Benavides, 2017) e no Parque Estadual das Furnas do Bom Jesus (PEFBJ), município de Pedregulho, SP (Garófalo, 2000) e em terceiro lugar na mesma área do presente trabalho (Garófalo, 2000). No caso das comunidades de vespas do cerrado e da mata identificadas neste estudo, os problemas nas corretas identificações taxonômicas existentes impedem que uma análise mais ampla possa ser realizada. Os dados existentes mostram que apenas no presente estudo *Trypoxylon aff nitidum* ocorreu como a espécie mais abundante nos dois ambientes e que sua presença em comunidades do Parque Estadual da Ilha Anchieta, município de Ubatuba, SP (Oliveira-Nascimento & Garófalo, 2016), do PEPF (Aguilar-Benavides, 2017) e da Fazenda Experimental da Fundação Educacional de Ituiutaba, município de Ituiutaba, MG, cuja área era coberta por mata ciliar, culturas e pastagens (Assis & Camillo, 1997) foi representada por um número pequeno de ninhos.

A tendência a uma maior abundância de ninhos de vespas e abelhas nos períodos chuvosos observada no presente trabalho, tem também sido registrada por outros autores que trabalharam em outras regiões (Assis & Camilo, 1997; Aguiar & Martins, 2002; Aguiar *et al.*, 2005; Loyola & Martins, 2006; Cordeiro, 2009; Gazola & Garófalo 2009; Mesquita, 2009; Pires *et al.*, 2012; Oliveira-Nascimento & Garófalo, 2014; Araújo *et al.*, 2018b). Essa relação de maior abundância de ninhos com estação chuvosa deve refletir a maior quantidade de alimento disponível naquele período, assim como também sugerido por Gathmann *et al.* (1994). E, segundo Holzschuh *et al.* (2010) e Araújo *et al.* (2018a) a abundância de abelhas é incrementada com o aumento de áreas naturais e/ou cultivadas mais heterogêneas. É interessante ressaltar que Garófalo (2008) não encontrou relação alguma entre frequência de nidificação e estação do ano e reportou que tanto no período quente/chuvoso como no período frio/seco ocorreram picos de nidificação das espécies de abelhas e vespas.

Centris analis foi uma das espécies mais abundantes, juntamente com as três espécies de *Tetrapedia* e com *E. erythrocephalum*. A maior nidificação de *Centris* pode ser explicada pela presença de plantas produtoras de óleo que é um recurso vital para abelhas desse gênero. Silva *et al.* (2017) e outros trabalhos em áreas de restinga e dunas (Ramalho & Silva, 2002; Gaglianone, 2003; Rosa & Ramalho, 2011) também relatam a

importância dessas plantas e atribuem à abundância de *Byrsonima sericea* no local como fator para manutenção de abelhas desse gênero na área. *B. sericea* não foi coletada no presente estudo, mas foram encontrados dois tipos polínicos de Malpighiaceae em abundância nos ninhos de *C. analis*, o que pode corroborar a ideia dos autores sobre a abundância de plantas produtoras de óleo para permanência e abundância dessas espécies de abelhas. A maior nidificação no período chuvoso e/ou o pico de atividade nos primeiros meses do ano de *C. analis* foram semelhantes ao descrito por Aguiar & Martins (2002), Gazola & Garofalo (2009), Mesquita (2009) e Araujo *et al.* (2018b), mas diferiu de Rocha-Filho *et al.* (2018), onde o pico foi em agosto. Além disso, alguns deles citam que a maior atividade de *C. tarsata* foi no período seco e o único ninho dessa espécie no presente trabalho também foi coletado na estação seca. Esses resultados diferiram do encontrado por Aguiar *et al.* (2005) que observaram o oposto. Mesmo com diferença entre os estudos em relação ao período que ocorreram, as duas espécies de *Centris*, na maioria dos casos, não nidificaram nos mesmos meses ou não ocorreram na mesma amostragem, podendo sugerir que seus períodos de atividade não coincidentes são resultado de competição por locais de nidificação ao longo de anos passados. Ou também por apresentarem nicho trófico parecidos (dependente de plantas produtoras de óleo) e este recurso poderia então limitar a ocorrência de uma ou outra dependendo da área amostrada.

Tetrapedia diversipes nidificou em setembro, janeiro e fevereiro do primeiro ano e não ocorreu nos meses de maio, junho, setembro e janeiro do segundo ano de amostragem. Sua maior atividade na estação chuvosa com picos em março e abril foi semelhante ao reportado na literatura (Aguiar & Martins 2002; Aguiar *et al.*, 2005 e Cordeiro, 2009), porém o pico de atividade dessa espécie diferiu do citado por Garofalo (2008), Gazola & Garofalo (2009), cujo pico foi em maio, e Rocha-Filho *et al.* (2018) com pico em novembro e junho. As abundâncias citadas por Gazola & Garofalo (2009) na EEPF e na FSCe, ambas no estado de São Paulo, para as outras duas espécies de *Tetrapedia* também coletadas nesse trabalho, diferiram do aqui observado. Enquanto aqueles autores amostraram apenas 4 ninhos de cada espécie no presente estudo foram coletados 85 ninhos de *T. rugulosa* e 68 ninhos de *T. curvitaris*. Garofalo (2008) amostrou na Estação Ecológica dos Caetetus – SP, essas duas espécies também em menor abundância (21 e 10 ninhos, respectivamente). O pico de atividade de *T. rugulosa* no

estudo de Garofalo (2008) foi em agosto, diferindo do presente estudo que foi em janeiro e fevereiro. No caso de *T. curvitaris* os picos de nidificação foram semelhantes, entre outubro e dezembro citado por Garofalo (2008) e dezembro e janeiro no presente estudo. Essa variação pode ser explicada como para as duas espécies de *Centris*, que por se tratar de espécies abundantes presentes em todos locais amostrados, um possível resultado de competição passada evitando ocorrer em mesmos períodos por utilizar os mesmos recursos, podem apresentar abundâncias variadas dependendo da área que se amostra.

Trypoxylon aff nitidum foi a única espécie de vespa abundante, e seu período de nidificação maior na estação chuvosa foi semelhante ao reportado por Assis & Camilo (1997), Oliveira-Nascimento & Garofalo (2014) e Araújo *et al.* (2018b). Os resultados obtidos por esses autores para *P. guadulpensis* também foram semelhantes ao aqui registrado com nidificação principalmente no início da estação chuvosa. *T. lactitarse* foi mais abundante nos estudos de Assis & Camilo (1997), Loyola & Martins (2006) e Oliveira-Nascimento & Garofalo (2014) do que no presente estudo, mas os picos de atividades no período chuvoso foram semelhantes, exceto no estudo de Oliveira-Nascimento & Garofalo (2014) cujos picos também ocorreram no período seco. A variação das atividades e abundâncias dessas espécies de vespas pode ser explicada como citada por Oliveira-Nascimento & Garofalo (2014) devido à grande plasticidade de adaptação a diferentes áreas que esse grupo apresenta.

5.2. Sobreposição de nicho temporal

No geral, a sobreposição temporal mais baixa observada em períodos maiores de tempo (Total, Ano 1 e Ano 2) pode estar relacionada com a maior quantidade de meses considerada, uma vez que poucas espécies ocorreram somente em um dos ambientes. Assim, quanto maior o número de meses considerados, mais as mesmas espécies podem estar distribuídas ao longo do tempo e seus picos de atividades em diferentes meses podem estar influenciando, diminuindo a sobreposição entre elas. Pode estar também relacionado com o baixo número de espécies com número maior de ninhos. Além disso, quando considera-se apenas uma estação de cada ano, o número de espécies que ocorre somente naquele período é menor do que no período total amostrado e os picos de nidificação tem maiores chances de se sobrepor, podendo levar ao aumento da

sobreposição. Isso demonstra a importância de se considerar diferentes escalas de tempo a fim de perceber possíveis padrões diferentes dependendo do tempo de coleta que se considera na amostragem.

A sobreposição temporal da comunidade de abelhas corrobora estatisticamente a abundância de ninhos de abelhas maior na estação chuvosa do que na estação seca, assemelhando-se aos dados de Rocha-Filho *et al.* (2018) e dados coletados para outros grupos de insetos (formigas, em Brito *et al.*, 2012). A maioria das escalas de tempo consideradas tiveram sobreposição temporal moderadas, mas mesmo assim foram maiores do que o esperado ao acaso. O bom estado de preservação da área por ser uma Estação Ecológica pode estar influenciando na dinâmica da comunidade e, dessa forma, permitindo que mais espécies ocorram e sobreponham seus períodos de atividade na área. Além disso, como a área apresenta mais de um tipo de fitofisionomia, um deles pode estar servindo de refúgio para as espécies em períodos onde ocorra alguma perturbação ou as condições abióticas e bióticas estejam desfavoráveis para as espécies se manterem, mantendo a comunidade com sobreposição maior ao longo das estações e dos anos. A diferença foi para estação seca do primeiro ano de coleta em que a sobreposição temporal das abelhas foi menor do que o esperado ao acaso. Esse resultado pode estar relacionado ao baixo número de ninhos coletados nesse período e não a estação em si uma vez que a mesma estação, no segundo ano de coleta, apresentou sobreposição maior do que o esperado ao acaso.

A sobreposição temporal das vespas diferiu daquela das abelhas pois foi maior no período seco do que no período chuvoso, reflexo da menor abundância de ninhos de vespas nos períodos de maior atividade das abelhas. Esse resultado sugere que além das fitofisionomias, alimento e condições climáticas, as cavidades para nidificação, conforme sugerido por Budriené *et al.* (2004), também podem ser fatores limitantes, podendo levar a uma competição entre abelhas e vespas. No período chuvoso, quando existe maior quantidade de recurso alimentar, ambas poderiam ocorrer ao mesmo tempo e a sobreposição temporal seria maior nessa estação. Porém, como elas tiveram maiores sobreposições temporais em estações diferentes, mesmo com a quantidade maior de alimento disponível uma vez que elas possuem dieta distintas, a disponibilidade das cavidades para construção de ninhos pode ter influenciado na separação temporal dessas

espécies. Além disso, as diferenças entre as fitofisionomias podem também não ter influenciado uma vez que, praticamente, nenhuma das espécies, tanto de abelhas como de vespas, foram exclusivas de cada ambiente.

Semelhante ao observado para as abelhas, a maioria das sobreposições temporais das vespas foi maior do que o esperado ao acaso. O bom estado de preservação e heterogeneidade da área podem ser os fatores que explicam esse resultado, uma vez que eles podem levar a um aumento na diversidade de alimento disponível permitindo que mais espécies ocorram no mesmo período e a sobreposição de nicho temporal seja maior do que o esperado ao acaso.

No presente trabalho, a maioria das sobreposições temporais foi semelhante às reportadas por Rocha-Filho *et al.* (2018), mas difere daquele estudo pois os autores não observaram diferença estatisticamente significativa. Porém, as sobreposições aqui observadas foram menores do que a encontrada por Santos *et al.* (2013) para uma área da caatinga. Eles classificaram a maioria das sobreposições temporais de moderada a alta e a diferença pode ser atribuída à abordagem de comparação das espécies, pois aqueles autores compararam par a par e no presente trabalho foi considerada toda a comunidade. Além disso, o método de coleta foi diferente, o que pode influenciar os resultados já que eles encontraram um número maior de espécies comparado com este trabalho. Por fim, as condições climáticas da caatinga são mais severas do que as da área de estudo aqui utilizada, podendo influenciar mais significativamente na fenologia das espécies. Como citado por Santos *et al.* (2013), nos períodos mais secos a disponibilidade de alimento é menor, o que levaria as espécies na caatinga a nidificarem em períodos mais curto de tempo quando as condições são mais favoráveis; isso resultaria em uma maior unificação dos picos de atividade e no aumento da sobreposição temporal (Santos *et al.*, 2013).

5.3. Nicho trófico

A dieta das abelhas amostradas se mostrou bastante variada com uma grande quantidade de tipos polínicos que pertencem a 14 famílias de plantas. Muitas fêmeas utilizaram recursos florais de famílias e de tipos em comum, mas as frequências em que foram exploradas variou bastante entre as espécies. Isso demonstra a importância de se

amostrar a dieta da comunidade como um todo considerando a frequência de tipos utilizados no lugar de presença e ausência e/ou analisando uma única espécie. Além disso, informações a respeito da família que mais contribui em cada dieta pode se perder, como por exemplo, sabe-se que Fabaceae é uma família abundante e diversa em diferentes fitofisionomias (Aguiar & Santos, 2007; Aguiar *et al.*, 2013; Aidar *et al.*, 2015) e foi a família mais rica em tipos amostrada no presente estudo, mas foi a segunda e terceira família com maior frequência de ocorrência na dieta de algumas fêmeas como a espécie de *C. analis* e as espécies de *Tetrapedia*. Outras famílias como Bignoniaceae e Sapindaceae apresentaram uma baixa riqueza de tipos polínicos, mas foram utilizadas em altas frequências por algumas espécies de abelhas.

