FACULDADE DE FILOSOFIA, CIÊNCIAS E LETRAS – UNIVERSIDADE DE SÃO PAULO

CAROLINA MAYUMI HIROTSU

Seleção de cavidades para nidificação, tamanho da progênie por ninho, razão sexual e mortalidade de imaturos e adultos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini).

Ribeirão Preto

2013

CAROLINA MAYUMI HIROTSU

Seleção de cavidades para nidificação, tamanho da progênie por ninho, razão sexual e mortalidade de imaturos e adultos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini).

Versão Corrigida

Dissertação apresentada a 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, Área: Entomologia.

Área de Concentração: Entomologia

Orientador: Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo

Ribeirão Preto

2013

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 da publicação
Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo

Hirotsu, Carolina Mayumi

Seleção de cavidades para nidificação, tamanho da progênie por ninho, razão sexual e mortalidade de imaturos e adultos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Ribeirão Preto, 2013.
79p.

Dissertação de Mestrado, apresentada a Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras de Ribeirão Preto da Universidade de São Paulo. Área de concentração: Entomologia.
Orientador: Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo

1. Ninho-armadilha. 2. Comportamento. 3. Monitoramento. 4. Conopidae.

Hirotsu, C. M. Seleção de cavidades para nidificação, tamanho da progênie por ninho, razão sexual e mortalidade de imaturos e adultos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Dissertação apresentada a 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, Área: Entomologia.

Aprovado em:

Banca examinadora

Prof.Dr.: _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof.Dr.: _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Prof.Dr.: _____ Instituição: _____

Julgamento: _____ Assinatura: _____

Agradecimentos

Ao Prof. Dr. Carlos Alberto Garófalo pela orientação e pelo incentivo nesse trabalho.

A M.ª Morgana Silveira Sazan e ao Sr. Edílson Simão Ribeiro da Silva pela ajuda na confecção dos ninhos.

Ao Sr. José Carlos Serrano pela ajuda com os exemplares coletados.

A Dra. Claudia Inês da Silva pela orientação nas espécies vegetais visitadas por *Centris analis*.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico pelo financiamento do trabalho.

E a minha família pelo apoio.

Resumo

Hirotsu, C. M. **Seleção de cavidades para nidificação, tamanho da progênie por ninho, razão sexual e mortalidade de imaturos e adultos de *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini)**. 2013. 80f. Dissertação (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013.

Uma das abelhas solitárias sugeridas para programas de polinização controlada foi *Centris analis*, pela constância e abundância no Brasil. Estudos mostraram a importância de *C. analis* na polinização de algumas culturas agrícolas, e vários trabalhos trazem informações a respeito da sua biologia. No entanto, ainda faltam informações a respeito de fatores capazes de aumentar ou diminuir a população de *C. analis*. Assim ninhos-armadilha confeccionados com cartolina foram oferecidos no *campus* da Universidade de São Paulo – Ribeirão Preto, com dimensões de 0,6cm de diâmetro e em quatro comprimentos diferentes (6, 7, 8 e 9cm), de outubro de 2010 a setembro de 2012. Resultando em 500 ninhos de onde emergiram 369 fêmeas e 562 machos de *C. analis*, a mortalidade ocorreu em decorrência dos parasitas *Leucospis* sp. (100), *Coelioxys* sp. (55), *Anthrax* sp (3), por causa de fungos (107) e por causas desconhecidas (100). Ninhos-armadilha de 6 e 7cm apresentaram até quatro células, já os ninhos de 8 e 9cm apresentaram até seis células, sendo os ninhos de 8cm os mais utilizados. A razão sexual apresentou-se desviada para machos e os resultados indicam que o comprimento dos ninhos-armadilha não foi capaz de influenciar a razão sexual dessa abelha. Fêmeas de *C. analis* que nidificaram entre outubro de 2010 a abril de 2012 foram monitoradas (n=28) quanto ao seu comportamento na área; a atividade delas variou de 6 a 24 dias. Cinco fêmeas apresentaram comportamento considerado diferente do padrão e foram coletadas para dissecção, apresentando uma larva parasitoide em

seu abdômen. Três delas fizeram depósitos adicionais de óleo em ninhos terminados dias antes, e normalmente não recebem mais materiais; as outras duas fêmeas foram coletadas após fazerem um falso fechamento, quando fecham a entrada do ninho-armadilha sem construir células de cria nele. As cinco fêmeas construíram ninhos convencionais nos primeiros dias de monitoramento, mas cessaram a construção de ninhos com células de cria e passaram a realizar os comportamentos atípicos. Esses comportamentos sugerem que as fêmeas tornam-se estéreis conforme a larva parasitoide cresce, primeiramente pela perda do espaço para transportar néctar para o ninho, e depois pela perda dos órgãos internos. Antes de morrer várias *C. analis*, machos e fêmeas, ocultaram-se dentro dos ninhos-armadilha, possivelmente por influência do parasitoide. *C. analis* encontradas mortas tem sido recolhidas de janeiro de 2008 a setembro de 2012, totalizando 186 abelhas mortas, de onde emergiram 113 conopideos adultos, pertencentes a oito espécies. A maioria foi encontrada nos três primeiros meses do ano, período de maior atividade dos hospedeiros. Assim, conclui-se que somente o comprimento dos ninhos-armadilhas utilizados não é capaz de influenciar a razão sexual da prole; as mortes nos ninhos ocorre principalmente pelos ataques de *Leucospis* sp., por fungos ou por causas desconhecidas, e um importante inimigo natural dos adultos são os conopideos.

Palavras-chave: ninho-armadilha, comportamento, monitoramento, Conopidae.

Abstract

Hirotsu, C. M. **Nesting cavity selection, progeny size per nest, sex ratio and mortality of immatures and adults of *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae, Centridini).** 2013. 80f. Tese (Mestrado) – Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2013.

One of the solitary bees suggested to programs of controlled pollination was *Centris analis*, because of its constancy and abundance in Brazil. Several studies have shown the importance of *C. analis* in the pollination of some crops, and some papers brought information on the biology of this species. However, it still lacks information about factors that can increase or decrease *C. analis* population. Hence trap-nests made of black cardboard were offered in the *campus* of Universidade de São Paulo – Ribeirão Preto from October of 2010 to September of 2012. The trap-nests measured 0.6cm in internal diameter and 6, 7, 8 and 9cm in length. Five hundred nests were obtained during the study period. From these nests emerged 369 females and 562 males of *C. analis*, and the immature mortality occurred due the parasites *Leucospis* sp. (100), *Coelioxys* sp. (55), *Anthrax* sp. (3), probably fungi (107) and unknown causes (100). Trap-nests with 6 and 7cm had up to four cells, and nests with 8 and 9cm had up to six cells, the most used length of trap-nest was 8cm. Sex ratio was male biased, and it seems that the trap-nests lengths did not influence the sex ratio of this bee. Twenty-eight females of *C. analis* were monitored during their nesting activities that occurred from October 2010 to April 2012. These females worked in the trap-nests from 6 to 24 days. Five females showing behavior considered different from normal pattern had a parasitoid larva inside their abdomen. Three of them made additional deposits of oil on nests finished days before, which usually don't receive more materials; the other two females were collected after making a fake nest plug, when they close the nest entrance without building brood cells in it. The

five females built normal nests during the first days of monitoring, but stopped building nests with brood cells and started to make behaviors considered as atypical. These behaviors suggest that females become sterile as the parasitoid larva grows, first because the loss of space to carry nectar to the nest, and later because the loss of internal organs. Before dying many *C. analis,* males and females, concealed themselves inside trap-nests, possibly by influence of the parasitoid. The dead bees found inside trap-nests have been collected from January 2008 to September 2012, totaling 186 bees, from where emerged 113 adult conopids, belonging to eight species. Most of them were found in the three first months of the year, period of the host's higher activity. Therefore, the conclusion is that the lengths of trap-nests alone do not influence the brood sex ratio; mortality in nests occurred mainly because of *Leucospis* sp. attacks, fungi or unknown causes, and an important natural enemy of the adults *C. analis* are the conopids.

Keywords: trap-nest, behavior, monitoring, Conopidae.

Sumário

1. Introdução 11
2. Objetivos..... 17
3. Materiais e métodos 18
3.1 Local de estudo 18
3.2 Atividades de nidificação de *Centris analis* 19
3.3 Emergência de parasitoides 22
3.4 Análise Estatística 23
4. Resultados 25
4.1 Fenologia da nidificação..... 25
4.2 Ocupação dos ninhos-armadilha e número de células por ninho..... 26
4.3 Emergências e razão sexual 30
4.4 Mortalidade dos imaturos 32
4.5 Comportamentos apresentados pelas fêmeas de *Centris analis* durante as atividades de nidificação 35
4.6 Monitoramento das fêmeas em atividades de nidificação e identificação das fêmeas parasitadas 40
4.7 Mortalidade de adultos de *Centris analis* na área de nidificação..... 44
5. Discussão 51
5.1 Fenologia da nidificação 51
5.2 Ocupação dos ninhos-armadilha e número de células por ninho 52
5.3 Emergências e razão sexual 54
5.4 Mortalidade dos imaturos 55
5.5 Comportamento apresentado pelas fêmeas de *Centris analis* durante as atividades de nidificação 57
5.6 Alterações comportamentais nas atividades de nidificação de fêmeas *Centris analis* parasitadas por conopideos 57

5.7 Mortalidade de adultos de *Centris analis* na área de nidificação..... 60
6. Conclusões 62
7. Referências Bibliográficas..... 63

1. Introdução

Em um trabalho sumariando os estudos feitos no Brasil com a utilização da técnica dos ninhos-armadilha para a atração de abelhas solitárias que nidificam em cavidades preexistentes, Garófalo e colaboradores (2004) sugeriram que entre as espécies ocupando os ninhos-armadilha algumas delas poderiam ser indicadas para programas de polinização controlada. Entre essas espécies chamam atenção aquelas do gênero *Centris,* destacando-se as espécies *C. analis*, *C. tarsata* e *C. vittata*, principalmente pelo fato delas serem relativamente constantes e abundantes na maioria dos estudos feitos com ninhos-armadilha no Brasil. Essa abundância é uma característica importante quando se busca identificar espécies potenciais que possam ser trabalhadas no sentido de manejá-las adequadamente em programas de polinização controlada (Garófalo *et al*., 2012). As informações até então disponíveis mostravam que abelhas das espécies de *Centris* seriam bons agentes polinizadores em cultivos de acerola (*Malpighia emarginata*) (Malpighiaceae) (Raw, 1979; Melo *et al*., 1997; Freitas *et al*., 1999; Magalhães *et al*., 1999; Martins *et al*.,1999; Castro, 2002, Duarte & Schlindwein, 2003) e murici (*Byrsonima* spp.) (Malpighiaceae), frutas abundantes no nordeste do Brasil, onde elas visitam as flores para coletar óleo e pólen (Rego & Albuquerque, 1989). Outras informações indicavam espécies de *Centris* como polinizadores do cajueiro (*Anacardium occidentale*) (Anacardiaceae) (Freitas, 1997; Freitas & Paxton, 1998), da goiabeira (*Psidium guajava*) (Boti, 2001) e do tamarindeiro (*Tamarindus indica*) (Fabaceae), como reportado por Castro (2002). Informações mais recentes reforçando a associação de *C. analis* com *M. emarginata* enfatizam a importância e a possibilidade de utilizar essa espécie de abelha em programas de polinização para a produção de acerola (Vilhena & Augusto, 2007; Schlindwein, 2008; Oliveira & Schlindwein, 2009; Vilhena *et al*., 2012; Magalhães & Freitas, 2012).

Centris analis é uma espécie que apresenta uma ampla distribuição geográfica ocorrendo desde o México até o Brasil (Moure, 1960). Como as

demais espécies do subgênero *Heterocentris, C. analis* nidifica em cavidades preexistentes e, sendo assim, aceita cavidades artificiais denominadas ninhos-armadilha para estabelecer seus ninhos. Essa espécie utiliza material vegetal e uma substância oleosa para o revestimento da cavidade e construção da parede do fundo e do opérculo das células, as quais são aprovisionadas com pólen e néctar. As células de cria ficam arranjadas linearmente e, usualmente, são seguidas de uma célula vestibular, ou seja, por um espaço vazio entre o fechamento da última célula de cria e a parede de fechamento do ninho. Em ninhos completados ocupando ninhos-armadilha de 5,8cm de comprimento e 0,6cm de diâmetro, as fêmeas podem construir de uma a quatro células de cria. As fêmeas emergem das primeiras células construídas e os machos emergem das células mais próximas à entrada do ninho. O período de ovo a adulto foi afetado pelas condições climáticas e variou de 36 a 85 dias para os machos e de 37 a 88 dias para as fêmeas (Vieira-de-Jesus & Garófalo, 2000). A mortalidade dos estágios imaturos pode ser ocasionada por ataques das abelhas cleptoparasitas *Coelioxys* sp. (Hymenoptera: Megachilidae) e *Mesocheira bicolor* (Hymenoptera: Apidae), por ataques da vespa *Leucospis cayennensis* (Hymenoptera: Leucospidae), pelo díptero *Anthrax* (Diptera: Bombyliidae) e por condições climáticas ou por outros fatores (Vieira-de-Jesus & Garófalo, 2000; Gazola & Garófalo, 2003; Couto & Camillo, 2007; Alonso, 2008; Mesquita & Augusto, 2011; Alonso *et al*., 2012). O comportamento parasítico de *L. cayennensis*, juntamente com as taxas de parasitismo e outros fatores de mortalidade dos imaturos em populações de *C. analis*, foram reportados por Gazola & Garófalo (2003). A mortalidade dos adultos tem sido ocasionada pelos ataques de espécies do gênero *Physocephala*, parasitoides da família Conopidae (Diptera) (Santos *et al*., 2008; Garófalo, n.p.; Mesquita & Augusto, 2011).

Segundo Bosch e Kemp (2002), o sucesso de um sistema de manejo para a utilização de uma espécie de abelha como polinizador de uma cultura depende de uma série de estudos visando à obtenção de

informações sobre vários aspectos da biologia da espécie em questão. Esses estudos envolvem a biologia do desenvolvimento, eficiência na polinização, comportamento de nidificação, preferências por substratos de nidificação, dinâmica populacional e devem investigar, também, a biologia dos parasitas, predadores e agentes patogênicos, inimigos naturais da espécie de abelha. Os resultados desses estudos combinados com informações sobre a biologia reprodutiva da cultura em questão proporcionará a elaboração de um sistema de manejo robusto. Um sistema adequado de manejo deve, assim, fornecer informações sobre os métodos de criação e liberação dos indivíduos, sobre as densidades de abelhas necessárias para uma adequada polinização, sobre os materiais utilizados para nidificação e medidas visando o controle de parasitas, predadores e agentes patogênicos.

As informações já existentes sobre a biologia de *C. analis*, provenientes dos vários estudos anteriormente citados, contemplam vários dos aspectos enfatizados por Bosch e Kemp (2002) como necessários para a elaboração de sistemas de manejo de polinizadores a ser desenvolvidos com sucesso. Contudo, dois aspectos fundamentais para a dinâmica populacional de qualquer espécie precisam ser ainda mais estudados: fatores que possibilitam o incremento populacional e os fatores que ocasionam o decréscimo populacional. Entre os fatores relacionados com o incremento populacional, merece consideração especial as dimensões dos ninhos-armadilha disponibilizados para a utilização pelas fêmeas. A importância desse fator é facilmente compreendida quando observamos a influência dele sobre o número de células produzidas por ninho, sobre a razão sexual resultante da cria produzida por ninho e sobre a mortalidade de imaturos, relatados por vários autores para várias espécies (Stephen & Osgood, 1965; Torchio & Tepedino, 1980; Vicens & Bosch, 2000; Bosch & Kemp, 2002).

O primeiro estudo visando conhecer a influência do comprimento do ninho-armadilha sobre alguns aspectos da biologia de *C. analis* foi realizado por Alonso (2008). Utilizando ninhos-armadilha com comprimentos de 5,5, 6,0, 6,5 e 7,0cm de comprimento e 0,6cm de diâmetro, disponibilizados em três

áreas experimentais, uma delas sendo o próprio *campus* da USP em Ribeirão Preto, essa autora relatou que no *campus* as fêmeas ocuparam principalmente os ninhos-armadilha de menor comprimento; independente do comprimento, três células por ninho foi o que ocorreu em maior frequência; nos ninhos de comprimentos maiores foram produzidas mais fêmeas; o comprimento do ninho-armadilha influenciou a razão sexual dos descendentes, com o desvio para machos diminuindo conforme o comprimento do ninho-armadilha aumentava. Segundo Alonso (2008), a produção de fêmeas de *C. analis* pode ser incrementada com o aumento do comprimento do ninho-armadilha.

Entre os fatores que podem ocasionar decréscimo populacional ao longo do tempo merecem destaques os agentes causadores de mortalidade dos imaturos assim como aqueles causadores de mortalidade de adultos, principalmente de fêmeas.

A associação de espécies de conopideos do gênero *Physocephala* com espécies de abelhas de vários gêneros tais como *Anthidium, Anthophora, Eucera, Megachile, Halictus, Apis, Xylocopa, Bombus*, *Eulaema*, *Euglossa, Epicharis e Monoeca,* já é conhecida desde longa data (Linsley, 1958; Hurd, 1978; Katayama & Maeta 1998; Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1988, 1989, 1996; Schmid-Hempel & Stauffer, 1998; Schmid-Hempel, 2001; Otterstatter *et al*., 2002; Rasmussen & Cameron 2004; Hines *et al*., 2007; Marchi, 2008; Melo *et al*., 2008; Rocha-Filho *et al*., 2008; Lucia *et al*., 2010; Stuke *et al*., 2011; Rocha-Filho & Melo, 2011), mas a associação com espécies de *Centris* tem sido relatada mais recentemente. *Physocephala bipunctata* (Macquart) foi observada em associação com *C. vittata* (Vilhena & Rocha-Filho inf. pes.), um indivíduo de uma espécie de *Physocephala* emergiu de *C. tarsata* (Marchi, 2008), indivíduos de *P. bipunctata* emergiram de fêmeas de *C. tarsata*, *C. vittata* e *C. analis* (Mesquita & Augusto, 2011) e oito espécies foram encontradas em associação com fêmeas e machos de *C. analis*: *Physocephala soror* (Kröber), *Physocephala bipunctata*, *Physocephala inhabilis*, *Physocephala rufithorax* Kröber, *Physocephala cayennensis*

(Macquart), *Physocephala aurifrons* (Walker), *Physocephala bennetti* Camras e *Physocephala spheniformis* Camras (Santos *et al*., 2008).

Os conopideos são mundialmente distribuídos (Askew, 1971; Smith & Peterson, 1987), apresentam o corpo alongado e esguio, geralmente mimetizando vespas, apresentam a probóscide bem desenvolvida e os adultos se alimentam do néctar de flores de várias famílias, como Compositae, Labiatae e Umbelliferae; a larva, por outro lado, é endoparasita obrigatória de outros insetos (Smith & Peterson, 1987). A maioria das espécies de conopideos utiliza abelhas como hospedeiros, mas aquelas do gênero *Sylogaster* preferem depositar seus ovos em insetos das ordens Orthoptera, Blattaria e Diptera caliptrados (Freeman, 1966; Rocha & Mello-Patiu, 2009). Atualmente há cerca de 800 espécies de Conopidae em 45 gêneros reconhecidos (Rocha & Melo-Patiu, 2009).

A fêmea de conopideo ataca abelhas colocando um ovo sobre ou inserindo-o no interior do abdômen delas enquanto elas estão coletando pólen e/ou néctar nas flores ou apenas voando (Goulson, 2010; Skevington *et al*, 2010). Os dois primeiros instares da larva do parasitoide se alimenta de hemolinfa, o terceiro e último instar se alimenta dos tecidos hospedeiros e a pupação ocorre dentro do hospedeiro, que morre pouco antes desse evento (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1996). O desenvolvimento larval é completado dentro de 10 a 12 dias após a oviposição (Pouvreau, 1974; Smith, 1967).

