UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem

Priscila Soares Oliveira

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Ribeirão Preto - SP

2019

UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO
FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS DE RIBEIRÃO PRETO
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM ENTOMOLOGIA

Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem

Priscila Soares Oliveira

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia.

Orientadora: Dra. Isabel Alves dos Santos
Co-orientador: Dr. Sidnei Mateus

Ribeirão Preto - SP

2019

PRISCILA SOARES OLIVEIRA

Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem

Versão original

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo, como parte das exigências para obtenção do título de Mestre em Ciências, obtido no Programa de Pós-Graduação em Entomologia

Orientadora: Dra. Isabel Alves dos Santos
Co-orientador: Dr. Sidnei Mateus

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.

Catalogação na publicação
Serviço de Biblioteca e Documentação
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto
da Universidade de São Paulo

Oliveira, Priscila Soares
Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem / Priscila Soares Oliveira; orientadora, Dra. Isabel Alves dos Santos. – 2019
75 f. + 5 CDs

Dissertação (Mestrado em Ciências) - Programa de Pós-Graduação em Entomologia, Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, São Paulo, 2019
CDs: 5 arquivos PDF
Versão original

1. *Megalopta*. 2. Olhos compostos. 3. Ocelos. 4. Omatídeos. 5. Floresta. 6. Cerrado.
I. Alves dos Santos, Isabel, de orient. II. Título.

Nome: OLIVEIRA, Priscila Soares

Título: Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem

Dissertação apresentada à Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo para obtenção do título de Mestre em Ciências.

Aprovado em:

Banca Examinadora

Prof. Dra. Isabel Alves dos Santos (Orientadora)

Instituição: IB USP

_____

Julgamento:

_____

Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo

Instituição: FFCLRP USP

_____

Julgamento:

_____

Prof. Dr. Tiago Maurício Francoy

Instituição: EACH USP

_____

Julgamento:

_____

Dr. Guaraci Duran Cordeiro

Instituição:

_____

Julgamento:

Dedicatória

Dedico este trabalho, principalmente às mulheres mais importantes da minha vida, Elizangela e Nazilia**.**

A todos os pós-graduandos que se desgastam mentalmente por essa formação.

Também o dedico a todas as mulheres que buscam diariamente crescimento, respeito e oportunidades iguais.

E ainda, a todos que acreditam que, neste momento, fazer ciência é um ato político de resistência.

Ninguém solta a mão de ninguém.

Agradecimentos

À toda minha família, em especial minha mãe, avó e madrinha, por me incentivarem e ajudarem tanto e fazer eu chegar até aqui.

À Nanda e Marília, minhas maiores incentivadoras, sempre me apoiando e me colocando pra cima em todas as horas, obrigada!!

Ao meu namorado, Tiago, por todo respeito, incentivo, apoio e amor.

À minha orientadora, Isabel Alves dos Santos (Isa), por me dar essa oportunidade e não desistir de mim quando não fui aprovada, mesmo sem me conhecer.

Ao Sidnei Mateus, meu co-orientador e amigo, obrigada pela paciência, ensinamentos e por todo o suporte durante esses dois anos, sem você essa dissertação seria impossível.

Aos meus amigos de laboratório, que me acolheram com muito carinho e atenção quando cheguei em Ribeirão Preto. Obrigada Amanda, Rafael, Jaqueline, Luana, Jéferson e Zeinab, vocês tornaram essa caminhada muito melhor.

À Claudineia, pelos ensinamentos e orientação com morfometria geométrica e com todos os dados e correções.

Aos amigos da FAPIÁS, Rodolfo, Will, Cacau, e Guaraci, obrigada por todos os ensinamentos sobre abelhas, pelas horas cansativas, porém, divertidas em campo e pela troca de experiências sobre a vida.

Aos amigos de Ribeirão e de fora, obrigada pelo imensurável apoio.

À Priscila Araújo, que cedeu muitos dos seus dados, para complementação deste trabalho.

À todas as pessoas que ajudaram de alguma forma na construção deste trabalho, muito obrigada!

Ao Cnpq e Capes, pela bolsa de mestrado e auxílios.

Ao Programa de PG em Entomologia pelo suporte ao longo desta jornada, especialmente à Renata e Vera.

RESUMO

OLIVEIRA, Priscila Soares de. **Morfologia do sistema visual de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* e as relações com o ambiente onde vivem** 2019. 75f. Dissertação (Mestrado em Ciências- Área de Concentração Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

As abelhas são tipicamente diurnas, mas há também algumas espécies noturnas ou crepusculares que voam e se alimentam antes do amanhecer ou depois do pôr do sol. Essas abelhas incluem dois grupos: crepusculares e verdadeiramente noturnos. O objetivo deste trabalho foi verificar as diferenças morfológicas no sistema visual de cinco espécies de abelhas do gênero *Megalopta* que vivem em áreas com vegetação fechada e aberta, mais especificamente da Floresta Amazônica, Mata Atlântica e Cerrado. Para isso foram utilizados espécimes secos coletados em outros projetos, de cinco espécies de *Megalopta* foram usadas. *M. aegis*, *M. aeneicollis*, *M. amoena*, *M. guimaraesi* e *M. sodalis*. As medidas de cabeça, olhos, ocelos e omatídeos foram realizadas utilizando técnicas de morfometria tradicional e geométrica. Essas técnicas apontaram diferenças entre as espécies, colocando *M. sodalis* como a espécie com as maiores medidas de cabeça, olho e ocelo. Já para o omatídeos, a espécie com maior quantidade é a *M. aeneicollis,* no entanto, a espécie com maior perímetro de omatídeos é *M. sodalis*, que possui menor quantidade. A hipótese do trabalho pôde ser parcialmente confirmada, pois *M. sodalis* é uma espécie típica de floresta, um ambiente com pouca luminosidade por conta da floresta densa e fechada, que requer olhos compostos e omatídeos maiores.

Palavras-chave: *Megalopta*, olhos compostos, ocelos, omatídeos, floresta, Cerrado.

ABSTRACT

OLIVEIRA, Priscila Soares de. **Morphology of the visual system of the five species of the genus *Megalopta* and the relationship with the environment which they live** 2019. 75f. Dissertação (Mestrado em Ciências- Área de Concentração Entomologia) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2019.

Bees are typically diurnal, but there are also some nocturnal or crepuscular species that fly and feed before dawn or after sunset. These bees include two groups: crepuscular and truly nocturnal. The objective of this work was to verify the morphological differences in the visual system of five species of bees of the genus *Megalopta* that live in areas with closed and open vegetation, more specifically of the Rain Forest, Atlantic Forest and Brazilian Savanna. For this, dried bees collected in other projects were used. Five species of *Megalopta* were used. *M. aegis, M. aeneicollis, M. amoena*, *M. guimaraesi* and *M. sodalis*. The measurements of head, eyes, ocelli and omattidia were made using traditional and geometric morphometry techniques. These techniques pointed out differences among species, placing *M. sodalis* as the species with the highest measurements of head, eye and ocelli. However, for the omatídeos, the species with the highest amount is *M. aeneicollis*, however, the species with the largest omatídeos perimeter is *M. sodalis*, which has a smaller quantity. The work hypothesis could be partially confirmed, because *M. sodalis* is a typical forest species, an environment with low luminosity due to the dense and closed forest, requiring compound eyes and larger omattidia.

Keywords: *Megalopta*, compound eyes, ocelli, omattidia, Rain Forest, Brazilian Savanna.

Sumário

1. INTRODUÇÃO 12
2. OBJETIVOS 16
3. MATERIAL E MÉTODOS 17
4. RESULTADOS 24
5. DISCUSSÃO 55
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS 62
APÊNDICE A 65
APÊNDICE B 66
APÊNDICE C 67

1. INTRODUÇÃO

As abelhas, Apidae, pertencem à superfamília Apoidea, porém, este grupo engloba também as vespas aculeadas mais próximas às abelhas, são elas: Ampulicidae, Crabronidae, Heterogynaidae e Sphecidae (Melo 1999). Na classificação de Melo & Gonçalves (2005), Apidae é tratada no sentido amplo englobando todas as famílias de abelhas da classificação tradicional de Michener (2007).

A família de interesse neste estudo, segundo classificação tradicional de Michener (2007), é Halictidae, conhecidas como abelhas do suor, em inglês *sweat bees*. A tribo Augochlorini compreende 35 gêneros e entre eles está *Megalopta* (Moure, 2007). São reconhecidos por sua coloração verde e azul metálicos, como também, vermelhos escuros e alaranjados, podendo chegar a tons mais escuros (Gonçalves & Melo, 2005).

Estas abelhas apresentam grande plasticidade morfológica e também de nidificação, podendo ser no solo, madeira e madeira apodrecida. Exibem também diversidade no comportamento social, desde espécies solitárias a espécies primitivamente eussociais (Michener, 2007). Há também polimorfismo cefálico, que pode estar associado ao comportamento social, observado em cinco gêneros: *Augochlora*, *Corynurella*, *Megalopta*, *Rhinocorynura* e *Xenochlora* (Gonçalves 2010).

Quase a totalidade das espécies de abelhas (táxon) apresenta hábito de forrageamento e navegação diurno, porém, cerca de 1% das espécies realizam essa atividade depois do pôr-do-sol ou antes de amanhecer (hábitos crepuscular e noturno) (Michener 2007). Uma das hipóteses para tais hábitos é a diminuição da competição por recursos florais e ação de inimigos naturais em seus ninhos, como parasitoides (Kronfeld-Schor & Dayan, 2003, Wcislo *et al.* 2004). Sabe-se que o comportamento de forragear e navegar em condições restritas de luz surgiu nas abelhas pelo menos quatro vezes independentemente, em quatro famílias: Andrenidae, Apidae, Colletidae e Halictidae (Burgett & Sukumalan, 2000; Wcislo & Tierney, 2009).

Dentre os 1% das espécies crepusculares e noturnas está o gênero *Megalopta* (Halictidae) Wcislo & Tierney, 2009). Com ocorrência Neotropical, existem hoje 32 espécies descritas de *Megalopta*, destas, 19 ocorrem no Brasil, sendo a maioria na região Amazônica (Santos & Melo, 2015). Há indícios de que sua diversificação tenha acontecido no Terciário, há quase 40 milhões de anos (Danforth *et al*. 2004; Tierney *et al*. 2012), mais especificamente entre o final do Eoceno e início do Oligoceno (Gonçalves 2016).

Voar com pouca luz é o grande desafio que as abelhas noturnas e crepusculares enfrentam (Warrant 2008), pois os níveis de luz durante a noite são reduzidos por um fator de até 10^8 em relação ao dia (Warrant 1999). Baixos níveis de luz prejudicam a capacidade visual, limitando o forrageamento e navegação destas abelhas (Kelber *et al*. 2006). Muitas espécies crepusculares exigem um céu mais luminoso para "desviar" de obstáculos e encontrar o caminho de volta para seus ninhos, assim como as espécies que voam a noite toda, que exigem a presença da luz refletida pela lua para estas atividades. Kelber *et al*. (2006), perceberam que a intensidade luminosa é limitante para um indivíduo ser capaz de voar, e se os níveis de luz não forem ideais podem força-los a voltar para o ninho no início do anoitecer, antes que a restrição de luz se torne inaceitável para sua capacidade visual.

É evidente que a limitação dos níveis de luz levou à adaptação ou mudança nos olhos compostos de espécies de abelhas noturnas e crepusculares, os quais são relativamente maiores que aqueles de espécies de abelhas diurnas, assim como os ocelos, que possuem uma melhor capacidade de captar luz (Warrant 2008). Os ocelos, os três prolongamentos redondos localizados na superfície dorsal da cabeça, entre os olhos, são também, significativamente maiores em relação ao tamanho do corpo em espécies que voam sob luz fraca (Kerfoot 1967b; Kelber *et al*. 2006; Warrant *et al*. 2006). Os ocelos que desempenham papel no controle de vôo (Berry *et al*. 2007) são um indicador do comportamento noturno em abelhas e vespas. Por exemplo, na abelha carpinteira indiana noturna, *Xylocopa tranquebarica*, os ocelos medem cerca de um milímetro (1mm) de diâmetro. Os ocelos da espécie diurna de tamanho corporal similar *Xylocopa ruficornis* medem não mais que 0,5mm (Warrant 2007, 2008). Os olhos compostos das espécies

noturnas também são relativamente maiores e apresentam maior quantidade de omatídeos comparado aos seus parentes diurnos (Jander & Jander, 2002).

Os olhos compostos nos insetos apresentam diferentes *designs*, podendo ser olhos compostos de aposição ou superposição (Figura 1), e no caso de todas as abelhas, são de aposição (Kirschfeld 1974; Warrant *et al*. 1999; Warrant *et al.* 2004). Em olhos compostos de aposição (Figura 1a) cada omatídeo é isolado de seu vizinho, sendo assim, a luz que entra através de uma única lente atinge um único rabdômero (Warrant 1999). Devido à pequena abertura das lentes, olhos de aposição tem capacidade limitada de capturar fótons (Warrant 1999). Esta característica limita o uso dos olhos de aposição em ambientes pouco iluminados e assim são olhos tipicamente encontrados em insetos diurnos (Warrant *et al*. 2004). Olhos de superposição (Figura 1b) possuem um *design* que permite que um único fotorreceptor (rabdômero) presente na retina receba fotóns que entram através de centenas e as vezes milhares de lentes córneas (facetas) (Warrant 2008). Olhos compostos de superposição, como os de mariposas, besouros e insetos noturnos, exceto abelhas e vespas noturnas (Warrant *et al.* 2004), possuem um grande aumento na sensibilidade à luz quando comparado aos olhos de aposição (Warrant 2008).

Warrant (2008) constatou que além das adaptações morfológicas nos olhos compostos e ocelos, as abelhas noturnas e crepusculares uniram estas características a várias adaptações neurais para suprir a desvantagem de possuírem olhos compostos de aposição, adaptados para enxergar a luz do dia, já que utilizam os olhos, majoritariamente, em condições de baixa luminosidade As facetas e rabdômeros muito aumentados e os fotorreceptores lentos com alto contraste garantem que a força do sinal visual seja intensa quando sai do olho e vai para a lâmina. Esses sinais são somados por outras células que aprimoram o sinal e reduz o ruído causado pela baixa sensibilidade. Contudo, uma abelha noturna quando volta para seu ninho, mesmo com todas essas adaptações, enxerga de uma maneira inferior aos insetos noturnos com que possuem olhos de superposição (Warrant 2008).

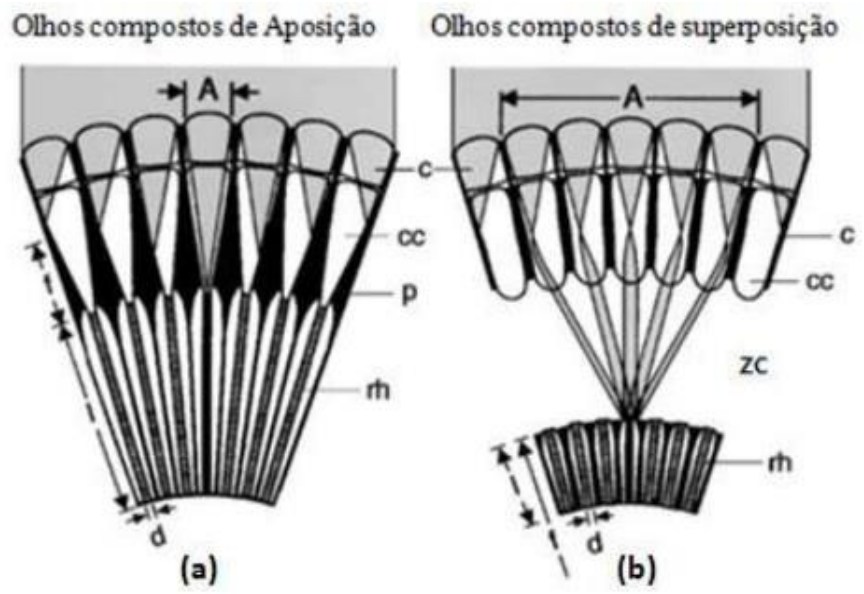


Figura 1. Olhos compostos de aposição (a), olhos compostos de superposição (b). Os caminhos e entradas dos raios paralelos de luz, incidentes na área externa da superfície do olho estão representados pela área sombreada (cinza claro). O rabdômero está listrado de preto. Sendo A o diâmetro da abertura que atinge o rabdoma, c é a lente córnea (faceta), cc é cone cristalino, p é o pigmento fotossensível, rh é o rabdômero, zc é a zona clara, l é o comprimento do rabdômero e d o diâmetro do mesmo (Retirado de Warrant *et al*. 2004).

Sabe-se que a intensidade de luz varia em relação ao ambiente por conta dos obstáculos presentes para a incidência de luz (Baird & Dake, 2016). Sendo assim, pesquisadores sugerem que os órgãos sensoriais de visão importantes na navegação das abelhas durante os voos de forrageamento e localização das flores podem ser diferentes em espécies habitantes de ambientes com vegetação fechada comparada a vegetação aberta (Warrant & Dacke, 2010; Baird & Dake, 2016).

Este estudo buscou conhecer melhor as adaptações morfológicas na visão de algumas espécies de abelhas que exibem comportamento noturno e que vivem em ambientes com diferentes intensidades luminosas.

2. OBJETIVOS

Verificar as diferenças morfológicas no sistema visual de cinco espécies de abelhas do gênero *Megalopta* que vivem em áreas com vegetação fechada e aberta, mais especificamente dos biomas de Floresta Amazônica, Mata Atlântica e Cerrado.

Objetivos específicos:

a) Analisar o sistema visual destas abelhas;

b) Verificar diferenças entre noturnas e diurnas e

c) Correlacionar as diferenças morfológicas do sistema visual das espécies noturnas com o ambiente em cada espécie vive.

3. MATERIAL E MÉTODOS

Foram examinados exemplares secos de cinco espécies de abelhas do gênero *Megalopta* depositados na Coleção Entomológica Paulo Nogueira Neto (CEPANN) do Instituto de Biociências da USP. A coleção Cepann possui séries de *Megalopta* da região Amazônica, do Cerrado e da Mata Atlântica (AM, MT, SP e RJ), amostradas em projetos anteriores. As espécies estudadas com respectivas localidades estão na tabela 1. As distribuições destas espécies foram obtidas através do *Catálogo de abelhas Moure* e consulta em Santos (2010).

Tabela 1. Espécies utilizadas no estudo e seus respectivos locais de coleta, sendo *M. aegis* coletada apenas em regiões de Cerrado (*) e *M. aeneicollis* apenas na Amazônia (*).

Espécies	Local em que foram coletados (Bioma- Fitofisionomia)	Distribuição no Brasil
Megalopta aegis (Vachal, 1904)	MT (Cerrado-Cerrado Rupestre, Cerradão, Vereda)	GO e MT
Megalopta aeneicollis Friese,1926	AM (Amazônia)	AM e PA
Megalopta amoena (Spinola, 1853)	MT (Cerrado-Cerrado Rupestre, Cerradão, Vereda)	AP, AM, BA, CE, ES, GO, MT, PA, RJ e RO
Megalopta guimaraesi Santos & Silveira, 2009	MT (Cerrado-Cerrado Rupestre, Cerradão, Vereda)	BA, GO, MG, RJ e SP
Megalopta sodalis (Vachal, 1904)	RJ (Mata Atlântica-Ombrófila Densa); MT (Cerrado-Cerradão) e SP (Cerrado-Cerradão)	GO, RJ e SC

Os três biomas onde as abelhas foram coletadas são: Amazônia, Cerrado e Mata Atlântica, sendo que *M. aeneicollis* é uma espécie endêmica da Amazônia, assim como *M. aegis* só ocorre no Cerrado. Representando a Mata Atlântica, foram escolhidas como modelos *M. guimaraesi* e *M. sodalis.* A espécie *M. amoena* ocorre nos três ambientes

(tabela 1). A figura 2 mostra as distribuições de cada espécie de *Megalopta* analisadas neste estudo.