A composição das famílias de plantas utilizadas pelas abelhas, de maneira geral, já foi citada na literatura em estudos sobre nicho alimentar e a maioria aparece sendo abundante, independente da metodologia aplicada ou da área de coleta (Aguiar, 2003; Aguiar & Santos, 2007; Cortopassi-Laurino *et al.*, 2003; Menezes *et al.*, 2012; Aguiar *et al.*, 2013; Santos G. *et al.*, 2013; Santos R. *et al.*, 2013; Carvalho *et al.*, 2014; Aidar *et al.*, 2015; Diniz & Buschini, 2015; Rabelo *et al.*, 2015; Aguiar *et al.*, 2017; Lima *et al.*, 2017; Ferreira & Absy, 2018; Rocha-Filho *et al.*, 2018). O que difere entre os resultados é que, dependendo da área e do método de coleta, são vistos variados tipos dentro das famílias de plantas e diferentes importâncias dessas famílias para as abelhas. A família mais importante para Anthidiini e Euglossini no presente estudo foi Fabaceae, assim como também observado por Mello & Gaglianone (dados não publicados), que mencionaram as famílias Euphorbiaceae para Anthidiini e Asteraceae e Anacardiaceae para Megachilini como também importantes. A alta representatividade de Fabaceae na dieta dos Megachilidae, juntamente com Asteraceae, já foi relatada por vários autores a partir de estudos realizados em áreas com diferentes fitofisionomias (Almeida, 2002; Agostini & Sazima 2003; Aguiar & Santos 2007; Vieira *et al.*, 2008; Sierra & Pardo 2009; Pearce *et al.*, 2012; Santos *et al.*, 2013; Haider *et al.*, 2014). Resultados diferentes foram apresentados por Aguiar (2003), que reportou que espécies de Megachilidae coletadas na caatinga visitaram mais espécies de Sapindaceae e Malvaceae, e por Aidar *et al.* (2015), que relataram maiores frequências de visitas somente em espécies de Asteraceae. Fabaceae é uma família importante na dieta provavelmente por suas espécies

apresentarem um longo período de floração ou espécies com ampla abundância de indivíduos nas áreas. Além disso, os tipos mais utilizados por essas abelhas pode estar relacionado com o comportamento oligolético (Ramalho 1990; Ramalho *et al.*, 2007).

Como é conhecido na literatura (Ramalho & Silva, 2002; Gaglianone, 2003; Rêgo *et al.*, 2006; Mendes & Rêgo, 2007; Ramos *et al.*, 2007; Vilhena & Augusto, 2007; Vieira *et al.*, 2008; Bezerra *et al.*, 2009; Dórea *et al.*, 2009; 2017; Mello *et al.*, 2013; Santos R. *et al.*, 2013; Rabelo, *et al.*, 2015; Aguiar *et al.*, 2017; Lima *et al.*, 2017; Rocha-Filho *et al.*, 2018) espécies de Centridini têm estreita relação com a família Malpighiaceae como também observado nesse estudo. Essa relação se deve ao fato de que as fêmeas dessa tribo utilizarem óleo floral na construção de seus ninhos e algumas espécies usarem também aquele óleo no alimento larval. Esse óleo floral é disponibilizado para coleta por muitas espécies de Malpighiaceae. Assim, espécies de Centridini podem coletar tanto pólen quanto óleo da mesma planta. Já para as espécies de Tetrapediini a família Euphorbiaceae foi mais utilizada como também observado por Alves dos Santos *et al.* (2002), Aguiar & Santos (2007), Menezes *et al.* (2012), De Lyra Neves *et al.* (2014) e Rocha-Filho *et al.* (2018).

A amplitude de nicho está relacionada com a diversidade de tipos polínicos utilizados em relação ao que pode estar disponível na área. Nesse contexto, a dieta de *E. townsendi* foi a com menor amplitude e as de *T. curvitaris* ($H' = 2$) e *T. rugulosa* ($H' = 2,3$) tiveram as maiores amplitudes nesse estudo. Esse resultado é semelhante à amplitude encontrada para espécies sociais, como *Apis mellifera* e *Trigona spinipes* nos estudos de Aguiar (2003) ($H' = 2,71$ e $H' = 2,31$, respectivamente), Nogueira-Ferreira & Augusto (2007) ($H' = 2,1$ e $H' = 2,7$, respectivamente), Antonini *et al.* (2013) ($H' = 1,9$ para *T. spinipes*) e Hilgert-Moreira *et al.* (2014) ($H' = 2$ para *A. mellifera*). Isso demonstra a importância das espécies amostradas nesse trabalho para a área de estudo pois mesmo sendo solitárias, apresentam nichos tróficos com grande amplitude podendo ser espécies centrais na manutenção da área, uma vez que, podem ser polinizadores de uma grande variedade de espécies de planta. Além disso, como citado por Cortopassi-Laurino & Ramalho (1988) e Aguiar (2003), espécies com amplitudes maiores geralmente apresentam hábitos generalistas e oportunistas, caracterizadas por explorar intensivamente os recursos mais abundantes. Essa observação pode auxiliar no

entendimento da maior abundância de ninhos de *T. rugulosa* e *T. curvitaris* em relação à *T. diversipes*, uma vez que, quando espécies se comportam como generalistas, elas podem estar utilizando melhor os recursos disponíveis, podendo serem melhores competitivamente na construção de ninhos e alterar a dinâmica da comunidade.

A amplitude do nicho trófico de *C. analis* foi semelhante àquela encontrada por Aguiar (2003), Santos *et al.* (2013), Aguiar *et al.* (2017) e Lima *et al.* (2017) para a mesma espécie e/ou outras espécies de *Centris*. Isso mostra que mesmo com metodologias diferentes de coleta, o resultado observado pode estar relacionado não só com essas diferentes metodologias, tempo e/ou áreas, mas com o comportamento dessas espécies de utilizar óleo na construção e aprovisionamento dos ninhos o que restringe sua dieta.

Antonini *et al.* (2013) citam que em áreas menores e áreas mais impactadas, ou seja, com menor riqueza de espécies de plantas, as abelhas apresentam menor amplitude de nicho trófico. Neste estudo, diferentemente, não foram observadas essas variações entre fitofisionomias ou anos considerados. O que foi observado é que algumas espécies apresentaram uma maior amplitude do nicho no cerrado e outras, na mata, como observado para os dois anos de coleta, mostrando que a amplitude está sujeita a mudanças temporais e espaciais, mas é diferente para cada espécie (Camillo & Garófalo 1989). Foi possível observar também neste estudo que espécies mais próximas filogeneticamente como as duas espécies de *Anthidiini* e duas espécies de *Tetrapedia* tiveram maiores amplitudes em relação às demais espécies, tanto em fitofisionomias diferentes, quanto em anos diferentes. Isso pode estar relacionado com uma resposta a competição passada onde poderiam estar diminuindo a competição e aumentando a coexistência, como citado por Aguiar & Santos (2007) que a flexibilidade no comportamento de forrageio faz da amplitude do nicho trófico uma variável dinâmica.

Analisar a sobreposição de nicho entre as espécies de abelhas pode fornecer indícios das diferentes estratégias que cada espécie utiliza para evitar competição por recursos. Com isso é possível entender a dinâmica da comunidade ao longo do tempo e até poder visualizar diferentes padrões onde mais espécies coexistam na comunidade. A alta sobreposição das espécies mais comuns diferiu do reportado por outros autores (Aguiar, 2003; Aguiar & Santos, 2007; Aguiar *et al.*, 2013) provavelmente por eles terem

utilizado a metodologia de coleta em flor, que é limitado pelo que o observador consegue ver florido além da eficiência de coleta de cada coletor também influenciar no resultado. Dorado *et al.* (2011) comentam a importância da utilização de NA na análise polínica em relação à metodologia de coleta em flor, uma vez que identificaram mais espécies e interações a partir dos resultados obtidos trabalhando com NA. Esses autores comentam também a aparição de especialistas nas redes de visitaço que não são considerados especialistas em estudos com os NA. Assim, diferentes métodos podem influenciar nos parâmetros da rede de interações. Além disso, Bosch *et al.* (2009), que fizeram coletas em flores, mas também utilizaram o pólen presente no corpo das abelhas, citam a importância da utilização da análise polínica do material aderido ao corpo desses insetos. Os autores comentam que a análise utilizando visitaço geralmente compreendem altas proporções de espécies ligadas a uma única espécie de planta. Portanto, esta abordagem pode superestimar a especialização ecológica. Por fim, a metodologia de obtenção de pólen a partir dos ninhos se mostrou uma importante ferramenta para estudos da dieta das abelhas, uma vez que foram identificadas todas as espécies de plantas que as fêmeas visitaram para alimentar sua prole.

A sobreposição entre as espécies variou bastante, tanto no cerrado quanto na mata, mas foi possível observar situações como a utilização de tipos polínicos diferentes em quantidades variáveis. Essa distinta complementação das dietas podem estar relacionadas com diferentes estratégias que poderiam ser resultado de evitar competir pelo mesmo alimento no passado. Além de diferentes estratégias de coleta, como citado por Aguiar *et al.* (2017), espécies-chave de plantas na manutenção da diversidade das áreas podem influenciar mais na sobreposição entre as espécies do que a proximidade filogenética, por exemplo. No Cerrado, *E. townsendi* não se sobrepôs com nenhuma outra espécie, ela utilizou exclusivamente um único tipo polínico. Na mata, contudo, onde a fitofisionomia pode ter uma composição e abundância de plantas floridas ao longo do ano, aquela mesma espécie de Euglossini no lugar de utilizar um tipo exclusivo, utilizou alguns tipos com baixas sobreposições com outras espécies. *Anthodiocetes* sp, similarmente a *E. townsendi*, quase não se sobrepôs com as outras espécies no cerrado e teve sobreposições maiores variando de 10% até 47% na mata. Já *E. erythrocephalum* apresentou o oposto das duas espécies anteriores pois, teve sobreposição maior no cerrado e quase não se sobrepôs na

mata, mas essa alta sobreposição no cerrado pode estar relacionada com a utilização de um tipo que é abundante na fitofisionomia, o que permitiu que a sobreposição nessa área fosse maior.

Centris analis teve baixa sobreposição de nicho com todas as outras espécies nas duas fitofisionomias pois utilizou tipos que as outras abelhas praticamente não utilizaram, ou seja, sua dieta foi mais exclusiva independente da área. Essa baixa sobreposição para uma espécie mais abundante foi diferente do visto por Aguiar *et al.* (2017) e indica que abundância não está relacionada com maior sobreposição de nicho, mas sim a relação estreita que cada espécie pode ter com diferentes fontes de alimento como ocorreu entre *Centris* e Malpighiaceae. A baixa sobreposição, no entanto, corroborou o encontrado por Carvalho *et al.* (2014) para *C. aenea* com outras espécies diferentes de *Centris*, e diferiu de Lima *et al.* (2017) entre *C. analis* e *C. terminata*. A baixa sobreposição observada neste estudo, diferente dos altos valores registrados por Lima *et al.* (2017), se deu pelo fato de analisarmos somente uma espécie de *Centris* com outras espécies que não têm relação com plantas que fornecem óleo.

Tetrapedia curvitaris e *T. diversipes* tiveram maior sobreposição entre seus nichos chegando a mais de 90% no cerrado. Elas são consideradas espécies mais oportunistas (Aguiar, 2003; Aguiar & Santos, 2007; Aguiar *et al.*, 2013), o que sugere que devem ter utilizado o que estava mais abundante na área, independentemente da fitofisionomia. Esse comportamento por explorar mais intensamente um subconjunto dos recursos florais disponíveis pode contribuir para o estreitamento de seus nichos alimentares e aumento da sobreposição alimentar entre essas espécies (Silva, 2009). *T. rugulosa* também utilizou espécies de plantas abundantes da amostragem que são conhecidas por serem abundantes em áreas naturais, porém ela coletou mais tipos diferentes, o que levou à sobreposição de nicho com mais espécies, mas também influenciou na diminuição de suas sobreposições com as outras *Tetrapedia*. Além da utilização de espécies mais abundantes da área, a maior sobreposição pode estar relacionada com similaridades morfológicas, como o comprimento da língua, que pode levar à exploração das mesmas plantas ou que possuem características semelhantes (Silveira *et al.*, 2002; Carvalho *et al.*, 2014).