Estudos com populações naturais de *Bombus* spp mostraram que o parasitismo por Conopidae é muito comum na Europa, com incidência variando de 30 a 70% (Schmid-Hempel *et al*., 1990). No Canadá, a sua incidência varia de 5 a 20%, essa porcentagem é menor possivelmente pela ausência do gênero *Sicus*, que é comum na Europa (Otterstatter *et al*. 2002). Os conopideos atacam todos os adultos das colônias de *Bombus*: rainhas, operárias e machos (Alford, 1975; Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1989). Essa associação parasítica tem sido estudada sob vários aspectos e alguns resultados têm mostrado que o parasitoide altera a sobrevivência das

operárias (Schmid-Hempel & Schmid-Hempel, 1988, 1990), altera o comportamento do hospedeiro uma vez infectado (Heinrich & Heinrich, 1983, Müller & Schmid-Hempel, 1993) e, reduz o tamanho das colônias (Müller & Schmid-Hempel, 1992, MacFarlane *et al*., 1995).

2. Objetivos

Centris analis é uma espécie de abelha solitária que apresenta grande potencial para ser utilizada como uma ferramenta para incrementar a produtividade de algumas culturas economicamente importantes. Embora relativamente bem conhecida em vários de seus aspectos biológicos, a elaboração de um plano de manejo a ser bem sucedido necessita, ainda, de mais estudos sobre alguns aspectos da dinâmica populacional da espécie. Nesse contexto, o presente trabalho foi elaborado para avaliar as respostas das fêmeas de *C. analis* aos ninhos-armadilha disponibilizados para ocupação e avaliar o impacto dos fatores responsáveis pela mortalidade dos imaturos e dos adultos sobre a população estudada. Especificamente, procurou-se responder as seguintes questões:

A) As fêmeas mostraram alguma preferência na ocupação dos diferentes ninhos-armadilha?

B) Houve alguma relação entre o comprimento do ninho ocupado e o número de células de cria construídas?

C) A razão sexual da progênie é influenciada pelo comprimento do ninho-armadilha utilizado?

D) Quais foram os fatores de mortalidade dos imaturos e qual a importância relativa deles sobre a população?

E) Qual a taxa parasitismo imposta por conopideos em fêmeas e machos adultos?

F) As fêmeas parasitadas por conopideos tiveram alteração em seu comportamento durante seu período reprodutivo?

3. Materiais e Métodos

3.1 Local de estudo

O estudo foi conduzido no *campus* da Universidade de São Paulo - Ribeirão Preto, entre as coordenadas geográficas 21º05' – 21°15' S e 47°50' – 47°55' W. O clima é classificado como AW pelo Sistema Internacional de Köppen, com uma estação quente e chuvosa, de setembro a abril, e uma estação fria e seca, de maio a agosto (Alonso, 2008). Os dados climáticos no período do estudo foram obtidos a partir do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas – CIIAGRO (Tab. 1).

O solo da região é caracterizado como latossolo roxo eutrófico, com textura argilosa ou muito argilosa (Oliveira & Prado, 1987). A vegetação original era de mata tropical subcaducifólia (Oliveira & Prado, 1987), mas a região foi intensamente explorada, inicialmente para a cultura de café e mais recentemente para a cana-de-açúcar (Kotchetkoff-Henriques, 2003). Os remanescentes de vegetação natural ocupam 2.535,67 ha, ou seja, 3,89% da área do município (Kotchetkoff-Henriques *et al.*, 2005). No *campus* da USP também ocorreu grande desmatamento em consequência das atividades exercidas no local, relacionadas com o cultivo do café, e também devido às edificações que foram feitas para abrigar a Escola Prática de Agricultura da Universidade de São Paulo. Mais recentemente, novas áreas foram desmatadas para dar lugar às edificações feitas na ampliação das instalações das Faculdades existentes, bem como em outras instalações; atualmente, além de uma vegetação rasteira, principalmente gramíneas, também há arbustos, árvores nativas e exóticas, jardins e frutíferas espalhados pelo campus, além disso, existe uma área de 75 ha reflorestada com árvores de espécies típicas de matas semidecíduas (Pais & Varanda 2010).

Tabela 1 - Precipitação mensal e temperaturas máxima, mínima e média mensal para a região de Ribeirão Preto, no período de setembro de 2010 a agosto de 2012. Dados obtidos a partir do Centro Integrado de Informações Agrometeorológicas (CIIAGRO).

Período (Mês)	Temperatura máxima	Temperatura mínima (°C)	Temperatura média	Precipitação (mm)
		2010		
Setembro	35,3	13,3	23,8	76,2
Outubro	35,5	11,1	23,4	80,3
Novembro	34,4	14,0	24,3	126,2
Dezembro	33,5	17,2	25,4	184,4
		2011		
Janeiro	33,5	16,7	25,1	185,6
Fevereiro	33,6	17,9	25,5	158,3
Março	32,4	17,5	23,2	560,3
Abril	31,3	13,0	22,8	86.8
Maio	30,1	7,4	19,8	8,7
Junho	28,5	2,9	18,1	19,9
Julho	30,8	5,3	20,3	0,0
Agosto	33,7	3,8	22,1	12,5
Setembro	35,1	8,2	22,9	11,8
Outubro	35,8	14,1	24,0	193,8
Novembro	32,3	11,8	22,7	202
Dezembro	31,6	15,6	24,5	150,6
		2012		
Janeiro	32,4	17,0	23,1	286,1
Fevereiro	34,4	17,1	25,1	93,7
Março	36,0	16,2	24,7	117,2
Abril	31,5	14,5	23,7	32,4
Maio	29,0	8,0	19,4	70,2
Junho	30,1	10,9	20,1	100,7
Julho	30,3	4,7	19.2	21,4
Agosto	32,6	9,8	20,0	0,0

3.2 Atividades de nidificação de *Centris analis*

Para monitorar as atividades de nidificação de *C. analis*, no período de setembro de 2010 a agosto de 2012, foram usados ninhos-armadilha seguindo a metodologia apresentada por Serrano e Garófalo (1978). Os ninhos-armadilha foram confeccionados com cartolina preta, na forma de

pequenos tubos com uma das extremidades fechada com o mesmo material, apresentando as dimensões de 0,6cm de diâmetro e quatro comprimentos diferentes, 6cm, 7cm, 8cm e 9cm (Fig. 1).

Figura 1. Ninhos-armadilha utilizados no presente estudo, confeccionados com cartolina preta, com as dimensões de 0,6 cm de diâmetro e comprimentos de 6 cm, 7 cm, 8 cm e 9 cm.

Os ninhos-armadilha foram introduzidos em orifícios feitos em placas de madeira de forma que cada placa possuísse a mesma quantidade de ninhos-armadilha com o mesmo comprimento, sendo 40 orifícios por placa. Foram usadas 10 placas, somando 400 ninhos-armadilha no total, e 100 de cada um dos quatro comprimentos disponíveis. As placas foram dispostas em prateleiras colocadas na parede externa do próprio laboratório e distantes do solo a aproximadamente 1,70m e 1,90m (Fig. 2).

As atividades das fêmeas no interior dos ninhos-armadilha foram observadas com o auxílio de lanternas. Informações foram coletadas com relação às atividades de forrageamento e deposição de alimento nas células para determinar um padrão comportamental de nidificação, além disso, a permanência das fêmeas nos ninhos durante a noite também foi anotado. As atividades das fêmeas foram acompanhadas por 357 horas.

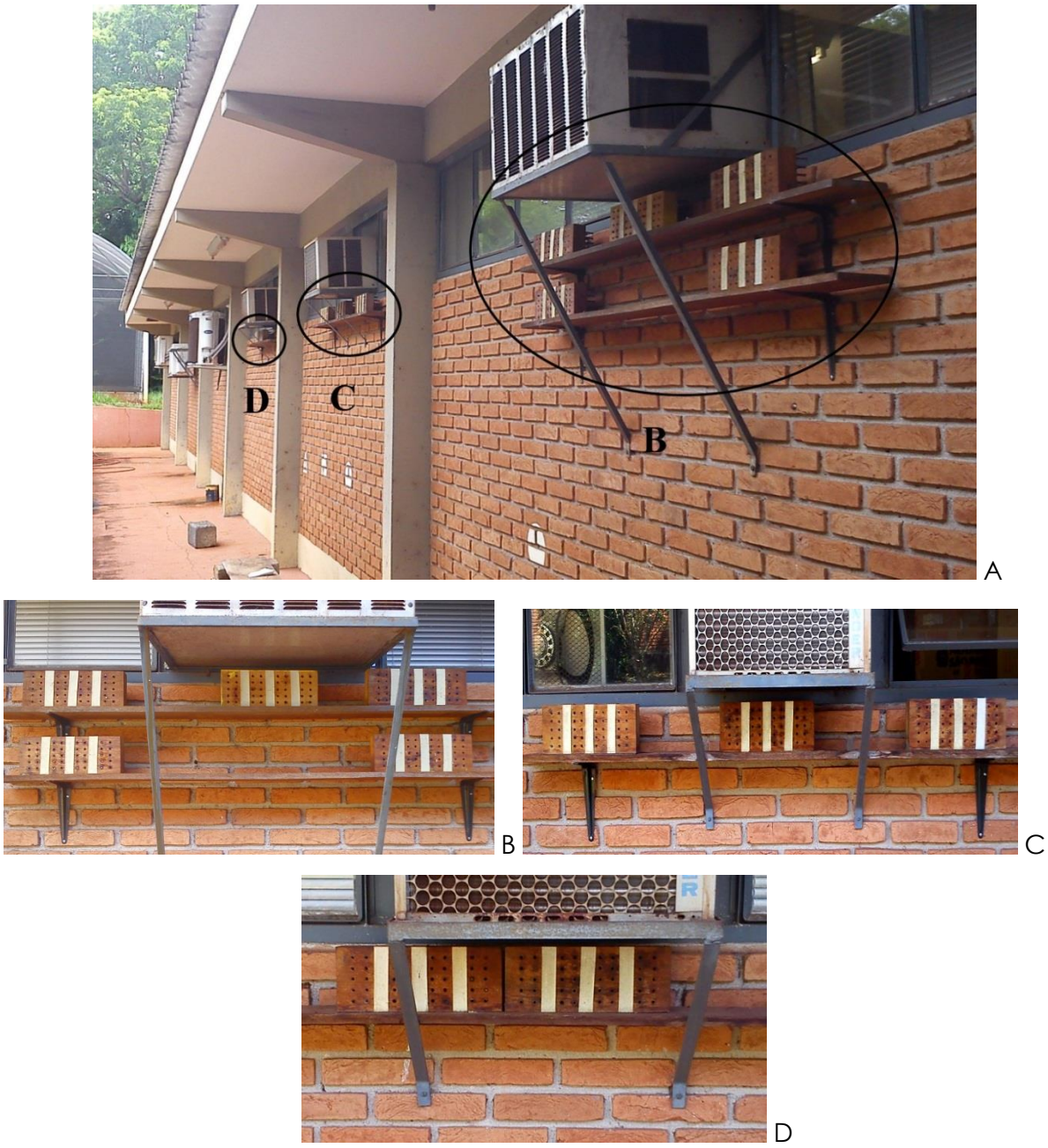


Figura 2. Local do monitoramento das atividades de nidificação de *Centris analis*, mostrando placas de madeira contendo ninhos-armadilha, no *campus* da Universidade de São Paulo – Ribeirão Preto. A) Visão geral do local, círculo mostra as placas de madeira com ninhos-armadilha e sua letra correspondente ao detalhamento. B) Visão de cinco placas de madeira utilizadas no estudo. C) Visão de três placas utilizadas no estudo. D) Visão de duas placas utilizadas no estudo.

A partir de 2012, as fêmeas monitoradas foram marcadas com tinta não toxica da marca Testors. Para marcá-las foi necessário colocá-las em um recipiente e levá-lo ao congelador de um refrigerador. As abelhas eram deixadas ali até cessarem seus movimentos, o que ocorria depois de

transcorridos cerca de 3 minutos, e em seguida eram marcadas. Algumas abelhas foram marcadas após iniciarem as atividades no local de estudo, e outras foram marcadas logo após a emergência, sendo liberadas, logo após a marcação, no local onde os ninhos-armadilhas estavam disponibilizados.

Durante o monitoramento das fêmeas, aquelas que apresentaram desvios comportamentais, em relação ao padrão observado na maioria delas, foram coletadas e imediatamente dissecadas para verificação da presença de larva do parasitoide no interior de seu abdômen.

Ninhos completados foram removidos das placas cerca de 20 dias após seu fechamento, substituídos por novos ninhos, iguais aos retirados, e levados para o laboratório. No laboratório, os ninhos foram introduzidos em tubos de ensaio de tamanhos apropriados, identificados com número do ninho, número da placa e data do fechamento do ninho, e deixados à temperatura ambiente. Quando da emergência dos indivíduos, eles foram identificados quanto ao sexo, anotados e liberados no local de estudo. Posteriormente, os ninhos foram abertos para análise de sua estrutura e verificação da presença de imaturos mortos.

3.3 Emergência de parasitoides

O local de estudo já continha ninhos-armadilha para nidificação antes de este estudo ser iniciado em 2010, e, desde 2008, eles eram inspecionados ao final do dia, com o auxilio de uma lanterna, para acompanhamento do número de ninhos completados, do número de fêmeas nidificando, da presença de machos utilizando os ninhos-armadilha como dormitórios e da presença de indivíduos, fêmeas e machos de *C. analis*, mortos. Quando esses adultos mortos eram encontrados nos ninhos-armadilha, eles eram coletados e colocados em frascos de vidro, etiquetados. Esses frascos foram inspecionados diariamente para verificar a emergência de parasitoides. Quando da emergência de parasitoides, eles foram coletados, mortos sob o vapor de acetato de etila, preparados para serem identificados e colocados

na Coleção de Abelhas e Vespas Solitárias do Departamento de Biologia da FFCLRP-USP.

Com a identificação dos conopideos adultos, os casulos pertencentes às três espécies mais abundantes foram medidas após remoção do exoesqueleto hospedeiro. A parte anterior do casulo que é quebrada na emergência do conopideo foi perdida em muitos casos e por isso não foi considerada durante a medição.

Além disso, foram realizadas observações a fim de se confirmar as informações disponíveis de que a fêmea de conopideo ataca abelhas enquanto elas estão coletando pólen e/ou néctar nas flores ou apenas voando (Goulson 2010; Skevington *et al*. 2010).

Silva e colaboradores (2010) apresentaram informações a respeito das fontes de pólen e néctar exploradas pelas fêmeas de *C. analis* no *campus* da USP, Ribeirão Preto. Com essas informações, as observações foram feitas em flores de três espécies vegetais encontradas próximas aos ninhos-armadilhas oferecidos, *Senna macranthera*, popularmente conhecido como fedegoso, *Tecoma stans*, popularmente conhecido como ipezinho-de-jardim, e *Malpighia emarginata*, popularmente conhecido como acerola. Pois o pólen produzido por essas plantas foi encontrado como um dos componentes da massa alimentar oferecida às larvas de *C. analis*.

Durante o florescimento daquelas espécies, no período de julho de 2011 a abril de 2012, as observações foram feitas uma vez por semana, entre o período das 8:00 às 12:00h, dando preferência aos dias de sol. Essas observações tiveram no total 72 horas.

3.4 Análise estatística

As frequências de utilização dos diferentes ninhos-armadilha, a razão sexual da progênie produzida, as taxas de mortalidade dos imaturos e parasitismo foram analisadas pelo teste do Qui-quadrado (x^2). A intensidade das associações entre o número de ninhos construídos mensalmente e os

valores de temperatura e precipitação, entre o tempo de permanência das fêmeas nidificantes na área de estudo com o número de ninhos e o de células construídas por cada uma delas, entre o número de ninhos construídos por cada fêmea e o número de células produzidas, assim como entre o comprimento dos ninhos-armadilha e o número de células de cria construídas em cada um deles foi avaliada pelo teste de Correlação de Pearson.

Para comparar o número de células construídas por ninho entre os diferentes ninhos-armadilha foi utilizado o teste de análise de variância não paramétrico Kruskal-Wallis, e no caso de diferenças entre os grupos, o teste de Dunn permitiu fazer uma múltipla comparação entre os pares.

As análises dos dados foram realizadas com os softwares OpenStat 1.0 e SigmaStat 3.1.

4. Resultados

4.1 Fenologia da nidificação

Foram obtidos 132 ninhos de setembro a dezembro de 2010, 145 ninhos em 2011 e 223 ninhos de janeiro a agosto de 2012, somando 500 ninhos no total.

Em 2011, mais da metade dos ninhos foram construídos em janeiro e fevereiro. A partir de março, com o início da diminuição da temperatura (Fig. 3), além da ocorrência de chuvas intensas seguida de uma seca prolongada (Fig. 4) prejudicaram bastante a atividade de nidificação na área, de forma que apenas em 2012 foi possível obter um aumento significativo na quantidade de ninhos. Porém, o ano de 2012 também apresentou seca e temperaturas baixas de maio a agosto, de forma que poucos ninhos foram fundados nesse período (Figs. 3 e 4). Independente dessas variações nos dois fatores climáticos, as atividades de nidificação ocorreram com maior intensidade na estação quente/chuvosa.