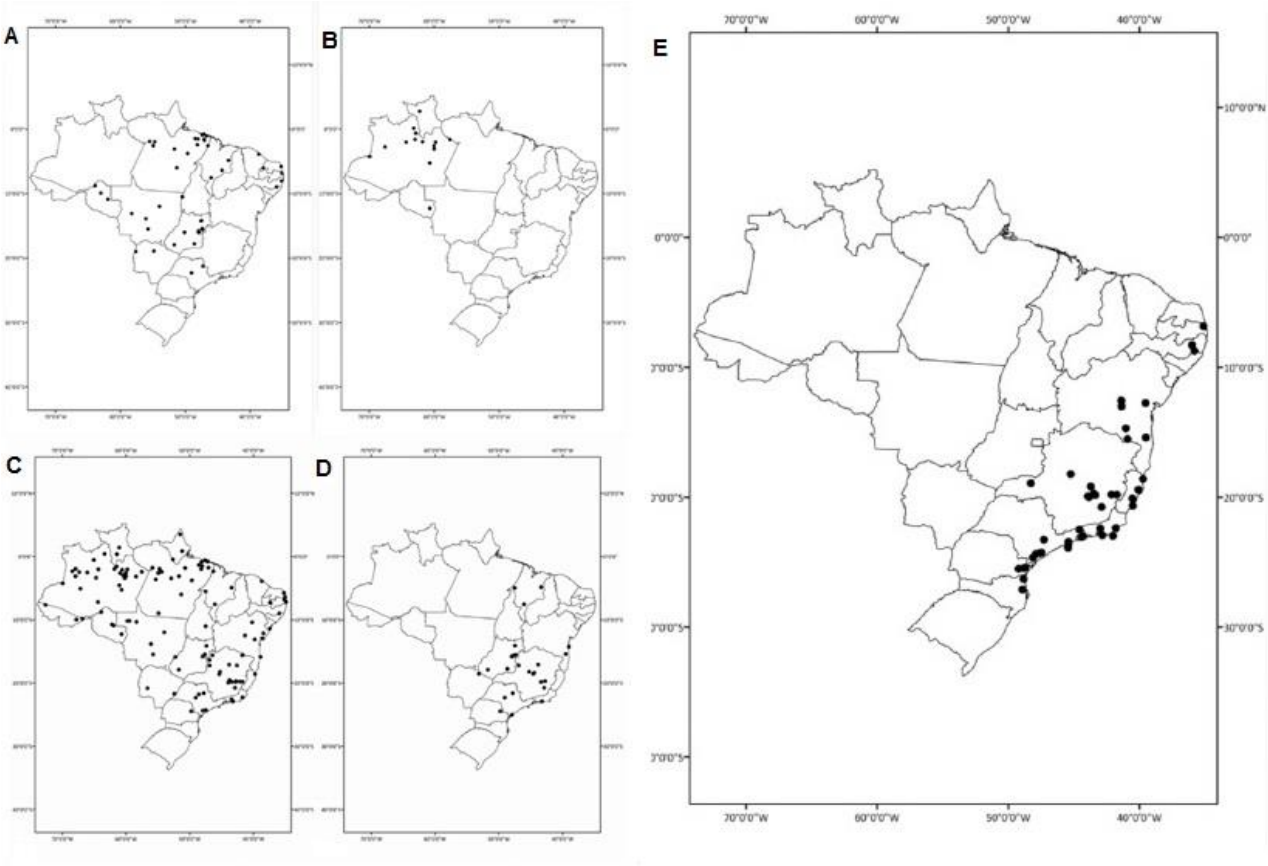


Figura 2. Distribuição das espécies de *Megalopta* incluídas neste estudo, no Brasil, sendo A- *M. aegis*, B- *M. aeneicollis*, C- *M. amoena*, D- *M. guimaraesi* e E- *M. sodalis*. Retirado de Santos (2010).

Outras três espécies da tribo Augochlorini de hábito diurno foram examinadas a fim de estabelecer um "grupo externo" para embasamento das comparações: *Augochloropsis aurifluens* (Vachal, 1903), *Augochloropsis smithiana* (Cockerell, 1900) e *Pseudaugochlora graminea* (Fabricius, 1804), sendo filogeneticamente próximas as abelhas do gênero *Megalopta* (Santos 2010). Estas três espécies foram coletadas na Estação Ecológica de Jataí no município de Luiz Antônio, no estado de São Paulo, em uma área de conservação com predominância de Cerrado *senso strictu* (Mateus 1997) porém a distribuição geográfica destas espécies é ampla na região Neotropical, incluindo a região Neártica para *P. graminea* (*Catálogo de abelhas Moure*).

As metodologias utilizadas para análise do sistema visual destas abelhas correspondem a duas técnicas: 1) morfometria tradicional e 2) morfometria geométrica.

A morfometria tradicional foi feita contornando as estruturas, para que se obtivesse o perímetro de cada uma delas. As imagens usadas foram registradas com câmera digital Leica® acoplada à lupa, sendo as medidas das estruturas feitas com o Software Image J. A morfometria geométrica baseada em marcos anatômicos (*landmarks*) feita para a cabeça (ocelos + olhos), foi feita com os Softwares: tpsUtil32, tpsDig232 e Morpho J. As marcações através de *landmarks* foram feitas três vezes para cada indivíduo (foto), a fim de eliminar quaisquer erros de precisão (tabela 2).

Tabela 2. Métodos utilizados no estudo com respectivas estruturas nas quais foram aplicados e resultado que cada método gerou.

Métodos		**Estrutura**	**Resultado gerado**
Morfometria tradicional	Contorno	Cabeça, ocelos, omatídeos	Perímetro
Morfometria geométrica	*Landmarks*	Cabeça (Ocelos + Olhos)	Distâncias/ Coordenadas de Procrustes

Foram medidos (morfometria tradicional) e marcados (morfometria geométrica) o máximo de exemplares obtidos, ao todo 82 indivíduos. Das espécies noturnas *M. aegis* 19 indivíduos, de *M. aeneicollis* 10 indivíduos, *M. amoena* 12 indivíduos, *M. guimaraesi* 10 indivíduos e *M. sodalis* 12 indivíduos. Já das espécies de abelhas diurnas da tribo Augochlorini, apenas dois indivíduos de *Augochloropsis aurifluens*, três indivíduos de *Augochloropsis smithiana* e 14 indivíduos de *Pseudaugochlora graminea*. Em algumas análises, as espécies diurnas foram tratadas como “Augochlorinis diurnas” (figura 3) (tabela S1 do material complementar).

Figura 3. *Megalopta aeneicollis* A- Morfometria tradicional de contorno (perímetro) feita para cabeça; B- morfometria tradicional de contono feita para ocelos; C- morfometria tradicional de contono feita para o olho; D- mofometria geométrica baseada em *landmarks* feita na cabeça, englobando os ocelos e olhos.

Para caracterização dos omatídeos, quantidade e perímetro foram feitas imagens em Microscópio Eletrônico de Varredura (MEV) de um indivíduo de cada espécie de abelha noturna e da espécie diurna *Pseudaugochlora graminea*. Para isso, os exemplares secos foram preparados em *stubs* (colados na placa de metal com fita adesiva dupla face) na posição desejada e submetidos à metalização com ouro.

Para contagem e mensuração dos omatídeos, o olho foi dividido em três partes, superior (1), média (2) e anterior (3). Posteriormente, em cada “porção” do olho foi feita uma imagem com aumento de 200x e todos os omatídeos da imagem foram contados. Os omatídeos de cada porção foram somados e uma aproximação do número real de omatídeos foi obtida. A fim de obter o perímetro de cada omatídeo, uma imagem com aproximação de 400x foi feita e então, cada omatídeo contornado. O resultado alcançado é uma média do perímetro de todos os omatídeos desta imagem (figura 4).

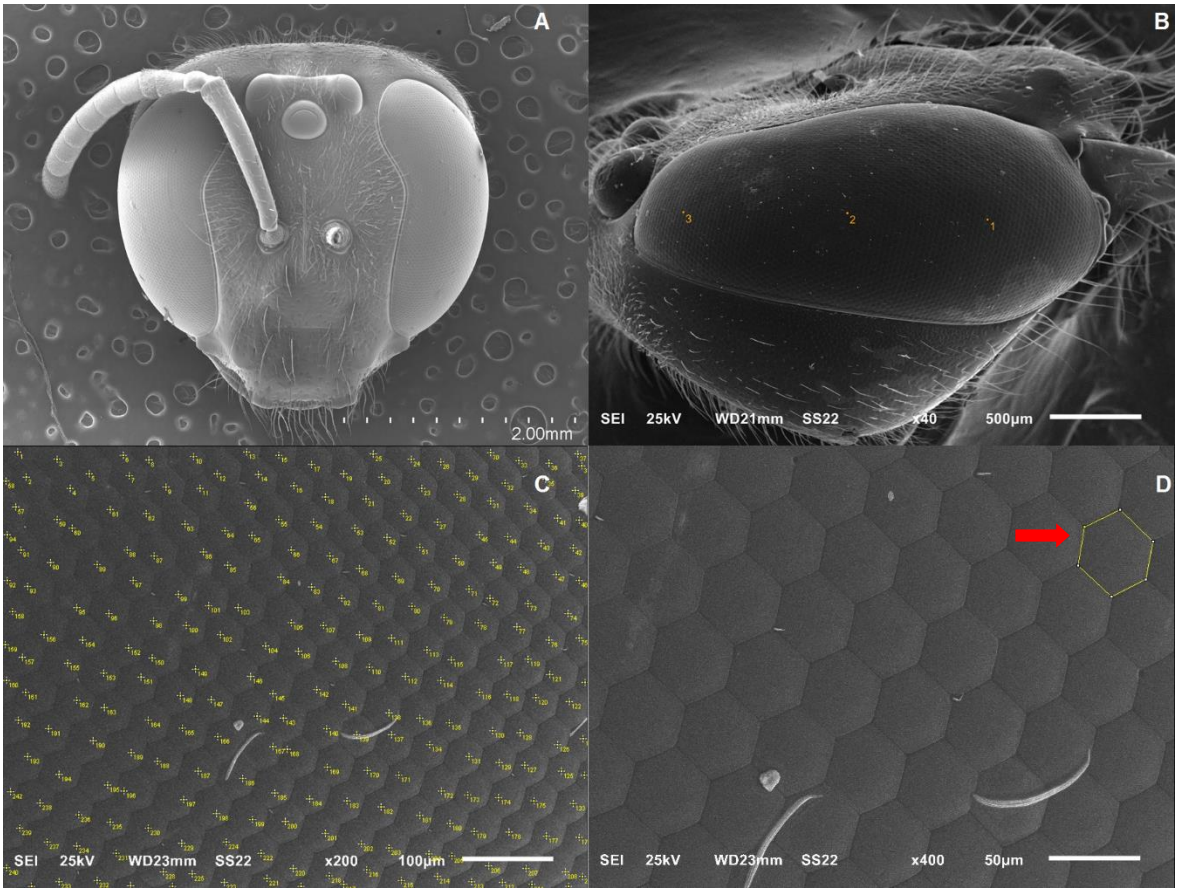


Figura 4. Imagens de MEV de *Megalopta* sp., usadas para contagem e medição dos omatídeos. A-Cabeça; B- Olho composto em aumento de 40x com as porções delimitadas; C- Contagem de omatídeos em aumento de 200x; D- Seta vermelha indicando medida de omatídeo através do contorno da estrutura (perímetro).

A estatística descritiva foi utilizada para analisar cada variável resposta e para descrever os resultados, usando média e desvio padrão. Também foi utilizado para

avaliação das variáveis a razão, divisão das medidas dos órgãos visuais (olho composto, ocelo médio, ocelo esquerdo e ocelo direito) pela cabeça, pois assim, pôde-se saber o espaço que cada órgão ocupa na cabeça.

Para verificação da distribuição normal das amostras foi usado o teste de Shapiro Wilk (k amostras, p=0,05) e para comparação das variáveis foi utilizado o teste de Kruskal Wallis, a qual avalia se existe diferença entre as variáveis. Em seguida foi realizado o teste de Dunn, um pós teste de comparações múltiplas que é realizado apenas se o resultado do Kruskal Wallis for significativo ($p<0,05$).

Gráficos do tipo *Box plot* (mediana, quartis e valores mínimos e máximos) foram feitos para visualização da variação dos dados, juntamente com os *outliers* (valores extremos).

Para correlacionar as espécies aos seus ambientes foi feita uma Análise dos Componentes Principais (PCA), que é um dos métodos estatísticos de múltiplas variáveis mais simples, considerada a "transformação linear ótima", sendo muito utilizada para reconhecimento de padrões. Esta análise é uma maneira de identificar a relação entre características extraídas dos dados, neste caso, medidas morfológicas de abelhas de diferentes ambientes. Esta análise foi utilizada tanto em morfometria tradicional, quanto em morfometria geométrica.

A análise de variáveis canônicas (CVA), feita para analisar a morfometria geométrica, é um método usado para encontrar as características da forma que melhor se distinguem entre vários grupos de amostras. Essa técnica é especialmente empregada em análises discriminantes realizadas a partir de amostras com observações repetidas. A utilização dessa análise permite capturar o efeito simultâneo de características originais e com isso pode capturar variações não percebidas quando do uso de características originais isoladamente.

A análise discriminante (DA) foi utilizada para diferenciar os ambientes e os hábitos diurno e noturno com relação à variação da forma (morfometria geométrica) da cabeça. A análise discriminante é uma técnica da estatística multivariada utilizada para separar "objetos" de uma população em duas ou mais classes.

A estatística descritiva, os testes de comparação e as PCA's foram feitas no software R 3.5.0 (R Core Team, 2018), com o suporte do pacote Vegan (Jari et al 2018), ExpDex.pt

(Ferreira et al 2013) e ggplot2 (Wickham, 2009). As análises da morfometria geométrica (PCA, CVA e DA) foram feitas no software MorphoJ (Klimgberg 2011).

4. RESULTADOS

Morfometria clássica

Diferenças entre abelhas noturnas e diurnas

As espécies noturnas, de modo geral, tiveram medidas morfométricas maiores que as espécies diurnas (tabela 3). Entre as espécies noturnas, *M. aegis* tem média de cabeça 6,634 mm e olho composto 2,989 mm, sendo a razão olho/cabeça 0,450 mm. A espécie *M. aeneicollis* possui média de cabeça 7,584 mm e olho composto 2,161 mm, sendo a razão 0,284 mm. A espécie *M. amoena* tem média de cabeça 6,817 mm e olho composto 2,178 mm e razão 0,319 mm. A espécie *M. guimaraesi* têm média de cabeça 6,443 mm e olho composto 3,136 mm, sendo a razão 0,486 mm. A espécie *M. sodalis* tem média de cabeça 9,467 mm e olho composto 3,142 mm, sendo a razão 0,331 mm (tabela 3 e 4; figura 5).

Entre as espécies diurnas, *A. aurifluens* tem média de cabeça 5,473 mm e olho composto 0,853 mm, sendo a razão olho/cabeça 0,155 mm. A espécie *A. smithiana* tem média de cabeça 5,693 mm e olho composto 1,196 mm, sendo a razão olho/cabeça 0,210 mm. A terceira espécie *P. graminea* tem média de cabeça 4,942 mm e olho composto 1,172 mm, sendo a razão 0,237 mm (tabela 3 e 4; figura 5).

Quanto aos ocelos, os das espécies noturnas ocupam espaço na muito maior na cabeça comparados às diurnas, sendo a razão ocelos/cabeça nas diurnas variando entre 0,002 mm a 0,007 mm, enquanto que nas noturnas varia de 0,010 mm a 0,023 mm (tabela 4; figuras 6, 7 e 8).

Nas figuras 5 a 8 pode-se visualizar a relação entre a cabeça e o todos os órgãos visuais estudados (olho composto, ocelo médio, ocelo esquerdo e ocelo direito) para todas as espécies, noturnas e diurnas. Através dos gráficos é possível perceber que nas espécies noturnas o olho composto e todos os ocelos ocupam um espaço muito maior na cabeça comparado às espécies diurnas. Esses valores também podem ser vistos na tabela 4.

Diferenças entre abelhas noturnas (*Megalopta*) de diferentes ambientes

A espécie noturna com maior perímetro de cabeça é *M. sodalis* (9,467 ± 1,863 mm), espécie típica de Mata Atlântica, com maior perímetro de olho (3,142 ± 0,390 mm), ocelo médio (0,140 ± 0,013 mm) e ocelo direito (0,153 ± 0,020 mm) como indica a tabela 3. A segunda espécie com maiores medidas de cabeça foi *M. aeneicollis*, espécie endêmica da Amazônia, com perímetro de 7,584 ± 0,968 mm. Contudo, apesar de ter uma cabeça grande, quando comparada às outras espécies, *M. aeneicollis* tem olho composto menor (2,161 ± 0,214 mm) do que *M. aegis* (2,989 ± 0,563 mm), *M. amoena* (2,178 ± 0,334 mm) e *M. guimaraesi* (3,136 ± 0,597) mm), sendo, portanto, a segunda espécie com maior olho composto *M. guimaraesi* (tabela 3).

Houve diferenças significativas ($p<0,05$) para as variáveis de cabeça (tabela 5), olho composto (tabela 6), ocelo médio (tabela 7), ocelo esquerdo (tabela 8) e ocelo direito (tabela 9) para as espécies noturnas. As figuras 9 a 13 mostram box plots com as medidas e variações de cada órgão para cada espécie estudada.

Olhando para as razões calculadas (tabela 4), pode-se perceber que a espécie de abelha com maior olho composto é *M. guimaraesi* (0,486), seguida de *M. aegis* (0,450) e depois de *M. sodalis* (0,331). Isso significa que os olhos compostos destas espécies ocupam maior espaço dentro da cabeça, sendo, portanto, as espécies noturnas com maiores olhos compostos. A mesma tendência também acontece para os ocelos médio, esquerdo e direito.

Tabela 3. Médias e desvios padrão das estruturas do sistema visual de cada espécie, obtidas através de morfometria tradicional (perímetros em mm). N=noturno; D=diurno, C=Cerrado, AM=Amazônia, MA=Mata Atlântica (Ver N amostral em Material e Métodos).

Espécie	Hábito	Ambiente	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito
M. aegis	N	C	6,634 ± 0,836[a]	2,989 ± 0,563[a]	0,132 ± 0,027[a]	0,150 ± 0,031[a]	0,146 ± 0,022[a]
M. aeneicollis	N	AM	7,584 ± 0,968[ab]	2,161 ± 0,214[b]	0,076 ± 0,009[b]	0,081 ± 0,010[b]	0,081 ± 0,004[b]
M. amoena	N	C	6,817 ± 1,222[b]	2,178 ± 0,334[ab]	0,102 ± 0,012[a]	0,107 ± 0,017[a]	0,109 ± 0,023[a]
M. guimaraesi	N	C	6,443 ± 1,344[b]	3,136 ± 0,597[a]	0,127 ± 0,020[a]	0,153 ± 0,017[a]	0,149 ± 0,032[a]
M. sodalis	N	MA	9,467 ± 1,863[a]	3,142 ± 0,390[a]	0,140 ± 0,013[a]	0,149 ± 0,019[a]	0,153 ± 0,020[a]
A. aurifluens	D	C	5,473 ± 1,650	0,853 ± 0,086	0,027 ± 0,0007	0,021 ± 0,004	0,023 ± 0,0007
A. smithiana	D	C	5,693 ± 2,148	1,196 ± 0,161	0,035 ± 0,002	0,035 ± 0,001	0,042 ± 0,008
P. graminea	D	C	4,942 ± 0,964	1,172 ± 0,210	0,039 ± 0,008	0,030 ± 0,005	0,030 ± 0,007

Tabela 4. Razões de cabeça para todas as estruturas medidas, olho composto e ocelos médio, direito e esquerdo, para todas as espécies, diurnas e noturnas. N=noturno; D=diurno, C=Cerrado, AM=Amazônia, MA=Mata Atlântica (Ver N amostral em Material e Métodos).

Espécie	Hábito	Ambiente	Olho composto/cabeça	Ocelo médio/cabeça	Ocelo esquerdo/cabeça	Ocelo direito/cabeça
M. aegis	N	C	0,450	0,019	0,022	0,022
M. aeneicollis	N	AM	0,284	0,010	0,010	0,010
M. amoena	N	C	0,319	0,014	0,015	0,015
M. guimaraesi	N	C	0,486	0,019	0,023	0,023
M. sodalis	N	MA	0,331	0,014	0,015	0,016
A. aurifluens	D	C	0,155	0,004	0,002	0,004
A. smithiana	D	C	0,210	0,006	0,006	0,007
P. graminea	D	C	0,237	0,007	0,006	0,006

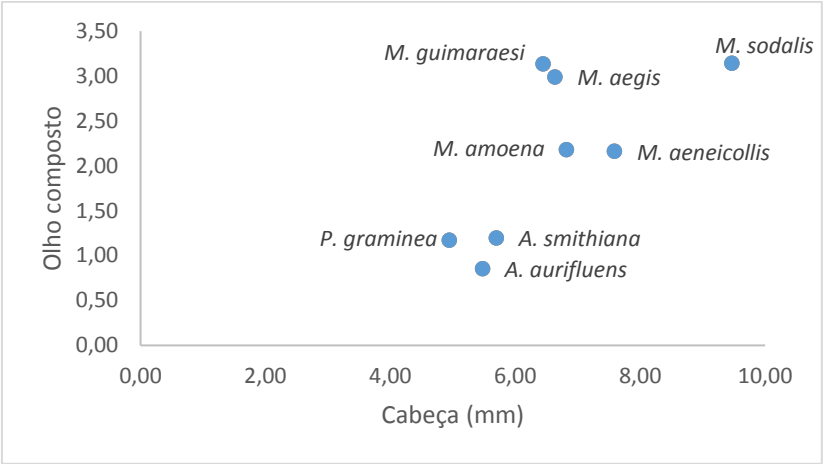


Figura 5. Relação entre cabeça e olho composto de todas as espécies avaliadas neste estudo.