Como observado na sobreposição temporal, as espécies não mostraram períodos de nidificação tão coincidentes, sendo assim, analisar o nicho trófico em diferentes períodos de tempo é importante para perceber a dinâmica da comunidade em relação a essas duas dimensões. As altas sobreposições no primeiro ano somente entre as três espécies de *Tetrapedia* podem estar relacionadas com seu comportamento oportunista, e podem ter utilizado não só o que estava mais abundante em cada fitofisionomia, como também o que estava mais florido ao longo dos diferentes anos. Outro fator que provavelmente influenciou na baixa sobreposição entre a maioria das espécies foi o pequeno número de ninhos fundados nesse primeiro ano. O segundo ano teve maior abundância de ninhos construídos e mesmo assim somente entre *T. curvitaris* e *T. diversipes* a sobreposição foi alta, o que pode ter ocorrido não só pela utilização do que estava mais abundante como também pela baixa sobreposição temporal da comunidade. No segundo ano, *T. rugulosa* e *Anthodiocetes* sp tiveram sobreposições baixas e/ou moderadas com todas as outras espécies. Isso mostra que tanto espaço quanto tempo podem influenciar na dieta das abelhas, pois foi observada variações na sobreposição levando em consideração tempo e fitofisionomia diferente. Nesse estudo, porém, a fitofisionomia em que elas nidificaram parece ter influenciado mais na dieta do que o tempo, uma vez que a sobreposição em relação às diferentes fitofisionomias foi maior do que a temporal. Além disso, no primeiro ano o número de ninhos foi menor podendo diminuir a sobreposição em relação à esta escala de tempo. Isso corrobora o sugerido por Stone *et al.* (1999), Gottlieb *et al.* (2005) e Aguiar *et al.* (2013) sobre a diminuição da sobreposição alimentar pode ser uma combinação de fatores como a existência de diferentes níveis de preferência e/ou fidelidade das espécies de abelhas com espécies de plantas, flutuações espaciais e temporais na abundância dos recursos, período de floração e tempo de atividade das fêmeas.

O papel de um polinizador na rede de interação, de acordo com Coux *et al.* (2016), pode ser correlacionado com a sua função na comunidade. Assim, o estudo de redes e suas métricas são importantes para entender não só a dinâmica delas como também a dinâmica da comunidade e observar a contribuição de cada espécie na manutenção e diversidade das áreas. No presente estudo, as abelhas utilizaram mais tipos polínicos na mata do que no cerrado. Contudo, *Epanthidium erythrocephalum*, diferiu das outras

espécies pois coletou mais tipos polínicos diferentes no cerrado em comparação com a mata, provavelmente uma das estratégias ao longo dos anos que pôde levar na diminuição e da sobreposição do nicho trófico e/ou diferenciação da dieta nessa fitofisionomia. Essa espécie coletou mais o tipo *Desmodium*, em ambas fitofisionomias, mas, no cerrado, esse tipo também foi bem explorado principalmente por *T. rugulosa*, o que não ocorreu na mata, já que, praticamente, apenas esse Anthidiini o utilizou. Além disso, *E. erythrocephalum* utilizou mais dois outros tipos de Fabaceae no cerrado, um também explorado por *T. curvitaris* nessa mesma fitofisionomia, porém *E. erythrocephalum* não o utilizou na mata e outro tipo polínico utilizado praticamente com exclusividade por esse Anthidiini em ambas as fitofisionomias.

As duas espécies de Anthidiini utilizaram mais Fabaceae no cerrado mas além desta família, na mata, uma espécie coletou mais Sapindaceae e a outra Bignoniaceae, sendo essas três famílias, juntamente com Asteraceae e Euphorbiaceae, citadas como importantes fontes de alimento para outras espécies de Megachilidae (Almeida, 2002; Aguiar & Santos 2007; Vieira *et al.*, 2008; Rech & Absy 2011; Santos *et al.*, 2013; Haider *et al.*, 2014; Sabino *et al.*, 2016). A grande diferença desses estudos com o presente trabalho é o relato na literatura da enorme utilização de Asteraceae por Megachilidae, é uma família de planta, geralmente, abundante ao longo de todo o ano e quase não explorada pelas fêmeas de Megachilidae do nosso estudo. Um dos fatores mais importantes associados à riqueza das abelhas é a heterogeneidade ambiental pois quanto mais variada a composição florística do local, maior a possibilidade de nichos disponíveis, proporcionando um maior número de espécies vivendo na mesma área (Andena *et al.*, 2009; Albrecht *et al.*, 2010; Carman & Jenkins, 2016). Os resultados do presente trabalho podem indicar a importância de famílias de plantas abundantes como Fabaceae para as abelhas em áreas com menor diversidade como ocorreu no cerrado, e a importância da maior diversidade de plantas em áreas mais diversas, como foi a mata, para manter a dinâmica da comunidade e poder servir de refúgio para que as populações voltem a se estabelecer na área ao longo dos anos em períodos mais desfavoráveis ou em perturbações.

Semelhante ao observado em diferentes trabalhos para o gênero, mesmo com áreas e metodologias diferentes, *C. analis* apresentou um pequeno nicho trófico, ou seja,

mesmo com uma abundância maior de tipos polínicos amostrados (N=32), fêmeas desta espécie utilizaram efetivamente apenas 3 tipos polínicos (Quiroz-Garcia *et al.*, 2001; Gaglianone, 2003; Quiroz-Garcia & ArreguinSánchez, 2006; Vieira *et al.*, 2008; Bezerra *et al.*, 2009; Vilhena *et al.*, 2012; Santos R. *et al.*, 2013; Diniz & Buschini, 2015; Aguiar *et al.*, 2017; Dorea *et al.*, 2017; Lima *et al.*, 2017; Rocha-Filho *et al.*, 2018). As fêmeas utilizaram, na maioria das vezes, tipos de planta que disponibilizam também óleo como é o caso de algumas Malpighiaceae. No presente estudo, *C. analis* utilizou dois tipos polínicos de Malpighiaceae no cerrado e um tipo na mata. Isso pode estar relacionado com o fato do cerrado, nessa área de estudo, estar disponibilizando menos recursos alimentares o que levaria as fêmeas explorarem mais tipos polínicos diferentes, porém são necessários estudos de levantamento e fenologia floral na área para elucidar tal questionamento. Outras espécies de Malpighiaceae foram citadas por Bezerra *et al.* (2009), Vilhena *et al.* (2012), Aguiar *et al.* (2017) e Dorea *et al.* (2017) como “espécies-chave” para manutenção da comunidade de abelhas coletoras de óleo. Os dados obtidos nesse trabalho mostram que, independente da fitofisionomia, espécies de plantas que disponibilizam óleo são espécies centrais para se preservar grupos de abelhas como as da tribo Centridini. O tipo *Heteropterys*, abundante na amostra dos tipos polínicos usados por *C. analis*, já foi citado como o tipo principal para as coletoras de óleo, incluindo *C. analis* no estudo de Rabelo *et al.* (2015). Essa relação mais estreita dentro da comunidade reforça a hipótese de que um determinado serviço ecológico pode ser um mosaico de diferentes serviços interligados (Jordano, 1987). Além dos tipos de Malpighiaceae, o tipo *Gliricidia* (Fabaceae) foi o único outro tipo mais utilizado por *Centris*, sendo a família Fabaceae também citada como a segunda família mais importante para *C. analis* no estudo de Lima *et al.* (2017).

Euphorbiaceae e duas outras famílias foram importantes na dieta de *T. curvitaris*, Araliaceae no cerrado e Sapindaceae na mata, sendo esta última já destacada por Aguiar *et al.* (2017) como uma das famílias importantes para *T. diversipes*. O que diferiu, no entanto, foi que, no presente estudo, Euphorbiaceae foi a mais utilizada por *T. diversipes*, assim como no estudo de Alves dos Santos *et al.* (2002), Menezes *et al.* (2012), de Lyra Neves *et al.* (2014) e Rocha-Filho *et al.* (2018). Já no estudo de Aidar *et al.* (2015), somente uma Malpighiaceae foi a mais importante para *T. diversipes*. *T. rugulosa* foi a

espécie que apresentou maior diferença em relação às outras espécies, pois ela utilizou mais famílias do que as outras, em ambas as fitofisionomias. Provavelmente, evitando utilizar os mesmos recursos e aumentar a competição, ela se comportou como a espécie mais generalista e coletou recursos em menores proporções a partir de diferentes famílias ao invés de coletar mais intensamente de uma família abundante ou ter alguma relação estreita com alguma planta.

Considerando os anos de coleta, as espécies utilizaram diferentemente mais famílias de plantas em anos diferentes, assim como ocorreu na fitofisionomia, como as *Tetrapedia* que tiveram Sapindaceae no primeiro ano e Onagraceae no segundo ano, ambas junto com Euphorbiaceae como famílias mais coletadas. *T. diversipes* já foi apontada como visitante frequente em *Ludwigia* em diferentes estudos (Alves dos Santos, 1999; Ruim *et al.*, 2011; Menezes *et al.*, 2012; de LyraNeves *et al.*, 2014; Gonçalves & Buschinni, 2017; Rocha-Filho *et al.*, 2018). Foi possível perceber que a diversidade de plantas em fitofisionomias e períodos diferentes podem influenciar na dieta e na complementariedade da dieta das abelhas, principalmente dessas espécies que são menos exigentes (Aguiar, 2003; Aguiar & Santos, 2007; Aguiar *et al.*, 2013). Também foi possível perceber, com a grande quantidade de famílias de plantas utilizadas ao longo dos anos, que o bom estado de preservação de uma área como a que foi usada nesse estudo pode permitir não só que uma diversidade maior de espécies ocorra no local mas como aquelas com relações mais estreitas como os Centridini e as Malpighiaceae também se mantenham.

Anthodiocetes sp utilizou *Gliricidia* no cerrado no primeiro ano. Como esse tipo polínico também foi mais explorado por *C. analis* na mata e no segundo ano, ela provavelmente utilizou também outro tipo de Sapindaceae (tipo *Serjania*) para complementar sua dieta. Além disso, a maior abundância de cada tipo polínico na mata pode ter permitido também que a abundância de *Anthodiocetes* sp fosse maior nessa fitofisionomia.

A outra espécie de Anthidiini, *E. erythrocephalum*, utilizou no cerrado um tipo abundante (tipo *Desmodium*) e completou sua dieta com outro tipo também abundante, *D. vinosum*. Este tipo também foi explorado por outras espécies de *Tetrapedia* o que pode

ter levado à utilização ainda do tipo *P. venusta*. Este último tipo não foi muito abundante, mas foi quase exclusivamente utilizado por *E. erythrocephalum*, podendo ser um complemento importante na dieta para diminuir a sobreposição do nicho. Na mata, *E. erythrocephalum* foi menos abundante e não utilizou *D. vinosum*. Considerando que a mata possa ter mais recursos alimentares e maior disponibilidade de locais naturais para nidificação, a abundância menor nesse ambiente pode ser resultante da dificuldade em encontrar locais adequados para instalação de NA que serão encontrados pelas abelhas. Além disso, o tipo polínico *P. venusta* pode também ter sido o fator para menor abundância uma vez que ele quase não aparece no segundo ano. Isso pode ter provocado também a mudança da dieta com aumento da utilização do tipo *Desmodium*.

O tipo não identificado de Fabaceae foi exclusivamente utilizado por *E. townsendi* no cerrado. Esse ambiente pode ter menor abundância de plantas disponíveis ao longo das estações, se for o caso, a espécie utilizar uma fonte de alimento exclusivamente pode ser uma resposta da competição que auxiliou a sua permanência na área ao longo dos anos. E na mata, como é uma área com abundância maior de plantas, talvez não tenha sido necessário buscar uma fonte não explorada por outras espécies e sim compartilhar as fontes que estão mais disponíveis conforme sugerido por Aidar *et al.* (2015) para outras espécies de *Euglossa* que utilizaram espécies de plantas mais abundantes na coleta. Além disso, o tipo de Fabaceae não foi coletado no segundo ano. Essa ausência de coleta pode ser devido ao não florescimento naquele período de tempo, o que pode também ter influenciado na alteração da dieta de *E. townsendi* para outros dois tipos polínicos.

Centris analis foi a espécie mais abundante no cerrado. Isso provavelmente foi possível pois essa espécie utilizou o tipo não identificado de Malpighiaceae, que foi abundante naquela fitofisionomia, e complementou sua dieta com outros dois tipos, *Heteropterys* e *Gliricidia*, o primeiro já mencionado como fonte de alimento para *C. analis* (Rabelo *et al.*, 2015). Malpighiaceae não foi a espécie mais coletada na mata, e sua menor abundância na área pode, provavelmente, influenciar que a espécie *C. analis* não foi a espécie mais abundante nessa fitofisionomia. Como espécies da tribo Centridini têm estreita relação com aquela família, se a quantidade daquele recurso diminuir, a abundância das abelhas provavelmente diminuirá também.