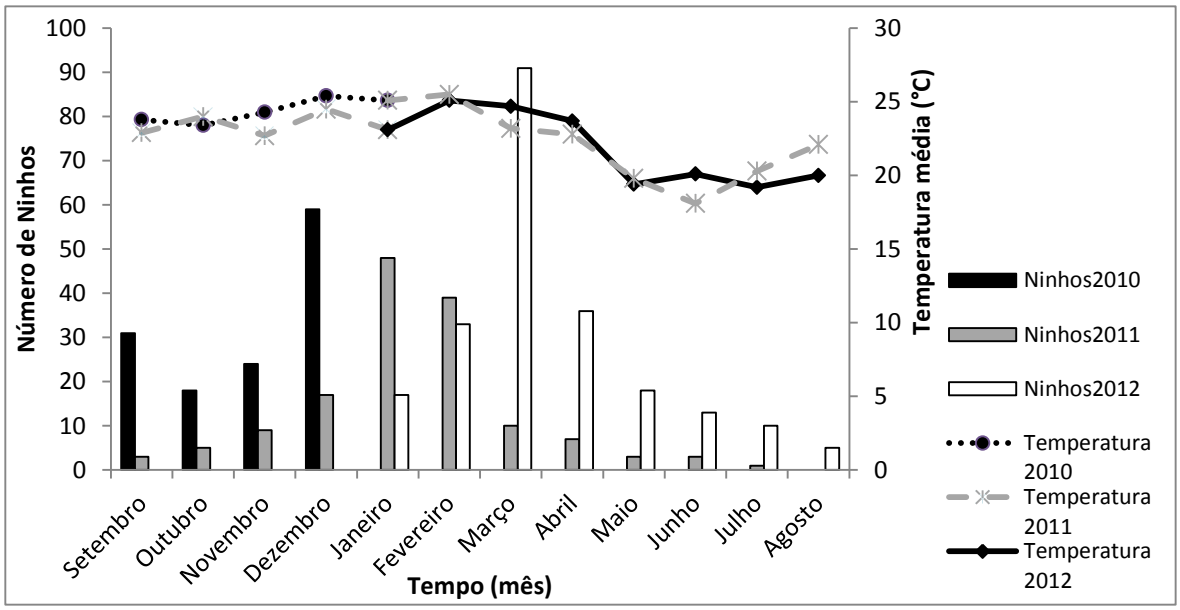


Figura 3. Valores de temperatura e número de ninhos fundados mensalmente por fêmeas de *Centris analis*, no período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

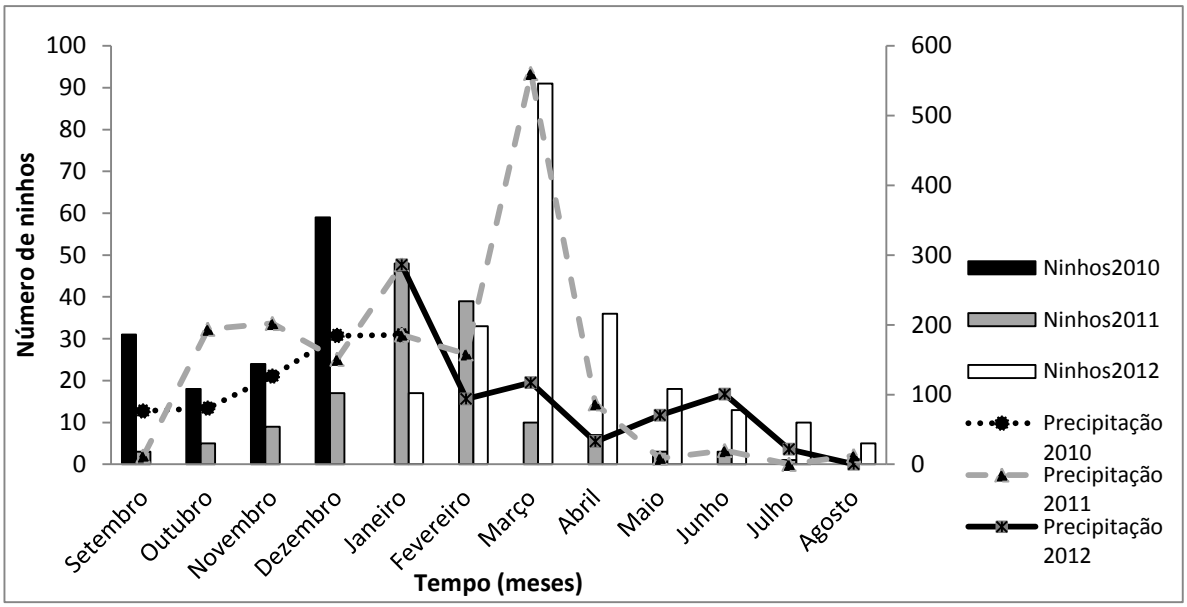


Figura 4. Valores de precipitação e número de ninhos fundados mensalmente por fêmeas de *Centris analis*, no período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

A análise da ocorrência de uma associação entre número mensal de nidificações e valores dos fatores climáticos evidenciou uma correlação mais forte entre os valores de temperatura e os de nidificações ($r = 0,732$; $p < 0,00001$), do que os valores de precipitação e os de números de ninhos ($r = 0,495$; $p < 0,0141$).

4.2 Ocupação dos ninhos-armadilha e número de células por ninho

No ano de 2010, houve uma maior porcentagem (44%) de ocupação de tubos de 6cm de comprimento; essa porcentagem, contudo, diminuiu para 25% em 2011 e para 21% em 2012. Contrapondo a esse decréscimo na ocupação dos ninhos-armadilha com 6cm de comprimento, observa-se um incremento na ocupação dos ninhos com 8cm de comprimento: de 20% em 2010 para 34% em 2011 e 45% em 2012. Os ninhos-armadilha de 7 e 9cm de comprimento não tiveram grandes alterações nas suas porcentagens de ocupações (Fig. 5). No total, o comprimento de ninho mais usado foi 8cm,

responsável por 35% dos tubos, seguido por ninhos-armadilha de 6cm (28%), 9cm (19%) e 7cm (18%).

A análise comparando as quantidades usadas de cada comprimento de ninhos-armadilha mostrou que houve diferença na utilização dos quatro comprimentos, nos anos de 2010 (X^2=25,5; gl=3 e $p<0.05$), 2011(X^2=8,16; gl=3 e $p<0.05$), 2012 (X^2=50,69; gl=3 e $p<0.05$) e também quando todos os anos foram considerados juntos (X^2=39,48; gl=3 e $p<0.05$).

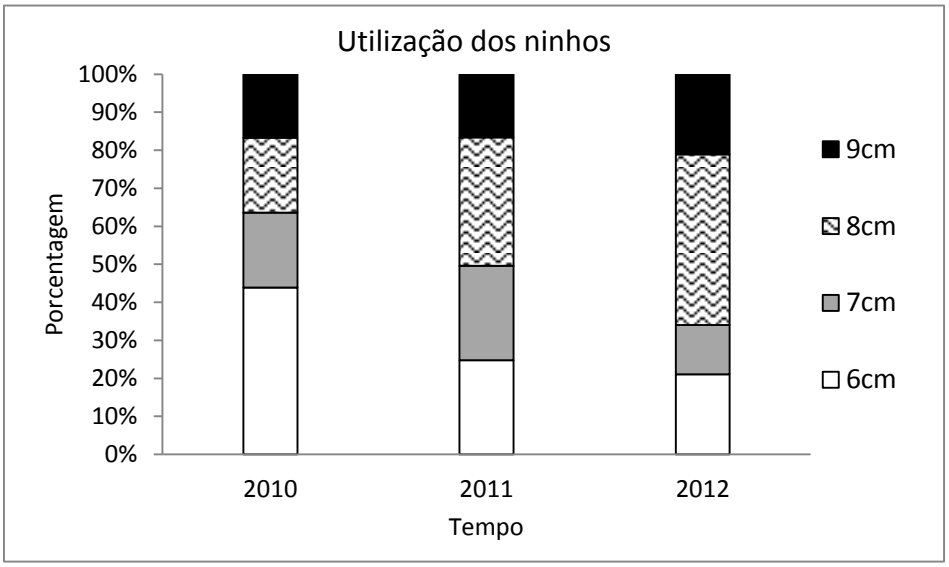


Figura 5. Percentual do número de ninhos-armadilha de diferentes comprimentos utilizados pelas fêmeas de *Centris analis* no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto. Nos períodos de setembro a dezembro de 2010, no ano de 2011 e no período de janeiro a outubro de 2012.

Os ninhos-armadilha de 6 e 7cm apresentaram no máximo quatro células, enquanto os ninhos de 8 e 9cm apresentaram seis células, uma vez cada, e cinco células por várias vezes (Tabela 2 e Figura 6).

Tabela 2 - Número de ninhos de *Centris analis* estabelecidos em ninhos-armadilha de diferentes comprimentos e número de células construídas em cada um deles, no período de setembro de 2010 a outubro de 2012, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

Número de células por ninho	Comprimento dos ninhos				
	6cm	7cm	8cm	9cm	Total
			2010		
1	10	4	12	7	33
2	18	11	6	4	39
3	25	5	3	5	38
4	5	6	1	2	14
5	-	-	4	4	8
Total	58	26	26	22	132
			2011		
1	11	11	21	6	49
2	13	5	14	3	35
3	9	14	8	3	34
4	3	6	4	10	23
5	-	-	1	2	3
6	-	-	1	-	1
Total	36	26	49	24	145
			2012		
1	10	5	8	4	27
2	17	5	28	17	67
3	16	9	24	5	54
4	4	10	28	10	52
5	-	-	12	10	22
6	-	-	-	1	1
Total	47	29	100	47	223
			Período do estudo (2010-2012)		
1	31	20	41	17	109
2	48	21	48	24	141
3	50	28	35	13	126
4	12	22	33	22	89
5	-	-	17	16	33
6	-	-	1	1	2
Total	141	91	175	93	500

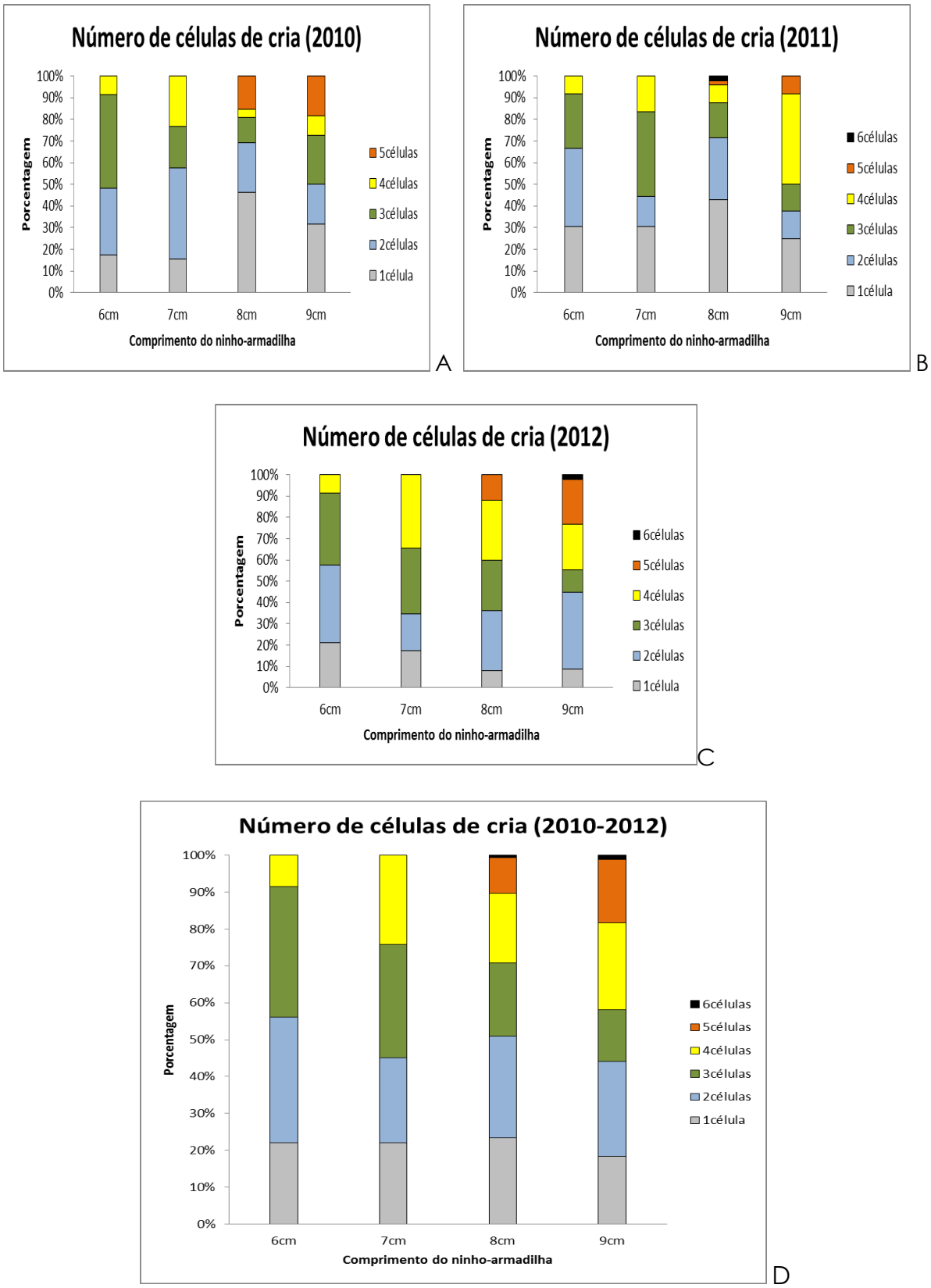


Figura 6. Distribuição percentual do número de células de cria de *Centris analis* construídas em ninhos-armadilha de diferentes comprimentos (6, 7, 8 e 9cm), no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de setembro de 2010 a outubro de 2012.

A análise estatística revelou não haver diferenças na quantidade de células construídas nos ninhos-armadilha dos quatro comprimentos utilizados no ano de 2010 ($H=3,19$; $gl=3$ e $p>0,05$). Porém, para os ninhos-armadilhas ocupados no ano de 2011 houve diferença significativa ($H=10,22$; $gl=3$ e $p<0,05$), indicada pelo método de Dunn, entre as quantidades de células nos ninhos com comprimentos 8 e 9cm; no entanto, não foram encontradas diferenças entre os números de células de cria quando comparados os valores observados nos ninhos-armadilha com comprimentos 6 e 9cm, e 7 e 8cm. Em 2012, também houve diferenças significativas entre os números de células construídas nos ninhos-armadilha de quatro comprimentos ($H=15,13$; $gl=3$ e $p<0,05$), e o método de Dunn apontou diferenças quando comparadas as quantidade de células nos ninhos com 6 e 9cm, e 6 e 8cm de comprimentos, mas não apontou diferenças entre os ninhos com 6 e 7cm e 7 e 9cm de comprimentos.

Quando todos os ninhos do estudo foram considerados, houve ocorrência de diferença significativa entre os números de células feitas nos ninhos ($H=13,31$; $gl=3$ e $p<0,05$), e o método de Dunn indicou diferença apenas quando comparados os ninhos com comprimentos de 6 e 9cm (Fig. 6D). O número de células de cria construídas por ninhos apresentou uma fraca correlação com o comprimento dos ninhos-armadilha ($r=0,15$; $p<0,005$ e $gl=500$).

4.3 Emergências e razão sexual

Das 1296 células de cria construídas nos 500 ninhos obtidos, houve emergência de 931 indivíduos de *C. analis*, 369 fêmeas e 562 machos. Os machos emergiram das células construídas mais próximo à entrada dos ninhos, e as fêmeas emergiram das primeiras células construídas, ou seja, das células localizadas mais próximo ao fundo dos ninhos.

Com exceção apenas dos meses de novembro/2010, setembro/2011, maio, junho, julho e agosto/2012, os machos emergiram sempre em maior

número do que as fêmeas a partir dos ninhos produzidos a cada mês durante o período de estudo (Fig. 7). A razão sexual resultante das emergências de machos e fêmeas a partir dos ninhos produzidos a cada mês foi sempre desviada para machos ou, pelo menos, não diferiu da razão 1♂: 1♀nos casos das exceções.

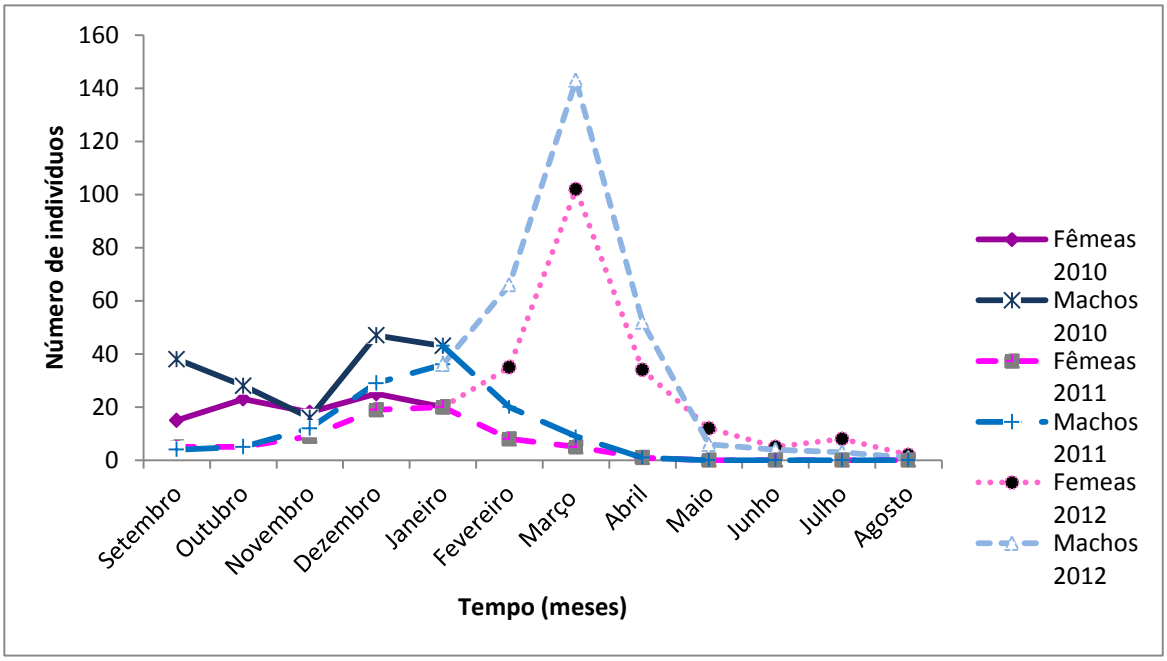


Figura 7. Número de machos e fêmeas produzidos a partir dos ninhos estabelecidos mensalmente por fêmeas de *Centris analis*, no período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

As análises feitas considerando o comprimento dos ninhos-armadilha e o ano em que foram estabelecidos revelaram que em 2010, os ninhos-armadilha com comprimentos de 6, 7 e 9 cm apresentaram razão sexual de 1 ♂:1 ♀ (6cm: X^2= 3,44; gl=1 e p=0,05; 7cm: X^2= 3,12; gl=1 e p=0,05; 9cm: X^2= 0,66; gl=1 e p=0,05) enquanto os ninhos com 8cm de comprimento tiveram razão sexual desviada para machos (X^2= 4,82; gl=1 e p <0,05).

Em 2011, apenas os ninhos estabelecidos em ninhos-armadilhas de 6 e 8cm de comprimento apresentaram razão sexual de 1 ♂:1 ♀ (6cm: X^2= 0,82, gl=1 e p=0,05; 8cm: X^2= 3,68; gl=1 e p=0,05), e aqueles com 7 e 9cm de

comprimento passaram a apresentar razão sexual desviada para machos (7cm: X^2= 5,12; gl=1 e p <0,05; 9cm: X^2= 4,9; gl=1 e p<0,05).

Em 2012, os ninhos de 6 cm continuaram a apresentar razão sexual de 1♂:1 ♀(X^2=0,72; gl=1 e p=0,05); aqueles com 9cm voltaram a apresentar razão de 1♂:1♀ (X^2= 1,14; gl=1 e p=0,05); e os ninhos com 7 e 8cm de comprimento apresentaram razão sexual desviada para machos (7cm: X^2= 7,88; gl=1 e p < 0,05; 8cm: X^2= 10,08; gl=1 e p < 0,05).

No entanto, se os ninhos obtidos durante todo o estudo forem considerados juntos, os quatro comprimentos de ninhos-armadilha mostraram razão sexual desviada para machos (6cm: X^2= 4,58; gl=1 e p < 0,05; 7cm: X^2= 15,96; gl=1 e p<0,05; 8cm: X^2= 18,3; gl=1 e p<0,05; 9cm: X^2= 4,74, gl=1 e p<0,05).

4.4 Mortalidade dos imaturos

A perda de imaturos ocorreu pela ação de três fatores: parasitismo, possível ataques de fungos e por outros fatores, que serão denominados como causas desconhecidas. Os parasitas foram de três gêneros: *Leucospis* sp. (Hymenoptera, Leucospidae), *Coelioxys* sp. (Hymenoptera: Megachilidae) e *Anthrax* sp. (Diptera: Bombyliidae).

Das 1296 células de cria construídas nos 500 ninhos obtidos, ocorreu a emergência de 100 indivíduos do gênero *Leucospis* (7.7% das células), 55 indivíduos do gênero *Coelioxys* (4,2%) e três indivíduos de *Anthrax* sp. (0,1%), correspondendo a um total de 12 % de células parasitadas. A taxa de mortalidade imposta por *Leucospis* sp. (7,7%) foi significantemente maior do que aquela imposta por *Coelioxys* sp. (4.2%) (X^2 = 13,1; p <0,05). Emergências de *Leucospis* sp. ocorreram durante 10 meses, mas foram concentradas principalmente em dezembro/2010, janeiro e fevereiro/2011 e março/2012 (Fig. 8). Indivíduos de *Coelioxys* sp. emergiram também durante 10 meses com as maiores frequências ocorrendo em dezembro/2010 e fevereiro/2011

(Fig. 9); enquanto os dois indivíduos de *Anthrax* sp. emergiram de ninhos estabelecidos em fevereiro/2011, março e abril/2012.