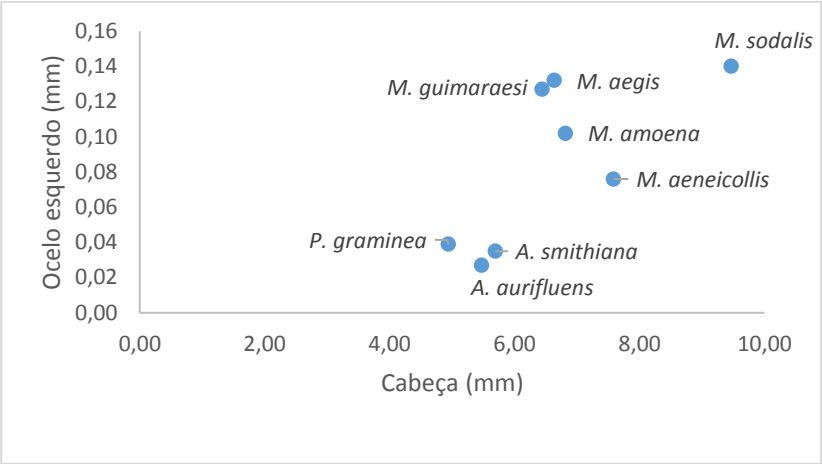


Figura 6. Relação entre cabeça e ocelo esquerdo de todas as espécies avaliadas neste estudo.

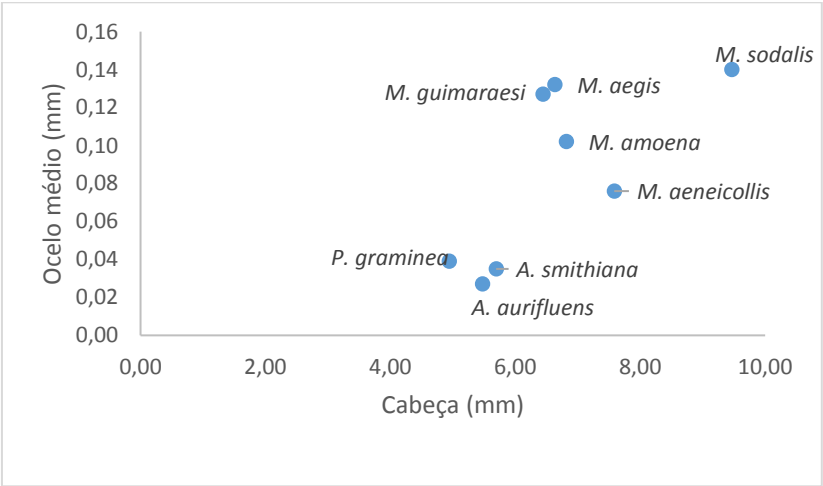


Figura 7. Relação entre cabeça e ocelo médio de todas as espécies avaliadas neste estudo.

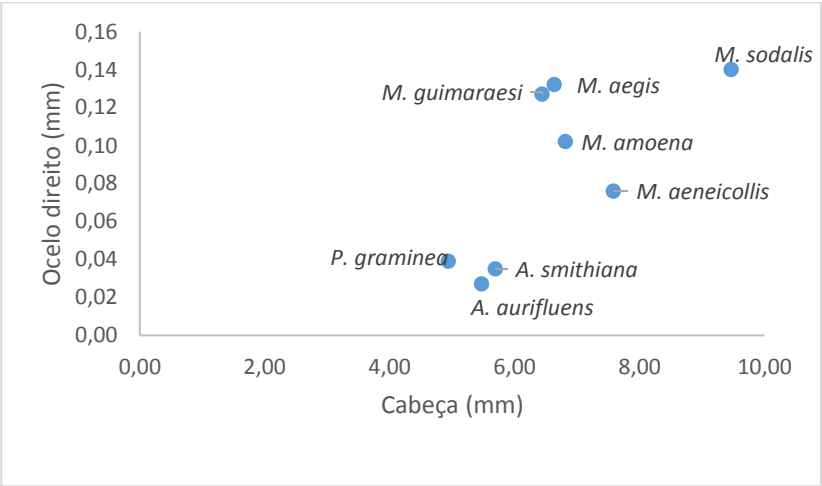


Figura 8. Relação entre cabeça e ocelo direito de todas as espécies avaliadas neste estudo.

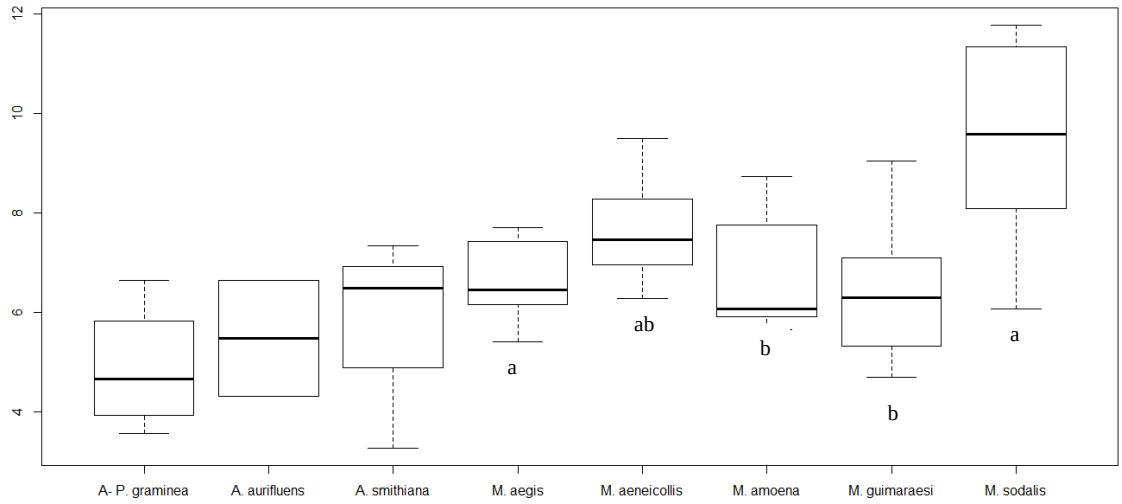


Figura 9. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro da cabeça de cada espécie de abelha considerada para este estudo.

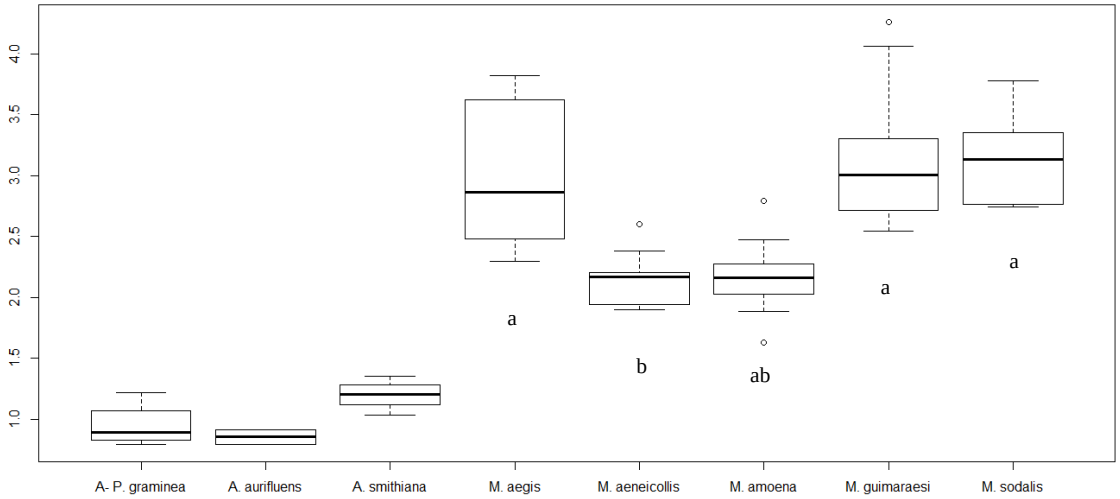


Figura 10. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro do olho de cada espécie de abelha considerada para este estudo.

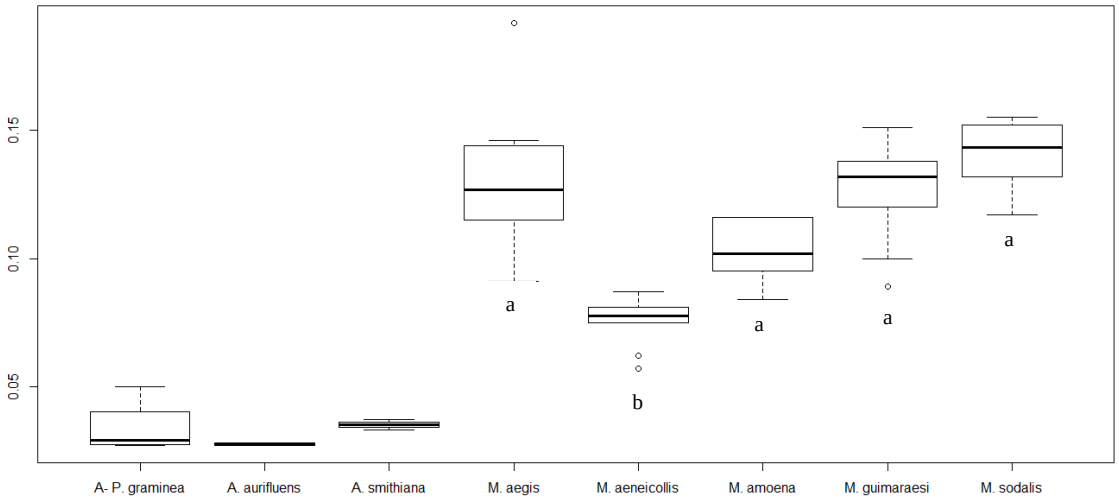


Figura 11. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro do ocelo médio de cada espécie de abelha considerada para este estudo.

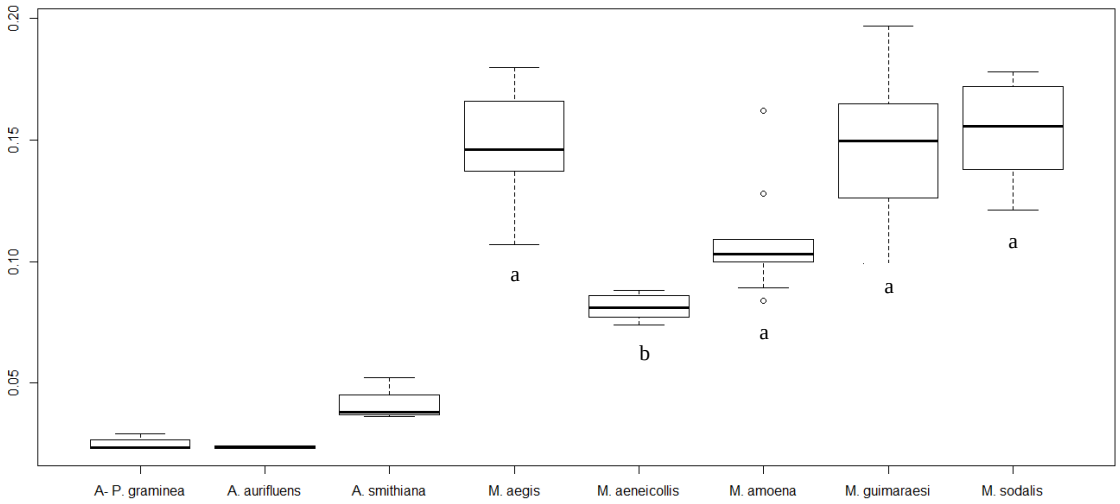


Figura 12. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro do ocelo direito de cada espécie de abelha considerada para este estudo.

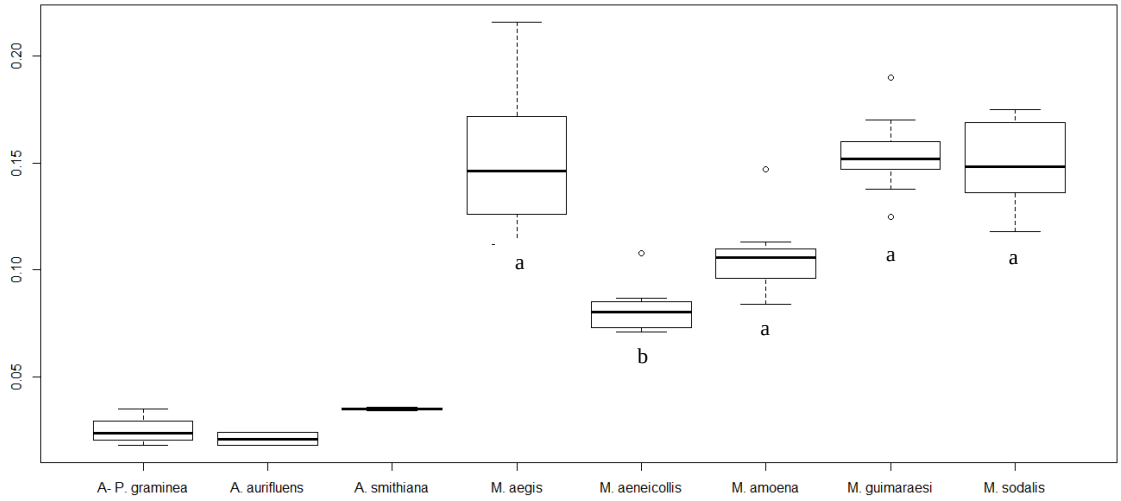


Figura 13. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro do ocelo esquerdo de cada espécie de abelha considerada para este estudo.

Tabela 5. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de cabeça de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta*. Valores com * indicam diferença nos perímetros de cabeça entre as espécies (<0.05).

Cabeça	*M. aegis* (Cerrado)	*M. aeneicollis* (Amazônia)	*M. amoena* (Cerrado)	*M. guimaraesi* (Cerrado)	*M. sodalis* (Mata Atlântica)
M. aegis		0,242	0,005*	0,004*	0,225
M. aeneicollis	0,242		0,187	0,144	0,034*
M. amoena	0,005*	0,187		0,835	>0,001*
M. guimaraesi	0,004*	0,144	0,835		>0,001*
M. sodalis	0,225	0,034*	>0,001*	>0,001*	

Tabela 6. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de olho composto de cinco espécies de abelhas noturnas do gênero *Megalopta* Valores com * indicam diferença nos perímetros de olho composto entre as espécies (<0.05).

Olho composto	*M. aegis* (Cerrado)	*M. aeneicollis* (Amazônia)	*M. amoena* (Cerrado)	*M. guimaraesi* (Cerrado)	*M. sodalis* (Mata Atlântica)
M. aegis		>0,001*	0,004*	0,114	0,463
M. aeneicollis	>0,001*		0,144	0,016*	>0,001*
M. amoena	0,004*	0,144		0,295	0,050
M. guimaraesi	0,114	0,016*	0,295		0,414
M. sodalis	0,463	>0,001*	0,050	0,414	

Tabela 7. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de ocelo médio de cinco espécies de abelhas noturnas. Valores com * indicam diferença nos perímetros de ocelo médio entre as espécies (<0.05).

Ocelo médio	*M. aegis* (Cerrado)	*M. aeneicollis* (Amazônia)	*M. amoena* (Cerrado)	*M. guimaraesi* (Cerrado)	*M. sodalis* (Mata Atlântica)
M. aegis		>0,001*	0,017*	0,045*	0,544
M. aeneicollis	>0,001*		0,015*	0,010*	>0,001*
M. amoena	0,017*	0,015*		0,817	0,108
M. guimaraesi	0,045*	0,010*	0,817		0,193
M. sodalis	0,544	>0,001*	0,108	0,193	

Tabela 8. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de ocelo esquerdo de cinco espécies de abelhas noturnas. Valores com * indicam diferença nos perímetros de ocelo esquerdo entre as espécies (<0.05).

Ocelo esquerdo	*M. aegis* (Cerrado)	*M. aeneicollis* (Amazônia)	*M. amoena* (Cerrado)	*M. guimaraesi* (Cerrado)	*M. sodalis* (Mata Atlântica)
M. aegis		>0,001*	0,006*	0,105	0,177
M. aeneicollis	>0,001*		0,026*	0,003*	>0,001*
M. amoena	0,006*	0,026*		0,395	0,221
M. guimaraesi	0,105	0,003*	0,395		0,752
M. sodalis	0,177	>0,001*	0,221	0,752	

Tabela 9. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de ocelo direito de cinco espécies de abelhas noturnas. Valores com * indicam diferença nos perímetros de ocelo direito entre as espécies (<0.05).

Ocelo direito	*M. aegis* (Cerrado)	*M. aeneicollis* (Amazônia)	*M. amoena* (Cerrado)	*M. guimaraesi* (Cerrado)	*M. sodalis* (Mata Atlântica)
M. aegis		>0,001*	0,013*	0,057	0,244
M. aeneicollis	>0,001*		0,014*	0,006	>0,001*
M. amoena	0,013*	0,014*		0,696	0,241
M. guimaraesi	0,057	0,006*	0,696		0,466
M. sodalis	0,244	>0,001*	0,241	0,466	

Omatídeos

Quanto aos omatídeos, a espécie com maior número de omatídeos é a diurna *P. graminea*, com 7113 omatídeos. Entretanto, seus omatídeos são muito menores quando comparados às espécies noturnas (0.0074 mm) (tabela 10). Dentre as espécies noturnas, observa-se que *M. aeneicollis* é a que tem maior número de omatídeos (3492), porém, M. sodalis detém maior perímetro (tabela 10; figura 14).

Outro dado que é importante destacar são as medidas feitas para as porções do olho. A porção anterior parece ser a área em que há maior concentração (quantidade) de omatídeos, porém, não é a área em que os omatídeos são maiores. Seguindo a tendência para todas as espécies (tabela 10).

O número de omatídeos nas espécies noturnas foi significativamente menor que os presentes nas espécies diurnas (tabela 10). Já para tamanho (perímetro em mm) de omatídeos, existem diferenças entre espécies diurnas e noturnas, mas também entre as noturnas ($p<0,05$) (tabela 11; figura 15).

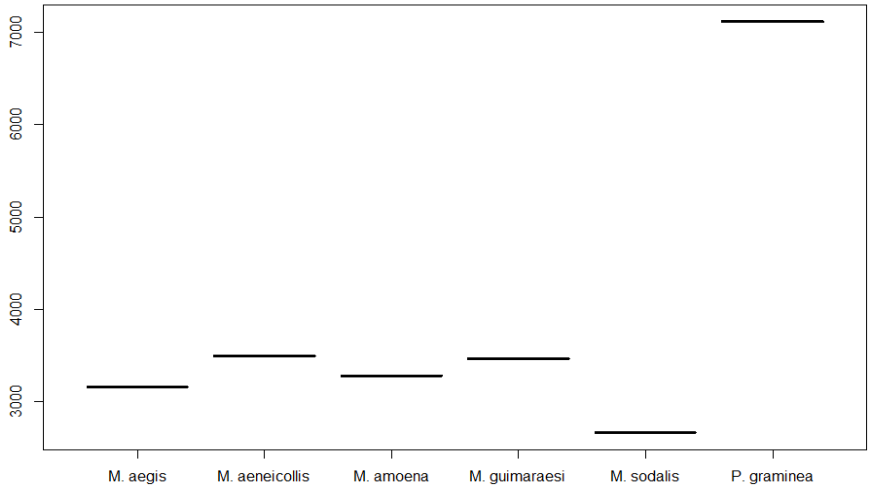


Figura 14. Plots do número de omatídeos para cada espécie considerada para este estudo, sendo *M. aegis, M. aeneicollis, M. amoena, M guimaraesi* e *M. sodalis* abelhas noturnas e *P. graminea* abelha diurna.