As três espécies de *Tetrapedia* utilizaram as espécies mais abundantes, depois de Malpighiaceae, mas de maneiras diferentes. *T. curvitaris* utilizou dois tipos dos mais abundantes no cerrado, tipos *Dalechampia* e *D. vinosum*, e na mata utilizou o tipo mais abundante *Dalechampia* com alguns outros tipos para complementar sua dieta sendo o tipo *Serjania* o mais explorado. *T. diversipes*, diferentemente, utilizou praticamente apenas o tipo mais abundante *Dalechampia* em ambas fitofisionomias, sendo que na mata, com abundância maior, utilizou também alguns outros tipos. No estudo de Menezes *et al.* (2012) os tipos mais importantes para *T. diversipes*, independente da fitofisionomia ou período que os ninhos foram coletados, foram um tipo de *Dalechampia* e um de *Ludwigia*, similar às observações de Rocha-Filho *et al.* (2018) e com os resultados aqui apresentados para todas as 3 espécies de *Tetrapedia* amostradas. *T. rugulosa* utilizou vários tipos polínicos no cerrado (*Desmodium*, *Ludwigia*, *Croton*, *D. vinosum*) e na mata (*Desmodium*, *Senna*, *Serjania*, *Croton*, *Ludwigia* e *Dalechampia*) em proporções diferentes e baixas. A utilização de um tipo de *Serjania* já tinha sido citado por Aguiar *et al.* (2017) para *T. diversipes* e nesse estudo ele aparece como um dos tipos importantes para *Tetrapedia* dependendo da fitofisionomia ou do tempo considerado. Além disso, no estudo de Aida *et al.* (2015), outros tipos de *Serjania* e de Fabaceae foram mais frequentemente coletados pelas abelhas mais abundantes, assim como no presente estudo. Quando considerado o tempo, no primeiro ano, as três espécies de *Tetrapedia* utilizaram mais *Dalechampia* e *Serjania* e vários outros tipos em menores proporções. No segundo ano, elas usaram diferentes estratégias, de acordo como as fitofisionomias. *Tetrapedia curvitaris* e *T. diversipes* coletaram mais *Dalechampia* e complementaram com *Croton* e *Ludwigia* enquanto *T. rugulosa* complementou com vários tipos em proporções menores. Utilizar diferentes estratégias de coleta de alimento em áreas ou anos diferentes juntamente com a utilização de espécie abundantes nas áreas pode ser resultado de competição passada e parece ser uma boa resposta para a alta diversidade de espécies e de interações que mantem a dinâmica da comunidade ao longo dos anos.

As métricas de redes ponderadas e quantitativas utilizadas neste estudo são consideradas independentes do tamanho da rede e do esforço de amostragem podendo demonstrar outros fatores como o tempo e espaço influenciando na dinâmica das redes mutualísticas (Bersier *et al.*, 2002; Blüthgen *et al.*, 2006). Além disso, como demonstrado

no estudo de Kaiser-Bunbury *et al.* (2010), para robustez, redes quantitativas mostraram resultados mais reais que não foram observados em redes qualitativas. A importância dos nós das redes pode ser observada pela centralidade. Assim, podemos indicar quais são as espécies de abelhas que são mais generalistas ou especialistas em relação às conexões, como também quais itens alimentares utilizados são os mais importantes na dieta da comunidade pois mantêm a coesão da rede. A diferença do cerrado para mata é que no primeiro *T. diversipes* não é uma espécie central na rede enquanto que na mata *E. erythrocephalum* é que não é uma espécie central. Isso pode estar relacionado com a utilização de tipos polínicos exclusivos em cada fitofisionomia que cada espécie de abelha coletou e, mesmo sendo espécies abundantes como a *Tetrapedia*, elas não são espécies chave para manter a rede naquela fitofisionomia. Outros estudos (Andena *et al.*, 2012; Aidar *et al.*, 2015) citaram a importância da família Apidae contendo espécies, com destaque para *Apis mellifera*, centrais à rede. O presente estudo diferiu daqueles pois não somente Apidae teve espécies centrais na rede como também Megachilidae. Essa diferença se dá pelo fato de espécies sociais de abelhas não serem amostradas com a técnica aqui utilizada dos NA. Assim, com a metodologia aqui utilizada, outras famílias, nativas ou exóticas, aparecem como espécies-chave, como os casos do Megachilidae *Anthodiocetes* sp, e as espécies de Apidae *T. diversipes* e *C. analis* para mata, e o Megachilidae *E. erythrocephalum* para o cerrado e *T. curvitaris* e *T. rugulosa* para ambas as áreas. Isso mostra que espécies exóticas que estão estabelecidas podem ter ou estar substituindo espécies nativas que seriam “chave” para a manutenção das diferentes áreas.

Sabe-se que as espécies abundantes na rede e com muitas conexões são mais importantes para toda a estrutura da rede em diferentes sistemas (Albert *et al.*, 2000; Memmott *et al.*, 2004). Porém, as espécies (nós) de uma rede não têm a mesma importância para a dinâmica e estabilidade das comunidades (Jordán, 2009; Martín González *et al.*, 2010) e, nesse estudo, *Ludwigia* foi a espécie mais importante na dieta das abelhas para o cerrado enquanto que *Gliricidia*, *Dalechampia*, *Serjania* e *Desmodium* foram centrais na dieta da mata. *Serjania* já foi citado como tipo principal para diferentes espécies de abelhas em outro estudo no cerrado feito por Vieira *et al.* (2008). Essas espécies centrais, como citado por Jordán *et al.* (2006), podem influenciar negativamente outras espécies caso tenham sua abundância diminuída. Esses resultados mostram a

importância de uma diversidade botânica maior de espécies para se manter a dinâmica da comunidade em áreas com fitofisionomias mais diversas como a mata e a importância de se ter diferentes fitofisionomias que terão diferentes diversidades que podem aumentar e manter as populações mesmo em períodos menos favoráveis. Mesmo sendo espécies centrais para as fitofisionomias, *Anthodioctes* sp não foi central no primeiro ano e *C. analis* não foi central no segundo ano, o que pode estar relacionado com a abundância dos tipos polínicos que elas utilizaram. Quando os tipos são mais abundantes elas se comportam mais como especialistas e se forem menos abundantes elas se comportam como generalistas. Além disso, quanto aos tipos polínicos, o tempo teve menos variação do que as fitofisionomias, pois vários tipos polínicos são centrais em ambos os anos.

O aninhamento é citado como uma estratégia evolutivamente estável nos mutualismos facultativos porque espécies especialistas que são mais vulneráveis estão ligadas preferencialmente a um núcleo forte de generalistas (Bascompte *et al.*, 2006; Bascompte & Jordano, 2007; Vazquez *et al.*, 2009; Bluethgen, 2010; Elle *et al.* 2012; Ramírez-Flores *et al.*, 2015; Gonçalves & Buschini, 2017). As redes aqui obtidas, independentemente de fitofisionomia e tempo, foram aninhadas, sendo assim, espécies com muitas ligações na rede estão interagindo com espécies que apresentaram muitas e poucas interações. Além disso, espécies com poucas ligações estavam interagindo somente com espécies com muitas conexões. Isso corrobora estudos de outras redes mutualísticas em diferentes áreas (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte *et al.*, 2006; Bascompte & Jordano, 2007; Bosch *et al.*, 2009; Albrecht *et al.*, 2010; Pigozzo & Viana, 2010; Andena *et al.*, 2012; Mello *et al.*, 2013; Diniz & Buschini, 2015; Ramirez-Flores *et al.*, 2015; Rocha-Filho *et al.*, 2018). Albrecht *et al.* (2010) estudaram redes de plantas e polinizadores em áreas dos alpes Suíços que apresentam diferentes estágios sucessionais relacionados com o recuo da geleira ao longo dos anos. Esses autores citam que suas áreas com estágios sucessionais mais avançados apresentam maior aninhamento em relação a estágios iniciais de sucessão, e que essa métrica pode ser influenciada positivamente por áreas mais maduras nas quais as riquezas são maiores e as interações estão mais estabelecidas. O denso núcleo de interações formado nessas redes pode demonstrar o bom estado de preservação das áreas onde mais espécies podem estar coexistindo e também demonstra que essas comunidades com uma heterogeneidade na distribuição de conexões

podem possuir rotas alternativas em resposta a perturbações ambientais (Bascompte *et al.*, 2003; Bascompte & Jordano, 2007). Sendo assim, a área de estudo do presente trabalho, que também apresenta áreas com estágios sucessionais mais avançados e com alta riqueza de espécies, são importantes áreas preservadas que podem estar exercendo influência fundamental na estabilidade da rede e, conseqüentemente, na manutenção da biodiversidade da comunidade (Bascompte *et al.*, 2006; Santos *et al.*, 2010).

O trabalho de Memmott *et al.* (2004) sugere que redes mutualísticas são robustas à perda de espécies e o presente trabalho reforça essa afirmação, pois independente da fitofisionomia ou do tempo, as redes observadas foram robustas. Isso, provavelmente, por essas redes apresentarem muitos tipos polínicos com poucas interações mais exclusivas. Isso indica ainda que a área usada no presente estudo apresenta um bom estado de conservação com uma riqueza maior de plantas, o qual demonstra a importância de se preservar áreas naturais para manter uma comunidade diversa e dinâmica ao longo dos anos (Potts *et al.*, 2003; Albrecht *et al.*, 2010; Ferreira *et al.*, 2013). Áreas com diversidade maior de espécies aumentando a robustez da rede pode ser visto também quando comparamos a maior robustez da mata em comparação a do cerrado que é menos diversa. Porém, mesmo com robustez diferente, ambas as áreas são importantes para manter a comunidade com interações mais diversas. A alta robustez aqui observada foi semelhante ao encontrado por Ramirez-Flores *et al.* (2015) trabalhando em áreas do México e Beltran & Traveset (2018) trabalhando em uma ilha da Espanha, os quais citam a importância das espécies mais generalistas na dinâmica da comunidade e robustez da rede. Com a perda dessas espécies, a rede pode entrar em colapso e, como consequência, muitas espécies da comunidade serão extintas por perderem suas fontes de recursos (Memmott *et al.*, 2004; Kaiser-Bunbury *et al.*, 2010).

Como visto na literatura (Olensen *et al.*, 2007; Bezerra *et al.*, 2009; Ramires-Flores *et al.*, 2015), as redes aqui construídas, mesmo apresentando de quatro a cinco módulos, em nenhuma escala considerada foi estatisticamente modular pois não existiram muitas conexões exclusivas que permitissem a criação de módulos separados. Bosch *et al.* (2009), diferentemente, encontraram de quatro a cinco módulos estatisticamente significativos. Não encontrar módulos pode ser um padrão observado para áreas naturais mais preservadas, pois elas podem ter um número maior de espécies interagindo entre si,

não criando subgrupos, auxiliando a manutenção da comunidade ao longo dos anos. Além disso, influências deletérias poderiam ser amplificadas e resultar em um maior número de co-extinções em sistemas compartimentados (Guimarães Jr. *et al.*, 2007; Elle *et al.*, 2012; Ramires-Flores *et al.*, 2015) e em redes tanto aninhadas quanto não modulares, essas influências podem ser diluídas pelas espécies mais generalistas. Isso demonstra a importância de se preservar áreas para a manutenção das comunidades e preservação das espécies ao longo dos anos.

A especialização da comunidade se assemelhou em parte com a sobreposição de nicho, uma vez que algumas espécies apresentaram altos índices de sobreposição. A parte da comunidade que tinha pequena sobreposição de nicho pode ser explicada pela complementariedade dos nichos alimentares e pode ocorrer porque uma alta diversidade de plantas pode suportar uma alta diversidade de visitantes florais (Blüthgen & Klein, 2011; Carvalho *et al.*, 2014). A alta sobreposição de nicho entre algumas espécies, mesmo com uma baixa especialização da comunidade, pode ser possível, provavelmente, pois os tipos em comum utilizados por essas abelhas são os mais abundantes e permitem que algumas espécies tenham essa maior sobreposição sem afetar a comunidade. A especialização do cerrado foi maior do que a da mata e provavelmente, pode ter sido uma fitofisionomia com menor abundância de tipos polínicos disponíveis ao longo do ano. Quando comparamos essas fitofisionomias, as populações do cerrado precisariam se especializar e utilizar tipos polínicos mais exclusivamente para manterem suas nidificações. Já a mata teria mais espécies mais abundantes na área e as fêmeas poderiam utilizar mais tipos polínicos e/ou os mesmo tipos tornando-se mais generalistas, assim como também citado por Potts *et al.*, 2003 e Albrecht *et al.*, 2010. A especialização da comunidade deste estudo foi semelhante à especialização encontrada por Albrecht *et al.* (2010) para áreas de sucessão ecológicas intermediárias e os autores atribuíram esse fato ao aumento do comportamento generalistas dos polinizadores com o aumento do estágio sucessional ao longo dos anos, pois seria consequência do aumento da riqueza de espécies de plantas. O cerrado aqui estudado teve uma alta especialização da comunidade semelhante ao observado em uma comunidade em uma ilha na Espanha (Beltran *et al.*, 2018). Esses autores indicam que a alta especialização se deve à fragilidade e baixa abundância das espécies na ilha. No presente caso, tal fato não deve estar relacionado

com a fragilidade da área, uma vez que a robustez do cerrado foi alta. Por outro lado, a menor abundância de tipos polínicos utilizados ao longo do ano, que pode ser reflexo de menor disponibilidade desses tipos polínicos, pode explicar a maior especialização da comunidade nessa fitofisionomia.