Além da perda dos imaturos devido ao ataque dos parasitas, outros 107 imaturos foram provavelmente perdidos pela ação de fungos (8,2% do total de células) e 100 pela ação de causas desconhecidas (7,7% do total de células) perfazendo um total de 15,9% do total de células. A mortalidade imposta pelos fungos não diferiu significantemente daquela importa pelas causas desconhecidas ($X^2 = 0,23$; $p > 0,05$). Os fungos mataram imaturos em ninhos construídos em 16 meses e as causas desconhecidas foram responsáveis pela mortalidade de imaturos presentes em ninhos estabelecidos em 17 meses. As maiores frequências de mortalidade ocasionada pelos fungos foram observadas em dezembro/2010, janeiro e fevereiro/2011 e março, abril e maio/2012 (Fig. 10), enquanto a mortalidade devido às causas desconhecidas ocorreu principalmente nos meses de dezembro/2010, janeiro/2011, março e junho/2012 (Fig. 11).

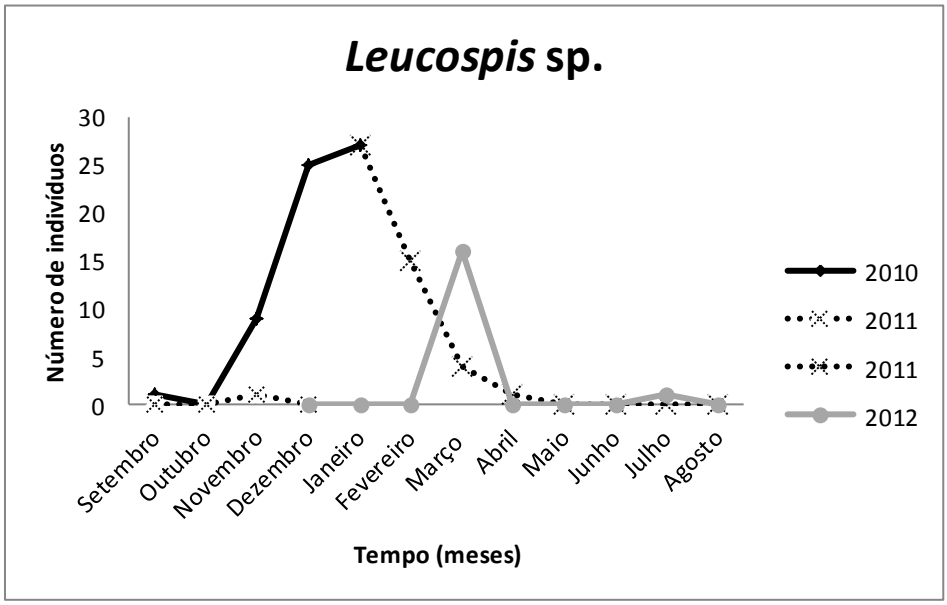


Figura 8. Frequencia mensal da emergência do parasita *Leucospis* sp. a partir dos ninhos de *Centris analis* estabelecidos mensalmente durante o período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no campus da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

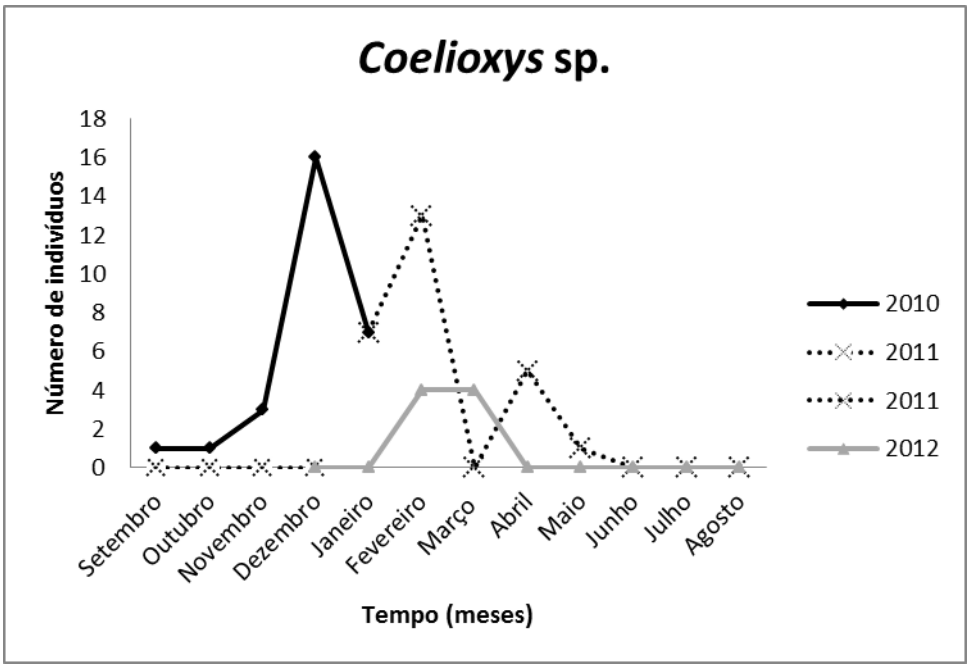


Figura 9. Frequencia mensal da emergência do parasita *Coelioxys* sp. a partir dos ninhos de *Centris analis* estabelecidos mensalmente durante o período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no campus da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

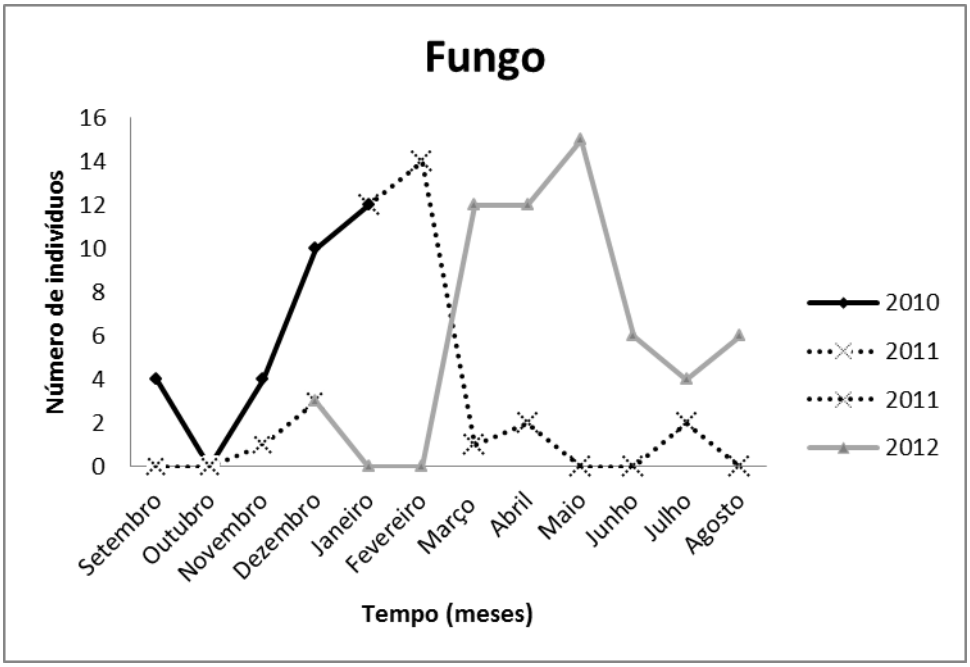


Figura 10. Frequencia mensal da perda de imaturos provavelmente pela ação de fungos a partir dos ninhos de *Centris analis* estabelecidos mensalmente durante o período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no campus da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

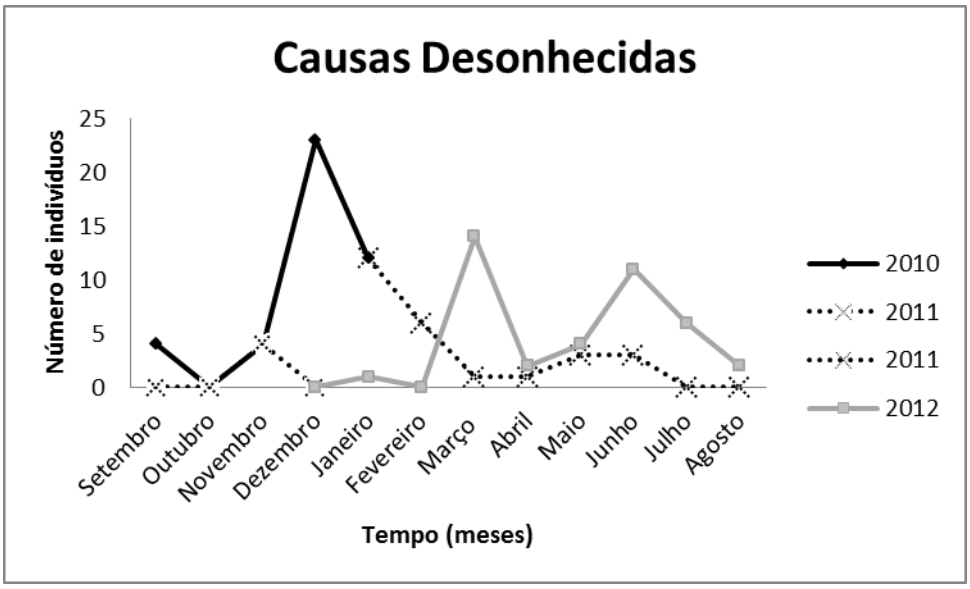


Figura 11. Frequencia mensal da perda de imaturos pela ação de causas desconhecidas a partir dos ninhos de *Centris analis* estabelecidos mensalmente durante o período de setembro de 2010 a agosto de 2012, no campus da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

A taxa de mortalidade dos imaturos pela ação dos parasitas (12%) não diferiu significantemente daquela produzida pela ação de fungos e causas desconhecidas, agrupadas, (16%) ($X^2 = 0,51$; $p > 0,05$).

4.5 Comportamentos apresentados pelas fêmeas de *Centris analis* durante as atividades de nidificação

No período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011, fêmeas de *C. analis* (n=15 fêmeas) foram monitoradas em suas atividades de forma a reunir informações para se estabelecer um padrão comportamental de nidificação para a espécie.

Seleção do local para nidificação e partição celular: para iniciar suas atividades reprodutivas, a fêmea procura uma cavidade adequada entrando e saindo de vários ninhos-armadilha (n=39 ninhos); após selecionar um deles, a fêmea começa a trazer material vegetal, como serragem, para a construção de uma partição celular; o número de voos necessários para a

coleta do material variou de 8 a 15 (n=40 partições celulares) (Fig. 12) e essas voos duraram de 1 a 38 minutos, com média de 7,48 ±6min (n=725 voos) (Fig. 13).

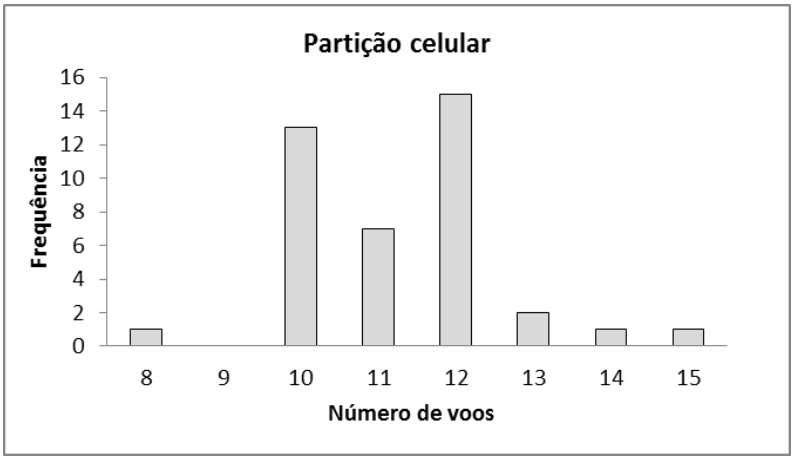


Figura 12. Número de voos necessários para a coleta de material para a construção de uma partição celular pelas fêmeas de *Centris analis*, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

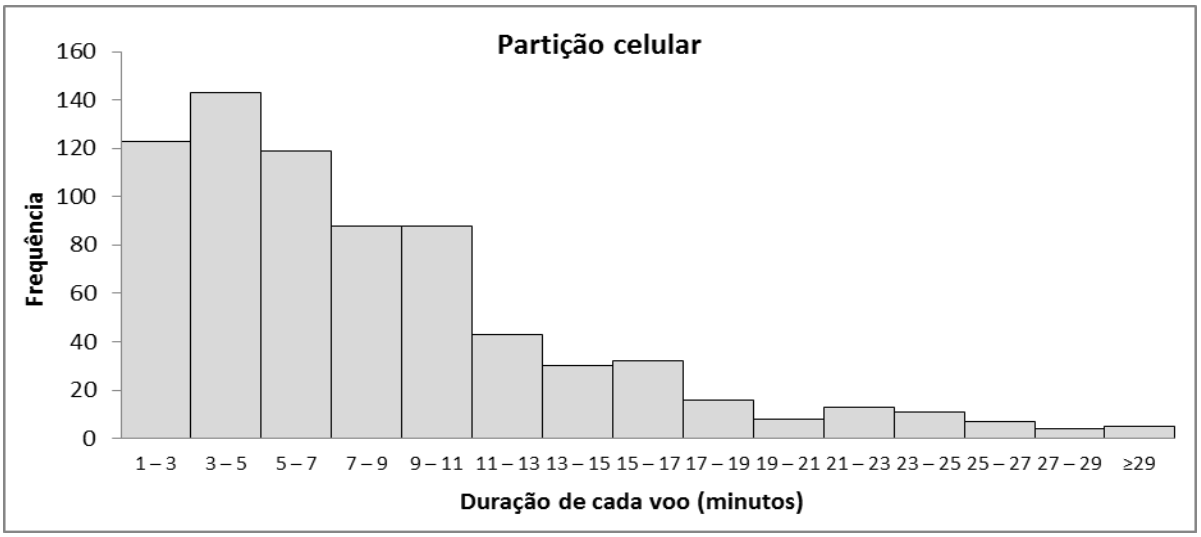


Figura 13. Duração (em minutos) dos voos das fêmeas de *Centris analis* para coletar material vegetal para a construção de uma partição celular, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

Aprovisionamento das células: cada célula foi aprovisionada primeiramente com pólen; esse aprovisionamento era completado com a realização de 4 a 8 voos (n=35 células) (Fig. 14), com duração variando de 3 a 36 minutos, com

média de 11 ± 7min (n=205 voos) (Fig. 15); em seguida, a célula recebia néctar, o qual foi coletado em sua totalidade a partir de 4 a 9 voos (n=38 células) (Fig. 16), com a duração deles variando de 1 a 30 minutos e uma média de 6,24 ±4,6min (n=248 voos) (Fig. 17).

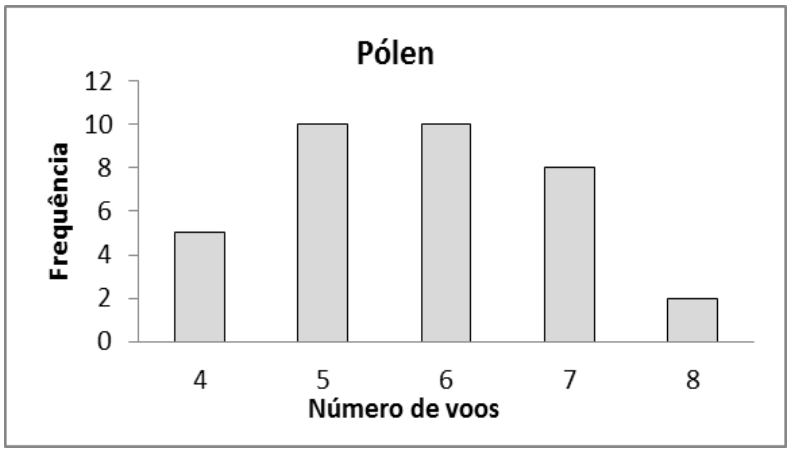


Figura 14. Número de voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de pólen para aprovisionar uma célula de cria, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

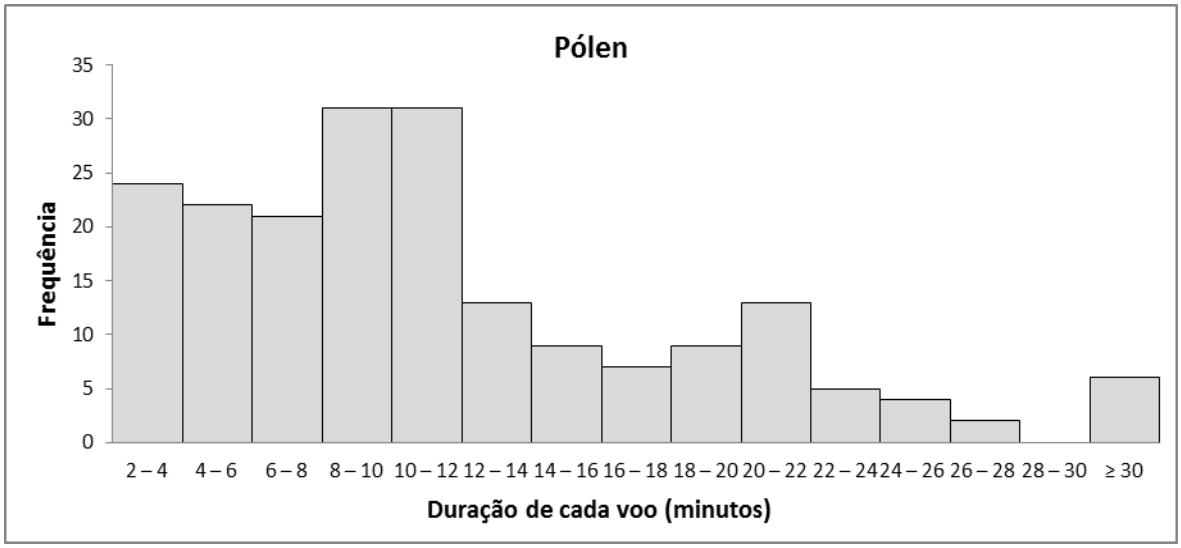


Figura 15. Duração (em minutos) dos voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de pólen para aprovisionar uma célula de cria, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

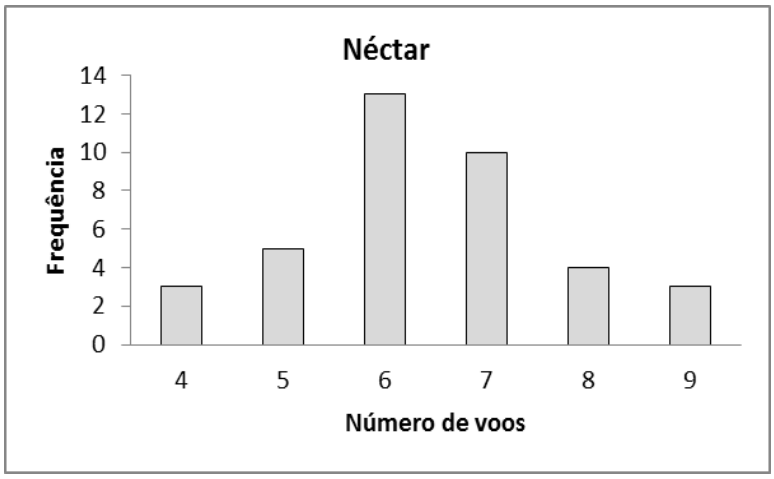


Figura 16. Número de voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de néctar para aprovisionar uma célula de cria, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

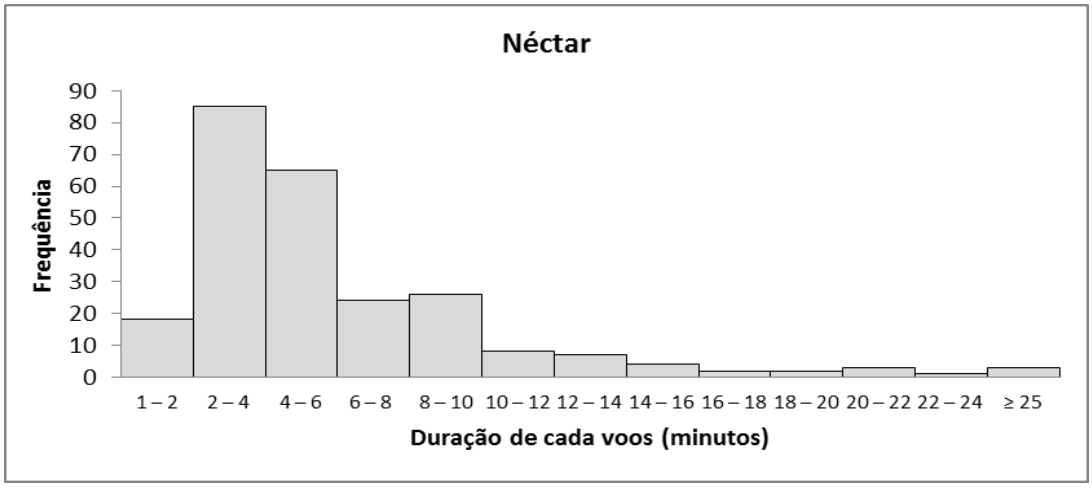


Figura 17. Duração (em minutos) dos voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de néctar para aprovisionar uma célula de cria, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

Oviposição e fechamento do ninho: logo após a deposição da última parcela de néctar, a fêmea, com a cabeça voltada para a entrada do ninho, se afasta da entrada até o interior da célula aprovisionada e realiza a oviposição; ao termino desta, a fêmea inicia a construção da partição celular que fechará a célula recém ovipositada e servirá de fundo para a próxima célula a ser aprovisionada; para construir a partição celular e completar as demais células a serem feitas naquela cavidade, a fêmea repetirá os mesmos comportamentos apresentados durante a construção, aprovisionamento, oviposição e operculação da primeira célula.