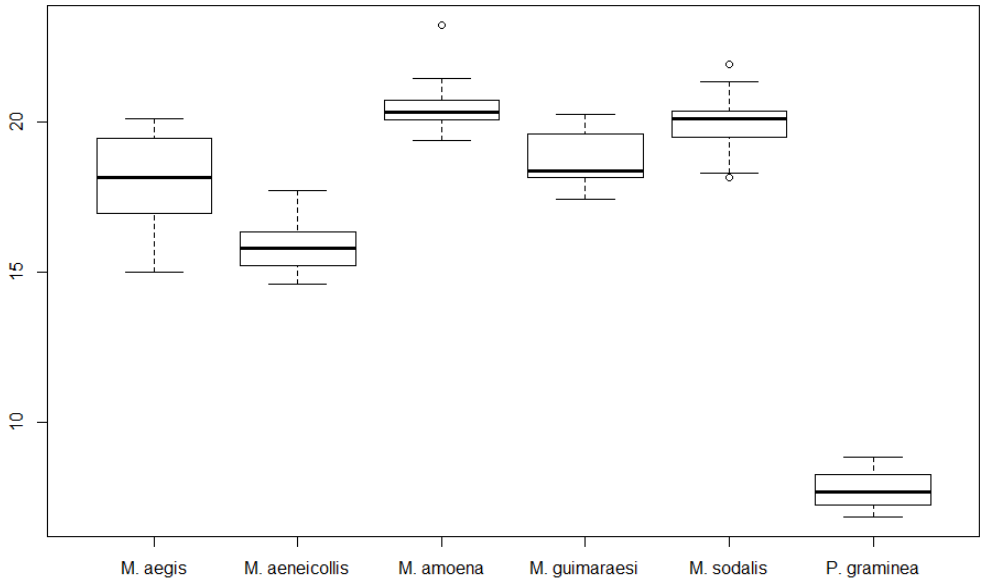


Figura 15. Box plots de medianas (traço preto), 1º e 3º quartil (traços cinzas das caixas) e limites (valores mínimos e máximos) do perímetro dos omatídeos para cada espécie considerada para este estudo, sendo *M. aegis, M. aeneicollis, M. amoena, M guimaraesi* e *M. sodalis* abelhas noturnas e *P. graminea* abelha diurna.

Tabela 10. Estimativa do número total de omatídeos nas três regiões analisadas do olho, total de omatídeos no olho; perímetro médio dos omatídeos em cada porção do olho (figura 4B- Material e Métodos) e perímetro médio de um omatídeo, em milímetros (mm), separados por espécie, sendo *M. aegis, M. aeneicollis, M. amoena, M guimaraesi* e *M. sodalis* abelhas noturnas e *P. graminea* abelha diurna. (N amostral =1 indivíduo por espécie)

Espécie	Número de omatídeos		Total de omatídeos	Perímetro médio dos omatídeos em cada porção do olho (mm)		Perímetro médio do omatídeo (mm)
M. guimaraesi	**Superior**	1017	3459[ab]	**Superior**	0.0187	0.017[b]
	Média	1005		**Média**	0.0199	
	Anterior	1437		**Anterior**	0.0141	
M. sodalis	**Superior**	726	2661[b]	**Superior**	0.0298	0.024[a]
	Média	819		**Média**	0.0234	
	Anterior	1116		**Anterior**	0.0194	
M. amoena	**Superior**	978	3279[b]	**Superior**	0.0207	0.018[b]
	Média	1131		**Média**	0.0178	
	Anterior	1170		**Anterior**	0.0174	
M. aegis	**Superior**	1014	3153[b]	**Superior**	0.0180	0.019[b]
	Média	942		**Média**	0.0211	
	Anterior	1197		**Anterior**	0.0179	
M. aeneicollis	**Superior**	1242	3492[ab]	**Superior**	0.0158	0.0149[c]
	Média	1062		**Média**	0.0178	
	Anterior	1188		**Anterior**	0.0117	
P. graminea	**Superior**	2427	7113[a]	**Superior**	0.0072	0.007[d]
	Média	2208		**Média**	0.0081	
	Anterior	2478		**Anterior**	0.0069	

Tabela 11. Valores do teste de Dunn para comparações múltiplas de perímetro de omatídeos, sendo *M. aegis, M. aeneicollis, M. amoena, M guimaraesi* e *M. sodalis* abelhas noturnas e *P. graminea* abelha diurna. Valores com * indicam diferença nos perímetros de omatídeos entre as espécies (<0.05).

	M. guimaraesi	*M. sodalis*	*M. amoena*	*M. aegis*	*M. aeneicollis*	*P. graminea*
M. guimaraesi		>0,001*	0,364	0,173	0,012*	>0,001*
M. sodalis	>0,001*		>0,001*	0,003*	>0,001*	>0,001*
M. amoena	0,364	>0,001*		0,648	>0,001*	>0,001*
M. aegis	0,173	0,003*	0,648		>0,001*	>0,001*
M. aeneicollis	0,012*	>0,001*	>0,001*	>0,001*		>0,001*
P. graminea	>0,001*	>0,001*	>0,001*	>0,001*	>0,001*	

Relação espécie x ambiente- PCA e Cluster

Utilizando a PCA, os grupos foram delimitados separando as espécies em grupos de Cerrado (vermelho), Amazônia (verde) e Mata Atlântica (azul) baseados nas variáveis cabeça, olho, ocelo direito, ocelo médio e ocelo esquerdo, incluindo espécies noturnas (figura 16) (tabela 12).

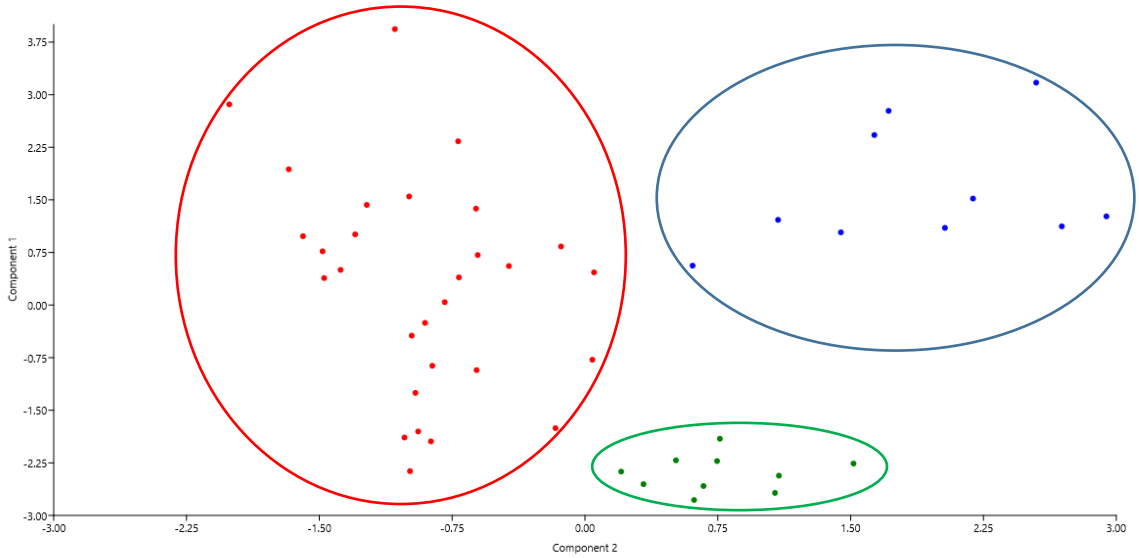


Figura 16. Gráfico de dispersão de uma PCA relacionando a variável "ambiente" com todas as variáveis de morfometria clássica (cabeça, olho composto, ocelo direito, ocelo médio, ocelo esquerdo) das espécies noturnas. Cerrado = vermelho, Mata Atlântica =azul e Amazônia= verde.

Tabela 12. Autovalores e porcentagem de variação de cada componente principal.

PC	Eigenvalue	% variação
1	3.30229	55.038
2	1.6395	27.325
3	0.404016	6.7336
4	0.349248	5.8208
5	0.186442	3.1074
6	0.118499	1.975

Quando se comparou a variável “hábito” com “cabeça, olho, ocelo direito, ocelo médio e ocelo esquerdo”, ocorreu a formação do grupo das espécies diurnas e das espécies noturnas (figura 17), indicando um agrupamento natural das espécies diurnas (tabela 13).

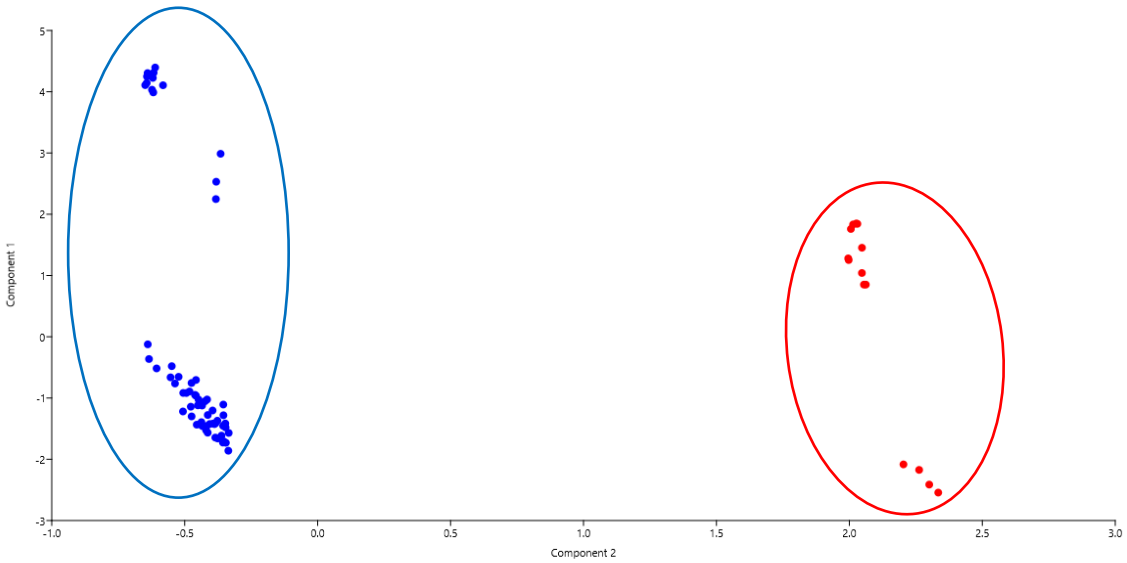


Figura 17. Gráfico de dispersão de uma PCA relacionando a variável “hábito” com todas as variáveis de morfometria tradicional (cabeça, olho composto, ocelo direito, ocelo médio, ocelo esquerdo), cor azul= hábito noturno, cor vermelha= hábito diurno; inclui espécies noturnas e diurnas.

Tabela 13. Autovalores e porcentagem de variação de cada componente principal.

PC	Autovalor	% variação
1	4.44843	74.141
2	1.04284	17.381
3	0.444242	7.404
4	0.0562997	0.93833
5	0.00596843	0.099474
6	0.00222258	0.037043

Com o objetivo de relacionar “ambiente” com “número de omatídeos” e “tamanho dos omatídeos”, a PCA conseguiu formar claramente apenas o grupo da Mata Atlântica (em azul), os grupos de Amazônia (verde) e Cerrado (vermelho) ficaram mais próximos (figura 18) (tabela 14).

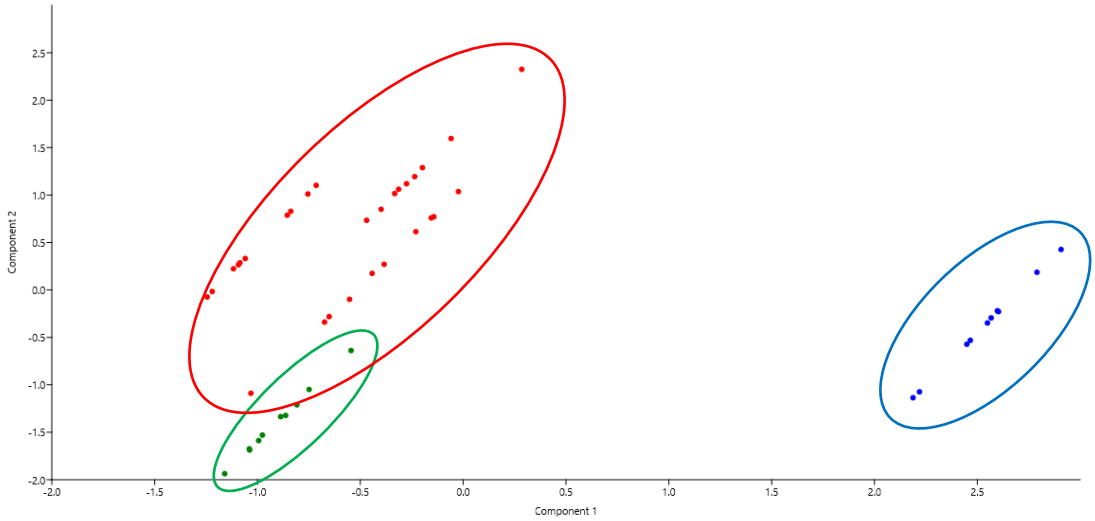


Figura 18. Gráfico de uma PCA relacionando a variável “ambiente” com “número de omatídeos e tamanho de omatídeos”, cor vermelha= Cerrado; cor azul= Mata Atlântica e cor verde= Amazônia; inclui apenas espécies noturnas.

Tabela 14. Autovalores e porcentagem de variação de cada componente principal.

PC	Eigenvalue	% variação
1	1.8114	60.38
2	1.00092	33.364
3	0.187688	6.2563

Quando o “hábito” foi comparado com o “número” e “tamanho dos omatídeos” houve clara separação, espécies noturnas (azul) e diurnas (vermelho) (figura 19), (tabela 15).

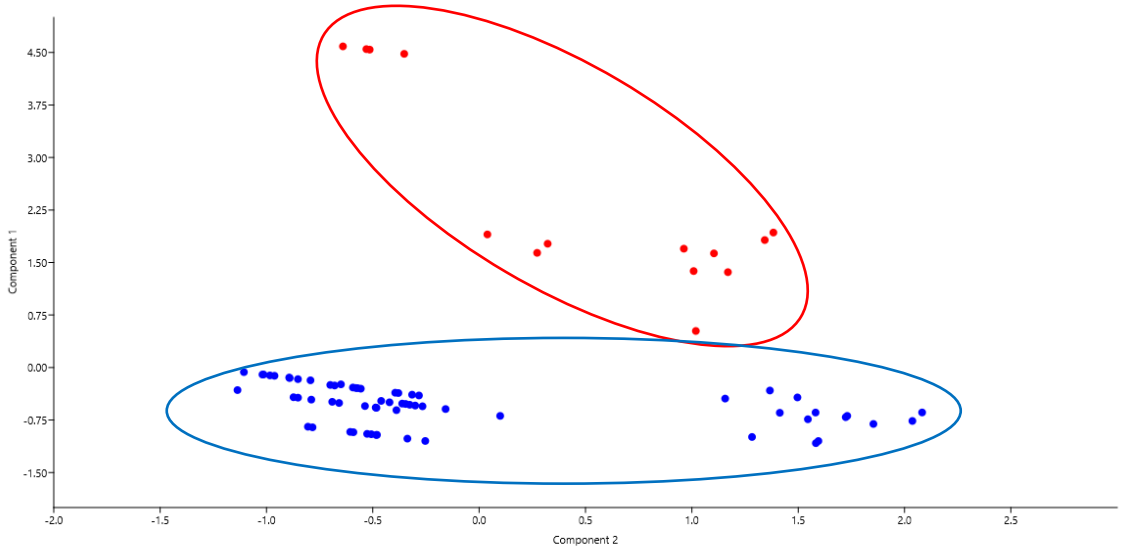


Figura 19. Gráfico de dispersão de uma PCA relacionando a variável “hábito” com “número de omatídeos e tamanho de omatídeos”, cor vermelha= Cerrado; cor azul= Mata Atlântica e cor verde= Amazônia; inclui espécies noturnas e diurnas.

Tabela 15. Autovalores e porcentagem de variação de cada componente principal.

PC	Autovalor	% variação
1	1.83129	61.043
2	0.778052	25.935
3	0.390656	13.022

Levando em consideração todas as variáveis mensuradas, a análise de Cluster (método UPGMA distância de Bray-Curtis, ccf=0.9609) evidencia *M. sodalis* e a coloca como a espécie mais diferente de todas, formando um grupo separado das outras espécies. As espécies *M. aegis* e *M. amoena* também aparecem como um grupo mais distante, enquanto que *M. aeneicollis* e *M. guimaraesi* representam grupos diferentes, porém, semelhantes (figura 20).

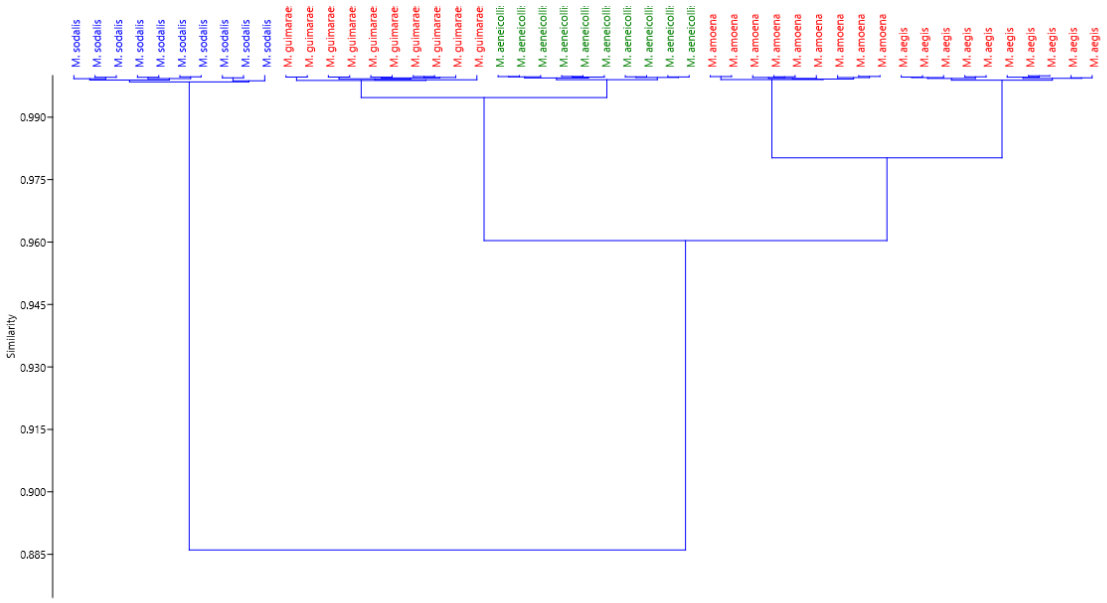


Figura 20. Cluster hierárquico com método UPGMA e distância de Bray-Curtis (coeficiente cofenético de 0,9609) feito a partir da variável “ambiente” com todas as variáveis de morfometria tradicional (cabeça, olho composto, ocelo direito, ocelo médio, ocelo esquerdo, número de omatídeos e tamanho de omatídeos), cor vermelha= Cerrado; cor azul= Mata Atlântica e cor verde= Amazônia; inclui apenas espécies noturnas.

Morfometria geométrica

Com os 25 marcos anatômicos assinalados na cabeça das abelhas, onde incluiu-se os ocelos e olhos, pode-se ver que a forma da cabeça tem alteração conforme o ambiente e o hábito das espécies.

Foi gerado um diagrama com as coordenadas de Procrustes (figura 21), onde pode-se perceber que a variação da média em torno dos marcos anatômicos se deu de forma circular (isotrópica) próximo ao olho, isso indica que há variação casual da marcação dos marcos anatômicos ou dos próprios marcos anatômicos.

Alguns pontos mostraram variação diferenciada, alotrópica, em torno da média (pontos 6, 4, 15, 18 e 21). Isso pode ser um indicativo de seleção de alguma característica de características associadas. Os marcos anatômicos que delimitam o olho (9, 10, ... 17) demonstraram maior variação.