Os valores de especialização da comunidade em relação ao tempo não variaram tanto como em relação às fitofisionomias, sugerindo que escalas de tempo de um ano não interferem no comportamento generalista ou especialista das espécies de abelhas. Albrecht *et al.* (2010) observaram mudanças de especialização somente com mais de 40 anos de diferença de sucessão entre as áreas. Isso pode demonstrar, como citado por eles, que a maior riqueza das diferentes áreas e não pequenas variações de tempos podem influenciar nos comportamentos de generalistas ou especialistas das espécies de abelhas. Mesmo não tendo uma grande alteração em relação ao tempo, a pequena mudança deve ser resposta das espécies menos abundantes, uma vez que as espécies mais abundantes, provavelmente, mantêm seu papel na rede independentemente da escala de tempo (Beltran e Traveset, 2018). Com a diversidade de plantas aumentando na coleta da área de mata a tendência da diminuição da especialização pode também se apoiar na teoria ótima de forrageamento, na qual os polinizadores podem se tornar generalistas para minimizar o tempo de forrageamento (Pyke, 1982).

A especialização das populações foi maior, de maneira geral, para a área de cerrado, com exceção de *E. erithrocephalum* que apresentou resultado oposto. Quando comparado com uma área em uma ilha na Espanha (Beltran e Traveset, 2018) as espécies de abelhas aqui amostradas foram mais especialistas, o que pode estar relacionado com uma maior diversidade de plantas na área desse estudo. Por não ter um território limitado como uma área insular, a abundância das plantas pode ser maior, permitindo que as espécies de abelhas utilizem mais de um único tipo polínico. No primeiro ano desse estudo, as espécies foram mais especialistas do que no segundo ano e esse fato pode estar relacionado com uma flutuação temporal na abundância das espécies de abelhas, uma vez que foi coletado um número menor de ninhos no primeiro ano e foram desconsiderados os seis primeiros meses de coleta para evitar influência do tempo para as espécies encontrarem e fundarem seus ninhos. Um exemplo foi o que ocorreu com *T. diversipes* que foi mais especialista no segundo ano, o que justificaria a menor abundância dessa

espécie que, normalmente, é a *Tetrapedia* mais abundante nos estudos (Aguiar & Martins, 2002; Aguiar *et al.*, 2005; Garofalo, 2008; Cordeiro, 2009; Gazola & Garofalo, 2009; Rocha-Filho *et al.*, 2018). Uma vez na presença das outras duas *Tetrapedia* com comportamentos mais generalistas, *T. diversipes* pode ter construído um menor número de ninhos. Outro exemplo foi o que ocorreu com *E. erythrocephalum* que também se comportou como especialista no segundo ano podendo ser resposta para diminuir competição, pois quando se tem abundância maior de várias espécies, é provável que se complemente sua dieta com mais de um tipo polínico que não está sendo utilizado por outras espécies.

6. CONCLUSÕES

A falta de estudos levando em consideração a escala de tempo e espaço dificulta maiores comparações. Estudos que também levem aqueles fatores em consideração são importantes para uma melhor compreensão da dinâmica populacional das espécies nos diferentes biomas brasileiros. Além disso, estudos integrados entre a comunidade de abelhas e vespas também são necessários, uma vez que estes diferentes grupos se alimentam de itens distintos, mas podem nidificar em um mesmo período de tempo e espaço e utilizar o mesmo tipo de substrato para construção de seus ninhos.

A grande diferença nos parâmetros como composição, abundância e métricas de rede em comparação com outros estudos mostra a importância de se conhecer a dinâmica de cada área para pensar de maneira mais eficiente em estratégias específicas de recuperação e preservação de áreas naturais.

A segregação do período de nidificação (temporal), da fitofisionomia (espacial) e/ou na dieta (trófico) pode facilitar a coexistência de mais espécies, uma vez que, ao longo dos anos, evitando-se utilizar os mesmos recursos e com isso aumentar a competição, uma das dimensões pode ter se alterado como estratégia entre as abelhas e assim, o forrageamento de mais espécies ser mais eficiente. Áreas com melhores estados de conservação, como Estações Ecológicas, mostram melhores resultados nas redes e nas métricas. Isso pode indicar que essas áreas conseguem preservar uma maior diversidade de espécies ao longo dos anos.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- AGOSTINI, K. & SAZIMA, M. 2003. Plantas ornamentais e seus recursos para abelhas no campus da Universidade Estadual de Campinas, estado de São Paulo, Brasil. **Bragantia**, 62: 335-343.
- AGUIAR, C. M. L. & MARTINS, C. F. 2002. Abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha na Reserva Biológica Guaribas (Mamanguape, Paraíba, Brasil). **Revista Brasileira de Zoologia**, 19: 101-116.
- AGUIAR, C. M. L. 2003. Utilização de recursos florais por abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga (Itatim, Bahia, Brasil). **Revista Brasileira de Zoologia**, 20: 457-467.
- AGUIAR, C. M. L. & GARÓFALO, C.A. 2004. Nesting biology of *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). **Revista Brasileira de Zoologia**, 21: 477-486.
- AGUIAR, C. M. L., GARÓFALO, C. A. & ALMEIDA, G. F. 2005. Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and caatinga, Bahia, Brazil. **Revista Brasileira de Zoologia**, 22: 1030-1038.
- AGUIAR, C. M. L. & SANTOS, G. M. de M. 2007. Compartilhamento de recursos florais por vespas sociais (Hymenoptera: Vespidae) e abelhas (Hymenoptera: Apoidea) em uma área de Caatinga. **Neotropical Entomology**, 36: 836-842.
- AGUIAR, C. M. L., SANTOS, G. M. M. S., MARTINS, C. F. & PRESLEY, S. J. 2013. Trophic niche breadth and niche overlap in a guild of flower-visiting bees in a Brazilian dry forest. **Apidologie**, 44: 153-162.
- AGUIAR, C. M. L., CARAMÉS, J., FRANÇA, F. & MELO, E. 2017. Exploitation of floral resources and niche overlap within an oil-collecting bee guild (Hymenoptera, Apidae) in a Neotropical savanna. **Sociobiology**, 64: 78-84.
- AGUILAR-BENAVIDES, M. L. 2017. **Comunidades de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera: Apocrita: Aculeata) em áreas com diferentes fitofisionomias no Parque Estadual de Porto Ferreira, Porto Ferreira, SP**. Tese de Doutorado. FFCLRP-USP. Ribeirão Preto. 74p.

- AIDAR, I. F., BARTELLI, B. F. & NOGUEIRA-FERREIRA, F. H. 2015. Network of bee-plant interactions and recognition of key species in semideciduous forest. **Sociobiology**, 62: 583-592.
- ALBERT, R., JEONG, H. & BARABASI, A. L. 2000. Attack and error tolerance of complex networks. **Nature**, 406: 378–382.
- ALBRECHT, M., RIESEN, M. & SCHMID, B. 2010. Plant–pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. **Oikos**, 119: 1610-1624.
- ALEIXO, K. P., FARIA, L. B., GARÓFALO, C. A., IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & SILVA, C. I. 2013. Pollen collected and foraging activities of *Frieseomellita varia* (Lepeletier) (Hymenoptera: Apidae) in an urban landscape. **Sociobiology**, 60: 266-276.
- ALLEN-WARDELL, G. 1998. The potential consequences of pollinator declines on the conservation of biodiversity and stability of crop yields. **Conservation Biology**, 12: 8-17.
- ALMEIDA, D. 2002. **Espécies de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) e tipificação dos méis por elas produzidos em área de cerrado no município de Pirassununga, Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. ESALQ - Piracicaba-SP, 103p.
- ALVES-DOS-SANTOS, I. 1999. Abelhas e plantas melíferas da Mata Atlântica, restingas 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. & ROZEN, J. G. 2002. Biology and immature stages of the bee tribe Tetrapediini (Hymenoptera: Apidae). **American Museum Novitates**, 3377: 1-45.
- ALVES, R. M. O., CARVALHO, C. A. L. & SOUZA, B. A. 2006. Espectro polínico de amostras de mel de *Melipona mandacaia* Smith, 1863 (Hymenoptera, Apidae). **Acta Scientiarum Biological Sciences**, 28: 65-70.
- ANDENA, S. R., NASCIMENTO, F. S., BISPO, P. C., MECI, M. R., MATEUS, S. & BEGO, L. R. Bee communities (Hymenoptera: Anthophila) of the Cerrado ecosystem in São Paulo State, Brazil. **Genetics and Molecular Research**. Ribeirao Preto: Funpec-editora, 8: 766-774.

- ANTONINI, Y., MARTINS, R. P., AGUIAR, L. M. & LOYOLA, R. D. 2013. Richness, composition and trophic niche of stingless bee assemblages in urban forest remnants. **Urban Ecosyst**, 16:527-541.
- ARAÚJO, M. S., BOLNICK, D. I. & LAYMAN, C. A. 2011. The ecological causes of individual specialisation. **Ecology Letters**, 14: 948-958.
- ARAÚJO, P. C. S., LOURENÇO, A. P. & RAW, A. 2016. Trap-Nesting Bees in Montane Grassland (Campo Rupestre and Cerrado in Brazil: Collecting Generalist or Specialist Nesters. **Neotropical Entomology**, 45: 482-489.
- ARAUJO, G. J., FAGUNDES, R. & ITABAIANA, Y. A. 2018. Trapnesting Hymenoptera and their network with parasites in recovered Riparian forests Brazil. **Neotropical Entomology**, 2: 1-11.
- ARAUJO, G. J., MONTEIRO, G. F., MESSIAS, M. C. T. B. & ANTONINI, Y. 2018a. Restore it, and they will come: trap-nesting bee and wasp communities (Hymenoptera: Aculeata) are recovered by restoration of riparian forests, **Journal of Insect Conservation**, 22: 245-256.
- ARAUJO, G. J., FAGUNDES, R. & ANTONINI, Y. 2018b. Trap-nesting hymenoptera and their network with parasites in recovered Riparian forests Brazil. **Neotropical Entomology**, 47: 26-36.
- ASSIS, J. M. F. & CAMILLO, E. 1997. Diversidade, Sazonalidade e Aspectos Biológicos de Vespas Solitárias (Hymenoptera: Sphecidae: Vespidae) em Ninhos Armadilhas na Região de Ituiutaba, MG. **Anais da Sociedade Entomológica do Brasil**, 26: 335-347.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. & MELIÁN, C. J. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences**, 100: 9383-9387.
- BASCOMPTE, J., JORDANO, P. & MELIÁN, C. J. 2006. Disentangling the web of life. **Science**, 325: 416-419.
- BASCOMPTE, J. & JORDANO, P. 2007. Plant-animal mutualistic networks: the architecture of biodiversity. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 38: 567-593.
- BATAGELJ, V. & MRVAR, A. 1998. **Pajek – Program for large network analysis**. University of Ljubljana.

- BAWA, K. S. 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forests. **Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics**, 21: 399-422.
- BEGON, M., TOWNSEND, C. R. & HARPER, J. L. 2007. **Ecology: From Individuals to Ecosystems**. 4^a Ed. Blackwell Publishing, 738 p.
- BELTRÁN, R. & TRAVESET, A. 2018. Redes de interacción entre flores e himenópteros en dos comunidades costeras. Efectos de la pérdida de hábitat. **Ecosistemas**, 27: 102-114.
- BERSIER, L. F., BANAŠEK-RICHTER, C. & CATTIN, M. F. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. **Ecology**, 83: 2394-2407.
- BEZERRA, E. L. S., MACHADO, I. C. & MELLO, M. A. R. 2009. Pollination networks of oil-flowers: a tiny world within the smallest of all worlds. **Journal of Animal Ecology**, 78: 1096-1101.
- BIESMEIJER, J. C., SLAA, E. J., CASTRO, M. S., VIANA, B. F., KLEINERT, A. M. P. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 2005. Connectance of brazilian social bee–food plant networks is influenced by habitat, but not by latitude, altitude or network size. **Biota Neotropica**, 5: 1–8.
- 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.
- BLÜTHGEN, N., MENZEL, F. & BLÜTHGEN, N. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. **BMC Ecology**, 6: 9p.
- BOSCH, J., MARTÍN GONZÁLEZ, A. M., RODRIGO, A. & NAVARRO, D. 2009. Plant–pollinator networks: adding the pollinator’s perspective. **Ecology letters**, 12: 409-419.
- BOHART, R. M. & MENKE, A. S. 1976. **Sphecidae wasps of the world**. A generic revision. Berkeley: University of California Press, 695 p.
- BORGATTI, S. P. & EVERETT, M. G. 2006. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. **Social Networks**, 28: 466-484.
- BRITO, A. F., PRESLEY, S. J. & SANTOS, G. M. M. 2012. Temporal and trophic niche overlap in a guild of flower-visiting ants in a seasonal semi-arid tropical environment. **Journal of Arid Environments**, 87: 161-167.