Com a última célula de cria terminada, é construída a parede de fechamento do ninho, deixando um espaço entre a última célula de cria e o fechamento, chamado de célula vestibular. A parede de fechamento é semelhante a uma partição celular, no entanto o fechamento recebe um revestimento de óleo, que é concluído com o material coletado a partir de 1 a 5 voos (n=25 ninhos) (Fig. 18) com duração variando de 1 a 64 minutos de duração, e média de 12 ± 10 min (n=81 voos) (Fig. 19). Em sete ninhos também foi observada a deposição de óleo na partição celular da última célula de cria. Nesses casos, foram feitos 1 a 3 voos para revestir a partição celular.

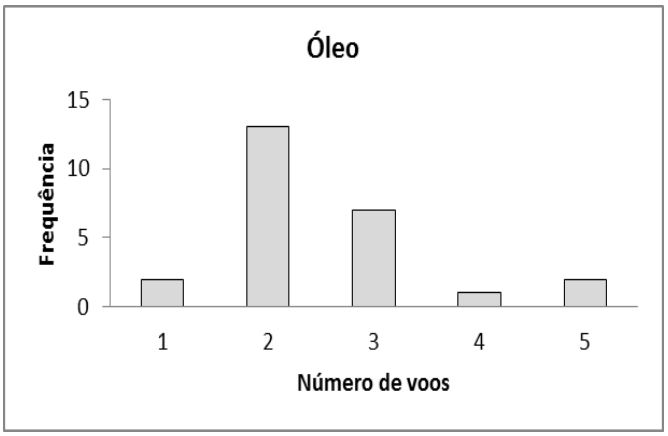


Figura 18. Número de voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de óleo usado para revestir externamente a parede de fechamento de um ninho, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

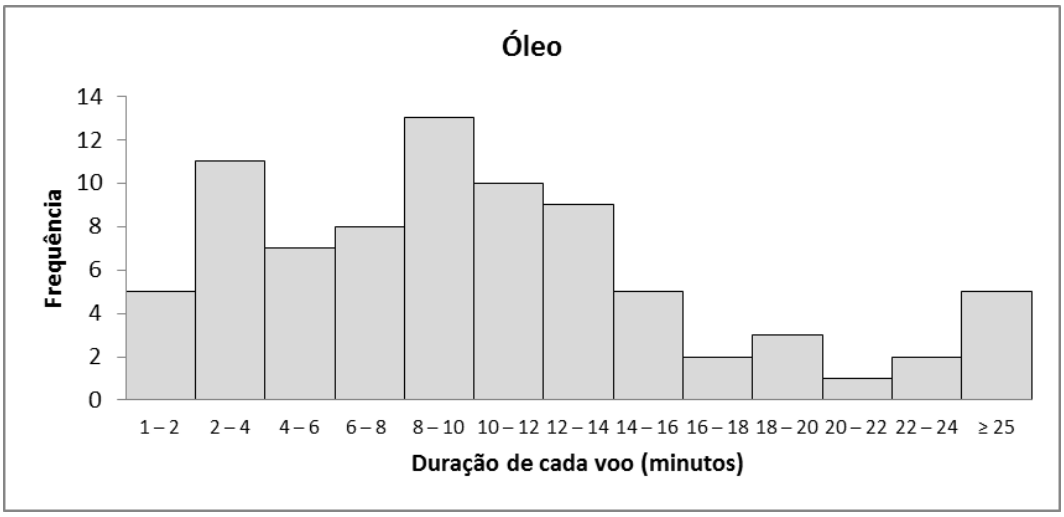


Figura 19. Duração (em minutos) dos voos das fêmeas de *Centris analis* para a coleta de óleo usado para revestir externamente a parede de fechamento de um ninho, no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, no período de outubro de 2010 a fevereiro de 2011.

4.6 Monitoramento das fêmeas em atividades de nidificação e identificação das fêmeas parasitadas.

De fevereiro a abril de 2012, 28 fêmeas foram marcadas e monitoradas em suas atividades de nidificação. Essas 28 fêmeas foram vistas no local de estudo de sete a 24 dias, construindo de um a seis ninhos, que resultaram em, no mínimo, duas células e, no máximo, 20 células por fêmea. O tempo de atividades das fêmeas não foi correlacionado nem com o número de ninhos construídos ($r = 0,133$; $p > 0,05$), nem com o número de células aprovisionadas ($r = 0,010$; $p > 0,05$). Por outro lado, o número de ninhos construídos por cada fêmea foi significativamente correlacionado com o número de células aprovisionadas ($r = 0,853$; $p < 0.05$) O número máximo de fêmeas em uma prole foi seis e o número máximo de machos foi 14 (Tabela 3).

Tabela 3 - Fêmeas de *Centris analis* monitoradas, de fevereiro a abril de 2012, número de dias que permaneceram em atividade no local de estudo, número de ninhos construídos por cada fêmea, número de células de cria das quais emergiram fêmeas e machos de *C. analis* ou parasitas e número de células com imaturos mortos.

Número da fêmea	Dias de atividade	Ninhos fundados	Total de células	Células com fêmeas	Células com machos	Células parasitadas	Células com imaturos mortos
1	13	6	20	6	14	-	-
2	**19**	**5**	**16**	**6**	**9**	**1**	**-**
3	**12**	**4**	**9**	**1**	**8**	**-**	**-**
4	13	2	4	3	1	-	-
5	17	3	7	3	4	-	-
6	20	4	14	6	7	-	1
7	23	2	3	2	1	-	-
8	13	2	5	2	1	-	2
9	9	2	4	2	1	1	-
10	13	4	11	6	5	-	-
11	8	2	5	2	3	-	-
12	9	3	5	2	3	-	-
13	10	2	7	3	4	-	-
14	13	3	9	2	5	-	2
15	13	3	8	2	4	1	1
16	24	2	7	1	4	-	2
17	7	2	7	3	4	-	-
18	12	4	8	3	1	1	3
19	6	2	10	3	6	1	-
20	11	3	8	2	5	-	1
21	15	3	8	5	1	-	2
22	15	2	4	1	2	-	1
23	7	2	5	2	3	-	-
24	21	4	9	3	2	-	4
25	22	2	4	1	1	-	2
26	**12**	**2**	**5**	**1**	**4**	**-**	**-**
27	**16**	**1**	**2**	**2**	**-**	**-**	**-**
28	**9**	**2**	**3**	**1**	**2**	**-**	**-**

Dessas 28 fêmeas monitoradas, cinco delas apresentaram comportamentos que não foram observados nas demais. Essas fêmeas, também, entravam e permaneciam nos ninhos-armadilha desocupados, num comportamento semelhante àquele quando elas estão procurando uma nova cavidade para construir um ninho. Além delas não iniciarem a construção de ninhos, elas podiam sair para o campo e retornar com algum material usado nos comportamentos considerados atípicos, ou voltavam para um ninho-armadilha vazio.

Três daquelas fêmeas foram coletadas após realizarem depósitos adicionais de óleo em ninhos que haviam sido fechados em dias anteriores, fato esse que normalmente não ocorre, pois habitualmente os ninhos recebem depósitos de óleo apenas durante o fechamento, e não mais nos dias seguintes (Fig. 20). Uma das três fêmeas construiu cinco ninhos, sendo 16 células de cria no total, passou um dia sem ser vista em atividade de nidificação e nos dois dias seguintes trouxe apenas óleo depositando-o em quatro ninhos diferentes, um ninho dela e três ninhos fechados por outra fêmea. Imediatamente após essa observação a fêmea foi coleta e dissecada. Essa abelha foi monitorada por 19 dias. Uma segunda fêmea, após construir dois ninhos, sendo cinco células de cria no total, foi observada no dia seguinte ao fechamento do seu último ninho, trazendo apenas óleo e depositando-o em seus próprios ninhos, quando foi coletada para dissecção. Essa fêmea foi monitorada por 12 dias. A terceira destas fêmeas foi vista construindo dois ninhos, sendo três células de cria no total. Nos dois dias seguintes, ela permaneceu sem atividades e, em seguida, passou a trazer óleo para depositar em um dos seus ninhos, até ser coletada para dissecção. Essa abelha foi monitorada por nove dias.

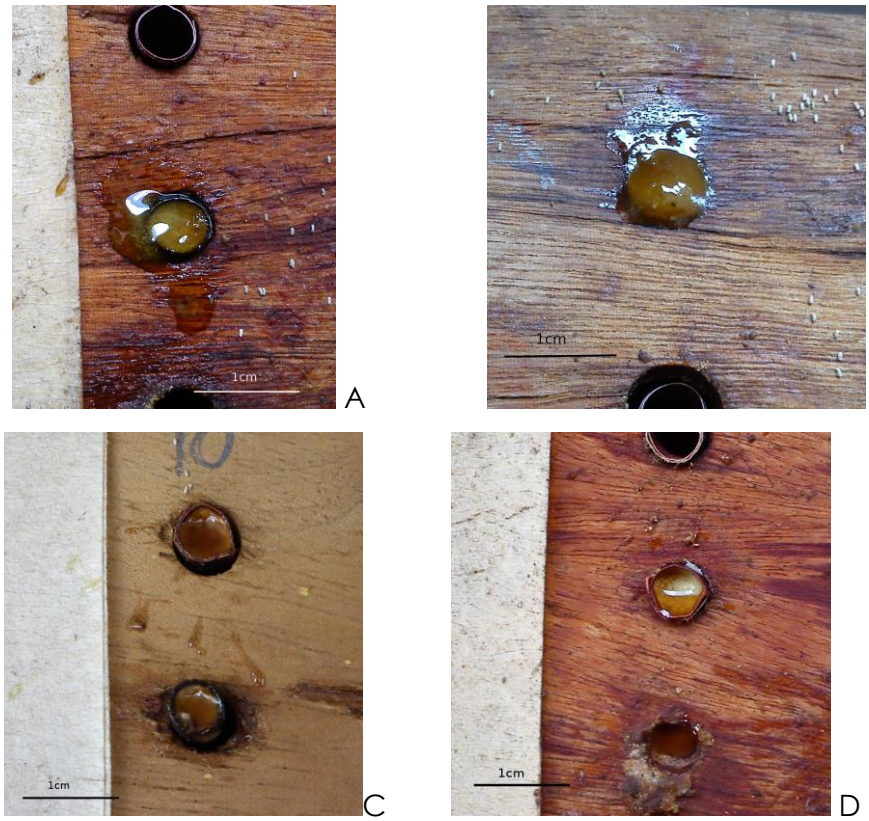


Figura 20. Ninhos de *Centris analis* terminados no *campus* da Univerisidade de São Paulo – Ribeirão Preto, mostrando a cobertura de óleo no fechamento. Em A e B os ninhos receberam deposições adicionais de óleo dias após suas conclusões, atividade considerada como alterada pois normalmente os ninhos recebem óleo apenas durante a sua conclusão, como mostrado em C e D, e depois são abandonados.

As outras duas fêmeas foram coletadas após terminarem um falso fechamento, ou seja, escolheram ninhos-armadilha vazios e fecharam os orifícios de entrada com serragem e depósitos óleo da mesma forma que um ninho com células de cria é fechado. A primeira dessas fêmeas coletadas construiu quatro ninhos, perfazendo nove células de cria no total, depois fez um falso fechamento e no dia seguinte fechou outro ninho sem células de cria, quando foi coletada para dissecção. Essa fêmea foi monitorada por 12 dias. A segunda fêmea foi marcada no dia de sua emergência, mas não foi vista no local de estudo por 13 dias, até que foi vista iniciando a construção de um ninho com duas células de cria, e no dia seguinte fez um falso fechamento, sendo então coletada para dissecção. Essa abelha foi morta com 16 dias de vida. Todas as cinco fêmeas dissecadas havia sido atacadas

por conopideos e apresentavam uma larva do parasitoide no interior do abdômen (Figs. 21 e 22).

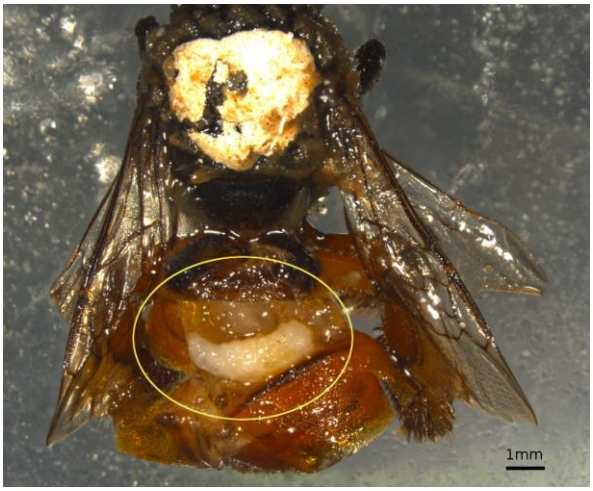


Figura 21. Fêmea de *Centris analis* dissecada após apresentar atividades diferentes daquelas consideradas como padrão, durante o período de nidificação, contendo uma larva de conopideo no interior de seu abdômen.

Figura 22. Larvas de conopideos encontradas no interior do abdômen de fêmeas de *Centris analis* que apresentaram, durante as atividades de nidificação, comportamentos diferentes daqueles considerados como padrão.

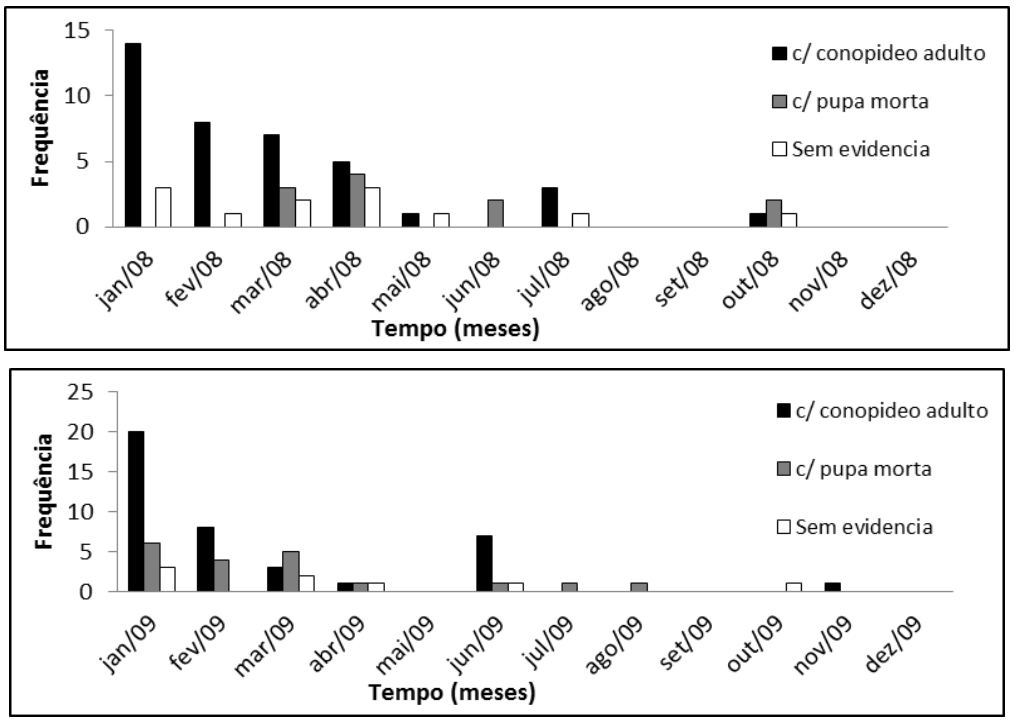
4.7 Mortalidade de adultos de *Centris analis* na área de nidificação

Foram encontrados 186 adultos de *C. analis* mortos no local de estudo e proximidades durante o período de janeiro de 2008 a setembro de 2012;

deste total, 146 indivíduos eram fêmeas e 40 eram machos. Os indivíduos estavam no interior de ninhos-armadilha desocupados e todos estavam posicionados com a cabeça voltada para o fundo do ninho-armadilha.

Em seis ocasiões mais de uma abelha foi encontrada morta no mesmo ninho-armadilha. Em três desses casos, havia duas fêmeas no mesmo tubo; um ninho-armadilha apresentou dois machos; três fêmeas foram encontradas em outro ninho-armadilha e em uma das ocasiões havia quatro fêmeas no mesmo tubo.

As maiores frequências de indivíduos mortos ocorreram nos anos de 2008 e 2009, com 62 e 67 indivíduos, respectivamente (Fig. 23). Janeiro de 2008 e 2009, março de 2010, janeiro e fevereiro de 2011 e fevereiro de 2012 foram os meses com os maiores números de indivíduos encontrados mortos nos ninhos-armadilha. As porcentagens de parasitismo desses adultos de *C. analis* variaram de 55%, observada em 2010, a 88% ocorrido em 2009 (Fig. 23), e essas taxas foram resultantes não só da emergência dos conopideos como também pela presença de pupas mortas no abdômen das abelhas.



Continua.....