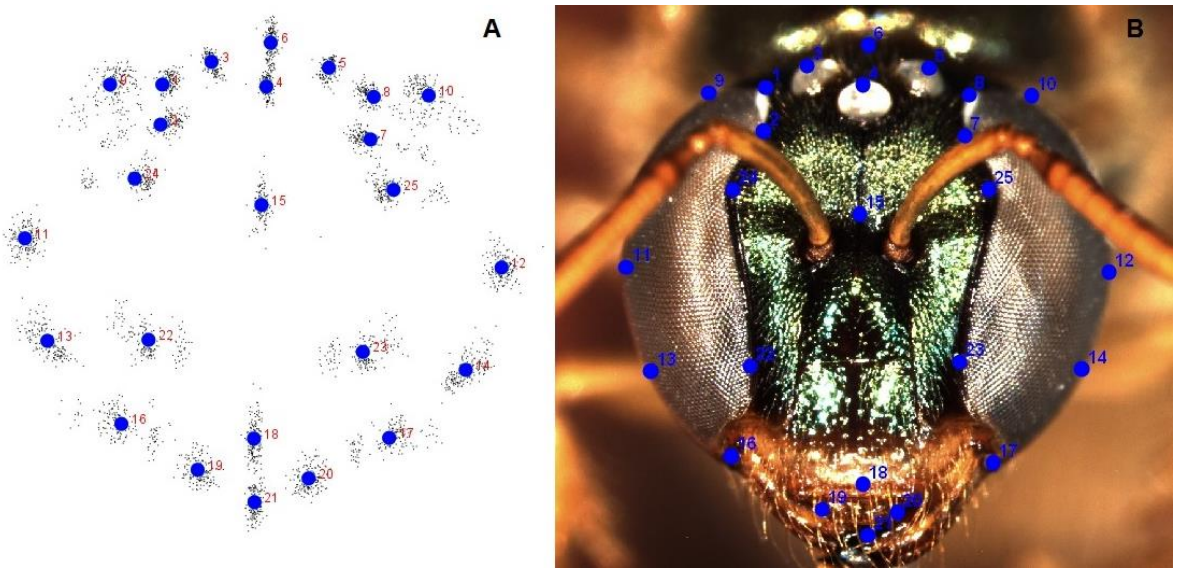


Figura 21. A- Diagrama com as coordenadas de Procrustes gerado pela marcação de 25 marcos anatômicos; B- Cabeça de *Megalopta* sp. com marcos anatômicos marcados.

Análise de componentes principais (PCA)

Com os resíduos de Procrustes foram geradas 45 medidas de deformações relativas, dentre as quais 15 explicam 90% da variabilidade de todo o conjunto de dados, sendo que PC1 (40%) e o PC2 (23%) os principais eixos explicativos da amostra (figura 22).

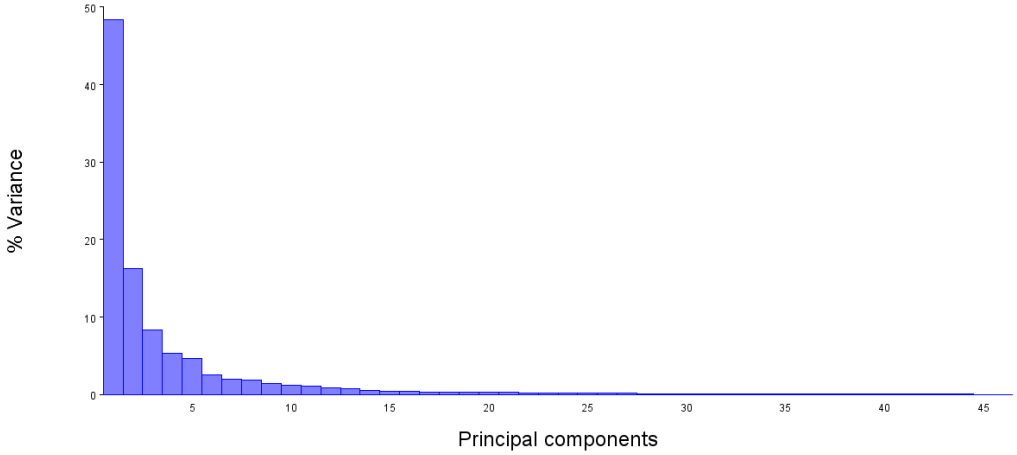


Figura 22. Gráfico de barras da PCA feita com os resíduos de Procrustes.

O gráfico de dispersão da PCA de cabeça em função de ambiente não mostra claramente uma separação entre os ambientes, no entanto, o Cerrado apresentou formação de um grupo com alguns pontos bem distantes dos outros ambientes (figura 23). Pode-se ver que os marcos anatômicos com maior deformação são: no PC1, 1, 2, 9, 22 e 24, enquanto que no PC2 os marcos que mais contribuíram para a variação da forma foram: 8, 7, 10, 25 e 23 (figura 24).

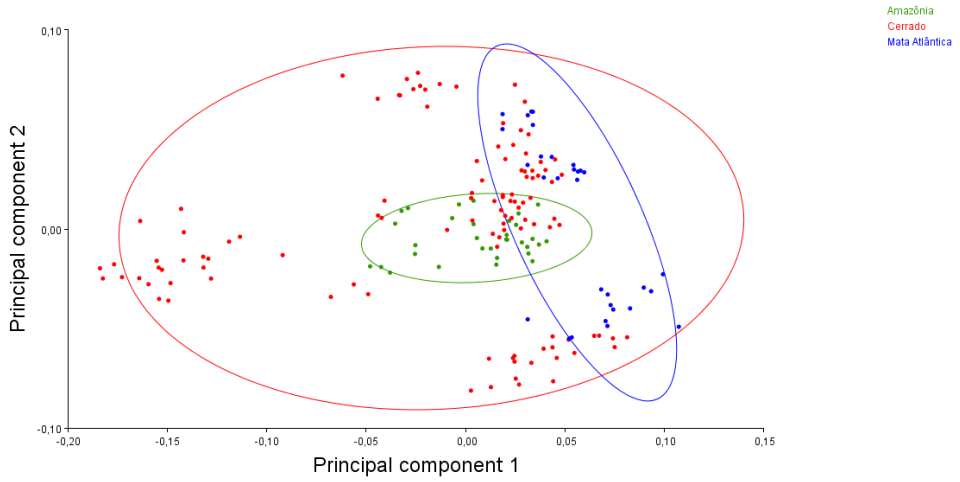


Figura 23. Gráfico de dispersão da PCA feita para cabeça em função de ambientes. Autovalor PC1=48,39%; PC2=64,60%.

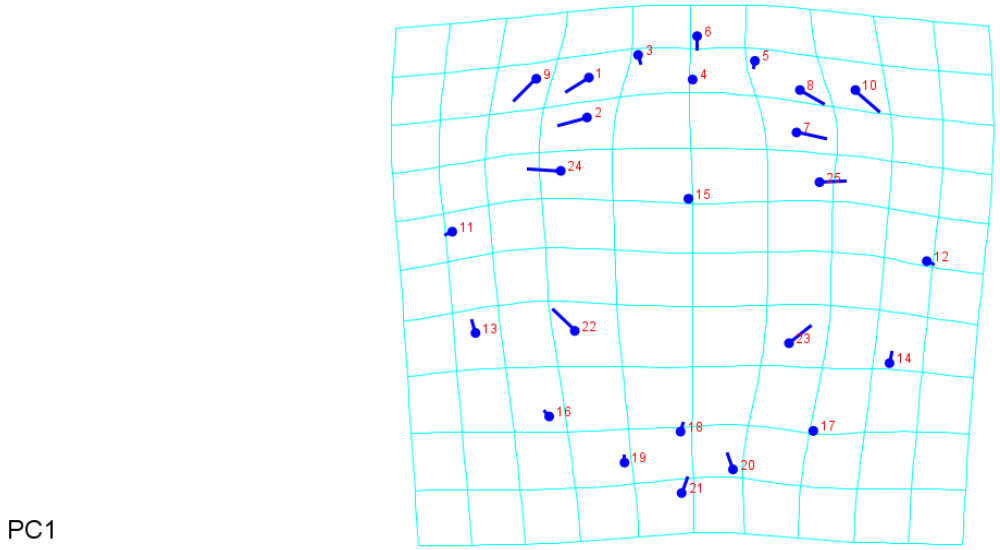


Figura 24. Grade de deformação da PCA de cabeça em função de ambiente.

Já a PCA feita para cabeça em função de hábitos apresentou grande separação entre os hábitos, formando grupos naturais, de abelhas noturnas e abelhas diurnas (figura 25). A grade de deformação de cabeça *x* hábito mostra que os marcos anatômicos 1, 2, 9, 13, 16, 22 e 24 do PC1 apresentaram maior deformação e os do PC2, 7, 8, 10, 14, 17, 23 e 25 também apresentaram grande variabilidade (figura 26).

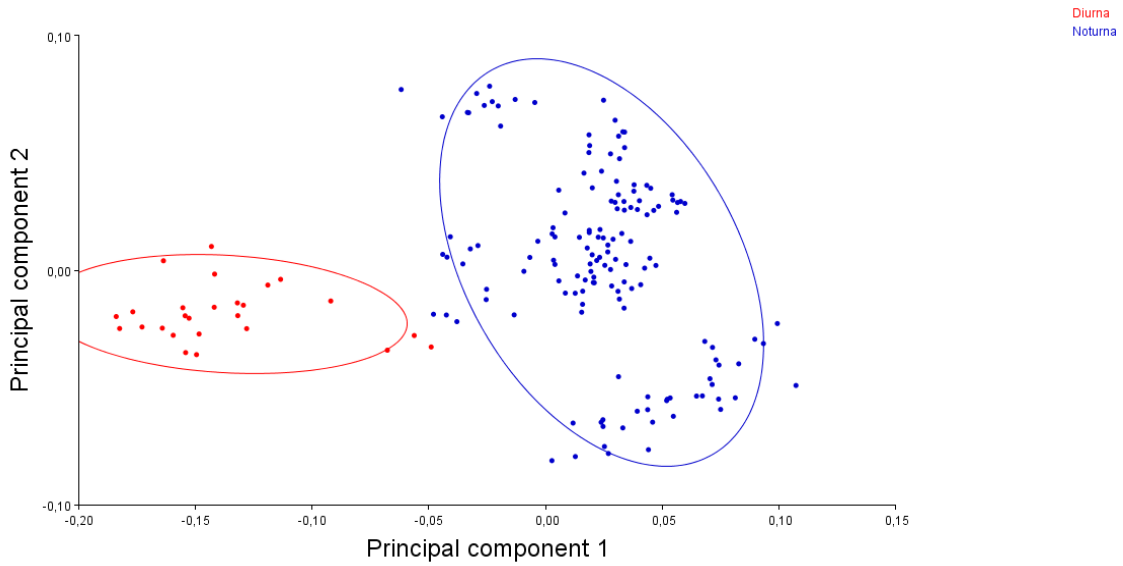


Figura 25. Gráfico de dispersão da PCA feita para cabeça em função de hábitos. Autovalor PC1=39,85%; PC2=62,03%.

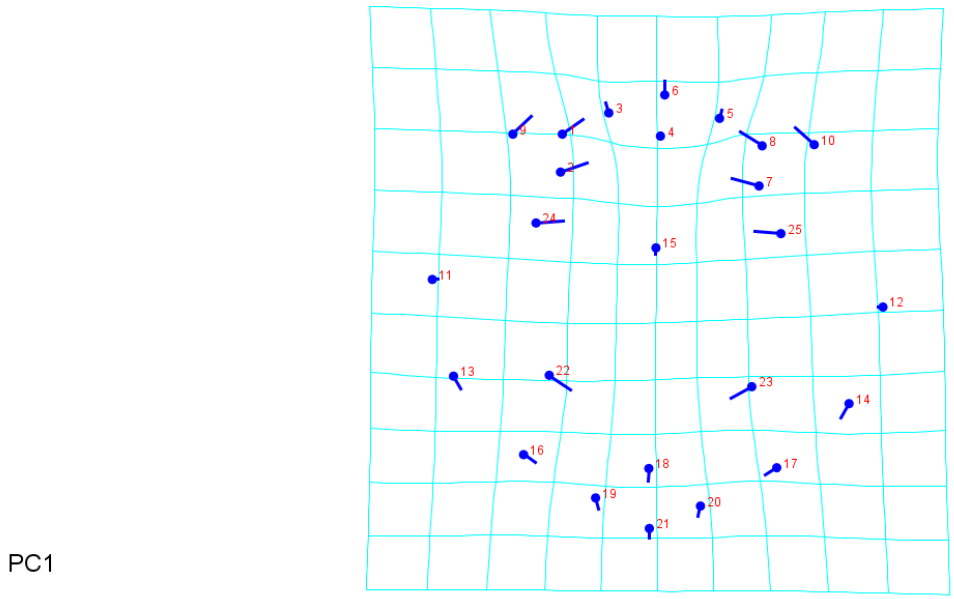


Figura 26. Grade de deformação da PCA de cabeça em função de hábito.

A PCA de cabeça em função de espécies mostrou que há variação na forma da cabeça entre as espécies (figura 27). A grade de deformação gerada mostra como o formato pode variar em relação às espécies (figura 28).

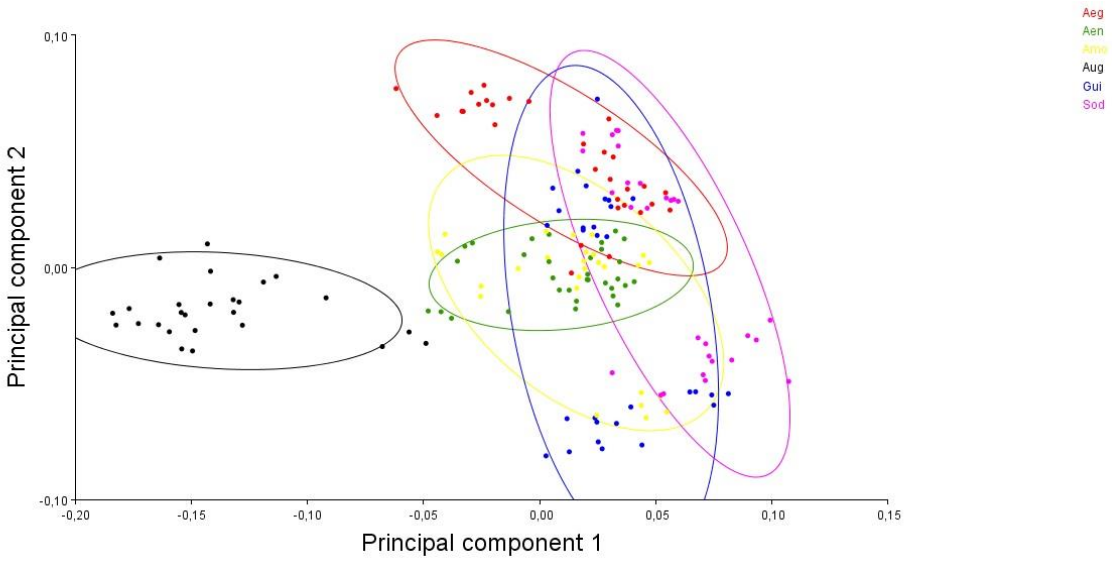


Figura 27. Gráfico de dispersão da PCA feita para cabeça em função de espécies (Aeg- *M. aegis*; Aen- *M. aeneicollis*; Amo- *M. amoena*; Aug- espécies diurnas (*A. aurifluens*, *A. smithiana* e *P. graminea*; Gui- *M. guimaraesi* e Sod- *M. sodalis*).

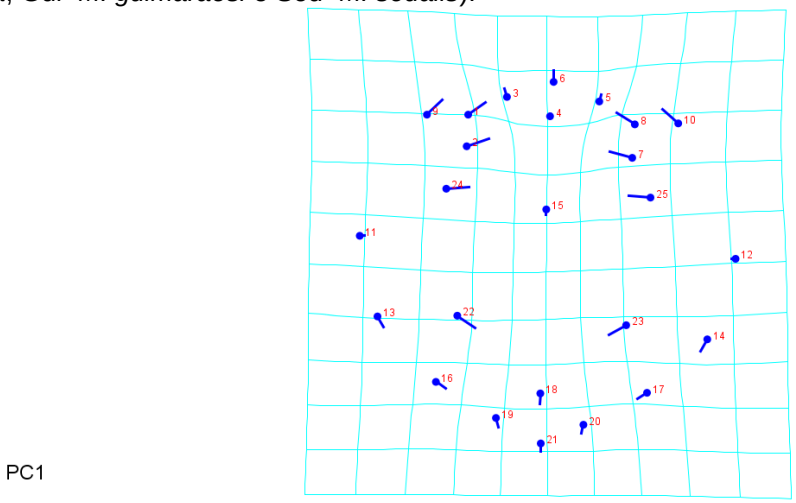


Figura 28. Grade de deformação da PCA de cabeça em função de espécies.

Forma da cabeça de cada espécie

A fim de visualizar como o formato da cabeça variou foram gerados diagramas (ou grades) de deformação para cada espécie de abelha selecionada para este estudo. As grades de deformação mostram a média (ponto azul) e até onde pode haver variação (bastão azul), demonstrando como a cabeça pode sofrer mudança, mais especificamente, como os olhos e ocelos estão posicionados na cabeça e ainda o espaço que os olhos ocupam na cabeça. Foram gerados dois formatos de cabeça

para cada espécie a partir da ligação dos pontos das médias (A) e dos bastões de variação (B).

Na figura 29 não há mudanças relevantes na posição dos marcos anatômicos na cabeça das espécies diurnas. Na figura 30B as cabeças foram desenhadas levando em consideração as três espécies típicas de Cerrado deste estudo. As maiores diferenças estão nos marcos anatômicos no olho, 22 e 23.

Já na figura 31B, referente a *M. aegis, a* mudança observada é devido a variação da posição dos marcos anatômicos 11, 12, 13, 14, 16, 17, 22, 23, 24 e 25. A figura 32B retrata a configuração da cabeça de *M. aeneicollis*. A variação observada é em relação a largura dos olhos, com os marcos anatômicos 13, 14, 16, 17, 22 e 23.

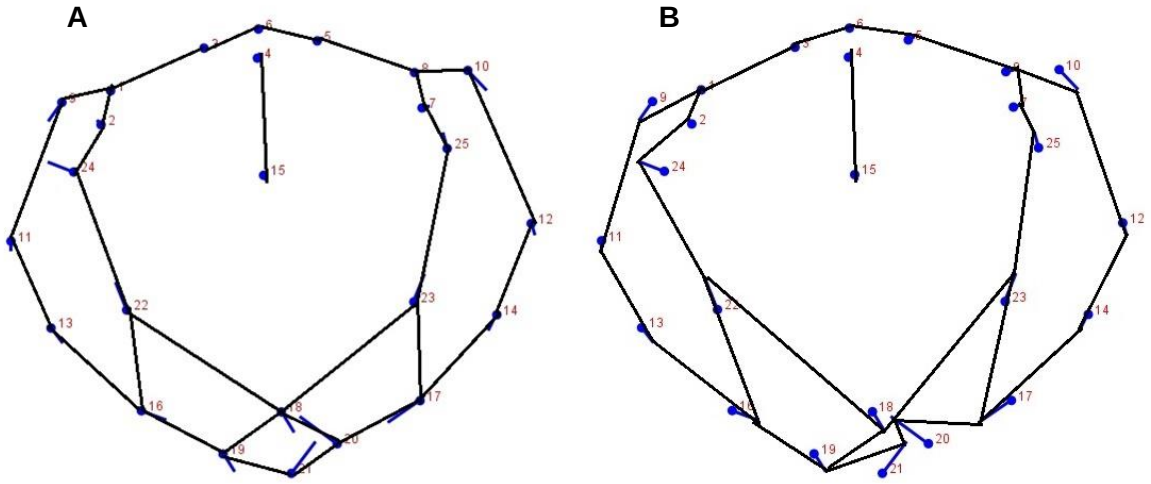


Figura 29. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça das espécies de Augochlorini diurnas (*A. aurifluens, A. smithiana* e *P. graminea*). A- Pontos médios ligados; B- Bastões de variação ligados.