- BUCHMANN, S. & ASCHER, J. S. 2005. The plight of pollinating bees. **Bee World**, 86: 71-74.
- BUDRIENĖ, A., BUDRYS, E. & NEVRONYTE, Z. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: Nesting cavity choice and niche overlap. **Latvijas Entomologs**, 41: 19-31.
- BUSCHINI, M. L. T., RIGON, J. & CORDEIRO, J. 2009. Plants used by *Megachile (Moureapis)* sp. (Hymenoptera: Megachilidae) in the provisioning of their nests. **Brazilian Journal of Biology**, 69: 1187-1194.
- CAMBRA, R. A., BUSCHINI, M. L. T., ARIAS, D. Q., BROZOSKI, F. & LUSTOSA, P. R. 2017. *Ephuta icema* Casal, 1969 and its host *Auplopus subaurarius* Dreisbach, 1963 (Hymenoptera: Mutillidae, Pompilidae) from Brazil. **Zootaxa**, 4272: 285–290.
- 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.
- CAMILLO, E., GARÓFALO, C. A., SERRANO, J. C. & MUCCILLO, G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos-armadilha (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). **Revista Brasileira de Entomologia**, 39: 459-70.
- CAMPBELL, N. E. 1996. **Biology**. 4^a Ed. California: The Benjamin/Cummings Publishing Company, 1060-1092p.
- CANE, J. H. & SIPES, S. 2006. Characterizing floral specialization by bees: analytical methods and a revised lexicon for oligolecty. In: WASER, N. M. & OLLERTON, J. (Eds.) **Specialization and Generalization in Plant–Pollinator Interactions**. University of Chicago Press, Chicago, USA, 488p.
- CANE, J. H., MINCKLEY, R. L., KERVIN, L. J., ROULSTON, T. H. & WILLIAMS, N. M. 2006. Complex responses within a desert bee guild (Hymenoptera: Apiformes) to urban habitat fragmentation. **Ecological Applications**, 16: 632-644.
- CARMAN, K. & JENKINS, D. G. 2016. Comparing diversity to flower-bee interaction networks reveals unsuccessful foraging of native bees in disturbed habitats. **Biological Conservation**, 202: 110-118.

- CARVALHO, C. A. L., MORETI, A. C. C. C., MARCHINI, L. C., ALVES, R. M. O. & OLIVEIRA P. C. F. 2001. Pollen spectrum of samples of urucu bee (*Melipona scutellaris* Latreille, 1881) honey. **Revista Brasileira de Biologia**, 61: 63-67.
- CARVALHO, D. M., AGUIAR, C. M. L. & SANTOS, G. M. M. 2013. Food niche overlap among neotropical carpenter bees (Hymenoptera: Apidae: Xylocopini) in an agricultural system. **Sociobiology**, 60: 283-288.
- CARVALHO, D. M., PRESLEY, S. J. & SANTOS, G. M. M. 2014. Niche overlap and network specialization of flower-visiting bees in an agricultural system. **Neotropical Entomology**, 43: 489-499.
- CASTRO-ARELLANO, I. & LACHER JR, T. E. 2009. Temporal niche segregation in two rodent assemblages of subtropical Mexico. **Journal of Tropical Ecology**, 25: 593-603.
- CASTRO-ARELLANO, I., LACHER Jr., T. E., WILLI, M. R. & RANGEL, T. F. 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. **Method, Ecology and Evolution**, 1: 311-318.
- CAVALHEIRO, F., BALLESTER, V. M., KRUSHE, A. V., MELO, S. A., WAECHTER, J. L., D'ARIENZO, M. C., SUZUKI, M. S., BOZELLI, R. L., JESUS, T. P. & SANTOS, J. E. 1990. Propostas preliminares referentes ao plano de zoneamento e manejo da Estação Ecológica do Jataí. **Acta Limnologica Brasiliensia**, 3: 951-968.
- CHASE J. M. & LEIBOLD M. A. 2003. **Ecological niches: linking classical and contemporary approaches**. Chicago: University of Chicago Press.
- CHASE, J. M. 2011. **Ecological niche theory**. Chicago: University of Chicago Press.
- CORDEIRO, G. D. 2009. **Abelhas solitárias nidificantes em ninhos-armadilha em quatro áreas de Mata Atlântica do Estado de São Paulo**. Dissertação de Mestrado. FFCLRP-USP. Ribeirão Preto, 85p.
- CORTOPASSI-LAURINO, M., KNOLL, F. R. N. & IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. 2003. Nicho trófico e abundância de *Bombus morio* e *Bombus atratus* em diferentes biomas brasileiros. **Apoidea neotropica: homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure**, Editora UNESC, 285-295.
- COUX, C., RADER, R., BARTOMEUS, I. & TYLIANAKIS, J. M. 2016. Linking species functional roles to their network roles. **Ecology letters**, 19: 762-770.

- COVILLE, R. E. 1981. Biological observations on three *Trypoxylon* wasps in the subgenus *Trypargilum* from Costa Rica: *T. nitidum schultessi*, *T. saussurei* and *T. lactitarse* (Hymenoptera: Sphecidae). **Pan-Pacific Entomology**, 57: 332-340.
- DAFNI, A. 1992. **Pollination ecology: a practical approach**. Oxford: Oxford University Press, 250p.
- DÁTTILO, W., FAGUNDES, R., GURKA, C. A. Q., SILVA, M. S. A., VIEIRA, M. C. L., IZZO, T. J., DIAZ-CASTELAZO, C., DEL-CLARO, K. & RICO-GRAY, V. 2014. Individual based ant-plant networks: diurnal-nocturnal structure and species-area relationship. **PLoS ONE**, 9: 99838.
- DE LYRA NEVES, C. M., DE CARVALHO, C. A. L., MACHADO, C. S., AGUIAR, C. M. L. & SILVA DAS MERCÊS SOUSA, F. 2014. Pollen consumed by the solitary bee *Tetrapedia diversipes* (Apidae: Tetrapediini) in a tropical agroecosystem. **Grana**, 53: 302-308.
- DEBINSKI, D. M. & HOLT, R. D. 2000. A survey and overview of habitat fragmentation experiments. **Conservation Biology**, 14: 342-355.
- DINIZ, M. E. R. & BUSCHINI, M. L. T. 2015. Pollen analysis and interaction networks of floral visitor bees of *Eugenia uniflora* L. (Myrtaceae), in Atlantic Forest areas in southern Brazil. **Arthropod-Plant Interactions**, 9: 623-632.
- DORADO, J., VÁZQUEZ, D. P., STEVANI, E. L. & CHACOFF, N. P. 2011. Rareness and specialization in plant-pollinator networks. **Ecology**, 92: 19-25.
- DÓREA, M. C., SANTOS, F. A. R., LIMA, L. C. L. E. & FIGUEROA, L. E. R. 2009. Análise polínica do resíduo pós-emergência de ninhos de *Centris tarsata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini). **Neotropical Entomology**, 38: 197-202.
- DÓREA, M. C., DOS SANTOS, F. D. A. R., AGUIAR, C. M. L., & MARTINS, C. F. 2017. Bee life in the city: an analysis of the pollen provisions of *Centris* (*Centris*) *flavifrons* (Centridini) in an urban area. **Sociobiology**, 64: 166-173.
- DORMANN, C. F. & STRAUSS, R. 2014. A method for detecting modules in quantitative bipartite networks. **Methods in Ecology and Evolution**, 5: 90-98.
- DREISBACH, R. R. 1963. New species of spider wasps, genus *Auplopus*, from the Americas South of the United States (Hymenoptera: Psammocharidae). **Proceedings of the United States National Museum**, v. 114, no. 3468, p. 137-211 + 74 figures. Smithsonian Institution, Washington, DC, USA.

- DUNNE, J. A., WILLIAMS, R. J. & MARTINEZ, N. D. 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. **Ecology Letters**, 5: 558-567.
- DUPONT, Y. L., HANSEN, D. M., VALIDO, A. & OLESEN, J. M. 2004. Impact of introduced honeybees on native pollination interactions of the endemic *Echium wildpretii* (Boraginaceae) on Tenerife. **Biological Conservation**, 118: 301-311.
- EBELING, A., KLEIN, A. M., SCHUMACHER, J., WEISSER, W. W. & TSCHARNTKE, T. 2008. How does plant richness affect pollinator richness and temporal stability of flower visits? **Oikos**, 117: 1808-1815.
- EBELING, A., KLEIN, A. M., WEISSER, W. W. & TSCHARNTKE, T. 2012. Multitrophic effects of experimental changes in plant diversity on cavity-nesting bees, wasps, and their parasitoids. **Oecologia**, 169: 453-465.
- ELLE, E., ELWELL, S. L. & GIELENS, G. A. 2012. The use of pollination networks in conservation. **Botany**, 90: 525-534.
- EMLEN, J. M. 1966. The role of time and energy in food preference. **The American Naturalist**, 100: 611-617.
- ENDRESS, P. K. 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge: Cambridge University Press, 511p.
- ERDTMAN, G. 1952. **Pollen morphology and plant taxonomy – Angiosperms**. Waltham. Chronica Botanica Co, 539p.
- EVANS, H. E. 1966. The behavior patterns of solitary wasps. **Annual Review of Entomology**, 11: 123-154.
- 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**, 12p.
- FERREIRA, M. G. & ABSY, M. L. 2015. Pollen niche and trophic interactions between colonies of *Melipona (Michmelia) seminigra merrillae* and *Melipona (Melikerria) interrupta* (Apidae: Meliponini) reared in floodplains in the Central Amazon. **Arthropod-Plant Interactions**, 9: 263-279.

- FERREIRA, M. G. & ABSY, M. L. 2018. Pollen niche of *Melipona (Melikerria) interrupta* (Apidae: Meliponini) bred in a meliponary in a terra-firme forest in the central Amazon. **Palynology**, 42: 199-209.
- FERREIRA, P. A., BOSCOLO, D. & VIANA, B. F. 2013. What do we know about the effects of landscape changes on plant–pollinator interaction networks? **Ecological Indicators**, 31: 35-40.
- FREITAS, B. M. & PINHEIRO, J. N. 2010. Efeitos sub-letais dos pesticidas agrícolas e seus impactos no manejo de polinizadores dos agroecossistemas brasileiros. **Oecologia Australis**, 14: 282-298.
- GAGLIANONE, M.C. 2003. Abelhas da tribo Centridini na Estação Ecológica de Jataí (Luís Antônio, SP): composição de espécies e interações com flores de Malpighiaceae. In: MELO, G. A. R. & ALVES-DOSSANTOS, I. **Apoidea Neotropica: Homenagem aos 90 anos de Jesus Santiago Moure**. Editora UNESC, 279-284.
- GÁMEZ-VIRUÉS, S., PEROVIĆ, D. J., GOSSNER, M. M., BÖRSCHIG, C., BLÜTHGEN, N., DE JONG, H., SIMONS, N. K., KLEIN, A. M., KRAUSS, J., MAIER, G., SCHERBER, C., STECKEL, J., ROTHENWÖHRER, C., STEFFAN-DEWENTER, I., WEINER, C. N., WEISSER, W., WERNER, M., TSCHARNTKE, T. & WESTPHAL, C. 2015. Landscape simplification filters species traits and drives biotic homogenization. **Nature Communications**, 6: 8568.
- GAROFALO, C. A. 2000. Comunidades de abelhas (Hymenoptera, Apoidea) que utilizam ninhos-armadilha em fragmentos de matas do Estado de São Paulo. **Anais do IV Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto, SP, Brasil, 121-128.
- GAROFALO, C. A. 2008. Abelhas (Hymenoptera, Apoidea) nidificando em ninhos-armadilha na Estação Ecológica dos Caetetus, Gália, SP. **Anais do VIII Encontro sobre Abelhas**, Ribeirão Preto, 4 (1): 121-128.
- GASTON, K. J. 1991. The magnitude of global insect species richness. **Conservation Biology**, 5: 283-296.
- GATHMANN, A., GREILER, H. J. & TSCHARNTKE, T. 1994. Trap-nesting bees and wasps colonizing set-aside fields: succession and body size, management by cutting and sowing. **Oecologia**, 98: 8-14.