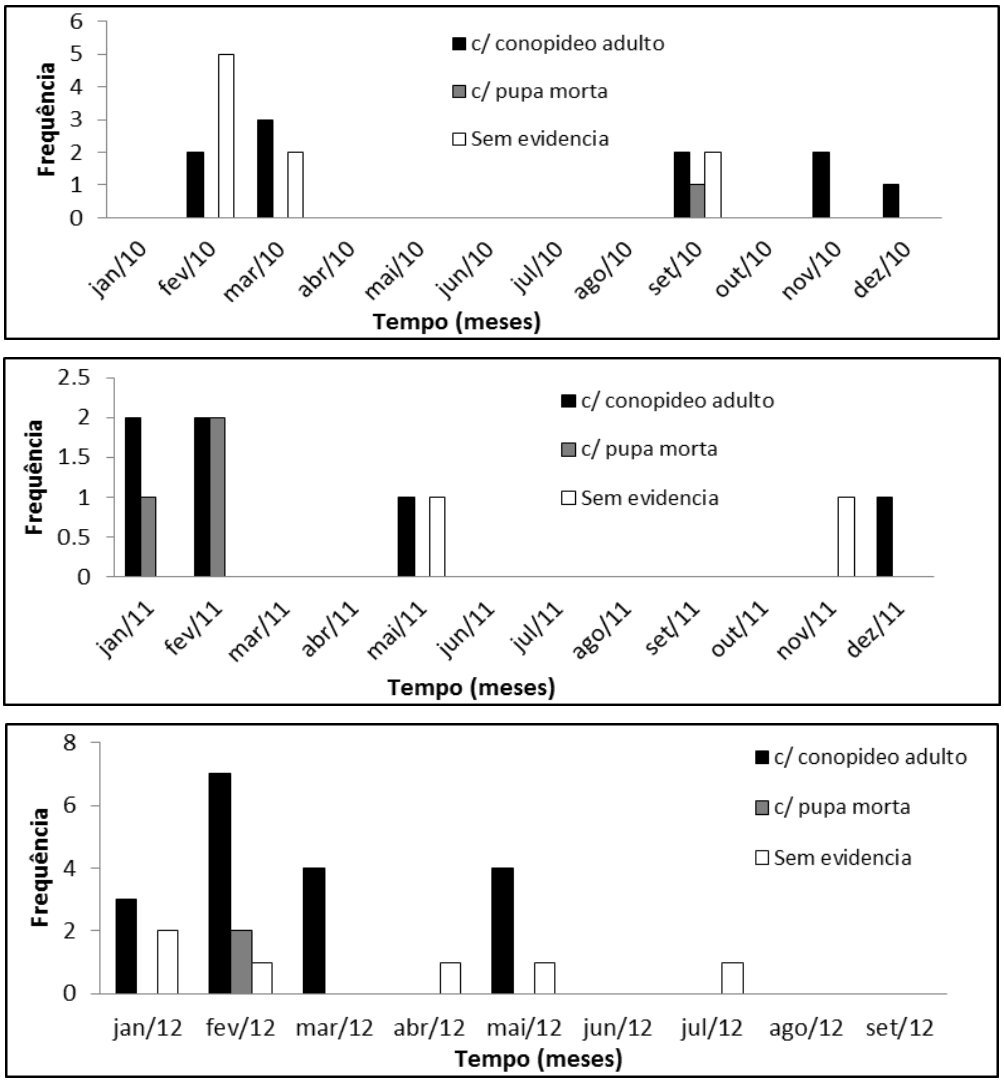


Figura 23. Número de indivíduos de *Centris analis* encontrados mortos no interior de ninhos-armadilha desocupados no *campus* da Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, de janeiro de 2008 a setembro de 2012. Em preto, abelhas de onde houve emergência de conopideos; em cinza, abelhas que tinham pupas mortas de conopideo em seu abdômen; e em branco, abelhas sem evidências de terem sido parasitadas.

As pupas mortas se encontravam dentro de casulos, os quais ocuparam praticamente todo o espaço abdominal do hospedeiro *C. analis* (Fig. 24). Esses casulos possuem formato oval e coloração castanha, também apresentam dois espiráculos posteriores com coloração mais escura (Fig. 25). Os conopideos emergem através da parte anterior do abdômen de *C. analis*, onde deixam uma abertura.

Figura 24. Fêmea de *Centris analis* encontrada morta dentro de um ninho-armadilha desocupado com o abdômen aberto, mostrando um casulo de conopideo pertencente ao gênero *Physocephala*.

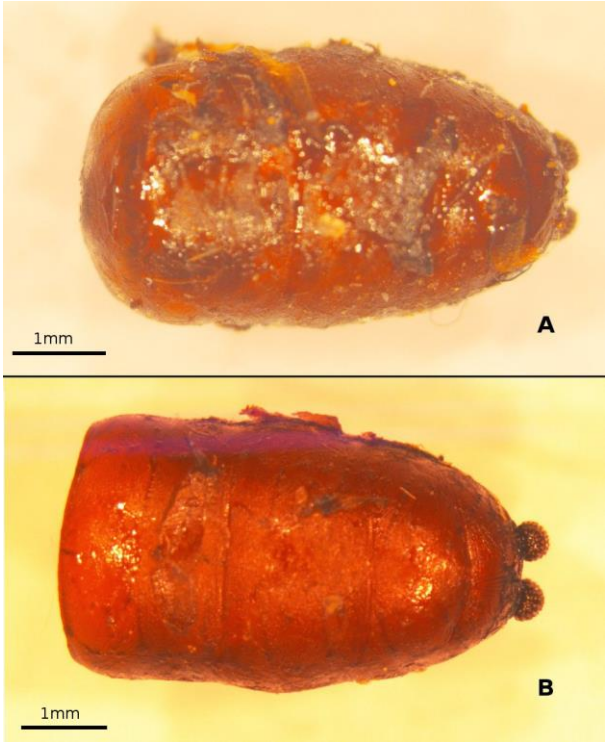


Figura 25. Casulos de conopideos retiradas de abelhas *Centris analis* que foram encontradas mortas dentro de ninhos-armadilha desocupados. A) Casulo fechado, de onde não houve emergência do adulto do gênero *Physocephala*. B) Casulo aberto após a emergência de um conopideo da espécie *Physocephala soror*.

Dos 113 exemplares de conopideos obtidos foram identificados representantes de nove espécies de *Physocephala*: 25 *P. soror*, 17 *P. bennetti*, 14 *P. spheniformis*, 12 *P. bipunctata* (Fig. 26), 12 *P. aurifrons*, 8 *P. inhabilis,* 6 *P. rufithorax* (Fig. 27), 3 *P. cayennensis*, 4 *Physocephala* sp. e 12 indivíduos não foram identificados por não estarem em condições apropriadas (Tabela 4).

Exemplares de *P. rufithorax* e *P. bipunctata* foram encontrados apenas nos anos de 2008 e 2009, aqueles de *P. cayennensis* apenas em 2008 e 2011, enquanto as demais espécies tiveram representantes em três ou quatro anos.

Os casulos pertencentes às três espécies mais abundantes, *P. soror* (Fig. 25 B), *P. bennetti* e *P. spheniformis*, apresentaram as mesmas medidas, comprimento variando de 0,4 a 0,5cm e largura de 0,3cm.

Tabela 4 - Número de fêmeas e machos de espécies de *Physocephala*, emergidos de fêmeas e machos de *Centris analis* encontrados mortos na área de nidificação, no *campus* da Universidade de São Paulo – Ribeirão Preto, no período de janeiro de 2008 a setembro de 2012.

Espécie	Fêmeas	Machos	Total
Physocephala soror	10	15	25
P. bennetti	10	7	17
P. spheniformis	6	8	14
P. bipunctata	7	5	12
P. aurifrons	7	5	12
P. inhabilis	7	1	8
P. rufithorax	2	4	6
P. cayennensis	3	-	3
Physocephala sp.	4	-	4
Total	56	45	101

Figura 26. Femêa de *Physocephala bipunctata*, emergida de um *Centris analis* na Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

Figura 27. Macho de *Physocephala rufithorax*, emergido de um *Centris analis* na Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto.

Um ninho-armadilha de uma área próxima ao local de estudo foi aberto e apresentou falso fechamento, não havia células de cria nele, no entanto havia uma fêmea de *C. analis* morta dentro desse ninho além de um conopideo, que ao emergir não conseguiu abrir o falso fechamento e morreu.

Um dos ninhos-armadilha ocupado com um ninho construído por uma fêmea, possuía no fundo dele outra fêmea de *C. analis* morta. Essa fêmea tinha sido parasitada, mas o conopideo morreu no estágio de pupa.

Durante as observações realizadas em flores próximas ao local de estudo, fêmeas de *C. analis* foram vistas visitando flores de *M. emarginata* e *T. stans*, mas não foi possível observar conopideos e como as abelhas são parasitadas por eles.

5. Discussão

5.1 Fenologia da nidificação

Populações de insetos geralmente experimentam grandes flutuações anuais no tamanho populacional, originadas a partir da variação natural do crescimento populacional e, algumas vezes, de erros de medidas nas estimativas populacionais (Schultz & Hammond, 2003). As populações de abelhas não são exceções, exibindo considerável variação espaço-temporal em abundância (Eltz, 2004; Tylianakis *et al*., 2005; Petanidou *et al.*, 2008). A sazonalidade e as flutuações nas frequências anuais em insetos são características populacionais causadas por fatores climáticos e disponibilidade de recursos (Young, 1982; Tommasi *et al*., 2004; Oerteli *et al*., 2005) e têm sido reportadas por vários autores trabalhando com abelhas solitárias ocupando ninhos-armadilha (Camillo *et al*., 1995; Pereira *et al*., 1999; Viana *et al.,* 2001; Gazola & Garófalo 2003; Aguiar & Garófalo 2004; Aguiar *et al*., 2005; Thiele, 2005; Mesquita & Augusto, 2011; Alonso *et al*., 2012). A sazonalidade apresentada por *C. analis* e documentada neste estudo foi similar àquela relatada por Gazola e Garófalo (2003) e por Alonso e colaboradores (2012), além de como também aqui observado, foi relacionada às condições climáticas que, por sua vez devem também estar associadas aos períodos de florescimento das plantas utilizadas pelas abelhas. Maiores frequências de nidificação na estação quente/chuvosa, como observado no presente trabalho, foram também reportados por Gazola e Garófalo (2003) e por Alonso e colaboradores (2012) em trabalhos anteriores com *C. analis* realizados no *campus* da USP, Ribeirão Preto, por Morato e colaboradores (1999) que trabalharam com algumas espécies de *Centris* próximo à Manaus, AM, por Aguiar e Garófalo (2004) trabalhando com *C. tarsata* em duas áreas na Bahia, por Thiele (2005) trabalhando com várias espécies de *Centris* na Costa Rica, Drummond e colaboradores (2008) trabalhando com *Centris terminata* em Salvador, BA, e por Mesquita e

Augusto (2011) trabalhando com algumas espécies de abelhas, entre elas *C. analis,* em áreas do cerrado no Triangulo Mineiro, MG. Certamente, é na estação chuvosa ou quente/chuvosa que aquelas espécies de abelhas devem encontrar recursos em abundância para propiciar o crescimento populacional.

5.2 Ocupação dos ninhos-armadilha e número de células por ninho

A disponibilidade e tamanho das cavidades usadas por fêmeas de abelhas e vespas solitárias que nidificam em cavidades preexistentes variam no tempo e no espaço, dentro do complexo ambiente onde elas vivem (Morato & Martins, 2006; Danks, 1971; Budriene *et al,* 2004). Assim, o uso ótimo dos recursos de nidificação é crucial para aquelas espécies e elas deveriam se comportar de maneira a maximizar seus "fitness" sob quaisquer condições (Michener & Lange, 1958; Parker, 1986; Polidori *et al*, 2011). Estudos reportando preferências pelas fêmeas por ninhos-armadilha de diferentes comprimentos e mesmo diâmetro são raros. Em um deles, Bosch (1994a) reportou que fêmeas de *Osmia cornuta* (Megachilidae) utilizaram os ninhos-armadilha mais curtos em frequências menores do que os ninhos maiores e que os três maiores ninhos-armadilha foram ocupados nas mesmas frequências. Para a vespa *Ancistrocerus gazella* (Eumeninae), as fêmeas ocuparam os diferentes ninhos-armadilha nas mesmas proporções (Wearing & Harris, 1999). Alonso e colaboradores (2012) trabalhando com ninhos-armadilha com os comprimentos de 5,5, 6,0, 6,5 e 7,0cm reportaram que apenas no *campus* da USP, Ribeirão Preto, as fêmeas de *C. analis* apresentaram uma ocupação preferencial pelos ninhos de menor comprimento enquanto nas duas outras áreas estudadas, os ninhos-armadilha foram ocupados em frequências similares. No presente estudo, ao contrário do reportado por Alonso e colaboradores (2012), as fêmeas mudaram de uma preferência pelos ninhos-armadilha menores, durante as atividades de nidificação em 2010, para os ninhos-armadilha de 8cm,

durante o período de reprodução em 2011 e 2012. É interessante ressaltar que embora não sendo os mais ocupados em nenhum dos momentos avaliados, as frequências de nidificação nos ninhos-armadilha com 9cm de comprimento foram gradativamente aumentando enquanto aquelas dos ninhos-armadilha menores, mesmo tendo diminuído, mantiveram taxas de ocupação relativamente altas.

Um dos motivos para as fêmeas de *C. analis* escolherem o comprimento do ninho-armadilha que irão ocupar pode ser o número de células de cria que cada comprimento pode comportar. Embora a correlação entre comprimento do ninho-armadilha e número de células de cria tenha sido significativa, o baixo valor de r indica uma relação relativamente fraca entre as duas variáveis. Independente dessa correlação, os dois maiores ninhos-armadilha foram os que comportaram maiores números de células de cria. É razoável imaginar que construindo mais células de cria em uma mesma cavidade, a fêmea gastaria menos tempo e energia coletando material, pois construiria um fechamento para um número maior de células e passaria menos tempo procurando uma nova cavidade. Assim seria mais econômico construir ninhos em cavidades com 8 ou 9cm de comprimento, porem é preciso considerar outros fatores que possam influenciar a quantidade de células de cria que uma fêmea irá construir em uma cavidade. Entre esses fatores podem ser destacados as mudanças na qualidade ou quantidade de recursos disponíveis ao longo da estação reprodutiva e o declínio da capacidade de forrageamento das fêmeas mais velhas, conforme reportado por Torchio e Tepedino (1980), para *Osmia lignaria propinqua*, e por Bosch (1994a), para *Osmia cornuta*, que poderiam explicar o motivo de tantos ninhos-armadilha de 8 e 9cm de comprimento apresentarem apenas uma ou duas células, principalmente no ano de 2011, quando as condições climáticas não se mostraram favoráveis. Outros fatores que têm sido reportados como influenciando a escolha da cavidade ou o número de células em uma cavidade seriam as presenças de parasitas e predadores na área de nidificação e suas ações em ninhos sendo

aprovisionados (Rust, 1998; Seidelmann, 2006); no caso de *C. analis* o principal parasita atacando os ninhos foi *Leucospis* sp., o qual teve alta incidência no final de 2010 e começo de 2011, diminuindo em 2012, sendo que houve um grande número de ninhos com poucas células no período de 2010 a 2011.

5.3 Emergências e Razão Sexual

A emergência dos machos antes das fêmeas, chamada de protandria, já foi relatada para *C. analis* (Vieira de Jesus & Garófalo, 2000; Gazola & Garófalo, 2003; Alonso *et al*., 2012) e é característica de várias espécies de abelhas e vespas solitárias (Rozen & Buchmann, 1990; Morato *et al*., 1999; Pereira *et al*., 1999).

Considerando os dados obtidos de 2010 a 2012, nesse estudo, e outros trabalhos realizados com *C. analis* (Viera de Jesus & Garófalo, 2000; Couto & Camilo, 2007; Alonso *et al.*, 2012) é possível perceber uma tendência para maior quantidade de machos nos ninhos, de forma que em certos períodos observa-se razão sexual desviada para machos, mas em outros períodos não há diferença significativa entre a quantidade de machos e fêmeas, quando os ninhos-armadilha apresentam de 6 a 9cm de comprimento. Esse número de machos sendo gerado pode ser resultado da disponibilidade de alimentos, pois esse é um fator importante e capaz de alterar a razão sexual da progênie de abelhas e vespas que nidificam em ninhos-armadilha (Torchio & Tepedino, 1980; Frank, 1995; Strohm & Linsenmair, 1997; Seidelmann, 2006).

No trabalho de Vieira de Jesus e Garófalo (2000) foi verificado que a produção de um macho requer menor quantidade de pólen, sendo então o sexo menos dispendioso de *C. analis*. Como as abelhas são capazes de determinar o sexo de sua prole sem nenhum custo (Seidelmann, 2006) e as fêmeas devem ser capazes de medir o tempo necessário para provisionar certa quantidade de alimento ou seriam capazes de medir o esforço

fisiológico para voar com a escopa cheia (Seidelmann *et al*., 2010), é possível inferir que haverá maior quantidade de machos sendo produzidos em períodos de baixa disponibilidade de alimento, como foi visto no ano de 2011, quando houve uma seca prolongada.

Resumindo, os comprimentos de ninhos-armadilha utilizados influenciaram na quantidade máxima de células de cria em cada ninho, mas não influenciaram a razão sexual da prole de *C. analis*. De forma semelhante, Wearing e Harris (1999) trabalharam com a vespa *Ancistrocerus gazella* em ninhos-armadilha de diferentes comprimentos e não encontraram diferenças na razão sexual entre os comprimentos utilizados.

No entanto, Gruber e colaboradores (2011) trabalharam com a abelha *Osmia bicornis* e observaram que ninhos-armadilha com comprimento maior apresentavam razão sexual de 1♂: 1♀, enquanto aqueles com comprimento menor apresentavam mais machos. Rust (1998) obteve mais fêmeas de *Osmia lignaria* em ninhos-armadilha com diâmetro e comprimento maiores. Portanto, a variação do comprimento dos ninhos-armadilha utilizados não foi suficiente para gerar diferenças na razão sexual ou outros fatores estão atuando com mais força, como a disponibilidade de alimento ou a incidência de parasitas que atacam células abertas sendo aprovisionadas (Seidelmann, 2006).

5.4 Mortalidade dos imaturos

Os principais fatores limitando as populações de abelhas tais como local para nidificação ou material para nidificação (Potts & Wilmer, 1997), condições climáticas (Pekkarinen, 1977) e disponibilidade de pólen (Minckley *et al*., 1994) têm recebido mais estudos detalhados do que aqueles tratando de predadores, parasitas e patógenos afetando a mortalidade das abelhas (Murray *et al*., 2009). Por isso, o conhecimento sobre o impacto dos inimigos naturais sobre a dinâmica populacional de abelhas é muito limitado, mas

acredita-se que os inimigos naturais possam regular as populações daqueles insetos (Wcisclo & Cane, 1996).

Leucospis, Coelioxys, Mesocheira bicolor e *Anthrax* têm sido os inimigos naturais encontrados emergindo de ninhos de *C. analis* em vários locais. Os dois primeiros têm sido relatados mais frequentemente enquanto os dois últimos são mais raramente citados. Segundo Roubik (1989), no Panamá, ninhos de *C. analis* foram atacados por *Leucospis* e *Coelioxys*. Nos trabalhos de Vieira-de-Jesus e Garófalo (2000) e Gazola e Garófalo (2003), feitos no *campus* da USP, Ribeirão Preto, *Leucospis, Coelioxys* e *Mesocheira* foram os inimigos naturais associados aos ninhos de *C. analis*, enquanto no trabalho de Alonso e colaboradores (2012) apenas *Leucospis* atacou os ninhos daquele hospedeiro. Por outro lado, Mesquita e Augusto (2011) reportaram que além de *Leucospis* e *Coelioxys*, os ninhos de *C. analis* estabelecidos em áreas de cerrado em Minas Gerais, foram também atacados por *Anthrax oedipus*. No presente estudo, *Leucospis, Coelioxys* e *Anthrax* foram os inimigos que atacaram os ninhos de *C. analis*. Desses três inimigos, aparentemente, *Anthrax* é o que ocorre mais raramente e, possivelmente, o parasitismo por esse díptero pode ser consequência da presença de ninhos de outras espécies de abelhas e vespas na área de estudo os quais atrairiam aquele inimigo. Por outro lado, como documentado nesse estudo, *Leucospis* foi o principal inimigo natural dos imaturos de *C. analis* em todos os locais onde ocorreram.

Quando comparadas com as taxas de parasitismo, as taxas de mortalidade resultantes da ação de causas desconhecidas são, geralmente, superiores. Embora esse não tenha sido o resultado obtido nesse estudo, naqueles de Vieira-de-Jesus e Garófalo (2000), Couto e Camilo (2007) e Alonso e colaboradores (2012) as causas desconhecidas infligiram maior perda de imaturos às populações do que os parasitas enquanto no trabalho apresentado por Gazola e Garófalo (2003), em um ano a mortalidade resultante da ação de fatores desconhecidos foi similar àquela imposta pelos

parasitas, mas no outro ano, os fatores desconhecidos mataram um número muito maior de imaturos.