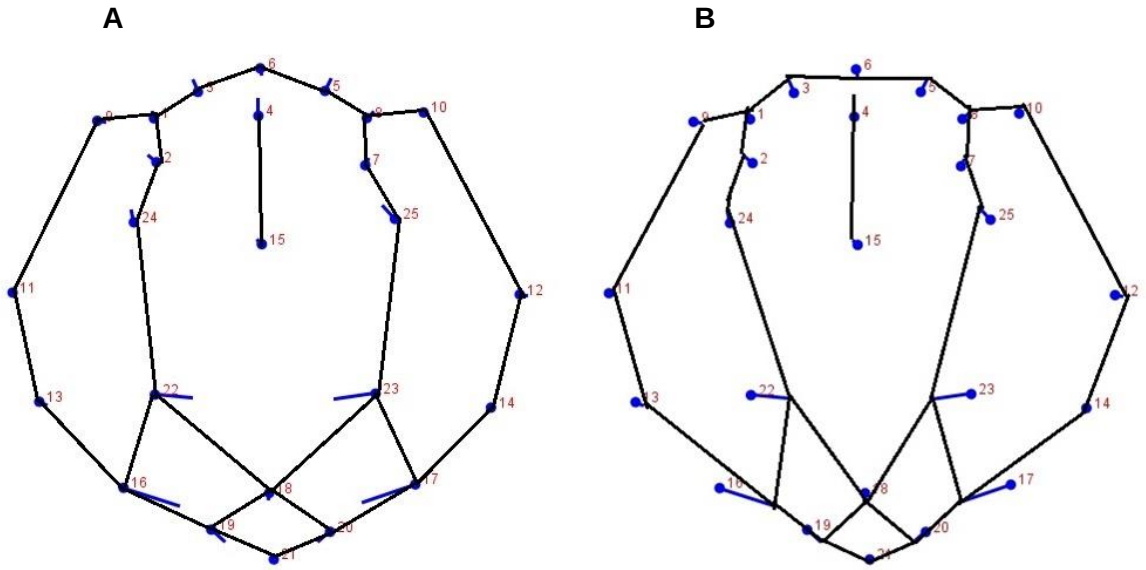


Figura 30. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça das espécies de Cerrado (*M. aegis, M.amoena* e *M. guimaraesi*). A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

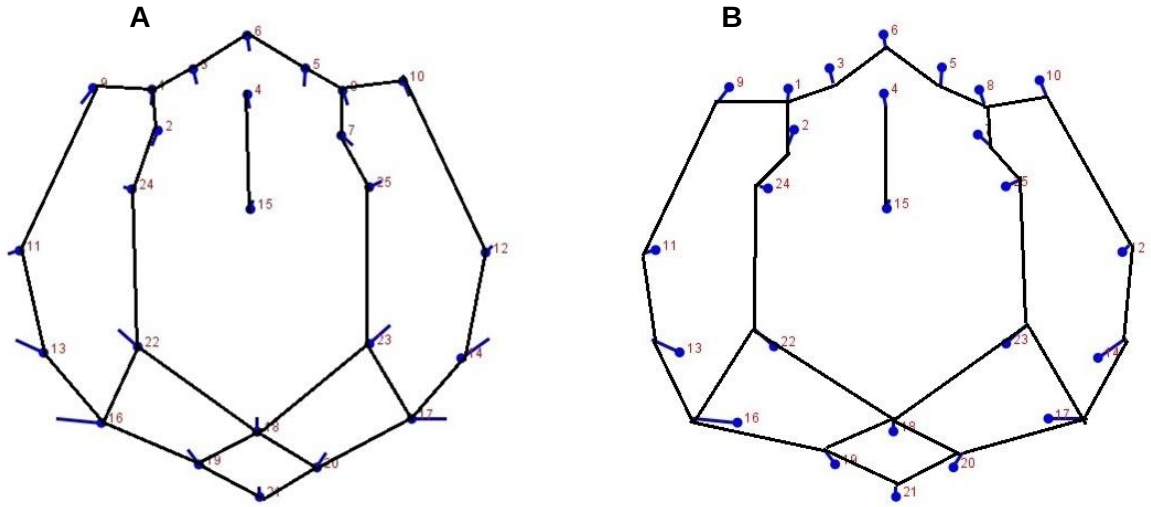


Figura 31. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça de *M. aegis*. A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

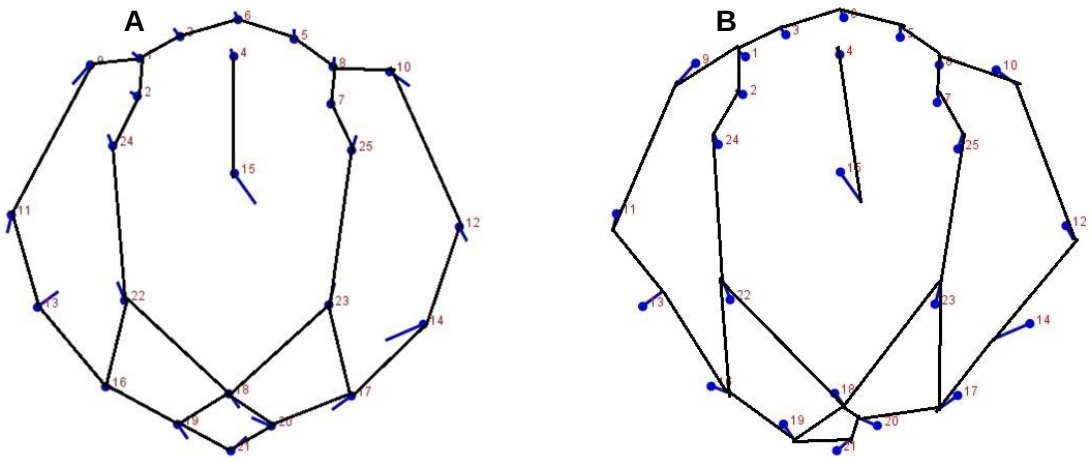


Figura 32. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça de *M. aeneicollis*. A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

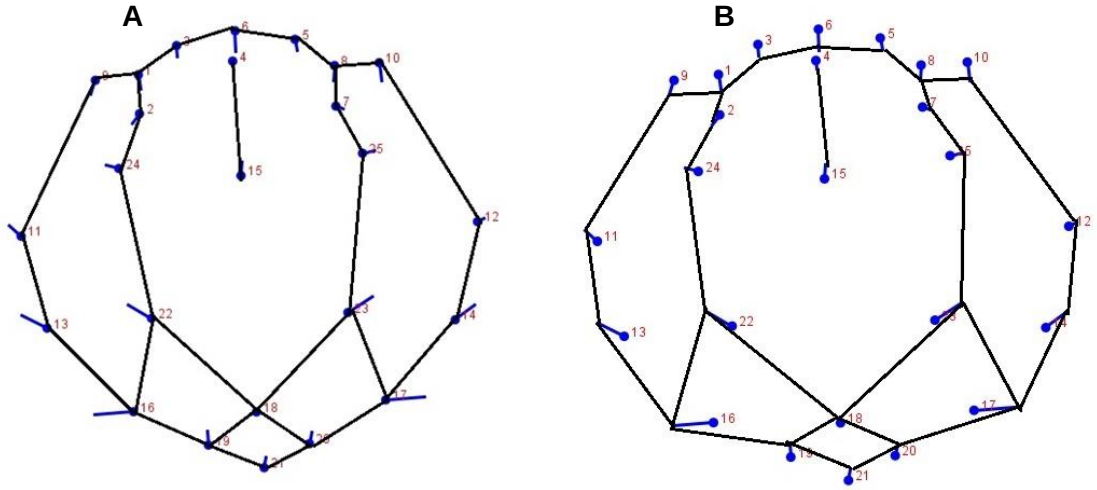


Figura 33. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça de *M. amoena*. A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

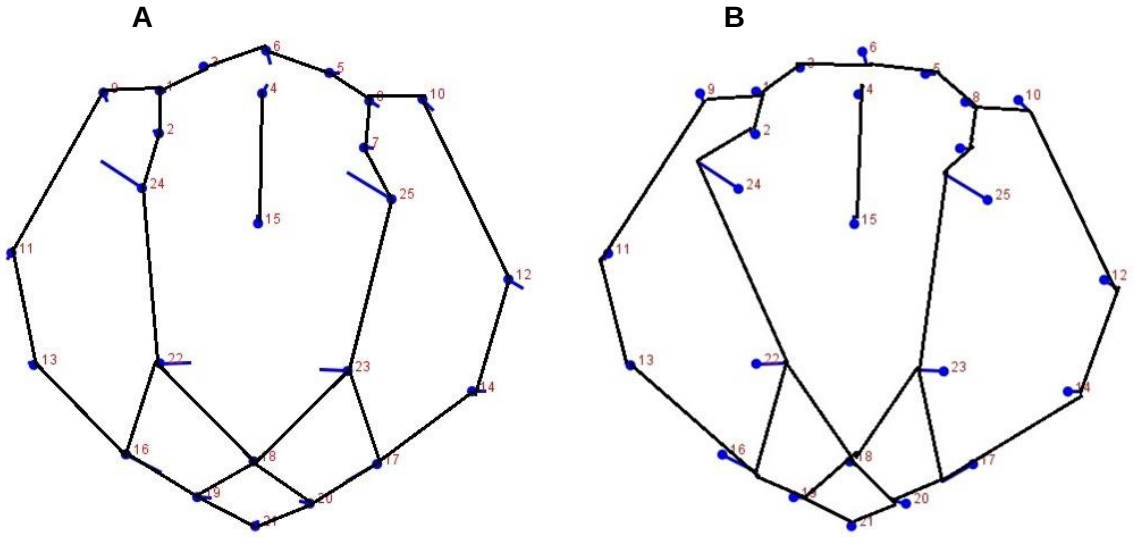


Figura 34. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça de *M. guimaraesi*. A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

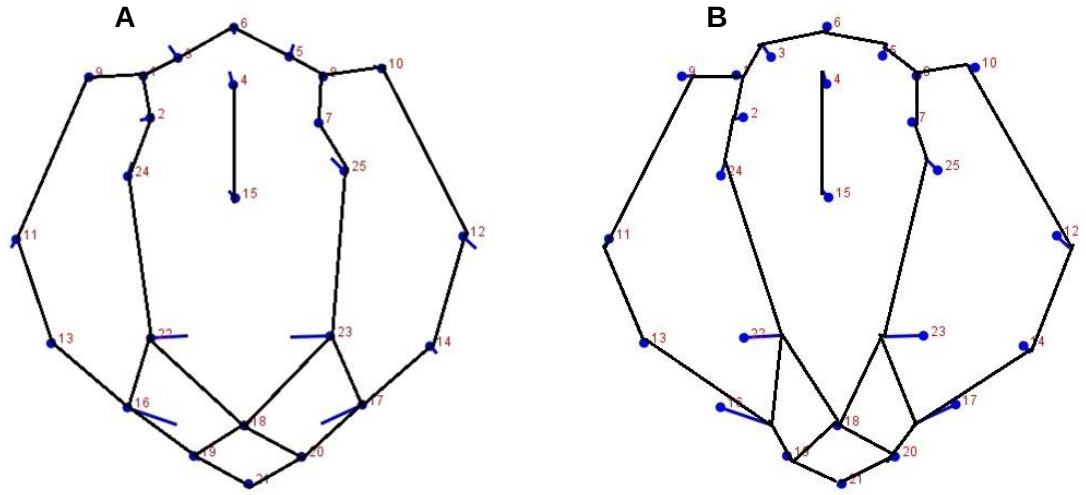


Figura 35. Grades de deformação gerados a partir da marcação de marcos anatômicos na cabeça de *M. sodalis*. A- Pontos médios ligados; B- Pontos de variação ligados.

A espécie *M. amoena* teve mudanças nos marcos anatômicos 11, 12, 13, 14, 22, 23, 24 e 25 (figura 33B). A espécie *M. guimaraesi* teve mudanças quanto a largura dos olhos, os marcos anatômicos responsáveis por isso são 22, 23, 24 e 25 (figura 34B), assim como *M. sodalis*, que também apresentou mudanças mais pronunciadas na posição dos ocelos, nos marcos anatômicos 3, 5 e 6, e dos olhos 11, 12, 13, 14, 22, 23, 24 e 25 (figura 35B).

Análise canônica de variância (CVA)

A análise canônica de variância da cabeça em função do ambiente mostrou uma evidente separação dos ambientes (figura 36).

O gráfico de deformação de cabeça em função de ambiente mostra que praticamente todos os marcos anatômicos do PC1 mostram grande variabilidade, porém os marcos 1, 2, 9, 16 e 24 mostram maior. O mesmo ocorre no PC2, com maior variabilidade nos marcos 7, 8, 10, 17, 23 e 25 (figura 37).

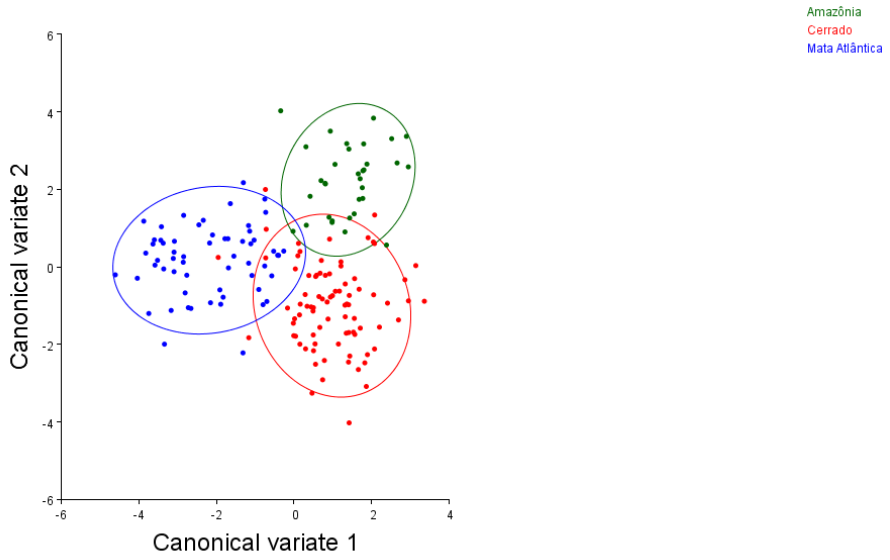


Figura 36. Gráfico de dispersão da CVA feita de ambiente em função do ambiente.

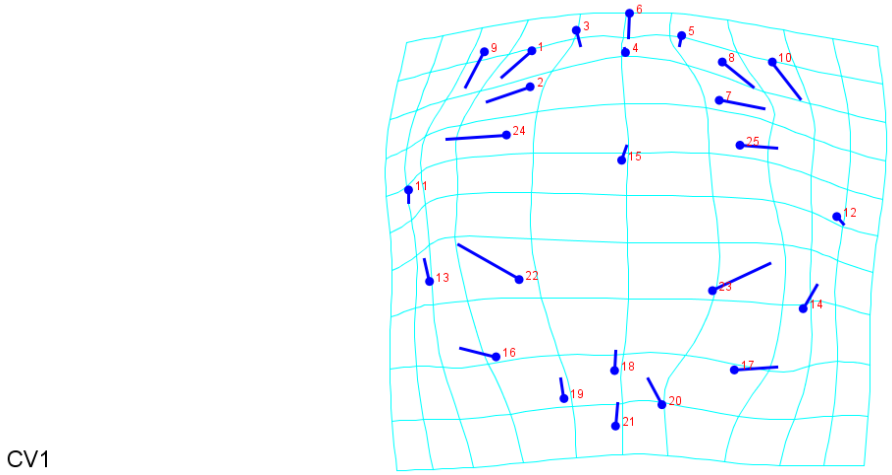


Figura 37. Grade de deformação da CVA de cabeça em função de ambiente.

A CVA de cabeça *x* hábito pode-se observar que há uma grande diferença entre hábito noturno e diurno (figura 38). A grade de deformação identificou maior variabilidade nos marcos do PC1: 1, 2, 9, 22 e 24 e no PC2: 7, 8, 10, 23 e 25 (figura 39).

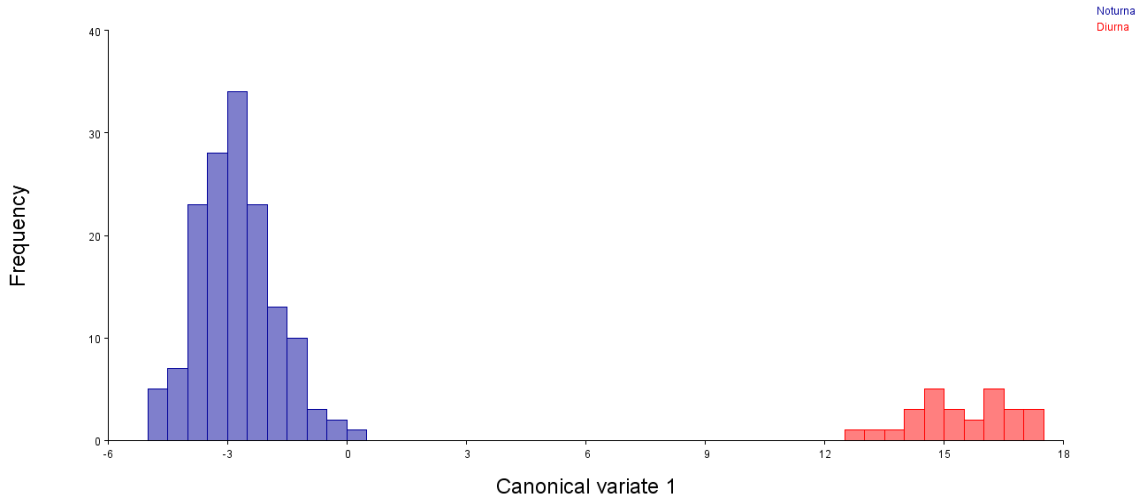


Figura 38. Distribuição da CVA feita para cabeça em função de hábito.

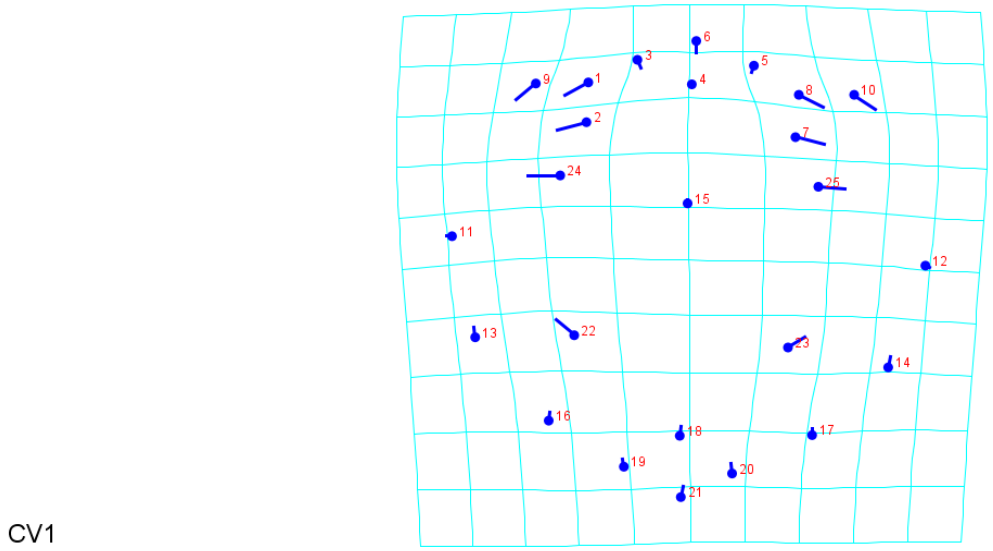


Figura 39. Grade de deformação da CVA de cabeça em função de hábito.

Análise discriminante (DA)

Na comparação Amazônia *x Cerrado* pode-se perceber uma distinção dos ambientes com relação à forma da cabeça das espécies noturnas, porém, com muita sobreposição (figura 40). A variabilidade dos marcos anatômicos nas grades de deformações foi semelhante em todos os pontos (figura 41).

.

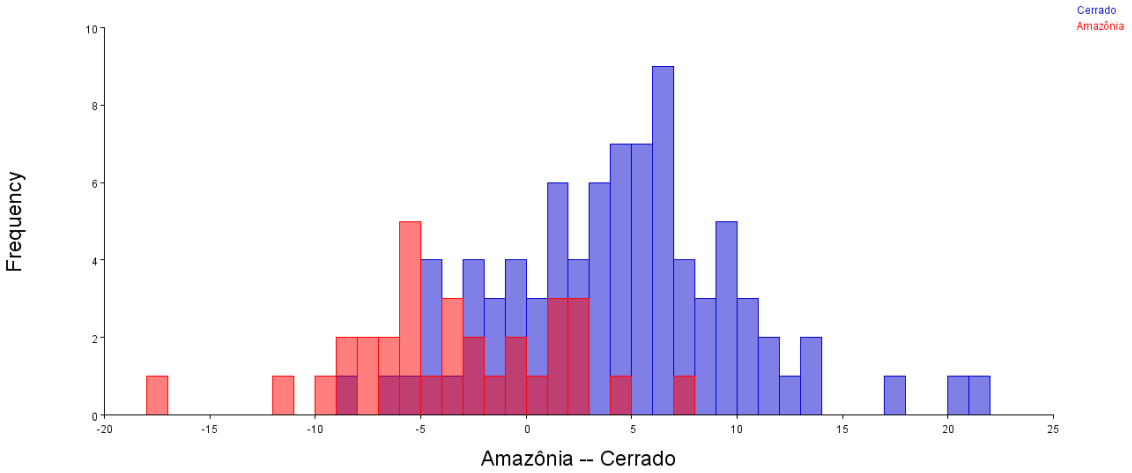
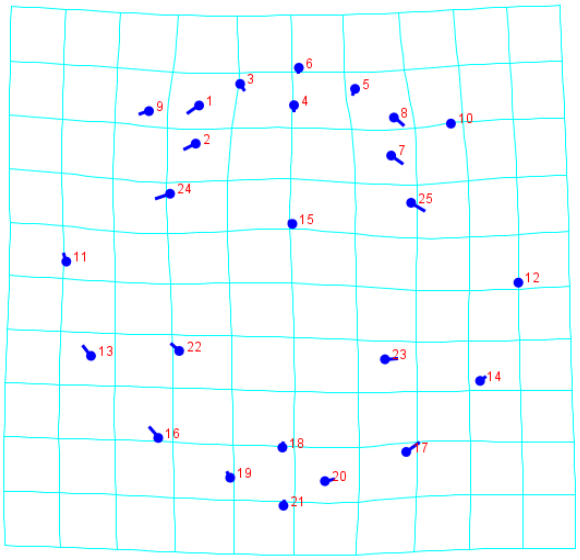


Figura 40. Distribuição da DA para comparação de cabeça entre Amazônia e Cerrado.