- GAULD, I. D. & BOLTON, B. 1988. **The Hymenoptera**. Oxford University Press, Oxford, UK. 332p.
- GAZOLA, A. L. 2003. **Ecologia de abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em dois fragmentos de floresta estacional semidecidual no Estado de São Paulo**. Tese de Doutorado. FFCLRP-USP, Ribeirão Preto. 106p.
- GAZOLA, A. L. & GARÓFALO, C. A. 2009. Trap-nesting bees (Hymenoptera: Apoidea) in forest fragments of the state of São Paulo, Brazil. **Genetics and Molecular Research**, 8: 607-622.
- GIANNINI, T. C., GARIBALDI, L. A., ACOSTA, A. L., SILVA, J. S., MAIA, K. P., SARAIVA, A. M., GUIMARÃES JR, P. R. & KLEINERT, A. M. P. 2015. Native and non-native supergeneralist bee species have different effects on plant-bee networks. **PLoS ONE**, 10: 13.
- GONÇALVES, L. & BUSCHINI, M. L. T. 2017. Diversity of bees and their interaction networks with *Ludwigia sericea* (Cambessides) H. Hara and *Ludwigia peruviana* (L.) H. Hara (Onagraceae) flowers in a swamp area in the Brazilian Atlantic Forest area in Southern Brazil. **Sociobiology**, 64: 57-68.
- GOTTLIEB, D., KEASAR, T., SHMIDA, A. & MOTRO, U. 2005. Possible foraging benefits of bimodal daily activity in *Proxycopa olivieri* (Lepetier) (Hymenoptera: Anthophoridae). **Environmental Entomology**, 43: 417-424.
- GUIMARÃES JR., P. R. & GUIMARÃES, P. R. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. **Environmental Modelling and Software**, 21: 1512-1513.
- GUIMARÃES Jr, P. R., RICO-GRAY, V., DOS-REIS, S. F. & THOMPSON, J. N. 2006. Asymmetries in specialization in ant-plant mutualistic networks. **Proceedings of The Royal Society**, 273: 2041-2047.
- GUIMARÃES Jr, P. R., MACHADO, G., DE-AGUIAR, M. A., JORDANO, P., BASCOMPTE, J., PINHEIRO, A. & DOS-REIS, S. F. 2007. Build-up mechanisms determining the topology of mutualistic networks. **Journal of Theoretical Biology**, 249: 181-189.

- HAIDER, M., DORN, S., SEDIVY, C. & MÜLLER, A. 2014. Intra- and interpopulational variation in the ability of a solitary bee species to develop on non-host pollen: implications for host range expansion. **Functional Ecology**, 27: 255-263.
- HAMMER, Q., HARPER, D. A. T. & RYAN, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. **Paleontologia Electronica**, 4: 9.
- HATLEY, C. L. & MACMAHON, J. A. 1980. Spider community organization: Seasonal variation and the role of vegetation architecture. **Environmental Entomology**, 9: 632–639.
- HEITHAUS, E. R. 1979. Community structure of Neotropical flower visiting bees and wasps: Diversity and phenology. **Ecology**, 60: 190-202.
- HILGERT-MOREIRA, S. B., NASCHER, C. A., CALLEGARI-JACQUES, S. M. & BLOCHTEIN, B. 2014. Pollen resources and trophic niche breadth of *Apis mellifera* and *Melipona obscurior* (Hymenoptera, Apidae) in a subtropical climate in the Atlantic rain forest of southern Brazil. **Apidologie**, 45: 129-141.
- HOEHN, P., TSCHARNTKE, T., TYLIANAKIS, J. M. & STEFFAN-DEWENTER, I. 2008. Functional group diversity of bee pollinators increases crop yield. **Proceedings of the Royal Society B**, 275: 2283–2291.
- HOLZSCHUH, A., STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2010 How do landscape composition and configuration, organic farming and fallow strips affect the diversity of bees, wasps and their parasitoids? **Journal of Animal Ecology**, 79: 491-500.
- IMPERATRIZ-FONSECA, V. L. & NUNES-SILVA, P. 2010. As abelhas, os serviços ecossistêmicos e o Código Florestal Brasileiro. **Biota Neotropica**, 10: 59-62.
- JOHNSON, R. A. 1986. Intraspecific resource partitioning in the bumblebees *Bombus ternaries* and *B. pennsylvanicus*. **Ecology**, 67: 133-138.
- JONES, G. D. & JONES, S. D. 2001. The uses of pollen and its implication for entomology. **Neotropical Entomology**, 30: 341-350.
- JORDÁN, F., LIU, W. & DAVIS, A. J. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. **Oikos**, 112: 535-546.

- JORDÁN, F. 2009. Keystone species and food webs. **Philosophical Transactions of the Royal Society B**, 364: 1733–1741.
- JORDANO, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries, and coevolution. **The American Naturalist**, 129: 657-677.
- KAISER-BUNBURY, C. N., MUFF, S., MEMMOTT, J., MÜLLER, C. B. & CAFLISCH, A. 2010. The robustness of pollination networks to the loss of species and interactions: a quantitative approach incorporating pollinator behaviour. **Ecology Letters**, 13: 442-452.
- KEVAN, P. G. & BAKER, H. G. 1983. Insects as flowers visitors and pollinators. **Annals Review Entomology**, 28: 407-453.
- KREBS, C. J. 1994. **Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance**. 4^a Ed., 801p.
- LANDRY, C. L., ELLIOTT, N. B. & VITALE, M. R. 2014. Nesting ecology of *Megachile (Pseudocentron) alleni* Mitchell (Hymenoptera: Megachilidae) on San Salvador Island, The Bahamas. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 87: 37-46.
- LARSEN, T. H., WILLIAMS, N. M. & KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. **Ecology letters**, 8: 538-547.
- LEWINSOHN, T. & PRADO, P. I. 2006. Structure in plant–animal interaction assemblages. **Oikos**, 113: 174-184.
- LIMA DA CRUZ, R. 2016. **Abelhas e vespas solitárias (Hymenoptera, Aculeata) ocupando ninhos-armadilha e recursos alimentares utilizados por *Centris (Heterocentris) analis* e *Centris (Heterocentris) terminata* (Hymenoptera, Centridini) em um fragmento de Mata Atlântica na zona urbana de Salvador, Bahia, Brasil**. Dissertação de Mestrado. FFCLRP-USP. Ribeirão Preto, 91p.
- LIMA, R., FERREIRA-CALIMAN, M., DA COSTA DÓREA, M., GARCIA, C. T., DOS SANTOS, F. D. A. R., OLIVEIRA, F. F. & GARÓFALO, C. A. 2017. Floral resource partitioning between *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) and *Centris (Heterocentris) terminata* Smith, 1874 (Hymenoptera, Apidae,

- Centridini), in an urban fragment of the Atlantic Forest. **Sociobiology**, 64: 292-300.
- LIMA, R., OLIVEIRA, D. M. & GARÓFALO, C. A. 2018. Interaction Network and Niche Analysis of Natural Enemy Communities and their Host Bees (Hymenoptera: Apoidea) in fragments of Cerrado and Atlantic Forest. **Sociobiology**, 65: 591-602.
- LOREAU, M. 1992. Time scale of resource dynamics and coexistence through time partitioning. **Theoretical Population Biology**, 41: 401-412.
- LOYOLA, R. D., BRITO, S. L. & FERREIRA, R. L. 2006. Ecosystem disturbances and diversity increase: implications for invertebrate conservation. **Biodiversity Conservation**, 15: 25-42.
- LOYOLA, R. D. & MARTINS, R. P. 2006. Trap-nest occupation by solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in a forest urban remanent. **Neotropical Entomology**, 35: 41-48.
- 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.
- MARTÍN GONZÁLEZ A. M., DALSGAARD, B. & OLESEN, J. M. 2010. Centrality measures and the importance of generalists in pollination networks. **Ecological Complex**, 7: 36-43.
- MARTINS, A. C., MELO, G. A. R. 2010. Has the bumblebee *Bombus bellicosus* gone extinct in the northern portion of its distribution range in Brazil? **Journal of Insect Conservation**, 14: 207-210.
- MATHESON, A., BUCHMANN, S. L., O'TOOLE, C., WESTRICH, P. & WILLIAMS, I. H. 1996. **The Conservation of Bees**. Londres: Academic Press for The Linnean Society of London and the International Bee Research Association, 254p.
- MAY, R. M. 1973. **Stability and Complexity in Model Ecosystems**. Princeton: Princeton University Press.
- MAYER, C. & KUHLMANN, M. 2004. Synchrony of pollinators and plants in the winter rainfall area of South Africa-observations from a drought year. **Transactions of the Royal Society of South Africa**, 59: 55-57.

- MELLO, M. A., BEZERRA, E. L. & MACHADO, I. C. 2013. Functional roles of Centridini oil bees and Malpighiaceae oil flowers in biome-wide pollination networks. **Biotropica**, 45: 45-53.
- MEMMOTT, J., WASER, N. M. & PRICE, M. V. 2004. Tolerance of pollination networks to species extinctions. **Proceedings of the Royal Society in London. B**, 271: 2605–2611.
- MEMMOTT, J., CRAZE, P. G., WASER, N. M. & PRINCE, M. V. 2007. Global warming and the disruption of plant-pollinator interactions. **Ecology Letters**, 10: 710–717.
- MENDES, F. N. & RÊGO, M. M. C. 2007. Nidificação de *Centris (Hemisiella) tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini) em ninhos-armadilha no Nordeste do Maranhão, Brasil. **Revista Brasileira de Entomologia**, 51: 382-388.
- MENEZES, G. B., GONÇALVES-ESTEVEZ, 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.
- MESQUITA, T. M. S. 2009. **Diversidade de abelhas solitárias (Hymenoptera, Apoidea) que nidificam em ninhos-armadilha em áreas de cerrado, MG**. Dissertação de Mestrado. Instituto de Biologia-UFU. Uberlândia, 50p.
- MESQUITA, T. M. S. & AUGUSTO, S. C. 2011. Diversity of trap-nesting bees and their natural enemies in the Brazilian savanna. **Tropical Zoology**, 24: 127-144.
- MICHENER, C. D. 2000. **The bees of the world**. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 913p.
- MORATO, E. F. & MARTINS, R. P. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. **Neotropical Entomology**, 35: 285-298.
- MORETI, A. C. C. C., CARVALHO, C. A. L. & MARCHINI, L. C. 2000. Pollen spectrum of samples of *Apis mellifera* L., honey collected in Bahia State. Brazil. **Bragantia**, 59: 01-06.
- MORETI, A. C. C. C., ANACLETO, D. A., ÁVILA, M., VIEIRA, G. H. C. & MARCHINI, L. C. 2006. Abelhas visitantes em vegetação de diferentes áreas remanescentes de cerrado. **Magistra**, 18: 229-248.

- MOURE, J. S. 1960. Notes on the types of the neotropical bees described by Fabricius (Hymenoptera: Apoidea). **Studia Entomologica**, 3: 97-160.
- 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>. Accessed Feb/20/2019
- MOURE, J. S., MELO, G. A. R. & FARIA JR., L. R. R. 2012a. *Euglossini* Latreille, 1802. 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>. Accessed Feb/21/2019
- MOURE, J. S., MELO, G. A. R. & VIVALLO, F. 2012b. 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>. Accessed Feb/21/2019
- NEFF, L. & SIMPSON, B. B. Bees, pollination systems and plant diversity. In: LASALLE, J. & GAULD, I. D. 1993. **Hymenoptera and biodiversity**. 1ª Ed. Wallingford: C-A-B International, 143-167.
- NOGUEIRA-FERREIRA, F. H. & AUGUSTO, S. C. 2007. Amplitude de nicho e similaridade no uso de recursos florais por abelhas eussociais em uma área de cerrado. **Bioscience Journal**, 23 (1): 45-51.
- OLESEN, J. M. & JORDANO, P. 2002. Geographic patterns in plant–pollinator mutualistic networks. **Ecological Society of America**, 83: 2416-2424.
- OLESEN, J. M., BASCOMPTE, J., DUPONT, Y. L. & JORDANO, P. 2007. The modularity of pollination networks. **PNAS**, 104: 19891-19896.
- OLIVEIRA, P. S. & GONÇALVES, R. B. 2017. Trap-nesting bees and wasps (Hymenoptera, Aculeata) in a Semidecidual Seasonal Forest fragment, southern Brazil. **Papéis Avulsos de Zoologia**, 57: 149-156.
- OLIVEIRA-NASCIMENTO, A. L. & GARÓFALO, C. A. 2014. Trap-nesting solitary wasps (Hymenoptera: Aculeata) in an insular landscape: mortality rates for immature wasps, parasitism, and sex ratios. **Sociobiology**, 61: 207–217.