5.5 Comportamentos apresentados pelas fêmeas de *Centris analis* durante as atividades de nidificação

O repertório comportamental reportado nesse trabalho é similar àquele descrito por Vieira-de-Jesus e Garófalo (2000), os quais foram os primeiros autores a estudar o comportamento de nidificação de *C. analis*. As observações realizadas durante esse estudo reforçaram as descrições anteriores caracterizando os padrões comportamentais apresentados pelas fêmeas dessa espécie. Da mesma forma, os dados quantitativos obtidos a respeito das fêmeas individuais são, também, similares aos relatados por outros autores. Assim, a indicação de que as fêmeas mostraram atividades de seis a 24 dias, construindo de dois a seis ninhos ou três a 20 células de cria é compatível com os resultados reportados por outros autores (Vieira-de-Jesus & Garófalo, 2000; Couto, 2008; Alonso *et al*., 2012) e as diferenças observadas são resultantes de variações normais, individuais, e/ou também resultantes de condições climáticas diferentes ou alterações nas paisagens.

5.6 Alterações comportamentais nas atividades de nidificação de fêmeas de *Centris analis* parasitadas por conopideos

Segundo Schmid-Hempel e Schmid-Hempel (1996), larvas de conopideos ocupam um grande espaço no abdômen de operárias de *Bombus* deixando as abelhas parasitadas fisiologicamente estressadas, o que já seria o suficiente para causar mudanças comportamentais (Schmid-Hempel & Stauffer, 1998). Além disso, Schmid-Hempel e Schmid-Hempel (1991) verificaram que quando operárias de *Bombus* são parasitadas, elas deixam de coletar néctar para a colônia devido à redução do espaço disponível em seu abdômen, e passam a trazer apenas cargas de pólen, as

quais são transportadas nas corbículas e, portanto, não afetadas pela larva parasitoide. Assim como as operárias de *Bombus*, as fêmeas de *C. analis*, parasitadas, também carregam a larva de conopideo em seu abdômen aumentando o estresse fisiológico e perdendo espaço para carregar néctar. No entanto, as fêmeas de *C. analis* aprovisionam seus ninhos solitariamente, e se as capacidades de coletar e de transportar o néctar forem comprometidas, não será possível aprovisionar uma célula adequadamente.

Conforme a larva parasitoide alimenta-se dos tecidos da abelha e cresce, o hospedeiro, seguramente, terá perdas em seu potencial reprodutivo. Dessa forma, as fêmeas de *C. analis* parasitadas são prejudicadas em suas funções reprodutivas, inicialmente pela restrição no volume de néctar que elas podem carregar e depois pela perda dos órgãos internos, deixando-as estéreis. Isso explicaria o fato das fêmeas observadas terem interrompido a construção de novas células de cria.

Incapaz de construir novas células de cria, mas ainda capaz de realizar algumas atividades, a fêmea passaria a realizar voos com o objetivo de coletar óleo e, em seguida, depositá-lo no fechamento dos ninhos completos existentes na área de nidificação. Pelo fato das fêmeas transportarem óleo nas pernas posteriores, esse comportamento não é afetado pelo parasitismo. Como alguns autores acreditam que a camada de óleo depositada na entrada do ninho funcione como uma proteção contra inimigos que atacam ninhos já terminados (Pereira *et al*. 1999; Vieira-de-Jesus & Garófalo, 2000; Vinson & Frankie, 2000; Gazola & Garófalo, 2003), a deposição adicional de óleo pode ser um reforço na proteção dos ninhos coespecíficos. Como já foi discutido anteriormente, o principal parasita de ninhos de *C. analis* e um dos principais responsáveis pela mortalidade dos imaturos é a vespa *Leucospis*. Esse parasita foi estudado por Gazola e Garófalo (2003), que relataram ver várias fêmeas de *Leucospis* abrindo o fechamento do ninho para ter acesso à última célula de cria. O óleo depositado no fechamento grudava na fêmea de *Leucospis*, de forma que elas precisavam raspar esse material nas proximidades do ninho para se

limparem, e houve casos em que a vespa desistiu de abrir o ninho. Isso indica que o óleo dificultou a abertura, e por vezes impediu o ataque de *Leucospis*. Assim é possível inferir que o gasto para uma fêmea de *Leucospis* remover uma grande quantidade de óleo seria muito grande, de forma que a prole dos ninhos que receberam cargas extras de óleo estaria mais protegida contra ataques de *Leucospis*, beneficiando a *C. analis*, mas também ao conopideo que asseguraria a chance de encontrar hospedeiros futuramente.

O material vegetal usado na construção tanto de partições celulares como da parede de fechamento do ninho é, também, carregado nas pernas posteriores da fêmea. Como a atividade de coleta desse material não deve ser influenciada pela presença da larva parasitoide no interior do abdômen da fêmea, as fêmeas continuam, por algum tempo, capazes de manter o comportamento de fechar entradas dos ninhos-armadilha não ocupados. A razão clara desse comportamento é difícil de ser determinada, mas poderia ser entendida como uma tentativa de atrair a atenção de um inimigo natural de ninhos, o qual poderia gastar tempo e energia tentando conseguir sucesso no ataque àquela cavidade ou falso ninho.

Trail (1980) afirma que um hospedeiro pode apresentar um comportamento suicida se isso aumentar seu fitness, diminuindo as chances de seus parentes serem parasitados também. As fêmeas ficam visíveis para os predadores durante o fechamento do ninho, portanto se esse comportamento levasse à predação, os filhos e outros possíveis parentes estariam se beneficiando, juntamente com a própria abelha parasitada. Durante todo o monitoramento realizado nesse estudo nenhuma fêmea foi vista sendo predada durante o fechamento do ninho, mas a presença do observador pode ter afastado possíveis predadores, por isso outros estudos seriam precisos para confirmar ou negar aquela hipótese.

O monitoramento realizado mostrou que fêmeas parasitadas que realizam deposição adicional de óleo não fazem falsos fechamentos, e vice-versa; no entanto, as abelhas foram coletadas para dissecção antes da

morte natural e não é possível afirmar se poderia haver alternância entre esses comportamentos. Também não foi possível distinguir os motivos que levam a um comportamento, mas não ao outro.

5.7 Mortalidade de adultos de *Centris analis* na área de nidificação

As fêmeas foram encontradas mortas mais frequentemente que os machos em todos os anos. Como as fêmeas passam mais tempo forrageando nas flores é provável que elas sejam mais passíveis a receberem ataques de conopideos, que procuram hospedeiros em flores (Goulson, 2010; Skevington *et al*., 2010).

O comportamento de morrer dentro dos ninhos-armadilha parece semelhante ao comportamento que Müller (1994) descreveu para operárias de *Bombus* parasitadas. Segundo aquele autor, as abelhas se enterram no solo, aumentando as chances do parasitoide sobreviver ao inverno e diminuindo as chances de malformação das asas por problemas de temperatura. Embora na região de Ribeirão Preto não ocorra inverno rigoroso, dentro dos ninhos-armadilha os conopideos estariam protegidos não somente de eventuais alterações climáticas, como também da desidratação, de certos predadores e de outros fatores. Sendo assim, parece que os conopideos são capazes de induzir o hospedeiro a se ocultar antes da morte. No entanto, é preciso lembrar que alguns adultos de *C. analis* foram encontrados mortos no interior de ninhos-armadilha e nenhum indício de parasitismo foi encontrado neles, por isso a ocultação em ninhos-armadilha antes da morte pode não ser um comportamento exclusivo de *C. analis* parasitadas.

Porem, a ocultação de *C. analis* em ninhos-armadilha pode trazer problemas para o parasitoide, pois durante o presente estudo foram encontradas duas fêmeas parasitadas em ninhos-armadilha que haviam sido fechados por outras fêmeas que ali estabelecerem seus ninhos. Em um dos casos, o parasitoide morreu durante a pupação, mas no outro ele chegou à

fase adulta, e foi incapaz de romper o fechamento, morrendo dentro do ninho. Apenas com esses dois casos não é possível estabelecer se as fêmeas são capazes de perceber o parasitismo em outra abelha morta, e construir células de cria ou um falso fechamento, que impediria a saída do conopideo; ou se o observado foi apenas por acaso, pois as abelhas mortas eram levadas ao laboratório, quando encontradas.

A maior frequência de parasitismo foi encontrada nos primeiros meses do ano, no período mais quente e úmido, coincidindo com a época em que as fêmeas estão em maior número em atividades de nidificação e os machos em maior número no campo em atividades reprodutivas.

As espécies de Conopidae identificadas foram as mesmas encontradas por Santos e colaboradores (2008) entre os anos de 2004 a 2006, e a espécie com mais exemplares foi *Physocephala soror* em ambos os trabalhos, indicando que essa espécie é mais abundante ou obtém mais sucesso parasitando *C. analis* na região.

5. Conclusões

Durante o estudo, a população de *C. analis* apresentou flutuações relacionadas com as condições climáticas e a disponibilidade de recursos. Entre os quatro comprimentos de ninhos-armadilha oferecidos, as fêmeas mostraram preferencia pelos de 8cm, e embora a correlação entre o comprimento dos ninhos-armadilha e o número de células tenha sido baixo, ficou claro que o comprimento é um dos fatores que determina o número máximo células que pode ser construído em cada ninho. O número de fêmeas de *C. analis* na prole é uma informação importante para o manejo de sua população em culturas agrícolas, no entanto os quatro comprimentos utilizados não mostraram influência na razão sexual.

A mortalidade dos imaturos de *C. analis* ocorreria principalmente por ataques de *Leucospis*, por causas desconhecidas e provavelmente por ação de fungos. Também se sabe que um dos inimigos naturais dos adultos são os conopideos, que merecem atenção em futuros programas de polinização controlada com *C. analis*, pois além de causarem a morte de fêmeas e machos de *C. analis*, também influenciam no comportamento das fêmeas e as tornam estéreis precocemente.

6. Referencia Bibliográfica

Aguiar, C.M.L. & Gaglianone, M.C. 2003. Nesting biology of *Centris* (*Centris*) *aenea* Lepeletier (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Revista Brasileira de Zoologia, 20 (4): 601-606.

Aguiar, C.M.L. & Garófalo, C.A. 2004. Nesting biology of *Centris* (*Hemisiella*) *tarsata* Smith (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Revista Brasileira de Zoologia, 21: 477-486.

Aguiar, C.M.L.; Garófalo, C.A. & Almeida, G.F. 2005. Trap-nesting bees (Hymenoptera, Apoidea) in areas of dry semideciduous forest and caatinga, Bahia. Brazil. Revista Brasileira de Zoologia, 22:1030-1038.

Aguiar, C.M.L.; Garófalo, C.A. & Almeida, G.F. 2006. Biologia de nidificação de *Centris* (*Hemisiella*) *trigonoides* Lepeletier (Hymenptera, Apidae, Centridini). Revista Brasileira de Zoologia, 23: 323-330.

Alford, D.V. 1975. Bumblebees. Davis-Poynter, London. 352p.

Alonso, J.D.S. 2008. Efeitos da variaçãono comprimento dos ninhos-armadilha na biologia de nidificação de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius, 1804) (Hymenoptera, Apidae: Centridini). Tese de mestrado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras – Universidade de São Paulo, 96p.

Alonso, J.D.S.; Silva, J.F. & Garófalo, C.A. 2012. The effects of cavity length on the nest size, sex ratio and mortality of *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Apidologie, 43: 436-448.

Alves-dos-Santos, I; Machado, I.C. & Gaglianone, M.C., 2007. História natural das abelhas coletoras de óleo. Oecologia Brasileira, 11: 544-557.

Askew, R.R. 1971. Parasitic Insects. American Elsevier Publishing, Inc., New York, 316p.

Bosch, J. 1994a. Improvement of field management of *Osmia cornuta* (Latreille) (Hymenoptera, Megachilidae) to pollinate almond. Apidologie, 25: 71-83.

Bosch, J. 1994b. The nesting behaviour of the mason bee *Osmia cornuta* (Latr) with special reference to its pollinating potential (Hymenoptera, Megachilidae). Apidologie, 25: 84-93.

Bosch, J. & Kemp, W. 2002. Developing and establishing bee species as crop pollinators: the example of *Osmia* spp. (Hymenoptera: Megachilidae) and fruit trees. Bulletin of Entomological Research, 92: 3-16.

Boti, J.B. 2001. Polinização entomófila da goiabeira (*Psidium guajava* L., Myrtaceae): Influência de fragmentos florestais próximos aos pomares na região de Santa Teresa, Espírito Santo. Dissertação de Mestrado. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, 57p.

Buchmann., L. 1987. The ecology of oil flowers and their bees. Annual Review of Ecology and Systematics, 18: 343-369.

Budriene, A.; Budrys, E. & Nevronyte, Z. 2004. Solitary Hymenoptera Aculeata inhabiting trap-nests in Lithuania: nesting cavity choice and niche overlap. Latvijas Entomologs, 41: 19–31.

Cain, M.L.; Bowman, W.D. & Hacker, S.D. 2008. Ecology. Sinauer Associates, Inc. Massachusetts, USA. 621 p.

Caldano, L.T.P.; Serrano, J.C. & Garófalo, C.A. 2008. Parasitismo por *Physocephala* (Diptera: Conopidae): um importante fator de mortalidade para fêmeas e machos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Hymenoptera, Apidae). Anais do VIII Encontro sobre Abelhas - Biodiversidade e Uso Sustentado de Abelhas. Ribeirão Preto, SP. FUNPEC Editora. p. 696-696.

Camillo, E.; Garófalo, C.A.; Serrano, J.C. & Muccillo G. 1995. Diversidade e abundância sazonal de abelhas e vespas solitárias em ninhos armadilhas (Hymenoptera, Apocrita, Aculeata). Revista Brasileira de Entomologia 39: 459-470.

Castro, M.S. 2002. Bee fauna of some tropical and exotic fruits: Potential pollinators and their conservation. In: P.G. Kevan & V.L. Imperatriz-Fonseca (Eds.). *Pollinating Bees: The Conservation link between Agriculture and Nature*. Ministry of the Environment, Brasília, DF., p. 275-288.

CIIAGRO. 2012. Centro Integrado de Informações Agrometereológicas. Resenha Agrometereológica por local. http://www.ciiagro.sp.gov.br/ciiagroonline/Listagens/Resenha/LResenhaLocal.asp

Couto, R.M. 2008. Comportamento de fêmeas de *Centris (Heterocentris) analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) quando parasitadas por *Physocephala* sp. (Diptera: Conopidae). Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia, Ciências e Letras – Universidade de São Paulo, 84p.

Couto, R.M. & Camillo, E. 2007. Influência da temperatura na mortalidade de imaturos de *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Iheringia, 97: 51-55.

Coville, R.E.; Frankie, G.W. & Vinson, S.B. 1983. Nests of *Centris segregata* (Hymenoptera: Anthophoridae) with a review of nesting habitat of the genus. Journal of the Kansas Entomology Society, 56: 109-122.

Coville, R.E.; Frankie, G.W.; Buchmann, S.L.; Vinson, S.B. & Willians, H.J. 1986. Nesting and male behavior of *Centris heithausi* (Hymenoptera: Anthophoridae) in Costa Rica with chemical analysis of the hindleg glands of males. Journal of the Kansas Entomology Society, 59: 325-336.

Cumber, R.A. 1949. Humble-bee parasite and commensals found within a thirty mile radius of London. Transactions of the Royal Entomological Society of London, (A) 24:119-127.

Danks, H.V. 1971. Populations and nesting-sites of some aculeate Hymenoptera nesting in *Rubus*. Journal of Animal Ecology, 40: 79–82.

Drummont, P.; Silva, F. O. & Viana, B. F. 2008. Ninhos de *Centris (Heterocentris) terminata* Smith (Hymenoptera: Apidae, Centridini) em Fragmentos de Mata Atlântica Secundária, Salvador, BA. Neotropical Entomology, 37: 239-246.

Duarte, M.O. & Schlindwein, C. 2003. Espécies de *Centris* e *Epicharis* (Apidae, Centridini) como polinizadores de *Malpighia emarginata* (acerola-Malpighiaceae) na Zona da Mata em Pernambuco. *Anais do VI Congresso de Ecologia do Brasil*, Fortaleza, CE, Brasil.

Eltz, T. 2004. Spatio-temporal variation of apine bee attraction to honeybaits in Bornean forests. Journal of Tropical Ecology, 20: 317-324.

Frank, S.A. 1995. Sex allocation in solitary bees and wasps. American Naturalist, 146: 316-323.

Frankie, G.W.; Newstrom, L.; Vinson, S.B. & Barthell, J.F. 1993. Nesting-habitat preferences of selected *Centris* bee species in Costa Rica Dry Forest. Biotropica, 25: 322-333.

Frankie, G.W.; Vinson, S.B. & William, H. 1989. Ecological and evolutionary sorting of 12 sympatric species of *Centris* bees in Costa Rican dry forest. Pp.535-549. In: Bock, J.H. & Linhart, Y.B. (Eds.). The evolutionary ecology of plants. Westview Press, Boulder.

Freeman, B.A. 1966. Notes on conopid flies, including insect host, plant and phoretic relationship (Diptera: Conopidae). Journal of the Kansas Entomological Society, 39: 123-131.

Freitas, B.M. 1997. Number and distribution of cashew (*Anacardium occidentale*) pollen grains on the bodies of its pollinators, *Apis mellifera* and *Centris tarsata. Journal of Apicultural Research,* 36: 15-22.

Freitas, B.M. & Paxton, R.J. 1998. A comparison of two pollinators: the introduced honey bee *Apis mellifera* and an indigenous bee *Centris tarsata* on cashew *Anacardium occidentale* in its native range in NE Brazil. Journal of Applied Ecology, 35: 109-121.

Freitas, B.M.; Alves, J.E.; Brandão, G.F. & Araújo, Z.B. 1999. Pollination requirements of West Indian cherry (*Malpighia emarginata*) and its putative

pollinators *Centris* bees, in NE Brazil. *Journal of Agricultural Science,* 133: 303-311.

Garófalo, C.A.; Martins, C.F. & Alves-dos-Santos, I. 2004 The brazilian solitary bee species caught in trap nests. In: Freitas, B.M., Pereira, J.O.P. (eds.). Solitary bees: Conservation, Rearing and Management for Pollination, p.77-84, Imprensa Universitária, Fortaleza, CE.

Garófalo, C.A., Martins, C.F., Aguiar, C.M.L., Del Lama, M.A. & Alves-dos-Santos, I. 2012. As Abelhas Solitárias e Perspectivas Para Seu Uso na Polinização no Brasil. pp. 183-202. *In*: V.L. Imperatriz-Fonseca, D.A.L. Canhos, D.A. Alves, A.M. Saraiva (Orgs.). Polinizadores no Brasil. Contribuição e perspectivas para a Biodiversidade, Uso sustentável, Conservação e Serviços Ambientais. Editora EDUSP.

Gazola, A.L. & Garófalo, C.A. 2003. Parasitic behavior of *Leucospis cayennensis* Westwood (Hymenoptera: Leucospidae) and rates of parasitism in populations of *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae: Centridini). Journal of the Kansas Entomological Society, 76: 131-142.

Godfray, H.C.J. 1993. Parasitoids: Behavioral and Evolutionary Ecology. Princeton University Press. 488p.

Goulson, D. 2010. Bumblebees: Behaviour, Ecology and Conservation. 2ª Ed. Oxford University Press Inc., New York, USA. 317p.

Gruber, B; Eckel, K.; Everaars, J. & Dormann, C.F. 2011. On managing the red mason bee (*Osmia bicornis*). Apidologie, 42: 564-476.

Heinrich, B & Heinrich, M.J.E. 1983. Heterothermia in foranging workers and drones of the bumblebees *Bombus terricola*. Physiological Zoology, 56: 563-567.