Amazônia -- Cerrado

Figura 41. Grade de deformação da cabeça da DA para comparação entre Amazônia e Cerrado.

Na situação Amazônia *x* Mata Atlântica há maior separação dos ambientes com relação à forma da cabeça das espécies de *Megalopta* (figura 42), as grades de deformação demonstram variabilidade destacada nos marcos 22 e 24 do PC1 e 10, 20 e 23 do PC2 (figura 43).

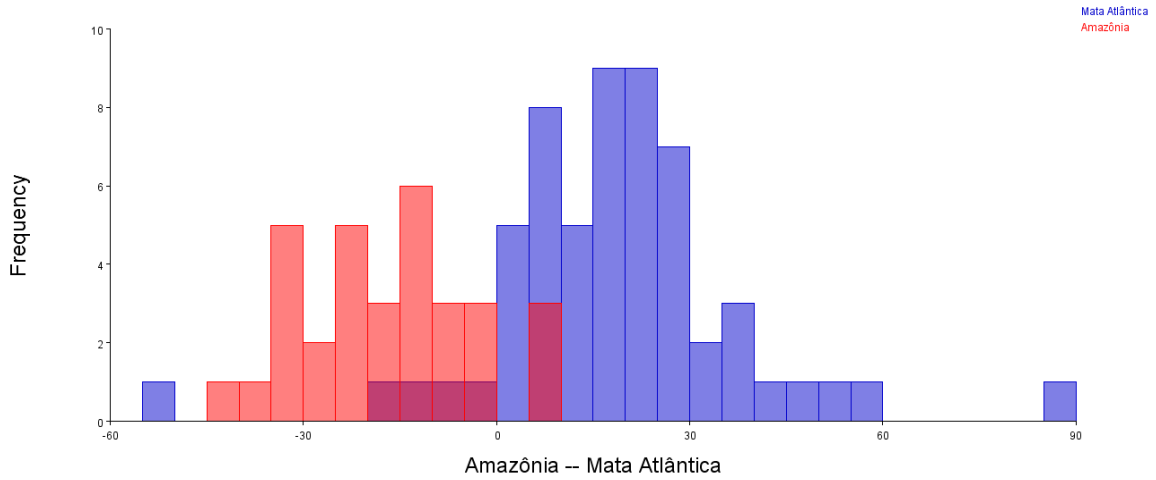


Figura 42. Distrubuição da DA para comparação de cabeça entre Amazônia e Mata Atlântica

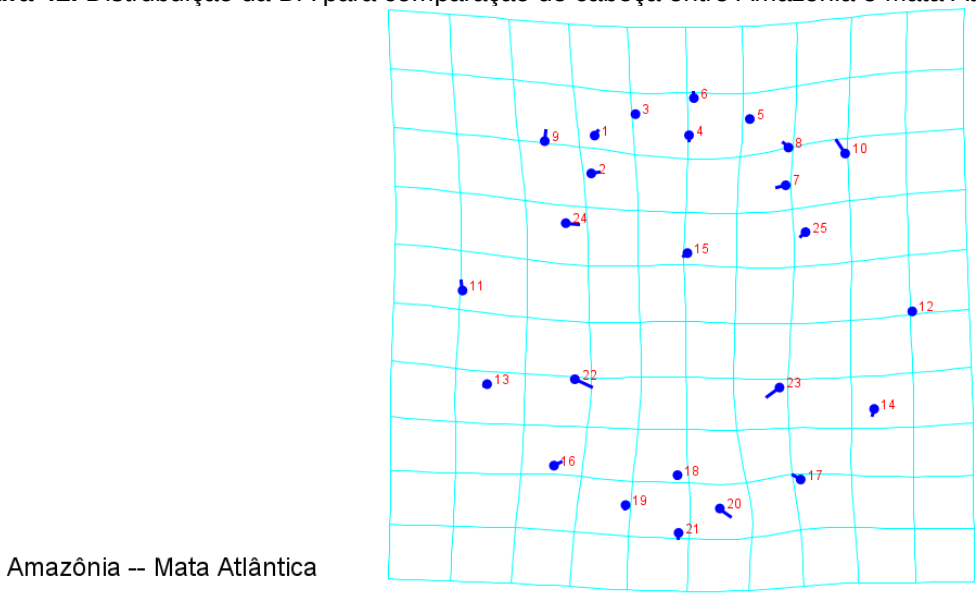


Figura 43. Grade de deformação da cabeça da DA para comparação entre Amazônia e Mata Atlântica.

Em Cerrado *x* Mata Atlântica há uma separação mais clara (figura 44), e as grades de deformação comprovam tal situação, sendo no PC1 a maior variabilidade está nos marcos 1, 2, 9, 13, 16, 22 e 24; e no PC2, 7, 8, 10, 14, 17, 23 e 25 (figura 45).

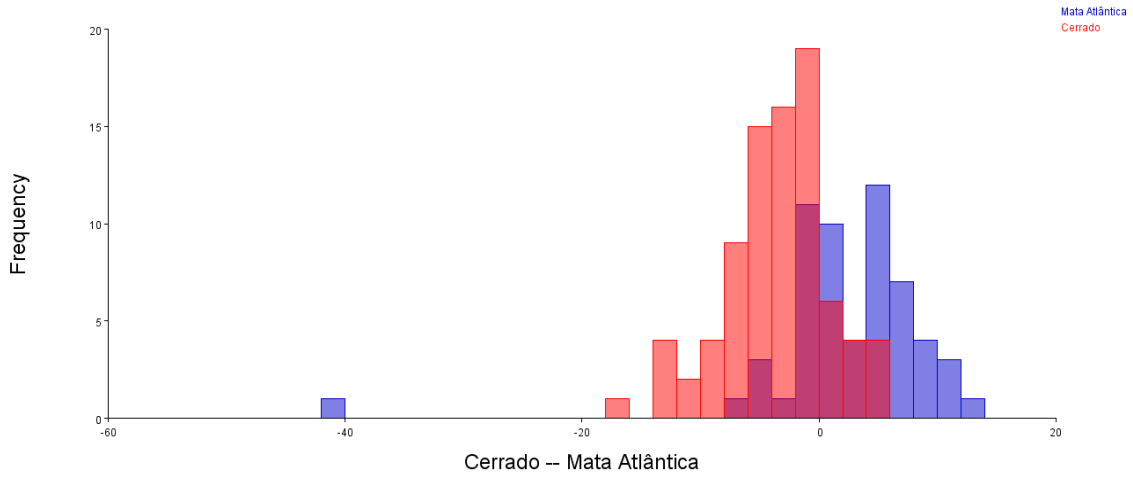


Figura 44. Gráfico de barras de DA para comparação de cabeça entre Cerrado e Mata Atlântica.

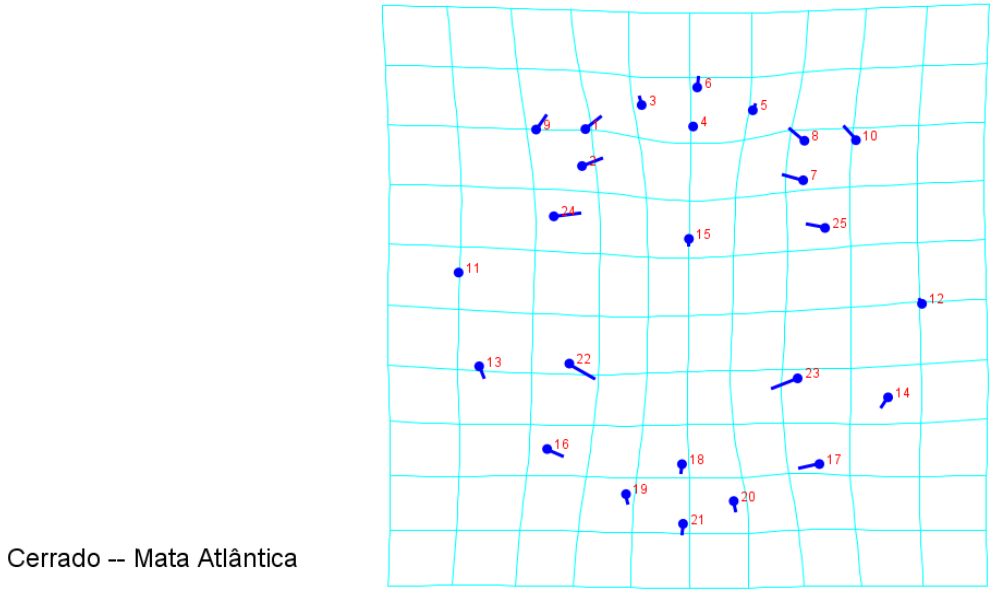


Figura 45. Grade de deformação da cabeça da DA para comparação entre Cerrado e Mata Atlântica.

5. DISCUSSÃO

Diferenças entre abelhas noturnas e diurnas

As abelhas do gênero *Megalopta* incluídas nesta pesquisa, as quais exibem hábito de forrageamento e navegação noturno, apresentam os órgãos da visão (olho e ocelos) maiores do que as três espécies de abelhas diurnas utilizadas na comparação.

Considerando que o tamanho corporal das abelhas noturnas analisadas aqui é maior do que das espécies diurnas por exemplo, de *M. sodalis*, que tem maior cabeça entre as espécies noturnas é 1,91 vezes maior do que a cabeça de *P. graminea*, que tem a menor cabeça das espécies diurnas. Ainda, *M. guimaraesi*, a qual tem menor perímetro de cabeça entre as espécies noturnas, é 1,13 vezes maior do que a cabeça de *A. smithiana*, a qual tem a maior cabeça das espécies diurnas.

O olho composto de *M. sodalis* (maior olho composto noturno) em relação a *A. aurifluens* (menor olho composto diurno), chega a ser 3,68 vezes maior e de *M. aeneicollis* (menor olho composto noturno) em relação a *A. smithiana* (maior olho composto diurno) é 1,8 vezes maior.

O ocelo médio de *M. sodalis* (maior ocelo médio noturno) em relação a *A. aurifluens* (menor ocelo médio diurno) é 5,18 vezes maior e *M. aeneicollis* (menor ocelo médio noturno) em relação a *P. graminea* (maior ocelo médio diurno) é 1,94 vezes maior.

O ocelo esquerdo de *M. guimaraesi* (maior ocelo esquerdo noturno) em relação a *A. aurifluens* (menor ocelo esquerdo diurno) é 7,28 vezes maior e *M. aeneicollis* (menor ocelo esquerdo noturno) em relação a *A. smithiana* (maior ocelo esquerdo diurno) é 2,31 vezes maior.

O ocelo direito de *M. sodalis* (maior ocelo direito noturno) em relação a *A. aurifluens* (menor ocelo direito diurno) é 6,65 vezes maior e *M. aeneicollis* (menor ocelo direito noturno) em relação a *A. smithiana* (maior ocelo direito diurno) é 1,92 vezes maior.

O perímetro das cabeças das espécies noturnas foi maior do que das espécies diurnas entre 1,16 a 1,91 vezes. Já o perímetro do olho composto das espécies

noturnas em relação a espécies diurnas é 1,8 a 3,68 vezes maior. O ocelo médio das espécies noturnas é de 1,94 e 5,18 vezes maior do que o ocelo médio das espécies diurnas. O ocelo esquerdo das espécies noturnas é de 2,31 a 7,28 vezes maior do que o das espécies diurnas. O ocelo direito das espécies noturnas é 1,92 a 6,65 vezes maior do que o das espécies diurnas. Em concordância com Warrant (2008), Kelber et al (2006) e Jander & Jander (2002) isso mostra que o aumento do perímetro dos órgãos visuais em relação a cabeça é desproporcional entre as espécies noturnas e diurnas, já que as espécies noturnas têm cabeças maiores do que as diurnas, porém, o perímetro dos órgãos visuais alcança proporções ainda maiores. Em um estudo sobre alometria dos olhos em relação ao tamanho corporal (comprimento cabeça - tórax) com 15 espécies de abelhas, sendo três delas noturnas, Jander & Jander (2002) verificaram que a superfície dos olhos das três espécies noturnas era 1,8 vezes maior.

Quanto aos omatídeos, a espécie diurna *P. graminea* apresentou quantidade 2 vezes maior do que todas as espécies noturnas, porém o perímetro das facetas nas espécies noturnas é 3 vezes maior. Esta diferença (omatídeos maiores, porém em menor quantidade) sugere uma adaptação para a vida noturna, que se traduzem diretamente em investimento em sensibilidade na visão, pois segundo Warrant (2008) e Kelber et al (2006) olhos de aposição oferecem pouca sensibilidade para vida noturna, comparado a olhos de superposição, mas podem ser melhorados otimizando seu *design*.

Wcislo & Tierney (2009) constataram que o hábito noturno ou crepuscular ocorre somente em abelhas de tamanho corporal médio ou grande, pois abelhas de pequeno porte não comportariam olhos grandes o suficiente para tornar viável as adaptações morfológicas necessárias para a visão noturna. Sugere-se então, que o tamanho do olho composto seja relacionado ao tamanho corporal das abelhas, assim, quanto maior o corpo maior é o olho composto, no entanto, como visto aqui, o perímetro dos órgãos de visão das abelhas noturnas é desproporcionalmente maior em relação a cabeça. Isso quer dizer que estes órgãos ocupam maior perímetro dentro da cabeça comparado às abelhas diurnas deste estudo.

Kelber *et al* (2006) utilizaram 19 espécies de abelhas pertencentes a família Andrenidae e tribos Augochlorini e Halictini (Halictidae) para análise do tamanho dos olhos compostos, dos omatídeos da região ventral, dos ocelos e tamanho do corpo. Entre as abelhas analisadas, 3 eram noturnas e 5 crepusculares. As abelhas noturnas apresentaram os maiores ocelos (duas vezes maiores do que em diurnas), olhos compostos pouco maiores e omatídeos maiores com relação ao tamanho do corpo, sendo que o número de omatídeos nas abelhas noturnas foi maior nas espécies maiores (Kelber *et al.* 2006).

Abelhas noturnas em diferentes ambientes

A principal hipótese desta pesquisa era que abelhas noturnas que vivem em ambientes fechados, como Mata Atlântica e Amazônia, tivessem órgãos de visão maiores comparados a abelhas que vivem em ambientes abertos, como o Cerrado. Sabe- se que a restrição de luz levou à adaptação dos caracteres visuais, como olhos compostos e ocelos maiores, para navegar e forragear com pouca luz (Warrant 2008).

Aqui, as abelhas noturnas apresentaram grande variação nas suas estruturas de visão (tabela 3). Essa variação pode ocorrer naturalmente entre as espécies, mas é sabido que o ambiente também pode gerar pressões para que isso ocorra (Lobo, 2008; Kelber et al 2006).

As duas espécies de ambientes florestais *M. sodalis* e *M. aeneicollis* têm as maiores cabeças. Porém, verificamos que proporcionalmente, utilizando a razão órgão visual/ cabeça, os olhos compostos das duas espécies de abelhas do Cerrado (*M. aegis e M. guimaraesi*) são maiores, assim como o ocelo médio, esquerdo e direito. A espécie com menores razões de olho composto e ocelos é *M. aeneicollis*, espécie endêmica da Amazônia, contrapondo as hipóteses deste trabalho.

Nas espécies noturnas avaliadas neste estudo, não há proporcionalidade no aumento das estruturas conforme esperado. Apesar da cabeça ser maior em espécies de ambientes fechados, o olho composto e os ocelos não aumentam conforme a cabeça aumenta em todos os ambientes.

Essas diferenças entre as espécies também foram constatadas com a morfometria geométrica, a qual estabeleceu um grupo bem delimitado de espécies de ambiente fechado (Amazônia e Mata Atlântica), com características similares. O grupo do Cerrado também foi delimitado, porém, com grande dispersão e afastamento entre seus representantes (*M. aegis, M. amoena e M. guimaraesi*), tanto que o desenho de formato de cabeça (média e variações) (figura 36) apresentou mudança significativa, principalmente nos marcos anatômicos 24 e 25, responsáveis pela reentrância acentuada do olho na área paraocular superior (Silveira et. al. 2012).

Quando se vê o formato da cabeça de *M. aegis* (figura 37) e a variação (figura 37B), percebe-se que a posição e tamanho dos olhos muda, a cabeça é mais larga e achatada lateralmente, proporcionando maior área de visão para a abelha, consequentemente maior absorção de luz. Isso também ocorre para *M. amoena* (figura 39) e para *M. guimaraesi*, no entanto, para a última, há um aumento do olho mais proeminente (figura 40), assim como no perímetro, sendo a espécie com segundo maior olho (3,136 ± 0,597) (tabela 3), entretanto, estatisticamente igual a *M. sodalis* (3,142 ± 0,390), (tabela 3).

A cabeça de *M. aeneicollis* também difere devido à variação intraespecífica (figura 38). A mudança observada refere-se à ao menor tamanho dos olhos, causada pela variação dos marcos anatômicos 13, 14, 22, 23, 24 e 25. Isso também é observado na morfometria clássica, na qual coloca *M. aeneicollis* como a espécie noturna com menor olho composto (2,161± 0,214) (tabela 3). Com campo de visão aumentado, M. *sodalis* é a espécie com maior cabeça e olho composto e, consequentemente, o formato da cabeça é bem diferente, com os olhos ocupando 2/3 da cabeça (tabela 3) (figura 41). Esta espécie é típica de Mata Atlântica, onde a incidência de luz é reduzida, muitas vezes, por folhas de árvores com dossel alto, em média 30m.

A diferença entre os ambientes também foi explicada pela análise discriminante, onde as espécies do Cerrado e Mata Atlântica apresentam maior diferença e grids de formato da cabeça com maior variação. Diferença constatada também ao se comparar a cabeça de *M. aegis* e *M. sodalis*, onde a primeira é mais achatada e olhos mais estreitos e a segunda, com a cabeça maior e menos achatada e olhos mais largos.

Na posição dos ocelos de *M. sodalis*, *M. guimaraesi* e *M. aegis* não houve variação pronunciada, mas quando se compara entre as espécies percebe-se que *M. aegis* têm os ocelos posicionados mais no topo da fronte da cabeça, formando um *V* invertido, enquanto que *M. guimaraesi* os ocelos estão posicionados um pouco abaixo do topo da fronte e não formam um V invertido, os ângulos são mais arredondados, assim como em *M. sodalis*. (figura 35).

A parte anterior do olho composto das abelhas noturnas deste estudo parece possuir mais omatídeos do que outras porções, exceto *M. aeneicollis*, com maior número na parte superior. Warrant et al., 2006 encontraram que a parte dorsal do olho composto de *Megalopta genalis* possui capacidade alta de resolução para identificar padrões de dossel. Isso parece importante quando se trata de espécies que vivem em florestas. Neste estudo, *M. sodalis* e *M. aeneicollis* possuem omatídeos maiores na região superior e média, na região anterior (ou dorsal) os omatídeos são pequenos, porém numerosos.

Omatídeos

Neste estudo, entre as espécies noturnas, *M. aeneicollis* (que ocorre na floresta amazônica) registrou o maior número de omatídeos, seguida de *M. guimaraesi* (Cerrado), *M. amoena* (Cerrado), e depois as duas espécies da Mata Atlântica: *M. aegis* e *M. sodalis*.

Em animais que usam olhos compostos, principalmente abelhas noturnas, que voam com restrição luminosa, quando se trata de resolução (nível de detalhe na imagem) os omatídeos desempenham papel principal. Sabe-se que quando um omatídeo é grande, o ângulo interomatidial aumenta (Land 1992). Uma vez que em olhos grandes este ângulo interomatidial não é tão afetado como em olhos compostos menores (Snyder, 1977; Land 1992), não há tanto prejuízo na resolução (*M. sodalis* deste estudo) ou em sensibilidade, em espécies com omatídeos pequenos (*M. aeneicollis* deste estudo).

A espécie com menor quantidade de omatídeos, *M. sodalis*, demonstrou ter os maiores perímetros (tabela 4), explicando parte das hipóteses deste estudo, pois

com maior superfície, o omatídeo absorve mais luz, importante para forrageamento e navegação em ambiente sem ou com pouca incidência de luz. No entanto, *M. aeneicollis,* espécie de Amazônia, tem a maior quantidade de omatídeos e menor perímetro, sendo aparentemente a espécie que menos investe em sensibilidade e mais investe em acuidade/resolução entre as noturnas.