- OLLERTON, J., WINFREE, R. & TARRANT, S. 2011. How many flowering plants are pollinated by animals? **Oikos**, 120:321-326.
- ORTIZ, P. L. 1994. The Cistaceae as food resources for honeybees in SW Spain. **Journal of Apiculture Research**, 33: 136-144.
- PASCUAL, M. & DUNNE, J. A. 2006. **Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs**. 1ª Ed. New York: Oxford University Press, 3-24.
- PEARCE, A. M., O'NEILL, K. M., MILLER, R. S. & BLODGETT, S. 2012. Diversity of Flower-visiting Bees and their Pollen Loads on a Wildflower Seed Farm in Montana. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 85: 97-108.
- PIANKA, E. R. 1983. **Evolutionary ecology**. 3ª Ed. New York: Harper & Row, 356p.
- PIGOZZO, C. M. & VIANA, B. F. 2010. Estrutura da rede de interações entre flores e abelhas em ambiente de caatinga. **Oecologia Australis**, 14: 100-114.
- PIRES E. P., POMPEU, D. C. & SOUZA-SILVA, M. 2012. Nidificação de vespas e abelhas solitárias (Hymenoptera: Aculeata) na Reserva Biológica Boqueirão, Ingaí, Minas Gerais. **Bioscience Journal**, 28: 302-311.
- POTTS, S. G., VULLIAMY, B., DAFNI, A., NEEMAN, G. & WILLMER, P. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? **Ecology**, 84: 2628–2642.
- PRICE, P. W. 1984. **Insect ecology**. Edition. 2ª Ed. Published. New York: Wiley, 607p.
- PYKE, G. H. 1982. Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. **Ecology**, 63: 555-573.
- 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 (Hymenoptera: Apidae) from Jalisco, México. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 74: 61–69.
- QUIROZ-GARCIA, D. L. & DE LA ARREGUIN-SÁNCHEZ, M. L. 2006. Resource utilization by *Centris flavofasciata* Friese (Hymenoptera: Apidae) in Jalisco, México. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 79: 249–253.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2009. **R: A language and environment for statistical computing**. <http://www.r-project.org>.

- RABELO, L. S., VILHENA, A. M., BASTOS, E. M., AGUIAR, C. M. & AUGUSTO, S. C. 2015. Oil-collecting bee–flower interaction network: do bee size and anther type influence the use of pollen sources? **Apidologie**, 46: 465-477.
- RABELO, L. S., BASTOS, E. M. A. F. & AUGUSTO, S. C. 2016. Food niche of *Exomalopsis* (*Exomalopsis*) *fulvofasciata* Smith (Hymenoptera: Apidae) in Brazilian savannah: the importance of oil-producing plant species as pollen sources. **Journal of Natural History**, 50: 1859-1873.
- RAMALHO, M. 1990. Foraging by stingless bees of the genus, *Scaptotrigona* (Apidae, Meliponinae). **Journal of Apicultural Research**, 29: 61-67.
- RAMALHO, M. & SILVA, M. 2002. Flora oleífera e sua guilda de abelhas em uma comunidade de restinga tropical. **Sitientibus**, 2: 130-138.
- RAMALHO, M., SILVA, M. D. & CARVALHO, C. A. L. 2007. Dinâmica de uso de fontes de pólen por *Melipona scutellaris* Latreille (Hymenoptera: Apidae): uma análise comparativa com *Apis mellifera* L. (Hymenoptera: Apidae), no Domínio Tropical Atlântico. **Neotropical Entomology**, 36: 38-45.
- RAMÍREZ-FLORES, V. A., VILLANUEVA-GUTIÉRREZ, R., ROUBIK, D. W., VERGARA, C. H., LARA-RODRÍGUEZ, N., DÁTTILO, W., FERRER, M. E. B. & RICO-GRAY, V. 2015. Topological structure of plant-bee networks in four Mexican environments. **Sociobiology**, 62: 56-64.
- RAMOS, A. C. S., LEMOS-FILHO, J. P., RIBEIRO, R. A., SANTOS, F. R. & LOVATO, M. B. 2007. Phylogeography of the tree *Hymenaea stigonocarpa* (Fabaceae, Caesalpinioideae) and the influence of quaternary climate changes in the Brazilian cerrado. **Annals of Botany**, 100: 1219-1228.
- RÊGO, M. M. C. & ALBUQUERQUE, P. M. C. 2006. **Polinização do Murici**. São Luís, MMA/ EDUFMA, 104p.
- RICKLEFS, R. E. 2003. **A economia da natureza**. 5ª Ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan S.A.
- ROCHA-FILHO, L. C., RABELO, L. S., AUGUSTO, S. C. & GARÓFALO, C. A. 2017. Cavity-nesting bees and wasps (Hymenoptera: Aculeata) in a semi-deciduous Atlantic forest fragment immersed in a matrix of agricultural land. **Journal of Insect Conservation**, 21: 727–736.

- ROCHA-FILHO, L. C., MOURE-OLIVEIRA, D. & GAROFALO, C. A. 2018. Low trophic niche overlap among trap-nesting bee species (Hymenoptera: Anthophila) in a semideciduous forest fragment. **Apidologie**, 49: 759-772.
- ROSA, J. F. & RAMALHO, M. 2011. The spatial dynamics of diversity in Centridini bees: the abundance of oil-producing flowers as a measure of habitat quality. **Apidologie**, 42: 669-678.
- ROUBIK, D. W. 1989. **Ecology and natural history of tropical bees**. Cambridge University Press, Cambridge, England, 514p.
- RUBENE, D., SCHROEDER, M. & RANIUS, T. 2015. Diversity patterns of wild bees and wasps in managed boreal forests: effects of spatial structure, local habitat and surrounding landscape. **Biological Conservation**, 184: 201–208.
- RUIM, J. B., FERRONATO, M. C. F. & SOFIA, S. H. 2011. Abelhas visitantes das flores de *Ludwigia sericea* (Camb.) Hara (Onagraceae) na região norte do Paraná. **Anais do X Congresso de Ecologia do Brasil**, São Lourenço-MG.
- SABINO, W. O., BASTOS, E. M. & ANTONINI, Y. 2016. Trophic-niche of the Leaf Cutter Bee *Megachile (Moureapis) maculata* (Hymenoptera: Megachilidae) in Southeastern Brazil. **Journal of the Kansas Entomological Society**, 89: 373-382.
- SANTOS, G. M. M., AGUIAR, C. M. L. & MELLO, M. A. R. 2010. Flower-visiting guild associated with the Caatinga flora: trophic interaction networks formed by social bees and social wasps with plants. **Apidologie**, 41: 466-475.
- SANTOS, G. M. M., CARVALHO, C. A. L., AGUIAR, C. M. L., MACÊDO, L. S. S. R. & MELLO, M. A. R. 2013. Overlap in trophic and temporal niches in the flower-visiting bee guild (Hymenoptera, Apoidea) of a tropical dry forest. **Apidologie**, 44: 64-74.
- SANTOS, R. M., AGUIAR, C. M., DÓREA, M. D. C., ALMEIDA, G. F., DOS SANTOS, F. D. A. & AUGUSTO, S. C. 2013. The larval provisions of the crop pollinator *Centris analis*: pollen spectrum and trophic niche breadth in an agroecosystem. **Apidologie**, 44: 630-641.
- SCHLINDWEIN, C., SCHLUMPBERGER, B., WITTMANN, D. & MOURE, J. S. 2003. O gênero *Xylocopa* Latreille no Rio Grande do Sul, Brasil (Hymenoptera, Anthophoridae). **Revista Brasileira de Entomologia**, 47: 107-118.

- SIERRA, C. I. A. & PARDO, A. H. S. 2009. Abejas visitantes de *Mimosa pigra* L. (Mimosaceae): comportamiento de pecoreo y cargas polínicas. **Acta Biológica Colombiana**, 14: 109-120.
- SILVA, C. I. D. 2009. **Distribuição espaço-temporal de recursos florais utilizados por espécies de *Xylocopa* (Hymenoptera, Apidae) e interação com plantas do cerrado sentido restrito no triângulo mineiro**. Tese de Doutorado, INBIO-UFU, Uberlândia, 294p.
- SILVA, C. I., BALLESTEROS, P. L. O., PALMERO, M. A., 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**. Uberlândia: EDUFU, 154p.
- SILVA, C. I., HIROTSU, C. M., PACHECO FILHO, A. J. S., QUEIRÓZ, E. P. & GARÓFALO, C. A. 2017. Is the maximum reproductive rate of *Centris analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini) associated with floral resource availability? **Arthropod-Plant Interactions**, 11: 389-402.
- SILVA, M., RAMALHO, M., AGUIAR, C. M., & DANTAS, M. 2017. Apifauna (Hymenoptera, Apoidea) em uma área de restinga arbórea-mata atlântica na costa atlântica do Nordeste do Brasil. **Magistra**, 27: 110-121.
- SILVEIRA, F. A., MELO, G. A. R. & ALMEIDA, E. A. B. 2002. **Abelhas brasileiras: Sistemática e identificação**. Belo Horizonte. Fundação Araucária, 253p.
- STAAB, M., PUFAL, G., TSCHARNTKE, T. & KLEIN, A. M. 2018. Trap nests for bees and wasps to analyse trophic interactions in changing environments-A systematic overview and user guide. **Methods in Ecology and Evolution**, 9: 2226-2239.
- STEFFAN-DEWENTER, I. & TSCHARNTKE, T. 2000. Resource overlap and possible competition between honey bees and wild bees in central Europe. **Oecologia**, 122: 288-296.
- STEIN, A., GERSTNER, K. & KREFT, H. 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. **Ecology Letters**, 17: 866-880.
- STONE, G. N., GILBERT, F., WILLMER, P., POTTS, S., SEMIDA, F. & ZALAT, S. 1999. Windows of opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee. **Ecological Entomology**, 24: 208-221.

- THOMPSON, J. N. 2005. **The Geographic Mosaic of Coevolution**. Chicago: University of Chicago Press.
- 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.
- TOPPA, R. H. 2004. **Estrutura e diversidade florística das diferentes fisionomias de Cerrado e suas correlações com o solo na Estação Ecológica de Jataí, Luiz Antônio, SP**. Dissertação de mestrado. Universidade Federal de São Carlos.
- TORRETTA, J. P., DURANTE, S. P. & BASILIO, A. M. 2014. Nesting ecology of *Megachile (Chrysosarus) catamarcensis* Schrottky (Hymenoptera: Megachilidae), a prosopis-specialist bee. **Journal of Apicultural Research**, 53: 590-598.
- URBAN, D. & MOURE, J. S. 2012. Anthidiini Ashmead, 1899. 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>. Accessed Feb/20/2019.
- VÁZQUEZ, D., BLÜTHGEN, N., CAGNOLO, L. & CHACOFF, N. P. 2009. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. **Annals of Botany**, 103: 1445-1457.
- VIANA, B. F., SILVA, F. O. & KLEINERT, A. M. P. 2001. Diversidade e sazonalidade de abelhas solitárias (Hymenoptera: Apoidea) em dunas litorâneas no nordeste do Brasil. **Neotropical Entomology**, 30: 245-251.
- VICKRUCK, J. L. & RICHARDS, M. H. 2012. Niche partitioning based on nest site selection in the small carpenter bees *Ceratina mikmaqi* and *C. calcarata*. **Animal Behaviour**, 83: 1083-1089.
- VIEIRA, G. H. C., MARCHINI, L. C., SOUZA, B. A. & MORETI, A. C. C. C. 2008. Fontes florais usadas por abelhas (Hymenoptera, Apoidea) em área de cerrado no município de Cassilândia, Mato Grosso do Sul, Brasil. **Ciência e Agrotecnologia**, 32: 1454-1460.
- VILHENA, A. M. G. F., AUGUSTO, S. C. 2007. Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no Triângulo Mineiro. **Bioscience Journal**, 23: 14-23.

- 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.
- VILLANUEVA-GUTIÉRREZ, R. & ROUBIK, D. W. 2004. Why are African honey bees and not European bees invasive? Pollen diet diversity in community experiments. **Apidologie**, 35: 481-491.
- VITT, L. J. 2000. Ecological consequences of body size in neonatal and small-bodied lizards in the neotropics. **Herpetological Monographs**, 14: 338-400.
- WESTERFELT, P., WIDENFALK, O., LINDELÖW, A., GUSTAFSSON, L. & WESLIEN, J. 2015. Nesting of solitary wasps and bees in natural and artificial holes in dead wood in young boreal forest stands. **Insect Conservation and Diversity**, 8: 493-504.
- WILLINK, A. 1982. Revision de los generos *Montezumia* Saussure and *Monobia* Saussure (Hymenoptera: Eumenidae). **Boletín de la Academia Nacional de Ciencias**, Cordoba, 55: 3-321.
- WILLINK, A. & ROIG-ALSINA, A. 1998. Revision del género *Pachodynerus* Saussure (Hymenoptera: Vespidae, Eumeninae). **Contributions of the American Entomological Institute**, 30: 1-117.