Hines, H.M.; Cameron, S.A. & Deans, A.R. 2007. Nest architecture and foraging behavior in *Bombus pullatus* (Hymenoptera: Apidae), with comparisons to other tropical bumble bees. Journal of the Kansas Entomological Society, 80: 1-15.

Hurd, P.D. 1978. An annotated catalog of the carpenter bees (genus *Xylocopa* Latreille) of the Western Hemisphere. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C. 106p.

Katayama, E. & Maeta, Y. 1998. The fourth host of *Physocephala obscura* Kröber found in Japan (Diptera, Conopidae). Chugoku Kontyu, 12: 23.

Kotchetkoff-Henriques, O. 2003. Caracterização da vegetação natural em Ribeirão Preto, SP - Bases para conservação. Tese de Doutorado. Faculdade de Filosofia Ciências e Letras de Ribeirão Preto - USP. 270 p.

Kotchetkoff-Henriques, O.; Joly, C.A.; Bernacci, L.C. 2005. Relação entre o solo e a composição florística de remanescentes de vegetação natural no Município de Ribeirão Preto, SP. Revista Brasileira de Botânica, 28: 541-562.

Linsley, E.G. 1958. The ecology of solitary bees. Hilgardia, 27: 543-599.

Lucia, M.; Aquino, D.A.; Hansson, C. & Abrahamovich, A.H. 2010. The first record of conopid flies (Diptera: Conopidae) and eulophid wasps (Hymenoptera: Eulophidae) as parasitoids and hyperparasitoids associated with Carpenter bees (Apidae: Xylocopinae) in Argentina. Journal of Apicultural Research, 49: 208-211.

MacFarlane, R.P.; Lipa, J.J. & Liu, H.J. 1995. Bumble bee pathogens and internal enemies. Bee World, 76: 130-148.

Magalhães, C.B. & Freitas, B.M. 2012. Introducing nests of the oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini) for pollination of acerola (Malpighia emarginata) increases yield. Apidologie. DOI: 10.1007/s13592-012-0175-4.

Magalhães, L. M. F.; Oliveira, D. & Ohashi, O. S. 1999. Efeito da polinização na frutificação da acerola na Amazônia. Revista Brasileira de Fruticultura, 21: 95-97.

Marchi, P. 2008. Biologia de nidificação de abelhas solitárias em áreas de Mata Atlântica. Tese de doutorado, Universidade Federal do Paraná.

Martins, C. G. M.; Lorenzon, M. C. A. & Baptista, J. L. 1999. Eficiência de tipos de polinização em acerola. *Caatinga,* 12: 55-59.

Melo, C.G. De,; Alves, E.U.; Lorezon, M.C. & Baptista, J.L. 1997. Polinizadores de *Malpighia glabra* L. *Mensagem Doce,* 42: 14-17.

Melo, G.A.R.; Faria Jr., L.R.R., Marchi, P. & Carvalho, C.J.B.de. 2008. Small orchid bees are not safe: parasitism of two species of *Euglossa* (Hymenoptera: Apidae: Euglossina) by conopid flies (Diptera: Conopidae). Revista Brasileira de Zoologia, 25: 573-575.

Mesquita, T.M.S. & Augusto, S.C. 2011. Diversity of trap-nesting bees and their natural enemies in the Brazilian savanna. Tropical Zoology, 24: 127-144.

Michener, C.D. 2000. The bees of the world. The Johns Hopkins University Press, Baltimore, MD. 952p.

Michener, C.D. & Lange, R.B. 1958. Observations on the ethology of neotropical anthophorine bees (Hymenoptera: Apoidea). University of Kansas Science Bulletin, 39: 69-96.

Minckley, R.L.; Wcislo, W.T.; Yanega, D. & Buchmann, S.L. 1994. Behavior and Phenology of a specialist bee (*Dieunomia*) and sunflower (*Helianthus*) pollen availability. Ecology, 75: 1406-1419.

Morato, E.F. & Martins, R.P. 2006. An overview of proximate factors affecting the nesting behavior of solitary wasps and bees (Hymenoptera: Aculeata) in preexisting cavities in wood. Neotropical Entomology, 35: 285–298.

Morato, E.F.; Garcia, M.V.B. & Campos, L.A.O. 1999. Biologia de *Centris* Fabricius (Hymenoptera, Anthophoridae, Centridini) em matas contínuas e fragmentos na Amazônia Central. Revista Brasileira de Zoologia, 16: 1213-1222.

Moure, J.S. 1960. Notes on the types of the neotropical bees described by Fabricius (Hymenoptera: Apoidea). Studia Entomologica, 3: 97-160.

Müller, C.B. 1994. Parasite-induced digging behavior in bumble bee workers. Animal Behavior, 48: 961-966.

Müller, C.B. & Schmid-Hempel, P. 1992. Correlates of reproductive success among field colonies of *Bombus lucorum*: the importance of growth and parasites. Ecological Entomology, 17: 343-353.

Müller, C.B. & Schmid-Hempel, P. 1993. Exploitation of cold temperature as defense against parasitoids in bumblebees. Nature, 363: 65-67.

Murray, T.E.; Kuhlmann, M. & Potts, S.G. 2009. Conservation ecology of bees: populations, species and communities. Apidologie, 40: 211-236.

Neff, J.L. & Simpson, B.B. 1981. Oil-collecting structures in the Anthophoridae (Hymenoptera): morphology, function, and use in systematic. Journal of the Kansas Entomological Society, 54: 95-123.

Oertli, B.; Biggs, J.; Céréghino, R.; Grillas, P.; Joly, P. & Lachavanne, J.B. 2005. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems, 15: 535–540.

Oliveira, J. B. & Prado, H. 1987. Levantamento pedológico semidetalhado do Estado de São Paulo: quadrícula de Ribeirão Preto. II. Memorial descritivo (Boletim Científico, n° 7), Instituto Agronômico de Campinas, São Paulo.

Oliveira, R. & Schlindwein, C. 2009. Searching for a manageable pollinator for acerola orchards: the solitary oil-collecting bee *Centris analis* (Hymenoptera: Apidae: Centridini). Journal of Economic Entomology, 102: 265-273

Otterstatter, M.C.; Whidden, T.L. & Owen, R.E. 2002. Contrasting frequencies of parasitism and host mortality among phorid and conopid parasitoids of bumble-bees. Ecological Entomology, 27: 229-237.

Pais, M.P. & Varanda, E.M. 2010. Arthropod recolonization in the restoration of a semideciduous forest in southeastern Brazil. Neotropical Entomology, 39: 198-206.

Parker, F.D. 1986. Nesting, Associates, and Mortality of *Osmia sanrafaelae* Parker. Journal of the Kansas Entomological Society, 59: 367-377.

Pekkarinen, A. 1977. Oligoletic bee species in Northern Europe (Hymenoptera, Apoidea). Entomology Fennici, 8: 205-214.

Pereira, M. 1997. Comportamento de nidificação e abundância sazonal de *Centris* (*Hemisiella*) *vittata* Lepeletier (Hymenoptera: Apidae: Apinae: Centridini). Dissertação de Mestrado. FFCLRP-USP, Ribeirão Preto, SP.

Pereira, M.; Garófalo, C.A.; Camillo, E. & Serrano, J.C. 1999. Nesting biology of *Centris* (*Hemisiella*) *vittata* Lepeletier in southeastern Brazil (Hymenptera, Apidae, Centridini). Apidologie, 30: 327-338.

Petanidou, T.; Kallimanis, A.S.; Tzanopoulos, J.; Sgardelis, S.P. & Pantis, J.D. 2008. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates specialization. Ecology Letters, 11: 564-575.

Polidori, C.; Boesi, R. & Borsato, W. 2011. Few, small, and male: Multiple effects of reduced nest space on theoffspring of the solitary wasp, *Euodynerus (Pareuodynerus) posticus* (Hymenoptera: Vespidae). Comptes Rendus Biologies, 334: 50-60.

Potts, S.G. & Wilmer, P.G. 1997. Abiotic and biotic factors influencing nest-site selection in *Halictus rubicundus*, a ground nesting halictine bee. Ecological Entomology, 22: 319-328.

Pouvreau, A. 1974. Les enemies des bourdons. II. Organismes affectant les adultes. Apidologie, 5:39-62.

Rasmussen, C. & Cameron, S.A. 2004. Conopid fly (Diptera: Conopidae) attacking large orchid bees (Hymenoptera: Apidae: *Eulaema*). Journal of Kansas Entomological Society, 77: 61-62.

Raw, A. 1979. *Centris dirrhoda* (Anthophoridae), the bee visiting West Indian Cherry flowers (*Malpighia punicifolia*). *Revista de Biologia Tropical*, v. 27, p. 203-205.

Rego, M.M.C. & Albuquerque, P.M.C. 1989. Comportamento das abelhas visitantes de murici, *Byrsonima crassifolia* (L.) Kunth, Malpighiaceae. *Boletim do Museu Paraense Emílio Goeldi*, *Série Zoologia*, 5: 179-193.

Rego, MMC; Albuquerque, PMC; Ramos, MC & Carreira, LM. 2006. Aspectos da biologia de nidificação de *Centris flavifrons* (Friese) (Hymenopteera: Apidae, Centridini), um dos principais polinizadores do Murici (*Byrsonima Crassifolia* L. Kunth, Malpighiaceae), no Maranhão. Neotropical Entomology, 35: 579-587.

Rocha, L.S.G. & Mello-Patiu, C.A. de 2009. Revisão das espécies de *Stylogaster* Macquart do grupo *stylata* com descrição de uma espécie nova do Brasil (Diptera, Conopidae, Stylogasterinae). Revista Brasileira de Entomologia, 53: 549-564.

Rocha-Filho, L.C.; Silva, C.I.; Gaglianone, M.C. & Augusto, S.C. 2008. Nesting behavior and natural enemies of *Epicharis* (*Epicharis*) *bicolor* Smith, 1854 (Hymenoptera: Apidae). Tropical Zoology, 21: 227–242.

Rocha-Filho, L.C. & Melo, G.A.R. 2011. Nesting biology and behavioural ecology of the solitary bee *Monoeca haemorrhoidalis* (Smith) and its cleptoparasite *Protosiris gigas* Melo (Hymenoptera: Apidae: Tapinotaspidini; Osirini). Journal of Natural History, 45: 2815-2840.

Roubik, D.W. 1989. Ecology and Natural History of Tropical Bees. Cambridge University Press, Cambridge. 514p.

Rozen, J.G. & Buchmannn, S.L. 1990. Nesting biology and immature stages of bees *Centris caesalpinae*, *C. pallida*, and the cleptoparasite *Ericrocis lata* (Hymenoptera: Apoidea: Anthophoridae). American Museum Novitates, New York, 2985: 1-30.

Rust, R.W. 1998. The effects of cavity diameter and length on the nesting biology of *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). Journal of Hymenoptera Research, 7: 84-93.

Santos, A.M.; Serrano, J.C.; Couto, R.M.; Rocha, L.S.G. Patiu, C.A.M. & Garófalo, C.A. 2008. Conopid flies (Diptera: Conopidae) parasitizing *Centris* (*Heterocentris*) *analis* (Fabricius) (Hymenoptera: Apidae, Centridini). Neotropical Entomology, 37: 606-608.

Schlindwein, C. 2008. Assessment and management of the pollinators of mangaba (*Hancornia speciosa* Gomez, Apocynaceae) and West Indian Cherry (*Malpighia emarginata* DC., Malpighiaceae) in northeastern Brazil. In: C.A.B. Alvarez & M. Landeiro (Eds.). *Pollinators management in Brazil*. Ministry of the Environment, Brasília, DF, p. 18-21.

Schmid-Hempel, P. 2001. On the evolutionary ecology of host-parasite interactions: addressing the question with regard to bumblebees and their parasites. Naturwissenschaften, 88: 147-158.

Schmid-Hempel, P. & Schmid-Hempel, R. 1988. Parasitic flies (Conopidae, Diptera) may be important stress factors for the ergonomics of their bumblebee hosts. Ecological Entomology, 13: 469-472.

Schmid-Hempel, R. & Schmid-Hempel, P. 1989. Superparasitism and larval competition in conopid flies (Diptera, Conopidae), parasitizing bumblebees (Hymenoptera, Apidae). Bulletin de la Société Entomologique Suisse, 62: 279-289.

Schmid-Hempel, P. & Schmid-Hempel, R. 1990. Endoparasitic larvae of conopid flies alter pollination behavior of bumblebees. Naturwissenschaften, 27: 50-52.

Schmid-Hempel, R. & Schmid-Hempel, P. 1991. Endoparasitic flies, pollen-collection by bumblebees and potential host-parasite conflict. Oecologia, 78: 227-232.

Schmid-Hempel, R. & Schmid-Hempel, P. 1996. Larval development of two parasitic flies (Conopidea) in the common host *Bombus pascuorum*. Ecological Entomology, 21: 63-70.

Schmid-Hempel, P. & Stauffer, H.P. 1998. Parasites and flower choice of bumblebees. Animal Behavior, 55: 819-825.

Schmid-Hempel, P.; Müller, C.; Schmid-Hempel, R. & Shykoff, J.A. 1990. Frequency and ecological correlates of parasitisation by conopid flies (Conopidae, Diptera) in populations of bumblebees. Insectes Sociaux, 37: 14-30.

Schultz, C.B. & Hammond, P.C. 2003. Using population viability analysis to develop recovery criteria for endangered insects: case study of the Fender's Blue Butterfly. Conservation Biology, 17: 1372-1385.

Seidelmann, K. 2006. Open-cell parasitism shapes maternal investment patterns in the red mason bee *Osmia rufa*. Behavioural Ecology, 17: 839-848.

Seidelmann, K.; Ulbrich, K. & Mielenz, N. 2010. Conditional sex allocation in the Red Mason bee, *Osmia rufa*. Behaviour, Ecology and Sociobiology, 64: 337–347

Serrano, J.C. & Garófalo, C.A. 1978. Utilização de ninhos artificiais para o estudo bionômico de abelhas e vespas solitárias. Ciência e Cultura, 30: 597-598.

Silva, C.I.; Castro, M.M.N.; Faria, L.B.; Aleixo, K.P.; Garofalo, C.A. 2010. Identificação dos recursos florais utilizados por *Centris* (*Heterocentris*) *analis* a partir do resíduo pós-emergência de ninhos. *In*: Anais do IX Encontro sobre Abelhas, Ribeirão Preto, SP. Ribeirão Preto, SP. FUNPEC. p. 454-454.

Skevington, J.H.; Thompson, F.C. & Camras, S. 2010. Conopidae (Thick-Headed Flies). *In*: Manual of Central American Diptera Vol. 2. National Research Council of Canada, 1442p.

Smith, K.G.V. 1966. The larva of *Thecophora occidensis*, with comments upon the biology of Conopidae (Diptera). Journal of Zoology, 149: 263-276.

Smith, K.G.V. 1967. The biology and taxonomy of the genus *Stylogaster* Macquart, 1835 (Diptera: Conopidae, Stylogasterinae) in the Ethiopian and Malagasy regions. The Royal Entomological Society, 119 (2): 47-69.

Smith, K.G.V. & Peterson, B.V. 1987. Conopidae. In: McAlpine, J.F. *et al*. (Eds.). Manual of Neartic Diptera. Vol. 2. Research Branch Agriculture, Monog. 28, Otawa, 1332p.

Stephen, W.P. & Osgood, C.E. 1965. Influence of tunnel size and nesting medium on sex ratio in a leaf-cutter bee, *Megachile rotundata*. Journal of Economic Entomology, 58: 965-968.

Strohm, E. & Linsenmais, K.E. 1997. Low resource availability causes extremely male-biased investment ratios in the European beewolf, *Philanthus triangulum* F. (Hymenoptera, Sphecidae). Proceedings of the Royal Society of London, Series B, 264: 423-429.

Stuke, J.-H.; Lucia, M. & Abrahamovich, A. H. 2011. Host records of *Physocephala wulpi* Camras, with a description of the puparium (Diptera: Conopidae). Zootaxa, 3038: 61-67.

Thiele, R. 2005. Phenology and nest site preferences of wood-nesting bees in a Neotropical lowland rain forest. Studies of Neotropical Fauna and Environment, 40: 39-48.

Tommasi, D.; Higo, H.A. & Winston, M.L. 2004. Bee diversity and abundance in an urban setting. Canadian Entomologist, 136: 851-869.

Torchio, P.F. & Tepedino, V.J. 1980. Sex ratio, body size and seasonality in a solitary bee, *Osmia lignaria propinqua* Cresson (Hymenoptera: Megachilidae). Evolution, 34: 993-1003.

Townsend, L.H. 1935. The mature larva and puparium of *Physocephala sagittaria* (Say) (Diptera, Conopidae). Psyche, 42: 142-148.

Trail, D.R.S. 1080. Behavioral interactions between parasites and hosts: host suicide and the evolution of complex life cycles. The American Naturalist, 116: 77-91.

Tylianakis, J.M.; Klein, A.M. & Tscharntke, T. 2005. Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. Ecology, 86: 3296-3302.

Viana, B.F.; Silva, F.O. & Kleinert, A.M.P. 2001. Diversidade e sazonalidade de abelhas solitárias (Hymenoptera: Apoidea) em dunas litorâneas no nordeste do Brasil. Neotropical Entomology, 30: 245-251.

Vicens, N. & Bosh, J. 2000. Nest site orientation and relocation of populations of the orchard pollinator *Osmia cornuta* (Hymenoptera: Megachilidae). Environmental Entomology, 29: 69-75.

Vieira de Jesus, B.M. & Garófalo, C. A. 2000. Nesting behavior of *Centris (Heterocentris) analis* (Fabricius) in southeastern Brazil (Hymenoptera, Apidae, Centridini). Apidologie, 31: 503-515.

Vilhena, A.M.G.F. & Augusto, S.C. 2007. Polinizadores da aceroleira *Malpighia emarginata* DC (Malpighiaceae) em área de cerrado no triângulo mineiro. *Bioscience Journal*, 23: 14-23.

Vilhena, A.M.G.F.; Rabelo, L.S.; Bastos, M.E.M.A.F. & Augusto, S.C. 2012. Acerola pollinators in the savanna of Central Brazil: temporal variations in oil-collecting bee richness and a mutualistic network. Apidologie, 43: 51-62.

Vinson, S.B. & Frankie, G.W. 2000. Nest selection, usurpation, and a function for the nest entrance plug of *Centris bicornuta* (Hymenoptera: Apidae). Annals of the Entomological Society of America, 93: 254-260.

Vinson, S.B.; Frankie, G.W. & Williams, H.J. 1996. Chemical ecology of the bees of the genus *Centris* (Hymenoptera: Apidae). The Florida Entomologist, 79: 109-129.

Vinson, S.B.; Williams, H.J.; Frankie, G.W. & Shrum, G. 1997. Floral lipid chemistry of *Byrsonima crassifolia* (Malpighiaceae) and a use of floral lipids by *Centris* bees (Hymenoptera: Apidae). Biotropica, 29: 76-83.

Vogel, S. 1974. Olproduzierende Blumen, die durch olsammelnde Bienen. Tropishe und subtropische Pflanzenwelt, Nr. 7. F. Steiner, Wiesbaden. 267p.

Wearing, C.H. & Harris, A.C. 1999. Evaluation of the Predatory Wasp, *Ancistrocerus gazella*, for Biological Control of leafrollers in Otago Fruit Crops: 1.Prey Composition, Nest Structure and Wasp Productivity from Artificial Nests. Biocontrol Science and Technology, 9: 315-325.

Wcislo, W.T. & Cane, J.H. 1996. Floral resource utilization by solitary bees (Hymenoptera: Apoidea) and exploitation of their stored brood by natural enemies. Annual Review of Entomology, 41: 257-286.

Young, A.M. 1982. Population biology of tropical insects. Plenum Press. New York. 511p.