Acredita-se então, que, *M. sodalis* (Mata Atlântica), espécie com maior olho composto e maiores omatídeos tenha a sensibilidade ocular melhorada em relação a *M. aeneicollis* (Amazônia) *e M. guimaraesi* (Cerrado), que possuem os menores omatídeos. Omatídeos com diâmetros maiores captam mais fótons e tornam os olhos compostos mais sensíveis à luz, porém isso prejudica a acuidade visual, pois aumenta o ângulo interomatidial e torna a visão mais astigmática (Snyder 1977; Land 1997). Assim, existe um *trade-off* entre investimento em acuidade e sensibilidade em olhos compostos (Greiner 2006), porém, o prejuízo na resolução provenientes de omatídeos maiores é diminuído em olhos compostos maiores (Snyder 1977; Land 1997), assim sugerindo que o prejuízo na sensibilidade proveniente de omatídeos menores é também diminuído em olhos compostos maiores. Presume-se então que as duas espécies que vivem em ambientes fechados se especializam em sensibilidade ou acuidade.

Entre as espécies de Cerrado, *M. aegis*, *M. amoena* e *M. guimaraesi* não existe diferença entre os perímetros de omatídeos, portanto, são espécies com características similares quanto à sensibilidade e acuidade visual. Assim, estas espécies têm menos sensibilidade que *M. sodalis* e menos acuidade que *M. aeneicollis*.

As variações observadas nos perímetros de cabeça e órgãos visuais das espécies de *Megalopta* deste estudo são comumente observadas em abelhas noturnas (Kelber et al 2006), pois tais características morfológicas permitiram o hábito noturno. No entanto, é conhecido que o hábito noturno só favoreceu espécies com tamanhos de corpos e órgãos visuais maiores (Warrant 1999), porém, se tratando de pressões seletivas dos ambientes ainda são poucos conhecidos os efeitos que estes causam na morfologia destas espécies com hábito de vida crepuscular ou noturno.

Este estudo buscou conhecer como os diferentes ambientes influenciam a morfologia da visão de espécies de abelhas noturnas, mas ainda são necessários que novos estudos sejam feitos para conhecer mais a fundo o funcionamento da visão destas espécies que estão ativas com nenhuma ou baixa intensidade luminosa e como o ambiente molda suas características.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Berry, R.P.; Wcislo, W.T.; Warrant, E.J. 2011. Ocellar adaptations for dim light vision in a nocturnal bee. The Journal of Experimental Biology 214, 1283-1293.

Burgett, D. M., and P. Sukumalanand. 2000. Flight activity of *Xylocopa (Nyctomelitta) tranquebarica:* a night flying carpenter bee (Hymenoptera: Apidae). Journal of Apicultural Research 39:75–83.

Cordeiro, G. D., M. Pinheiro, M., Dotterl, S & Alves-dos-Santos, I. 2016. Pollination of *Campomanesia phaea* (Myrtaceae) by night-activebees: a new nocturnal pollination system mediated by floral scent. Plant Biology, German Botanical Society and The Royal Botanical Society of the Netherlands.

Gonçalves, R. B. 2010. Phylogeny and revision of the Neotropical bee genus *Rhectomia* s. l. Moure (Hymenoptera, Apidae, Augochlorini). Systematic Entomology 35: 90-177.

Gonçalves, R. B. 2016. A molecular and morphological phylogeny of the extant Augochlorini (Hymenoptera, Apoidea) with comments on implications for biogeography. The Royal Entomological Society, Systematic Entomology, 41, 430–440

Gonçalves, R. B., Melo, G. A. R. 2005. A comunidade de abelhas (Hymenoptera, Apidae s. l) em uma área restrita de campo natural no Parque Estadual de Vila Velha, Paraná: diversidade, fenologia e fontes florais de alimento. Revista Brasileira de Entomologia 49: 557-571.

Greiner, B. (2006). Adaptations for nocturnal vision in insect apposition eyes. International review of cytology, 250, 1-46.

Greiner, B.; Ribi, W.A.; Warrant, E.J. 2004. Retinal and optical adaptations for nocturnal vision in the halictid bee *Megalopta genalis*. Cell Tissue Research 316: 377-390.

Jander, U.; Jander, R. 2002. Allometry and resolution of bee eyes (Apoidea). Arthropod Structure & Development 30: 179–193.

Kerfoot, W. B. 1967. The lunar periodicity of Sphecodogastra texana, a nocturnal bee (Hymenoptera: Halictidae). Animal behabiour, 15(4), 479-486.

Kelber, A., E. J. Warrant, M. Pfaff, R. Wallén, J. C. Theobald, W. T. Wcislo, and R. A. Raguso. 2006. Light intensity limits foraging activity in nocturnal and crepuscular bees. Behavioral Ecology 17:63–72.

Kronfeld-Schor, N. and Dayan, T. 2003. Partitioning of time as an ecological resource. Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 34: 153-181.

Krug, C., Garcia, M. V. B., & Gomes, F. B. 2015. A scientific note on new insights in the pollination of guarana (*Paullinia cupana* var. sorbilis). Apidologie 46(2), 164-166.

Land, M. F. (1997). Visual acuity in insects. Annual review of entomology, 42(1), 147-177.

Lobo, I. (2008) Environmental influences on gene expression. Nature Education 1(1):39

Mateus, S. 1997. Análise dos comportamentos envolvidos na organozação social e no processo de enxameio de *Parachartegus fraternus* (Hymenoptera, Polistinae, Epiponini). Tese de doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto (USP). Ribeirão Preto, 1997.

Melo, G. A. R. & Gonçalves, R. B. 2005. Higher-level bee classifications (Hymenoptera, Apoidea, Apidae sensu lato). Revista Brasileira de Zoologia 22: 53-159.

Michener, C. D. 2007. The Bees of the World. Second Ed. The Johns Hopkins University Press, Baltimore.

Moure, J. S. 2007. Augochlorini In: Moure, J. S., Urban, D., Melo, G. A. R (orgs). Catalogue of Bees (Hymenoptera, Apoidea) in the Neotropical Region. Curitiba, Sociedade Brasileira de Entomologia, p. 62-82.

Santos, L. M., and G. a. R. Melo. 2015. Updating the taxonomy of the bee genus *Megalopta* (Hymenoptera: Apidae, Augochlorini) including revision of the Brazilian species. Journal of Natural History 49:575–674.

Snyder, A. W. (1977). Acuity of compound eyes: physical limitations and design. Journal of comparative Physiology, 116(2), 161-182.

Tierney SM, Sanjur O, Grajales GG, Santos LM, Bermingham E, Wcislo WT. 2012. Photic niche invasions: phylogenetic history of the dim-light foraging augochlorine bees (Halictidae). Proc R Soc Lond B Biol Sci. 279:794–803.

Warrant, E. J., Kelber, A., Wallén, R., & Wcislo, W. T. (2006). Ocellar optics in nocturnal and diurnal bees and wasps. Arthropod structure & development, 35(4), 293-305.

Warrant, E. J. 2007. Nocturnal bees. Current Biology 17, R991-R992.

Warrant, E., and M. Dacke. 2011. Vision and visual navigation in nocturnal insects. Annual review of entomology 56:239–254.

Warrant, E.J.; Kelber, A.; Gisle'N, A.; Greiner, B.; Ribi, W. & Wcislo, W.T. 2004. Nocturnal vision and landmark orientation in a tropical halictid bee. Current Biology 14: 1309-1318.

Wcislo, W. T., Wille, A. & Orozco, E. 1993 Nesting biology of tropical solitary and social sweat bees, *Lasioglossum (Dialictus) figueresi* Wcislo and *Lasioglossum (D.) aeneiventre* (Friese). Insect. Soc. 40, 21–40.

Wcislo, W.T. & Tierney, S.M. 2009 Behavioural environments and niche construction: the evolution of dim-light foraging in bees. Biological Reviews 84: 19-37.

APÊNDICE A- Cabeças das espécies de abelhas noturnas e diurnas deste estudo.

Figura S 1. Prancha com imagens das cabeças de cada espécie considerada neste estudo. Noturnas: A- *M. aegis*; B- *M. aeneicollis*; C- *M. amoena*; D- *M. guimaraesi* e E- *M. sodalis*. Diurnas: F- *A. aurifluens*; G- *A. smithiana* e H- *P. graminea*.

APÊNDICE B- Formato das cabeças das espécies de abelhas noturnas deste estudo.

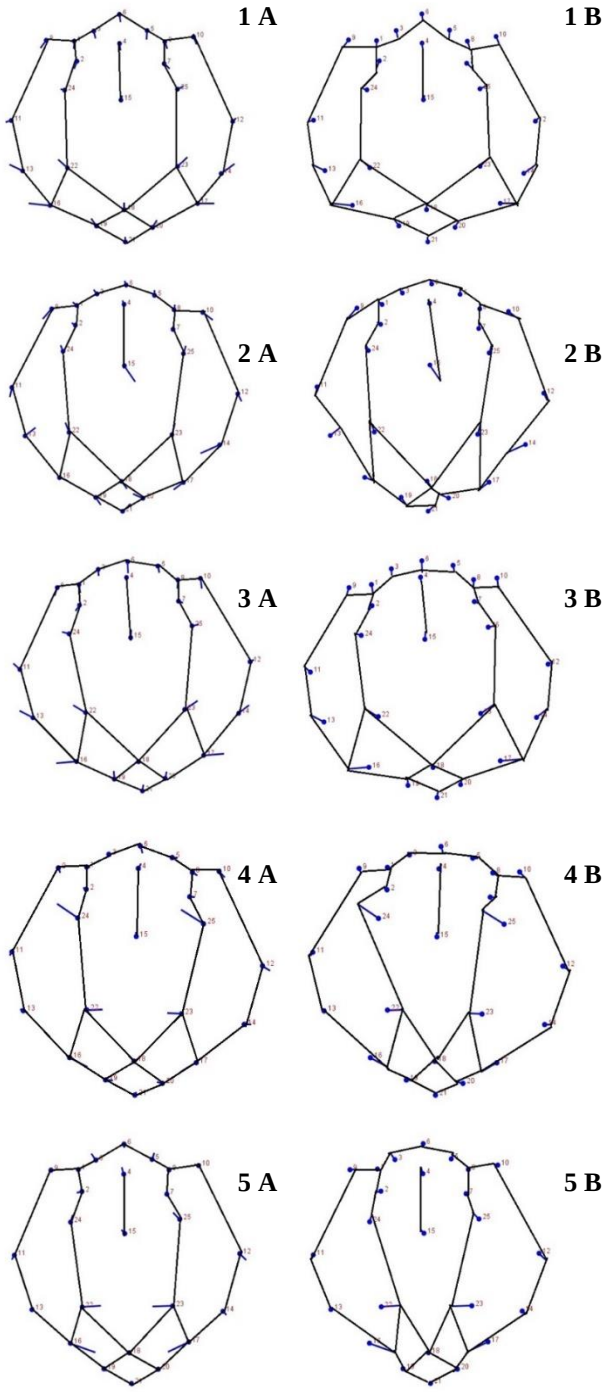


Figura S 2. Traços ligados a partir da marcação de marcos anatômicos nas cabeças de espécies noturnas. A- Pontos médios ligados; B- bastões de variação ligados. 1- *M. aegis*; 2- *M. aeneicollis*; 3- *M. amoena*; 4- *M. guimaraesi* e *5- M. sodalis.*

APÊNDICE C- Dados de todos os indivíduos considerados para estudo.

Tabela S 1. Dados das espécies e indivíduos considerados para este estudo, medidas das estruturas em mm; NA= sem dados, C=Cerrado, MA=Mata Atlântica; AM=Amazônia, N=Noturno e D=Diurno.

Espécie	Bioma	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	N de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. aegis	C	N	28/11/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,555	2,349	0,115	0,131	0,137	3153	0,194
M. aegis	C	N	28/11/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,419	3,667	0,192	0,216	0,18	3154	0,173
M. aegis	C	N	28/11/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,345	2,947	0,124	0,172	0,173	3155	0,201
M. aegis	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,397	2,298	0,144	0,135	0,152	3156	0,182
M. aegis	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,54	2,478	0,14	0,158	0,15	3156	0,194
M. aegis	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,333	2,744	0,091	0,112	0,122	3158	0,167
M. aegis	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,29	3,626	0,115	0,126	0,139	3159	0,190
M. aegis	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,144	2,776	0,122	0,119	0,107	3160	0,169
M. aegis	C	N	26/06/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,703	3,187	0,13	0,172	0,142	3161	0,149

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. aegis	C	N	02/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,612	3,821	0,146	0,164	0,166	3162	0,18
M. aegis	C	N	30/01/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	11,82	6,87	1,07	1,21	1,34	4029	0,33
M. aegis	C	N	30/01/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	10,94	6,32	1,18	1,35	1,32	3908	0,32
M. aegis	C	N	26/05/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	11,58	6,72	1,26	1,31	1,27	4275	0,31
M. aegis	C	N	26/05/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	12,10	6,18	1,29	1,14	1,21	3961	0,31
M. aegis	C	N	26/09/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	11,42	6,73	1,10	1,37	1,32	4094	0,29
M. aegis	C	N	30/01/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	12,00	6,49	1,25	1,28	1,27	4338	0,30
M. aegis	C	N	23/05/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	11,59	6,42	1,14	1,25	1,23	4045	0,32
M. aegis	C	N	29/05/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	12,00	6,71	1,17	1,30	1,31	4056	0,33
M. aegis	C	N	17/12/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	11,59	6,67	1,29	1,29	1,35	3969	0,34
M. aeneicollis	AM	N	04/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	6,497	2,175	0,075	0,071	0,087	3492	0,163
M. aeneicollis	AM	N	04/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	7,142	2,157	0,062	0,078	0,077	3493	0,160

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. aeneicollis	AM	N	01/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	6,271	2,203	0,080	0,082	0,082	3494	0,177
M. aeneicollis	AM	N	03/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	7,285	2,184	0,077	0,073	0,076	3495	0,151
M. aeneicollis	AM	N	15/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	7,641	2,117	0,081	0,085	0,086	3496	0,154
M. aeneicollis	AM	N	01/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	6,959	2,603	0,078	0,079	0,074	3497	0,145
M. aeneicollis	AM	N	03/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	7,895	1,90	0,087	0,108	0,088	3498	0,152
M. aeneicollis	AM	N	01/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	8,387	2,384	0,057	0,087	0,080	3499	0,167
M. aeneicollis	AM	N	01/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	9,492	1,944	0,082	0,083	0,084	3500	0,155
M. aeneicollis	AM	N	04/09/2015	Embrapa, Manaus, AM	Guaraná-essências	Krug, C	8,271	1,944	0,076	0,073	0,078	3501	0,160
M. amoena	C	N	19/11/1998	CUNX C, Nova Xavantina, MT	luz	Barreira, R. L.	5,913	2,029	0,096	0,095	0,107	3279	0,204
M. amoena	C	N	29/05/1998	CUNX Vereda, Nova Xavantina, MT	luz	Cobette, H.	5,751	1,627	0,084	0,109	0,089	3280	0,196
M. amoena	C	N	29/05/1998	CUNX Vereda, Nova Xavantina, MT	luz	Cobette, H.	8,511	2,472	0,116	0,113	0,10	3281	0,203
M. amoena	C	N	26/06/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,753	2,161	0,09	0,096	0,10	3282	0,207
M. amoena	C	N	30/01/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,99	2,276	0,102	0,110	0,128	3283	0,232

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. amoena	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,645	2,137	0,095	0,084	0,109	3284	0,214
M. amoena	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	8,719	2,796	0,116	0,147	0,162	3285	0,20
M. amoena	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,00	2,221	0,116	0,103	0,103	3286	0,201
M. amoena	C	N	24/04/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,07	1,883	0,103	0,106	0,084	3287	0,193
M. amoena	C	N	19/11/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,07	5,90	1,15	1,26	1,22	3541	0,33
M. amoena	C	N	19/11/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,07	6,01	1,02	1,07	1,09	3466	0,31
M. amoena	C	N	19/11/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,07	5,81	0,94	0,98	1,05	3497	0,33
M. guimaraesi	C	N	01/08/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,80	4,263	0,089	0,19	0,099	3459	0,174
M. guimaraesi	C	N	31/05/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Batista, J. D.	4,69	4,061	0,149	0,17	0,196	3460	0,175
M. guimaraesi	C	N	26/05/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	7,906	2,548	0,134	0,138	0,147	3461	0,184
M. guimaraesi	C	N	20/02/1999	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Napolis, P.	7,086	3,134	0,10	0,125	0,163	3462	0,182

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. guimaraesi	C	N	01/05/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,317	3,147	0,151	0,147	0,197	3463	0,183
M. guimaraesi	C	N	22/08/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	6,778	3,303	0,138	0,151	0,165	3464	0,181
M. guimaraesi	C	N	22/08/1998	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,282	2,873	0,133	0,16	0,152	3465	0,195
M. guimaraesi	C	N	01/08/1997	CUNX Bacaba, Nova Xavantina, MT.	luz	Barreira, R. L.	5,651	2,603	0,131	0,15	0,143	3466	0,196
M. guimaraesi	C	N	04/12/2000	Estrada Fazenda Ouro e Prata, Nova Xavantina, MT	luz	Barreira, R. L.	6,87	2,714	0,12	0,153	0,108	3467	0,20
M. guimaraesi	C	N	04/12/2000	Estrada Fazenda Ouro e Prata, Nova Xavantina, MT	luz	Barreira, R. L.	9,034	2,714	0,1210	0,153	0,126	3468	0,202
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	9,404	3,732	0,1400	0,175	0,177	2661	0,183
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	11,491	3,777	0,1520	0,175	0,178	2662	0,181

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	11,344	2,761	0,1170	0,151	0,154	2663	0,195
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	8,081	3,35	0,1320	0,118	0,149	2664	0,196
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	9,163	3,232	0,1520	0,169	0,172	2665	0,20
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	10,152	2,815	0,1550	0,134	0,157	2666	0,203
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	9,756	2,746	0,1200	0,146	0,163	2667	0,219
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascal	luz	Calor, A.;	7,433	3,132	0,1350	0,152	0,138	2668	0,201

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus,Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.	6,065	2,746	0,147	0,1360	0,121	2669	0,213
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	11,778	3,132	0,147	0,1360	0,121	2670	0,203
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	12,16	6,71	1,19	1,1800	1,20	4110	0,35
M. sodalis	MA	N	01/07/2006	Estrada Fazendo Manaus, Ribeirão Cascalheira, MT	luz	Calor, A.; Silva, R & Mateus, S.	12,090	6,72	1,21	1,2200	1,28	4284	0,35
A. aurifluens	C	D	25/08/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	2,276	0,904	0,211	0,0175	0,019	NA	NA
A. aurifluens	C	D	25/08/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	1,885	0,962	0,208	0,0198	0,019	NA	NA

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
A. smithiana	C	D	27/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	1,671	1,140	0,227	0,0230	0,023	NA	NA
A. smithiana	C	D	05/05/1993	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	2,252	1,013	0,238	0,0233	0,024	NA	NA
A. smithiana	C	D	20/01/1993	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	2,376	1,085	0,233	0,0236	0,027	NA	NA
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	6,644	0,792	0,028	0,0180	0,023	7113	0,068
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	4,302	0,914	0,027	0,024	0,024	7114	0,077
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	3,556	0,862	0,03	0,023	0,023	7115	0,0881
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	5,014	1,221	0,05	0,035	0,029	7116	0,075
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	9,70	4,70	0,74	0,76	0,76	4735	0,25
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis An	Coleta ativa	Mateus, S.	9,70	4,80	0,73	0,76	0,75	4581	0,25

Espécie	Ambiente	Hábito	Data da coleta	Local de coleta	Método de coleta	Coletor	Cabeça	Olho composto	Ocelo médio	Ocelo esquerdo	Ocelo direito	Número de omatídeos	Perímetro de omatídeos
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	8,84	5,00	0,62	0,64	0,69	3867	0,2400
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	8,66	4,90	0,52	0,53	0,57	4229	0,24
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	8,66	4,40	0,54	0,51	0,52	4032	0,19
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	8,70	4,50	0,50	0,51	0,53	2799	0,26
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	10,00	4,80	0,56	0,53	0,58	3924	0,25
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	10,00	4,90	0,66	0,66	0,77	4246	0,23
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	10,00	4,70	0,55	0,56	0,56	3845	0,19
P. graminea	C	D	08/09/1992	Reserva Ecológica de Jataí, Luis Antônio, SP.	Coleta ativa	Mateus, S.	10,00	4,80	0,75	0,70	0,73	4065	0,17